

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Dinâmica populacional de *Euterpe edulis* Martius em Floresta
Ombrófila Densa no Sul da Bahia

Rodolpho Antunes Mafei

São Carlos, 2011

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Dinâmica populacional de *Euterpe edulis* Martius em Floresta
Ombrófila Densa no Sul da Bahia

Rodolpho Antunes Mafei

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ecologia.

São Carlos, 2011

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária da UFSCar**

M187dp

Mafei, Rodolpho Antunes.

Dinâmica populacional de *Euterpe edulis* Martius em Floresta Ombrófila Densa no sul da Bahia / Rodolpho Antunes Mafei. -- São Carlos : UFSCar, 2011.
76 p.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2011.

1. Ecologia. 2. Palmeiras brasileiras. 3. Espécie-chave. 4. Espécies ameaçadas. 5. Produtos florestais. 6. Conservação. I. Título.

CDD: 574.5 (20^a)

Rodolpho Antunes Mafei

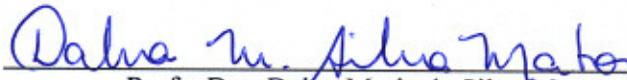
Dinâmica populacional de *Euterpe edulis* Martius em Floresta Ombrófila Densa no Sul da Bahia

Dissertação apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 02 de março de 2011

BANCA EXAMINADORA

Presidente



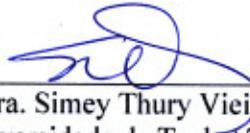
Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos
(Orientadora)

1º Examinador



Prof. Dr. Irineu Bianchini Júnior
PPGERN/UFSCar

2º Examinador



Profa. Dra. Simey Thury Vieira Fisch
Universidade de Taubaté-SP

Dedico este trabalho

Aos meus pais, por tudo

E as pessoas inesquecíveis que partiram deixando muitas saudades

Tiãozinho, Luciano Giroto, Julinho Kojima,

Netão, e Daniele Medeiros

AGRADECIMENTOS

À minha Mãe, pelo apoio em todas as fases desse trabalho.

À minha Orientadora Favorita, Prof.^a Dalva Maria Silva Matos, que me acolheu num momento de turbulência, e aos novos amigos são-carlenses, Chiba, Rafael “Fábio Costa”, Gaúcho, Talita, Fer, Carol, Juliano e tantos outros... Obrigado a todos pelos ensinamentos, e principalmente, pelo maravilhoso convívio.

À Família Lôpo, Cláudio, Simone, João e Júlia, proprietários da Fazenda Alto da Esperança, pela recepção em seu lar e apoio incondicional para a realização deste trabalho. Parabenizo-os pela sua iniciativa de geração de um modelo sustentável de gestão dos recursos naturais. Seu papel à conservação da natureza é de uma grandeza inestimável.

Ao Tadeus-me-livre-e-guarde, pela acolhida em São Carlos e pelas conversas intermináveis (o efeito “O anjo exterminador”).

À Tutti, minha querida companheira, e que me auxiliou em diversos momentos no texto, e principalmente na revisão em meio ao *stress* da reta final. Obrigado pela felicidade de estar contigo.

Ao Wander “Capitão” Nascimento, pela ajuda no campo e às aulas de zoologia.

Ao Prof. Dr. Quintino Reis Araújo – UESC – pelo auxílio nas análises de solo.

À Prof.^a Dr.^a Leila Cunha de Moura, que me orientou na graduação, e ao Prof. Dr. Reinaldo Monteiro, pelo apoio no início do trabalho.

Ao Prof. Dr. Sergius Gandolfi – LERF/ESALQ/USP – e ao Renato Lima “Vizinho”, pelo auxílio na obtenção e análise das fotografias hemisféricas.

Ao Dr. Pedro Moraes Andrade, pelo auxílio nas análises estatísticas. Novas!

Ao ICMBio, pelo apoio à capacitação de seus servidores.

Aos colegas de trabalho no ICMBio, Geraldo, Sérgio, Erismar, Carlinhos, Hélio, pela amizade e compreensão nessa dupla jornada!

À Vermaiada riocrarense, sempre presente!

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Modelo de matriz de projeção.....	13
Figura 2: Remanescentes florestais no estado da Bahia em 2008.....	18
Figura 3: Mapa de localização da área de estudo.....	23
Figura 4: Indivíduo adulto na área de estudo.....	25
Figura 5: Histograma de densidade populacional para cada estágio de desenvolvimento nos cinco períodos amostrais.....	33
Figura 6: Variação nas anomalias climáticas durante o período de estudo.....	49
Figura 7: Composição granular dos solos.....	50
Figura 8: Teores de matéria orgânica total e umidade dos solos nas parcelas das vertentes oeste (W) e leste (E).....	50

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Tabela 1. Classificação em estágios ontogenéticos da população de <i>E. edulis</i> em Itacaré/BA.....	27
Tabela 2. Taxas da história de vida da população de <i>E. edulis</i>	35
Tabela 3. Mortalidade anual das coortes.....	36
Tabela 4. Taxas reprodutivas para a população de <i>E. edulis</i> a cada intervalo amostral.....	38
Tabela 5. Matrizes de projeção, sensibilidade e elasticidade para a população de <i>E. edulis</i>	39
Tabela 6. Matrizes de projeção para <i>E. edulis</i>	41
Tabela 7a. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção elaborada com dados do período total de amostragem, 2003-2007, apresentada na Tabela 5.....	42
Tabela 7b. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção com dados do primeiro período de amostragem, 2003-2004, apresentada na Tabela 6a.....	43

Tabela 7c. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção com dados dos dois primeiros períodos de amostragem, 2003-2005, apresentada na Tabela 6b.....	44
Tabela 7d. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção com dados do último período de amostragem, 2006-2007, apresentada na Tabela 6c.....	45
Tabela 7e. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção elaborada com dados dos dois últimos períodos de amostragem, apresentada na Tabela 6d.....	46
Tabela 7f. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção elaborada com dados dos dois últimos períodos de amostragem, 2005-2007, reduzindo a permanência de cada estágio em 5%, conforme apresentado na Tabela 6e.....	47
Tabela 8: Resultados da análise de regressão múltipla para a variável dependente “Crescimento de jovens 1 (dados em log10)”.....	51
Tabela 9: Resumos das estatísticas e análise de variância da regressão múltipla apresentada na Tabela 8.....	43
Tabela 10: Levantamento de estudos de demografia de <i>E. edulis</i> em áreas de Floresta Ombrófila na Mata Atlântica.....	45

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUÇÃO	3
1.1. Estudos demográficos sobre Euterpe edulis	5
1.2. O modelo matricial	11
2. JUSTIFICATIVA	17
3. MÉTODOS	22
3.1. Descrição da área de estudo	22
3.2. Descrição da espécie	24
3.3. Amostragem da população	26
3.3.1 <i>Classificação em estágios ontogenéticos</i>	26
3.3.2 <i>Bloco amostral e censo anual</i>	27
3.3.3 <i>Dinâmica populacional</i>	28
3.4 Estrutura de habitat	29
3.4.1 <i>Pluviosidade</i>	30
3.4.2 <i>Solos</i>	30
3.4.3 <i>Luz</i>	30
3.4.4 <i>Análises da interação história de vida e ambiente</i>	31
4 RESULTADOS	33
4.1 A dinâmica da população	33
4.1.1 <i>Sobrevivência</i>	34
4.1.2 <i>Progressão</i>	34
4.1.3 <i>Fecundidade e produção de frutos/infrutescências</i>	36
4.1.4 <i>Taxas de crescimento individual</i>	37

4.1.5	<i>Taxas de crescimento populacional</i>	37
4.1.6	<i>Análises de sensibilidade e elasticidade</i>	39
4.1.7	<i>Projeções populacionais</i>	40
4.2	Relação entre história de vida e ambiente	48
4.2.1	<i>Pluviosidade</i>	48
4.2.2	<i>Solos</i>	48
4.2.3	<i>Análises de regressões múltiplas</i>	51
5.	DISCUSSÃO	52
5.1.	Status ecológico da população estudada	52
5.1.1.	<i>Redução na fecundidade</i>	54
5.1.2	<i>Projeções populacionais</i>	56
5.2	Restrições ou “Gargalos” – fases da história de vida mais relevantes à manutenção do crescimento populacional	57
5.3	Relação entre história de vida e ambiente	60
6.	CONSIDERAÇÕES FINAIS	62
7.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	66

RESUMO

Euterpe edulis é uma das espécies de maior importância ecológica e econômica na Mata Atlântica brasileira. Apesar de a espécie possuir características que favorecem o manejo sustentável, a exploração predatória gerou um cenário de populações naturais severamente reduzidas. Este estudo procurou caracterizar o atual estado de conservação de uma população no sul da Bahia. Para tanto foi definido um bloco amostral 0,8 hectare, onde foi monitorada uma população de *E. edulis*, dividida em seis estágios de desenvolvimento. Foram geradas matrizes de projeção para verificar a tendência atual de conservação da população e variáveis ambientais foram analisadas para inferir sobre como tais fatores podem afetar o desenvolvimento da espécie. Os resultados mostraram que a densidade da população encontrada nesse estudo é menor que a relatada em outros estudos já realizados com a espécie. Verificou-se também a diminuição abrupta no recrutamento de plântulas a cada ano, o que foi atribuído a algum efeito colateral da fragmentação florestal, tal como alterações microclimáticas, e/ou efeitos do isolamento reprodutivo, como a depressão endogâmica. A lenta transição do estágio jovens 1 para jovens 2 se mostrou como principal “gargalo” ao crescimento populacional, o que sugere a necessidade de estudos sobre a redução na fecundidade. Ambientes com maior homogeneidade de dossel propiciaram maior crescimentos em jovens 2. Propõe-se que a produção e manutenção de mudas em viveiros até a idade de um ano, seguida de plantio em áreas próximas às bordas de clareiras, possa diminuir a mortalidade dos estágios iniciais e garantir maior êxito na perpetuação das populações de *Euterpe edulis* no sul da Bahia.

Palavras-chave: Palmeiras; espécie-chave; espécies ameaçadas; hot-spots; produtos florestais; modelos matriciais; conservação.

ABSTRACT

Euterpe edulis is a very important palm tree from the Brazilian Atlantic Forest due to its ecological and economic role. However, due to the indiscriminate overexploitation its populations has been reducing greatly. This study aimed to characterize the conservation status of a *E. edulis* population in a fragment of Atlantic Forest at Southern Bahia. We monitored this population along 5 running years in a 0.8 hectare. Environmental variables were also collected to test which factors could affect plant development and projection matrices analysis were performed to estimate the population growth rate and sensibility. The results showed that population's density is lower if compared with others studies. We verified a decrease in the seedling's recruitment over years, which were attributed to fragmentation side-effects, such as microclimate changes and / or reproductive isolation or inbreeding depression. We also observed that the low rate of transition from stages 1 to 2, represents a bottleneck for the population growth. These results emphasize the urgency of more long-term studies on the population ecology and genetic of *E. edulis* and also management strategies to promote the sustainability of such natural populations.

Key-words: Palms; forest products; matrix models; conservation; key-species.

1. INTRODUÇÃO

A palmeira juçara (*Euterpe edulis* Martius, Arecaceae) possui um meristema apical comestível, conhecido popularmente como “palmito”, que constitui um dos principais produtos florestais não-madeireiros – *NTFP*, do inglês *non-timber forest products* – explorados na Mata Atlântica (Reis *et al.*, 2000b). A espécie possui características favoráveis para o manejo florestal, tais como: ampla distribuição geográfica, grande abundância em suas áreas de ocorrência, ciclo de vida relativamente curto, posicionamento no estrato médio da floresta, o que evita a abertura de clareiras para seu manejo, forte interação com a fauna, e comercialização garantida (Silva Matos *et al.*, 1999; Reis *et al.*, 2000b). Em função disso, diversos autores vêm avaliando e propondo formas de extração sustentável desta palmeira (Orlande *et al.*, 1996; Pereira, 2000; Fantini e Guries, 2007).

Entretanto, apesar da possibilidade do manejo sustentável, hoje a espécie se encontra localmente extinta ou com populações perigosamente reduzidas na maior parte de suas áreas de ocorrência natural, por conta da exploração predatória e da perda de habitats (Galetti e Chivers, 1995; Reis e Guerra, 1998; Silva Matos e Bovi, 2002). Por ser uma palmeira de tronco solitário e que não regenera ao ser cortado, a retirada do palmito acarreta a morte da planta. As áreas de ocorrência natural, Florestas Ombrófilas e Semidecíduas pertencentes ao Domínio Mata Atlântica, encontram-se hoje fragmentadas em pequenos remanescentes, restando poucas áreas contínuas significativas (Myers *et al.*, 2000; SOS Mata Atlântica/INPE, 2008). Isto aliado à redução da densidade provocada pela exploração ilegal gerou um cenário constituído de pequenas populações em fragmentos isolados, o que vem comprometendo sua

capacidade de regeneração e a oferta de seus frutos para a fauna (sobretudo mamíferos – morcegos, porcos-do-mato, serelepes, veados, antas e pacas – e aves – sabiás, jacus, tucanos, macucos, jacutingas, bem-te-vi, aracuãs, arapongas e psitacídeos), com a qual a espécie possui destacado nível de interação (Galetti e Aleixo, 1998; Galetti *et al.*, 2000; Reis e Kageyama, 2000). Assim, a espécie é considerada “em perigo”, utilizando-se critérios da IUCN (Fundação Biodiversitas, 2006).

A elaboração de planos de manejo ou conservação bem sucedidos requer o levantamento de informações básicas da história de vida das espécies, o que envolve: o “*status*” ecológico da população (sua tendência atual, ou seja, aumento, declínio ou estabilidade), as fases do ciclo de vida da espécie que são mais relevantes à manutenção do crescimento populacional, os fatores que provocam as variações nas taxas vitais que as espécies apresentam, a biologia reprodutiva das espécies, e o fluxo gênico entre as populações (Schemske *et al.*, 1994; Reis, 1995; Reis *et al.*, 2000a,b).

Vários autores consideram os modelos matriciais estruturados por estágios os mais adequados para inferir de forma satisfatória sobre o *status* de populações de plantas, bem como identificar as etapas mais importantes dos ciclos de vida, uma vez que para plantas o estágio de desenvolvimento é mais relevante que sua idade cronológica (Schemske *et al.*, 1994; Caswell, 2001; Bruna, 2003). A maioria dos estudos com *E. edulis* publicados envolvendo aspectos demográficos foram desenvolvidos nas regiões sul e sudeste do país, sendo que poucos trabalharam com a dinâmica populacional (Tonetti, 1997; Fisch, 1998; Silva Matos *et al.*, 1999, Conte *et al.*

2000), e menos ainda foram os que tentaram relacionar aspectos demográficos com características ambientais (Fantini e Guries, 2007).

A porção de Mata Atlântica que se estende do norte do Espírito Santo ao sul da Bahia, chamada comumente de Corredor Central da Mata Atlântica, apresenta elevado nível de endemismo de espécies vegetais (Thomas *et al.*, 1998; Martini *et al.*, 2007; CEPF, 2008) e constitui um centro de divergência de espécies (Paglia, 2003), provavelmente em função de particularidades de relevo, clima e solos que a região apresenta. Os poucos estudos realizados em populações do estado da Bahia apontaram diferentes morfotipos para a espécie, como morfotipo “Bahia” (Bovi *et al.* 1987), que apresenta densidade populacional mais baixa e produção de frutos inferior ao observado no sul e sudeste (Silva *et al.*, 2009), e constataram baixo fluxo gênico entre populações de diferentes morfotipos, sugerindo um processo de isolamento reprodutivo que pode levar à especiação (Coelho, 2010). Em virtude das particularidades encontradas para a espécie nessa região, são necessários estudos demográficos e genéticos que melhor caracterizem o estado atual de conservação destas populações.

1.1. Estudos demográficos sobre *Euterpe edulis*

Um dos primeiros estudos demográficos sobre *E. edulis* foi realizado por Silva (1991), avaliando a estrutura populacional em uma área brejosa dentro de uma Mata Mesófila Semidecídua, na Reserva Santa Genebra, município de Campinas/SP. Nesse estudo a autora considerou quatro estágios de tamanho, observando várias características, dentre as quais podemos citar o número de folhas, a altura do indivíduo,

e o estado reprodutivo: plântula (plantas com no máximo 3 folhas), jovem (até 120 cm), imaturo (maior que 120 cm e sem evidências reprodutivas) e adulto (indivíduos reprodutivos). A autora baseou-se nos períodos ontogenéticos propostos por Gatsuk (1980), que utiliza o tamanho e estrutura da planta como medida de seu estágio de desenvolvimento, já que o tamanho está relacionado mais diretamente com a capacidade fotossintética. Utilizaram-se então análises da distribuição de frequência das medidas de altura para caracterizar os estágios de desenvolvimento considerados, encontrando uma grande abundância de indivíduos em todos os estágios, principalmente nas parcelas mais úmidas. O método de classificação dos estágios ontogenéticos para *E. edulis* aplicado neste trabalho serviu como base para estudos posteriores (Silva Matos e Watkinson, 1998; Silva Matos *et al.*, 1999)

No Parque Nacional Iguazu, Argentina (*bosque húmedo subtropical*), Placci e colaboradores (1992) verificaram a importância de *E. edulis* como espécie chave. Encontrou-se uma densidade de 788,75 indivíduos da espécie por hectare (não houve separação em estágios de desenvolvimento), representando a espécie com maior Índice de Valor de Importância (I.V.I.), 23,24%, o que, aliado a alta produção de frutos, fez os autores a considerarem como uma espécie chave dentro deste ecossistema.

Na Fazenda Intervalas, Vale do Ribeira/SP, em Floresta Ombrófila Densa, foi observado um total de 103,2 adultos por hectare, e 6.530 plântulas. Os resultados se encaixam no modelo de histograma de frequência do tipo “J reverso”, entretanto com alterações nas classes intermediárias, o que evidenciou, segundo os autores, a existência de uma intervenção num passado recente, não comprometendo a recuperação da estrutura populacional original (Fantini *et al.*, 1993),

Ainda no Vale do Ribeira/SP Silva Matos e Bovi (2002), estudando cinco fragmentos florestais (variando entre 2,5 e 10 hectares), encontraram em populações com densidades menores do que o verificado em outras áreas intactas na mesma região, além de uma estrutura populacional que não confirmou o padrão “J reverso” esperado para a espécie, tornando questionável a capacidade de manutenção da espécie nestes locais.

Em Blumenau/SC, também em Floresta Ombrófila Densa Montana, encontrou-se uma densidade de *E. edulis* de cerca de 56 adultos e 12.565 plântulas por hectare. O padrão espacial agregado foi observado para plântulas, jovem I e jovem II, e aleatório para imaturo I, imaturo II e adulto e a distribuição do tipo “J reverso” também foi observada nesta população (Reis *et al.*, 1996). Neste estudo os autores utilizaram o sistema de classificação de estágios de desenvolvimento proposto por Reis (1995), que por sua vez teve como base a proposta de Silva (1991), e que foi seguido mais tarde por outros autores, inclusive no presente estudo.

No Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia/SP, em Floresta Ombrófila Densa foram encontradas 6.819 e 4.042 plântulas por hectare e 227 e 132 adultos por hectare, em mata de planície e mata de encosta, respectivamente. Todas as classes apresentaram padrão agregado de distribuição, com distribuições de tamanho contínuas, sem lacunas nas classes de tamanho intermediárias, indicando não haver interrupções no recrutamento ou reprodução da espécie Kojima (2004). Em seu trabalho o autor também utilizou os seis estágios de desenvolvimento propostos por Reis (1995).

No município de Una/BA, em uma área distante aproximadamente 87 km da área do presente estudo foi observada uma estrutura demográfica semelhante aos estudos realizados no sul e sudeste do país. A densidade populacional, entretanto, se mostrou relativamente baixa, em comparação à outros estudos: 450 plântulas e 73 adultos por hectare (este último estágio mostrou densidade mais próxima à observada no sul e sudeste) (Silva *et al.*, 2009). Esse trabalho também seguiu os estágios de desenvolvimento propostos por Reis (1995).

Em uma área de Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas, no município de Paranaguá/PR, Tonetti (1997) estudou a estrutura populacional, o crescimento e a dinâmica do banco de plântulas (além da fenologia reprodutiva). O trabalho também teve como base o sistema proposto por Reis (1995), desconsiderando, porém, a separação em estágios imaturo I e II, considerando ambos apenas como imaturo. O autor encontrou 1.020 a 1.560 (para os anos de 1995 e 1996, respectivamente) plântulas por hectare e 8 a 9 adultos por hectare. O autor também verificou a sobrevivência no banco de plântulas durante o período de um ano, constatando uma maior mortalidade para os estágios mais jovens, como já esperado: plântulas, 71,5% de sobrevivência; jovem I, 95,7% de sobrevivência; jovem II, 100%.

Em área de Floresta Ombrófila Densa em Pindamonhangaba/SP foi analisada a dinâmica populacional da espécie e verificou-se que *E. edulis* correspondeu a 51 % dos indivíduos arbóreos (com DAP maior ou igual a 5 cm) (Fisch, 1998). Nesse estudo levou-se em consideração nove classes de desenvolvimento, distintas entre si pela altura dos indivíduos. A população de *E. edulis* estudada apresentou com uma taxa

finita de crescimento $\lambda = 1,16$ (que representaria uma população crescendo 16 % ao ano), com grande número de indivíduos reprodutivos.

Na Reserva Santa Genebra, município de Campinas/SP, também avaliando a dinâmica populacional, foi observada uma taxa finita de crescimento $\lambda = 1,24$, e puderam confirmar a dependência de densidade da transição do primeiro para o segundo estágio de desenvolvimento (Silva Matos *et al.*, 1999).

Fantini e Guries (2007) mostraram uma correlação negativa entre densidade e abundância de outras plantas arbóreas e as taxas de regeneração, sobrevivência e crescimento, em uma área de Floresta Ombrófila Densa no município de Eldorado do Sul/SP. Os autores também demonstraram que nessa população a retirada de indivíduos maiores de 9 cm de DAP (Diâmetro à altura do Peito), mantendo-se o mínimo de 50 indivíduos previstos na legislação estadual, aumentou as taxas de crescimento dos indivíduos mais jovens.

De forma geral, pode-se observar que em áreas de Floresta Ombrófila Densa a palmeira juçara se distribui amplamente pela mata até uma altitude de 750-1000m (Fantini *et al.*, 1993; Ribeiro *et al.*, 1994; Reis *et al.*, 1996; Conte *et al.*, 2000; Henderson, 2000; Kojima, 2004), sendo que nas áreas de Floresta Ombrófila Densa Montana a espécie apresenta populações com densidade maior do que em áreas de menor altitude, provavelmente em função da maior pluviosidade gerada pelas chuvas orográficas nas áreas de montanha. Enquanto isso, nas Florestas Semidecíduais, a espécie tem sua ocorrência limitada às áreas brejosas, onde encontra-se, então, em intensa abundância (Placci *et al.*, 1992; Alves, 1994; Silva Matos *et al.*, 1999, Souza e Martins, 2005; Teixeira e Assis, 2005).

Estas diferenças de densidade evidenciam a dependência de *E. edulis* de ambientes com uma maior capacidade de retenção de umidade. Isto deve se relacionar à natureza moderadamente recalcitrante das sementes (Bovi, 1990; Andrade *et al.*, 2001) e sobretudo ao sistema radicular radial e superficial, onde a maior parte da superfície da absorção das raízes encontra-se a até 20 cm de profundidade no solo nos indivíduos adultos (Bovi *et al.*, 1978), sendo ainda mais superficial nos indivíduos mais jovens. Este raciocínio é corroborado pelo indício de que as populações de áreas de solos arenosos (que possuem a princípio menor capacidade de retenção de água) apresentariam menor densidade de indivíduos (Tonetti, 1997; Silva *et al.*, 2009).

A influência da luminosidade no crescimento inicial de *E. edulis* foi analisada por Pinheiro e colaboradores (1988), no município de Piracicaba/SP, em experimentos conduzidos sob plantações de *Pinus kesiya*, com diferentes intensidades de desbaste dessa espécie. Os autores observaram maior mortalidade nas plântulas nas áreas sob pleno sol.

Nodari Jr. e colaboradores (1997; apud Fisch, 1998) estudaram como a umidade do solo e a luminosidade podem afetar o crescimento de *E. edulis*, em uma clareira de 240 m², e em condições de dossel semi-fechado e fechado. Os autores verificaram que a umidade favorece o recrutamento de plântulas, mas tem pouco efeito sobre o crescimento de jovens. Os jovens têm o crescimento favorecido em condição de maior luminosidade, onde crescem 4 vezes mais que em condições de dossel semi-fechado, e 36 vezes mais que sob dossel fechado. Estudo experimental acerca do crescimento inicial de *E. edulis* sob diferentes níveis de sombreamento revelou um nível ótimo de

crescimento entre 20-30% de irradiância (luz solar total), sendo que abaixo de 20% e acima de 70% ocorria inibição da produção de biomassa (Nakazono *et al.*, 2001).

Nogueira Jr. e colaboradores (2003) avaliaram a influência da umidade do solo no desenvolvimento de plântulas e jovens de *E. edulis*, onde verificaram maior densidade de indivíduos em solos saturados ou semi-saturados do que em área de meia-encosta e platô. No estudo não foi observada diferença na produção de folhas ou segmentos foliares entre os diferentes tipos de solo; as plântulas tiveram maior crescimento em altura e diâmetro de colo em solos saturados e meia-encosta, e os jovens apresentaram crescimento em altura e em diâmetro do colo maior em meia-encosta e no platô.

Avaliando seus dados e relacionando com aqueles levantados por Nodari e colaboradores (1997; apud Fisch, 1998), Fisch (1998) aponta que *E. edulis* alcança em geral grandes densidades em matas onde as condições são extremas para outras espécies, como baixa luminosidade, solos com saturação hídrica, solos pouco profundos e encostas.

1.2. O modelo matricial

Os estudos de dinâmica populacional, além do caráter descritivo (envolvendo estrutura populacional, taxas de crescimento/sobrevivência e curvas de sobrevivência), possuem hoje uma abordagem que busca fornecer uma maior capacidade de previsibilidade das flutuações populacionais no futuro (Fisch, 1998; Akçakaya *et al.*, 1999). Neste contexto, os modelos matriciais possibilitam a elaboração de projeções futuras para as densidades populacionais, onde é possível a simulação de intervenções

no número de indivíduos e alterações nos seus parâmetros de vida. Tais modelos permitem que se trate de forma diferenciada as variadas classes de idade/desenvolvimento que a história de vida de uma espécie pode apresentar, considerando parâmetros específicos de sobrevivência, crescimento e fecundidade para cada classe (Lefkovitch, 1965; Akçakaya *et al.*, 1999; Caswell, 2001).

Os modelos matriciais são baseados na álgebra matricial, sendo constituídos por um vetor coluna com i linhas e uma matriz quadrada $i \times i$, onde i representa cada classe considerada no modelo, que pode ser estruturado por faixa etária, classe de tamanho ou estágio ontogenético (Lefkovitch, 1965; Hartshorn, 1975; Caswell, 2001). O vetor coluna v representa o número de indivíduos em cada classe, e a matriz quadrada – chamada matriz de projeção – representa os coeficientes de transição para cada classe.

Para a elaboração da matriz de projeção considera-se que cada indivíduo, de um período amostral ao próximo, possui basicamente três caminhos: morrer; sobreviver e permanecer na mesma classe; sobreviver e passar a outra classe adiante. Ainda há para algumas espécies a possibilidade de um indivíduo regredir uma ou mais classes, mas como não foi o caso de *E. edulis* neste estudo não trataremos desse caso específico. Desta forma a elaboração da matriz de projeção envolve o cálculo das taxas de sobrevivência (Equação a) e transição (Equação b), para cada classe, além do registro do número de novos indivíduos recrutados a cada ano (Caswell, 2001).

Através dessas taxas podem-se calcular então os parâmetros *P-G-F* utilizados para construir a matriz de transição, que representam a taxa de permanência (*P*; Equação c), a taxa de progressão (*G*; Equação d), e a taxa de fecundidade por

indivíduo reprodutivo (F ; Equação e) (Fisch, 1998; Caswell, 2001). Estes parâmetros geram a matriz de projeção M (Figura 1), uma matriz quadrada não-negativa e irredutível, que ao multiplicar o vetor coluna v (referente ao número de indivíduos em cada classe no tempo t) fornece o número de indivíduos no tempo $t + 1$. Esta multiplicação pode ser repetida de modo a fornecer o número de indivíduos em cada classe no tempo $t + n$. A diagonal principal da matriz é formada pelos parâmetros P de cada estágio; a subdiagonal inferior é formada pelos parâmetros G ; e a primeira linha representa o número de progênies produzidas por cada classe, formado pelos parâmetros F (à exceção da permanência da primeira classe). Se não houver possibilidade de retrocesso de estágios nem de avançar mais de um estágio em um único intervalo de tempo, então o restante dos coeficientes é zero (Hartshorn, 1975) (Figura 1).

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} P_0 & 0 & \dots & 0 & F \\ G_0 & P_1 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & G_1 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & G_{n-1} & P_n \end{bmatrix}$$

Figura 1: Modelo de matriz de projeção.

Equação a) $\sigma_{ij} = \frac{S_i}{n_i}$

em que:

σ_{ij} (sigma) representa a taxa de sobrevivência das plantas em cada classe j
no ano i ;

S_i representa o número de plantas que sobreviveram durante aquele ano;

n_i representa o número de plantas vivas no início do ano.

Equação b) $\gamma_{ij} = \frac{r_i}{S_i}$

em que:

γ_{ij} (gama) representa a taxa de transição de indivíduos de uma classe para
outra classe;

r_i representa o número de novas plantas aparecendo, anualmente, em cada
classe.

Equação c) $P = \sigma(1 - \gamma)$

em que:

P representa a probabilidade de sobreviver e permanecer na mesma classe;

Equação d) $G = \sigma * \gamma$

em que:

G representa a probabilidade de sobreviver e passar à próxima classe:

Equação e) F (fecundidade)

em que:

F = número de plântulas (plantas na menor classe) produzidas / número de indivíduos reprodutivos no ano anterior

As matrizes de projeção possuem uma raiz dominante latente λ , que segundo Leslie (1945, apud Hartshorn, 1975) é equivalente a e^r , onde r é a taxa intrínseca de crescimento populacional na equação de crescimento exponencial (Equação f), quando a população atinge uma distribuição estável entre as classes (distribuição estágio/idade-estável). O valor desta raiz dominante λ será igual a 1 quando $r = 0$, ou seja, crescimento nulo, em que os nascimentos apenas repõem a mortalidade.

Os autovetores direito e esquerdo da matriz correspondem, respectivamente, à estrutura estágio/idade-estável e o valor reprodutivo de cada estágio ou idade (Piñero *et al.*, 1984; Fisch, 1998; Caswell, 2001). Estes valores permitem a elaboração das análises de sensibilidade (Equação g) e elasticidade (Equação h). Tais análises permitem a inferência de quanto sensivelmente λ responde às alterações em um determinado parâmetro da matriz. Enquanto as análises de sensibilidade mensuram o

efeito absoluto destas alterações em λ , as análises de elasticidade medem a contribuição proporcional de cada parâmetro ao valor de λ observado (de Kroon et al., 1986; Caswell, 2001).

Equação f) $N_t = N_0 e^{rt}$

Equação g) $S_{ij} = v_j * w_i / [v , w]$

em que:

S_{ij} representa a sensibilidade do ij-ésimo elemento da matriz;

v e w representam, respectivamente, os maiores autovalores esquerdo e direito da matriz.

Equação h) $e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) * S_{ij}$

em que:

e_{ij} representa a elasticidade do ij-ésimo elemento da matriz.

a_{ij} representa o ij-ésimo elemento da matriz.

2. JUSTIFICATIVA

A Mata Atlântica brasileira é considerada um *hot-spot*, ou seja, um dos biomas de prioritários à conservação da biodiversidade mundial (Myers *et al.* 2000). Como o desenvolvimento econômico do Brasil desde a colonização europeia concentrou-se no litoral, a área do Domínio Mata Atlântica hoje é responsável por cerca de 80% do PIB nacional e nela vivem mais de 60% da população brasileira, ocupação que há séculos vem exercendo pressão sobre este bioma (Consórcio Mata Atlântica/UNICAMP, 1992; SOS Mata Atlântica/ INPE, 2008). Devido à exploração madeireira, ao crescimento urbano e à expansão agrícola, a Floresta Atlântica possui atualmente apenas 7,91% de sua área original, em um processo intenso de fragmentação florestal, sendo a Bahia um dos estados que mais sofrem com o desmatamento, e possuindo uma das paisagens florestais mais fragmentadas do país (SOS Mata Atlântica/INPE, 2008) (Figura 2).

A faixa litorânea situada entre o Rio Jequitinhonha e o Rio de Contas engloba uma parcela significativa da Mata Atlântica do Nordeste brasileiro, dotada de incrível biodiversidade e considerada um dos principais centros de endemismo deste ecossistema (Araújo *et al.* 1998). Nos últimos anos, no entanto, vem crescendo rapidamente a pressão antrópica sobre estes remanescentes, devido ao crescimento turístico proporcionado pela construção dos novos trechos da Rodovia BA 001, além da ampliação e construção de novos aeroportos na região. Desde então essa região, principalmente o município de Itacaré, está fortemente inserida no cenário turístico internacional, e ações de desenvolvimento do turismo local incluem construção de novas estradas, portos, aeroportos, complexos hoteleiros, e tais investimentos são

feitos sem que haja planejamento ou estrutura adequados para a mitigação e reparação dos danos ambientais causados (Araújo *et al.* 1998; Bahia, 2010).

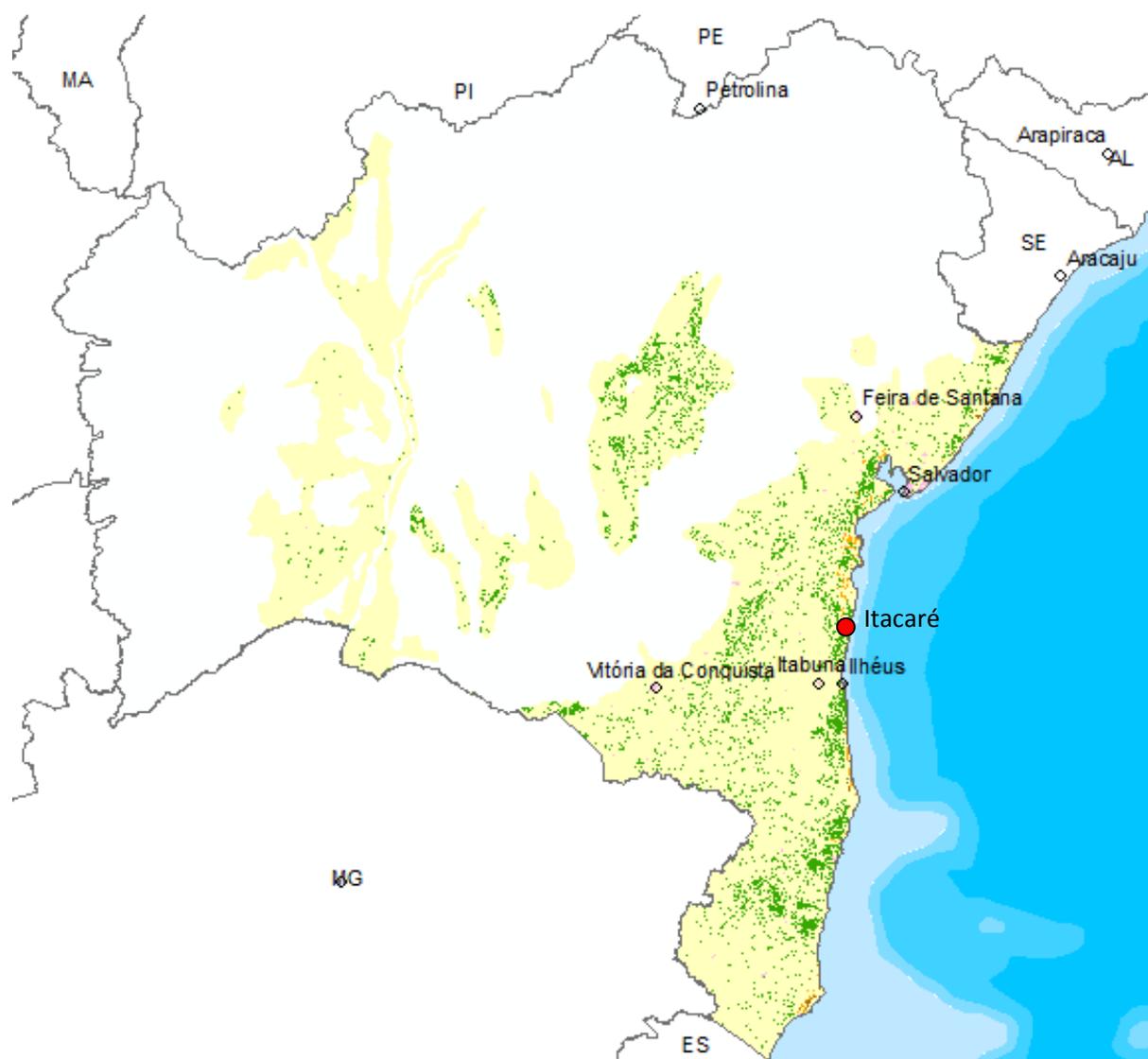


Figura 2: Remanescentes florestais no estado da Bahia em 2008. Em verde os remanescentes florestais; em amarelo a área original do Domínio Mata Atlântica no estado. Fonte: SOS Mata Atlântica/INPE, 2008.

