



UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DE LONDRINA

---

YVES RAFAEL BOVOLENTA

**ESTUDO DEMOGRÁFICO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE  
DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS EM UM  
FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL  
SEMIDECIDUAL DO SUL DO BRASIL**

---

Londrina  
2016

YVES RAFAEL BOVOLENTA

**ESTUDO DEMOGRÁFICO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE  
DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS EM UM  
FRAGMENTO DE FLORESTA ESTACIONAL  
SEMIDECIDUAL DO SUL DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biodiversidade e Conservação de Habitats Fragmentados).

Orientador: Prof. Dr. José Antonio Pimenta

Londrina  
2016

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UEL

Bovolenta, Yves Rafael.

Estudo demográfico de espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos em um fragmento de floresta estacional semidecidual do sul do Brasil / Yves Rafael Bovolenta. - Londrina, 2016.  
104 f. : il.

Orientador: José Antonio Pimenta.

Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2016.  
Inclui bibliografia.

1. Ecologia vegetal - Tese. 2. Conservação - Tese. 3. Grupos ecológicos - Tese. 4. Integral Projection Models - Tese. I. Pimenta, José Antonio. II. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.

YVES RAFAEL BOVOLENTA

**ESTUDO DEMOGRÁFICO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DE  
DIFERENTES GRUPOS ECOLÓGICOS EM UM FRAGMENTO DE  
FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DO SUL DO BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biodiversidade e Conservação de Habitats Fragmentados).

**BANCA EXAMINADORA**

---

Orientador: Prof. Dr. José Antonio Pimenta  
Universidade Estadual de Londrina – UEL

---

Rita de Cássia Quitete Portela  
Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ

---

Edmilson Bianchini  
Universidade Estadual de Londrina – UEL

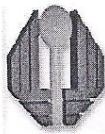
---

José Eduardo Lahoz da Silva Ribeiro  
Universidade Estadual de Londrina – UEL

---

Weliton José da Silva  
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Londrina, 15 de Dezembro de 2016.



**CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**DEFESA DE TESE DE DOUTORADO**

Discente: Yves Rafael Bovolenta

Título: "Estudo demográfico de espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos em um fragmento de floresta estacional semidecidual do sul do Brasil".

Data da Defesa: 15 de dezembro de 2016 – 14:00 hs, na sala CCB S/10 do Centro de Ciências Biológicas, desta Universidade.

**Banca Examinadora**

**Parecer**

**PRESIDENTE:**

Dr. José Antonio Pimenta

UEL

APROVADO

**TITULARES**

Dr<sup>a</sup>. Rita de Cássia Quitete Portela

UFRJ

APROVADA

Dr. Edmilson Bianchini

UEL

APROVADO

Dr. José Eduardo Lahoz da Silva Ribeiro

UEL

Aprovado

Dr. Weliton José da Silva

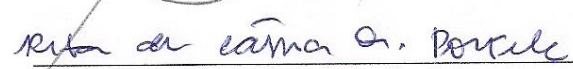
UEL

Aprovado

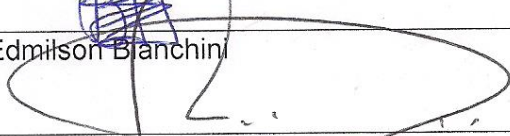
**Parecer/Final**

APROVADO

  
Dr. José Antonio Pimenta

  
Dr<sup>a</sup>. Rita de Cássia Quitete Portela

  
Dr. Edmilson Bianchini

  
Dr. José Eduardo Lahoz da Silva Ribeiro

  
Dr. Weliton José da Silva

Aos meus pais, MÁRCIA e VALDIR,  
ao meu irmão, YURI RENAN e à  
minha querida, MARISTELA,  
coautores da minha vida

DEDICO

## AGRADECIMENTOS

Ao amigo e professor DR. JOSÉ ANTONIO PIMENTA, pela excelente orientação, confiança no meu trabalho e, sobretudo, por sua amizade.

Ao amigo e professor DR. EDMILSON BIANCHINI pelo apoio em todas as etapas.  
Aos professores Drs., RITA DE CÁSSIA QUITETE PORTELA, JOSÉ EDUARDO LAHOZ DA SILVA RIBEIRO E WELITON JOSÉ DA SILVA, por terem aceitado contribuir com nosso trabalho.

Ao amigo e professor DR. EMILIO MIGUEL BRUNA que me recebeu e abriu as portas na University of Florida, um dos períodos de maior crescimento pessoal e profissional da minha vida.

Ao grande amigo DIEGO RESENDE RODRIGUES, o PARDAL, pela parceria em todas as etapas desse trabalho e fora dele.

Ao amigo ERNANE E. H. VIEIRA-NETO por ter participado na discussão e realização das análises estatísticas.

A DRA. SHOULI LI, que gentilmente contribuiu com as análises do LTRE.

À todos os amigos que ajudaram no trabalho de campo e fora dele, ELOÍSA CARVALHO, GUSTAVO GOES, meu irmão, YURI RENAN e minha querida, MARISTELA.

