

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS – CCA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA E AMBIENTE

LUCAS BENEDITO GONSALES ROSA

**DINÂMICA POPULACIONAL EM DIFERENTES ESCALAS
ESPACIAIS DE DUAS ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA
ATLÂNTICA**

ARARAS-SP

2019

LUCAS BENEDITO GONSALES ROSA

**DINÂMICA POPULACIONAL EM DIFERENTES ESCALAS
ESPACIAIS DE DUAS ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA
ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Ambiente (PPGAA) da Universidade Federal de São Carlos *campus* Araras, para obtenção do título de Mestre em Agricultura e Ambiente.

Área de concentração: Ciências Agrárias I
Orientação: Profa. Dra. Valéria Forni Martins
Co-orientação: Dr. Maurício Bonesso Sampaio

Araras-SP

2019

Gonsales Rosa, Lucas Benedito

Dinâmica populacional em diferentes escalas espaciais de duas espécies arbóreas da Floresta Atlântica / Lucas Benedito Gonsales Rosa. -- 2018.
92 f. : 30 cm.

Dissertação (mestrado)-Universidade Federal de São Carlos, campus Araras, Araras

Orientador: Valéria Forni Martins

Banca examinadora: Valéria Forni Martins; Flavio Antonio Maës dos Santos; Priscilla de Paula Loiola

Bibliografia

1. Dinâmica populacional. 2. Ecologia vegetal. 3. Estrutura populacional.
I. Orientador. II. Universidade Federal de São Carlos. III. Título.

Ficha catalográfica elaborada pelo Programa de Geração Automática da Secretaria Geral de Informática (SIn).

DADOS FORNECIDOS PELO(A) AUTOR(A)

Bibliotecário(a) Responsável: Maria Helena Sachi do Amaral – CRB/8 7083



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Agrárias
Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Ambiente

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado do candidato Lucas Benedito Gonsales Rosa, realizada em 13/07/2018:

Profa. Dra. Valéria Forni Martins
UFSCar

Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos
UNICAMP

Profa. Dra. Priscilla de Paula Loiola
UFSCar

AGRADECIMENTOS

À Profa. Dra. Valéria Forni Martins, minha orientadora, muito obrigado por sua orientação em toda minha vida acadêmica, extrema paciência e acolhimento nos momentos mais difíceis que passei nos últimos anos.

Ao Dr. Mauricio Bonesso Sampaio, meu coorientador, pela orientação, conhecimento, paciência, reuniões via Skype e pela recepção em sua casa nova em Maringá/PR. Você e a Ísis cozinham muito bem!

Ao Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos, coordenador do Projeto “Processos ecológicos espacialmente estruturados em uma floresta megadiversa” (Edital Universal CNPq 459941/2014-3), no qual este trabalho esteve inserido, por toda a condição intelectual e financeira propiciada, sem as quais não seria possível a realização deste trabalho.

À Dra. Priscilla de Paula Loiola pelas conversas de “ecólogos”, ajudas no programa R e diversas caronas. Força na maternidade!

À Universidade Federal de São Carlos, ao Centro de Ciências Agrárias e ao Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Ambiente (PPGAA) pela valiosa oportunidade e apoio financeiro, fatores essenciais para meu crescimento como pesquisador.

À Universidade Estadual de Campinas e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal pelo curso “Population dynamics, with application to the conservation of plants”, ministrado pelo Prof. Dr. Raymond L. Tremblay, essencial para minha inserção nas análises de dinâmica populacional no programa R.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) - Código de Financiamento 001, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq).

À minha família, Ângela, Jonas, Alexandre, Nathalia, Francine, Elmir e os pequenos, Maria Elisa e Joaquim, pelo carinho e incentivo nos últimos anos.

Aos amigos(as) que me apoiaram em todos os momentos da vida pessoal e acadêmica. Em especial, Ângela, Beatriz (PS), Cláudia, Elaine (trufa), Suellen (Suka) e Thaís que me aguentam e apoiam desde sempre.

Ao meu “crush” e amigo, Matheus Lopes (Match), por me auxiliar na descoberta da responsabilidade emocional.

Aos alunos de Iniciação Científica (IC) Cauê Marcell e Igor Duarte Sousa Silva pela ajuda em campo e diferentes formas de pensar.

À doutoranda Kelly Fernandes de Oliveira Ribeiro pela companhia e organização dos campos. Não consegui uma página dourada para lhe homenagear, como havia me pedido, contudo, acredito que as experiências proporcionadas pelas parcelas A, B e E compensam.

Ao meu primo, futuro ecólogo e ajudante de campo permanente, Luis Guilherme Gonsales da Silva (Gui). Te espero no doutorado, priminho!

Aos guerreiros de campo: Afonso Henrique de Sousa Alves, André Gonsales Góes, Bruna Andrade Ramos, Elaine Cristina Ribeiro (Trufa), Fernanda Arruda Costa, Filipe Augusto dos Santos Ramos, Heitor Bassan, Juan Braga Ferreira da Cunha, Leonardo dos Santos Ambrosino, Mariana Bianchini (Cortesia), Marina Furlan Giubbina, Marina Tojal Gardon Gagliardo, Murilo Rafael Barbosa (Musa), Rafael Augusto Farinha, Rafael Bellinatti Medina, Stephanie Melin Hoehne, Thales Barbosa dos Santos e Verônica Knorre Ferreira Machado (Fica). Vocês foram fundamentais para a execução da parte prática da minha dissertação e me proporcionaram ótimas experiências e muitas risadas. Desculpem-me pelas cobras e carrapatos!

Aos participantes da Banca de Qualificação, Profs. Drs. Alessandra dos Santos Penha, Flavio Antonio Maës dos Santos e Ricardo Augusto Gorne Viani, por terem me ajudado com o conhecimento de vocês.

“A vida encontra um meio” (JURASSIC PARK, 1993)

RESUMO

A dinâmica de populações de plantas pode ser influenciada diferentemente por diferenças ambientais em escalas regionais e locais. Em escala regional, a dinâmica populacional pode ser influenciada pelo clima, eventos estocásticos e ações antrópicas. Em escala local, a dinâmica também pode ser influenciada por características ambientais que diferem localmente, como luz, topografia e características pedológicas. As diferenças ambientais, tanto em escala regional quanto local, devem afetar mais as espécies especialistas, que apresentam distribuição geográfica restrita e baixa abundância local, do que as generalistas. O objetivo deste estudo foi testar a variação espacial na dinâmica de diferentes populações de duas espécies arbóreas tropicais com distribuições geográficas e abundâncias locais extremas, e como elas respondem à diferenças ambientais em escala local. Nós usamos dados de dois censos populacionais de *Faramea picinguabae* M.Gomes (Rubiaceae) e *Mollinedia schottiana* (Spreng.) Perkins (Monimiaceae) com aproximadamente 9 anos de diferença entre eles, realizados em duas parcelas permanentes não-contíguas de 1 ha cada (parcelas B e E), localizadas em uma região da Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Devido às suas características de distribuição geográfica e abundância local, assumimos que *F. picinguabae* é especialista e *M. schottiana*, generalista. Cada parcela estudada foi dividida em 100 subparcelas, nas quais medimos abertura do dossel, elevação, declividade e cobertura do solo por matações rochosos. Para testar se ocorreu variação espacial na dinâmica entre parcelas, comparamos as variáveis ambientais entre as parcelas e definimos como população o conjunto de indivíduos de uma mesma espécie em uma mesma parcela. Para testar como as variações ambientais locais influenciam a dinâmica populacional, dividimos cada uma das variáveis ambientais em categorias e definimos como população o conjunto de indivíduos de uma mesma espécie em cada uma dessas categorias. Nos dois casos anteriores, calculamos a taxa finita de crescimento populacional (λ) anual. Encontramos diferenças no λ anual tanto entre as parcelas quanto entre as categorias das variáveis ambientais apenas para a espécie especialista. Todas as populações apresentaram λ anual < 1 , com exceção da de *F. picinguabae* na parcela B e nas categorias ambientais de abertura do dossel semelhante e maior do que a média entre os censos. O declínio populacional da maioria das populações pode ser decorrente de uma intensa estiagem em Ubatuba na última década. Entretanto, em escala local, o crescimento da população de *F. picinguabae* na parcela B pode ter ocorrido em função de uma resposta positiva dessa espécie à menor cobertura do solo por matações rochosos, que parece ter balanceando as consequências negativas da estiagem. A compreensão de como variações ambientais, que atuam em diferentes

escalas, influenciam o λ de populações de plantas com estratégias distintas é importante para auxiliar na previsão de seus comportamentos frente a mudanças ambientais. A partir disso, novos estudos são necessários para determinar o quanto comum é essa variação na dinâmica populacional e se ela pode ser prevista pelas estratégias das espécies, visando ações de manejo que estabilizem ou aumentem o tamanho populacional delas dentro de uma floresta.

Palavras-chave: categorias ambientais. Declínio populacional. Estrutura populacional. Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas. LTRE.

ABSTRACT

The population dynamics of plants can be differently influenced by environmental differences in both regional and local scales. On a regional scale, population dynamics can be influenced by climate, stochastic events and anthropogenic actions. On a local scale, dynamics can also be influenced by environmental characteristics that differ locally, such as light, topography and soil characteristics. Environmental differences in both regional and local levels are expected to have a greater effect on specialist species, which present a more restricted geographical distribution and lower local abundance than generalist species. The objective of this study was to test the spatial variation in the dynamics of different populations of two tropical tree species, with extremely different geographic distributions and local abundances, and how they responded to environmental differences on a local scale. We used data from two demographic censuses of *Faramea picinguabae* M.Gomes (Rubiaceae) and *Mollinedia schottiana* (Spreng.) Perkins (Monimiaceae), which were performed approximately 9 years apart, held in two non-contiguous, permanent 1-ha plots (B and E) located at a region of the Atlantic Rainforest, Southeast Brazil. Due to the species' geographical distribution and local abundance, we have assumed that *F. picinguabae* is a specialist species and *M. schottiana* is a generalist species. Each plot was divided into 100 subplots, in which we measured the canopy opening, elevation, declivity, and soil coverage by rocky boulders. In order to test the existence of spatial variation in the dynamics among plots, we have compared the environmental variables among plots, where the population is defined as the group of individuals of the same species in the same plot. In turn, to test how local environmental variations influence population dynamics, we have divided each of the environmental variables into categories and defined population as the group of individuals of the same species in each of the categories. In the two previous cases, we have calculated the limited rate of annual population growth (λ). We have found differences in annual λ both among plots and among categories of environmental variables only for the specialist species. All populations presented annual $\lambda < 1$, except for *F. picinguabae* on plot B and in environmental categories where the canopy openings are similar and higher than the average among censuses. The population decline of most populations may be explained by the intense drought in Ubatuba in the last decade. However, on a local scale, the population growth of *F. picinguabae* in plot B may have occurred due to a positive response of this species to the lower soil coverage by rocky boulders, which seems to have balanced the negative consequences of the drought. The understanding of how environmental variations, acting at different scales, influence the λ of plant populations with distinct strategies is

important to help predict their behavior against environmental changes. From this, further studies are needed to determine how common this variation in population dynamics is and whether it can be predicted by species strategies, aiming at management actions to stabilize or increase their population size within a forest.

Keywords: environmental categories. Population decline. Population structure. Lowland Ombrophilous Dense Forest. LTRE.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	13
1 INTRODUÇÃO	13
1.1 ESTRUTURA POPULACIONAL	13
1.2 DINÂMICA E CÁLCULOS POPULACIONAIS	14
1.3 FATORES QUE INFLUENCIAM A DINÂMICA POPULACIONAL DE PLANTAS	16
1.4 DINÂMICA POPULACIONAL DE ESPÉCIES GENERALISTAS E ESPECIALISTAS	17
1.5 IMPORTÂNCIA DOS ESTUDOS DE DINÂMICA POPULACIONAL	18
2 OBJETIVOS E ESTRUTURA DOS CAPÍTULOS	19
3 ÁREA DE ESTUDO	20
4 ESPÉCIES ESTUDADAS	22
REFERÊNCIAS	25
CAPÍTULO 1 - Variação espacial na dinâmica de populações de duas espécies arbóreas em uma região de Floresta Atlântica	33
1 INTRODUÇÃO	35
2 MATERIAL E MÉTODOS	36
2.1 ÁREA DE ESTUDO	36
2.2 ESPÉCIES ESTUDADAS	38
2.3 CENSO POPULACIONAL	38
2.4 CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS	39
2.5 ANÁLISE DE DADOS	40
2.5.1 Características ambientais e estrutura populacional	40
2.5.1 Dinâmica populacional	41
3 RESULTADOS	42
3.1 CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS	42
3.2 ESTRUTURA POPULACIONAL	42
3.3 DINÂMICA POPULACIONAL	43
4 DISCUSSÃO	46
REFERÊNCIAS	48
APÊNDICE A - Classes populacionais de duas espécies arbóreas da Floresta Atlântica	54

APÊNDICE B - Ciclos de vida das populações de *Faramea picinguabae* amostradas em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP 58

APÊNDICE C - Ciclos de vida das populações de *Mollinedia schottiana* amostradas em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP 60

CAPÍTULO 2 - Diferenças ambientais em escala local influenciam mais a dinâmica populacional de uma espécie arbórea tropical especialista do que de uma generalista 62

1 INTRODUÇÃO 64

2 MATERIAL E MÉTODOS 66

2.1 ÁREA DE ESTUDO 66

2.2 ESPÉCIES ESTUDADAS 66

2.3 CENSO POPULACIONAL 67

2.4 VARIÁVEIS AMBIENTAIS 68

2.5 ANÁLISE DE DADOS 68

2.5.1 Categorização das variáveis ambientais 68

2.5.1 Dinâmica intrapopulacional 68

3 RESULTADOS 69

4 DISCUSSÃO 77

REFERÊNCIAS 79

APÊNDICE A - Categorização das variáveis ambientais em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. 84

CONSIDERAÇÕES FINAIS 90

REFERÊNCIAS 91

1 INTRODUÇÃO

1.1 ESTRUTURA POPULACIONAL

Os indivíduos de uma população passam por diferentes fases ao longo do ciclo de vida, desde o seu nascimento até a senilidade. A fase na qual um indivíduo se encontra pode ser caracterizada por seu tamanho (altura, biomassa, diâmetro, etc.), idade ou fase de desenvolvimento, também chamada de estágio de desenvolvimento (LEWIS et al., 2002). Os estudos de estrutura populacional descrevem a proporção de indivíduos da população nas diferentes classes de tamanho, classes de idade ou estádios de desenvolvimento, que representam diferentes fases do ciclo de vida do organismo (GATSUK et al., 1980; CARVALHO et al., 2009).

Após um determinado período de tempo, os indivíduos avançam em idade para uma próxima classe ou morrem. Porém, quando os indivíduos são classificados por tamanho, estes podem crescer ou reduzir em tamanho, de forma a retrocederem para classes anteriores, ou permanecerem na mesma classe (GUREVITCH et al., 2009). Mudanças de estádios de desenvolvimento são determinadas pela perda e/ou aparecimento de estruturas morfológicas, as quais representam mudanças fisiológicas e metabólicas relacionadas à exploração do ambiente pelos indivíduos (GUREVITCH et al., 2009). Assim como o tamanho, os indivíduos podem recrutar para estádios posteriores, retroceder para estádios anteriores, ou permanecer no mesmo estágio de desenvolvimento após um dado período de tempo (GATSUK et al., 1980). As classes de tamanho e os estádios de desenvolvimento são melhores para se descrever populações vegetais, principalmente para populações arbóreas tropicais, que apresentam crescimento flexível e poucas marcas cronológicas visíveis (LEWIS et al., 2002; GUREVITCH et al., 2009).

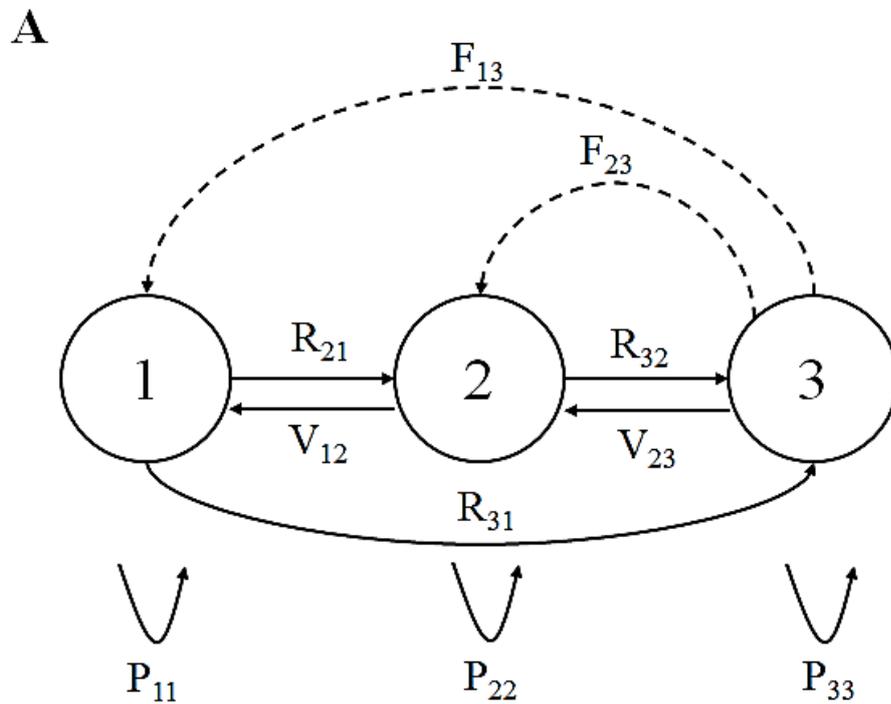
Em populações de espécies arbóreas, é comum haver um maior número de indivíduos nas primeiras classes de tamanho ou nos estádios de desenvolvimento iniciais, ou seja, essas populações apresentam estrutura do tipo J-invertido (CONDIT et al., 1998; VIRILLO et al.; 2011). As populações com esse tipo de estrutura são frequentemente interpretadas como tendo potencial para aumento do tamanho populacional (LATANSIO-AIDAR et al., 2010; ZHAO et al., 2017), pois considera-se que a maioria dos indivíduos nas menores classes e/ou estádios de desenvolvimento iniciais recrutarão para as classes/estádios seguintes. Porém, alguns estudos mostram padrões diferentes deste. Por exemplo, populações em J-invertido podem apresentar redução no tamanho populacional devido à alta mortalidade dos indivíduos menores (CONDIT et al., 1998; VIRILLO et al.; 2011). Sendo assim, a estrutura não reflete o crescimento populacional, uma vez que indivíduos de classes ou estádios distintos não possuem as mesmas

propriedades ecológicas, apresentando chances distintas de sobrevivência, reprodução e crescimento (GUREVITCH et al., 2009). Assim, estudos que objetivam avaliar o potencial de crescimento de uma população devem considerar as taxas demográficas das diferentes classes ou estádios de desenvolvimento ao longo de um período de tempo, e não somente a estrutura da população (CASWELL, 2001).

1.2 DINÂMICA E CÁLCULOS POPULACIONAIS

A dinâmica populacional é a variação no número de indivíduos de uma população ao longo do tempo (CASWELL, 2001), a qual é dependente da estrutura da população (GATSUK et al., 1980; CARVALHO et al., 2009). Para descrever e compreender a dinâmica populacional, podem ser usados modelos matriciais (CRONE et al., 2011), que são baseados nas taxas demográficas das diferentes fases do ciclo de vida (CASWELL, 2001). Por exemplo, modelos baseados na matriz de Leslie são utilizados em populações em que os indivíduos progridem para as próximas classes ou morrem, como em populações de organismos estruturados por idade. Em contrapartida, modelos baseados na matriz de Lefkovitch são utilizados para populações estruturadas por tamanho e/ou estágio de desenvolvimento, como as populações vegetais, permitindo permanência, recrutamento ou retrogressão dos indivíduos nas classes e/ou estádios (GUREVITCH et al., 2009).

Após a descrição da estrutura de uma população vegetal em tamanho ou estádios de desenvolvimento, é possível construir matrizes de transição baseadas na matriz de Lefkovitch. A matriz de transição pode considerar as seguintes taxas demográficas de cada classe/estádio, permanência dos indivíduos em uma mesma classe e/ou estágio, recrutamento para classes e/ou estádios posteriores, retrogressão para classes e/ou estádios anteriores, e o número médio de indivíduos produzidos por cada indivíduo das classes e/ou estádios de desenvolvimento reprodutivos (*i.e.* fecundidade reprodutiva). Para cada classe e/ou estágio é calculado um valor médio de cada taxa demográfica e inserido na matriz de transição. Para que a estimativa da taxa de crescimento populacional calculada através do modelo matricial, resulte em um valor realista, é necessário que as taxas demográficas médias sejam representativas para o conjunto de indivíduos agrupados dentro de cada classe e/ou estágio (CASWELL, 1989; Figura 1).



B

$$\begin{array}{c}
 \begin{array}{c} (1) \\ \left| \begin{array}{c} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{array} \right| \end{array} \\
 \begin{array}{c} (2) \\ \left[\begin{array}{ccc} P_{11} & V_{12} & V_{13} + F_{13} \\ R_{21} & P_{22} & V_{23} + F_{23} \\ R_{31} & R_{32} & P_{33} \end{array} \right] \end{array} \\
 \begin{array}{c} (3) \\ \left| \begin{array}{c} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{array} \right| \end{array}
 \end{array}
 (t+1) =$$

Figura 1. Ciclo de vida (A) e matriz populacional (B) de uma população hipotética com três classes de tamanho (1, 2 e 3). As taxas demográficas são: permanência de indivíduos na mesma classe (P), recrutamento de indivíduos para classes posteriores (R), retrogressão de indivíduos para classes anteriores (V), e média de indivíduos ingressantes na população produzidos por cada indivíduo reprodutivo (F). Em B, (1) representa uma matriz colunar com o número esperado de indivíduos em cada classe de tamanho em um determinado período de tempo (t+1), (2) representa a matriz de transição com as taxas demográficas, e (3) representa a matriz colunar com o número de indivíduos em cada classe de tamanho no tempo t. O número de colunas e linhas da matriz é determinado pelo número de classes da população (CASWELL, 1989).

Para obter-se uma estimativa do tamanho populacional no futuro (t+1) é necessário multiplicar a matriz de transição pela matriz colunar contendo o número de indivíduos em cada classe de tamanho no tempo t (Figura 1B). O resultado do cálculo matricial é a taxa de crescimento finito da população (λ). Entretanto, o valor de λ só representará o real crescimento da população se ela tiver atingido o estado estável, ou seja, se ela apresentar uma pequena

variação entre as suas classes populacionais. Se $\lambda < 1$, a população está em declínio; se $\lambda = 1$, a população está estável; e se $\lambda > 1$, a população está em crescimento, assumindo-se condições ambientais constantes no tempo futuro (CASWELL, 2001).

Os modelos matriciais também podem ser utilizados para se obter a matrix de elasticidade (DE KROON et al., 2000) e para conduzir as análises de *Life Table Response Experiments* - LTRE (CASWELL, 1989). Por meio da análise de elasticidade é possível decompor o λ e verificar qual é a contribuição de cada uma das taxas demográficas para o atual valor de λ (DE KROON et al., 2000). As taxas demográficas com valores mais altos são as que possuem mais chance de influenciar o λ futuro (DE KROON et al., 2000). Já a LTRE compara o λ de diversas populações, também o decompondo e verificando a contribuição de cada taxa demográfica para a diferença em λ entre populações. Assim, é possível identificar qual(is) taxa(s) de cada uma das classes ou estádios de desenvolvimento que resulta(m) em diferença ou similaridade entre os λ das diferentes populações (CASWELL, 1989).

1.3 FATORES QUE INFLUENCIAM A DINÂMICA POPULACIONAL DE PLANTAS

As populações de plantas ocupam uma variedade de ambientes. Consequentemente, elas são influenciadas por muitos fatores bióticos e abióticos, que geram variação positiva e/ou negativa nas taxas demográficas das populações (HUTCHINGS, 1996). Os fatores bióticos podem influenciar negativamente populações vegetais através de contaminação de indivíduos por patógenos, competição intra e interespecífica, predação (HUTCHINGS, 1996) e herbivoria (SAMPAIO & SCARIOT, 2010), e positivamente através de relações harmônicas, como facilitação entre plantas e associações com fungos micorrízicos (MCCORMIK et al., 2018). Os fatores abióticos podem influenciar negativamente através de variações extremas na precipitação (LEVINE et al., 2008; CASPER, 1996; EASTERLING et al., 2000a; EASTERLING et al., 2000b) e temperatura (MEER et al., 2016; OLSEN et al., 2016) e características topográficas extremas, como áreas mais declivosas (KANAGARAJ et al., 2011), e positivamente algumas espécies através de maior disponibilidade de luminosidade na floresta (VALVERDE; SILVERTOWN, 1998). Alguns fatores podem ser estocásticos, ou seja, possuem probabilidade aleatória de ocorrência, como furacões (PASCARELLA & HORVITZ, 1998), que podem dizimar populações inteiras e, posteriormente, abrir espaço para que novas populações se estabeleçam. Por fim, ações antrópicas, como destruição de habitats, também podem reduzir ou aumentar o tamanho das populações, além de proporcionar a introdução e propagação de espécies invasoras (WILLIAMSON, 1996).

Os fatores abióticos variam em diferentes escalas, desde escalas regionais (centenas e milhares de quilômetros; JONGEJANS et al., 2010) até escalas locais (dezenas a centenas de metros; SVENNING, 2001). A maior parte dos eventos de perturbação em florestas tropicais está relacionada à queda de árvores, o que proporciona maior entrada de luz na floresta (UHL et al., 1988; YAMAMOTO, 2000). Segundo Denslow et al. (1998) e Sapkota & Odén (2009), a superfície do solo em grandes clareiras pode apresentar maior temperatura quando comparada com as áreas de dossel fechado. Além da variação na luminosidade e temperatura, as clareiras também podem influenciar, em escala local, na disponibilidade de recursos (luz, água e nutrientes) para o crescimento dos indivíduos (SAPKOTA & ODÉN, 2009) e/ou proporcionar danos físicos que causam queda e/ou morte deles (UHL et al., 1988; YAMAMOTO, 2000).

Características topográficas, como elevação, declividade e presença de afloramentos rochosos, influenciam a disponibilidade de nutrientes, intensidade de lixiviação, profundidade, teor de água e drenagem do solo (ROBERT & MORAVIE, 2003). Esses fatores estão diretamente relacionados ao desempenho das plantas, pois influenciam na disponibilidade de recursos para o crescimento, reprodução e sobrevivência dos indivíduos (BULLIED et al., 2012). Além disso, eles também podem proporcionar danos físicos parciais ou totais aos indivíduos (PALMIOTTO et al., 2004; RUSSO et al., 2005), seja por meio de deslizamento de solo e rochas, ou pela potencialização da escassez de alguns recursos, como baixo teor de água em áreas como menor profundidade de solo (BULLIED et al., 2012).

1.4 DINÂMICA POPULACIONAL DE ESPÉCIES GENERALISTAS E ESPECIALISTAS

As espécies apresentam diferentes formas de explorar o ambiente (KRUCKEBERG & RABINOWITZ, 1985; FUTUYMA & MORENO; 1988; WERSHOW, 2018). Algumas espécies toleram uma amplitude estreita de variações no ambiente e uma baixa variedade de recursos e/ou apenas recursos exclusivos de um determinado ambiente. Essas espécies são chamadas de especialistas. Em contrapartida, as espécies generalistas toleram uma ampla variação de variações no ambiente e fazem uso de uma ampla variedade de recursos (KRUCKEBERG & RABINOWITZ, 1985; FUTUYMA & MORENO; 1988; WERSHOW, 2018). Espécies especialistas normalmente têm menor distribuição geográfica e baixa abundância (KRUCKEBERG & RABINOWITZ, 1985; FUTUYMA & MORENO; 1988; DUARTE et al., 2005; WERSHOW, 2018), enquanto as generalistas distribuem-se mais amplamente em ambientes variados e apresentam maior abundância.

As diferenças ambientais podem influenciar distintamente a dinâmica populacional de espécies especialistas e generalistas (KRUCKEBERG & RABINOWITZ, 1985; FUTUYMA & MORENO; 1988; WERSHOW, 2018). Por exemplo, quando condições ambientais mudam, existe uma maior probabilidade de indivíduos de espécies generalistas sobreviverem do que os indivíduos das especialistas (FUTUYMA & MORENO, 1988). A maior resistência e capacidade de explorar recursos dos indivíduos de espécies generalistas permitem que suas populações mantenham o crescimento constante ou sofram menor declínio populacional em diferentes ambientes (KRUCKEBERG & RABINOWITZ, 1985; FUTUYMA & MORENO; 1988; WERSHOW, 2018).

1.5 IMPORTÂNCIA DOS ESTUDOS DE DINÂMICA POPULACIONAL

Entre os domínios fitogeográficos brasileiros, a Mata Atlântica (MYERS et al., 2000; MORELLATO & HADDAD, 2000), o Cerrado (PIVELLO et al., 1999; SILVA & FILGUEIRAS, 2003) e a Floresta Amazônica (SCARIOT, 2001) são os mais afetados pela urbanização, pela agropecuária e outras ações antrópicas. Muitas espécies estão ameaçadas por essas ações, principalmente as que são sésseis e, portanto, mais vulneráveis, como as plantas (RENTON et al., 2013). A fragmentação de florestas favorece a disseminação de espécies exóticas, hiperabundância de espécies nativas generalistas e/ou exóticas, e a extinção local de espécies nativas (WILLIAMSON, 1996). As análises de dinâmica populacional são importantes para avaliar quais fatores afetam o crescimento das populações (FOX & GUREVITCH, 2000; ARMELIN, 2005; CASWELL, 2007), contribuindo para determinar ações de manejo (MORRIS & DOAK, 2002) que sejam mais eficientes para a manutenção da biodiversidade (WILCOVE & CHEN, 1998).