Estratégias de conservação se fazem necessárias a fim de conter os danos ecológicos provocados pelo aumento da fragmentação dessas florestas, e devido à escassez de recursos para a pesquisa ambiental, são necessários estudos sobre as espécies que desempenham papel destacado nesses ecossistemas. A palmeira juçara (*Euterpe edulis* Martius) é uma espécie prioritária por apresentar ampla distribuição geográfica, grande importância econômica e forte interação com a fauna. Por produzir grande quantidade de frutos comestíveis, de forma sincronizada com as épocas de escassez de recursos, os frutos de *E. edulis* servem como uma fonte de recurso para várias espécies frugívoras da Floresta Atlântica, como mamíferos (morcegos, porcos-do-mato, serelepes, veados-do-mato, antas e pacas) (Reis e Kageyama 2000) e aves (sabiás, jacus, tucanos, macucos, jacutingas, bem-te-vi, aracuãs, arapongas e psitacídeos) (Galetti e Chivers, 1995). Estes animais agem como dispersores de outras espécies vegetais, e esta forte interação com a fauna e seu destacado papel na sucessão ecológica faz a espécie ser considerada por alguns autores como uma “espécie-chave” dentro desses ecossistemas (Placci *et al.*, 1992).

A espécie também apresenta características que permitiriam conciliar os ideais de manejo e conservação florestal, possibilitando a extração para pequenos e grandes proprietários com um mínimo de impacto, desde que realizados estudos prévios da estrutura populacional e sobre a capacidade de regeneração, a fim de garantir a sustentabilidade da exploração (Silva Matos, 1999; Reis *et al.*, 2000).

A espécie é utilizada desde muito tempo por populações indígenas, mas seu declínio acentuou-se a partir das décadas de 30 e 40, quando o crescimento das classes sociais média e alta, aliado à industrialização do país, criaram uma demanda de

mercado que incentivou o desenvolvimento das tecnologias de processamento do palmito. Surgem, então, grandes empresas beneficiadoras, que optam por não serem proprietárias das áreas de extração e passam a comprar somente o produto extraído por terceiros, geralmente de forma ilegal. Perde-se por conta disso o vínculo da produção com o beneficiamento do palmito. Tal fato faz com que os pequenos produtores percam espaço para os coletores clandestinos, os “palmiteiros”, que se tornam os maiores fornecedores de palmito para as grandes empresas, mediante matéria-prima roubada de áreas públicas e privadas. (Orlande *et al.*, 1996; Galetti e Fernandez, 1998; Reis *et al.*, 2000a). Mais recentemente vêm sendo realizadas propostas de extração sustentável de frutos de *E. edulis* para a produção de polpa para sucos e vitaminas, principalmente no sul e sudeste do Brasil.

Vários autores (Zimmermann, 1991; Placci *et al.*, 1992; Galetti e Chivers, 1995; Galetti e Aleixo, 1998; Galetti *et al.*, 2000; Reis e Kageyama, 2000; Silva Matos e Bovi, 2002) chamam a atenção para a dizimação da espécie para a obtenção do palmito, comprometendo sua capacidade de regeneração e a oferta de seus frutos para a fauna. A exploração predatória tornou a espécie localmente extinta em várias áreas de sua ocorrência natural, sendo atualmente considerada “em perigo” pelos critérios da IUCN (Fundação Biodiversitas, 2006).

Diante do exposto, fica evidente a necessidade de conciliar os estudos sobre *E. edulis* com a conservação da Mata Atlântica. Tendo em vista as particularidades dos morfotipos da espécie identificados no sul da Bahia (Bovi *et al.*, 1987) são essenciais estudos de dinâmica populacional na região, de forma a caracterizar o *status* ecológico e o papel do ambiente como filtro na organização das populações (Martini, 1996; Fisch,

1998). Apesar dos numerosos estudos desenvolvidos com a espécie, a maioria destes não considerou a influência do ambiente sobre as populações em questão. Sendo assim, é necessária uma melhor compreensão sobre os fatores que determinam o sucesso e a mortalidade dos indivíduos de *E. edulis* em cada estágio de desenvolvimento. Por conta do avanço da fragmentação florestal e aumento do número de habitantes na região espera-se que as populações de *E. edulis* estejam enfrentando uma situação de vulnerabilidade ou mesmo já apresentem declínio populacional.

Este trabalho teve como objetivo avaliar a dinâmica de uma população de *E. edulis* em um fragmento Floresta Ombrófila Densa, no município de Itacaré, estado da Bahia, através do uso de modelo matricial, relacionando a dinâmica populacional a variáveis ambientais. Desta forma este estudo pretende responder às seguintes questões: a) qual o *status* ecológico atual desta população?; b) quais fases da história de vida desta população são mais relevantes à manutenção do crescimento populacional?; c) quais variáveis ambientais mais influenciam a dinâmica populacional? Por último, pretendemos propor estratégias para a conservação das populações de *E. edulis* no sul da Bahia.

3. MÉTODOS

3.1. Descrição da área de estudo

Este estudo foi conduzido em uma área de Mata Atlântica (Floresta Ombrófila Densa), no município de Itacaré, estado da Bahia. O fragmento selecionado possui uma área aproximada de 200 ha, inserido parcialmente na Fazenda Alto da Esperança, onde se localiza o bloco amostral ($14^{\circ} 21' 54.80''$ S; $39^{\circ} 1' 53.16''$ O) (Figura 3). A região apresenta uma matriz constituída por pequenas fazendas com cultivos característicos de agricultura familiar (como coco, mandioca, abacaxi), formando um mosaico de fragmentos florestais que variam em tamanhos de 10 a 300 hectares. A dois quilômetros do fragmento estudado localiza-se a maior área de floresta contínua da região, o Parque Estadual Serra do Conduru e a Reserva Particular da Fazenda Capitão, que juntas somam pouco mais de 10.000 hectares. Há relatos que na região a extração clandestina de palmito para comercialização não ocorre há quarenta anos, mas a caça de animais silvestres ainda é uma prática ocasional de algumas famílias, podendo comprometer a dispersão de sementes zoocóricas.

O clima da região é classificado como *Af* pelo sistema de Köppen – Tropical Equatorial úmido, com precipitação total anual superior a 2.000 mm e precipitação média mensal superior a 60 mm em todos os meses do ano – com chuvas em maior intensidade entre março e agosto (CEPRAM, 1996). Os solos são formados por sedimentos da Formação Barreiras com espessura variável, capeando o material pedogenizado das rochas granulíticas presentes no embasamento (CEPRAM, 1996). O relevo é constituído por morros arredondados individualizados por vales abertos, geralmente em forma de 'U', estando a área de estudo localizada a aproximadamente

200 metros de altitude. A vegetação local é caracterizada como Floresta Ombrófila Densa, apresentando uma estratificação bem definida, com dossel emergente, estratos arbóreos, arbustivos e herbáceos, além de possuir o maior índice de riqueza de espécies arbóreas do Brasil (Thomas *et al.* 1998; Martini *et al.* 2007). O fragmento estudado pode ser caracterizado como em estágio avançado de regeneração, já tendo sofrido extração seletiva de madeira.

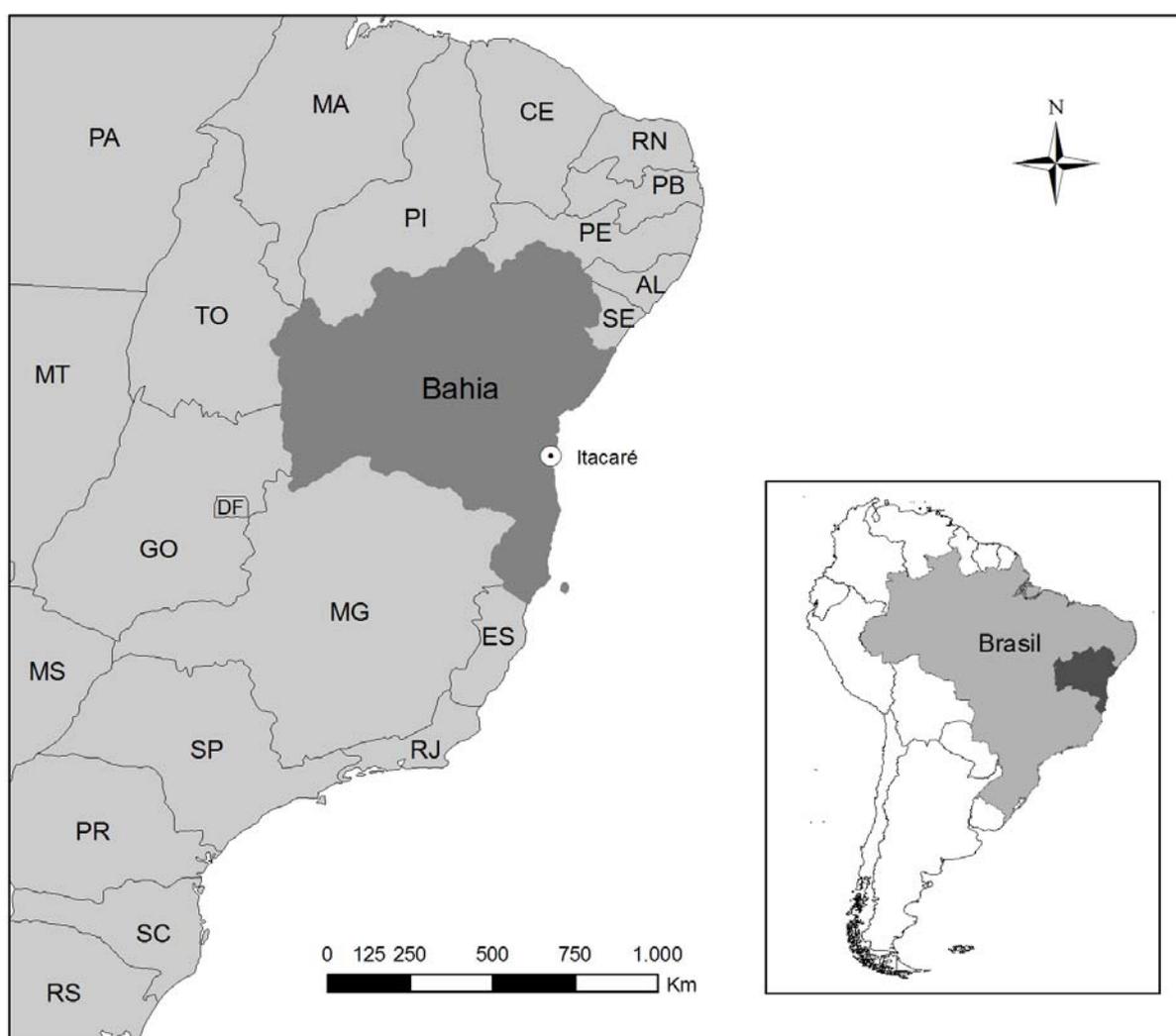


Figura 3: Mapa de localização da área de estudo.

3.2. Descrição da espécie

Euterpe edulis Mart. (Martius, Arecaceae) – popularmente conhecido como “palmeira juçara” ou “palmito” – é uma palmeira monopodial (não-estolonífera, não-perfilhante), com estipe reto e cilíndrico, com diâmetro variando de 8 a 30 cm quando adulto, apresentando copa formada por um tufo de 15 a 20 folhas grandes no ápice e indivíduos adultos que podem chegar a 20 m de altura (Carvalho, 1994). Possui estratégia reprodutiva do tipo “banco de plântulas”, com seus indivíduos começando a florescer entre 6 a 8 anos de idade (Silva Matos *et al.*, 1999). A espécie tem distribuição preferencial ao longo do litoral brasileiro, na Floresta Ombrófila Densa, desde o sul da Bahia (15°S) até o norte do Rio Grande do Sul (30°S), ocorrendo também na maior parte das formações Estacional Decidual e Semidecidual; posiciona-se no estrato médio destas formações florestais (Henderson, 2000).

Foi identificada na Bahia a ocorrência de um diferente morfotipo de *E. edulis* (Bovi *et al.*, 1987), que se diferencia nitidamente em campo por apresentar sua bainha foliar com coloração avermelhada (morfotipo “palmito-vermelho”) ou amarelada (morfotipo “palmito-amarelo”). Alguns autores chegam a considerar estes morfotipos como uma espécie distinta, o *Euterpe espiritosantensis* Fernandes (Lorenzi *et al.*, 2004). Contudo, *Euterpe espiritosantensis* Fernandes é tratada geralmente como uma espécie restrita ao município de Santa Teresa/ES, sendo que outros autores ainda desconsideram suas diferenças em relação à *E. edulis* (Henderson, 2000).



Figura 4: Indivíduo adulto na área de estudo. Pode-se observar a bainha foliar avermelhada, característica do morfotipo “palmito-vermelho” (Bovi *et al.*, 1987). Foto: Rodolpho Mafei.

A população aqui estudada pertence ao morfotipo vermelho (Figura 4), que apresenta um número inferior de ráquias por infrutescência (56) em relação a outras populações de *E. edulis* localizadas no Sul e Sudeste do Brasil (168), que conseqüentemente produzem uma quantidade inferior de flores e frutos (Bovi *et al.*, 1987). Estudos genéticos recentes indicaram que a ocorrência destes diferentes morfotipos poderia ser conseqüência de um processo de especiação em andamento (Coelho, 2010).

3.3. Amostragem da população

3.3.1 Classificação em estágios ontogenéticos

A fim de se avaliar os aspectos demográficos de forma pormenorizada a população estudada foi classificada em estágios ontogenéticos, segundo a proposta de Reis (1995), na qual se fez uma pequena adaptação em relação ao primeiro estágio, chamado plântula. Este autor considerou plântulas os indivíduos com até 10 cm de altura – medida na do ponto de inserção da folha mais jovem com a folha imediatamente anterior – enquanto neste estudo preferiu-se considerar plântulas apenas os indivíduos com até as duas primeiras folhas abertas. Para tal adaptação levamos em conta os trabalhos de Gatsuk e colaboradores (1980) e Venturi e Paulilo (1998). Os primeiros consideraram plântula apenas os indivíduos cuja nutrição ainda é oriunda de substâncias produzidas pela planta-mãe e estocadas na semente, que ainda apresentariam estruturas embrionárias. Já Venturi e Paulilo (1998) constataram que os indivíduos de *E. edulis* são dependentes das reservas de nutrientes da semente apenas até a abertura da segunda folha, e após este período passam a contar apenas com sua

própria capacidade fotossintetizante e com a disponibilidade de luz do ambiente onde germinaram. A classificação em estágios ontogenéticos é apresentada na Tabela 1.

Tabela 1. Classificação em estágios ontogenéticos da população de *E. edulis* em Itacaré/BA. Adaptada da proposta de Reis (1995).

Estágio	Descrição
Plântula	Indivíduos com até as duas primeiras folhas abertas. Estágio relacionado com a dependência das reservas de nutrientes da semente (Venturi e Paulilo, 1998).
Jovem 1	Desde indivíduos que já emitiram a terceira folha até indivíduos com uma altura de 30 cm, medida da base do estipe até o ponto de inserção da folha mais jovem com a folha imediatamente anterior. Estágio relacionado com o esgotamento das reservas de nutrientes da semente.
Jovem 2	Maiores que 30 cm mas ainda sem exibir o estipe lenhoso. Estágio onde ocorre investimento em expansão da área foliar.
Imaturo 1	Plantas que já apresentam estipe exposto, porém inferior a 1,3 m. Início do crescimento vertical.
Imaturo 2	Estipe exposto maior que 1,3 m, mas sem evidência de emissão de inflorescência.
Adulto	Reconhecidos pela presença de estruturas reprodutivas, como inflorescências, infrutescências, cicatrizes na bainha foliar, ou mesmo cachos recém-caídos junto à planta, quando fica evidente a origem deste cacho.

3.3.2 Bloco amostral e censo anual

No ano de 2003 foi demarcada no fragmento citado uma área 8.000 m² (80 X 100 m), encaixada de forma a compreender feições de topo de morro, vertente e fundo de vale, sendo que o bloco amostral iniciava e terminava em topos de morro, passando por duas vertentes (aqui chamaremos vertentes leste e oeste) e um fundo de vale. O perfil do terreno é de desnível suave, sendo que dos topos de morro para o fundo de vale observa-se uma cota de aproximadamente 15 metros. O bloco foi posicionado de forma

às suas parcelas mais externas NE e NW ficassem situadas a uma média de 40 metros das bordas do fragmento. Este bloco amostral foi subdividido em parcelas de 10 X 10 m, dentro das quais foram marcados todos os indivíduos de *E. edulis* nos estágios imaturos 1 e 2 e adultos. Em sub-parcelas de 25 m² (5 X 5 m), inseridas nas parcelas de 10 X 10 m, foram marcados os todos os indivíduos de *E. edulis*, incluindo os estágios mais jovens (plântulas, jovens 1 e 2). Os indivíduos foram marcados com plaquetas de alumínio e medidos. Para os estágios plântulas, jovens 1 e 2 e imaturos 1 foi considerada como medida de tamanho a altura da base do estipe até o ponto de inserção da folha mais jovem com a folha imediatamente anterior, e para imaturos 2 e adultos foi medido o diâmetro na altura do peito (DAP). Estas medidas foram tomadas anualmente de 2003 a 2007, entre outubro e novembro.

Nos indivíduos adultos foi registrada ainda a produção de infrutescências a cada ano. Para estimar a produção média de frutos por infrutescência, no ano de 2005 foram coletadas cinco infrutescências de diferentes indivíduos adultos, localizados a uma distância média de 500 m do bloco amostral.

3.3.3 *Dinâmica populacional*

A partir destes dados demográficos foram elaborados histogramas de estágios ontogenéticos e calculadas as taxas de crescimento individuais (H), sobrevivência (σ) e transição (γ), para cada estágio ontogenético. Através destas taxas calculamos então os parâmetros *P-G-F* utilizados para construir a matriz de projeção, que representam a probabilidade de permanência (P), a probabilidade de progressão (G) e a taxa de fecundidade por indivíduo reprodutivo (F). Em inglês é utilizado para G o termo *growth*,

que evitaremos para não confundir com o crescimento individual em altura; também não utilizaremos o termo “transição”, para discernir da taxa de transição γ . O método de elaboração da matriz de projeção é descrito detalhadamente por Caswell (2001).

A partir da matriz de projeção utilizamos o software PopTools versão 3.2.3 (Hood, 2010) para gerar: a) a taxa intrínseca de crescimento r , que representa a taxa a que a população cresceria no próximo intervalo de tempo, uma vez mantendo-se os parâmetros de vida do intervalo anterior; b) a taxa finita de crescimento λ , que representa a taxa a que a população cresceria ao atingir uma distribuição estável entre os estágio ontogenéticos; e c) as matrizes de sensibilidade e elasticidade, que nos permitem avaliar a contribuição de cada parâmetro da matriz de projeção na formação das taxas reprodutivas apresentadas (Caswell, 2001).