À todos os amigos do Tropical Ecology & Conservation lab na UNIVERSITY OF FLORIDA que fizeram meu período nos Estados Unidos mais divertido, ADRIANO DAROSCI, FABIANE MUNDIM, FARAH CARRASCO, FLÁVIA MONTAÑO, MARIANA VILLEGAS, JULIA SALVADOR, OSCAR GONZALEZ E MATHEW HALLETT.

Ao amigo ALISSON NASCIMENTO, que abriu as portas de sua casa nos meus últimos meses em Gainesville.

Ao programa de PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS da UEL e a todo seu CORPO DOCENTE e FUNCIONÁRIOS, serei sempre grato pelo conhecimento que adquiri nesses anos.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos de doutorado e do programa de doutorado sanduíche no exterior (PDSE, processo nº 99999.007215/2014-02).

Ao INSTITUTO AMBIENTAL DO PARANÁ por permitir a realização do trabalho na unidade de conservação.

Ao amigo PELÉ e sua família, ao amigo GILBERTO e a todos os funcionários do PARQUE ESTADUAL MATA SÃO FRANCISCO, por tornarem as inúmeras semanas de hospedagem no parque mais alegres.

Aos meus pais, MARCIA REGINA MAINETTI BOVOLENTA e VALDIR ANTONIO BOVOLENTA e meu irmão, YURI RENAN BOVOLENTA, responsáveis por tudo isso, sem vocês nada faria sentido.

À minha querida MARISTELA YUKA ZAMA, pela parceria sem medida e ajuda em todos os momentos.

Aos meus avôs LUIZ (*i. m.*) e CONSOLAÇÃO MAINETTI, MARTINS e ANGELINA BOVOLENTA, a sabedoria de vocês me inspirou a estudar.

À toda minha FAMÍLIA, que durante esses anos sempre me perguntou, “você sumiu? O que aconteceu?” Desculpe pelas faltas e obrigado pela compreensão e carinho.

À TODOS que de alguma maneira contribuíram para a realização desse trabalho.

MUITO OBRIGADO!

BOVOLENTA, Yves Rafael. **Estudo demográfico de espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos em um fragmento de floresta estacional semidecidual do sul do Brasil.** 2016. 104p. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2016.

## RESUMO

Estudos populacionais permitem entender a história de vida das espécies e sua estabilidade no espaço e tempo. A compreensão da dinâmica populacional requer a quantificação das taxas vitais básicas (crescimento, sobrevivência, decrescimento e fecundidade) e os conhecimentos adquiridos podem ser aplicados à conservação, prevendo trajetórias da população e para entender processos de regulação dos sistemas naturais, principalmente em habitats modificados pelo homem. Nesse sentido, o objetivo foi avaliar a demografia de dez espécies arbóreas em um fragmento protegido e em regeneração. Foi investigado (1) se duas populações ameaçadas de extinção e alvos de exploração no passado (*Euterpe edulis* Mart. e *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg.) apresentaram crescimento populacional em uma área protegida; e (2) se oito populações arbóreas de diferentes grupos ecológicos apresentaram estratégias demográficas distintas em um habitat em regeneração. *Aspidosperma polyneuron* apresentou declínio populacional, devido principalmente a lenta transição para tamanhos maiores, demorando a repor os adultos removidos na exploração. *Euterpe edulis* apresentou aumento populacional, devido principalmente ao crescimento rápido dos indivíduos jovens e fecundidade. A maioria das populações não exploradas, independentemente das características ecológicas, apresentou estabilidade populacional, porém, as estratégias demográficas que levaram à estabilidade foram diferentes para cada uma delas. A sobrevivência foi o parâmetro demográfico que mais contribuiu para o valor da taxa finita de crescimento populacional, seja positiva ou negativamente. Os resultados reforçam a importância de áreas protegidas na manutenção de espécies e indicaram grande diversidade de estratégias demográficas, sendo que cada espécie tem uma combinação única de crescimento, sobrevivência e fecundidade, com consequências para a regeneração, coexistência e manutenção da diversidade de espécies em habitats modificados.

**Palavras-chave:** Áreas protegidas. Ecologia de populações. Experimento de resposta de tabela de vida (LTRE). Estratégias demográficas. Mata Atlântica. Modelos de projeção integral (IPM)

BOVOLENTA, Yves Rafael. **Demographic study of tree species of different ecological groups in a seasonal semideciduous forest remnant in southern Brazil**, 2016. 104f. Ph.D Thesis - Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2016.

## ABSTRACT

Population studies allow us to understand the species life history and their stability in space and time. Understanding population dynamics requires the quantification of basic vital rates (growth, survival, shrinkage and fecundity), and the acquired knowledge can be applied to conservation, predicting population trajectories, and to understand regulation processes of natural systems, mainly in habitats modified by humans. In this sense, the objective is to investigate the demography of ten tree species in a protected fragment in regeneration process. We investigate (1) whether two threatened populations target of exploitation in the past (*Euterpe edulis* Mart. e *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg.) show population growth in a protected area; and (2) whether eight tree populations of different ecological groups have distinct demographic strategies in a forest in regeneration process. *Aspidosperma polyneuron* population is declining, mainly due to the slow transition to larger sizes, delaying the replenishment of adults removed in exploitation. *Euterpe edulis* population is increasing, mainly due to the rapid growth of young individuals and fecundity. The majority of unexploited populations showed population stability, regardless of their ecological characteristics, however, the demographic strategies that led to stability were different for each species. Survival was the demographic parameter that most contributed to the population growth rate, positively or negatively. The results reinforce the importance of protected areas in maintaining species and showed a great diversity of demographic strategies. Each species has a unique combination of growth, survival and fecundity, with consequences for the regeneration, coexistence and maintenance of species diversity in modified habitats.