Quando há interesse em conservar uma espécie que apresenta sinais de declínio populacional, os modelos matriciais podem ser usados para determinar ações de manejo específicas a cada estágio de desenvolvimento, que possam contribuir para aumentar a taxa de crescimento das populações (MORRIS & DOAK, 2002). Em populações de espécies arbóreas, a sobrevivência dos indivíduos dos últimos estágios e/ou classes populacionais tem maior contribuição para o crescimento populacional (ZUIDEMA & BOOT, 2002; KWIT et al., 2004; BERTANI, 2006; ABREU, 2008; MARTÍNEZ-RAMOS et al., 2009), sendo assim, para manter ou aumentar o tamanho destas populações, em geral as ações de manejo mais eficazes são aquelas que proporcionem a sobrevivência deles. Em contrapartida, para controlar uma espécie arbórea exótica, os modelos matriciais podem ser usados para se avaliar ações mais eficazes

para reduzir as taxas de sobrevivência, reduzindo assim o tamanho populacional (MORRIS & DOAK, 2002).

2 OBJETIVOS E ESTRUTURA DOS CAPÍTULOS

Este estudo teve como objetivo geral testar se há variação na dinâmica de diferentes populações pertencentes a duas espécies arbóreas tropicais em um remanescente protegido de Floresta Atlântica primária. Para isso, utilizamos como modelo duas espécies tolerantes ao sombreamento com características extremas de distribuição geográfica e abundância local. No primeiro capítulo, testamos a variação espacial na dinâmica de diferentes populações de duas espécies arbóreas com essas características extremas. Para isso, utilizamos como modelo duas espécies tolerantes ao sombreamento com características extremas de distribuição geográfica e abundância local. Fizemos as seguintes perguntas: (i) qual é a taxa de crescimento das populações das duas espécies? (ii) Há diferença na dinâmica populacional de uma mesma espécie entre locais? (iii) A dinâmica populacional difere entre espécies em um mesmo local? Por se tratar de uma floresta tropical, que comumente apresenta diferenças ambientais em escala local (SVENNING, 2001), esperamos que ocorra diferença na dinâmica populacional de uma mesma espécie entre locais com características ambientais distintas, caso as taxas demográficas não sejam amortecidas. Também esperamos que, dado que os locais ocupados pelas duas espécies difiram similarmente em suas características ambientais, a espécie com distribuição restrita e baixa abundância apresente resposta mais intensa às diferenças ambientais em termos de crescimento populacional do que a espécie amplamente distribuída e com alta abundância.

No segundo capítulo, testamos se a dinâmica intrapopulacional de uma espécie arbórea especialista responde mais intensamente a diferenças ambientais em escala local em relação a uma espécie arbórea generalista em uma floresta tropical. Para isso, perguntamos: (i) há diferença no crescimento populacional de conjuntos de indivíduos de uma mesma espécie localizados em diferentes ambientes? (ii) Essa diferença é maior para a espécie especialista do que para a generalista? (iii) Quais são as taxas demográficas que resultam em diferença no crescimento populacional de conjuntos de indivíduos de uma mesma espécie localizados em diferentes ambientes? Esperamos que ocorram diferença no crescimento populacional das duas espécies em diferentes ambientes, sendo essa diferença maior para a espécie especialista do que para a generalista, e que essa diferença seja resultado da taxa de permanência dos indivíduos reprodutivos.

3 ÁREA DE ESTUDO

O domínio fitogeográfico Mata Atlântica encontra-se quase completamente devastado, restando entre 11% e 16% de suas matas preservadas (NEVES, 2006; RIBEIRO et al., 2009). Entre as áreas restantes, a Floresta Atlântica, que é estabelecida na costa atlântica brasileira, é a que mais sofre ameaças antrópicas. Por apresentar alta riqueza e endemismo, ela é considerada um *hotspot* para a conservação da biodiversidade (MYERS et al., 2000; PINTO et al., 2006). A maior área contínua preservada de Floresta Atlântica encontra-se no Parque Estadual da Serra do Mar (PESM; 23°34' - 23°17" S e 45°02' - 45°11" W), que possui cerca de 332.000 ha que recobrem uma extensão que vai desde a divisa dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro até Itariri, cidade localizada no sul do Estado de São Paulo (PARQUE ESTADUAL SERRA DO MAR, 2017). A região que compreende o PESH apresenta altitudes que variam entre o nível do mar e 1.200 m (ALVES et al., 2010).

Devido à grande variação altitudinal, a Serra do Mar apresenta uma ampla variedade de habitats e microclimas que estão diretamente relacionados às diferentes fitofisionomias encontrados no PESH (ALVES et al., 2010; JOLY et al., 2012): Formações Pioneiras com Influência Marinha (Dunas), Formações Pioneiras com Influência Fluvial (Caxetal), Formações Pioneiras com Influência Flúvio-Marinha (Mangue), Floresta de Restinga, Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Floresta Ombrófila Densa Submontana e Floresta Ombrófila Densa Montana (JOLY et al. 2012). A fitofisionomia de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas na porção norte do PESH, onde realizamos este estudo, recobre o sopé da Serra do Mar (FODTB; JOLY et al., 2008; VELOSO et al., 1991; LEITOLD et al., 2015).

O solo da área de estudo é pobre, com pH ácido e do tipo cambissolo, características oriundas da erosão da Serra do Mar e sedimentação recente (MARTINS, 2014). A topografia é extremamente irregular, com muitos matacões rochosos (JOLY et al., 2012) e áreas arenosas originadas de leitos secos de riachos (JOLY et al., 2008;). A temperatura média anual é de 22,7°C, variando entre 19,2°C em julho e 26,3°C em fevereiro (CIIAGRO, 2017; Figura 2). A média da precipitação acumulada anual é de aproximadamente 2403,8 mm, e a média da precipitação mensal é de 209,9 mm, variando entre 76,8 mm em agosto e 311,4 mm em março (CIIAGRO, 2017; Figura 2). A umidade relativa do ar permanece sempre acima de 80% (MORELLATO, 2003), e o comprimento do dia varia entre 9,1 h em outubro e 15,5 h em maio (JOLY et al., 2012). A direção predominante dos ventos é sudeste (ventos do litoral), com velocidade média anual de 0,9 m/s que varia pouco durante o ano (0,7 - 1,0 m/s; ALVES et al., 2000; CPTEC, 2010).

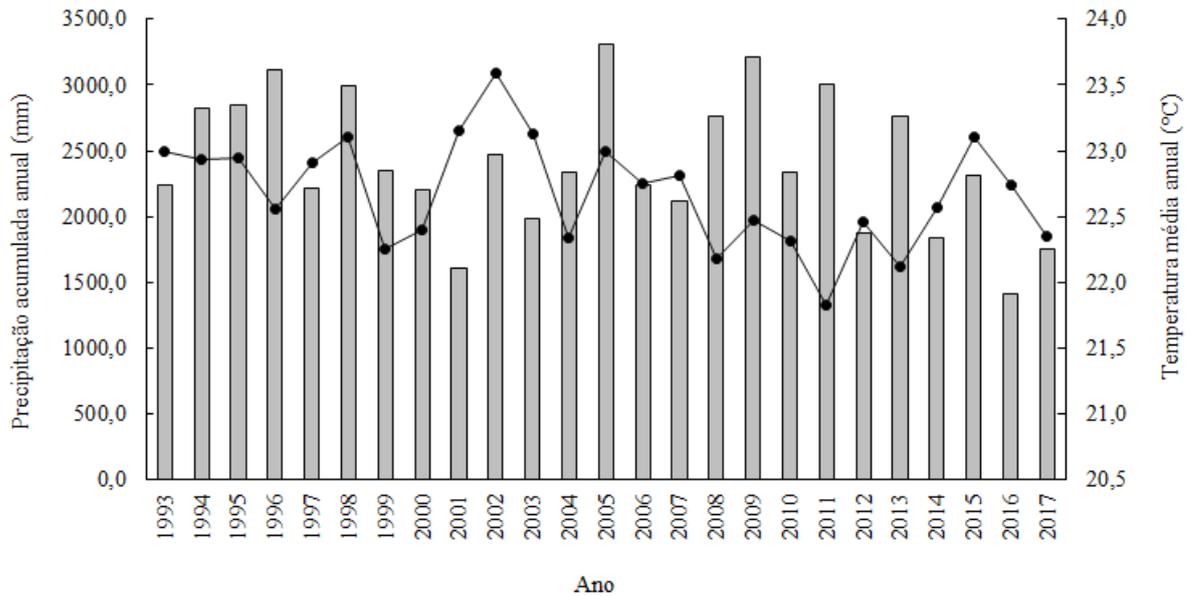


Figura 2. Temperatura média anual (linha) e precipitação acumulada média (colunas) ao longo de 24 anos em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Dados coletados pelo Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas (CIIAGRO) de janeiro de 1993 até dezembro de 2017.

Nós coletamos os dados em duas parcelas permanentes não-contíguas de 1 ha (100 m x 100 m) cada (Figura 3), situadas na FODTB do Núcleo Picinguaba, Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Em 2006, a equipe do Projeto Temático “Gradiente Funcional” (Biota/FAPESP 03/12595-7) instalou as parcelas denominadas de B (23°20’13”S e 44° 50’ 08”W) e E (23°20’03”S e 44°49’56”W). Cada parcela foi dividida em 100 subparcelas de 10 m x 10 m, delimitadas por estacas de 1,2 m de tubo de PVC $\frac{3}{4}$. Além disso, a equipe do Projeto Temático realizou inventários florestais nessas parcelas, que apresentaram composição florística e estrutura da comunidade similares (JOLY et al, 2012). Cerca de 1.200 árvores pertencentes a 145 espécies ocorrem em cada parcela. Entre elas, as mais abundantes são *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae), *Mollinedia schottiana* (Spreng.) Perkins (Monimiaceae), *Rustia formosa* (Cham. & Schltld.) Klotzch (Rubiaceae), *Coussarea meridionalis* (Vell.) Müll. Arg. var. *porophylla* (Vell.) M. Gomes (Rubiaceae), *Chrysophyllum flexuosum* Mart. (Sapotaceae), *Coussarea accedens* Müll. Arg (Rubiaceae) e *Bathysa mendoncae* K. Schum. (Rubiaceae; JOLY et al.; 2012). As árvores com diâmetro na altura do peito (DAP) igual ou maior que 4,8 cm (critério de inclusão) variaram de 2,6 m a 30,5 m de altura e tiveram DAP máximo de 115,6 cm. A FODTB apresenta sub-bosque denso, sub-dossel, dossel e árvores emergentes (MORELLATO & HADDAD, 2000). Contudo, esses estratos vegetacionais não são facilmente distinguíveis na área de estudo (MARTINS et al., dados não publicados). Bromélias, epífitas, lianas, palmeiras

e samambaias são comuns na região da FODTB (MORELLATO & HADDAD, 2000). Nós escolhemos as parcelas B e E para a realização deste estudo devido a existência de dados populacionais de *Faramea pinguabae* e *M. Gomes* (Rubiaceae) e *M. schottiana* nas duas parcelas.

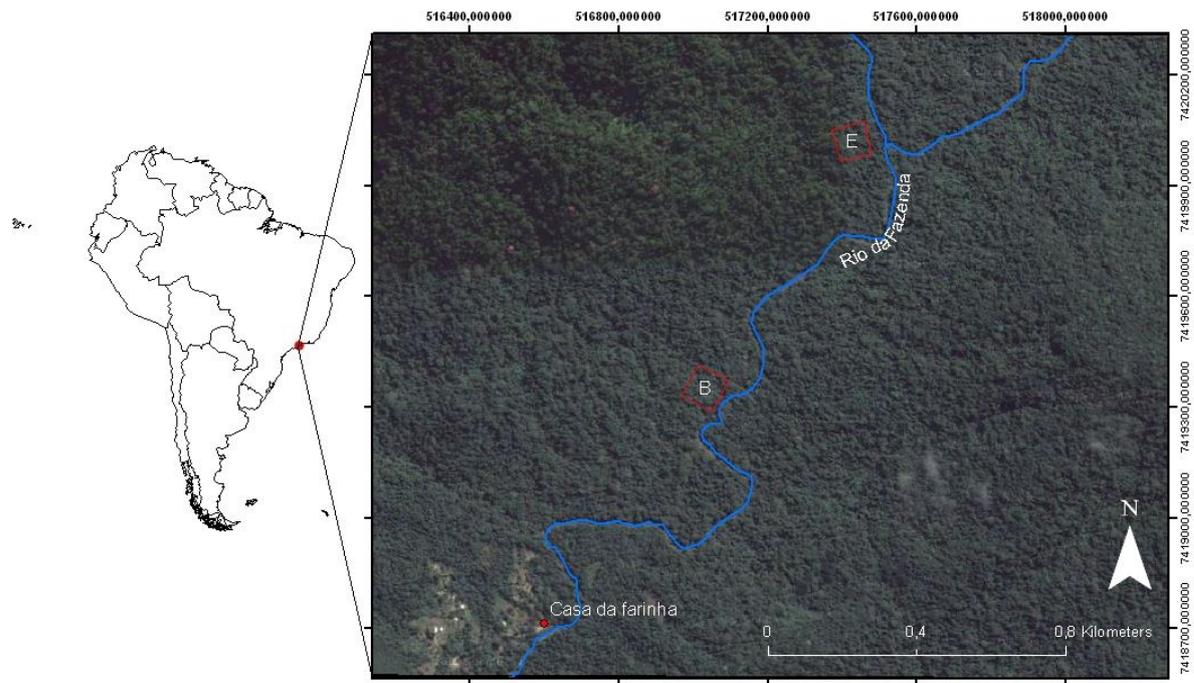


Figura 3. Parcelas B e E instaladas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas do Núcleo Pinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, pela equipe do Projeto Temático “Gradiente Funcional” (Biota/FAPESP 03/12595-7).

4 ESPÉCIES ESTUDADAS

Faramea pinguabae é uma árvore que pode atingir até 8,50 m de altura (Figura 4A-C). É uma espécie endêmica da FODTB do Núcleo Pinguaba (GOMES, 2003; Figura 5), pouco abundante na área de estudo (JOLY et al., 2012) e que ocorre em manchas dentro das parcelas B e E (MARTINS, 2011). Ela é homóica, floresce ao longo do ano e frutifica entre os meses de janeiro e março (RIBEIRO, 2016), todos os anos. Os frutos são drupóides, roxos a atropúrpuros quando maduros (Figura 4B-C), com cerca de 1,5 cm a 2 cm de diâmetro e remanescentes do cálice floral aderidos. O fruto tem entre uma e duas sementes, que não excedem 1 cm de diâmetro (observação pessoal; MÜLLER, 1881). As folhas são maiores no período de frutificação quando comparadas com o período de floração (GOMES, 2003).

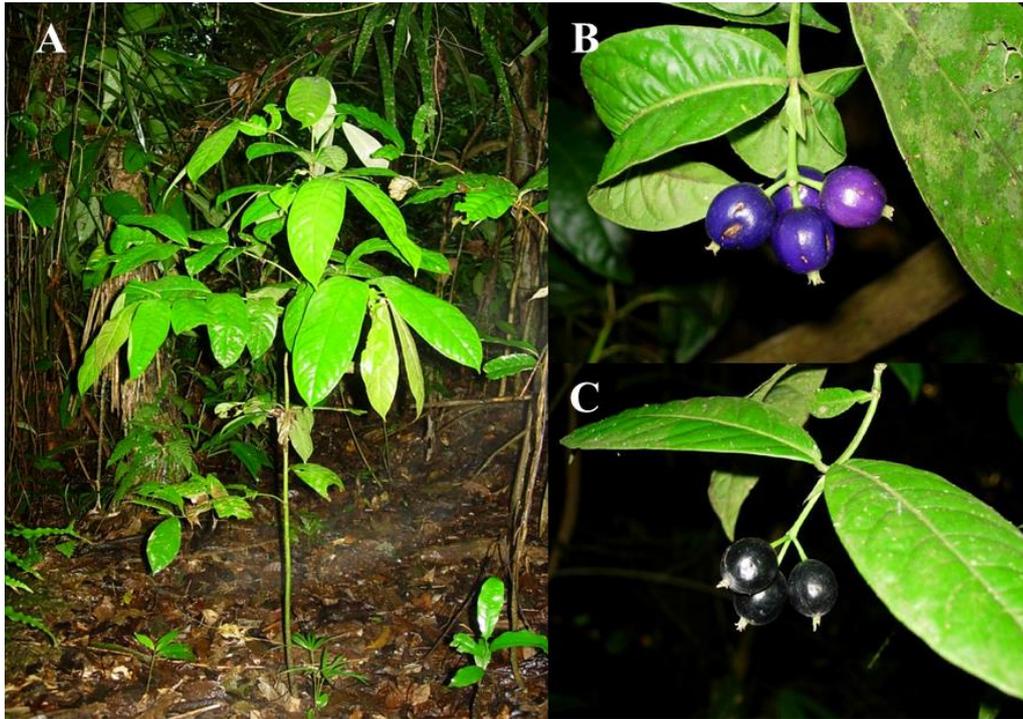


Figura 4. Indivíduo jovem de *Faramaea pinguabae* (A) e tonalidades dos frutos maduros (B e C). Imagens adaptadas de Martins (2011).

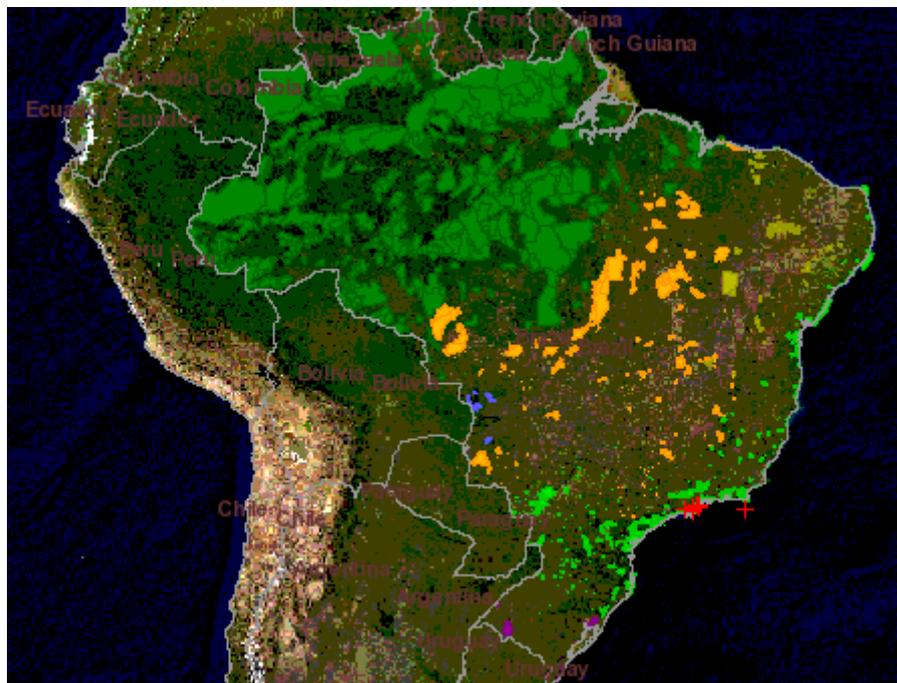


Figura 5. Distribuição geográfica de *Faramaea pinguabae* no Brasil. Dados obtidos em *speciesLink* (2017). As cruzes vermelhas são as coordenadas desta espécie informadas por coleções biológicas; regiões com tonalidades diferentes representam áreas conservadas dos diferentes domínios fitogeográficos do Brasil.

Mollinedia schottiana é uma árvore que pode atingir até 12 m de altura (PEIXOTO, 1987; Figura 6A-C). Essa espécie possui ampla distribuição geográfica, ocorrendo na Mata Atlântica do Sul ao Centro-Oeste do Brasil (PEIXOTO, 1987; Figura 7), em ambientes que variam desde o nível do mar até 1.500 m de altitude (PEIXOTO, 1987). Além disso, ela é abundante nas parcelas estudadas (JOLY et al.; 2012), ocupando todas as áreas das parcelas B e E (MARTINS, 2011). A espécie é dioica, floresce nos meses de outubro a novembro e frutifica entre os meses de fevereiro e julho (PEIXOTO, 1987; RIBEIRO, 2016), todos os anos. Os indivíduos dessa espécie ocorrem tanto no solo da floresta quanto acima de rochas (observação pessoal). Além disso, é a única espécie do gênero encontrada em áreas degradadas (PEIXOTO, 1987). Os representantes da família Monimiaceae apresentam gineceu apocárpico e carpelos uniovulados (ENDRESS & IGERSEIM, 1997), que se desenvolvem em um receptáculo floral mais ou menos plano ou côncavo (ENDRESS, 1980). Após a polinização, cada carpelo nas flores desenvolve-se em um frutículo sésstil com uma semente. O frutículo apresenta aproximadamente 1 cm de diâmetro e coloração atropúrpura quando maduros, e suas sementes são um pouco menor que os frutículos (observação pessoal; MARTINS, 2011; Figura 6B e 6C).



Figura 6. Indivíduo reprodutivo de *Mollinedia schottiana* (A) com frutos imaturos (B) e maduros (C). Imagens adaptadas de Martins (2011).

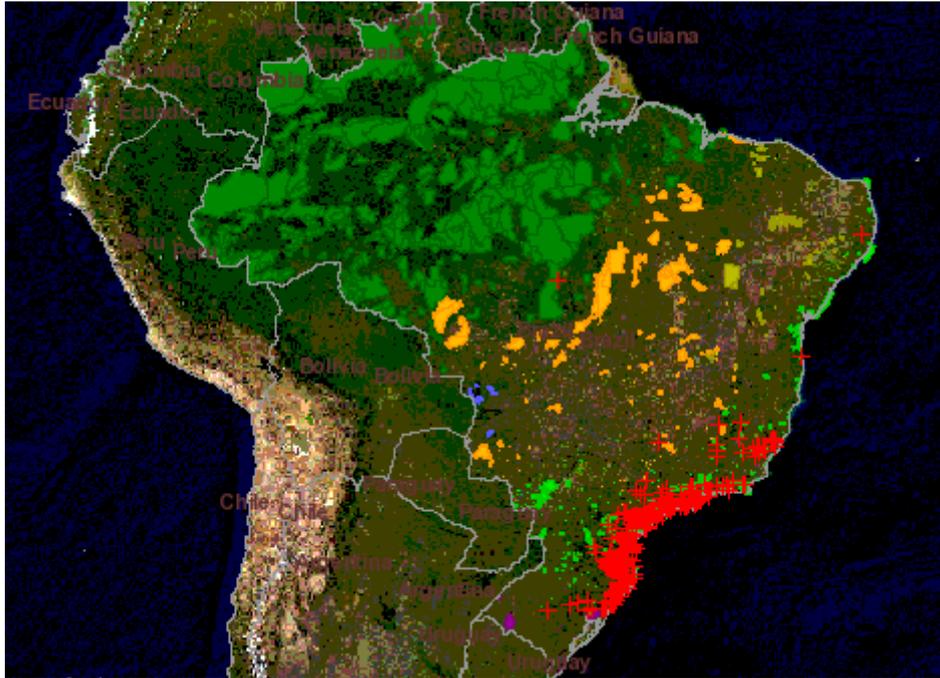


Figura 7. Distribuição geográfica de *Mollinedia schottiana* no Brasil. Dados obtidos em *speciesLink* (2017). As cruzes vermelhas são as coordenadas desta espécie informadas por coleções biológicas; regiões com tonalidades diferentes representam áreas conservadas dos diferentes domínios fitogeográficos do Brasil.

Escolhemos espécies as quais já havia um censo populacional na área de estudo (MARTINS, 2011) e que possuem características de distribuição geográfica e abundância local extremas, de forma a serem um bom modelo para respondermos as perguntas levantadas nesta tese. *F. picinguabae* tem distribuição geográfica restrita e pouco abundante (*i.e.* espécie especialista), enquanto *M. schottiana* tem ampla distribuição geográfica e é abundante nas áreas de estudo (*i.e.* espécie generalista). Desta forma, podemos estudar a dinâmica populacional das duas espécies com a realização de um novo censo.

REFERÊNCIAS

- ABREU, R. C. R. **Dinâmica de populações da espécie exótica invasora *Artocarpus heterophyllus* L. (Moraceae) no Parque Nacional da Tijuca, Rio de Janeiro.** 2008. Tese de Doutorado. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Escola Nacional de Botânica Tropical, Rio de Janeiro, 91p, 2008. Disponível em: http://200.20.168.5/enbt/posgraduacao/resumos/2008/Rodolfo_de_Abreu.pdf.
- ALVES, L. F. **Estrutura, dinâmica e alometria de quatro espécies arbóreas tropicais.** Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 139p, 2000. Disponível em: < <http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/315009>>

- ALVES, L. F.; VIEIRA, S. A.; SCARANELLO, M. A.; CAMARGO, P. B.; SANTOS, F. A. M.; JOLY, C. A.; MARTINELLI, L. A. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, v. 260, p. 679-691, 2010.
- ARMELIN, R. S. **As dinâmicas de *Schefflera angustissima* (March.) Frodin (Araliaceae) e de *Andira anthelmia* (Vell.) March. (Fabaceae) na reserva de Morro Grande, São Paulo**. Tese (Doutorado em Ciências) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 221p, 2005. Disponível em: <<http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41134/tde-11012006-090156/pt-br.php>>
- BULLIED, W. J.; ACKER, R. C. V.; BULLOCK, P. R. Microsite characteristics influencing weed seedling recruitment and implications for recruitment modeling. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 92, p. 627-650, 2012.
- CARVALHO, F. A.; NASCIMENTO, M. T. Estrutura diamétrica da comunidade e das principais populações arbóreas de um remanescente de Floresta Atlântica Submontana (Silva Jardim-RJ, Brasil). **Revista Árvore**, v. 33, p.1-12, 2009.
- CASPER, B. B. Demographic consequences of drought in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*: effects of density, associations with shrubs, and plant size. **Oecologia**, v. 106, p. 144-152, 1996.
- CASWELL, H. **Matrix Population Models**. In: Wiley Stats Ref: statistics reference online. [s.l.] John Wiley & Sons, Ltd., 2001.
- CASWELL, H. Sensitivity analysis of transient population dynamics. **Ecology letters**, v. 10, p. 1-15, 2007.
- CASWELL, H. The analysis of life table response experiments. I. Decomposition of effects on population growth rate. **Ecological Modelling**, v. 46, p. 221-237, 1989.
- CIAGRO**. Disponível em: <<http://www.ciiagro.sp.gov.br/>>. Acesso em: 15 ago. 2017.
- CONDIT, R.; SUKUMAR, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. **The American Naturalist**, v. 152, p. 495-509, 1998.
- CPTEC**. Disponível em: <<http://satelite.cptec.inpe.br/PCD/metadados.jsp?uf=25&id=30887&tipo=AGROMET.08>> Acesso em: 02. Abr. 2016.
- CRONE, E. E.; MENGES, E. S.; ELLIS, M. M.; BELL, T. BIERZYCHUDEK, P.; EHRLÉN, JOHAN.; KAYE, T. N.; KNIGHT, T. M.; LESICA, P.; MORRIS, W. F.;

- OOSTERMEIJER, G.; QUINTANA-ASCENCIO, P. F.; STANLEY, A.; TICKTIN, T.; VALVERDE, T.; WILLIAMS, J. L. How do plant ecologists use matrix population models? **Ecology Letters**, v. 14, p. 1-8, 2011.
- DE KROON, H.; VAN GROENENDAEL, J.; EHRLÉN, J. Elasticities: a review of methods and model limitations. **Ecology**, v. 81, p. 607-618, 2000.
- DENSLOW, J. S.; ELLISON, A. M.; SANFORD, R. E. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. **Journal of Ecology**, v. 86, p. 597-609, 1 ago. 1998.
- DUARTE, H. M.; GEBLER, A.; SCARANO, F. R.; FRANCO, A.C.; MATTOS, E. A.; NAHM, M.; RENNENBERG, H.; RODRIGUES, P. J. F. P.; ZALUAR, H. L. T. LÜTTGE, U. Ecophysiology of six selected shrub species in different plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE – Brazil. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 200, p. 456-476, 2005.
- EASTERLING, D. R.; EVANS, J. L.; GROISMAN, P. Y.; KARL, T. R.; KUNKEL, K. E.; AMBENJE, P. Observed variability and trends in extreme climate events: a brief review. **Bulletin of the American Meteorological Society**, v. 81, 417-425, 2000a.
- EASTERLING, D. R.; MEEHL, G. A.; PARMESAN, C.; CHANGNON, S. A.; KARL, T. R.; MEARNS, L. O. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. **Science**, v. 289, p. 5487, 2068-2074, 2000b.
- ENDRESS, P. K. Ontogeny, Function and Evolution of Extreme Floral Construction in Monimiaceae. **Plant Systematics and Evolution**, v. 134, p. 79-120, 1980.
- ENDRESS, P. K.; IGERSCHEIM, A. Gynoecium Diversity and Systematics of the Laurales. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 125, p. 93-168, 1997.
- FOX, G. A.; GUREVITCH, J. Population numbers count: tools for near-term demographic analysis. **The American Naturalist**, v. 156, p. 242-256, 2000.
- FUTUYMA, D. J.; MORENO, G. The evolution of ecological specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 207-233, 1988.
- GATSUK, L. E.; SMIRNOVA, O. V.; VORONTZOVA, L. I.; ZAUGOLNOVA, L. B.; ZHUKOVA, L. A. Age states of plants of various growth forms: a review. **The Journal of Ecology**, p. 675-696, 1980.
- GOMES, M. Novas espécies de *Coussarea Aubl.* e *Faramea Aubl.* (Rubiaceae, tribo Coussareae. *Acta Botanica Brasílica*. v.17, p.439-448, 2003.

- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. **Ecologia vegetal**. 2. ed. Porto Alegre: ed. Artmed., 2009.
- HUTCHINGS, M. J. **The structure of plant populations**. In: CRAWLEY, M. J. (Ed.). *Plant Ecology*. [s.l.] Blackwell Publishing Ltd., p. 325-358, 1996.
- JOLY C. A.; MARTINELLI L. A.; ALVES L. F.; VIEIRA S. A.; TAMASHIRO J. Y.; AIDAR M. P. M.; CAMARGO P. B.; ASSIS M. A.; BERNACCI L. C. As Parcelas Permanentes do Projeto **Temático Biota Gradiente Funcional: Composição Florística, Estrutura e Funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil**. In: SANQUETTA C. R.; eds. *Experiências de monitoramento no bioma Mata Atlântica com o uso de parcelas permanentes*. Curitiba: RedeMAP: Rede de Parcelas Permanentes dos Biomas Mata Atlântica e Pampa & Funpar, p.109-148, 2008.
- JOLY C. A.; MARTINELLI. L. A. **Composição Florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar**. Projeto Temático Biota/FAPESP 03/12595-7, 2010.
- JOLY, C. A.; ASSIS, M. A.; BERNACCI, L. C.; TAMASHIRO, J. Y.; CAMPOS, M. C. R. de; GOMES, J. A. M. A.; LACERDA, M. S.; SANTOS, F. A. M. dos; PEDRONI, F.; PEREIRA, L. de S.; PADGURSCHI, M. de C. G.; PRATA, E. M. B.; RAMOS, E.; TORRES, R. B.; ROCHELLE, A.; MARTINS, F. R.; ALVES, L. F.; VIEIRA, S. A.; MARTINELLI, L. A.; CAMARGO, P. B. de; AIDAR, M. P. M.; EISENLOHR, P. V.; SIMÕES, E.; VILLANI, J. P.; BELINELLO, R. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. **Biota Neotropica**, v. 12, p. 125-145, 2012.
- JONGEJANS, E.; JORRITSMA-WIENK, L. D.; BECKER, U.; DOSTÁL, P.; MILDÉN, M. DE KROON, H. Region versus site variation in the population dynamics of three short-lived perennials. **Journal of Ecology**, v.98, p. 279-289, 2010.
- JURASSIC PARK**. Direção Steven Spielberg. EUA: Universal Pictures, 1993. 127 min., son., col.
- KANAGARAJ, R.; WIEGAND, T.; COMITA, L. S.; HUTH, A. Tropical tree species assemblages in topographical habitats change in time and with life stage. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 1441-1452, 2011.
- KRUCKEBERG, A. R.; RABINOWITZ, D. Biological aspects of endemism in higher plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.16, p. 447-479, 1985.

- KWIT, C.; HORVITZ, C. C.; PLATT, W. J. Conserving Slow-Growing, Long-Lived Tree Species: Input from the Demography of a Rare Understory Conifer, *Taxus Floridana*. **Conservation Biology**, v. 18, p. 432–443, 2004.
- LATANSIO-AIDAR, S. R.; OLIVEIRA, A. C. P. D.; ROCHA, H. R. D.; AIDAR, M. P. M. Phytossociology of a dense cerrado on the footprint of a carbon flux tower, Pé-de-Gigante, Vassununga State Park, SP. **Biota Neotropica**, v. 10, p. 195-207, 2010.
- LEITOLD, V.; KELLER, M.; MORTON, D. C.; COOK, B. D.; SHIMABUKURO, Y. E. Airborne lidar-based estimates of tropical forest structure in complex terrain: opportunities and trade-offs for REDD+. **Carbon balance and management**, v. 10, p. 1-12, 2015.
- LEVINE, J. M.; MCEACHERN, A. K.; COWAN, C. Rainfall effects on rare annual plants. **Journal of Ecology**, v. 96, p. 795-806, 2008.
- LEWIS, J. D.; WANG, X. Z.; GRIFFIN, K. L.; TISSUE, D. T. Effects of age and ontogeny on photosynthetic responses of a determinate annual plant to elevated CO₂ concentrations. **Plant, Cell & Environment**, v. 25, p. 359-368, 2002.
- MARTINS, V. F. **Padrão espacial de três espécies arbóreas ornitócoricas da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas no litoral norte do estado de São Paulo**. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 189p, 2011. Disponível em: < <http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/316361> >.
- MARTINS, V. F.; CAZOTTO, L. P. D.; SANTOS, F. A. M. dos. Dispersal spectrum of four forest types along an altitudinal range of the Brazilian Atlantic Rainforest. **Biota Neotropica**, v. 14, 2014.
- MCCORMICK, M. K.; WHIGHAM, D. F.; CANCHANI-VIRUET, A. Mycorrhizal fungi affect orchid distribution and population dynamics. **New Phytologist**, v. 219, p. 1207-1215, 2018.
- MEER, S. VAN DER.; JACQUEMYN, H.; CAREY, P. D.; JONGEJANS, E. Recent range expansion of a terrestrial orchid corresponds with climate-driven variation in its population dynamics. **Oecologia**, v. 181, p. 435-448, 2016.
- MORELLATO, L. P. C. South America. In Phenology: an integrative environmental Science (M.D. Schwartz, ed.) **Kluwer Academic Publisher**, Holanda, p. 75-92, 2003.
- MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 32, p. 786-792, 2000.

- MORRIS, W. F.; DOAK, D. F. **Biologia da conservação quantitativa**. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA, 2002.
- MÜLLER, J. Rubiaceae I. *In*: C.F.P. von MARTIUS; A.W. EICHLER & I. URBAN. *Flora Brasiliensis*, Leipzig, München, v. 6, p. 1-486, 1981.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.
- NEVES, A. C. M. **Determinantes do desmatamento na Mata Atlântica: uma análise econômica**. Dissertação (Mestrado em Ciências Econômicas) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 94p, 2006. Disponível em: <http://www.ie.ufrj.br/images/pesquisa/publicacoes/dissertacoes/2006/determinantes_do_desmatamento_na_mata_atlantica_uma_analise_economica.pdf>.
- OLSEN, S. L.; TÖPPER, J. P.; SKARPAAS, O.; VANDVIK, V.; KLANDERUD, K. From facilitation to competition: temperature-driven shift in dominant plant interactions affects population dynamics in seminatural grasslands. **Global Change Biology**, v. 22, p. 1915-1926, 2016.
- PALMIOTTO, P. A.; DAVIES, S. J.; VOGT, K. A.; ASHTON, M. S.; VOGT, D. J.; ASHTON, P. S. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in borneo. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 609-623, 2004.
- PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR**. <<http://www.parqueestadualserradomar.sp.gov.br/pesm/sobre/>>. Acesso em: 10 nov. 2017.
- PASCARELLA, J. B.; HORVITZ, C. C. Hurricane disturbance and the population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity analysis. **Ecology**, v. 79, p. 547-563, 1998.
- PEIXOTO, A. L. **Revisão taxonomica do genero mollinedia Ruiz et Pavon : monimiaceae, monimieideae**. Tese (Doutorado em Ciências) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 401p, 1987. Disponível em: <<http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/31508>>.
- PINTO, L. P.; BEDÊ, L.; PAESE, A.; FONSECA, M.; PAGLIA, A.; LAMAS, I. Mata Atlântica Brasileira: os desafios para conservação da biodiversidade de um hotspot mundial. **Biologia da Conservação: essências**. São Carlos: RiMa., p. 91-118, 2006.

- PIVELLO, V. R.; CARVALHO, V. M. C.; LOPES, P. F.; PECCININI, A. A.; ROSSO, S. Abundance and distribution of native and alien grasses in a “cerrado”(Brazilian savanna) biological reserve. **Biotropica**, v. 31, p. 71-82, 1999.
- RENTON, M.; CHILDS, S.; STANDISH, R.; SHACKELFORD, N. Plant migration and persistence under climate change in fragmented landscapes: Does it depend on the key point of vulnerability within the lifecycle? **Ecological modelling**, v. 249, p. 50-58, 2013.
- RIBEIRO, K. F. O. **Produção de frutos e padrão espacial de populações de espécies arbóreas tropicais**. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 81p, 2016. Disponível em: < <http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/321162> >.
- RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, Conservation Issues in the Brazilian Atlantic Forest. v. 142, p. 1141-1153, 2009.
- ROBERT, A.; MORAVIE, M. A. Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest of India. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 697-707, 2003.
- RUSSO, S. E.; DAVIES, S. J.; KING, D. A.; TAN, S. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a bornean rain forest. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 879-889, 2005.
- SAMPAIO, M. B.; SCARIOT, A. Effects of stochastic herbivory events on population maintenance of an understory palm species (*Geonoma schottiana*) in riparian tropical forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 26, p. 151-161, 2010.
- SAPKOTA, I. P.; ODÉN, P. C. Gap characteristics and their effects on regeneration, dominance and early growth of woody species. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, p. 21-29, 2009.
- SCARIOT, A. Weedy and secondary palm species in Central Amazonian forest fragments. **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, p. 271-280, 2001.
- SILVA, R. R.; FILGUEIRAS, T. Gramíneas (poaceae) da área de relevante interesse ecológico (arie) santuário de vida silvestre do riacho fundo, Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, p. 467-486, 2003.
- speciesLink**. *Faramea picinguabae*. Disponível em: < http://splink.cria.org.br/centralized_search?criaLANG=pt. Acesso em: 15 ago. 2016.
- speciesLink**. *Mollinedia schottiana*. Disponível em: < http://splink.cria.org.br/centralized_search?criaLANG=pt. Acesso em: 15 ago. 2016.

- SVENNING, J. C. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). **Botanical Review**, v. 67, p. 1-53, 2001.
- UHL, C.; CLARK, K.; DEZZEO, N.; MAQUIRINO, P. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. **Ecology**, v. 69, p. 751-763, 1988.
- VALVERDE, T.; SILVERTOWN, J. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. **Journal of Ecology**, v. 86, p. 545-562, 1998.
- VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada a um Sistema Universal. **IBGE**, Rio de Janeiro, 1991.
- VIRILLO, C. B.; MARTINS, F. R.; TAMASHIRO, J. Y.; SANTOS, F. A. M. Is size structure a good measure of future trends of plant populations? An empirical approach using five woody species from the Cerrado (Brazilian savanna). **Acta Botanica Brasílica**, v. 25, p. 593-600, 2011.
- WERSHOW, S. T.; DECHAINE, E. G. Retreat to refugia: severe habitat contraction projected for endemic alpine plants of the Olympic Peninsula. **American Journal of Botany**, v. 105, p. 760-778, 2018.
- WILCOVE, D. S.; CHEN, L. Y. Management costs for endangered species. **Conservation Biology**, v. 12, p. 1405-1407, 1998.
- WILLIAMSON, M.; FITTER, A. The varying success of invaders. **Ecology**, v. 77, p. 1661-1666, 1996.
- YAMAMOTO, S. I. Forest gap dynamics and tree regeneration. **Journal of Forest Research**, v. 5, p. 223-229, 2000.
- ZHAO, B.; GUO, D.; SHAO, H.; BAI, Z. Investigating the population structure and spatial pattern of restored forests in an opencast coal mine, China. **Environmental Earth Sciences**, v. 76, p. 679, 2017.
- ZUIDEMA, P. A.; BOOT, R. G. A. Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 1-31, 2002.

CAPÍTULO 1

Variação espacial na dinâmica de populações de duas espécies arbóreas em uma região de Floresta Atlântica

Lucas Benedito Gonsales Rosa^{1*} <https://orcid.org/0000-0002-7118-4076>, Maurício Bonesso Sampaio²<https://orcid.org/0000-0003-0977-0565> & Valéria Forni Martins^{3,4}
<https://orcid.org/0000-0002-0092-5674>

¹Programa de Pós-graduação em Agricultura e Ambiente, UFSCar *campus* Araras, Rodovia Anhanguera – SP 330, km 174, 13600-970, Araras, SP, Brasil

²Secretaria do Meio Ambiente e Bem-estar Animal, Prefeitura do Município de Maringá, Avenida XV de Novembro, 701, 87013-230, Maringá, PR, Brasil

³Departamento de Ciências da Natureza, Matemática e Educação, Centro de Ciências Agrárias, UFSCar *campus* Araras, Rodovia Anhanguera – SP 330, km 174, 13600-970, Araras, SP, Brasil

⁴Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, CP 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970, Campinas, SP, Brasil

RESUMO

A dinâmica populacional de espécies com distribuição geográfica e abundâncias locais extremas pode ser influenciada diferentemente por diferenças ambientais em escalas regionais e locais. Aqui, nós testamos a variação espacial na dinâmica de diferentes populações de duas espécies arbóreas com essas características extremas. Utilizamos dados de dois censos populacionais de *Faramea picinguabae* (Rubiaceae) e *Mollinedia schottiana* (Monimiaceae) realizados em duas parcelas permanentes não-contíguas de 1 ha (B e E) localizadas em uma região da Mata Atlântica, sudeste do Brasil. As parcelas diferiram em declividade e cobertura do solo por matações rochosos. A taxa anual de crescimento populacional (λ) diferiu apenas para *F. picinguabae* ($\lambda_B=1,009$, $\lambda_E=0,959$), que apresenta distribuição geográfica restrita e baixa abundância local em relação a *M. schottiana* ($\lambda_B=0,982$, $\lambda_E=0,987$). O declínio em três das quatro populações pode ser resultado de uma intensa seca no SE Brasil na última década. O aumento de *F. picinguabae* na parcela B é provavelmente uma resposta à menor cobertura do solo por matações rochosos nesta parcela. Estudos futuros devem ter como objetivo determinar quão comum é a variação espacial na dinâmica populacional, se ela pode ser prevista pelas características das espécies, e quais características ambientais aumentam o crescimento populacional dentro de uma floresta.

Palavras-chave: crescimento populacional. Diferenças ambientais. Dinâmica populacional. Elasticidade. Estrutura populacional. Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas. LTRE. Taxas demográficas.

1 INTRODUÇÃO

Estudos de dinâmica populacional são importantes para conhecermos a resposta das espécies ao ambiente (PAN et al., 2013) e sua susceptibilidade a mudanças ambientais (WERSHOW, 2018), essenciais para a elaboração de planos de conservação e manejo (MORRIS & DOAK, 2002). Em escala regional, o clima exerce importante influência sobre a dinâmica de populações de plantas (LEVINE et al., 2008; OLSEN et al., 2016). Atualmente, mudanças climáticas desencadeadas por atividades antrópicas, como períodos prolongados e mais intensos de seca (PARRY et al., 2007; ORGANIZACIÓN METEOROLÓGICA MUNDIAL, 2018), têm reduzido o crescimento populacional de espécies arbóreas tropicais por aumentar a mortalidade devido ao estresse hídrico (PHILLIPS et al., 1998; PHILLIPS et al., 2009) e diminuir a disponibilidade de recursos para crescimento (LUCAS et al., 2008; PONTARA et al., 2016) e reprodução (LUCAS et al., 2008; DUNHAM et al., 2018). Além disso, o aumento da mortalidade reduz a fixação de carbono, potencializando os efeitos da seca (PHILLIPS et al., 1998; PHILLIPS et al., 2009; LONGO et al., 2018).

A dinâmica de populações também pode ser influenciada por diferenças ambientais em diferentes escalas espaciais, como localmente dentro de uma floresta (DAVISON et al., 2010). Plantas tolerantes ao sombreamento em florestas tropicais normalmente apresentam maior abundância, sucesso reprodutivo e sobrevivência em ambientes com maior incidência luminosa (SAPKOTA & ODÉN, 2009; AMADEU et al., 2016), menor declividade e maior profundidade do solo (PETERSON & CAMPBELL, 1993; ULANOVA, 2000). Porém, apenas Berry et al., (2008) compararam a dinâmica de diferentes populações da mesma espécie em escala local (dezenas a centenas de metros). Os autores encontraram que, apesar de diferenças ambientais locais, taxas demográficas (*i.e.* permanência, recrutamento, regresso e fecundidade) com sentidos opostos amorteceram diferenças no crescimento de duas populações de uma espécie de palmeira em uma floresta tropical. Dessa forma, há pouca informação disponível sobre quão comum é o amortecimento ou a diferença de taxas demográficas em populações de uma mesma espécie em escala local.

Um bom modelo para o estudo da variação espacial da dinâmica são espécies com diferentes distribuições geográficas e abundâncias locais. Espécies com ampla distribuição e alta abundância normalmente têm amplos limites de tolerância a condições ambientais (*i.e.* são generalistas), enquanto espécies com distribuição restrita e baixa abundância tendem a ter limites mais estreitos (*i.e.* são especialistas; KRUCKEBERG & RABINOWITZ, 1985; FUTUYMA & MORENO, 1988; WERSHOW, 2018). Assim, espécies generalistas devem ser

menos sensíveis do que as especialistas a diferenças ambientais. Outras espécies da comunidade, as quais variam em suas distribuições geográficas e abundâncias locais, devem apresentar respostas intermediárias em termos de crescimento populacional nos diferentes ambientes de uma mesma região, sujeita a clima semelhante.

A Floresta Atlântica é considerada um *hotspot* para a conservação da biodiversidade, devido a alta riqueza de espécies, endemismo e grau de ameaça (MYERS et al., 2000). Apesar de existirem muitos estudos sobre a dinâmica populacional de espécies arbóreas em áreas fragmentadas e/ou antropizadas da Floresta Atlântica (e.g. MATOS et al., 1999; FRECKLETON et al., 2003; QUITETE-PORTELA et al., 2010; MULER et al., 2014), ainda é desconhecido como diferenças ambientais locais influenciam a variação natural da dinâmica entre populações de uma mesma espécie em florestas primárias.

Este estudo teve como objetivo verificar se há variação espacial na dinâmica de diferentes populações pertencentes a duas espécies arbóreas tropicais em um remanescente protegido de Floresta Atlântica primária. Para isso, utilizamos como modelo duas espécies tolerantes ao sombreamento com características extremas de distribuição geográfica e abundância local. Fizemos as seguintes perguntas: (i) qual é a taxa de crescimento das populações das duas espécies? (ii) Há diferença na dinâmica populacional de uma mesma espécie entre locais? (iii) A dinâmica populacional difere entre espécies em um mesmo local? Por se tratar de uma floresta tropical, que comumente apresenta diferenças ambientais em escala local (SVENNING, 2001), esperamos que ocorra diferença na dinâmica populacional de uma mesma espécie entre locais com características ambientais distintas, caso as taxas demográficas não sejam amortecidas. Também esperamos que, dado que os locais ocupados pelas duas espécies difiram similarmente em suas características ambientais, a espécie com distribuição restrita e baixa abundância apresente resposta mais intensa às diferenças ambientais em termos de crescimento populacional do que a espécie amplamente distribuída e com alta abundância.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

Nós realizamos este estudo na fitofisionomia de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (FODTB) do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM; 23°34' - 23°17'S e 45°02' - 45°11'O), localizado em Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo. Na área de estudo, a FODTB localiza-se no sopé da Serra do Mar, entre 5 m e 100 m de altitude (JOLY et al., 2012). O solo é pobre (MARTINS et al., 2015) com áreas arenosas (CAMPOS et

al.,2011), a topografia é irregular e há muitos matacões rochosos (JOLY et al., 2012). A temperatura média mensal é de 22,7°C, com menor temperatura média registrada de 19,2°C em julho e maior de 26,4°C em fevereiro. A precipitação média mensal é de 202,7 mm, variando entre 256,7 mm nos meses mais chuvosos (setembro a fevereiro) e 148,3 mm nos meses menos chuvosos (março a agosto). Na última década, os períodos chuvosos apresentaram valores de pluviosidade abaixo da média, enquanto períodos menos chuvosos foram mais úmidos (CIIAGRO, 2017; Figura 1).

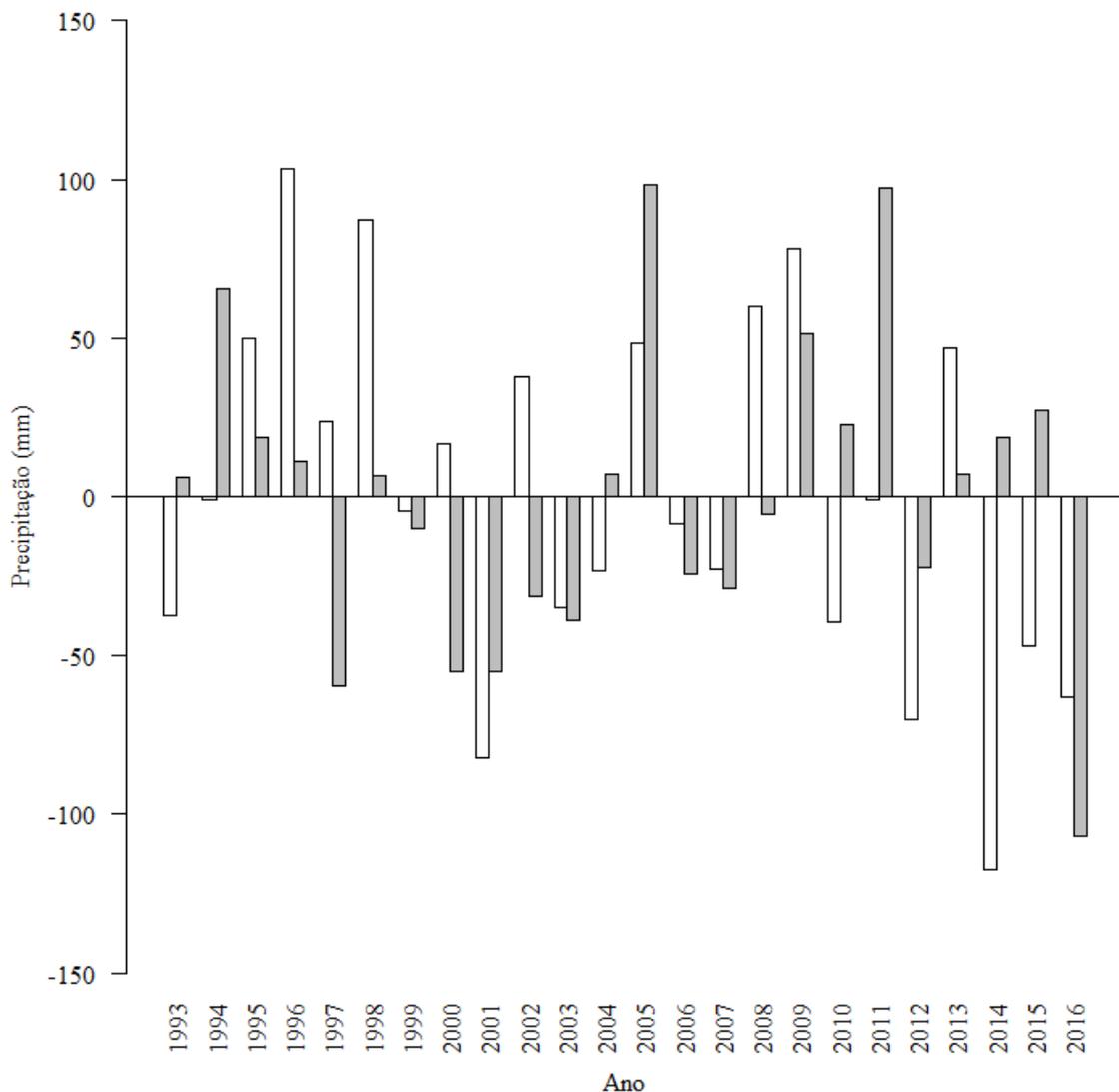


Figura 1. Diferença na precipitação em relação à média do período mais chuvoso (branco) e menos chuvoso (cinza) ao longo de 24 anos em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Calculamos a média nos mesmos 24 anos. Dados coletados pelo Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas entre janeiro de 1993 e dezembro de 2016.

Nós coletamos os dados em duas parcelas permanentes não-contíguas de 1 ha (100 m x 100 m) cada, denominadas de parcela B (23°20'S e 44°50'O) e parcela E (23°20'S e 44°49'O).

Ambas foram instaladas pela equipe do Projeto Temático “Gradiente Funcional” (Biota/FAPESP 03/12595-7) e divididas em 100 subparcelas de 10 m x 10 m utilizando-se um teodolito eletrônico (estação total). Assim, há informação de altitude para cada vértice das subparcelas (JOLY et al., 2012). As parcelas B e E apresentam similaridade na quantidade de nutrientes, pH e porcentagem de carbono no solo (MARTINS et al., 2015). Também apresentam composição florística e estrutura da comunidade semelhantes, sendo encontrados cerca de 1.200 indivíduos com diâmetro na altura do peito (DAP) $\geq 4,8$ cm, pertencentes a aproximadamente 145 espécies, das quais *Mollinedia schottiana* (Spreng.) Perkins (Monimiaceae) é uma das mais abundantes (JOLY et al., 2012).

2.2. ESPÉCIES ESTUDADAS

Escolhemos duas espécies arbóreas para as quais já havia um censo populacional na área de estudo (MARTINS, 2011) e que apresentam características de distribuição geográfica e abundância local extremas, de forma a serem um bom modelo para respondermos as perguntas aqui levantadas. *Faramea picinguabae* M.Gomes (Rubiaceae) é uma espécie endêmica da FODTB do Núcleo Picinguaba (GOMES, 2003) e rara, com oito indivíduos com DAP $\geq 4,8$ cm na parcela B e sete na parcela E (dados de JOLY et al., 2012). Em contrapartida, *M. schottiana* é amplamente distribuída no domínio fitogeográfico Mata Atlântica, ocorrendo do Sul ao Centro-Oeste do Brasil, desde o nível do mar até 1.500 m de altitude (PEIXOTO, 1987). Em um inventário florestal realizado em 2006, foram encontrados 101 indivíduos na parcela B e 106 indivíduos na parcela E com DAP $\geq 4,8$ cm (dados de JOLY et al., 2012).

2.3 CENSO POPULACIONAL

Entre 2007 e 2008, Martins (2011) realizou o primeiro censo populacional de *F. picinguabae* e *M. schottiana* nas parcelas B e E. Foi considerado como um indivíduo todo ramo independente na altura do solo (rameta). As plantas encontradas receberam uma placa com numeração individual e tiveram seu diâmetro do caule na altura do solo (DAS) medido. Por fim, Martins (2011) observou a morfologia das folhas, e presença ou ausência de ramificações no caule, de estruturas embrionárias e reprodutivas nos indivíduos, classificando-os nos seguintes estádios de desenvolvimento: plântula (encontrado apenas para *M. schottiana*), jovem, imaturo e adulto. Entre 2015 e 2017, realizamos o segundo censo das populações, medindo novamente o DAS dos indivíduos e observando as mesmas características morfológicas descritas acima. Também marcamos e medimos os indivíduos que ingressaram

nas parcelas entre os censos e determinamos os que morreram (marcados no censo 1 e não encontrados no censo 2).

2.4 CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS

Nós usamos quatro variáveis ambientais para caracterizar o ambiente das parcelas B e E: abertura do dossel, elevação, declividade e cobertura do solo por matacões rochosos. Obtivemos um valor de cada variável por subparcela. Em 2008, a equipe do Projeto Temático tirou fotos hemisféricas no centro de cada uma das 100 subparcelas das parcelas B e E para o cálculo da porcentagem de abertura do dossel (MARTINS, 2011; EISENLOHR et al., 2013). A equipe utilizou duas câmeras fotográficas digitais com as mesmas configurações e equipadas com lentes olho de peixe. As câmeras foram fixadas em um tripé com a lente virada para cima a 1,3 m da superfície do solo e paralela a essa, orientadas com o norte magnético no topo da imagem, permitindo a sobreposição da faixa solar (EISENLOHR et al., 2013). Todas as fotos foram tiradas em períodos em que houve cobertura uniforme do céu e alto contraste entre o céu e o dossel (8 h - 10 h e 15 h - 17 h; RICH, 1990; WHITMORE, 1993). Em 2017, nós tiramos novas fotos hemisféricas usando uma câmera Nikon D7200 com lente Sigma 4,5 mm HSM EX DC f/2.8 e outra câmera Nikon coolpix5000 com adaptador para lente Nikon UR- E6 e lente FC-E8 0.21x (Japan), seguindo o mesmo procedimento adotado pela equipe do Projeto Temático em 2008. O programa Gap Analyzer 2.0 (FRAZER et al., 2000) foi utilizado nas duas coletas para converter as fotografias em imagens binárias e estimar a porcentagem de abertura do dossel, calculada como a proporção relativa de pixels brancos. Assim, temos informação de abertura nos períodos em que os censos populacionais foram realizados.

Calculamos a elevação de cada subparcela como sendo a média de altitude entre seus quatro vértices. O valor de declividade foi a diferença de altitude entre o vértice de maior e o de menor valor de cada subparcela (RODRIGUES et al., 2007). Categorizamos a cobertura do solo por matacões rochosos com base em Campos et al. (2011), que classificaram as subparcelas da parcela E em 0% - 20%, 20% - 40%, 40% - 60%, 60% - 80% e 80% - 100% de cobertura. Em março de 2017, retornamos às subparcelas classificadas como 0% - 20% e separamos as que possuíam 0% de cobertura do solo por matacões rochosos das outras, criando, assim, seis categorias. No mesmo ano, classificamos as subparcelas da parcela B nas mesmas seis categorias de cobertura do solo por matacões rochosos.