Para melhor caracterizar o estado atual da população e seu desempenho futuro utilizamos projeções do tamanho populacional para os próximos quarenta anos, simulando cenários com base nos parâmetros médios observados para todo o período de estudo e ainda para os períodos mais ou menos favoráveis observados. Rodamos ainda uma projeção com base num cenário de perda de 5 pontos percentuais nas taxas de permanência observadas nos últimos dois anos. Para estas projeções também foi utilizado o software PopTools versão 3.2.3 (Hood, 2010).

3.4 Estrutura de habitat

Informações sobre as variáveis de estrutura de habitat foram coletadas em abril de 2005.

3.4.1 Pluviosidade

Não foi possível obter dados diretos de pluviosidade na área de estudo devido a problemas técnicos apresentados pelas estações meteorológicas mais próximas, que provocaram a interrupção da coleta desses dados durante o período da pesquisa. Dessa forma optamos por utilizar dados de quantis de anomalias climáticas gerados pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2010). Este tipo de análise indica o quanto a pluviosidade em um determinado período se afasta da normal climática para uma determinada área. Para esta análise os dados foram agrupados em “Verão” (período de setembro a fevereiro) e “Inverno” (período de março a agosto).

3.4.2 Solos

Para caracterização dos solos da área foram retiradas réplicas de amostras de solo em cada parcela amostral, analisadas seguindo sempre as normas técnicas da ABNT (Associação Brasileira de Normas Técnicas): a) teor de matéria orgânica total, utilizando-se o método da ignição, com a incineração da réplica em mufla a 550°C; b) teor de umidade, por perda de peso após dessecação a 100-110°C em estufa; c) composição granular do solo, separando as frações areia, silte e argila através do método combinado de peneiramento e sedimentação.

3.4.3 Luz

A disponibilidade de luz no ambiente foi avaliada indiretamente por meio de fotografias hemisféricas (Jennings *et al.*, 1999), tiradas em todas as parcelas no centro do quadrante de amostragem de indivíduos jovens, utilizando uma lente hemisférica

tipo “olho-de-peixe” de 28 mm (Fish-eye converter Nikkor FC-E8, Nikon Corporation, Tokyo, JP), para a câmera Nikon Coolpix 4300 (Nikon Corporation, Tokyo, JP). A câmera foi orientada horizontalmente e alinhadas ao norte magnético com uso de mesa auto-niveladora (*self-leveling camera mount*, Delta T Devices Ltd., Cambridge, UK), posicionando a lente a uma altura de 1,5 m do solo (Robison e McCarthy, 1999). As fotos foram tiradas com céu nublado, em preto e branco, em modo FishEye; sem flash; autofocus; exposição ao infinito; compressão 1:4 JPEG (Fine); resolução 1600 X 1200 (“full size”); *f*/2.6 (*f*-stop) (Frazer *et al.*, 2001; Inoue *et al.*, 2004). As fotos foram tiradas com diferentes compensações de luz, de modo a se definir *a posteriori* quais apresentavam maior contraste (Hale e Edwards, 2002). As fotografias foram analisadas com auxílio do software HemiView 2.1 (Delta-T Devices Ltd., 1999). Os parâmetros gerados escolhidos para caracterizar a disponibilidade de luz no ambiente e suas respectivas siglas foram: percentagem de abertura de dossel (VisSky), índice geral de área foliar (LAI), índice de uniformidade de dossel (LAIDev) e índices de inferência da radiação que chega abaixo do dossel, sendo radiação total (TotBe), radiação direta (DirBe), radiação difusa (DifBe).

3.4.4 Análises da interação história de vida e ambiente

Na caracterização da composição granular do solo e das variações climáticas no período de estudo, foram gerados gráficos de dispersão de dados do tipo “box plots”. Nestas análises os dados climáticos foram divididos em duas séries de 6 meses, denominadas “verão” (setembro a fevereiro) e “inverno” (março a agosto).

A relação entre as demais variáveis ambientais com as taxas da tabela de vida de *E. edulis* foi analisada por meio de regressões múltiplas. Para tanto verificamos anteriormente a existência de correlação entre as variáveis ambientais, de modo a evitar multicolinearidade (ou seja, correlação entre as variáveis preditoras; Graham, 2003). Desta forma, para realizar estas análises optamos pela utilização das percentagens de umidade de solo (que mostrou-se correlacionado com a percentagem de matéria orgânica e areia), de abertura de dossel (VisSky, correlacionado com os índices de radiação) e do índice de uniformidade de dossel (LAIDev, correlacionado com o LAI). A utilização de análises multivariadas não foi possível devido ao excesso de valores nulos encontrados para as taxas da história de vida da população, nas parcelas onde indivíduos de um determinado estágio não ocorriam.

4 RESULTADOS

4.1 A dinâmica da população

A população apresentou acentuada redução no número total de plântulas a cada ano (Figura 5). O número de indivíduos no estágio jovem 1 cresceu no período de 2003 a 2005, mas depois diminuiu, acompanhando a tendência das plântulas. Enquanto isso, o número de jovens 2 tem um pequeno aumento, e os demais estágios se mantêm em número relativamente constante. Como consequência, o número total de indivíduos por hectare na população estudada oscilou em 4.394, 4.581, 4.835, 4.578 e 3.655 para os anos 2003, 2004, 2005, 2006, 2007, respectivamente.

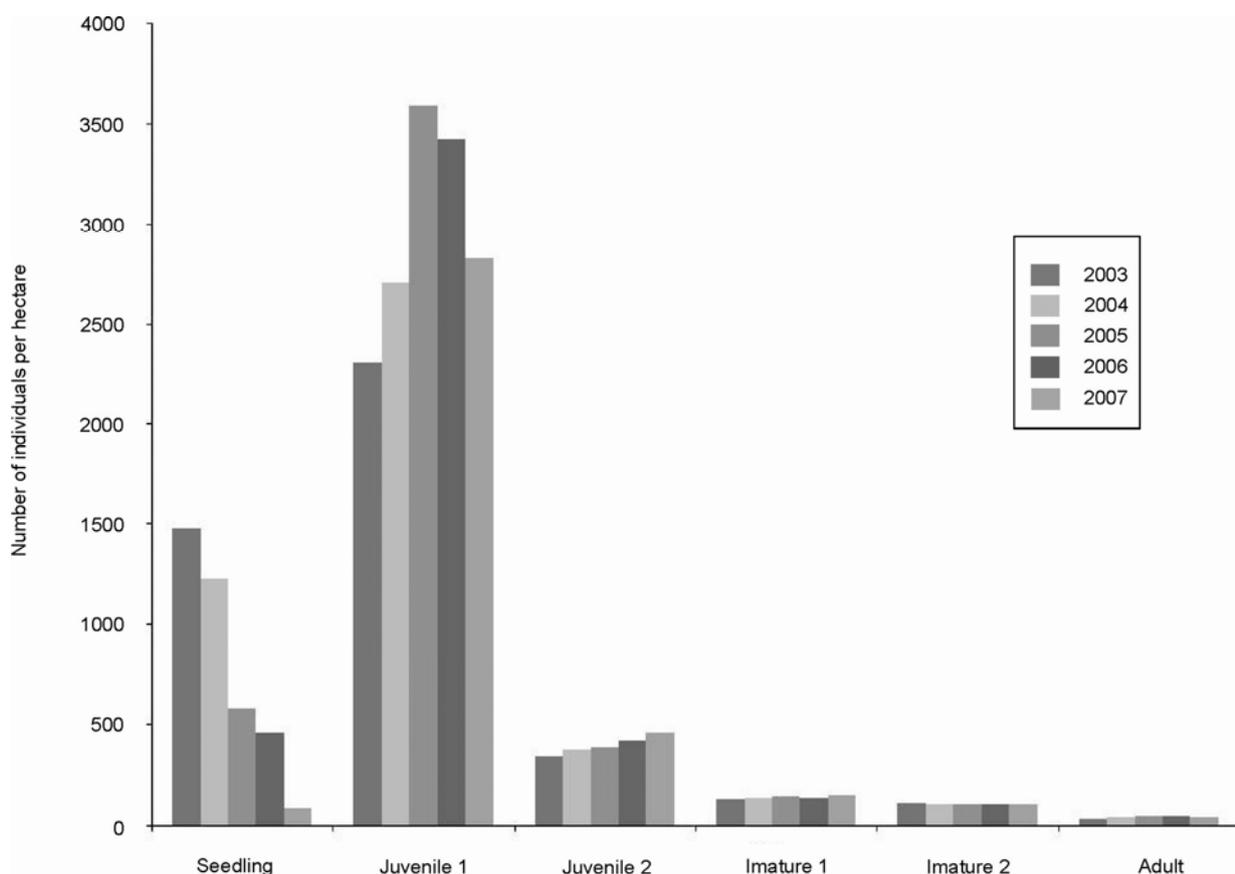


Figura 5: Histograma de densidade populacional para cada estágio de desenvolvimento nos cinco períodos amostrais.

4.1.1 *Sobrevivência*

A taxa de sobrevivência média foi de 60,5% para plântulas, de 88,2% para jovens 1 e se manteve acima de 95% nos estágios subsequentes (Tabela 2). O período de 2004 para 2005 apresentou maiores taxas de sobrevivência, apesar de em alguns casos esses valores não apresentarem diferença significativa ($p < 0,05$). A exceção foi o estágio imaturos 2, que teve sobrevivência ligeiramente maior em 2006-2007, mas também sem diferença significativa. Entretanto este período 2006-2007 apresentou as menores taxas de sobrevivência para plântulas, jovens 1 e 2 e adultos, sendo que esta diferença foi significativamente menor no caso de jovens 1. Para a coorte gerada no período de 2004-2005 a mortalidade acumulada nos três primeiros anos de vida foi menor que a taxa de mortalidade apenas para o primeiro ano nas coortes de 2003 e 2005 (Tabela 3).

4.1.2 *Progressão*

Todas as plântulas na área de estudo após um ano de intervalo amostral já haviam progredido para o estágio jovem 1 (taxa de transição de 100%, Tabela 2), de forma que a progressão G para plântulas foi equivalente à sua taxa de sobrevivência. Notou-se uma baixa taxa de transição para os demais períodos, sobretudo a transição de jovem 1 para jovem 2; a elevada taxa de transição de jovem 2 para imaturo 1 em 2006-2007, de 18,8%, se deu em decorrência de valores extremos e não apresentou diferença significativa. Não observamos a ocorrência de transição de mais de um estágio de desenvolvimento nem mesmo regressões durante o tempo de realização do estudo.

Tabela 2. Tabela de vida de *E. edulis*: a) Número de indivíduos por hectare; b) Sobrevivência; c) Transição; d) Fecundidade; e) Crescimento. As letras representam a variabilidade de uma determinada taxa entre os anos. Médias seguidas de letras iguais nas colunas não apresentam diferenças significativas entre os períodos amostrais (Kruskal-Wallis; $p < 0,05$). Onde não há letras não foi possível testar estatisticamente a diferença entre os anos.

Parâmetro	Ano/Período	Plântula	Jovem 1	Jovem 2	Imaturo 1	Imaturo 2	Adulto
Número de ind./hectare	2003	1.478,96	2.303,56	341,32	129,33	106,66	34,66
	2004	1.226,63	2.703,93	373,32	133,33	103,99	39,99
	2005	575,98	3.589,24	383,99	138,66	105,33	42,66
	2006	453,32	3.423,91	415,98	135,99	105,33	43,99
	2007	85,33	2.826,59	453,32	145,32	105,33	39,99
Sobrevivência	2003-2004	0,533 ^b	0,865 ^a	1,000 ^a	0,973 ^a	0,976 ^a	0,957
	2004-2005	0,887 ^a	0,957 ^a	1,000 ^a	0,991 ^a	0,992 ^a	1,000
	2005-2006	0,545 ^b	0,909 ^a	0,981 ^a	0,931 ^a	0,989 ^a	1,000
	2006-2007	0,454 ^b	0,798 ^b	0,952 ^a	0,974 ^a	0,995 ^a	0,870
	Média	0,605	0,882	0,983	0,967	0,988	0,957
Transição	2003-2004	1,000 ^a	0,021 ^a	0,033 ^a	0,040 ^a	0,061 ^a	-
	2004-2005	1,000 ^a	0,001 ^a	0,000 ^a	0,065 ^a	0,037 ^a	-
	2005-2006	1,000 ^a	0,017 ^a	0,014 ^a	0,010 ^a	0,023 ^a	-
	2006-2007	1,000 ^a	0,026 ^a	0,188 ^a	0,022 ^a	0,019 ^a	-
	Média	1,000	0,016	0,059	0,034	0,035	-
Fecundidade	2003-2004	-	-	-	-	-	35,384
	2004-2005	-	-	-	-	-	14,400
	2005-2006	-	-	-	-	-	10,625
	2006-2007	-	-	-	-	-	1,939
	Média	-	-	-	-	-	15,587
Crescimento ¹	2003-2004	NA ²	0,056 ^a	0,083 ^a	0,091 ^a	NA ²	NA ²
	2004-2005	0,107 ^a	0,034 ^b	0,040 ^b	0,044 ^b	0,013	-0,010
	2005-2006	0,191 ^a	0,086 ^a	0,041 ^b	0,069 ^{a,b}	0,042	0,017
	2006-2007	0,160 ^a	0,064 ^a	0,050 ^{a,b}	0,070 ^a	0,050	0,011
	Média	0,152	0,060	0,053	0,068	0,035	0,006

¹ O crescimento em tamanho de plântulas a imaturos 1 foi medido da base até o ponto de inserção da folha mais jovem com a folha aberta mais nova; crescimento de imaturos 2 e adultos medido pelo Diâmetro à Altura do Peito – DAP.

² NA: não avaliado no período.

Tabela 3. Mortalidade anual das coortes.

Coorte / Ni ¹	Parâmetros	2004	2005	2006	2007
2003 Ni = 278	N ²	146	115	94	68
	% Mort. ³	47,48%	21,23%	18,26%	27,66%
	∑ Mort. ⁴	47,48%	58,63%	66,19%	75,54%
2004 Ni = 229	N	-	200	163	126
	% Mort.	-	12,66%	18,50%	22,70%
	∑ Mort.	-	12,66%	28,82%	44,98%
2005 Ni = 108	N	-	-	60	38
	% Mort.	-	-	44,44%	36,67%
	∑ Mort.	-	-	44,44%	64,81%
2006 Ni = 82	N	-	-	-	34
	% Mort.	-	-	-	58,54%
	∑ Mort.	-	-	-	58,54%

¹ Ni = Número inicial de indivíduos de cada coorte.

² N = Número de indivíduos sobreviventes em cada coorte ao final de cada período.

³ % Mort. = Porcentagem de mortalidade de cada período.

⁴ ∑ Mort. = Porcentagem de mortalidade acumulada.

4.1.3 Fecundidade e produção de frutos/infrutescências

A fecundidade teve uma queda constante, chegando a apenas 1,939 plântulas produzidas por cada indivíduos adulto no período 2006-2007 (Tabela 2). Lembramos que pode ter havido mortalidade de indivíduos recém-germinados antes do início de cada amostragem; portanto a taxa de fecundidade não representa diretamente a taxa de germinação de frutos.

A coleta das cinco infrutescências revelou uma baixa taxa de produção de frutos por infrutescência: 124; 154; 147; 602; e 517. Os indivíduos adultos produziram em média $1,68 \pm 0,18$; $0,89 \pm 0,15$; $1,19 \pm 0,16$; $1,46 \pm 0,14$ infrutescências nos anos de

2003; 2004; 2005 e 2006, respectivamente. Como a floração prevista para 2008 ocorreu antecipadamente, no final de 2007, durante o censo anual, não utilizamos estes dados de emissão de infrutescências de 2007, para evitar erros. O ano de 2003 teve uma média significativamente superior que o ano de 2004 (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$); não havendo diferenças entre os outros períodos. A cada ano, oscilou também o número de indivíduos que não emitiram nenhuma inflorescência ou infrutescência (7,69%; 41,38%; 29,03%; e 12,50%; para 2003; 2004; 2005 e 2006, respectivamente).

4.1.4 Taxas de crescimento individual

As taxas de crescimento individual oscilaram entre os anos, sendo que de forma geral o período 2003-2004 teve as taxas mais elevadas e 2004-2005 apresentou as menores taxas (Tabela 2). Para imaturos 2 e adultos não puderam ser testadas as diferenças entre as taxas de crescimento devido à baixa variabilidade e tamanho amostral entre os dados.

4.1.5 Taxas de crescimento populacional

A taxa finita de crescimento λ para o período analisado como um todo foi de 1,0285 (Tabela 4), o que significa que quando a população atingisse uma situação hipotética de distribuição estável entre seus estágios ontogenéticos, ela então cresceria a uma taxa de 2,85 % ao ano. Já a taxa intrínseca de crescimento observada no período foi de 0,0281, correspondendo a um crescimento de 2,81 % nesta população

entre 2003 e 2007. Mas quando observamos a variação nas taxas λ e r para cada período isoladamente, vemos uma redução gradual destes parâmetros, até atingirem valores de decréscimo populacional no período 2006-2007. Foi observada correlação entre essa redução nas taxas de crescimento e a redução da fecundidade (Tabela 4), mas como não foi possível acompanhar a variação na produção de frutos ao longo do período de estudo, não se pode relacionar diretamente se essa redução de fecundidade foi em função de uma menor produção de frutos ou se houve diminuição na taxa de germinação dos frutos.

Tabela 4. Taxas reprodutivas para a população de *E. edulis* a cada intervalo amostral. As taxas λ e r estão positivamente relacionadas com a variação em F: $r = 0,9071$, $p = 0,033$ para λ ; $r = 0,9150$, $p = 0,029$ para r . A produção de infrutescência não apresentou relação significativa com as demais taxas apresentadas. A diferença na produção de infrutescências entre os anos foi comparada com o Teste de Kruskal-Wallis. Letras iguais nas colunas não apresentam diferenças significativas ($p < 0,05$).

Período	F	Produção de infrutescências	λ	r
2002-2003	NA	1,6154 ^a	NA	NA
2003-2004	35,3846	0,8621 ^b	1,0502	0,0489
2004-2005	14,4000	1,1935 ^{a,b}	1,0000	0,0000
2005-2006	10,6250	1,4688 ^{a,b}	1,0116	0,0000
2006-2007	1,9394	NA	0,9846	-0,0154
2003-2007	15,5873	1,2849	1,0285	0,0281

F – fecundidade, representando o número de indivíduos gerados por cada indivíduo adulto a cada intervalo.