**Keywords:** Atlantic forest. Demographic strategies. Integral projection models (IPM). Life-table response experiments (LTRE). Population ecology. Protected areas.

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1 -</b>	Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil. Imagem Google Earth.....	5
<b>Figura 2 -</b>	<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.....	7
<b>Figura 3 -</b>	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg. ....	8
<b>Figura 4 -</b>	<i>Astronium graveolens</i> Jacq. ....	9
<b>Figura 5 -</b>	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg. ....	10
<b>Figura 6 -</b>	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. ....	11
<b>Figura 7 -</b>	<i>Euterpe edulis</i> Mart. ....	12
<b>Figura 8 -</b>	<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms. ....	13
<b>Figura 9 -</b>	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli. ....	14
<b>Figura 10 -</b>	<i>Inga marginata</i> Willd. ....	15
<b>Figura 11 -</b>	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & Wess.Boer. ....	16

### Capítulo 1

<b>Figura 1 -</b>	Probabilidade de sobrevivência (a, b) e relação da altura dos indivíduos no tempo t (2010) com a altura dos indivíduos no tempo t+1 (2014) (c, d) dos indivíduos de <i>Euterpe edulis</i> e <i>Aspidosperma polyneuron</i> . Em “a” e “b”, a curva representa a taxa de sobrevivência de indivíduos em diferentes alturas e os histogramas representam a frequência de indivíduos que sobreviveram (superior) e morreram (inferior) em diferentes classes de altura em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil .....	38
<b>Figura 2 -</b>	Resultados da análise de perturbação retrospectiva (LTRE, <i>life-table response experiments</i> ). A figura apresenta a contribuição das taxas vitais (sobrevivência, crescimento, decrescimento e fecundidade) nos valores das taxas finitas de crescimento populacional ( $\lambda$ ) de <i>Euterpe edulis</i> em relação à <i>Aspidosperma polyneuron</i> .....	39
<b>Figura 3 -</b>	Elasticidade para as populações de <i>Euterpe edulis</i> e <i>Aspidosperma polyneuron</i> entre o tempo t e t+1 em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil. A escala de diferentes tons de cinza até o preto indica um gradiente de	

magnitude da elasticidade. O gradiente de tons sobre a diagonal representa apenas sobrevivência e o acima da diagonal representa sobrevivência com crescimento. Gradiente de tons no canto inferior direito representa a fecundidade ..... 41

## Capítulo 2

- Figura 1 -** Taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) e intervalo de confiança (traços horizontais no interior da figura) em cada uma das populações estudadas de espécies consideradas tardias (*Actinostemon concolor*, *Campomanesia xanthocarpa*, *Sorocea bonplandii*, *Holocalyx balansae* e *Chrysophyllum gonocarpum*) e iniciais (*Gallesia integrifolia*, *Astronium graveolens* e *Inga marginata*), em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil ..... 73
- Figura 2 -** Probabilidade de sobrevivência dos indivíduos em cada uma das populações estudadas de espécies consideradas tardias (a-e) e iniciais (f-h) entre o tempo t (2010) e t+1 (2014). A curva (em vermelho) representa a taxa de sobrevivência de indivíduos em diferentes alturas. Os histogramas representam a frequência de indivíduos que sobreviveram (superior) e morreram (inferior) em diferentes classes de altura em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil ..... 77
- Figura 3 -** Relação da altura dos indivíduos no tempo t (2010) com a altura dos indivíduos no tempo t+1 (2014) em cada uma das populações estudadas, de espécies consideradas tardias (a-e) e iniciais (f-h) em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil..... 78
- Figura 4 -** Resultados da análise de perturbação retrospectiva (LTRE, *life-table response experiments*). A figura apresenta a contribuição das taxas vitais (sobrevivência, crescimento, decrescimento e fecundidade) nos valores das taxas finitas de crescimento populacional ( $\lambda$ ) de cada uma das populações estudadas de espécies consideradas tardias (a-e) e iniciais (f-h) em relação à matriz média das oito espécies em uma área

de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco,  
Paraná, Brasil ..... 80

**Figura 5 -** Elasticidade para cada uma das populações estudadas de espécies  
consideradas tardias (a-e) e iniciais (f-h) entre o tempo  $t$  e  $t+1$  em uma  
área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São  
Francisco, Paraná, Brasil. A escala de diferentes tons de cinza até o  
preto indica um gradiente de magnitude da elasticidade. O gradiente  
de tons sobre a diagonal representa sobrevivência. Gradiente de tons  
no canto inferior direito representa a fecundidade..... 81