2.5 ANÁLISE DOS DADOS

2.5.1 Características ambientais e estrutura populacional

Para verificarmos se a abertura do dossel diferia entre as parcelas B e E, utilizamos o valor médio da abertura na mesma subparcela entre 2008 e 2017, o qual foi transformado em proporção e, posteriormente, em *logit* para estabilizar as variâncias dos dados proporcionais (WARTON & HUI, 2011). Para compararmos a elevação entre as parcelas, primeiro subtraímos a elevação de cada subparcela da elevação da parcela, calculada como a média de altitude entre os quatro vértices que a delimitam. Comparamos os valores médios de abertura do dossel, de diferença de elevação e de declividade nas parcelas B e E com testes t quando os dados apresentavam normalidade e homocedasticidade. Utilizamos Mann-Whitney para comparar a variável categórica ordinal cobertura do solo por matações rochosos entre as parcelas e também para comparar as outras variáveis ambientais quando os dados não apresentavam normalidade e homocedasticidade mesmo após transformação em ln e raiz quadrada (ZAR, 2010). Realizamos as análises no ambiente estatístico R versão 3.4.4 com 5% de significância (R CORE TEAM, 2017). Como *F. pinguabae* ocorre em manchas nas parcelas (MARTINS, 2011), comparamos as características ambientais somente das subparcelas em que havia indivíduos da espécie no censo 1. Já para *M. schottiana*, comparamos as características ambientais de todas as subparcelas de cada parcela, já que a espécie é amplamente distribuída localmente (MARTINS, 2011). Apesar dos indivíduos amostrados já terem sido classificados em estádios de desenvolvimento por Martins (2011), não utilizamos somente esse critério para criarmos classes populacionais de *F. pinguabae* e *M. schottiana*, pois, para as duas espécies, as taxas demográficas não foram mais semelhantes dentro do mesmo estádio do que entre estádios (CASWELL, 2001). Assim, também consideramos o DAS e a probabilidade média de reprodução para criarmos as classes populacionais (Apêndice A). Criamos quatro classes para cada uma das duas espécies estudadas (Tabela 1).

Tabela 1. Características das quatro classes das populações de *Faramaea picinguabae* e *Mollinedia schottiana* amostradas em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil.

Espécie	Classe	Morfologia dos indivíduos	DAS (cm)	Probabilidade média de reprodução
<i>F. picinguabae</i>	1	Não ramificados*	< 1,20	0
	2	Ramificados	< 2,0	0,01 - 0,20
	3	Ramificados	$\geq 2,0 < 4,0$	0,21 - 0,60
	4	Ramificados	$\geq 4,0$	0,61 - 1,00
<i>M. schottiana</i>	1	Não ramificados e com primórdios foliares**	$\leq 1,4$	0
	2	Não ramificados e sem primórdios foliares*	$\leq 2,2$	0
	3	Ramificados	< 5,00	0,01 - 0,15
	4	Ramificados	$\geq 5,00$	0,16 - 1,00

* Jovens segundo Martins (2011).

** Plântulas segundo Martins (2011).

2.5.2 Dinâmica populacional

Construímos matrizes de transição para as populações de *F. picinguabae* e *M. schottiana* nas parcelas B e E separadamente. Utilizamos modelos matriciais para calcular a taxa finita de crescimento populacional λ (CASWELL, 2001) e a elasticidade de λ a pequenas mudanças nas taxas demográficas (DE KROON et al., 2000). O intervalo de tempo entre censos usado para o cálculo de λ foi de 8,3 anos (parcela E) e 9,4 anos (parcela B) para *F. picinguabae*, e de 8,8 anos (parcela E) e 9,2 anos (parcela B) para *M. schottiana*. Posteriormente, transformamos o λ obtido entre os censos em λ anual ($\sqrt[x]{\lambda}$, sendo x = intervalo de tempo entre os censos) para podermos comparar a dinâmica entre as populações estudadas. Calculamos o intervalo de confiança de λ utilizando o método de *bootstrap* com 10.000 repetições (CASWELL, 2001).

Por último, utilizamos a análise *Life Table Response Experiments* - LTRE (CASWELL, 1989) para avaliarmos a contribuição das taxas demográficas de cada classe para a variação ou a similaridade do λ anual entre populações (CASWELL, 1989; CASWELL, 2010). Realizamos as análises de dinâmica populacional no ambiente estatístico R versão 3.4.4 (R CORE TEAM, 2017) utilizando o pacote POPBIO (STUBBEN & MILLIGAN, 2007).

3 RESULTADOS

3.1 CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS

Apenas altitude em todas as subparcelas das parcelas B e E apresentou normalidade e homocedasticidade. As subparcelas com indivíduos de *F. pinguabae* na parcela B apresentaram maior declividade ($U = 1465$, $p = 0,003$; Figura 2A) e menor cobertura do solo por matacões rochosos ($U = 788$, $p = 0,017$; Figura 2B) do que as subparcelas da parcela E. Já as subparcelas com indivíduos de *M. schottiana* na parcela B apresentaram somente maior declividade ($U = 6464$, $p < 0,001$; Figura 2C) do que as subparcelas da parcela E. Abertura do dossel e elevação não diferiram entre as parcelas para as subparcelas ocupadas pelas duas espécies ($p > 0,05$).

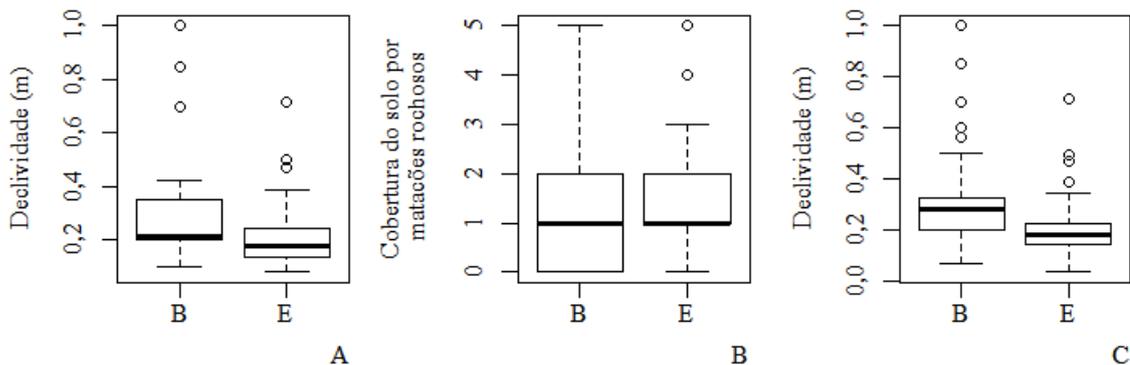


Figura 2. Boxplots com a mediana (linha mais grossa), 25%, 75% e outliers dos valores de declividade (A) e cobertura do solo por matacões rochosos (B) para as subparcelas com *Faramea pinguabae*, e declividade (C) para as subparcelas com *Mollinedia schottiana* amostradas em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil.

3.2 ESTRUTURA POPULACIONAL

As populações das duas espécies estudadas apresentaram mais indivíduos nas primeiras classes e menos indivíduos nas classes subsequentes, com as populações de *F. pinguabae* nas parcelas B e E, e de *M. schottiana* na parcela B apresentando estrutura em J-invertido. Houve uma redução no número de indivíduos em quase todas as classes das populações das duas espécies entre os censos (Figura 3A-D).

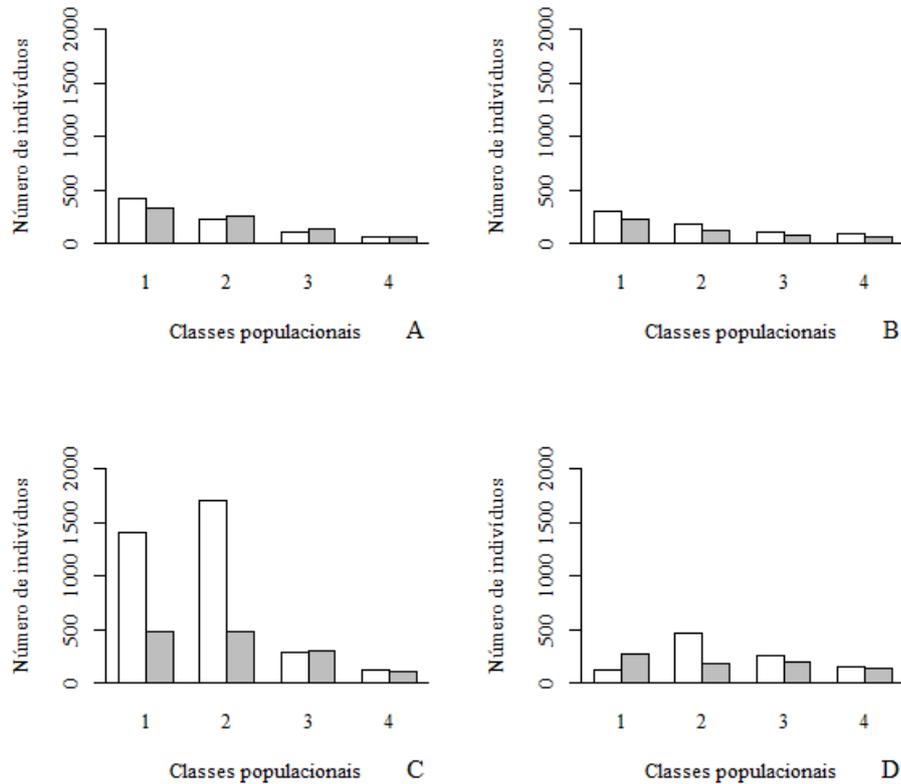


Figura 3. Estrutura populacional de *Faramaea picinguabae* (A e B) e *Mollinedia schottiana* (C e D) em um censo realizado entre 2007 e 2008 (branco) e em um segundo censo realizado entre 2015 e 2017 (cinza) nas parcelas B (esquerda) e E (direita) de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil.

3.3 DINÂMICA POPULACIONAL

Para *F. picinguabae*, as taxas demográficas de recrutamento e regresso, e a soma da fecundidade entre as classes foram semelhantes nas duas parcelas. Já a permanência de indivíduos na mesma classe foi menor na parcela E, principalmente nas classes reprodutivas (2, 3 e 4). Também encontramos que a mortalidade foi maior na parcela E para todas as classes (Figura 1A-B no Apêndice B). Houve diferença no λ anual entre as populações (*i.e.* intervalos de confiança sem sobreposição), com a parcela B apresentando leve crescimento (λ anual > 1) e a parcela E, declínio (λ anual < 1 ; Figura 4A-B). A taxa demográfica que melhor explica a diferença entre o λ anual das populações é a permanência dos indivíduos nas classes reprodutivas e a contribuição da fecundidade da classe 3 (Figura 5), sendo a contribuição da permanência e da fecundidade positiva para a população da parcela B e negativa para E. Nas duas parcelas, o maior valor de elasticidade foi a permanência dos indivíduos nas classes 3 e 4 (Figura 2A-B no Apêndice B).

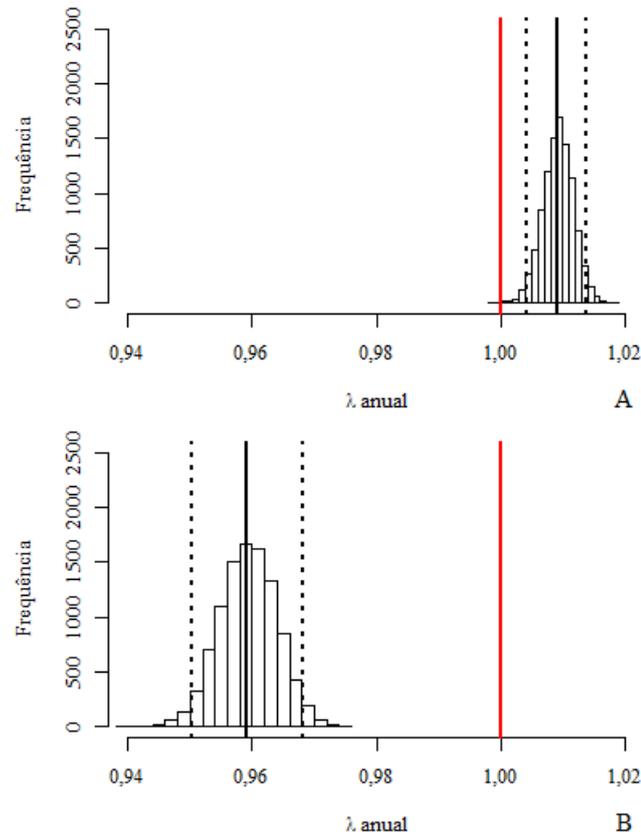


Figura 4. Distribuição de frequência do λ anual calculado por *bootstrap* com intervalo de confiança (linhas pontilhadas) para as populações de *Faramaea pinguabae* nas parcelas B (A) e E (B) de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. O valor do λ anual médio está indicado pela linha preta e o de estabilidade (λ anual = 1) pela linha vermelha.

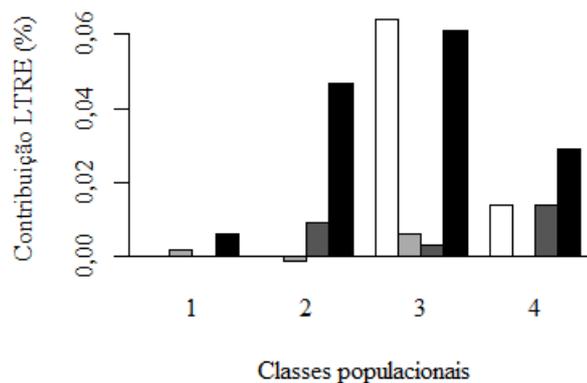


Figura 5. Contribuição LTRE calculada para taxas demográficas de quatro classes (1, 2, 3 e 4) das populações de *Faramaea pinguabae* amostradas em duas parcelas (B e E) de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Calculamos os valores da contribuição da parcela B em função da parcela E. As taxas demográficas são fecundidade (branco), regresso para classes anteriores (cinza claro), recrutamento para as próximas classes (cinza escuro) e permanência dos indivíduos na mesma classe (preto). Contribuições com valor 0 não foram representadas.

Para *M. schottiana*, permanência, recrutamento, regresso e mortalidade foram semelhantes nas duas parcelas. Já a soma da fecundidade foi menor na parcela E do que na B (Figura 1A-B no Apêndice C). Houve semelhança no λ anual entre as populações (*i.e.* intervalos de confiança com sobreposição), que estão em declínio (Figura 6A-B). Essa semelhança ocorreu porque as taxas de recrutamento, fecundidade e regresso (positivas na parcela B e negativas na E) amorteceram os valores de permanência dos indivíduos na classe reprodutiva (classe 4; permanência negativa na parcela B e positiva na E; Figura 7). Nas duas parcelas, o maior valor de elasticidade foi a permanência dos indivíduos na classe reprodutiva (Figura 2A-B no Apêndice C).

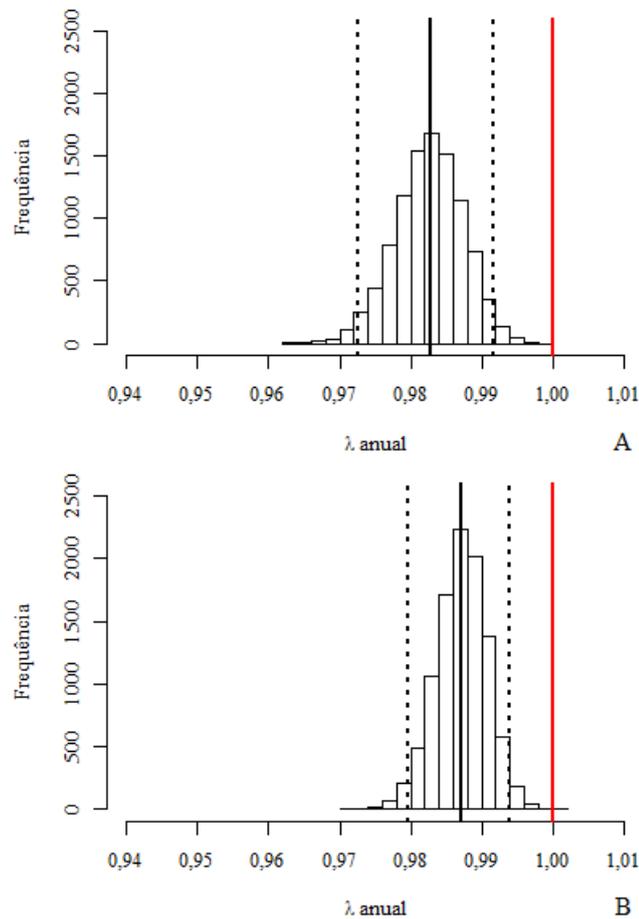


Figura 6. Distribuição de frequência do λ anual calculado por bootstrap com intervalo de confiança (linhas pontilhadas) para as populações de *Mollinedia schottiana* nas parcelas B (A) e E (B) de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. O valor do λ anual médio está indicado pela linha preta e o de estabilidade (λ anual = 1) pela linha cinza.

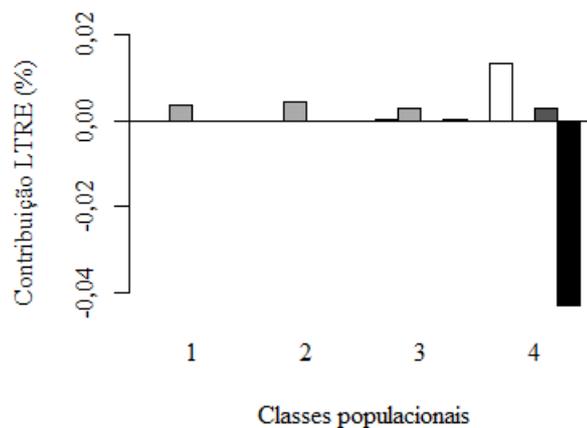


Figura 7. Contribuição LTRE calculada para taxas demográficas de quatro classes (1, 2, 3 e 4) das populações de *Mollinedia schottiana* amostradas em duas parcelas de 1 ha cada (B e E) localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Calculamos os valores da contribuição da parcela B em função da parcela E. As taxas demográficas são fecundidade (branco), regresso para classes anteriores (cinza claro), recrutamento para as próximas classes (cinza escuro) e permanência dos indivíduos na mesma classe (preto). Contribuições com valor 0 não foram representadas.

4 DISCUSSÃO

Neste estudo, mostramos que duas espécies arbóreas tropicais com características extremas de distribuição geográfica e abundância local diferem quanto à variação espacial na dinâmica de diferentes populações localizadas na Floresta Atlântica primária do sudeste do Brasil. *Faramea picinguabae*, que tem distribuição geográfica restrita e baixa abundância, apresenta diferença na dinâmica, enquanto para *M. schottiana*, a espécie com ampla distribuição geográfica e alta abundância, a dinâmica populacional não difere entre locais. Apesar de esperarmos maior variação espacial na dinâmica populacional da primeira espécie, é possível que tenhamos encontrado variação apenas para *F. picinguabae* porque suas populações ocorrem em locais que diferem em um maior número de características ambientais do que os ocupados por *M. schottiana*. Assim, não podemos afirmar que a variação espacial na dinâmica das populações de *F. picinguabae* ocorre devido às suas características de distribuição geográfica e abundância local.

Faramea picinguabae respondeu à maior declividade e à menor cobertura do solo por matações rochosos na parcela B em relação à E com crescimento populacional, ocasionado pela maior sobrevivência e fecundidade dos indivíduos. A menor cobertura do solo por matações rochosos permite maior acesso das plantas a água e nutrientes, que aumentam a sobrevivência e a fecundidade (ULANOVA, 2000). Porém, a maior declividade deve ter efeito oposto no crescimento populacional devido à menor disponibilidade de recursos (ROBERT &

MORAVIE, 2003, CAMPOS et al., 2011, PONTARA et al., 2016) e maiores chances de danos físicos às plantas (PALMIOTTO et al., 2004; RUSSO et al., 2005). Aparentemente, os efeitos da menor cobertura do solo por matações rochosos são maiores do que os da maior declividade para *F. picinguabae*, resultando, assim, em crescimento populacional na parcela B.

Os locais ocupados pelas populações de *M. schottiana* diferiram apenas em relação à declividade, o que resultou em diferenças nas taxas demográficas. Porém, elas se amorteceram, de forma que o λ anual foi semelhante entre as parcelas, como encontrado por Berry et al. (2008) para outra espécie tropical. Talvez a pequena diferença na média da declividade entre os locais ocupados pelas populações de *M. schottiana* (0,07 m) e também de *F. picinguabae* (0,07 m) nas duas parcelas não seja suficiente para resultar em diferenças no λ anual. Se isso for verdade, o crescimento populacional de *F. picinguabae* na parcela B pode ser inteiramente explicado pela menor cobertura do solo por matações rochosos.

Houve redução no tamanho populacional em três das quatro populações estudadas, sendo essa redução observada na maioria das classes. É possível que isso tenha ocorrido devido à baixa pluviosidade nos anos de 2012, 2014, 2015 e 2016 no sudeste do Brasil, a qual parece ter afetado negativamente os indivíduos das duas espécies estudadas independentemente de sua morfologia, tamanho e atividade reprodutiva. Em um estudo de dinâmica populacional de 36 espécies arbóreas do gradiente altitudinal da porção norte do PESH, compreendendo o período entre 2006 e 2017, foram observados elevada mortalidade, baixo recrutamento e declínio populacional durante o período de estiagem (2012-2016; SANTOS F. A. M., ALVES L. F., MARTINS V. F. & SAMPAIO M. B., dados não publicados). Esses resultados sugerem que a baixa pluviosidade pode reduzir o crescimento populacional, como já observado na Amazônia (e.g. PHILLIPS et al., 1998; HIERNAUX et al., 2009; PHILLIPS et al., 2009; LONGO et al., 2018).

A alta contribuição da permanência dos indivíduos nas classes reprodutivas para o λ anual das quatro populações estudadas está de acordo com outros estudos com espécies arbóreas (e.g. KWIT et al., 2004; BERTANI, 2006; MARTÍNEZ-RAMOS et al., 2009), que têm crescimento populacional mais sensível a mudanças na permanência desses indivíduos do que a alterações na fecundidade e no recrutamento das primeiras classes para as posteriores (MARTÍNEZ-RAMOS et al., 2009). Além disso, a permanência nas classes reprodutivas, juntamente à fecundidade, foram importantes para explicar as diferenças entre as parcelas no λ anual das populações de *F. picinguabae*.

Este estudo mostra um padrão geral de declínio populacional de duas espécies arbóreas da Floresta Atlântica, o qual parece se estender a outras espécies da comunidade (SANTOS F. A. M., ALVES L. F., MARTINS V. F. & SAMPAIO M. B., dados não publicados), podendo impactar negativamente a diversidade e o estoque de carbono (PHILLIPS et al., 1998; PHILLIPS et al., 2009; LONGO et al., 2018). Assim como o encontrado para *F. picinguabae*, outras espécies podem apresentar variação espacial em escala local na dinâmica de populações mediada por características ambientais distintas. Estudos futuros são necessários para determinar o quão comum é essa variação espacial, se é possível prevê-la a partir das características das espécies e quais características ambientais aumentam o crescimento populacional dentro de uma floresta. A partir disso, é possível a elaboração de ações que manejem características ambientais visando o aumento da sobrevivência dos indivíduos reprodutivos das diferentes espécies da comunidade, de forma a permitir que as populações possam se estabilizar ou apresentar crescimento.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos professores Flavio Antonio Maës dos Santos, Alessandra dos Santos Penha e Ricardo Augusto Gorne Viani e às Doutoradas Luciana Ferreira Alves e Priscilla de Paula Loiola por seus valiosos comentários. Este estudo foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) - Código de Financiamento 001, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq) - Bolsa de Doutorado para Valéria Forni Martins (142295/2006-0) e Edital Universal (459941/2014-3), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - Projeto Temático “Gradiente Funcional” (Biota / FAPESP 03 / 12595-7) e Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Ambiente - UFSCar

REFERÊNCIAS

- AMADEU, L. S.; S.; M. B.; SANTOS, F. A. M. Influence of light and plant size on the reproduction and growth of small palm tree species: Comparing two methods for measuring canopy openness. **American journal of botany**, v. 103, p. 1678-1686, 2016.
- BERRY, E. J.; GORCHOV, D. L.; ENDRESS, B. A.; STEVENS, M. H. H. Source-sink dynamics within a plant population: the impact of substrate and herbivory on palm demography. **Population Ecology**, v. 50, p. 63-77, 2008.
- BERTANI, D. F. **Ecologia de populações de *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae) em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica**. Tese (Doutorado em Biologia

- Vegetal) – Universidade Estadual de Campinas, 136p, 2006. Disponível em: <<https://www2.ib.unicamp.br/profs/fsantos/alunos/DR-DanielaBertani.pdf>>.
- CAMPOS, M. C. R. D.; TAMASHIRO, J. Y.; ASSIS, M. A.; JOLY, C. A. Florística e fitossociologia do componente arbóreo da transição Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas-Floresta Ombrófila Densa Submontana do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 11, p.1-12, 2011.
- CASWELL, H. Life table response experiment analysis of the stochastic growth rate. **Journal of Ecology**, vol. 99, p.324-333, 2010
- CASWELL, H. Matrix Population Models. In: **Wiley Stats Ref: Statistics Reference Online**. [s.l.] John Wiley & Sons, Ltd., 2001.
- CASWELL, H. The analysis of life table response experiments. I. Decomposition of effects on population growth rate. **Ecological Modelling**, v. 46, p.221-237, 1989.
- CIIAGRO**. Disponível em :< <http://www.ciiagro.sp.gov.br/>>. Acessado em: 20 ago. 2017.
- DAVISON, R.; JACQUEMYN, H.; ADRIAENS, D.; HONNAY, O.; DE KROON, H.; TULJAPURKAR, S. Demographic effects of extreme weather events on a short-lived calcareous grassland species: stochastic life table response experiments. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 255-267, 2010.
- DE KROON, H.; VAN GROENENDAEL, J.; EHRLÉN, J. Elasticities: A Review of Methods and Model Limitations. **Ecology**, v. 81, p. 607-618, 2000.
- DUNHAM, A. E.; RAZAFINDRATSIMA, O. H.; RAKOTONIRINA, P.; WRIGHT, P. C. Fruiting phenology is linked to rainfall variability in a tropical rain forest. **Biotropica**, v. 50, p. 396-404, 2018.
- EISENLOHR P. V., ALVES L. F., BERNACCI L. C., PADGURSCHI M. C. G., TORRES R. B., PRATA E. M. B., SANTOS F. A. M., ASSIS M. A., RAMOS E., ROCHELLE A. L. C., MARTINS F. R., CAMPOS M. C. R., PEDRONI F., SANCHEZ M., PEREIRA L. S., VIEIRA S. A., GOMES J. A. M. A., TAMASHIRO J. Y., SCARANELLO M. A. S, CARON C. J., JOLY C. A. Disturbances, Elevation, Topography and Spatial Proximity Drive Vegetation Patterns along an Altitudinal Gradient of a Top Biodiversity Hotspot. **Biodiversity and Conservation**, v. 22, p. 2767-2783, 2013.
- FRAZER, G. W.; TROFYMOW, J. A.; LERTZMAN, K. P. Canopy openness and leaf area in chronosequences of coastal temperate rainforests. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 30, p. 239-256, 2000.

- FRECKLETON, R. P.; MATOS, D. M.; BOVI, M. L. A.; WATKINSON, A. R. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. **Journal of Applied Ecology**, v. 40, p. 846-858, 2003.
- FUTUYMA, D. J.; MORENO, G. The evolution of ecological specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 207-233, 1988.
- GOMES, M. Novas espécies de *Coussarea Aubl.* e *Faramea Aubl.* (Rubiaceae, tribo Coussareae. **Acta Botanica Brasilica**, vol. 1, p. 439-448, 2003
- HIERNAUX, P.; DIARRA, L.; TRICHON, V.; MOUGIN, E.; SOUMAGUEL, N.; BAUP, F. Woody plant population dynamics in response to climate changes from 1984 to 2006 in Sahel (Gourma, Mali). **Journal of Hydrology**, v. 375, p. 103-113, 2009.
- JOLY, C. A.; ASSIS, M. A.; BERNACCI, L. C.; TAMASHIRO, J. Y.; CAMPOS, M. C. R. DE; GOMES, J. A. M. A.; LACERDA, M. S.; SANTOS, F. A. M. DOS; PEDRONI, F.; PEREIRA, L. DE S.; PADGURSCHI, M. DE C. G.; PRATA, E. M. B.; RAMOS, E.; TORRES, R. B.; ROCHELLE, A.; MARTINS, F. R.; ALVES, L. F.; VIEIRA, S. A.; MARTINELLI, L. A.; CAMARGO, P. B. DE; AIDAR, M. P. M.; EISENLOHR, P. V.; SIMÕES, E.; VILLANI, J. P.; BELINELLO, R. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. **Biota Neotropica**, v. 12, p. 125-145, 2012.
- KRUCKEBERG, A. R.; RABINOWITZ, D. Biological aspects of endemism in higher plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.16, p. 447-479, 1985.
- KWIT, C.; HORVITZ, C. C.; PLATT, W. J. Conserving Slow-Growing, Long-Lived Tree Species: Input from the Demography of a Rare Understory Conifer, *Taxus Florida*. **Conservation Biology**, v. 18, p. 432-443, 2004.
- LEVINE, J. M.; MCEACHERN, A. K.; COWAN, C. Rainfall effects on rare annual plants. **Journal of Ecology**, v. 96, p. 795-806, 2008.
- LONGO, M.; KNOX, R. G.; LEVINE, N. M.; ALVES, L. F.; BONAL, D.; CAMARGO, P. B.; FITZJARRALD, D. R.; HAYEK, M. N.; RESTREPO-COUBE, N.; SALESKA, S. R.; STARK, R. S. S.; TAPAJÓS, R. P.; WIEDEMANN, K. T.; ZHANG, K.; WOFESY, S. C.; MOORCROFT, P. R. Ecosystem heterogeneity and diversity mitigate Amazon forest resilience to frequent extreme droughts. **New Phytologist**, v. 219, p. 914-931, 2018.