λ – taxa finita de crescimento, representando a taxa a que a população crescerá ao atingir uma distribuição estável entre os estágios ontogenéticos.

r – taxa intrínseca de crescimento, taxa a que a população crescerá no próximo intervalo de tempo mantendo-se os parâmetros de vida do intervalo anterior.

NA – não avaliado no período.

4.1.6 Análises de sensibilidade e elasticidade

O maior valor da matriz de sensibilidade (Tabela 5) foi dado para a taxa de progressão G de jovens 1, parâmetro com valor mais baixo na matriz de projeção. Na matriz de elasticidade temos os maiores valores nas taxas de permanência de jovens 2 a adultos (Tabela 5), representando que esses parâmetros são os maiores responsáveis pelo valor de λ apresentado.

Tabela 5. Matrizes de projeção, sensibilidade e elasticidade para a população de *E. edulis*. Elaborada com base nas taxas de sobrevivência e transição observadas de 2003 a 2007 e apresentadas na Tabela 2.

	P	J1	J2	I1	I2	A
Matriz projeção						
P	0					15,5872
J1	0,6048	0,8684				
J2		0,0139	0,9271			
I1			0,0562	0,9340		
I2				0,0334	0,9536	
A					0,0344	0,9567
Sensibilidade						
P	0					0,0012
J1	0,0301	0,1136				
J2		1,3048	0,1795			
I1			0,3237	0,1926		
I2				0,5455	0,2430	
A					0,5292	0,2535
Elasticidade						
P	0					0,0177
J1	0,0177	0,0959				
J2		0,0177	0,1618			
I1			0,0177	0,1749		
I2				0,0177	0,2253	
A					0,0177	0,2358

4.1.7 *Projeções populacionais*

Para melhor caracterizar o estado atual da população e seu desempenho futuro utilizamos projeções populacionais a partir do modelo matricial. Para tanto foram geradas novas matrizes a partir dos parâmetros médios dos períodos mais ou menos favoráveis (Tabela 6). Foram considerados para estas projeções o período mais favorável (período 2003-2004), o período menos favorável (2006-2007), e as médias dos dois primeiros (2003-2004 e 2004-2005) e dos dois últimos períodos (2005-2006 e 2006-2007), e ainda uma simulação simples reduzindo a permanência (progressão, no caso de plântulas) em cinco pontos percentuais. Os cenários gerados a partir destas projeções são apresentados nas Tabelas 7a-f.

Adotando sempre cenários de quarenta anos de projeção, vemos que na situação mais favorável teríamos aumento considerável no número de indivíduos em todos os estágios (Tabela 7b), chegando a 8.344 plântulas e 248 adultos por hectare. Enquanto isso, no cenário menos favorável (Tabela 7d), teríamos uma redução constante nos três estágios mais jovens, enquanto em imaturos 1 e 2 ocorreria um aumento inicial no número de indivíduos, provavelmente em função das altas taxas de sobrevivência nestes estágios e em jovem 2, mas a seguir este número começaria a diminuir – isso se daria após 10 anos para imaturo 1 e após 32 anos para imaturo 2. Em adultos, teríamos um declínio inicial no número de indivíduos, seguido de aumento após 14 anos.

Nos cenários intermediários temos um padrão semelhante, onde prevalece o crescimento do número de indivíduos em praticamente todas as classes quando o(s) período(s) apresenta $\lambda > 1$.

Tabela 6. Matrizes de projeção para *E. edulis*: a) elaborada a partir dos parâmetros populacionais observados no período mais favorável, 2003-2004; b) elaborada com dados da média dos dois períodos iniciais mais favoráveis 2003-2005; c) elaborada com dados do período menos favorável, 2006-2007; d) elaborada com dados da média dos dois períodos finais menos favoráveis 2005-2007; e) elaborada reduzindo-se 5% na taxa de permanência da tabela anterior 6e.

Período/Estágio	P	J1	J2	I1	I2	A
a) 2003-2004						
P	0,000					35,384
J1	0,533	0,847				
J2		0,018	0,967			
I1			0,033	0,935		
I2				0,038	0,917	
A					0,060	0,957
b) 2003-2005						
P	0,000					24,892
J1	0,710	0,901				
J2		0,009	0,983			
I1			0,016	0,930		
I2				0,051	0,936	
A					0,047	0,978
c) 2006-2007						
P	0,000					1,939
J1	0,454	0,777				
J2		0,021	0,774			
I1			0,179	0,952		
I2				0,022	0,976	
A					0,019	0,870
d) 2005-2007						
P	0,000					6,282
J1	0,499	0,835				
J2		0,018	0,870			
I1			0,095	0,937		
I2				0,015	0,971	
A					0,020	0,935
e) 2005-2007 -5%						
P	0,000					6,282
J1	0,449	0,785				
J2		0,018	0,820			
I1			0,095	0,887		
I2				0,015	0,921	
A					0,020	0,885

Tabela 7a. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção elaborada com dados do período total de amostragem, 2003-2007, apresentada na Tabela 5.

Tempo de projeção	Plântula	Jovem 1	Jovem 2	Imaturo 1	Imaturo 2	Adulto
N(t)	85,3	2.826,6	453,3	145,3	105,3	40,0
N(t+1)	623,5	2.505,6	459,7	161,2	105,3	41,9
N(t+2)	653,0	2.552,4	461,2	176,4	105,8	43,7
N(t+3)	681,1	2.610,9	463,2	190,7	106,8	45,4
N(t+4)	708,4	2.678,7	465,9	204,2	108,2	47,2
N(t+5)	735,0	2.754,0	469,3	216,9	110,0	48,8
N(t+6)	761,2	2.835,5	473,6	229,0	112,1	50,5
N(t+7)	787,2	2.922,1	478,6	240,5	114,6	52,2
N(t+8)	813,2	3.013,0	484,5	251,6	117,3	53,9
N(t+9)	839,4	3.107,7	491,3	262,2	120,2	55,6
N(t+10)	866,0	3.205,7	498,8	272,5	123,4	57,3
N(t+11)	892,9	3.306,9	507,2	282,6	126,8	59,1
N(t+12)	920,4	3.411,0	516,4	292,5	130,3	60,9
N(t+13)	948,6	3.518,1	526,4	302,2	134,0	62,7
N(t+14)	977,4	3.628,1	537,1	311,9	137,9	64,6
N(t+15)	1.006,9	3.740,9	548,6	321,5	141,9	66,5
N(t+16)	1.037,3	3.856,8	560,8	331,1	146,1	68,5
N(t+17)	1.068,5	3.975,8	573,8	340,8	150,3	70,6
N(t+18)	1.100,5	4.097,9	587,5	350,6	154,7	72,7
N(t+19)	1.133,5	4.223,3	601,8	360,5	159,3	74,9
N(t+20)	1.167,4	4.352,2	616,9	370,6	163,9	77,1
N(t+21)	1.202,2	4.484,5	632,7	380,8	168,7	79,4
N(t+22)	1.238,1	4.620,5	649,2	391,3	173,5	81,8
N(t+23)	1.274,9	4.760,2	666,3	402,0	178,5	84,2
N(t+24)	1.312,8	4.903,8	684,2	412,9	183,7	86,7
N(t+25)	1.351,7	5.051,4	702,8	424,1	188,9	89,3
N(t+26)	1.391,6	5.203,0	722,1	435,7	194,3	91,9
N(t+27)	1.432,7	5.358,8	742,1	447,5	199,8	94,6
N(t+28)	1.474,9	5.519,0	762,8	459,7	205,5	97,4
N(t+29)	1.518,2	5.683,5	784,2	472,3	211,3	100,3
N(t+30)	1.562,6	5.852,5	806,4	485,2	217,3	103,2
N(t+31)	1.608,3	6.026,1	829,3	498,6	223,4	106,2
N(t+32)	1.655,2	6.204,5	852,9	512,3	229,7	109,3
N(t+33)	1.703,3	6.387,7	877,4	526,5	236,1	112,4
N(t+34)	1.752,7	6.575,9	902,6	541,1	242,7	115,7
N(t+35)	1.803,4	6.769,1	928,6	556,1	249,5	119,0
N(t+36)	1.855,5	6.967,5	955,4	571,7	256,5	122,5
N(t+37)	1.909,0	7.171,3	983,0	587,7	263,7	126,0
N(t+38)	1.963,8	7.380,6	1.011,4	604,2	271,1	129,6
N(t+39)	2.020,2	7.595,4	1.040,7	621,2	278,6	133,3
N(t+40)	2.078,1	7.816,1	1.070,9	638,7	286,4	137,1

Tabela 7b. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção com dados do primeiro período de amostragem, 2003-2004, apresentada na Tabela 6a.

Tempo de projeção	Plântula	Jovem 1	Jovem 2	Imaturo 1	Imaturo 2	Adulto
N(t)	85,3	2.826,6	453,3	145,3	105,3	40,0
N(t+1)	1.415,3	2.440,8	489,0	150,8	102,1	44,5
N(t+2)	1.575,7	2.822,3	516,7	157,2	99,4	48,7
N(t+3)	1.722,3	3.230,9	550,2	164,0	97,2	52,5
N(t+4)	1.856,8	3.655,3	590,0	171,5	95,4	56,0
N(t+5)	1.980,8	4.086,6	636,1	179,9	94,1	59,2
N(t+6)	2.095,7	4.518,1	688,4	189,2	93,1	62,2
N(t+7)	2.202,6	4.945,0	746,7	199,6	92,7	65,1
N(t+8)	2.303,0	5.363,7	810,7	211,3	92,6	67,8
N(t+9)	2.398,1	5.772,0	880,1	224,3	93,0	70,3
N(t+10)	2.488,9	6.168,7	954,6	238,8	93,9	72,8
N(t+11)	2.576,6	6.553,2	1.033,7	254,8	95,3	75,2
N(t+12)	2.662,3	6.925,7	1.117,1	272,4	97,1	77,6
N(t+13)	2.747,2	7.287,1	1.204,4	291,6	99,5	80,0
N(t+14)	2.832,3	7.638,5	1.295,4	312,4	102,4	82,5
N(t+15)	2.918,8	7.981,7	1.389,6	334,9	105,9	85,0
N(t+16)	3.007,6	8.318,6	1.486,8	359,0	110,0	87,6
N(t+17)	3.099,9	8.651,4	1.586,9	384,8	114,6	90,3
N(t+18)	3.196,8	8.982,6	1.689,7	412,2	119,9	93,2
N(t+19)	3.299,2	9.314,9	1.795,0	441,2	125,7	96,3
N(t+20)	3.408,2	9.651,0	1.902,8	471,8	132,2	99,6
N(t+21)	3.524,9	9.993,9	2.013,0	503,9	139,4	103,2
N(t+22)	3.650,1	10.346,6	2.125,8	537,7	147,1	107,0
N(t+23)	3.785,0	10.712,2	2.241,1	572,9	155,6	111,1
N(t+24)	3.930,3	11.093,9	2.359,2	609,7	164,6	115,5
N(t+25)	4.087,1	11.494,7	2.480,3	648,0	174,4	120,3
N(t+26)	4.256,1	11.917,9	2.604,5	687,8	184,8	125,4
N(t+27)	4.438,3	12.366,5	2.732,2	729,1	195,8	131,0
N(t+28)	4.634,5	12.843,8	2.863,8	771,9	207,6	136,9
N(t+29)	4.845,5	13.352,7	2.999,5	816,3	220,0	143,3
N(t+30)	5.071,9	13.896,4	3.139,9	862,3	233,0	150,2
N(t+31)	5.314,7	14.477,7	3.285,4	909,9	246,8	157,5
N(t+32)	5.574,4	15.099,6	3.436,6	959,2	261,2	165,4
N(t+33)	5.851,8	15.765,0	3.593,9	1.010,4	276,3	173,7
N(t+34)	6.147,6	16.476,6	3.757,9	1.063,4	292,2	182,6
N(t+35)	6.462,3	17.237,2	3.929,3	1.118,3	308,7	192,1
N(t+36)	6.796,8	18.049,4	4.108,6	1.175,4	326,0	202,1
N(t+37)	7.151,6	18.915,8	4.296,6	1.234,6	344,1	212,7
N(t+38)	7.527,3	19.839,0	4.494,0	1.296,3	362,9	224,0
N(t+39)	7.924,8	20.821,4	4.701,3	1.360,4	382,5	235,8
N(t+40)	8.344,6	21.865,7	4.919,5	1.427,2	403,0	248,3

Tabela 7c. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção com dados dos dois primeiros períodos de amostragem, 2003-2005, apresentada na Tabela 6b.

Tempo de projeção	Plântula	Jovem 1	Jovem 2	Imaturo 1	Imaturo 2	Adulto
N(t)	85,3	2.826,6	453,3	145,3	105,3	40,0
N(t+1)	995,7	2.607,6	473,0	142,8	106,1	44,2
N(t+2)	1.099,6	3.056,5	490,3	140,7	106,6	48,3
N(t+3)	1.202,2	3.534,9	511,6	139,0	107,0	52,4
N(t+4)	1.303,2	4.038,8	537,1	137,8	107,3	56,3
N(t+5)	1.402,5	4.564,5	567,1	137,2	107,6	60,3
N(t+6)	1.500,0	5.108,8	601,6	137,0	107,7	64,1
N(t+7)	1.595,7	5.668,4	640,8	137,5	107,9	67,9
N(t+8)	1.689,4	6.240,6	684,7	138,5	108,0	71,6
N(t+9)	1.781,4	6.822,8	733,4	140,3	108,3	75,2
N(t+10)	1.871,5	7.412,6	786,9	142,7	108,5	78,7
N(t+11)	1.959,9	8.008,1	845,1	145,8	108,9	82,2
N(t+12)	2.046,7	8.607,4	908,2	149,6	109,5	85,7
N(t+13)	2.132,1	9.209,1	975,9	154,3	110,2	89,0
N(t+14)	2.216,3	9.812,0	1.048,4	159,7	111,0	92,4
N(t+15)	2.299,5	10.414,9	1.125,4	166,0	112,1	95,7
N(t+16)	2.381,9	11.017,3	1.206,9	173,1	113,5	99,0
N(t+17)	2.463,9	11.618,6	1.292,9	181,0	115,1	102,3
N(t+18)	2.545,7	12.218,6	1.383,3	189,9	117,1	105,6
N(t+19)	2.627,6	12.817,4	1.477,9	199,6	119,4	108,9
N(t+20)	2.710,1	13.415,1	1.576,7	210,2	122,0	112,2
N(t+21)	2.793,5	14.012,2	1.679,7	221,7	125,0	115,6
N(t+22)	2.878,3	14.609,5	1.786,7	234,1	128,4	119,1
N(t+23)	2.964,7	15.207,9	1.897,6	247,4	132,2	122,7
N(t+24)	3.053,4	15.808,4	2.012,5	261,6	136,4	126,3
N(t+25)	3.144,6	16.412,5	2.131,3	276,7	141,2	130,1
N(t+26)	3.239,0	17.021,6	2.253,9	292,8	146,4	134,1
N(t+27)	3.336,9	17.637,5	2.380,3	309,7	152,0	138,1
N(t+28)	3.438,9	18.261,9	2.510,5	327,6	158,2	142,4
N(t+29)	3.545,4	18.897,0	2.644,7	346,4	164,9	146,9
N(t+30)	3.657,0	19.544,9	2.782,7	366,1	172,2	151,6
N(t+31)	3.774,2	20.208,0	2.924,6	386,7	180,0	156,6
N(t+32)	3.897,5	20.888,6	3.070,6	408,3	188,3	161,8
N(t+33)	4.027,4	21.589,5	3.220,7	430,7	197,3	167,3
N(t+34)	4.164,5	22.313,3	3.375,1	454,1	206,8	173,1
N(t+35)	4.309,2	23.062,8	3.533,9	478,4	216,9	179,3
N(t+36)	4.462,1	23.840,8	3.697,2	503,7	227,6	185,7
N(t+37)	4.623,7	24.650,5	3.865,4	529,9	238,9	192,6
N(t+38)	4.794,6	25.494,9	4.038,5	557,1	250,9	199,9
N(t+39)	4.975,3	26.377,1	4.217,0	585,2	263,4	207,5
N(t+40)	5.166,3	27.300,3	4.400,9	614,3	276,7	215,7

Tabela 7d. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção com dados do último período de amostragem, 2006-2007, apresentada na Tabela 6c.

Tempo de projeção	Plântula	Jovem 1	Jovem 2	Imaturo 1	Imaturo 2	Adulto
N(t)	85,3	2.826,6	453,3	145,3	105,3	40,0
N(t+1)	77,6	2.236,2	409,8	219,4	106,0	36,8
N(t+2)	71,5	1.773,7	363,8	282,1	108,2	34,1
N(t+3)	66,2	1.411,3	318,6	333,7	111,7	31,8
N(t+4)	61,6	1.127,2	276,0	374,7	116,2	29,8
N(t+5)	57,8	904,3	237,1	406,1	121,6	28,2
N(t+6)	54,7	729,2	202,3	429,1	127,4	26,9
N(t+7)	52,1	591,7	171,8	444,9	133,7	25,9
N(t+8)	50,1	483,7	145,3	454,4	140,1	25,1
N(t+9)	48,6	398,8	122,5	458,7	146,6	24,5
N(t+10)	47,6	332,1	103,1	458,8	153,0	24,2
N(t+11)	46,9	279,7	86,7	455,4	159,3	24,0
N(t+12)	46,5	238,8	73,0	449,2	165,3	24,0
N(t+13)	46,5	206,7	61,4	440,8	171,1	24,0
N(t+14)	46,6	181,8	51,9	430,8	176,5	24,2
N(t+15)	47,0	162,5	43,9	419,6	181,6	24,5
N(t+16)	47,5	147,6	37,4	407,5	186,4	24,8
N(t+17)	48,1	136,3	32,0	394,8	190,7	25,2
N(t+18)	48,9	127,8	27,6	381,7	194,7	25,6
N(t+19)	49,7	121,5	24,0	368,5	198,3	26,0
N(t+20)	50,5	117,0	21,1	355,3	201,5	26,5
N(t+21)	51,4	113,9	18,8	342,1	204,4	26,9
N(t+22)	52,3	111,8	16,9	329,2	206,9	27,4
N(t+23)	53,1	110,7	15,4	316,6	209,1	27,8
N(t+24)	54,0	110,1	14,3	304,3	210,9	28,3
N(t+25)	54,8	110,1	13,3	292,3	212,5	28,7
N(t+26)	55,6	110,5	12,6	280,8	213,7	29,0
N(t+27)	56,3	111,1	12,1	269,7	214,7	29,4
N(t+28)	57,0	111,9	11,7	259,0	215,4	29,7
N(t+29)	57,7	112,9	11,4	248,8	215,8	30,0
N(t+30)	58,2	113,9	11,1	239,0	216,0	30,3
N(t+31)	58,8	115,0	11,0	229,6	216,0	30,5
N(t+32)	59,2	116,1	10,9	220,6	215,8	30,8
N(t+33)	59,6	117,1	10,9	212,1	215,4	30,9
N(t+34)	60,0	118,1	10,9	203,9	214,9	31,1
N(t+35)	60,3	119,0	10,9	196,2	214,1	31,2
N(t+36)	60,5	119,9	10,9	188,8	213,3	31,3
N(t+37)	60,7	120,6	10,9	181,8	212,3	31,3
N(t+38)	60,8	121,3	11,0	175,1	211,1	31,4
N(t+39)	60,8	121,9	11,0	168,7	209,8	31,4
N(t+40)	60,9	122,3	11,1	162,6	208,5	31,4

Tabela 7e. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção elaborada com dados dos dois últimos períodos de amostragem, apresentada na Tabela 6d.