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 1

- Tabela 1 -** Caracterização das espécies estudadas (Bovi e Dias 1986 *apud* Cavalheiro 1992; Carvalho 1994; Nunes et al. 1999; Carvalho 2003). ..... 32
- Tabela 2 -** Análise de perturbação retrospectiva (LTRE, *life-table response experiments*) para as populações de *Euterpe edulis* e *Aspidosperma polyneuron* em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil. A tabela apresenta a contribuição das taxas vitais (sobrevivência, crescimento, decrescimento e fecundidade) nos valores das taxas finitas de crescimento populacional ( $\lambda$ ) de *Euterpe edulis* em relação à *Aspidosperma polyneuron*. A primeira coluna (Cont. LTRE) representa a contribuição média real no  $\lambda$ . A segunda coluna (Cont. LTRE %) representa a contribuição relativa dos valores absolutos (em módulo) no  $\lambda$  ..... 40

### Capítulo 2

- Tabela 1 -** Taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ), seguido pelo número de indivíduos amostrados no primeiro (nt) e segundo (nt+1) censos, número de indivíduos com tamanho reprodutivos (adultos), indivíduos que ingressaram na população durante o período de estudo e a razão de ingressantes por adulto em cada uma das populações estudadas de espécies consideradas tardias (*Actinostemon concolor*, *Campomanesia xanthocarpa*, *Sorocea bonplandii*, *Holocalyx balansae* e *Chrysophyllum gonocarpum*) e iniciais (*Gallesia integrifolia*, *Astronium graveolens* e *Inga marginata*) em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil ..... 72
- Tabela 2 -** Análise de perturbação retrospectiva (LTRE, *life-table response experiments*) para cada uma das populações estudadas de espécies consideradas tardias (*Actinostemon concolor*, *Campomanesia xanthocarpa*, *Sorocea bonplandii*, *Holocalyx balansae* e *Chrysophyllum gonocarpum*) e iniciais (*Gallesia integrifolia*, *Astronium graveolens* e *Inga marginata*) em uma área de floresta em

regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil. A tabela apresenta a contribuição das taxas vitais (sobrevivência, crescimento, decrescimento e fecundidade) nos valores da taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) de cada uma das espécies estudadas em relação à matriz média das oito espécies. A primeira coluna de cada taxa vital (Cont. LTRE) representa a contribuição média real no  $\lambda$ . A segunda coluna (Cont. LTRE %) de cada taxa vital representa a contribuição relativa dos valores absolutos (em módulo) no  $\lambda$ ..... 79

## SUMÁRIO

<b>Introdução geral</b> .....	1
<b>Metodologia geral</b> .....	5
Área de estudo	5
Caracterização das espécies .....	6
Área amostral .....	17
Análise dos dados.....	17
Organização da tese.....	18
Referências .....	19
<b>Capítulo 1 – Crescimento populacional de duas espécies arbóreas ameaçadas (<i>Euterpe edulis</i> Mart. e <i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.) em uma área de proteção no sul do Brasil</b> .....	24
Resumo .....	25
Abstract .....	26
Introdução .....	27
Métodos .....	30
Resultados .....	37
Discussão .....	42
Referências .....	48
<b>Capítulo 2 – Estratégias demográficas de oito espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos em um fragmento de floresta estacional semidecidual do sul do Brasil</b> .....	59
RESUMO .....	60
ABSTRACT .....	61
INTRODUÇÃO .....	62
MÉTODOS .....	66
RESULTADOS.....	72
DISCUSSÃO .....	82
REFERÊNCIAS.....	90
Anexo I - Cópia das normas do periódico <i>Biodiversity and Conservation</i> .....	55
Anexo II - Cópia das normas do periódico <i>Journal of Tropical Ecology</i> .....	99

## **Introdução geral**

A floresta atlântica brasileira é considerada uma das florestas com os mais altos níveis de diversidade biológica e taxas de endemismo do mundo, mas constitui também um dos biomas mais ameaçados (Morellato e Haddad 2000; Metzger 2009). Estima-se que sua área atual está reduzida a cerca de 11,4 a 16% da área original em remanescentes extremamente fragmentados, sendo que 83,4% desses fragmentos possuem menos de 50 ha (Ribeiro et al. 2009). Além disso, grande parte dos remanescentes florestais existentes sofreu ou ainda sofre algum tipo de impacto relacionado à ação humana (Dent e Wright 2009). Entre os impactos mais comuns que ocorreram nessas florestas está o corte seletivo de madeira (Tabarelli e Mantovani 1999; Morellato e Haddad 2000; Liebsch et al. 2008).

Distúrbios causados pelo homem alteram severamente as condições ambientais necessárias para a sobrevivência e desenvolvimento de plantas nas florestas tropicais, criando um novo habitat, com luminosidade, umidade e temperatura diferentes (Guariguata e Ostertag 2001; Liebsch et al. 2008; Burton et al. 2009), podendo facilitar a ocorrência de outros distúrbios como queimadas. Áreas exploradas tendem a resultar em um mosaico de fisionomias que compreendem clareiras de diversos tamanhos, áreas com diferentes níveis de impacto e dominância de espécies oportunistas como bambus e lianas em meio a remanescentes de floresta conservada (Campanello et al. 2007).

Os impactos diretos da retirada de espécies, em conjunto com as alterações microclimáticas promovem alterações nas taxas de sobrevivência, crescimento e reprodução das populações arbóreas, o que têm efeito direto sobre a estrutura e dinâmica das espécies (Ramirez-Marcial 2003; McLaren et al. 2005; Getzin et al. 2008; Tsingalia 2010; Rodrigues et al. 2016). Dessa forma, o sucesso na recuperação dessas populações vai determinar a regeneração da floresta.