- LUCAS, R. W.; FORSETH, I. N.; CASPER, B. B. Using rainout shelters to evaluate climate change effects on the demography of *Cryptantha flava*. **Journal of Ecology**, v. 96, p. 514-522, 2008.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M., ANTEN, N. P., ACKERLY, D. D. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understory tropical rain forest palm. **Journal of Ecology**, v. 10, p. 1050-1061, 2009.
- MARTINS, S. C.; NETO, E. S.; DE CÁSSIA PICCOLO, M.; ALMEIDA, D. Q.; DE CAMARGO, P. B.; DO CARMO, J. B.; MARTINELLI, L. A. Soil texture and chemical characteristics along an elevation range in the coastal Atlantic Forest of Southeast Brazil. **Geoderma Regional**, v. 5, p. 106-116, 2015.
- MARTINS, V. F. **Padrão espacial de três espécies arbóreas ornitocóricas da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas no litoral norte do estado de São Paulo**. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 189p, 2011. Disponível em: < <http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/316361> >.
- MATOS, S. D. M.; FRECKLETON, R. P.; WATKINSON, A. R. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. **Ecology**, v. 80, p. 2635-2650, 1999.
- MORRIS, W. F.; DOAK, D. F. **Biologia da conservação quantitativa**. **Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA**, 2002.
- MULER, A. E.; ROTHER, D. C.; BRANCALION, P. S.; NAVES, R. P.; RODRIGUES, R. R.; PIZO, M. A. Can overharvesting of a non-timber-forest-product change the regeneration dynamics of a tropical rainforest? The case study of *Euterpe edulis*. **Forest ecology and management**, v. 324, p. 117-125, 2014.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.
- OLSEN, S. L.; TÖPPER, J. P.; SKARPAAS, O.; VANDVIK, V.; KLANDERUD, K. From facilitation to competition: temperature-driven shift in dominant plant interactions affects population dynamics in seminatural grasslands. **Global Change Biology**, v. 22, p. 1915-1926, 2016.
- ORGANIZACIÓN METEOROLÓGICA MUNDIAL. Declaración de la OMM sobre el estado del clima mundial en 2017. **Organización Meteorológica Mundial**, v. 1212, p. 1-40, 2018.

- PALMIOTTO, P. A.; DAVIES, S. J.; VOGT, K. A.; ASHTON, M. S.; VOGT, D. J.; ASHTON, P. S. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in borneo. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 609-623, 2004.
- PAN, Y.; BIRDSEY, R. A.; PHILLIPS, O. L.; JACKSON, R. B. The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 44, p. 593-622, 2013.
- PARRY, M. L.; CANZIANI, O. F.; PALUTIKOF, J. P.; VAN DER LINDEN, P. J.; HANSON, C. E. (eds). **Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)**, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- PEIXOTO, A. L. **Revisão taxonomica do genero mollinedia Ruiz et Pavon: monimiaceae, monimieideae**. Tese (Doutorado em Ciências) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 401p, 1987. Disponível em: <<http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/31508>>.
- PETERSON, C. J.; CAMPBELL, J. E. Microsite Differences and Temporal Change in Plant Communities of Tree fall Pits and Mounds in an Old-Growth Forest. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 120, p. 451-460, 1993.
- PHILLIPS, O. L.; ARAGÃO, L. E.; LEWIS, S. L.; FISHER, J. B.; LLOYD, J.; LÓPEZ-GONZÁLEZ, G.; VAN DER HEIJDEN, G. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. **Science**, v. 323, p. 1344-1347, 2009.
- PHILLIPS, O. L.; MALHI, Y.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W. F.; NÚÑEZ, P. V.; VÁSQUEZ, R. M.; GRACE, J. Changes in the Carbon Balance of Tropical Forests: Evidence from Long-Term Plots. **Science**, v. 282, p. 439-442, 1998.
- PONTARA, V.; BUENO, M. L.; GARCIA, L. E.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; PENNINGTON, T. R.; BURSLEM, D. F.; LEMOS-FILHO, J. P. Fine-scale variation in topography and seasonality determine radial growth of an endangered tree in Brazilian Atlantic forest. **Plant and Soil**, v.403, p. 115-128, 2016.
- QUITETE-PORTELA, R. C.; BRUNA, E. M.; SANTOS, F. A. M. Are protected areas really protecting populations? A test with an Atlantic rain forest palm. **Tropical Conservation Science**, v. 3, p. 361-372, 2010.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 17 jun. 2017

- RICH, P. M. Characterizing Plant Canopies with Hemispherical Photographs. **Remote Sensing Reviews**, p. 13-29. 1990.
- ROBERT, A.; MORAVIE, M. A. Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest of India. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, n. 6, p. 697-707, 2003.
- RODRIGUES LA, CARVALHO DAD, OLIVEIRA FILHO ATD, CURI N. Efeitos de solos e topografia sobre a distribuição de espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual, em Luminárias, MG. **Revista Árvore**, v. 31, p. 25-35, 2007.
- RUSSO, S. E.; DAVIES, S. J.; KING, D. A.; TAN, S. Soil-Related Performance Variation and Distributions of Tree Species in a Bornean Rain Forest. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 879-889, 2005.
- SAPKOTA, I. P.; ODÉN, P. C. Gap Characteristics and Their Effects on Regeneration, Dominance and Early Growth of Woody Species. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, p. 21-29, 2009.
- STUBBEN, C.J.; Milligan, B.G. Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. **Journal of Statistical Software**,. vol. 22, p. 1-23, 2007.
- SVENNING, J. C. On the Role of Microenvironmental Heterogeneity in the Ecology and Diversification of Neotropical Rain-Forest Palms (Arecaceae). **Botanical Review**, v. 67, p. 1-53, 2001.
- ULANOVA, N. G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. **Forest Ecology and Management**, v. 135, p. 155-167, 2000.
- WARTON, D. I.; HUI, F. K. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. **Ecology**, v. 92, p. 3-10, 2011.
- WERSHOW, S. T.; DECHAINE, E. G. Retreat to refugia: severe habitat contraction projected for endemic alpine plants of the Olympic Peninsula. **American Journal of Botany**, v.105, p.760-778, 2018.
- WHITMORE, T. C.; BROWN, N. D.; SWAINE, M. D.; KENNEDY, D.; GOODWIN-BAILEY, C. I.; GONG, W.K. Use of Hemispherical Photographs in Forest Ecology: Measurement of Gap Size and Radiation Totals in a Bornean Tropical Rain Forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 9, p. 131-151, 1993.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 15. ed. New Jersey: Prentice-Hall, p. 944, 2010.

APÊNDICE A – Classes populacionais de duas espécies arbóreas da Floresta Atlântica.

A fim de determinar se os estágios de desenvolvimento descritos por Martins (2011) foram um bom critério para criar classes populacionais de *F. picinguabae* e *M. schottiana* amostradas em duas parcelas de 1 ha localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas no litoral norte do estado de São Paulo, sudeste do Brasil, consideramos a variação do DAS dos indivíduos em cada etapa. Além disso, consideramos a probabilidade de sobrevivência e a probabilidade média de reprodução dos indivíduos em função do seu DAS.

Houve sobreposição de DAS entre plântulas e juvenis de *M. schottiana* e grande variação de DAS nos estágios imaturo e adulto de *F. picinguabae* e *M. schottiana* (Figura 1). A probabilidade de sobrevivência e a probabilidade média de reprodução também mostraram grande variação a partir de um dado valor de DAS para as duas espécies estudadas (Figura 3 e 4). Portanto, os estágios de desenvolvimento descritos por Martins (2011) isoladamente não foram um bom critério para a criação de classes populacionais de *F. picinguabae* e *M. schottiana*, já que as taxas demográficas não foram mais similares dentro de um mesmo estágio do que em diferentes estágios (CASWELL, 2001).

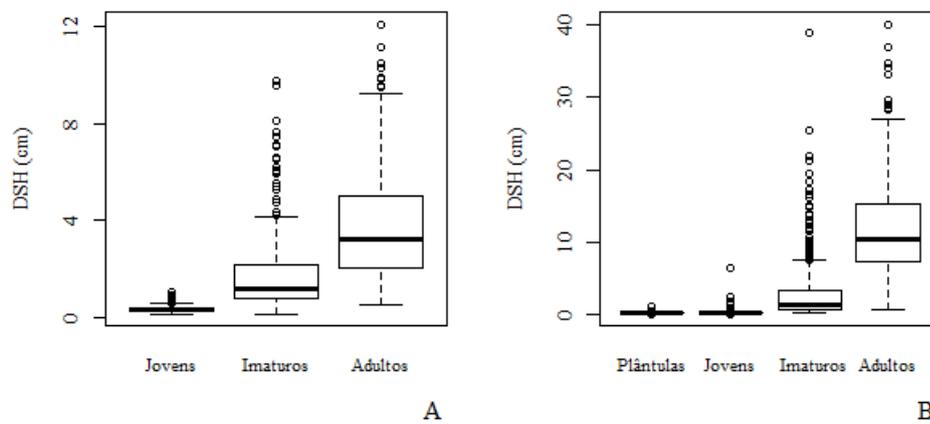


Figura 1. Média e desvio padrão do diâmetro do caule na altura do solo (DAS) de plântulas, juvenis, imaturos e adultos de *Faramea picinguabae* (A) e *Mollinedia schottiana* (B) amostrados em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil.

Para escolher o melhor critério para criar as classes populacionais, realizamos regressões lineares simples entre (i) o DAS medido no censo 2 e no censo 1, que mostram se a tendência de aumento, manutenção ou diminuição do DAS varia entre os indivíduos com tamanhos diferentes ao longo do tempo. Também realizamos regressões logísticas entre (ii) a probabilidade de sobrevivência e o DAS medido no censo 1, e (iii) a probabilidade média de reprodução e o DAS medido no censo 1. Nas análises, agrupamos todos os indivíduos de cada

espécie amostrada nas duas parcelas. Para a seleção do melhor modelo entre (ii) e (iii), utilizamos o Critério de Informação de Akaike (AIC; AKAIKE, 1974). Realizamos a análise na versão R 4.4.4 (R CORE TEAM, 2017).

A relação entre (i) o DAS medido nos dois censos não foi um bom critério para a criação de classes populacionais das duas espécies estudadas, uma vez que a tendência da variação do DAS foi constante para todos os tamanhos (Figura 2). Embora os indivíduos de *M. schottiana* com DAS <10 cm no censo 1 mantiveram e/ou diminuíram de tamanho no censo 2, e os indivíduos com DAS > 10 cm aumentaram de tamanho, essa tendência não variou fortemente entre indivíduos com diferentes DAS para que pudéssemos agrupá-los em diferentes classes. Para as duas espécies, o DAS influenciou (ii) a probabilidade de sobrevivência (Figura 3) e (iii) a probabilidade média de reprodução (Figura 4). Os valores de AIC para os modelos de sobrevivência foram superiores aos valores dos modelos de reprodução, indicando uma correlação mais fraca entre a probabilidade de sobrevivência e o DAS do que entre a probabilidade média de reprodução e o DAS (Tabela 1). Por isso, o melhor critério para a criação de classes populacionais das duas espécies estudadas foi a probabilidade média de reprodução em função do DAS.

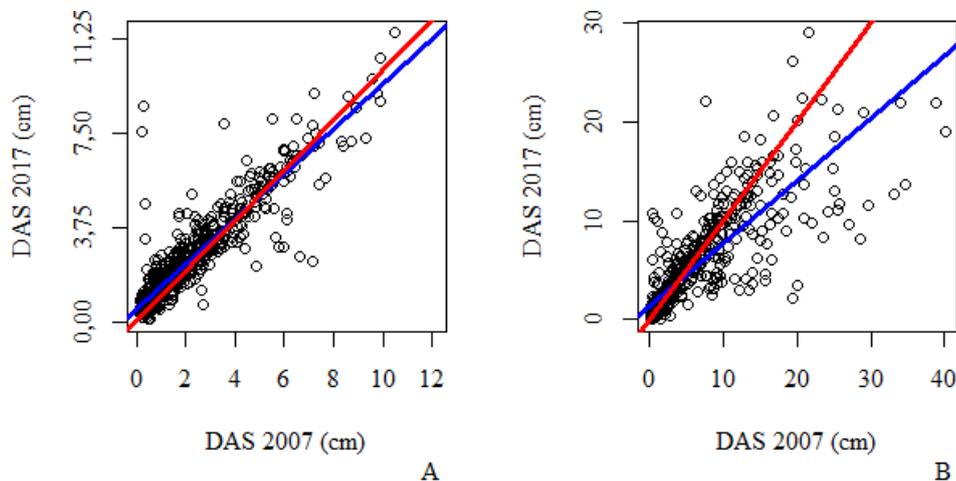


Figura 2. Relação entre o diâmetro do caule na altura do solo (DAS) em 2017 e em 2007 para indivíduos de *Faramia pinguabae* (A) e *Mollinedia schottiana* (B) amostrados em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. As linhas azuis representam $b = 1$; as linhas vermelhas representam o b calculado nas regressões lineares simples. *Faramia pinguabae*: $DAS_{2017} = 0,89 * DAS_{2007} + 0,50$, $r^2 = 0,83$, $p < 0,001$. *Mollinedia schottiana*: $DAS_{2017} = 1,00 * DAS_{2007} + 1,37$, $r^2 = 0,54$, $p < 0,001$.

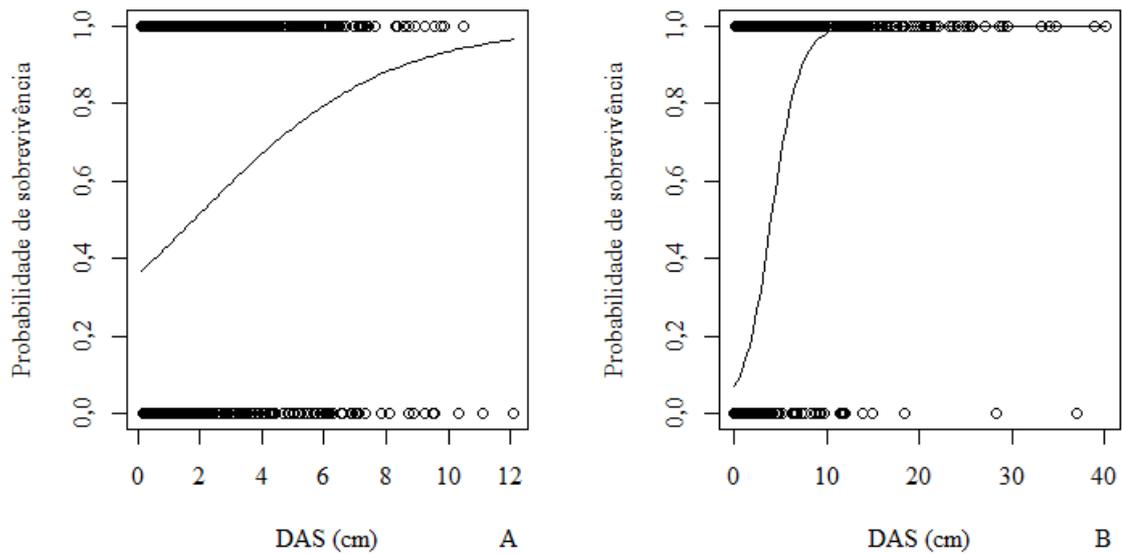


Figura 3. Probabilidade de sobrevivência em função do diâmetro do caule na altura do solo (DAS) dos indivíduos de *Faramaea pinguabae* (A) e *Mollinedia schottiana* (B) amostrados em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. As linhas representam o ajuste das regressões logísticas.

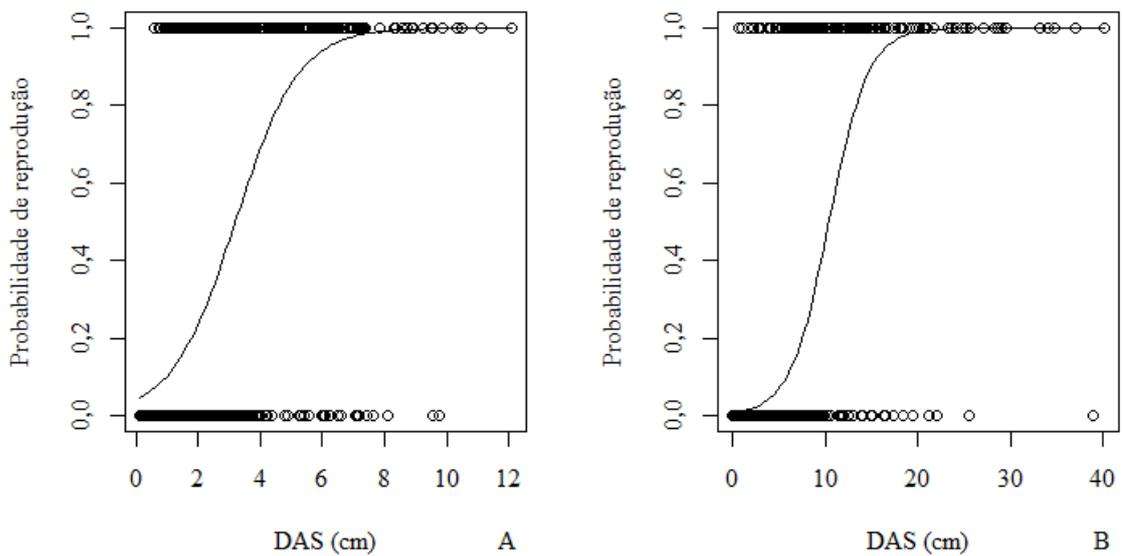


Figura 4. Probabilidade de reprodução em função do diâmetro do caule na altura do solo (DAS) dos indivíduos de *Faramaea pinguabae* (A) e *Mollinedia schottiana* (B) amostrados em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. As linhas representam o ajuste das regressões logísticas.

Tabela 1. Valores de AIC para os modelos de correlação entre probabilidade de sobrevivência e tamanho (diâmetro do caule na altura do solo ou DAS) e entre probabilidade média de reprodução e tamanho para *Faramea picinguabae* e *Mollinedia schottiana* amostradas em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Todos os modelos apresentaram $p < 0,001$.

Espécie	Variáveis	AIC
<i>F. picinguabae</i>	Sobrevivência e DAS	1.914,0
	Reprodução e DAS	940,7
<i>M. schottiana</i>	Sobrevivência e DAS	2.536,9
	Reprodução e DAS	657,9

REFERÊNCIAS

- AKAIKE, H. A new look at the statistical model identification. **IEEE transactions on automatic control**, v.19, p. 716-723, 1975.
- CASWELL, H. Matrix Population Models. In: **Wiley Stats Ref: Statistics Reference Online**. [s.l.] John W & Sons, Ltd. Sinauer, Sunderland, 713p, 2001.
- MARTINS, V. F. **Padrão espacial de três espécies arbóreas ornitocóricas da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas no litoral norte do estado de São Paulo**. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, p. 189, 2011. Disponível em: <<http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/316361>>.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 17 jun. 2017

APÊNDICE B - Ciclos de vida das populações de *Faramea picinguabae* amostradas em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP.

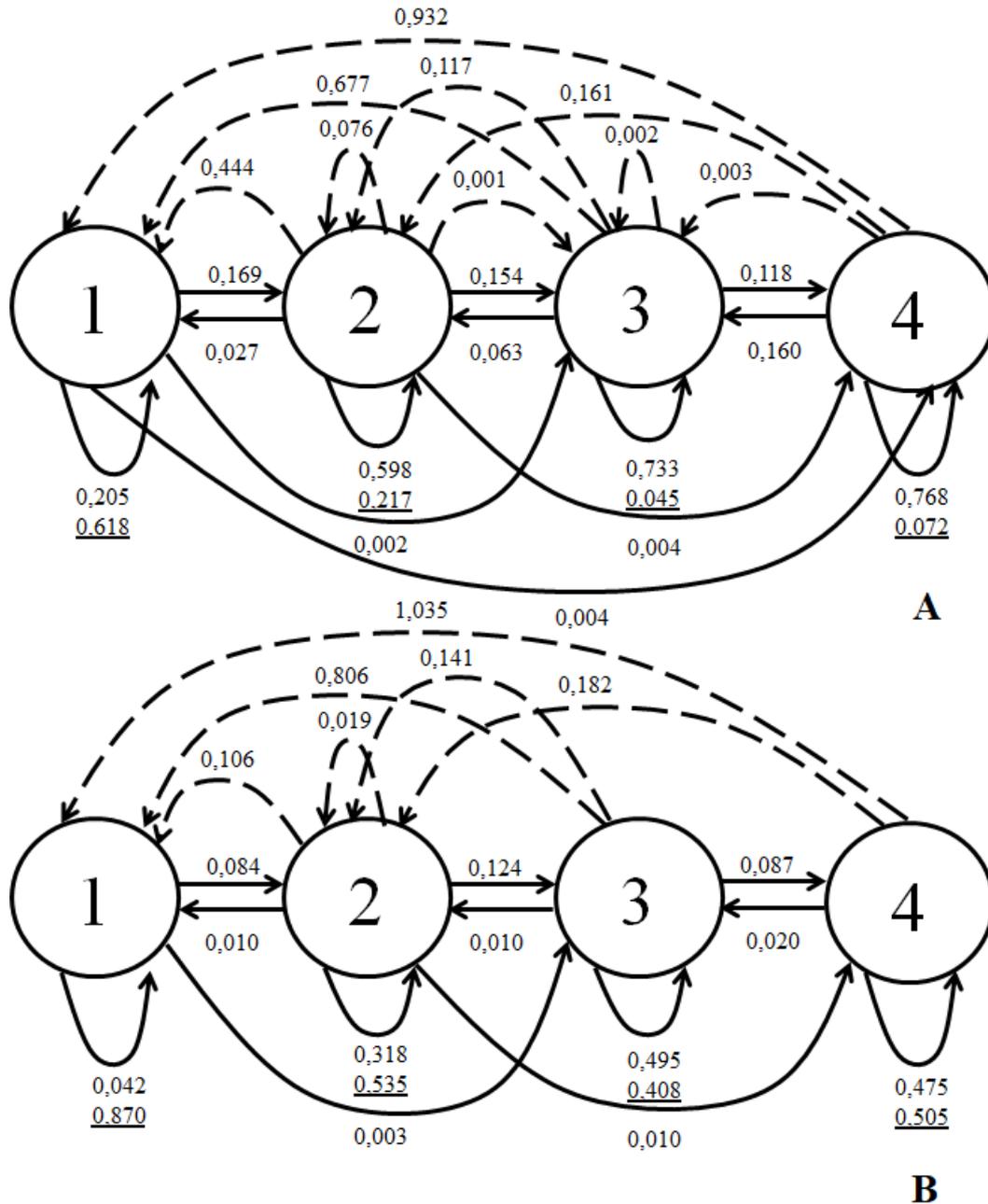


Figura 1. Ciclo de vida com taxas demográficas das populações de *Faramea picinguabae* nas parcelas B (A) e E (B) de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Os números dentro dos círculos representam as classes das populações; as setas tracejadas representam a direção da fecundidade; as setas contínuas indicam a direção da transição e/ou permanência da classe; os números próximos às setas mostram os valores das taxas demográficas; e os números sublinhados mostram os valores de mortalidade.

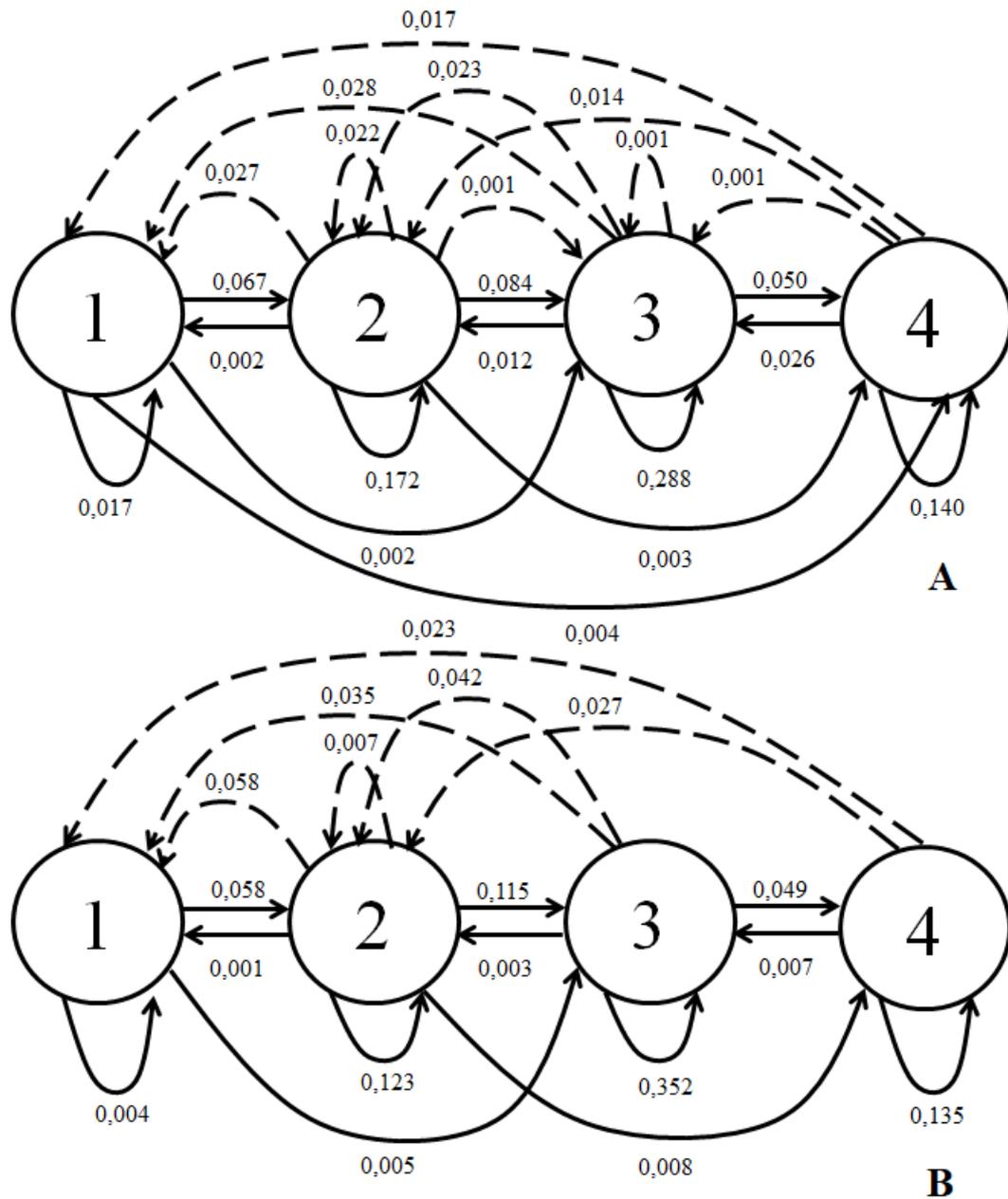


Figura 2. Ciclo de vida com valores de elasticidade da taxa finita de crescimento populacional (λ) a variações nas taxas demográficas das populações de *Faramea pinguabae* nas parcelas B (A) e E (B) de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Os números dentro dos círculos representam as classes das populações; as setas tracejadas representam a direção da fecundidade; as setas contínuas indicam a direção da transição e/ou permanência da classe; e os números próximos às setas mostram os valores das taxas demográficas.

APÊNDICE C - Ciclos de vida das populações de *Mollinedia schottiana* amostradas em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP.

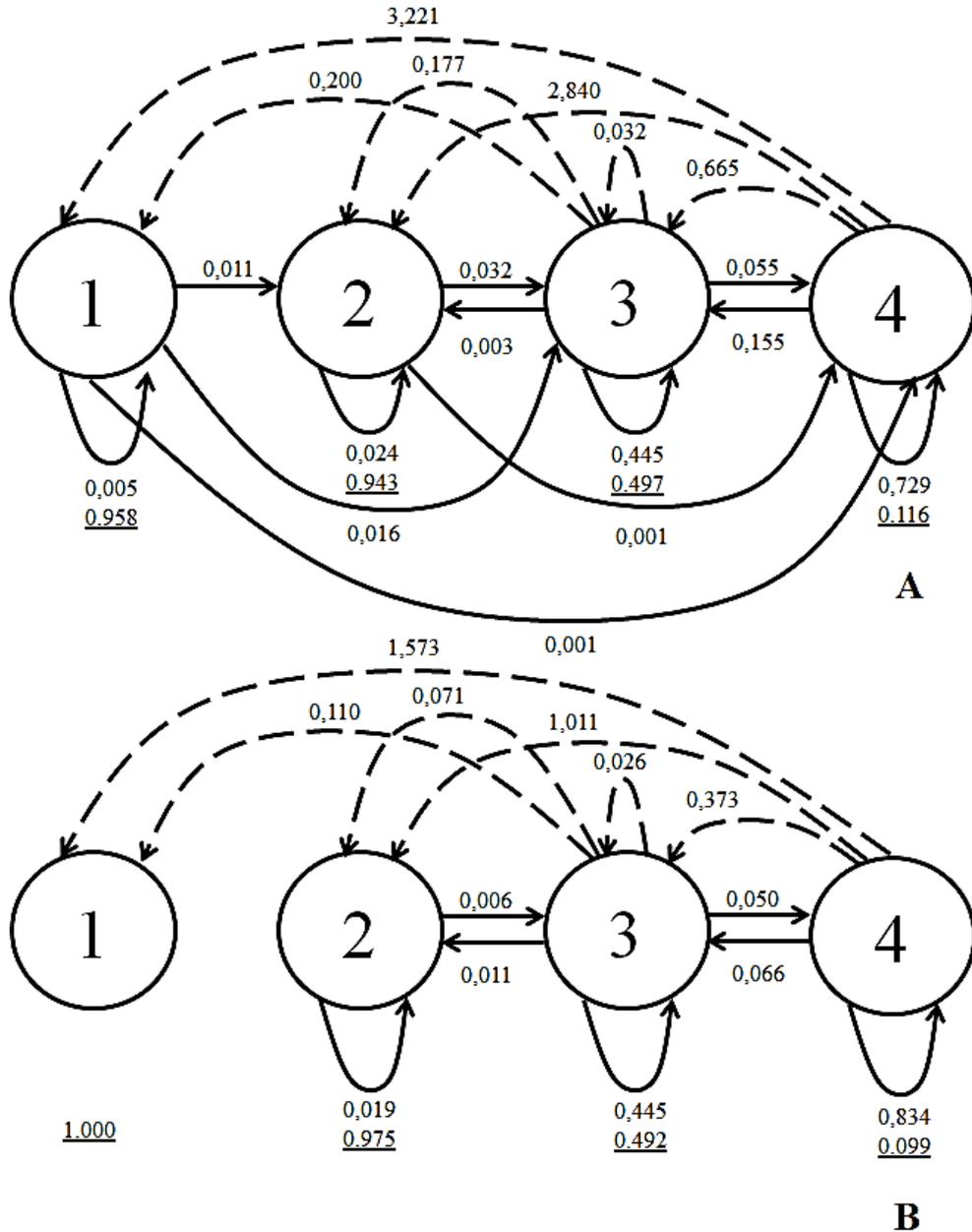


Figura 1. Ciclo de vida com taxas demográficas das populações de *Mollinedia schottiana* nas parcelas B (A) e E (B) de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Os números dentro dos círculos representam as classes das populações; as setas tracejadas representam a direção da fecundidade; as setas contínuas indicam a direção da transição e/ou permanência da classe; os números próximos às setas mostram os valores das taxas demográficas; e os números sublinhados mostram os valores de mortalidade. Não houve recrutamento e permanência dos indivíduos da classe 1.