Tempo de projeção	Plântula	Jovem 1	Jovem 2	Imaturo 1	Imaturo 2	Adulto
N(t)	85,3	2.826,6	453,3	145,3	105,3	40,0
N(t+1)	251,3	2.403,7	446,5	179,7	104,5	39,6
N(t+2)	248,8	2.133,4	432,7	211,3	104,3	39,2
N(t+3)	246,4	1.906,3	415,9	239,6	104,5	38,9
N(t+4)	244,1	1.715,5	397,0	264,4	105,2	38,5
N(t+5)	242,0	1.554,9	377,1	286,0	106,2	38,2
N(t+6)	240,1	1.419,7	356,8	304,2	107,5	38,0
N(t+7)	238,5	1.305,8	336,7	319,4	109,1	37,7
N(t+8)	237,1	1.209,9	317,1	331,7	110,9	37,6
N(t+9)	236,1	1.129,1	298,2	341,3	112,8	37,5
N(t+10)	235,3	1.061,1	280,4	348,6	114,8	37,4
N(t+11)	234,8	1.003,9	263,6	353,6	116,8	37,4
N(t+12)	234,7	955,8	247,9	356,8	118,9	37,4
N(t+13)	234,8	915,7	233,3	358,2	120,9	37,4
N(t+14)	235,2	882,2	219,9	358,2	123,0	37,5
N(t+15)	235,8	854,3	207,7	356,8	124,9	37,7
N(t+16)	236,6	831,4	196,5	354,4	126,8	37,8
N(t+17)	237,7	812,7	186,3	351,1	128,6	38,0
N(t+18)	238,9	797,6	177,1	347,0	130,3	38,3
N(t+19)	240,3	785,6	168,8	342,2	131,9	38,5
N(t+20)	241,8	776,3	161,4	337,0	133,3	38,8
N(t+21)	243,4	769,2	154,7	331,4	134,7	39,0
N(t+22)	245,1	764,1	148,8	325,4	135,9	39,3
N(t+23)	246,9	760,7	143,5	319,3	137,0	39,6
N(t+24)	248,7	758,8	138,9	313,1	137,9	39,9
N(t+25)	250,6	758,1	134,9	306,8	138,7	40,2
N(t+26)	252,4	758,4	131,3	300,6	139,5	40,5
N(t+27)	254,3	759,6	128,2	294,3	140,1	40,8
N(t+28)	256,1	761,5	125,5	288,2	140,5	41,0
N(t+29)	257,9	764,0	123,2	282,2	140,9	41,3
N(t+30)	259,6	767,0	121,3	276,4	141,2	41,6
N(t+31)	261,2	770,4	119,7	270,7	141,4	41,8
N(t+32)	262,8	774,0	118,3	265,2	141,4	42,1
N(t+33)	264,3	777,8	117,2	260,0	141,4	42,3
N(t+34)	265,7	781,7	116,3	254,9	141,4	42,5
N(t+35)	267,1	785,8	115,5	250,1	141,2	42,7
N(t+36)	268,3	789,8	115,0	245,5	141,0	42,9
N(t+37)	269,4	793,7	114,6	241,2	140,7	43,1
N(t+38)	270,5	797,6	114,3	237,1	140,3	43,2
N(t+39)	271,4	801,3	114,1	233,2	139,9	43,3
N(t+40)	272,2	804,9	114,0	229,5	139,5	43,4

Tabela 7f. Projeção do número indivíduos por hectare, considerando a matriz de projeção elaborada com dados dos dois últimos períodos de amostragem, 2005-2007, reduzindo a permanência de cada estágio em 5%, conforme apresentado na Tabela 6e.

Tempo de projeção	Plântula	Jovem 1	Jovem 2	Imaturo 1	Imaturo 2	Adulto
N(t)	85,3	2.826,6	453,3	145,3	105,3	40,0
N(t+1)	251,3	2.258,1	423,8	172,4	99,3	37,6
N(t+2)	236,2	1.886,3	389,2	193,7	94,1	35,4
N(t+3)	222,1	1.587,5	353,9	209,2	89,6	33,3
N(t+4)	209,0	1.346,6	319,5	219,6	85,8	31,3
N(t+5)	196,7	1.151,4	286,9	225,5	82,4	29,5
N(t+6)	185,4	992,7	256,6	227,6	79,4	27,8
N(t+7)	174,9	862,9	228,7	226,6	76,6	26,3
N(t+8)	165,3	756,3	203,5	223,0	74,1	24,9
N(t+9)	156,3	668,2	180,9	217,4	71,6	23,6
N(t+10)	148,1	595,0	160,7	210,3	69,3	22,4
N(t+11)	140,5	533,8	142,8	202,0	67,1	21,2
N(t+12)	133,5	482,4	127,0	193,0	64,9	20,2
N(t+13)	126,9	438,8	113,0	183,4	62,8	19,2
N(t+14)	120,9	401,7	100,8	173,6	60,6	18,3
N(t+15)	115,2	369,8	90,1	163,7	58,5	17,5
N(t+16)	110,0	342,2	80,7	153,9	56,4	16,7
N(t+17)	105,0	318,1	72,5	144,3	54,3	16,0
N(t+18)	100,4	297,1	65,3	135,0	52,3	15,3
N(t+19)	96,0	278,4	59,1	126,1	50,2	14,6
N(t+20)	91,8	261,8	53,6	117,6	48,2	14,0
N(t+21)	87,8	246,8	48,8	109,5	46,2	13,4
N(t+22)	84,1	233,3	44,5	101,8	44,3	12,8
N(t+23)	80,5	221,0	40,8	94,6	42,3	12,3
N(t+24)	77,1	209,8	37,6	87,9	40,4	11,7
N(t+25)	73,8	199,4	34,7	81,6	38,6	11,2
N(t+26)	70,6	189,7	32,1	75,7	36,8	10,8
N(t+27)	67,6	180,7	29,8	70,3	35,1	10,3
N(t+28)	64,6	172,3	27,8	65,2	33,4	9,8
N(t+29)	61,8	164,4	26,0	60,5	31,8	9,4
N(t+30)	59,1	156,9	24,3	56,2	30,2	9,0
N(t+31)	56,5	149,8	22,8	52,2	28,7	8,6
N(t+32)	54,0	143,0	21,5	48,5	27,2	8,2
N(t+33)	51,5	136,5	20,2	45,1	25,8	7,8
N(t+34)	49,2	130,4	19,1	42,0	24,5	7,5
N(t+35)	46,9	124,5	18,1	39,1	23,2	7,1
N(t+36)	44,7	118,9	17,1	36,4	22,0	6,8
N(t+37)	42,6	113,5	16,2	34,0	20,8	6,5
N(t+38)	40,6	108,3	15,4	31,7	19,7	6,2
N(t+39)	38,7	103,3	14,6	29,6	18,6	5,9
N(t+40)	36,8	98,5	13,9	27,7	17,6	5,6

No último cenário simulado, reduzindo em cinco pontos percentuais a taxa de permanência em todos os estágios (progressão no caso de plântulas), observa-se que ao final de quarenta anos a população está praticamente extinta (Tabela 7f).

4.2 Relação entre história de vida e ambiente

4.2.1 Pluviosidade

A pluviosidade em Itacaré durante o período de estudo, segundo dados do INMET, apresentou verões mais secos no período 2002-2003 e 2005-2006, e um verão mais chuvoso em 2006-2007. Enquanto isso, o inverno teve chuvas acima da média apenas em 2005, nos outros anos situando-se próximo à média climática local (Figura 6). Observamos que a maior pluviosidade no inverno de 2005 coincidiu com uma maior sobrevivência geral no período 2004-2005, notadamente em relação às plântulas. A coorte beneficiada por esse período de chuvas apresentou também maior sobrevivência nos anos subseqüentes, conforme já relatado anteriormente e apresentado na Tabela 3. Este período também apresentou as menores taxas de crescimento individual. O verão mais chuvoso em 2006-2007 coincidiu com a maior média de transição para jovens 2, mas esta diferença não foi estatisticamente significativa. A produção de infrutescências não esteve relacionada com a pluviosidade.

4.2.2 Solos

Os solos da área de estudo mostram-se predominantemente arenosos (Figura 7a), com as porcentagens das frações areia, silte e argila correspondendo a $69,72\% \pm 2,03\%$, $19,57\% \pm 1,17\%$ e $10,70\% \pm 0,92\%$, respectivamente. Verificou-se que os teores de

areia foram menores nas parcelas da vertente oeste (Figura 7b). Os solos da vertente oeste, com menores teores de areia, apresentaram maiores teores de matéria orgânica total e umidade (Tabela 8a e 8b, respectivamente), mas estas diferenças não resultaram em diferenças no desempenho das taxas de vida para a população de *E. edulis*.

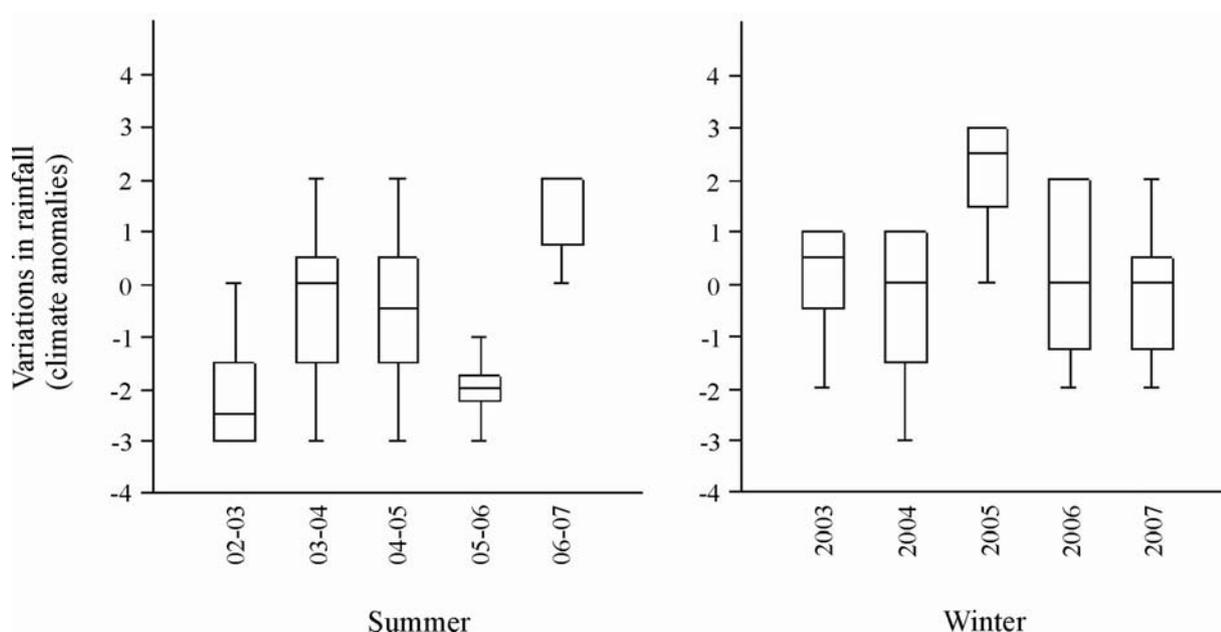


Figura 6: Variação nas anomalias climáticas durante o período de estudo. Para esta análise os dados foram agrupados em “Verão” (período de setembro a fevereiro) e “Inverno” (período de março a agosto).

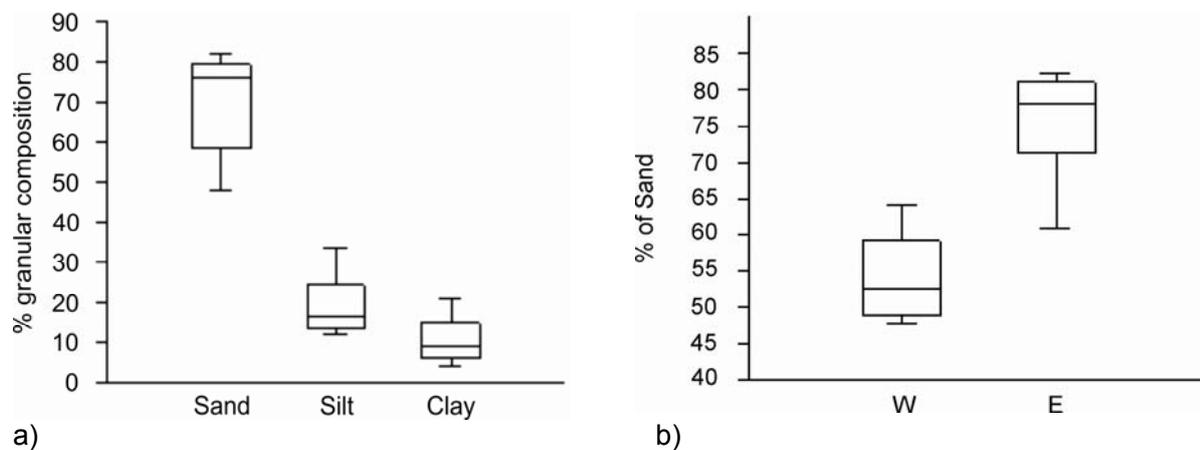


Figura 7: Composição granular dos solos: a) % das frações areia, silte e argila; b) % da fração areia nas vertentes oeste (W) e leste (E). Estas análises foram realizadas em 35 parcelas seleccionadas aleatoriamente.

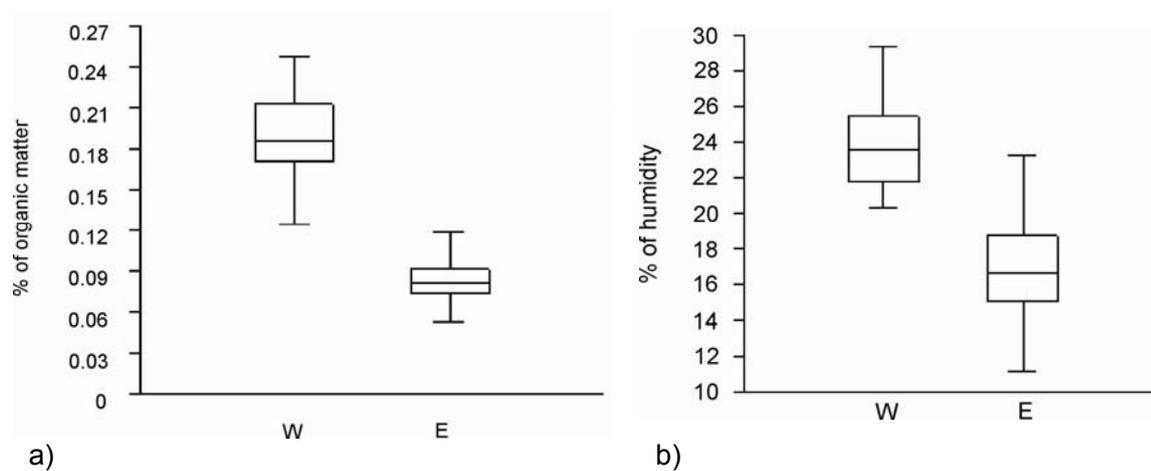


Figura 8: Teores de matéria orgânica total e umidade dos solos nas parcelas das vertentes oeste (W) e leste (E): a) matéria orgânica total; b) umidade.

4.2.3 Análises de regressões múltiplas

As análises de regressões múltiplas mostraram uma relação positiva entre o crescimento de jovens 1 e as medidas de uniformidade de dossel (LAIDev; Tabelas 8 e 9). Outras regressões não apresentaram resultados significativos.

Tabela 8: Resultados da análise de regressão múltipla para a variável dependente "Crescimento de jovens 1 (dados em log10)". N = 67. VisSky: percentagem de abertura de dossel; LAIDev: índice de uniformidade de dossel; Umidade: percentagem de umidade do solo.

Variável independente	Beta	Erro padrão de Beta	t(63) regress.	p regress.	Correl. Parcial	Correl. Semi-parciais	t(63) correl.	p correl.
Intercepto			-2,15446	0,03503				
LAIDev *	0,51499	0,11088	4,64451	0,00001	0,50504	0,50469	4,64451	0,00001
VisSky *	0,11574	0,11019	1,05042	0,29753	0,13119	0,11414	1,05041	0,29753
Umidade *	0,07043	0,10952	0,64313	0,52247	0,08076	0,06988	0,64313	0,52247
$Y = - 0,10202 + 0,51499 * (LAIDev) + 0,11574 * (VisSky) + 0,07043 * (Umidade)$								

* valores transformados para arco-seno.

Tabela 9: Resumos das estatísticas e análise de variância da regressão múltipla apresentada na Tabela 8.

Resumo das estatísticas da regressão múltipla		ANOVA	Regress. ANOVA	Resíduo ANOVA
R	0,506050	Soma dos quadrados	0,023761	0,069024
R ²	0,256087	gl	3	63
R ² ajustado	0,220662	Quadrados Médios	0,007920	0,001096
F (03; 63)	7,229102	F	7,229102	
p	0,000303	p	0,000303	
Erro padrão da estimativa	0,033100			

5. DISCUSSÃO

5.1. *Status ecológico da população estudada*

Quando comparamos os dados de dinâmica populacional desta população de *E. edulis* com os de outras populações em Floresta Ombrófila, vemos que os valores de densidade de plântulas, de adultos e a produção de frutos por infrutescência estão entre os menores já observados para esta palmeira, em que pesem as diferenças nos métodos amostrais (Tabela 10). De forma geral, as populações do sul e sudeste do Brasil possuem densidades maiores que às encontradas na Bahia, à exceção da população de Paranaguá/PR, que ocorre em solo predominantemente arenoso, assim como as populações da Bahia.

Além de variações latitudinais e do solo arenoso, a baixa densidade observada neste estudo poderia ser resultante de ações de extração clandestina no passado. Vemos que além da população de Itacaré apresentar menor densidade de adultos, também possui número de frutos produzidos por infrutescência menor que uma população próxima, em Una/BA, pertencente ao mesmo morfotipo.