Estudos populacionais permitem entender a história de vida das espécies e sua estabilidade no espaço e tempo (Crone et al. 2011). As populações estão continuamente mudando no tempo e no espaço em decorrência de nascimentos, mortes, processos de migração e variações no ambiente (Ricklefs 2003). A compreensão dos mecanismos que impulsionam as flutuações populacionais requer a quantificação das taxas vitais básicas (crescimento, sobrevivência, decrescimento e fecundidade) (Metcalf et al. 2013). Quando somamos as intervenções humanas ao entendimento do processo de flutuação populacional podemos fazer previsões sobre o futuro das populações e entender melhor seus processos naturais de regulação e controle (Bruna e Oli 2005; Fortini et al. 2010; Tomimatsu e Ohara 2010). Nesse sentido, os conhecimentos adquiridos através de estudos populacionais podem ser aplicados tanto à conservação, prevendo trajetórias da população (Menges 2000), quanto para entender processos de regulação dos sistemas naturais (Zuidema et al. 2009, 2010).

Os modelos matriciais (Caswell 1988, 2001) são ferramentas intuitivas e poderosas para os estudos populacionais, em que uma matriz de projeção é construída com base nas taxas vitais das populações (crescimento, sobrevivência, decrescimento e fecundidade). A unidade básica das matrizes populacionais são as classes, ou seja, grupos de indivíduos no mesmo estágio de vida, mesma idade ou classes discretas de tamanho. Apesar do amplo uso dos modelos de matrizes em estudos demográficos, estes possuem algumas limitações, o que pode diminuir a exatidão e a precisão dos parâmetros populacionais estimados. Por exemplo, todos os indivíduos dentro da mesma classe são considerados com taxas demográficas idênticas (Caswell 2001). Esta simplificação torna os modelos de matriz sensíveis à estrutura da matriz selecionada e, portanto, diferentes estruturas da matriz podem produzir estimativas divergentes do  $\lambda$  (taxa finita de crescimento populacional) (Ramula e Lehtilä 2005), resultando em um viés em

populações estruturadas por distribuições contínuas dos indivíduos (por exemplo, altura, diâmetro, massa), ou seja, sem estádios naturais (Salguero-Gómez e Plotkin 2010; Metcalf et al. 2013).

Os modelos de projeção integral (Integral Projection Models, IPMs) são relacionados ao modelo de matrizes (Caswell 2001), porém, mais apropriados para populações estruturadas por distribuições contínuas, não sendo necessário que a população seja dividida em classes discretas de tamanho ou em estádios artificiais (Easterling et al. 2000). Para os IPMs, as taxas demográficas podem ser modeladas como uma função contínua do tamanho de um indivíduo em vez de dividir os indivíduos em classes distintas. Apesar do potencial para serem usados em estudos demográficos de espécies de ciclo de vida longo, incluindo espécies arbóreas (Metcalf et al. 2009), os IPMs foram pouco usados para este grupo de espécies.

Outra abordagem muito útil que vêm sendo empregada em estudos demográficos é o uso de análises de perturbação prospectiva e retrospectiva. A abordagem prospectiva (por exemplo, análises de sensibilidade e elasticidade) avalia como mudanças hipotéticas nas taxas vitais podem alterar o valor da taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) (Caswell 2000). As análises prospectivas nada dizem sobre como as taxas vitais têm variado no passado, são variações de agora, ou que podem variar no futuro, sendo uma importante ferramenta nas teorias das histórias de vida e na biologia da conservação (como as mudanças podem resultar na implementação de táticas de manejo). Sendo assim, essas análises identificam os alvos potencialmente mais eficazes para intervenções, caso o objetivo dessa intervenção seja a alteração do valor do  $\lambda$  (Caswell 2000). Já a análise retrospectiva (por exemplo, LTRE - life table response experiments) analisa a contribuição real das diferenças observadas no  $\lambda$  (no passado). O objetivo da análise é quantificar a contribuição de cada taxa vital na variabilidade do  $\lambda$  observada (Caswell

1989, 2000). As análises prospectivas e retrospectivas dependem de diferentes tipos de dados: a primeira de uma única matriz de onde o  $\lambda$  pode ser calculado e a segunda de um conjunto de matrizes a partir da qual a variação no  $\lambda$  pode ser calculada (Caswell 2000). Os modelos de projeção integral e as análises de perturbação prospectivas e retrospectivas são ferramentas poderosas com importantes implicações para a conservação e que contribuem para o entendimento da dinâmica das florestas e suas espécies, principalmente no cenário atual de fragmentação e constantes mudanças dos habitats naturais.

Florestas alteradas podem desempenhar um papel importante na conservação da biodiversidade (Dent e Wright 2009). Compreender como ocorre a regeneração florestal nessas áreas que foram sujeitas a diferentes regimes de perturbação, tanto naturais quanto antrópico é um dos primeiros passos para compreender de forma efetiva o funcionamento dessas florestas, sua importância na conservação de espécies, e caso necessário, propor ações de recuperação e manejo (Alves e Metzger 2006).