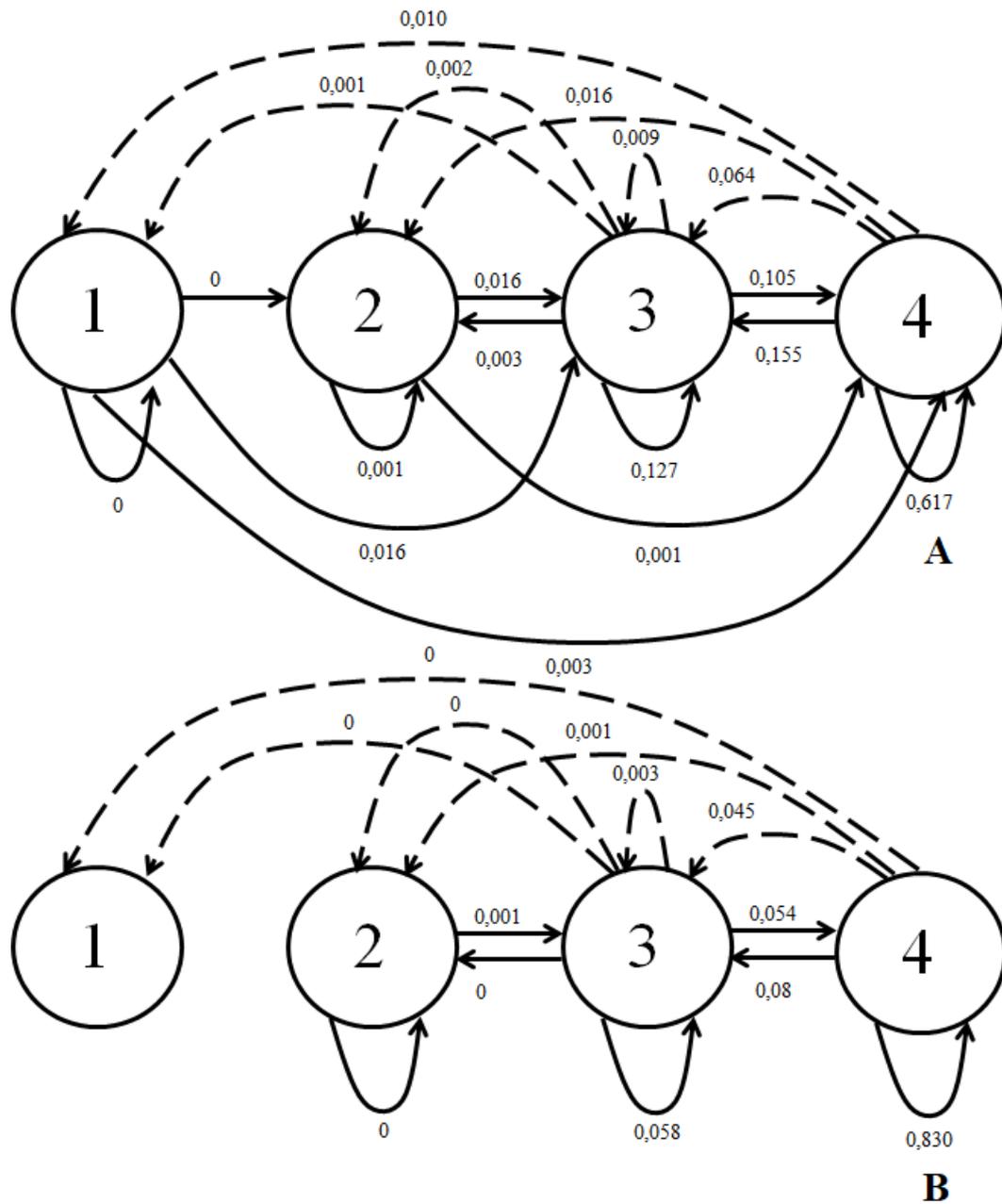


Figura 2. Ciclo de vida com valores de elasticidade da taxa finita de crescimento populacional (λ) a variações nas taxas demográficas das populações de *Mollinedia schottiana* nas parcelas B (A) e E (B) de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Os números dentro dos círculos representam as classes das populações; as setas tracejadas representam a direção da fecundidade; as setas contínuas indicam a direção da transição e/ou permanência da classe; e os números próximos às setas mostram os valores das taxas demográficas. Não houve contribuição das taxas de recrutamento e permanência dos indivíduos da classe 1.

CAPÍTULO 2

Diferenças ambientais em escala local influenciam mais a dinâmica populacional de uma espécie arbórea especialista do que de uma generalista em uma região de Floresta Atlântica

Lucas Benedito Gonsales Rosa^{1*} <https://orcid.org/0000-0002-7118-4076>, Maurício Bonesso Sampaio²<https://orcid.org/0000-0003-0977-0565> & Valéria Forni Martins^{3,4}
<https://orcid.org/0000-0002-0092-5674>

¹Programa de Pós-graduação em Agricultura e Ambiente, UFSCar *campus* Araras, Rodovia Anhanguera – SP 330, km 174, 13600-970, Araras, SP, Brasil

²Secretaria do Meio Ambiente e Bem-estar Animal, Prefeitura do Município de Maringá, Avenida XV de Novembro, 701, 87013-230, Maringá, PR, Brasil

³Departamento de Ciências da Natureza, Matemática e Educação, Centro de Ciências Agrárias, UFSCar *campus* Araras, Rodovia Anhanguera – SP 330, km 174, 13600-970, Araras, SP, Brasil

⁴Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, CP 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970, Campinas, SP, Brasil

RESUMO

Dentro de uma população vegetal, conjuntos de indivíduos de uma mesma população localizados em manchas ambientais com características distintas podem apresentar diferentes dinâmicas. A diferença ambiental em escala local deve afetar mais as espécies especialistas, com distribuição geográfica restrita e baixa abundância local, do que as generalistas. Nós testamos se a dinâmica populacional de uma espécie arbórea tropical especialista responde mais à diferenças ambientais locais em relação a uma espécie generalista. Para isso, usamos dados de dois censos populacionais de *Faramea picinguabae* M.Gomes (Rubiaceae) e *Mollinedia schottiana* (Spreng.) Perkins (Monimiaceae), realizados em duas parcelas permanentes não-contíguas de 1 ha (B e E) localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Devido às suas características de distribuição geográfica e abundância local, assumimos que *F. picinguabae* é especialista e *M. schottiana*, generalista. Cada parcela estudada foi dividida em 100 subparcelas de 10 m x 10 m, nas quais medimos abertura do dossel, elevação, declividade e cobertura do solo por matacões rochosos. Dividimos cada uma dessas variáveis em categorias. Para cada conjunto de indivíduos nas diferentes categorias de uma mesma variável ambiental (população), calculamos o crescimento populacional (λ) anual. As variáveis ambientais influenciaram apenas a dinâmica das populações da espécie especialista. Todas as populações, com exceção das de *F. picinguabae* nas categorias de abertura do dossel semelhante e maior do que a média entre censos, apresentaram λ anual < 1 . Isso pode ser explicado pela estiagem em Ubatuba nos últimos anos. Para *F. picinguabae*, áreas com maior abertura do dossel parecem ter balanceando as consequências negativas da estiagem. A compreensão de como condições ambientais influenciam o λ de populações de plantas com diferentes estratégias é importante para auxiliar na previsão de seus comportamentos frente a mudanças ambientais.

Palavras-chave: abertura do dossel. Altitude. Declividade. Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas. LTRE. Matacões rochosos.

1 INTRODUÇÃO

A dinâmica populacional é influenciada por características do ambiente em diferentes escalas espaciais (DELCOURT et al. 1982; SVENNING, 2001). Dentro de uma população vegetal, indivíduos localizados em manchas ambientais com características distintas podem apresentar diferentes taxas de crescimento, sobrevivência e fecundidade, de forma que a dinâmica populacional pode diferir entre subconjuntos de indivíduos da mesma população (HUTCHINGS, 1996). Essa variação na dinâmica intrapopulacional deve ser comum em florestas tropicais, que apresentam grande diferença ambiental em escala local (0,1-100 m²; SVENNING, 2001). Essa diferença deve-se principalmente a variação na abertura do dossel (STERCK et al., 1999; SAPKOTA & ODÉN, 2009) e características topográficas e/ou edáficas (DELCOURT et al., 1982; KANAGARAJ et al., 2011).

A abertura do dossel ocorre a partir da queda de galhos e/ou árvores inteiras, proporcionando maior disponibilidade de água, luz e nutrientes no ambiente (SAPKOTA & ODÉN, 2009). O aumento desses recursos permite maior investimento energético das plantas em crescimento, sobrevivência e reprodução (VAN DER MEER et al., 1998; HUBBELL et al., 1999). Além disso, o aumento da luminosidade também reduz a patogenicidade de alguns microrganismos que atacam determinadas espécies tropicais (AUGSPURGER, 1984). Características topográficas também podem levar à variações em fatores abióticos importantes para as plantas, como variações na umidade do solo (DAWS et al., 2002; GIBBONS & NEWBERRY, 2003), exposição do solo e irradiação solar (WILDS, 1997; SOLLA & CAMARERO, 2006). Por exemplo, áreas mais declivosas apresentam solos mais rasos, baixo acúmulo de água e de matéria orgânica (ROBERT & MORAVIE, 2003; DAVISON et al., 2010; CAMPOS, 2011), e maiores chances de deslizamento de solo e rochas, bem como de queda de árvores (PALMIOTTO et al., 2004; RUSSO et al., 2005). Outra característica topográfica que pode influenciar a dinâmica intrapopulacional é a elevação do terreno, já que áreas com maior elevação apresentam menor disponibilidade de água (ROBERT & MORAVIE, 2003; CAMPOS, 2011), pois tendem ser mais distantes de corpos de água (YOUNG, 1984; KIM & DONOHUE, 2011). Por fim, em áreas com maior cobertura do solo por matacões rochosos, a mortalidade ocorre principalmente pela escassez de nutrientes, baixa umidade do solo e pouco substrato para a fixação das raízes (PALMIOTTO et al., 2004; RUSSO et al., 2005; GHIMIRE et al., 2008). Nessas condições topográficas mais extremas, pode ocorrer maior competição intra- e interespecífica por recursos, e conseqüentemente redução no recrutamento e sobrevivência dos indivíduos (YOUNG, 1984; KIM & DONOHUE, 2011).

As manchas ambientais devem exercer influência distinta na dinâmica intrapopulacional das espécies arbóreas de florestas tropicais, uma vez que as espécies geralmente possuem diferentes estratégias ecológicas. Espécies com distribuição geográfica restrita e baixa abundância local (*i.e.* espécies especialistas) devem ser mais afetadas por diferenças ambientais em pequenas escalas espaciais do que espécies com ampla distribuição geográfica e alta abundância local (*i.e.* espécies generalistas), pois são capazes de explorar eficientemente apenas ambientes com pequena variação em suas condições e disponibilidade de recursos. Em contrapartida, as espécies generalistas devem responder menos às diferenças ambientais, já que conseguem explorar ambientes com ampla variação de condições e disponibilidade de recursos (KRUCKEBERG & RABINOWITZ, 1985; FUTUYMA & MORENO; 1988; DUARTE et al., 2005; WERSHOW, 2018). Porém, apenas Berry et al. (2008) compara o crescimento intrapopulacional de espécies que ocorrem em ambientes que apresentam diferenças em escala local. Berry et al.(2008) encontraram que conjunto de indivíduos de uma população de palmeira em dois substratos distintos (solo e rocha) em uma floresta tropical não apresentaram diferença no crescimento populacional, pois taxas demográficas (*i.e.* permanência, recrutamento, regresso e fecundidade) positivas e negativas se amorteceram e geraram dinâmica similar entre elas. Sendo assim, há pouca informação sobre como diferenças ambientais em escala local influenciam as taxas demográficas de conjuntos de indivíduos de uma mesma população. A compreensão de como o ambiente influencia as populações permite-nos prever como variações locais de uma determinada característica ambiental altera o crescimento populacional das espécies (JERMAKOWICZ & BRZOSKO, 2016).

Neste estudo, testamos se a dinâmica intrapopulacional de uma espécie arbórea especialista responde mais intensamente a diferenças ambientais em escala local em relação a uma espécie arbórea generalista em uma floresta tropical. Para isso, perguntamos: (i) há diferença no crescimento populacional de conjuntos de indivíduos de uma mesma espécie localizados em diferentes ambientes? (ii) Essa diferença é maior para a espécie especialista do que para a generalista? (iii) Quais são as taxas demográficas que resultam em diferença no crescimento populacional de conjuntos de indivíduos de uma mesma espécie localizados em diferentes ambientes? Esperamos que ocorram diferença no crescimento populacional das duas espécies em diferentes ambientes, sendo essa diferença maior para a espécie especialista do que para a generalista, e que essa diferença seja resultado da taxa de permanência dos indivíduos reprodutivos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

Nós coletamos dados em duas parcelas permanentes não-contíguas de 1 ha (100 m x 100 m) cada, denominadas de parcela B (23°20'S e 44°50'O) e parcela E (23°20'S e 44°49'O), instaladas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (FODTB) do Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar (PESM; 23°34' - 23°17"S e 45°02' - 45°11"O) em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Ambas foram divididas em 100 subparcelas de 10 m x 10 m (JOLY et al. 2012). A área de estudo localiza-se no sopé da Serra do Mar (MARTINS et al., 2015), entre 5 m e 100 m de altitude (JOLY et al. 2012). O solo é pobre, com pH ácido e do tipo Cambissolo (MARTINS et al., 2015). A topografia é irregular, com muitos matacões rochosos (JOLY et al., 2012) e áreas arenosas (CAMPOS, 2011). A temperatura média anual é de 22,7°C, com menor valor de 19,2°C em julho e maior de 26,4°C em fevereiro. A precipitação média mensal é de 202,7 mm, variando de 76,8 mm em agosto a 311,4 mm em março (CIIAGRO, 2017). As duas parcelas apresentam composição florística e estrutura da comunidade similares (JOLY et al., 2012), com cerca 1.200 indivíduos com diâmetro na altura do peito (DAP) \geq 4,8 cm, pertencentes a aproximadamente 145 espécies.

2.2 ESPÉCIES ESTUDADAS

Escolhemos duas espécies arbóreas que apresentam distribuições geográficas e abundâncias locais extremas, indicando estratégias ecológicas diferentes. Para as duas espécies, já havia um primeiro censo populacional realizado nas parcelas B e E (MARTINS, 2011). *Faramea picinguabae* M.Gomes (Rubiaceae) é uma espécie endêmica da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas do Núcleo Picinguaba (GOMES, 2003). Tem poucos indivíduos com DAP \geq 4,8 cm na área de estudo (JOLY et al., 2012) e ocorre em manchas dentro das parcelas (Figura 1). Por outro lado, *Mollinedia schottiana* (Spreng.) Perkins (Monimiaceae) é uma espécie com ampla distribuição geográfica, ocorrendo na Mata Atlântica do Sul ao Centro-Oeste do Brasil, desde o nível do mar até 1.500 m de altitude (PEIXOTO, 1987). É muito abundante na área de estudo (JOLY et al., 2012) e amplamente distribuída dentro das parcelas (Figura 1).

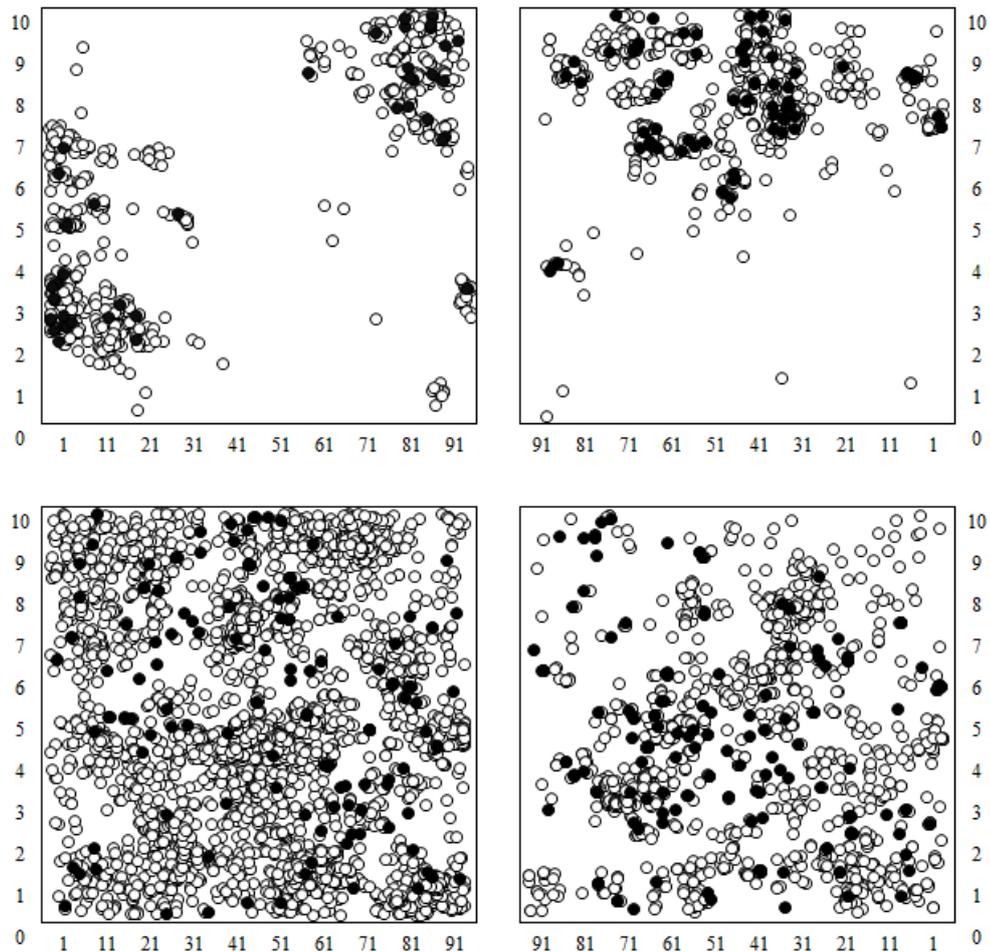


Figura 1. Distribuição dos indivíduos de *Faramaea picinguabae* (mapas superiores) e *Mollinedia schottiana* (mapas inferiores) com DAP $\geq 4,8$ cm (pontos pretos) e DAP $< 4,8$ cm (pontos brancos) em duas parcelas de 1 ha cada (parcela B à esquerda e parcela E à direita) localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil.

2.3 CENSO POPULACIONAL

Martins (2011) realizou o primeiro censo populacional de *F. picinguabae* e *M. schottiana* nas parcelas B e E entre os anos de 2007 e 2008. A autora marcou com uma placa numerada todos os indivíduos (ramos independente na altura do solo), mediu o diâmetro do caule na altura do solo (DAS) e os classificou nos seguintes estádios de desenvolvimento: plântula (encontrado apenas para *M. schottiana*), jovem, imaturo e adulto. Entre os anos de 2015 e 2017, novamente medimos o DAS e observamos as características morfológica descritas acima para todos os indivíduos das duas espécies nas parcelas B e E (segundo censo). Além disso, determinamos quais indivíduos haviam morrido (marcados no primeiro censo mas não encontrados no censo seguinte) e quais ingressaram nas parcelas entre os censos.

2.4 VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Nós usamos quatro variáveis ambientais para caracterizar o ambiente das 200 subparcelas das parcelas B e E: abertura média do dossel entre 2008 e 2017 (entre censos), diferença de elevação da subparcela em relação à altitude média da mesma parcela, declividade e cobertura do solo por matações rochosos, como descrito no Capítulo 1 desta tese.

2.5 ANÁLISE DE DADOS

2.5.1 Categorização das variáveis ambientais

Agrupamos as subparcelas em três categorias de abertura do dossel (menor, semelhante e maior do que a abertura média das parcelas B e E em 2008 e 2017), diferença de elevação da subparcela em relação à altitude média da mesma parcela (menor, semelhante e maior do que a altitude média da parcela) e declividade (baixa, moderada e alta), seguindo o pressuposto de número mínimo de indivíduos em cada classe populacional, de forma a evitarmos resultados sub- ou superestimados (CASWELL, 2001). Seguindo o mesmo pressuposto, agrupamos as subparcelas em duas novas categorias de cobertura do solo por matações rochosos (0-20% e 21-100%). Os procedimentos utilizados para o estabelecimento das categorias ambientais e o número de indivíduos de cada espécie em cada classe populacional nas diferentes categorias de uma mesma variável ambiental encontram-se no Apêndice A.

2.5.2 Dinâmica intrapopulacional

Para determinarmos como as variáveis ambientais influenciam a dinâmica intrapopulacional de *F. picinguabae* e *M. schottiana*, primeiro construímos matrizes de transição para o conjunto de indivíduos ocorrendo em cada uma das categorias das quatro variáveis ambientais. Isso foi feito para os indivíduos das duas parcelas conjuntamente. Usamos a estrutura populacional descrita para as duas espécies no Capítulo 1 e modelos matriciais para calcularmos a taxa finita de crescimento (λ ; CASWELL, 2001) de cada conjunto de indivíduos. Posteriormente, transformamos o λ obtido entre os censos em λ anual ($\sqrt[x]{\lambda}$, sendo x = intervalo de tempo entre os censos) para podermos comparar a dinâmica dos conjuntos de indivíduos nas diferentes categorias das variáveis ambientais estudadas. Por último, calculamos o intervalo de confiança do λ anual utilizando *bootstrap* com 10.000 repetições (CASWELL, 2001). Consideramos que houve influência das variáveis ambientais sobre a dinâmica intrapopulacional quanto os intervalos de confiança não se sobrepuseram para as categorias de uma mesma variável.

Quando houve influência das variáveis ambientais sobre a dinâmica intrapopulacional, quantificamos a variação no λ anual entre os conjuntos de indivíduos de uma mesma espécie nas diferentes categorias da mesma variável ambiental dividindo o menor valor de λ anual pelo maior valor de λ anual. Por fim, para determinarmos quais taxas demográficas explicam variações ou similaridades do λ anual entre os conjuntos de indivíduos de uma mesma espécie, utilizamos a análise *Life Table Response Experiments* – LTRE (CASWELL, 1989). Essa análise avalia a contribuição de cada taxa demográfica das diferentes classes populacionais para a variação do λ anual entre os conjuntos de indivíduos (CASWELL, 1989; CASWELL, 2010). Realizamos todas as análises no ambiente estatístico R versão 3.4.4 (R CORE TEAM, 2017), utilizando o pacote POPBIO para as análises de dinâmica (STUBBEN et al., 2007).

3 RESULTADOS

A abertura do dossel influenciou apenas a dinâmica intrapopulacional de *F. pinguabae*, que apresentou λ anual 5% maior nas categorias de abertura do dossel semelhante e maior do que a média das parcelas B e E em relação à categoria de menor abertura. Esses foram os únicos valores de λ anual > 1 encontrados neste estudo (Figura 2). Os maiores valores de λ anual foram explicados pela maior permanência e pelo maior recrutamento dos indivíduos para as classes posteriores, e pela alta fecundidade dos indivíduos das classes reprodutivas nas categorias de abertura do dossel semelhante e maior do que a média das parcelas. Contrariamente, *M. schottiana* apresentou menores valores de permanência na classe reprodutiva nas categorias de abertura do dossel semelhante e maior do que a média das parcelas, mas esses valores não foram suficientes para gerar diferença no λ anual entre os conjuntos de indivíduos (Figura 3).

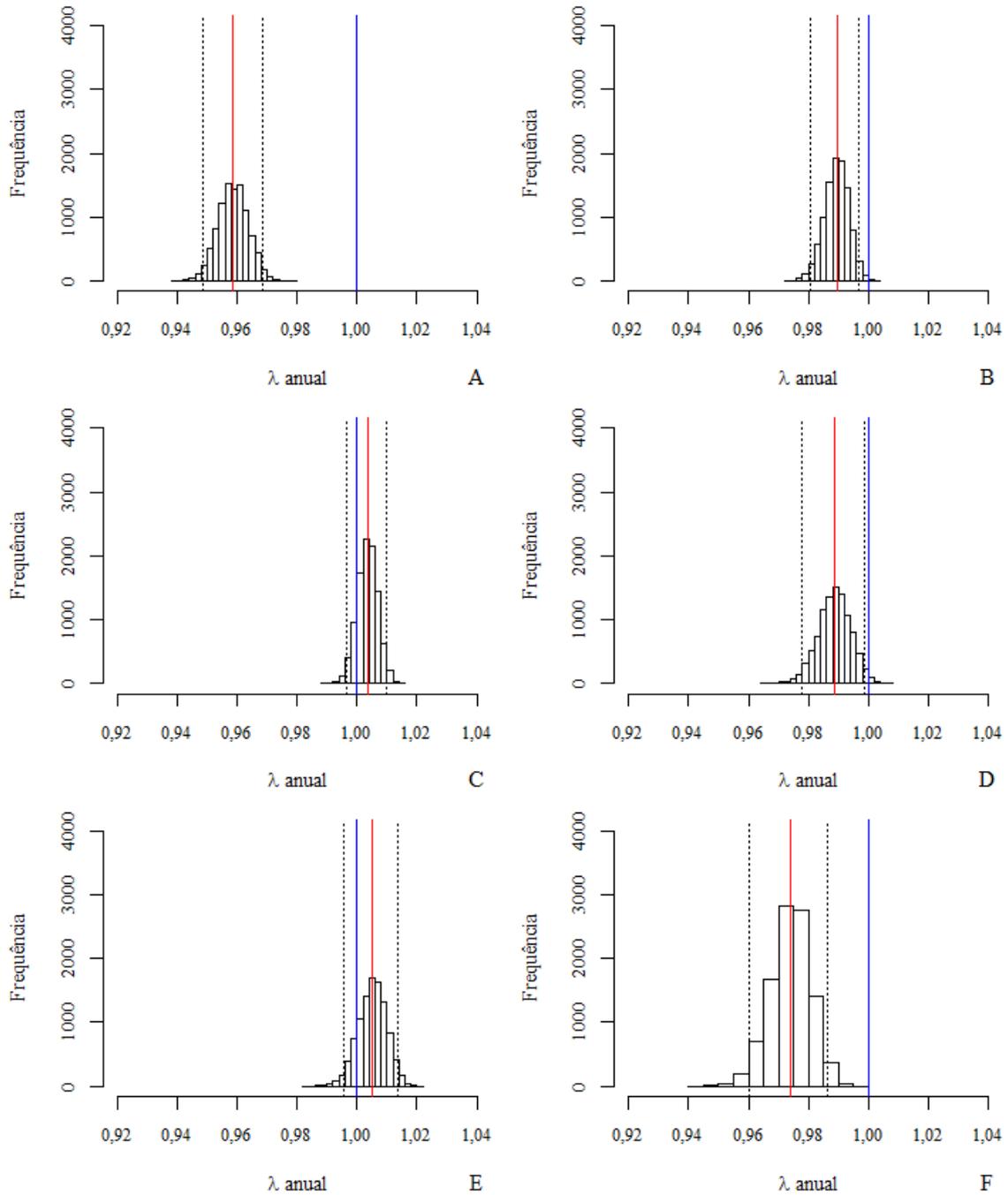


Figura 2. Distribuição de frequência do λ anual calculado por *bootstrap* com o intervalo de confiança (linhas pontilhadas) para conjuntos de indivíduos de *Faramaea picinguabae* (gráficos à esquerda) e *Mollinedia schottiana* (gráficos à direita) nas categorias de abertura do dossel menor (acima), semelhante (ao centro) e maior (abaixo) do que a abertura média de duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. O valor do λ anual médio está indicado pela linha vermelha e o de estabilidade (λ anual = 1) pela linha azul.