As taxas de sobrevivência encontradas nesta população são compatíveis com as encontradas no sul e sudeste do Brasil em áreas de Floresta Ombrófila Densa (Fisch, 1998; Tonetti e Negrelle, 2001) e maiores que as encontradas em áreas de Floresta Estadual Semidecidual (Silva Matos *et al.*, 1999). Uma vez que a baixa densidade observada nesta população não está relacionada diretamente com taxas de sobrevivência menores que as encontradas na literatura, e por apresentar uma produção de frutos inferior a uma população próxima pertencente ao mesmo morfotipo, consideramos que esta baixa densidade não advém apenas de fatores naturais, mas

Tabela 10: Levantamento de estudos de demografia de *E. edulis* em áreas de Floresta Ombrófila na Mata Atlântica. Dados ordenados em latitude decrescente. Clima: Classificação de Koppen. Nos estudos de Una e Itacaré, na Bahia, as populações pertencem ao chamado morfotipo vermelho, enquanto as demais populações pertencem ao morfotipo verde, mais comum.

Local	Latitude/ Clima	Adultos/ ha	Plântulas/ ha	Produção de frutos/infrut.	Referências
S. Pedro de Alcântara/SC	27-28°S / Cfa	109	13.895 ¹	2.728 (330.997/ha)	CONTE <i>et al.</i> , 2000; MANTOVANI e MORELLATO, 2000.
Blumenau/SC	27°04'S / Cfa	61	12.565	3.313 (227.768/ha)	REIS, 1995; REIS <i>et al.</i> , 1996
Paranaguá/PR ²	25°35'S / Af	8,5 ³	1.290 ³	-	TONETTI 1997, TONETTI e NEGRELLE, 2001
Ilha do Cardoso/SP (planície)	25°03'S / Cfa	227	6.819 ¹	576 ⁴	KOJIMA, 2004; CORTÊS, 2006
Ilha do Cardoso/SP (encosta)	25°03'S / Cfa	132	4.042 ¹	572 ⁴	KOJIMA, 2004; CORTÊS, 2006
Vale do Ribeira/SP	24°15'S / Cfa	103	6.530 ¹	-	FANTINI <i>et al.</i> , 1993; RIBEIRO <i>et al.</i> , 1994
Campinas/SP	22°49'S / Cwa	167	-	873 ± 227	ALVES, 1994; SILVA-MATOS, WATKINSON, 1998
Pindamonhangaba/SP	22°48'S / Cwa	468 ⁵	-	1.787 ± 808	FISCH, 1998; FISCH <i>et al.</i> , 2000
Una/BA ²	15°17'S / Af	73,2	450,8 ⁶ 2.524,4 ⁷	1.633 (808-2.639)	SILVA 2009
Itacaré/BA ²	14°18'S / Af	35,6	1.523 ⁸ 2.372,8 ⁹	308,8±231 ¹⁰	MAFEI, pres. tb., dados de 2003
Itacaré/BA ²	14°18'S / Af	41,1	87,6 ⁸ 2.904,4 ⁹	308,8±231 ¹⁰	MAFEI, pres. tb., dados de 2007

¹ Consideradas plântulas os indivíduos com mais de 10cm de interseção da folha flecha.

² Solo predominantemente arenoso.

³ Médias da população nos anos de amostragem.

⁴ Estimativa visual realizada por Cortês (2006).

⁵ Considerados adultos todos os indivíduos com mais de 10,51m de altura.

⁶ Indivíduos com até 1 folha.

⁷ Indivíduos com mais de 1 folha.

⁸ Considerados plântulas indivíduos que já emitiram a 3ª folha. Ver Métodos, no presente estudo.

⁹ Jovens 1. Ver Métodos, no presente estudo.

¹⁰ Avaliado apenas no ano de 2005. Ver Métodos, no presente estudo.

deve envolver também perturbações ambientais, que podem ter afetado, por exemplo, o ciclo reprodutivo.

5.1.1. Redução na fecundidade

A população apresentou uma redução constante no número de plântulas recrutadas a cada ano. Neste trabalho não determinamos as causas diretas dessa redução, uma vez que não foi possível acompanhar a variação na produção de frutos ou a germinação destes ao longo do período de estudo; as taxas de fecundidade apresentadas representam o número médio de novos indivíduos produzidos por cada indivíduo adulto. Acreditamos que a influência direta da pluviosidade sobre a germinação não seja a causa da redução na fecundidade, uma vez que esta não esteve associada a variações no padrão de chuvas. O fato desta população apresentar baixas densidades em todos os seus estágios indica que este problema poderia tratar-se não apenas de um fenômeno temporal isolado (como p.ex. “*mast seeding years*”), mas de um padrão que já estaria ocorrendo há algumas gerações. As principais causas possíveis seriam uma menor produção de frutos ou uma diminuição na taxa de germinação destes.

Vimos que na área de estudo a produção de frutos por infrutescência, apesar de amostrada em apenas um ano e com apenas cinco infrutescências, mostrou-se muito abaixo da encontrada em outros estudos com a espécie (Tabela 10). Mesmo sendo relatado na literatura que o morfotipo Bahia produz uma quantidade inferior de ráquias, flores e frutos que o morfotipo comum (Bovi *et al.*, 1987), vemos que a produção de frutos ($308,8 \pm 103,34$) mostra-se ainda muito abaixo da observada em Una/BA (média

1.633; variando de 808 a 2.639), estudando uma população pertencente ao mesmo morfotipo vermelho e distante apenas 87 km. A oscilação no número de infrutescências produzidas por cada indivíduo adulto, bem como a ocorrência de indivíduos não produzindo frutos em todos os anos, já era esperada, pois fora documentada em outros estudos com a espécie (Reis, 1995; Silva Matos e Watkinson, 1998; Fisch *et al.*, 2000; Mantovani e Morellato, 2000).

Isto corrobora a hipótese de que a baixa densidade encontrada nesta população de *E. edulis* não seria causada por flutuações naturais, mas por perturbações ambientais, como efeitos deletérios provocados pela fragmentação florestal. Entre tais efeitos estão as alterações no tamanho e na forma dos fragmentos, alterações na paisagem, que provocam mudanças microclimáticas, e na composição da comunidade; este conjunto de efeitos, denominado comumente “efeitos de borda”, podem por sua vez afetar as taxas de predação/parasitismo em frutos (Bierregaard *et al.*, 2001; Hobbs e Yates, 2003), influenciando diretamente o parâmetro fecundidade. Pizo e Vieira (2004) verificaram que a predação de sementes de *E. edulis* por roedores e insetos em uma área fragmentada foi maior que em área contínua, e que esta maior predação afetou negativamente a abundância de plântulas. Já a influência do parasitismo ainda carece de estudos. Entretanto, sugerimos que o principal motivo da redução da fecundidade seja realmente uma produção de frutos reduzida.

Outro efeito deletério da fragmentação florestal que atinge populações pequenas e isoladas em fragmentos é a depressão endogâmica, que poderia reduzir diretamente a taxa de cruzamentos viáveis ou ainda diminuir a plasticidade genética de respostas da população às alterações ambientais (Frankham *et al.*, 2002). Coelho (2010),

analisando a estruturação genética de populações de *E. edulis* no sul da Bahia, afirma que o processo de especiação a que o morfotipo vermelho Bahia deve estar passando abrangeria um isolamento reprodutivo pré-zigótico (i.e. anterior à fecundação), e isto poderia afetar as taxas de produção de frutos, sobretudo em populações isoladas. A divergência genética observada por esta autora entre populações de *E. edulis* no sul da Bahia é superior à encontrada em estudos com a espécie em outras regiões do Brasil (Cardoso *et al.*, 2000; Gaiotto *et al.*, 2003; Conte *et al.*, 2008). Reis e colaboradores (2000), com base em estudo realizado por Reis (1996), indicaram a manutenção de pelo menos 60 indivíduos reprodutivos por hectare, a fim de se assegurar a variabilidade genética necessária, quase o dobro do número encontrado no presente estudo. Ante a situação encontrada de redução de fecundidade nesta população, somada aos indícios de isolamento reprodutivo observados por Coelho (2010), consideramos urgente a necessidade de estudos mais detalhados acerca da genética das populações de *E. edulis* do sul da Bahia.

5.1.2 Projeções populacionais

A realização de projeções populacionais nos permitiu estimar o comportamento futuro da população segundo diferentes “cenários”. Vemos nas projeções baseadas nos cenários mais favoráveis que teríamos um incremento constante no número de indivíduos em praticamente todos os estágios – lembrando que tais modelos presumem que as taxas de vida se mantenham constantes, não levando em conta efeitos estocásticos e a capacidade de suporte do ambiente. Mas mesmo nos cenários menos

favoráveis observamos uma relativa manutenção no número de indivíduos dos estágios mais avançados, em função das elevadas taxas de sobrevivência a partir de jovem 2.

Entretanto, tais modelos são baseados em taxas constantes, enquanto em ambientes naturais sabemos que as taxas vitais das populações naturais não se mantêm estáveis ao longo do tempo. Apesar das suas limitações, estas projeções nos mostram que mesmo diante de um cenário preocupante de reduzido recrutamento de plântulas no período 2006-2007, as elevadas taxas de sobrevivência observadas nos estágios seguintes permitem a manutenção da população por pelo menos quatro décadas.

Entretanto, existe a possibilidade de que os mesmos fatores que estão provocando uma redução no recrutamento de plântulas também comprometam as taxas de sobrevivência num futuro próximo, como se viu no período 2006-2007, com menor sobrevivência em alguns estágios. Caso se mantenha a baixa fecundidade observada nos últimos dois períodos avaliados e ocorra uma redução nas taxas de sobrevivência/permanência, a população apresentará um rápido declínio, o que pode ser comprovado no último cenário avaliado, onde se simulou a redução de apenas 5% nas taxas de permanência.

5.2 Restrições ou “Gargalos” – fases da história de vida mais relevantes à manutenção do crescimento populacional

Nos dois primeiros períodos amostrados a redução na fecundidade foi compensada pela alta taxa de sobrevivência nos estágios posteriores, evitando assim

que se observassem taxas de crescimento ainda menores. Entretanto, com o passar do tempo, sobretudo no último período amostral, a fecundidade se tornou tão baixa que as taxas de sobrevivência não foram mais capazes de compensá-la, então a população passou a declinar ($r < 0$).

A mortalidade acentuada em plântulas e a baixa taxa de transição do estágio jovem 1 para jovem 2 faz com que a maioria dos indivíduos da população se concentre no estágio jovem 1. Portanto, a maior parte do banco de regeneração desta população é formada não por indivíduos da última germinação, mas por plantas que já não possuem reservas de nutrientes oriundas da planta-mãe e que dependem do potencial fotossintético desenvolvido no estágio anterior.

Para fornecer uma visão mais detalhada da contribuição de cada estágio à história de vida de *E. edulis* utilizamos análises prospectivas de sensibilidade e elasticidade, que por sua vez apresentam algumas limitações que merecem ser discutidas. A análise de sensibilidade possui como principal limitação o fato de que ela mede o efeito de possíveis alterações em qualquer dos elementos da matriz sobre λ , e por vezes esta análise gera valores de sensibilidade para elementos de valor zero na matriz de projeção (Caswell, 2001), o que não foi o caso no presente estudo.

Já as análises de elasticidade têm como principal limitação o fato de que elasticidades apresentadas com valores elevados podem na verdade ser de pouca importância ecológica se esses valores se mantêm estáveis (Begon *et al.*, 2006). Desta forma, taxas com valores relativamente elevados e estáveis, como é o caso da sobrevivência em indivíduos imaturos e adultos em espécies de plantas perenes tropicais, muitas vezes apresentam também os valores mais elevados de elasticidade

(Bruna *et al.*, 2009), enquanto a fecundidade possui geralmente baixo valor de elasticidade, já que estes parâmetro pouco contribuem para o valor final de λ observado. Mas nestes casos, as flutuações populacionais se dariam majoritariamente por alterações em taxas que não apresentariam valores de elasticidade tão acentuados, mas que apresentam altos valores de sensibilidade, como foi o caso da taxa de progressão de jovem 1 para jovem 2 no presente estudo (Begon *et al.*, 2006).

Em ambas as análises, temos o problema da relação de diferentes escalas entre os parâmetros da matriz: enquanto os valores relacionados à sobrevivência (P 's de permanência e G 's de progressão) variam entre 0 e 1, a fecundidade (F 's) quase sempre assume valores maiores que 1, portanto λ é menos sensível a alterações absolutas na fecundidade do que nos parâmetros de sobrevivência (Caswell, 2001; Begon *et al.*, 2006). Apesar disto, sabemos que a fecundidade exerce grande importância ecológica, seja devido à sua grande variabilidade ou por representar um gargalo limitando impedindo o recrutamento de novos indivíduos em número suficiente para compensar as taxas de mortalidade no primeiro estágio, geralmente elevada (Begon *et al.*, 2006).

Desta forma, a análise de elasticidade atribui os maiores valores às taxas de permanência de jovens 2 a adultos, o que corroborou com as projeções populacionais, onde verificamos que as elevadas taxas de sobrevivência nestes estágios permitiram uma relativa manutenção da densidade populacional nos estágios mais avançados, mesmo após quarenta anos sob taxas de fecundidade reduzidas. Esta informação tem importância para fins conservacionistas, por demonstrar o forte impacto negativo que teria uma eventual queda nas taxas de sobrevivência nestes estágios. Entretanto,

consideramos que a baixa taxa de progressão de jovens 1 para jovens 2, que obteve o maior valor da análise de sensibilidade, constitui juntamente com a fecundidade os maiores “gargalos” ao desenvolvimento desta população. Esta taxa representa o menor valor de progressão G encontrado na população e ocorre em um estágio onde a sobrevivência média é de 88,2%; ou seja, os indivíduos tendem a permanecerem muitos anos em um estágio onde a mortalidade ainda é relativamente alta se comparada aos estágios posteriores. Intervenções voltadas à restauração de populações desta espécie devem levar em conta esta característica da dinâmica populacional.

Nas análises de sensibilidade e elasticidade a fecundidade não assume valores elevados, o que se deve à limitação de escala já citada. Contudo, sua importância foi comprovada pela sua relação direta com a redução nas taxas de crescimento populacional, verificada através dos testes estatísticos. Caso a taxa de fecundidade continue diminuindo, a sobrevivência dos estágios mais avançados não será suficiente para manter um crescimento populacional positivo em curto prazo.

5.3 Relação entre história de vida e ambiente

Verificamos que um período mais chuvoso em 2004-2005 aumentou a sobrevivência da coorte em seu primeiro ano e permitiu uma menor mortalidade acumulada nos três primeiros anos de vida dessa coorte. Anos de chuvas favoráveis podem permitir um melhor desenvolvimento fisiológico das plantas recém-germinadas, que se refletiria em seu desempenho nos anos subsequentes.

As regressões múltiplas mostraram uma relação do crescimento de jovens 1 com aumento de uniformidade de dossel. Acreditamos que isto ocorre porque um dossel mais uniforme promoveria áreas de entrada gradual de luz, em níveis que permitem a fotossíntese sem promover o aumento da mortalidade destas plantas (Pinheiro *et al.*, 1988). A análise utilizada para relacionar o desempenho dos indivíduos aos índices de luminosidade foi do tipo linear, desta forma limitada na avaliação do efeito de níveis intermediários de luz. Nakazono e colaboradores (2001) já haviam demonstrado que o crescimento de *E. edulis* responde aos níveis de luminosidade de forma não contínua, e verificaram um aumento de produção de biomassa a partir de níveis de irradiância de 20% até 30% da luz solar total, não ocorrendo resposta entre 30% a 70%, e acima de 70% inibiam o crescimento de plântulas, com níveis ótimos ocorrendo entre 20-30%. Segundo essas autoras, estes dados sugerem que os indivíduos nos primeiros estágios de desenvolvimento se beneficiariam do surgimento de clareiras próximas, mas que ambientes de pleno sol ou sob dossel fechado são limitantes ao desenvolvimento. Chazdon (1986) também já havia verificado maior crescimento, produção e tamanho de folhas em plântulas de palmeiras de sub-bosque ocorrendo em ambientes de bordas de clareiras.

Foi observado também um menor crescimento individual nas plantas no período 2004-2005, coincidindo com uma maior quantidade de chuvas no inverno de 2005. Isto poderia se explicar devido à redução de luminosidade que uma maior incidência de nuvens nesse período teria causado.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em face dos resultados obtidos neste estudo e do que é observado na literatura pode-se afirmar que a estratégia de vida de *E. edulis* é baseada em intensa produção de frutos, de modo a formar um banco de plântulas constituído por indivíduos tolerantes a baixos índices de luminosidade. Estes indivíduos permanecem praticamente estagnados enquanto “aguardam” condições propícias de luminosidade para desenvolver o crescimento foliar, e após as folhas terem atingido o potencial fotossintético necessário a planta investe em crescimento vertical.

Na população estudada verificamos uma situação de vulnerabilidade, por conta da redução nas taxas de crescimento – e em especial na taxa de fecundidade – e do tamanho populacional reduzido. Associado a isso ainda está o elevado grau de isolamento propiciado pelas paisagens em crescente processo de fragmentação nessa região (SOS Mata Atlântica/INPE, 2008). Uma vez que os tamanhos dos fragmentos florestais encontrados na região são em sua maioria menores que o fragmento estudado, é esperado que as demais populações de *E. edulis* possam estar passando por uma situação semelhante.

Estudos de longo prazo se mostram fundamentais para a avaliação do real estado de conservação das populações naturais. No presente estudo, se tivessem sido avaliados apenas dois intervalos amostrais ao invés de quatro, não observaríamos as taxas de crescimento populacional atingindo valores negativos. Isto ocorre porque os modelos matriciais não são sensíveis às variações temporais, pois lidam com médias das taxas entre os anos e, portanto, não são capazes de “perceber” a variação temporal em uma taxa, como ocorre com a redução da fecundidade no presente estudo.

Desta forma, consideramos que os modelos matriciais são ferramentas de grande utilidade nos estudos demográficos, mas que devem ser utilizadas com as devidas ressalvas, principalmente quando tratamos de propostas de extração sustentável. A utilização de tais modelos deve levar em conta suas limitações, e as propostas de manejo devem ser baseadas não apenas em modelos gerados através de poucos intervalos de tempo em uma única população, mas em dados de metapopulações – avaliando a fenologia e o fluxo gênico entre as populações - e ser constantemente realimentados com novos dados mediante acompanhamentos de longa duração. Deve-se considerar ainda a viabilidade econômica das propostas de manejo, de modo a evitar o excesso de extração caso o produtor rural/extrator não consiga cobrir os custos envolvidos.

Com base nos resultados obtidos, que indicaram uma baixa produção de frutos e recrutamento de plântulas, mostra-se inviável a extração sustentável de frutos de *E. edulis* para a produção de polpa, que tem sido incentivada nas regiões sul e sudeste do Brasil.