Nesse sentido, o objetivo geral deste estudo é investigar a demografia de dez espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual protegida, que sofreu com a fragmentação e retirada não sustentável de madeira e encontra-se em processo de regeneração. Investigamos (1) se populações ameaçadas de extinção que foram alvos de exploração no passado e que hoje se encontram em área protegida apresentam crescimento populacional; e (2) se populações arbóreas de diferentes grupos ecológicos apresentam estratégias demográficas distintas em um habitat em regeneração.

## Metodologia geral

### *Área de estudo*

Para o desenvolvimento deste estudo foi selecionada a maior unidade de conservação da região norte do Paraná, o Parque Estadual Mata São Francisco (PEMSF) (Fig. 1).



**Fig. 1** Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil. Imagem Google Earth

O Parque Estadual Mata São Francisco (PEMSF) (Fig. 1), criado pelo Decreto Lei nº 4333 de 05 de dezembro de 1994, está localizado no norte do estado do Paraná, entre os municípios de Santa Mariana e Cornélio Procópio, ( $23^{\circ}09'55''$  S e  $50^{\circ}33'51''$  W, centro do fragmento). Possui área de 832,58 hectares e sua vegetação é classificada como floresta estacional semidecidual (ver descrição nos capítulos) cercada principalmente por cultura de grãos (milho, soja e trigo). A área sofreu com a retirada não sustentável de madeira durante décadas. Essas atividades somente se encerraram em 1994, quando o remanescente florestal foi transformado em área protegida (Tomé et al. 1999; Zama et al.

2012). Atualmente o PEMSF é formado por um mosaico de áreas em diferentes estádios de sucessão, sendo que algumas áreas apresentam características similares a áreas conservadas, indicando estágio avançado de regeneração após a exploração (Rodrigues et al. 2016, Rodrigues et al. dados não publicados).

O clima da região caracteriza-se como Cfa, segundo classificação de Köppen (Peel et al. 2007), com precipitação média entre 1200 a 1400 mm distribuídos irregularmente durante o ano, sendo que a precipitação mensal pode variar de 25 a 200 mm (Caviglione et al. 2000). O trimestre mais chuvoso ocorre entre dezembro e fevereiro e o mais seco entre junho e agosto (Caviglione et al. 2000). O PEMSF está inserido em uma das regiões mais quentes do estado do Paraná, onde ocorrem temperaturas médias anuais de 20 a 22 °C (Caviglione et al. 2000). Verifica-se no trimestre mais quente (dezembro a fevereiro) o predomínio de temperaturas médias de 27 a 28 °C, enquanto que no trimestre mais frio (junho a agosto) prevalecem temperaturas nas faixas de 16 a 17 °C (Caviglione et al. 2000). As unidades de solo predominantes são Latossolo Vermelho eutroférico e Nitossolo Vermelho eutroférico, com inclusões de Chernossolos e Gleissolos, todos considerados como solos de alta fertilidade (Larach et al. 1984; EMBRAPA 1999).

#### *Caracterização das espécies*

Para a realização do estudo foram selecionadas dez espécies arbóreas, com diferentes características ecológicas, incluindo as duas espécies vegetais que foram os principais alvos da exploração na região de estudo, *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg. e *Euterpe edulis* Mart. As espécies foram selecionadas com base no índice de valor de importância (IVI) a partir de inventários florestais realizados na área de estudo (Tomé et al. 1999; Zama et al. 2012) e observações de campo, sendo:

***Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll.Arg. (Euphorbiaceae)**

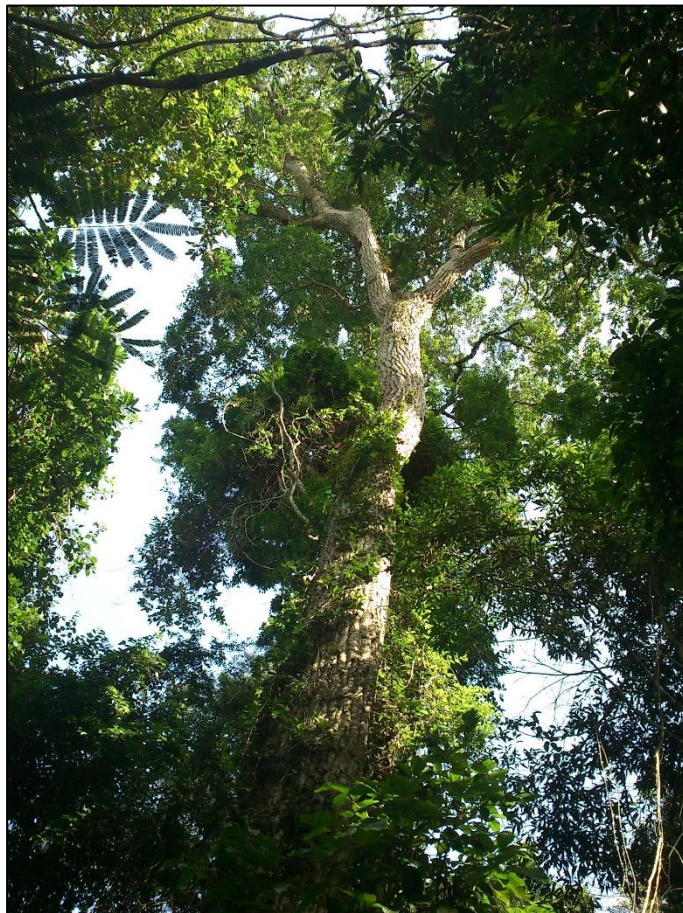
Popularmente conhecida como laranjeira do mato (Fig. 2), é uma espécie arbórea de sub-bosque, tolerante a sombra e considerada tardia no processo sucessional (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Floresce de agosto até setembro (Perina 2011). É uma planta seletiva higrófila que ocorre preferencialmente no interior das florestas primárias situadas em solos úmidos, início das encostas e em solos rochosos do alto das encostas (Reitz 1988).