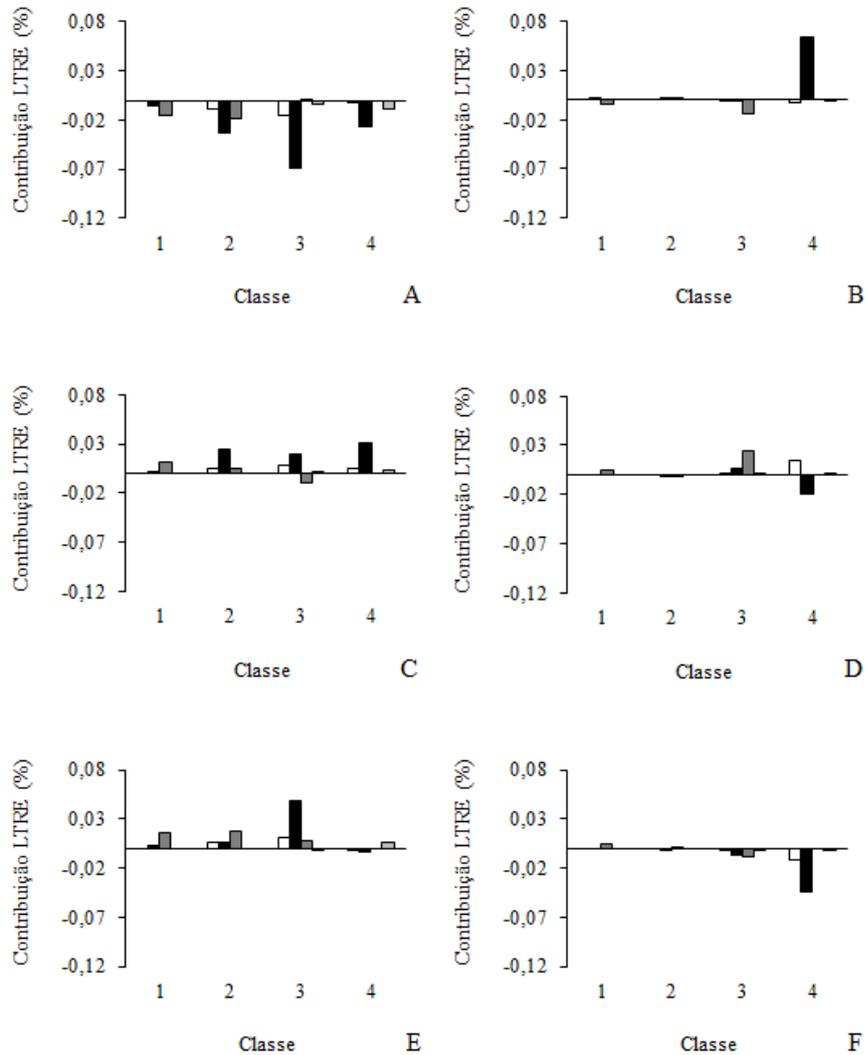


Figura 3. Contribuição LTRE calculada para as taxas demográficas de quatro classes dos conjuntos de indivíduos de *Faramaea picinguabae* (gráficos à esquerda) e *Mollinedia schottiana* (gráficos à direita) nas categorias de abertura do dossel menor (acima), semelhante (ao centro) e maior (abaixo) do que a abertura média de duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Calculamos os valores da contribuição de cada uma das categorias de abertura do dossel em função da média das três matrizes de transição. As taxas demográficas são fecundidade (branco), regresso para as classes anteriores (cinza claro), recrutamento para as próximas classes (cinza escuro) e permanência dos indivíduos na mesma classe (preto). As contribuições com valor zero nos conjuntos de indivíduos das duas espécies não foram representadas.

A elevação não influenciou a dinâmica intrapopulacional de nenhuma das duas espécies estudadas (Figura 4). Para ambas, os valores das taxas de permanência dos indivíduos nas classes reprodutivas foram menores nas categorias de maior elevação, mas esses valores não foram suficientes para gerar diferença no λ anual entre os conjuntos de indivíduos da mesma espécie (Figura 5).

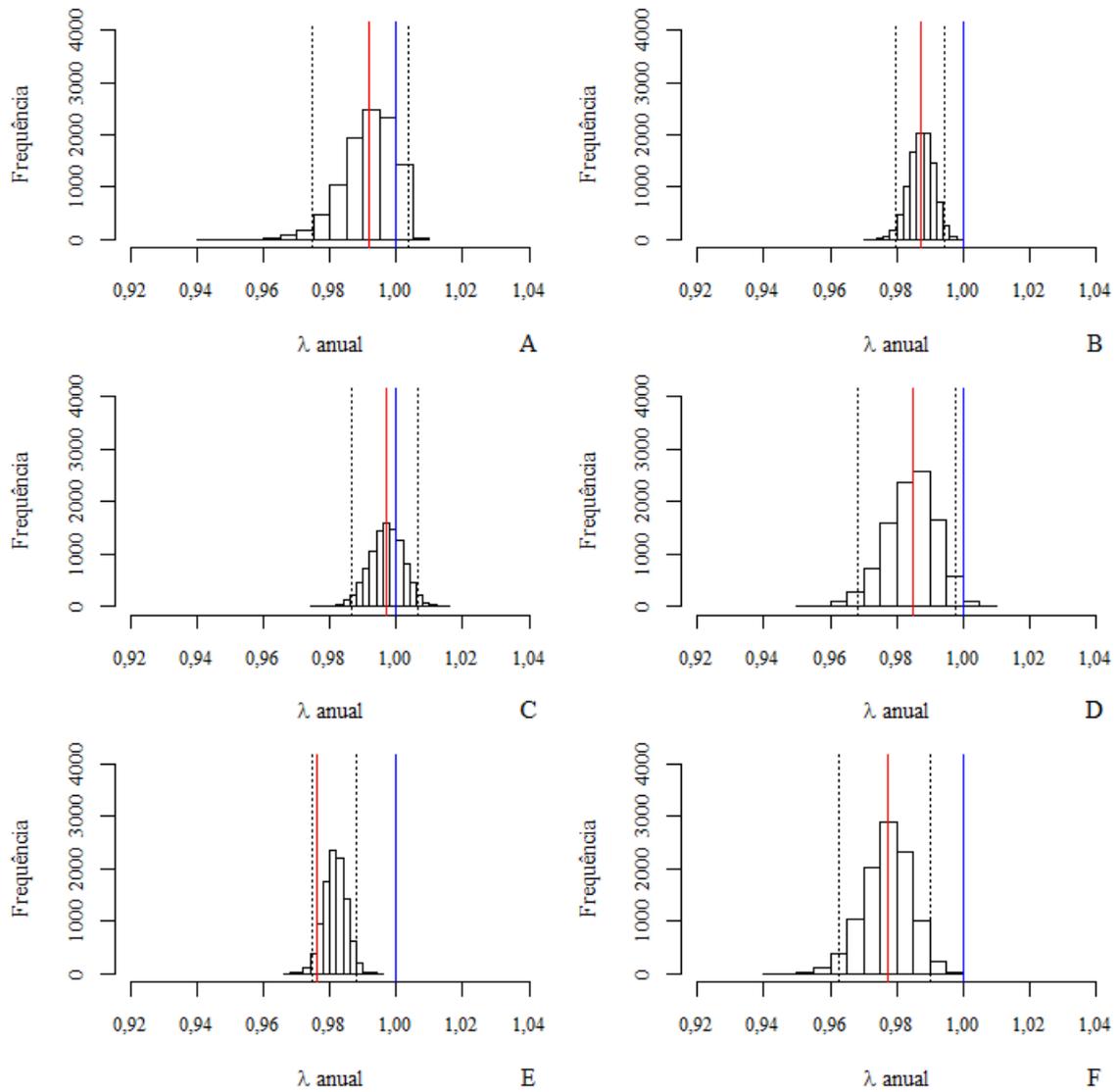


Figura 4. Distribuição de frequência do λ anual calculado por *bootstrap* com o intervalo de confiança (linhas pontilhadas) para conjuntos de indivíduos de *Faramaea pinguabae* (gráficos à esquerda) e *Mollinedia schottiana* (gráficos à direita) nas categorias de elevação menor (acima), semelhante (ao centro) e maior (abaixo) do que a elevação de duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. O valor do λ anual médio está indicado pela linha vermelha e o de estabilidade (λ anual = 1) pela linha azul.

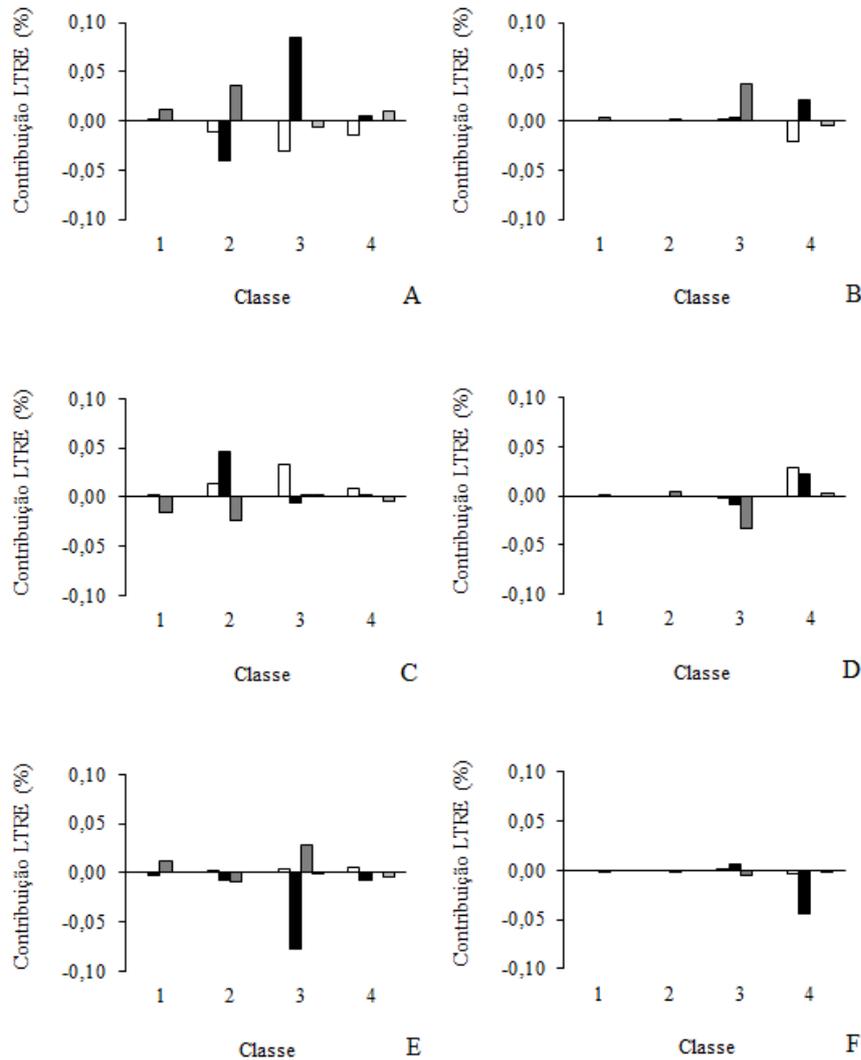


Figura 5. Contribuição LTRE calculada para as taxas demográficas de quatro classes dos conjuntos de indivíduos de *Faramea picinguabae* (gráficos à esquerda) e *Mollinedia schottiana* de elevação menor (acima), semelhante (ao centro) e maior (abaixo) do que a elevação média de duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Calculamos os valores da contribuição de cada uma das categorias de elevação em função da média das três matrizes de transição. As taxas demográficas são fecundidade (branco), regresso para as classes anteriores (cinza claro), recrutamento para as próximas classes (cinza escuro) e permanência dos indivíduos na mesma classe (preto). As contribuições com valor zero nos conjuntos de indivíduos das duas espécies não foram representadas.

A declividade influenciou apenas a dinâmica intrapopulacional de *F. picinguabae*, que apresentou menor λ anual na categoria de declividade alta em relação às categorias de declividade baixa e moderada (variação de 3%; Figura 6). O menor λ anual na categoria de declividade alta foi explicado pela menor permanência e pela baixa fecundidade dos indivíduos das classes reprodutivas. *Mollinedia schottiana* também apresentou menor valor de

permanência dos indivíduos da classe reprodutiva na categoria de declividade alta, mas esse valor não foi suficiente para gerar diferença no λ anual entre os conjuntos de indivíduos (Figura 7).

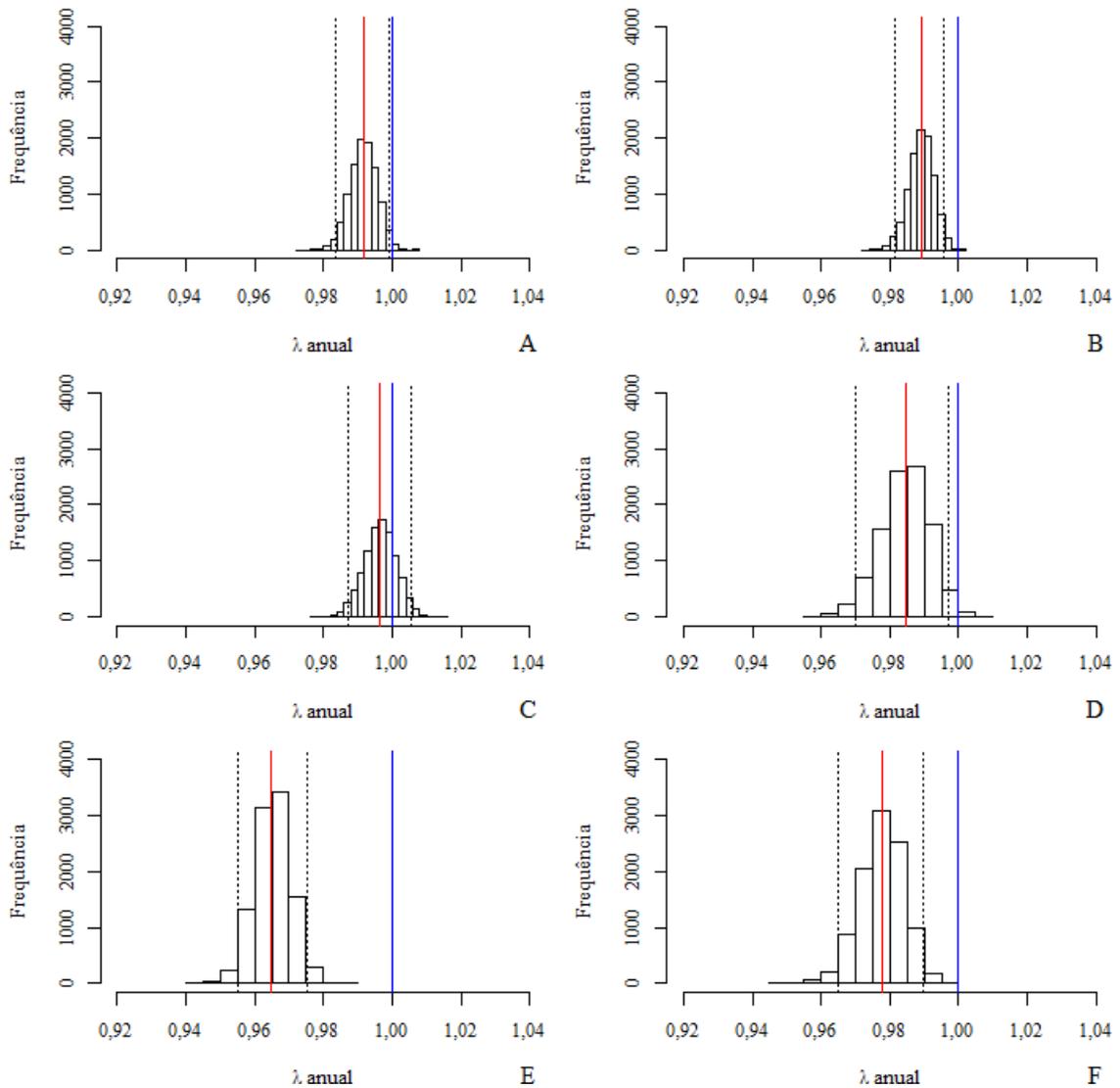


Figura 6. Distribuição de frequência do λ anual calculado por *bootstrap* com o intervalo de confiança (linhas pontilhadas) para conjuntos de indivíduos de *Faramaea picinguabae* (gráficos à esquerda) e *Mollinedia schottiana* (gráficos à direita) nas categorias de declividade baixa (acima), moderada (ao centro) e alta (abaixo) de duas parcelas de 1 há cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. O valor do λ anual médio está indicado pela linha vermelha e o de estabilidade (λ anual = 1) pela linha azul.

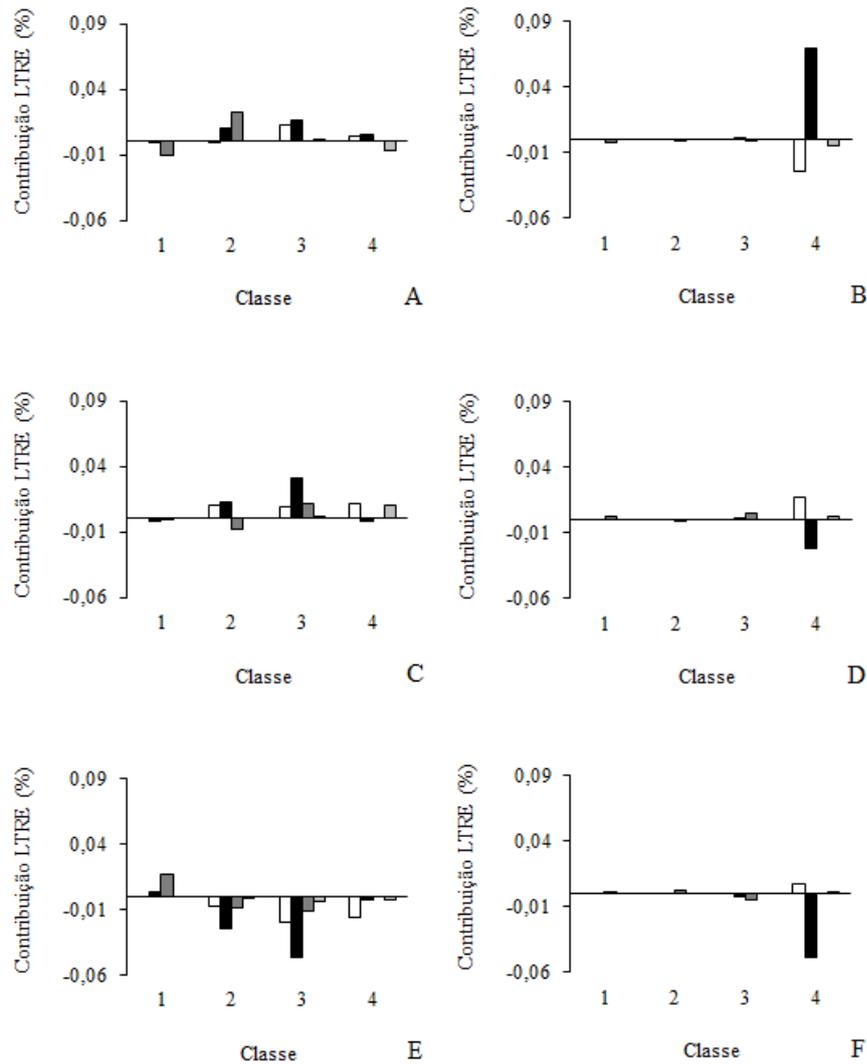


Figura 7. Contribuição LTRE calculada para as taxas demográficas de quatro classes dos conjuntos indivíduos de *Faramea pinguabae* (gráficos à esquerda) nas categorias de declividade baixa (A), moderada (C) e alta (E) de duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Calculamos os valores da contribuição de cada uma das categorias de declividade em função da média das três matrizes de transição. As taxas demográficas são fecundidade (branco), regresso para as classes anteriores (cinza claro), recrutamento para as próximas classes (cinza escuro) e permanência dos indivíduos na mesma classe (preto). As contribuições com valor zero nos conjuntos de indivíduos das duas espécies não foram representadas.

A cobertura do solo por matações rochosos influenciou apenas a dinâmica intrapopulacional de *F. pinguabae*, que apresentou λ anual 3% menor na categoria de 21-100% de cobertura do solo (Figura 8). O menor λ anual foi explicado pela menor permanência dos indivíduos reprodutivos nas classes reprodutivas e pelo menor recrutamento de novos indivíduos para as classes reprodutivas. *Mollinedia schottiana* apresentou valores opostos de recrutamento, permanência e fecundidade dos indivíduos reprodutivos nas categorias de

cobertura do solo por matações rochosas, mas esses valores não foram suficientes para gerar diferença no λ anual entre os conjuntos de indivíduos (Figura 9).

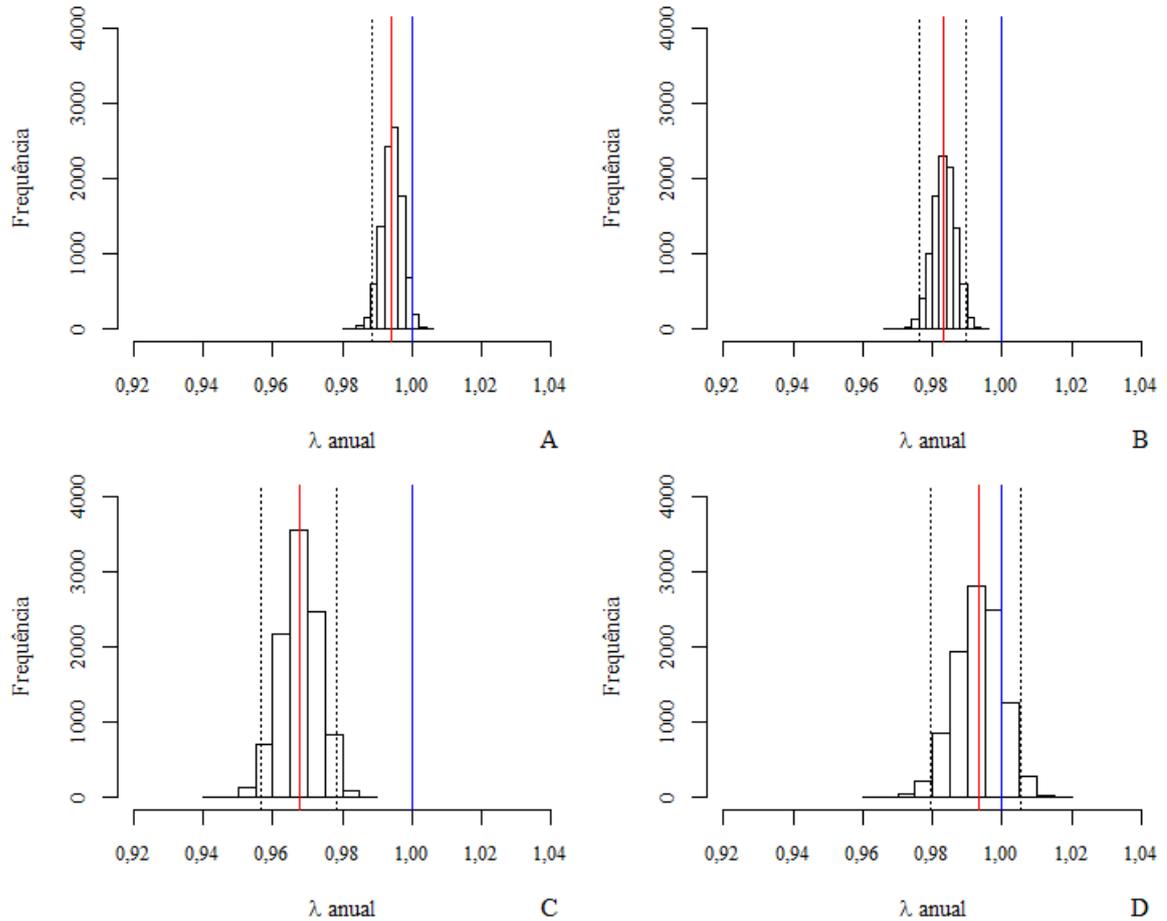


Figura 8. Distribuição de frequência do λ anual calculado por *bootstrap* com o intervalo de confiança (linhas pontilhadas) para conjuntos de indivíduos de *Farama pinguabae* (gráficos à esquerda) e *Mollinedia schottiana* (gráficos à direita) nas categorias de cobertura do solo por matações 0-20% (acima) e 21-100% (abaixo) de duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. O valor do λ anual médio está indicado pela linha vermelha e o de estabilidade (λ anual = 1) pela linha azul.

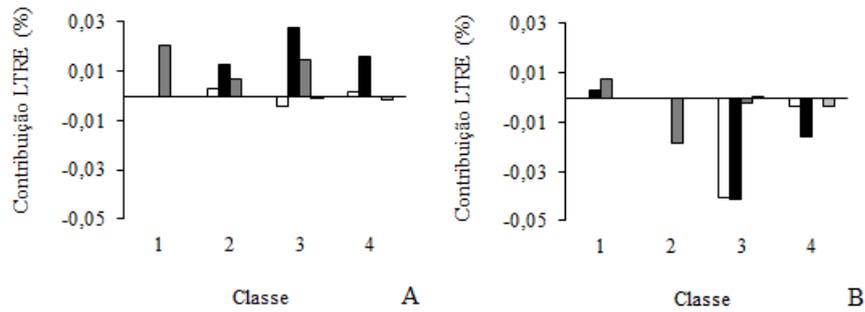


Figura 9. Contribuição LTRE calculada para as taxas demográficas de quatro classes dos conjuntos de indivíduos de *Faramea picinguabae* (gráfico à esquerda) e *Mollinedia schottiana* (gráfico à direita) nas categorias de cobertura do solo por matações 0-20% e 21-100% de duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil. Calculamos os valores da contribuição da categoria 0-20% em função da categoria 21-100%. As taxas demográficas são fecundidade (branco), regresso para as classes anteriores (cinza claro), recrutamento para as próximas classes (cinza escuro) e permanência dos indivíduos na mesma classe (preto). As contribuições com valor zero nos conjuntos de indivíduos das duas espécies não foram representadas.

4 DISCUSSÃO

Neste estudo, mostramos que duas espécies arbóreas com estratégias ecológicas opostas diferem quanto à variação nas taxas finitas de crescimento populacional (λ anuais) em diferentes ambientes na Floresta Atlântica primária do sudeste do Brasil. *Faramea picinguabae*, que possui estratégia especialista, apresenta diferença na dinâmica intrapopulacional na maioria dos ambientes estudados, enquanto que para *M. schottiana*, a espécie generalista, a dinâmica não difere em nenhum dos ambientes. Isso corrobora nossa hipótese de que o ambiente influencia mais a espécie especialista do que a generalista. Kim & Donohue (2011) também encontraram resposta ao ambiente (gradiente altitudinal) entre diversas populações de uma espécie especialista.

As diferenças na dinâmica intrapopulacional da espécie especialista ocorrem porque determinadas características do ambiente aumentam ou diminuem principalmente a permanência dos indivíduos nas classes reprodutivas. A importância da permanência dos indivíduos nas classes reprodutivas está de acordo com o encontrado para outras espécies arbóreas (e.g. ZUIDEMA & BOOT, 2002; KWIT et al., 2004; BERTANI, 2006; ABREU, 2008; MARTÍNEZ-RAMOS et al., 2009). Por outro lado, a espécie generalista não apresenta diferença no λ anual entre conjuntos de indivíduos nas diferentes categorias de uma mesma variável ambiental porque as taxas demográficas de fecundidade, recrutamento e permanência

para as classes reprodutivas se amortecem, provavelmente, por essa espécie tolerar maior variação do ambiente.

Faramea picinguabae respondeu ao ambiente como o esperado, ou seja, apresentou maior crescimento populacional em áreas com maior abertura do dossel e características topográficas mais brandas (menor declividade e menor cobertura do solo por matações rochosos). A maior entrada de luz na floresta e disponibilidade de recursos no solo, como água e nutrientes, provavelmente aumentou a sobrevivência, o recrutamento e a fecundidade dos indivíduos de *F. picinguabae* e, conseqüentemente, o crescimento populacional do conjunto de indivíduos nessas áreas. Nessas condições, pode ocorrer menor competição intra- e interespecífica por recursos e, conseqüentemente, aumento no recrutamento e sobrevivência dos indivíduos (SAPKOTA & ODÉN, 2009; ULANOVA, 2000), o que parece explicar o aumento no crescimento populacional dessa espécie.

Os conjuntos de indivíduos das duas espécies estudadas nos diferentes ambientes, com exceção de *F. picinguabae* nas categorias de abertura do dossel semelhante e maior do que a média das parcelas entre censos, apresentaram λ anual < 1 . Isso pode ser explicado pela estiagem que ocorreu na região de Ubatuba nos anos 2012, 2014 e 2015 e 2016 (CIAGRO, 2017). A redução na pluviosidade pode causar estresse hídrico e, conseqüentemente, alta mortalidade dos indivíduos (HIERNAUX et al., 2009; ROTHER et al., 2013; SANTOS et al., dados não publicados), diminuindo o crescimento populacional. A maior abertura do dossel parece, assim, ter tido um efeito resgate na dinâmica de *F. picinguabae*, balanceando as conseqüências negativas da estiagem.

Este estudo mostra como o ambiente e a dinâmica das populações de plantas interagem de maneira complexa, sendo importante para entender como variações de uma determinada característica ambiental influenciam os processos demográficos (JERMAKOWICZ & BRZOSKO, 2016). As diferenças nas respostas às diferenças ambientais em escalas locais em termos de dinâmica intrapopulacional das espécies estudadas, que têm estratégias ecológicas extremas, sugerem que outras espécies da comunidade devem responder de forma contínua ao ambiente em função do seu grau de especialização. Novos estudos devem incluir um conjunto maior de espécies, de forma a confirmar o quão geral é o padrão de resposta das espécies com diferentes estratégias. Isso permitirá identificar características ambientais que aumentam a persistência das populações naturais e como manejar o ambiente para sua conservação.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos professores Flavio Antonio Maës dos Santos, Alessandra dos Santos Penha e Ricardo Augusto Gorne Viani, e às Doutoradas Luciana Ferreira Alves e Priscilla de Paula Loiola por seus valiosos comentários. Este estudo foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) - Código de Financiamento 001, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq) - Bolsa de Doutorado para Valéria Forni Martins (142295/2006-0) e Edital Universal (459941/2014-3), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - Projeto Temático “Gradiente Funcional” (Biota / FAPESP 03 / 12595-7) e Programa de Pós-Graduação em Agricultura e Ambiente – UFSCar

REFERÊNCIAS

- ABREU, R. C. R. **Dinâmica de populações da espécie exótica invasora *Artocarpus heterophyllus* L. (Moraceae) no Parque Nacional da Tijuca, Rio de Janeiro**. 2008. Tese de Doutorado. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Escola Nacional de Botânica Tropical, Rio de Janeiro, 91p, 2008. Disponível em: http://200.20.168.5/enbt/posgraduacao/resumos/2008/Rodolfo_de_Abreu.pdf.
- ALVES, L. F.; VIEIRA, S. A.; SCARANELLO, M. A.; CAMARGO, P. B.; SANTOS, F. A. M.; JOLY, C. A.; MARTINELLI, L. A. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, v. 260, p. 679-691, 2010.
- AUGSPURGER, C. K. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. **Ecology**, v. 65, p. 1705-1712, 1984.
- BERRY, E. J.; GORCHOV, D. L.; ENDRESS, B. A.; STEVENS, M. H. H. Source-sink dynamics within a plant population: the impact of substrate and herbivory on palm demography. **Population Ecology**, v. 50, p. 63-77, 2008.
- BERTANI, D. F. **Ecologia de populações de *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae) em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica**. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Universidade Estadual de Campinas, 136p, 2006. Disponível em: <https://www2.ib.unicamp.br/profs/fsantos/alunos/DR-DanielaBertani.pdf>.
- CAMPOS, M. C. R. D.; TAMASHIRO, J. Y.; ASSIS, M. A.; JOLY, C. A. Florística e fitossociologia do componente arbóreo da transição Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas-Floresta Ombrófila Densa Submontana do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 11, p.1-12, 2011.