Dessa forma as investigações sobre *E. edulis* nesta região devem estar focadas nas causas destas taxas reprodutivas reduzidas, principalmente envolvendo aspectos da fenologia e genética das populações. Tais estudos devem focar as populações do Corredor Central da Mata Atlântica (Espírito Santo e sul da Bahia), considerando a fragmentação relativamente recente deste ecossistema e a diversidade de habitats e morfotipos encontrados para a espécie nessa região. Tendo em vista os resultados encontrados neste estudo e no trabalho de Coelho (2010) fica evidente a necessidade de se compreender melhor as diferenças ecológicas entre os diferentes morfotipos de

E. edulis nesta região, principalmente em relação a polinização, produção de frutos, estrutura genética e fluxo gênico entre estes morfotipos.

Os motivos do declínio observado para essas taxas ainda necessitam análise mais aprofundada, mas de qualquer forma consideramos que estratégias de conservação da espécie deveriam abranger medidas para elevar a densidade das populações. Tais medidas podem incluir ações que auxiliem os indivíduos a superar as restrições (“gargalos”) de desenvolvimento, e se possível buscar mitigar os problemas advindos da fragmentação de habitat.

Avaliamos como principais gargalos, além da baixa fecundidade, a mortalidade de plântulas e o lento crescimento de jovens 1. Observou-se que uma melhor condição de precipitação no primeiro ano de vida melhorou o desempenho das plantas naquele momento e nos anos subseqüentes. Verificamos ainda que ambientes de uniformidade de dossel aumentaram o crescimento de jovens 1, que interpretamos como um melhor desenvolvimento ocorrendo em áreas com entrada de luz melhor distribuída, proporcionando níveis intermediários de luminosidade.

Desta forma, recomendamos a produção de mudas com manutenção em viveiro por um ano, de forma a reduzir a elevada taxa de mortalidade de plântulas e produzir um banco de regeneração com melhor com melhor possibilidade de desempenho nos estágios iniciais de crescimento. O plantio deve priorizar ambientes próximos a bordas de clareira, de modo propiciar melhor condição de crescimento. A realização de testes experimentais em campo poderá confirmar a viabilidade da proposta e fornecer mais subsídios a otimização do crescimento inicial dos indivíduos de *E. edulis*.

O aumento de fluxo gênico poderia ser obtido com o transporte de sementes ou mudas entre viveiros de áreas próximas. A coleta de frutos visando a produção de mudas deve observar a reserva de frutos para a fauna e obedecer a estudos de compatibilidade e fluxo gênico entre as populações.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akçakaya, H. R., Burgman, M. A., Ginzburg, L. R. (1999). *Applied population ecology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Alves, L. (1994). Competição intraespecífica e padrão espacial em uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). *Dissertação* (Mestrado), Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, Campinas – SP, 67 p.
- Andrade, A. C. S., Ramos, F. N., Fadigas, A. S., Loureiro, M. B., Bastos, R. (1999). Flooding effects in seedlings of *Cytherexylum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. *Revista Brasileira de Botânica*. 22: 281-285.
- Araújo, M., Rocha, R., Alger, K., Mesquita, C. A B. (1998). A Mata Atlântica do sul da Bahia: situação atual, ações e perspectivas. *Cadernos da Biosfera da Mata Atlântica*, Caderno nº 8. CN-RBMA – Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica. São Paulo/SP.
- Bahia (Governo do Estado). (2010). Secretaria de Turismo. Disponível em <<http://www.setur.ba.gov.br/programas-e-projetos/eixo-estrategico-qualificacao-dos-servicos-e-do-destino/prodetur/>>. Acessado em 10/12/2010.
- Begon, M., Townsend, C., Harper, J. (2006). *Ecology - From Individuals to Ecosystems*, Fourth Ed. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bierregaard, R. O. Jr., Laurance, W. F., Gascon, C., Benitez-Malvido, J., Fearnside, P. M. (2001) *Principles of forest fragmentation and conservation in the Amazon*. In: Bierregaard, R. O. Jr., Gascon, C., Lovejoy, T. E., Mesquita, R. C. G. (eds). (2001)

Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. Yale University Press, New Haven, Connecticut, pp. 371-385.

Bovi, M. L. A. (1990). Pré-embebição em água e porcentagem e velocidade de emergência de sementes de palmitero. *Bragantia* 49(1): 11-22. [online] ISSN 0006-8705. doi: 10.1590/S0006-87051990000100002. Disponível em:

<http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0006-87051990000100002&script=sci_abstract&lng=pt>

Bovi, M. L. A.; Cardoso, M.; Cione, J. (1978). Sistema Radicular do Palmitero. *Bragantia* [online], Nota nº 15, 1978, 37(1): 85-88. ISSN 0006-8705. Disponível em <<http://www.scielo.br/pdf/brag/v37n1/31.pdf>>

Bovi, M. L. A., Godoy Júnior, G., Saes, L. (1987). Pesquisas com os gêneros *Euterpe* e *Bactris* no Instituto Agronômico de Campinas. *O Agrônomo*, 39(2): 129-174.

Bruna, E. M. (2003). Are populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology*, 84:932–947.

Bruna, E. M., Fiske, I. J., Trager, M.D. (2009). Habitat fragmentation and plant populations: is what we know demographically irrelevant? *Journal of Vegetation Science*, 20: 569–576.

Cardoso, S.R.S.; Eloy, N.B.; Provan, J.; Cardoso, M.A.; Ferreira, P.C.G. (2000). Genetic differentiation of *Euterpe edulis* Mart. Populations estimated by AFLP analysis. *Molecular Ecology*, 9: 1753–1760.

Carvalho, P. (1994). *Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira*. Brasília: EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisas Florestais – CNPF.

- Caswell, H. (2001). *Matrix population models*, Second Ed. Sinauer Associates, Massachusetts.
- CEPF – Critical Ecosystem Partnership Fund (2008). *Atlantic Forest Biodiversity Hotspot – Program for Consolidation*. Disponível on line em:
<http://www.cepf.net/Documents/Final_AtlancticForest_Consolidation.pdf>
- CEPRAM (1996). *Plano de Manejo da Área de Proteção Ambiental do Litoral de Itacaré e Serra Grande* - Resolução nº 1.334 de 19 de dezembro de 1996. Governo do Estado da Bahia, SEMARH, Salvador/BA.
- Chazdon, R. L. (1986). Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *Journal of Ecology*, 74: 995-1012.
- Coelho, G. (2010). Estrutura genética populacional em morfotipos de *Euterpe edulis*. *Dissertação* (Mestrado), Programa de Genética e Biologia Molecular, UESC, Ilhéus, Bahia, 52 p.
- Consórcio Mata Atlântica/UNICAMP (1992). *Reserva da Biosfera da Mata Atlântica - Plano de Ação*. Referências Básicas. 101p.
- Conte, R., Reis, M., Reis, A., Mantovani, A., Mariot, A., Fantini, A., Nodari, R. (2000). Dinâmica da regeneração natural de *Euterpe edulis*. *Sellowia*, 49-52: 106-130.
- Conte, R., Reis, M. S., Mantovani, A., Vencovsky, (2008).R. Genetic Structure and Mating System of *Euterpe edulis* Mart. Populations: A Comparative Analysis Using Microsatellite and Allozyme Markers. *Journal of Heredity*, p. 1-7.
- Cortês, M. C. (2006). Variação espacial nas interações entre o palmito *Euterpe edulis* e as aves frugívoras: implicações para a dispersão de sementes. *Dissertação*

(Mestrado), Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista- UNESP, Rio Claro – SP, 95 p.

De Kroon, H., Plaisier, A.; Groenendael, J. V. ; Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67(5): 1427-1431.

Fantini, A., Guries, R. (2007). Forest structure and productivity of palmitero (*Euterpe edulis* Martius) in the Brazilian Mata Atlântica. *Forest Ecology and Management*. 242(2-3): 185-194.

Fantini, A., Reis, M., Sgrott, E., Reis, A., Portilho, W., Ribeiro, R. (1993). Demografia de *Euterpe edulis* no Vale do Rio Ribeira de Iguape - SP. *7º Congresso Florestal Brasileiro*. Curitiba: SBS – SBEF.

Fisch, S. T. V. (1998). Dinâmica de *Euterpe edulis* na floresta ombrófila densa atlântica em Pindamonhangaba. *Tese (Doutorado)*, Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, São Paulo, 126 p.

Fisch, S. T. V., Nogueira, L. R., Mantovani, W. (2000). Fenologia reprodutiva de *Euterpe edulis* Mart. na Mata Atlântica (Reserva Ecológica do Trabiju, Pindamonhangaba – SP). *Revista Biociências*, Taubaté-SP, 6(2): 31-37.

Frankham, R., Ballou, J. D., Briscoe, D. A. (2002). *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, 617 p.

Frazer, G. W., Founier, R. A., Trofymow, J. A., Hall, R. J. (2001). A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology*, 109: 249-263.

- Fundação Biodiversitas (2006). *Revisão da Lista da Flora Brasileira Ameaçada de Extinção*. Disponível em <<http://www.biodiversitas.org.br/floraBr/>>
- Gaiotto, F.A., Grattapaglia, D., Vencovsky, R. (2003). Genetic structure, mating system and long distance gene flow in Heart-of-Palm (*Euterpe edulis* Mart.). *Journal of Heredity*, 94 (5): 399-406.
- Galetti, M., Aleixo, A. (1998). Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology*, 35: 286-293.
- Galetti, M., Chivers, D. (1995). Palm harvest threatens Brazil's best protected area of Atlantic Forest. *Oryx*, 29(4): 225-226.
- Galetti, M., Fernandez, J.C. (1998). Palm harvesting in Brazil's Atlantic forest: changes in industry structure and illegal trade. *Journal of Applied Ecology*. 35, 294–301.
- Galetti, M., Laps, R., Pizo, M. (2000). Frugivory by toucans (Ramphastidae) at two altitudes in the Atlantic Forest of Brazil. *Biotropica*, 32(4): 842-850.
- Gatsuk, E., Smirnova, O., Vorontzova, L., Zaugolnova, L., Zhukova, L. (1980). Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*, 68: 675-696.
- Graham, M. H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84(11), 2809-2815.
- Hale S E, Edwards C, 2002. Comparison of film and digital hemispherical photography across a wide range of canopy densities. *Agricultural and Forest Meteorology*, Amsterdam, 112: 51-56.
- Hartshorn, G. S. (1975). A matrix model of tree population dynamics. In: Gooley, F. B., Medina E. (Ed.). *Tropical ecological systems, trends in terrestrial and aquatic research*. Berlin: Springer-Verlag, p.41-51.

- Henderson, A. (2000). The Genus *Euterpe* in Brazil. In: Reis, M. S., Reis, A. (Ed.). *Euterpe edulis* - (Palmitreiro) *Biologia, conservação e manejo*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues/Fundação O Boticário, p.1-22.
- Hobbs, R. J., Yates, C. J. (2003). Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany*, 51: 471–488.
- Hood, G. M. (2010). *PopTools version 3.2.3*. Disponível em:
<<http://www.poptools.org>>
- INMET, 2010. Disponível em:
<http://www.inmet.gov.br/html/climatologia.php?lnk=../webcdp/climatologia/chuva_quantis/>
- Inoue, A., Yamamoto, K., Mizoue, N., Kawahara, Y. (2004). Effects of image quality, size and camera type on forest light environment estimates using digital hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 126: 89-97.
- Jennings, S.B., Brown, N. D., Sheil, D. (1999). Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, 72(1): 59-73.
- Kojima, J. (2004). Estrutura populacional da palmeira *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em uma área de Floresta Atlântica no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, estado de São Paulo. *Dissertação* (Mestrado), 61 p. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista - UNESP, Rio Claro/SP, 61 p.
- Lefkovich, L. P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21(1): 1-18.

- Lorenzi, H., Souza, M. H., Costa, J. T. M., Cerqueira, L. S. C., Ferreira, E. (2004). *Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA, Nova Odessa, SP, Brasil.
- Mantovani, A., Morellato, L. (2000). Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral. In: Reis, M. S., Reis, A. (Ed.). *Euterpe edulis - (Palmitreiro) Biologia, conservação e manejo*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues/Fundação O Boticário, p.23-38.
- Martini, A. M. Z. (1996). Estrutura e dinâmica populacional de três espécies arbóreas tropicais. *Dissertação (Mestrado) - Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas (BC-IB-T/UNICAMP/M365e)*. Campinas, SP.
- Martini, A. M. Z., Fiaschi, P., Amorim, A. M., Paixão, J. L. (2007). A hot-point within a hot-spot: a high diversity site in Brazil's Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 16: 3111-3128.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853–858.
- Nakazono, E. M., Costa, M. C., Futatsugi, K., Paulilo, M. T. S. (2001). Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, 24(2): 173-179.
- Nogueira Jr., L. R., Fisch, S. T. V., Ballestro, S. D. (2003). Influência da umidade do solo no desenvolvimento inicial de plantas do palmitreiro *Euterpe edulis* Mart. Em floresta nativa. *Revista Biociências*, Taubaté, SP, 9(1): 7-13.
- Orlande, T., Laarman, J., Mortimer, J. (1996). Palmito sustainability and economics in Brazil's Atlantic coastal forest. *Forest Ecology and Management*, 80: 257-265.

- Pereira L (2000) A economicidade do Palmitreiro (*Euterpe edulis* Martius) sob manejo em regime de rendimento sustentado. *Sellowia*, 49-52: 225-244.
- Piñero, D., Martinez-Ramos, M., Sarukhán, J. (1984). A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology*, 72: 977-991.
- Pinheiro, G. S., Mariano, G., Crestana, C. S. M. (1988). Estudo do desenvolvimento inicial do palmitreiro *Euterpe edulis* Mart. (Palmae), sob diversas condições de sombreamento, em plantio de *Pinus kesiya* Royle ex Gordon. *Boletim Técnico do Instituto Florestal*, São Paulo, 42: 171-180.
- Pizo, M. A., Vieira, E. M. (2004). Palm harvesting affects seed predation of *Euterpe edulis*, a threatened palm of the Brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Biology*, 64(3): 1-8.
- Placci, L. G., Arditi, S. I., Giorgis, P. A., Wüthrich, A. A. (1992). Estrutura del palmital e importancia de *Euterpe edulis* como especie clave en el Parque Nacional "Iguazu", Argentina. *Revista Forestal Yvyrareta*, 3(3): 93-108.
- Reis, A. (1995). Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius. (Palmae) em uma Floresta Ombrófila Densa Montana da Encosta Atlântica em Blumenau, SC. Tese (Doutorado), Instituto de Biociências, Universidade Estadual de Campinas, Campinas/SP, 154 p.
- Reis, A., Kageyama, P. (2000). Dispersão de sementes de *E. edulis* Martius Palmae. In: Reis, M. S., Reis, A. (Ed.). *Euterpe edulis* - (Palmitreiro) *Biologia, conservação e manejo*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues/Fundação O Boticário, p.60-92

- Reis, A., Kageyama, P., Reis, M., Fantini, A. (1996). Demografia de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em uma Floresta Ombrófila Densa Montana, em Blumenau (SC). *Sellowia*, 45-48: 13-45.
- Reis, M. S. (1996). Distribuição e Dinâmica da Variabilidade Genética em Populações Naturais de *Euterpe edulis* (Palmiteiro). Tese (Doutorado), Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba/SP.
- Reis, M., Conte, R., Nodari, R., Fantini, A., Reis, A., Mantovani, A., Mariot, A. (2000a). Manejo sustentável e produtividade do Palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius - Arecaceae). *Sellowia*, 49-52: 202-224.
- Reis, M., Fantini, A., Nodari, R., Reis, A., Guerra, M., Mantovani, A. (2000b). Management and conservation of natural populations in Atlantic Rain Forest: the case study of Palm Heart (*Euterpe edulis* Martius). *Biotropica*, 32(4b): 894-902.
- Reis, M. S., Guerra, M. P., Nodari, R. O., Ribeiro, R. J., Reis, A. (2000c). Distribuição geográfica e situação atual das populações na área de ocorrência de *Euterpe edulis* Martius. In: Reis, M. S., Reis, A. (Ed.). *Euterpe edulis - (Palmiteiro) Biologia, conservação e manejo*. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues/Fundação O Boticário, p.324-335.
- Ribeiro, R., Portilho, W., Reis, A., Fantini, A., Reis, M. (1994). O manejo sustentado do palmiteiro no Vale do Ribeira. *Florestar Estatístico*, 1(3): 15-16.
- Robison, S. A., McCarthy, B. C. (1999). Potential factors affecting the estimation of light availability using hemispherical photography in oak Forest understories. *Journal of the Torrey Botanical Society*, New York, 126: 344-349.

- Schemske, D., Husband, B., Ruckelshaus, M. (1994). Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75(3): 584-606.
- Silva, M., Martini, A., Araújo, Q. (2009). Estrutura Populacional de *Euterpe edulis* Mart. No Sul da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 32(2): 393-403.
- Silva Matos, D., Bovi, M. (2002). Understanding the threats to biological diversity in southeastern Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1747–1758.
- Silva Matos, D. M, Watkinson, A. R. (1998). The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in southeastern Brazil. *Biotropica*, 30(4): 595-603.
- Silva Matos, D., Freckleton, R., Watkinson, A. (1999). The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology*, 80(8): 2635-2650.
- Silva, D. M. (1991). Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no Município de Campinas, SP. *Dissertação (Mestrado)* – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas. Campinas/SP, 60 pp.
- SOS Mata Atlântica/INPE (2008). Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica no Período de 2005–2008. Disponível *on line* em:
<<http://mapas.sosma.org.br/dados/>>
- Souza, A. F., Martins, F. R. (2005). Spatial variation and dynamics of flooding, canopy openness, and structure in a Neotropical swamp forest. *Plant Ecology*, 180, 161–173.
- Teixeira, A.P., Assis, M. A. (2005). Caracterização florística e fitossociológica do componente arbustivo arbóreo de uma floresta paludosa no Município de Rio Claro (SP), Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 28(3): 467-476.

- Thomas, W. W., Carvalho, A. M. V., Amorim, A. M. A., Garrison, J., Arbaláez, A. L. (1998). Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 7: 311–322.
- Tonetti, E. L. (1997). Estrutura da população, crescimento e dinâmica do banco de plântulas e fenologia reprodutiva de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) num trecho da Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas do município de Paranaguá, PR. *Dissertação* (Mestrado), Universidade Federal do Paraná, Curitiba/PR, 63 p.
- Tonetti, E., Negrelle, R. (2001). Dinâmica do banco de plântulas de palmito em ambiente natural. *Scientia agraria*, 2(1-2): 79-85.
- Venturi, S., Paulilo, M. (1998). Esgotamento das reservas na semente de *Euterpe edulis* Mart. e efeito da nutrição mineral nas plântulas. *Acta Botanica Brasilica*, 12(3): 215-220.
- Zimmermann, C. E. (1991). A dispersão do palmito por passeriformes. *Ciência Hoje*. 12: 18-19 p.