**Fig. 2** *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll.Arg.

***Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg. (Apocynaceae)**

Popularmente conhecida como peroba-rosa (Fig. 3), é uma espécie arbórea emergente, tolerante a sombra e considerada tardia no processo sucessional (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Floresce entre os meses de outubro e dezembro e os frutos amadurecem entre os meses de agosto e setembro (Perina 2011). É característica da floresta estacional semidecidual da bacia do Paraná, e da floresta ombrófila densa (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Ocorre preferencialmente em solos profundos e férteis, situados nos espigões e nas encostas, exclusivamente do interior de floresta madura densa (Lorenzi 2002). Produz grande quantidade de sementes apenas a cada 2-4 anos (Lorenzi 2002). Trata-se de uma espécie rara e ameaçada no estado do Paraná, devido a madeira de alto valor econômico (Carvalho 1994).



**Fig. 3** *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg.

***Astronium graveolens* Jacq. (Anacardiaceae)**

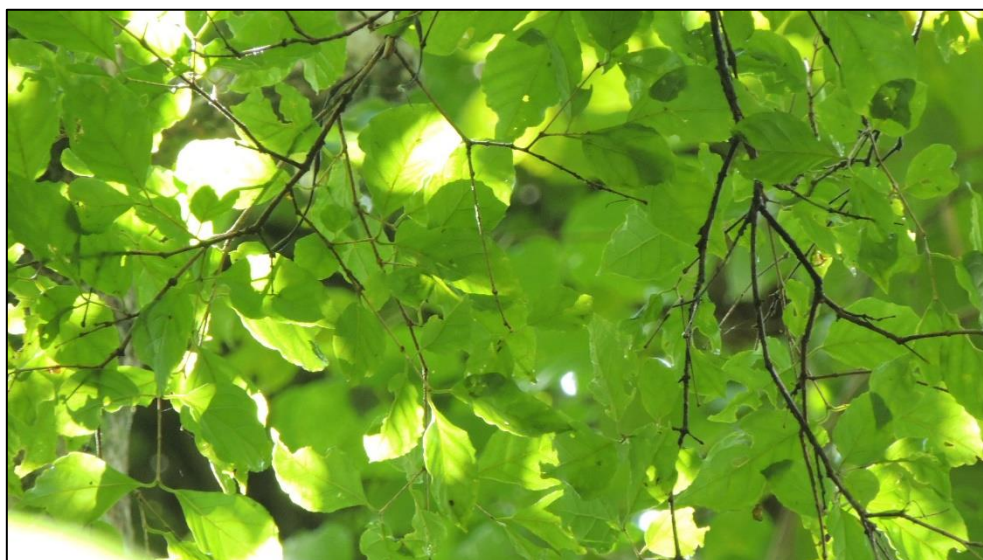
Popularmente conhecida como guaritá (Fig. 4), é uma espécie arbórea de dossel e considerada inicial no processo sucessional (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Possui altura que varia entre 15 e 25 m, apresentando folhas compostas imparipinadas (Lorenzi 2002). Planta decídua, heliófita, ocorrendo geralmente em agrupamentos descontínuos em terrenos rochosos e secos (Lorenzi 2002). Sua ocorrência vai desde o sul da Bahia até o Rio Grande do Sul (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Floresce durante os meses de agosto a outubro, período em que a planta encontra-se sem folhas, e seus frutos anemocóricos amadurecem no período de outubro a novembro (Lorenzi 2002; Perina 2011).