- CASWELL, H. Life table response experiment analysis of the stochastic growth rate. **Journal of Ecology**, vol. 99, p.324-333, 2010
- CASWELL, H. Matrix Population Models. In: **Wiley Stats Ref: Statistics Reference Online**. [s.l.] John Wiley & Sons, Ltd, 2001.
- CASWELL, H. The analysis of life table response experiments. I. Decomposition of effects on population growth rate. **Ecological Modelling**. v. 46, p.221-237,1989.
- CIAGRO**. Disponível em :< <http://www.ciiagro.sp.gov.br/>>. Acessado em: 20 ago. 2017.
- DAVISON, R.; JACQUEMYN, H.; ADRIAENS, D.; HONNAY, O.; DE KROON, H.; TULJAPURKAR, S. Demographic effects of extreme weather events on a short-lived calcareous grassland species: stochastic life table response experiments. **Journal of Ecology**, v. 98, p. 255-267, 2010.
- DAWS, M. I.; MULLINS, C. E.; BURSLEM, D. F.; PATON, S. R.; DALLING, J. W. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. **Plant and soil**, v. 238, p. 79-89, 2002.
- DELCOURT, H. R.; DELCOURT, P. A.; WEBB, T. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quaternary Science Reviews*, v. 1, p. 153-175, 1982.
- DUARTE, H. M.; GEBLER, A.; SCARANO, F. R.; FRANCO, A. C.; MATTOS, E. A.; NAHM, M.; RENNENBERG, H.; RODRIGUES, P. J. F. P.; ZALUAR, H. L. T.; LÜTTGE, U. Ecophysiology of six selected shrub species in different plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE - Brazil. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 200, p. 456-476, 2005.
- FRANCI, L. C. **Liana population structure in a seasonal semideciduous forest fragment in southern Brazil and in Amazon forest in east Ecuador**. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade Estadual de Campinas, 81p, 2016. Disponível em: <<http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/315869>>.
- FUTUYMA, D. J.; MORENO, G. The evolution of ecological specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 207-233, 1988.
- GHIMIRE, S. K.; GIMENEZ, O.; PRADEL, R.; MCKEY, D.; AUMEERUDDY-THOMAS, Y. Demographic variation and population viability in a threatened Himalayan medicinal and aromatic herb *Nardostachys grandiflora*: matrix modelling of harvesting effects in two contrasting habitats. **Journal of Applied Ecology**, v. 45, p. 41-51, 2008.

- GIBBONS, J. M.; NEWBERY, D. M. Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understorey of Bornean lowland rain forest. **Plant Ecology**, v. 164, p. 1-18, 2003.
- GOMES, M. Novas espécies de *Coussarea Aubl.* e *Faramea Aubl.* (Rubiaceae, tribo Coussareae. **Acta Botanica Brasilica**, vol. 1, p. 439-448, 2003
- HIERNAUX, P.; DIARRA, L.; TRICHON, V.; MOUGIN, E.; SOUMAGUEL, N.; BAUP, F. Woody plant population dynamics in response to climate changes from 1984 to 2006 in Sahel (Gourma, Mali). **Journal of Hydrology**, v. 375, p. 103-113, 2009.
- HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.P.; O'BRIEN, S.T.; HARRMS, K.E.; CONDIT, R., WECHSLER, B.; DE WRIGHT, S.J.; LAO, S.L. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. **Science**, v. 283, p. 554-557, 1999.
- HUTCHINGS, M. J. The Structure of Plant Populations. In: CRAWLEY, M. J. (Ed.). **Plant Ecology**. [s.l.] Blackwell Publishing Ltd., p. 325-358, 1996.
- JERMAKOWICZ, E.; BRZOSKO, E. Demographic responses of boreal-montane orchid *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. populations to contrasting environmental conditions. **Acta Societatis Botanicorum Poloniae**, v. 85, p.1-17, 2016.
- JOLY, C. A.; ASSIS, M. A.; BERNACCI, L. C.; TAMASHIRO, J. Y.; CAMPOS, M. C. R. DE; GOMES, J. A. M. A.; LACERDA, M. S.; SANTOS, F. A. M. DOS; PEDRONI, F.; PEREIRA, L. DE S.; PADGURSCHI, M. DE C. G.; PRATA, E. M. B.; RAMOS, E.; TORRES, R. B.; ROCHELLE, A.; MARTINS, F. R.; ALVES, L. F.; VIEIRA, S. A.; MARTINELLI, L. A.; CAMARGO, P. B. DE; AIDAR, M. P. M.; EISENLOHR, P. V.; SIMÕES, E.; VILLANI, J. P.; BELINELLO, R. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. **Biota Neotropica**, v. 12, p. 125-145, 2012.
- KANAGARAJ, R.; WIEGAND, T.; COMITA, L. S.; HUTH, A. Tropical tree species assemblages in topographical habitats change in time and with life stage. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 1441-1452, 2011.
- KIM, E.; DONOHUE, K. Demographic, developmental and life-history variation across altitude in *Erysimum capitatum*. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 1237-1249, 2011.
- KRUCKEBERG, A. R.; RABINOWITZ, D. Biological aspects of endemism in higher plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.16, p. 447-479, 1985.

- KWIT, C.; HORVITZ, C. C.; PLATT, W. J. Conserving Slow-Growing, Long-Lived Tree Species: Input from the Demography of a Rare Understory Conifer, *Taxus Floridana*. **Conservation Biology**, v. 18, p. 432-443, 2004.
- MACK, A. L. The potential impact of small-scale physical disturbance on seedlings in a Papuan rainforest. **Biotropica**, v. 30, p. 547-552, 1998.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M.; ANTEN N. P.; ACKERLY, D. D. Defoliation and ENSO effects on vital rates of an understory tropical rain forest palm. **Journal of Ecology**, v. 10, p. 1050-1061, 2009.
- MARTINS, S. C.; NETO, E. S.; DE CÁSSIA PICCOLO, M.; ALMEIDA, D. Q.; DE CAMARGO, P. B.; DO CARMO, J. B.; MARTINELLI, L. A. Soil texture and chemical characteristics along an elevation range in the coastal Atlantic Forest of Southeast Brazil. **Geoderma Regional**, v. 5, p. 106-116, 2015.
- MARTINS, V. F. **Padrão espacial de três espécies arbóreas ornitocóricas da Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas no litoral norte do estado de São Paulo**. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 189p, 2011. Disponível em: < <http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/316361> >.
- PALMIOTTO, P. A.; DAVIES, S. J.; VOGT, K. A.; ASHTON, M. S.; VOGT, D. J.; ASHTON, P. S. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in borneo. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 609-623, 2004.
- PEIXOTO, A. L. **Revisão taxonomica do genero mollinedia Ruiz et Pavon : monimiaceae, monimieideae**. Tese (Doutorado em Ciências) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 401p, 1987. Disponível em: < <http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/31508> >.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 17 jun. 2016
- ROBERT, A.; MORAVIE, M. A. Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest of India. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 697-707, 2003.
- ROTHER, D. C.; JORDANO, P.; RODRIGUES, R. R.; PIZO, M. A. Demographic bottlenecks in tropical plant regeneration: a comparative analysis of causal influences. **Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics**, v. 15, p. 86-96, 2013.

- RUSSO, S. E.; DAVIES, S. J.; KING, D. A.; TAN, S. Soil-Related Performance Variation and Distributions of Tree Species in a Bornean Rain Forest. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 879-889, 2005.
- SAPKOTA, I. P.; ODÉN, P. C. Gap Characteristics and Their Effects on Regeneration, Dominance and Early Growth of Woody Species. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, p. 21-29, 2009.
- SOLLA, A.; CAMARERO, J. J. Spatial patterns and environmental factors affecting the presence of *Melampsorella caryophyllacearum* infections in an *Abies alba* forest in NE Spain. *Forest Pathology*, v. 36, p. 165-175, 2006.
- STERCK, F. J.; CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; BONGERS, F. Light fluctuations, crown traits, and response delays for tree saplings in a Costa Rican lowland rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 83-95, 1999.
- STUBBEN, C.J.; MILLIGAN, B.G. Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. **Journal of Statistical Software**,. vol. 22, p. 1-23, 2007.
- SVENNING, J.C. On the Role of Microenvironmental Heterogeneity in the Ecology and Diversification of Neotropical Rain-Forest Palms (Arecaceae). **Botanical Review**, v. 67, p. 1-53, 2001.
- VAN DER MEER, P. J.; STERCK, F. J.; BONGERS, F. Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical rain forest at Nouragues, French Guiana. **Journal of Tropical Ecology**, v. 14, p. 119-137, 1998.
- WERSHOW, S. T.; DECHAINED, E. G. Retreat to refugia: severe habitat contraction projected for endemic alpine plants of the Olympic Peninsula. **American Journal of Botany**, v.105, p.760-778, 2018.
- WILDS, S. P. Gradient analysis of the distribution of a fungal disease of *Cornus florida* in the southern appalachian mountains, Tennessee. *J. Veg. Sci.* 8: 811-818, 1997.
- YOUNG, T. P. The Comparative demography of semelparous *Lobelia telekii* and iteroparous *Lobelia keniensis* on Mount Kenya. **Journal of Ecology**, p. 637-650, 1984.
- ZUIDEMA, P. A.; BOOT, R. G. A. Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 1-31, 2002.

APÊNDICE A – Categorização das variáveis ambientais em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil.

As variáveis ambientais foram medidas em 200 subparcelas de 10 m x 10 m cada distribuídas em duas parcelas de 1 ha cada. Como precisamos de um número mínimo de indivíduos das duas espécies estudadas em cada classe populacional para a posterior realização dos cálculos de dinâmica, agrupamos as subparcelas em categorias de variáveis ambientais. Se o número mínimo de indivíduos não for cumprido, os cálculos matriciais podem fornecer informações sub- ou superestimadas, tornando as análises não confiáveis (CASWELL, 2001).

Juntamos as duas parcelas e agrupamos as suas subparcelas em três categorias de abertura do dossel: menor, semelhante e maior do que a abertura média das parcelas B e E em 2008 e 2017, quando foram realizados censos populacionais das espécies estudadas. Também agrupamos a elevação como sendo menor, semelhante ou maior do que a altitude média da parcela B ou E separadamente, já que cada parcela tem altitude média diferente (B = 45,5 m e E = 73,2 m). Agrupamos a declividade como sendo baixa, moderada ou alta. Por último, agrupamos as categorias de cobertura do solo por matações rochosos em 0-20% e 21-100%.

A abertura média do dossel das parcelas B e E entre os censos populacionais foi de 8,6%. Consideramos como subparcelas com abertura do dossel semelhante à média aquelas cujos valores variaram até 12% acima ou abaixo de 8,6%. As subparcelas com abertura do dossel maior foram aquelas com valores 12% ou mais acima da média, enquanto as com abertura menor foram aquelas com valores 12% ou mais abaixo de 8,6%. As parcelas B e E apresentaram maior número de subparcelas com abertura do dossel semelhante ou maior do que a média das parcelas (Figura 1). Ambas categorias apresentaram menor abundância de indivíduos das duas espécies em relação às subparcelas com abertura do dossel menor do que a média das parcelas (Tabela 1).

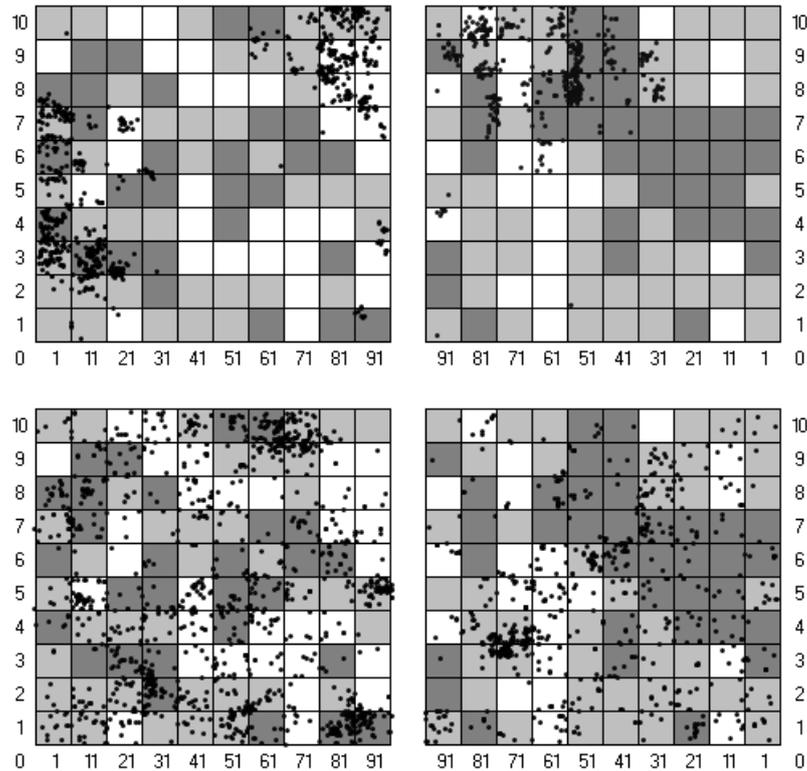


Figura 1. Distribuição dos indivíduos de *Faramaea picinguabae* (mapas superiores) e de *Mollinedia schottiana* (mapas inferiores) nas subparcelas com abertura do dossel menor (cinza escuro), semelhante (cinza claro) e maior (branco) do que a abertura média de duas parcelas em 2008 e 2017. As parcelas B (à esquerda) e E (à direita) localizam-se na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil.

Tabela 1. Abundância de indivíduos de *Faramaea picinguabae* e *Mollinedia schottiana* nas categorias em cada categoria de cada uma das variáveis ambientais amostradas em duas parcelas de 1 ha cada localizadas na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil.

Espécies	Variável Ambiental	Categoria ambiental	Nº de indivíduos (2007)	Nº de indivíduos (2017)
<i>F. picinguabae</i>	Abertura do dossel	Menor	672	450
		Semelhante	539	298
		Maior	298	450
	Elevação	Menor	127	78
		Semelhante	345	336
		Maior	1037	842

Tabela 1. Continuação.

Espécies	Variável Ambiental	Categoria ambiental	Nº de indivíduos (2007)	Nº de indivíduos (2017)
<i>F. picinguabae</i>	Declividade	Baixa	554	541
		Moderada	501	392
		Alta	450	319
	Cobertura do solo por matacões rochosos	0-20%	980	828
		21-100%	525	424
<i>M. schottiana</i>	Abertura do dossel	Menor	2194	845
		Semelhante	1455	893
		Maior	895	411
	Elevação	Menor	2611	1120
		Semelhante	999	551
	Declividade	Maior	934	478
		Baixa	1065	783
		Moderada	1704	588
		Alta	1775	779
		Cobertura do solo por matacões rochosos	0-20%	3722
	21-100%		822	221

Consideramos como subparcelas com elevação semelhante à média de altitude de cada parcela aquelas em que os valores da diferença de elevação variaram entre -1,34 m e +1,64 m. Categorizamos as subparcelas com diferença superior a +1,64 m como sendo de elevação maior e as com diferença inferior a -1,34 m como de elevação menor em relação à altitude média da parcela. As parcelas B e E apresentaram áreas com grandes aglomerados de subparcelas com elevação menor (Figura 2). As duas espécies apresentaram abundâncias distintas nas diferentes categorias de elevação, sendo a maior abundância de indivíduos de *F. picinguabae* encontrada nas subparcelas com elevação maior, enquanto *M. schottiana* apresenta maior abundância na categoria de menor elevação (Tabela 1).

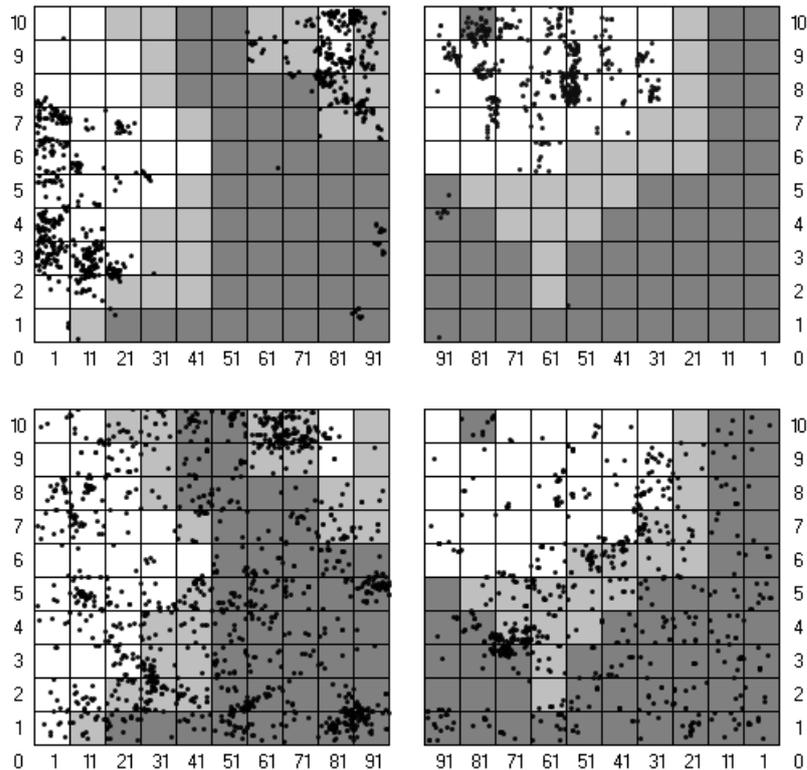


Figura 2. Distribuição dos indivíduos de *Faramaea picinguabae* (mapas superiores) e de *Mollinedia schottiana* (mapas inferiores) nas subparcelas com elevação menor (cinza escuro), semelhante (cinza claro) e maior (branco) do que a altitude média de duas parcelas. As parcelas B (à esquerda) e E (à direita) localizam-se na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil.

A média de declividade das 200 subparcelas foi de 0,24 m. Consideramos como subparcelas com declividade moderada aquelas cujos valores variaram até 15% acima ou abaixo de 0,24 m. As subparcelas com declividade alta foram aquelas com valores 15% ou mais acima da média, enquanto as com declividade baixa foram aquelas com valores 15% ou mais abaixo de 0,24 m. A maioria das subparcelas da parcela B apresentou declividade alta, enquanto a maioria das subparcelas da parcela E apresentou declividade baixa (Figura 3). *Faramaea picinguabae* e *M. schottiana* apresentaram menor redução na abundância entre os censos na categoria de declividade baixa (Tabela 1).

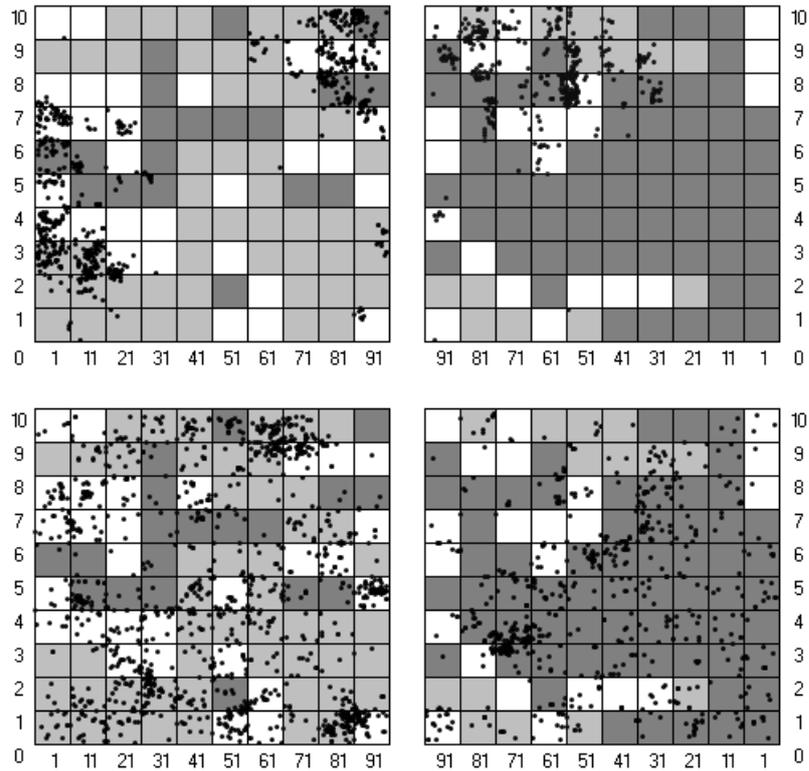


Figura 3. Distribuição dos indivíduos de *Faramaea picinguabae* (mapas superiores) e de *Mollinedia schottiana* (mapas inferiores) nas subparcelas com declividade baixa (cinza escuro), moderada (cinza claro) e alta (branco). As parcelas B (à esquerda) e E (à direita) localizam-se na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil.

Transformamos as seis categorias de cobertura do solo por matações rochosos em duas novas categorias, 0-20% e 21-100%, para as duas espécies estudadas. As parcelas B e E apresentaram a maioria das subparcelas com baixa cobertura do solo por matações rochosos (Figura 4). *Faramaea picinguabae* e *M. schottiana* apresentaram maior abundância na categoria 0-20% de cobertura do solo por matações rochosos (Tabela 1).

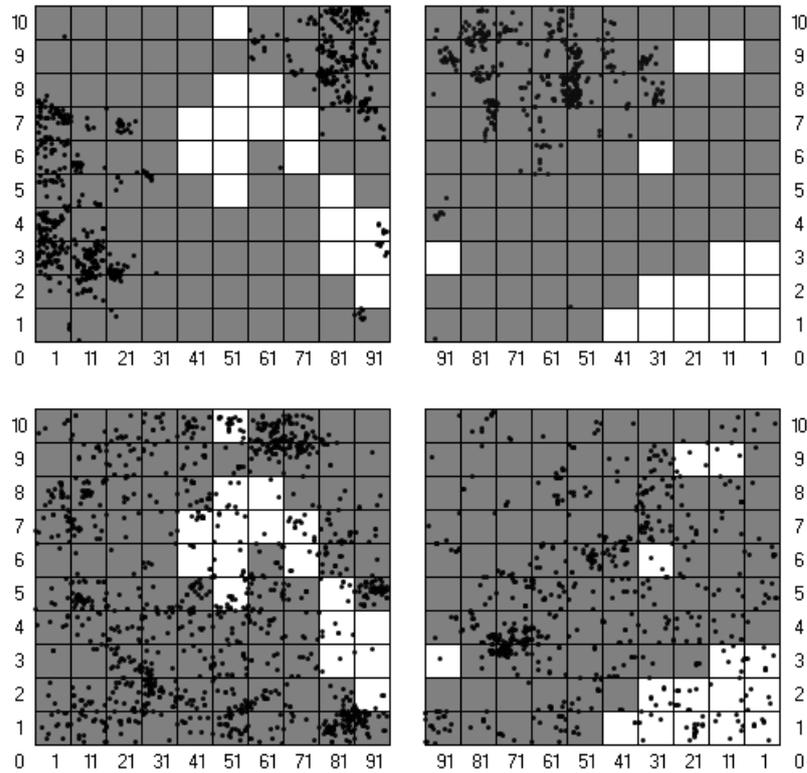


Figura 4. Distribuição dos indivíduos de *Faramaea picinguabae* (mapas superiores) e de *Mollinedia schottiana* (mapas inferiores) em subparcelas com 0-20% (cinza) e 21-100% (branco) de cobertura do solo por matacões rochosos. As parcelas B (à esquerda) e E (à direita) localizam-se na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas em Ubatuba/SP, sudeste do Brasil.

REFERÊNCIA

CASWELL, H. Matrix Population Models. In: **Wiley Stats Ref: Statistics Reference Online.** [s.l.] John Wiley & Sons, Ltd, 2001.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo, avaliamos como a dinâmica populacional de duas espécies arbóreas tropicais com diferentes distribuições geográficas e abundâncias locais (*i.e.* uma especialista e outra generalista) respondem a características do ambiente em duas escalas espaciais (1 ha e algumas dezenas de metros). A maioria das populações das duas espécies apresentou declínio populacional nas escalas avaliadas, que indica que as duas espécies parecem ser influenciadas negativamente por fatores que atuam em escala regional, como períodos de extrema seca. Entretanto, na escala de 1 ha, a característica ambiental de menor cobertura do solo por matações rochosas parece resgatar o crescimento populacional da espécie especialista, que apresentou λ anual > 1 em uma das parcelas estudadas (parcela B, com menor cobertura do solo por matações rochosas). Na escala espacial de algumas dezenas de metros, a espécie especialista também apresentou diferenças no λ anual, com crescimento populacional em áreas mais iluminadas. Por outro lado, a espécie generalista não apresentou diferença na dinâmica populacional nas duas escalas estudadas. Assim, nossos resultados indicam que, como esperado, o ambiente influencia a dinâmica populacional da espécie especialista, mas não da generalista. Além disso, é possível observar que o ambiente afeta a mesma espécie de maneiras diferentes em escalas espaciais distintas. Sendo assim, o padrão de influência do ambiente no crescimento populacional pode ser descrito em diferentes escalas espaciais e em cada uma delas podem existir um ou mais processos distintos gerando e mantendo os padrões observados (LEVIN, 1992).

Os resultados deste estudo possuem implicações importantes para a conservação e o manejo de espécies arbóreas com diferentes distribuições geográficas e abundâncias locais. Por exemplo, se houver conversão de florestas em sistemas produtivos, como sistemas de extrativismo de madeira e de produtos não-madeireiros e agropecuários, habitats específicos podem ser alterados ou perdidos, como já observado em alguns estudos (*e.g.* ENDRESS et al., 2006; EVANS et al., 2007; CABRAL et al., 2011), e as espécies que apresentam estratégias mais especialista, ou seja, que dependem de condições ambientais específicas, podem ser mais severamente impactadas do que as mais generalistas.

Ambientes degradados por ações antrópicas, como agropecuária, urbanização e industrialização, tornam-se cada vez mais comuns nas florestas tropicais, sendo assim, nossos resultados podem fornecer suporte teórico e empírico para auxiliar na compressão de quais características ambientais influenciam o crescimento das populações de espécies com diferentes estratégias. Atualmente, eventos regionais de baixa pluviosidade tornaram-se comuns e

prejudicam tanto espécies arbóreas tropicais especialistas quanto generalistas. Sendo assim, são necessárias ações de conservação que reduzam os efeitos da estiagem, como preservação de áreas já conservadas e recuperação de áreas antropizadas. Entretanto, para conservar espécies especialistas, além da redução dos efeitos que potencializam mudanças ambientais em escala regional, são necessárias ações que conservem os diferentes habitats existentes dentro de uma mesma floresta, uma vez que essas espécies dependem de condições específicas para sobreviver. Para confirmar nossas hipóteses, estudos futuros devem avaliar a influência de fatores ambientais em diferentes escalas espaciais no crescimento populacional de um conjunto maior de espécies com estratégias ecológicas diferentes de uma mesma comunidade florestal, para determinar o quão comum é essa diferença entre populações e se ela pode ser prevista por características das espécies. Com isso, será possível compreender e prever o impacto de alterações ambientais e, dessa forma, se necessário, elaborar planos manejo, como ações que proporcionem a maior sobrevivência de indivíduos reprodutivos.

REFERÊNCIAS

- CABRAL, J. S.; BOND, W. J.; MIDGLEY, G. F.; REBELO, A. G.; THUILLER, W.; SCHURR, F. M. Effects of harvesting flowers from shrubs on the persistence and abundance of wild shrub populations at multiple spatial extents. **Conservation Biology**, v. 25, p. 73-84. 2011.
- ENDRESS, B. A.; GORCHOV, D. L.; BERRY, E. J. Sustainability of a non-timber forest product: effects of alternative leaf harvest practices over 6 years on yield and demography of the palm *Chamaedorea radicalis*. **Forest Ecology and Management**, v. 234, 181-191. 2006.
- EVANS, M. E. K.; HOLSINGER, K. E.; MENGES, E. S. Modeling the effect of fire on the demography of *Dicerandra frutescens* ssp. *frutescens* (Lamiaceae), an endangered plant endemic to florida scrub. **Population ecology**, v. 50, p. 53–62, 2007.
- LEVIN, S. A. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. **Ecology**, v. 73, p. 1943-1967, 1992.
- VIRILLO, C. B.; MARTINS, F. R.; TAMASHIRO, J. Y.; SANTOS, F. A. M. Is size structure a good measure of future trends of plant populations? An empirical approach using five woody species from the Cerrado (Brazilian savanna). **Acta Botanica Brasílica**, v. 25, p. 593-600, 2011.