**Fig. 4** *Astronium graveolens* Jacq.

***Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae)**

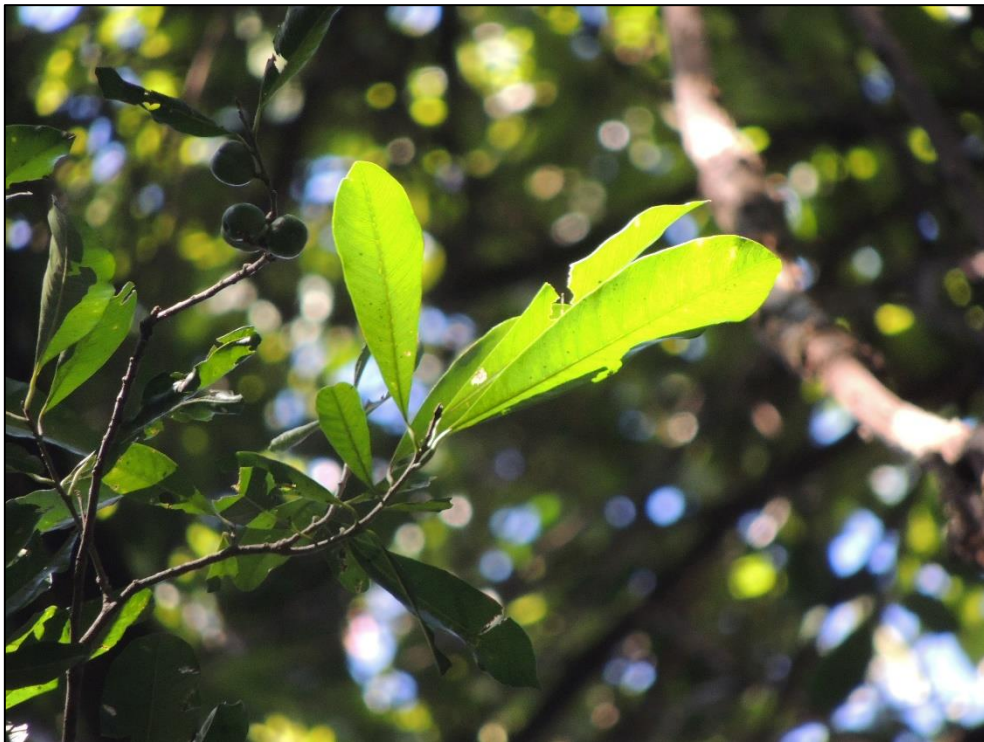
Popularmente conhecida como guabiroba (Fig. 5), é uma espécie arbórea de dossel, tolerante a sombra e considerada tardia no processo sucessional (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Floresce entre os meses de setembro e novembro (Lorenzi 2002). Os frutos maturam entre novembro e dezembro (Lorenzi 2002). É uma planta decídua e seletiva higrófila (Lorenzi 2002). É abundante nas partes úmidas das matas de altitude (semidecídua e ombrófila mista), comum na floresta estacional semidecídua da bacia do Paraná e, rara na floresta ombrófila densa atlântica (Lorenzi 2002).



**Fig. 5** *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg

***Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. (Sapotaceae)**

Popularmente conhecida como aguaí, guatambu e guatambu-de-leite (Fig. 6) é tolerante a sombra e considerada tardia no processo sucessional (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Possui altura que varia entre 10 a 20 metros e de 50 a 80 cm de diâmetro de tronco (Lorenzi 2002). Planta lactescente, semidecídua, esciófita, seletiva higrófito, sendo característica em matas pouco antropizadas da floresta estacional semidecidual da bacia do Paraná (Lorenzi 2002). Distribui-se irregularmente em fundos de vale e início de encostas, ou em locais planos onde o solo contém maior teor de umidade (Lorenzi 2002). Ocorre desde o Rio de Janeiro e Minas Gerais até o Rio Grande do Sul, estendendo-se até o Uruguai, Argentina e Paraguai (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). É comum em fragmentos da floresta estacional semidecidual na região norte do estado do Paraná (Bianchini et al. 2006).



**Fig. 6** *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.

***Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae)**

Popularmente conhecida como palmitheiro ou palmito-juçara (Fig. 7), é uma espécie tolerante a sombra e considerada tardia no processo sucessional (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Possui altura que varia de 8 a 15 m e apresenta um tipo de caule denominado estipe simples, de 10 a 20 cm de diâmetro e dele se extrai o palmito (região apical do caule) (Lorenzi 2002). Ocorre de forma abundante na bacia do rio Paraná, sendo encontrada principalmente em beira de rios, mas devido à ação antrópica, tornou-se quase extinta (Lorenzi 2002) e, atualmente, só se observa abundância de indivíduos dessa espécie em áreas protegidas e em locais de difícil acesso (Fantini et al. 1997). Apresenta mecanismo de regeneração do tipo banco de plântulas, ou seja, as plântulas ficam agrupadas próximas das plantas parentais (Reis 1995). Floresce durante um longo período do ano, com início em agosto, prolongando-se até janeiro e os frutos amadurecem entre novembro e maio (Perina 2011). A dispersão das sementes é feita por muitas espécies que se alimentam dos seus frutos (Cerisola et al. 2007).



**Fig. 7** *Euterpe edulis* Mart.

***Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms (Phytolaccaceae)**

Popularmente conhecida como pau-d'alho (Fig. 8), é uma espécie arbórea de dossel e considerada inicial no processo sucessional (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Possui altura que varia entre 15 a 30 m de altura, apresentando uma copa ampla e densa (Lorenzi 2002). Planta heliófita, característica da floresta ombrófila densa e da floresta estacional semidecidual da bacia do Paraná (Lorenzi 2002). Ocorre principalmente em terrenos profundos e de alta fertilidade (Lorenzi 2002). Pode ser encontrada tanto no interior de floresta conservada quanto em floresta secundária (Lorenzi 2002). Floresce durante os meses de janeiro a abril e seus frutos alados amadurecem no período de julho a setembro (Perina 2011). A cada dois anos produz uma grande quantidade de sementes viáveis (Lorenzi 2002).



**Fig. 8** *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms

***Holocalyx balansae* Micheli (Fabaceae)**

Popularmente conhecida como alecrim-de-campinas (Fig. 9), é uma espécie arbórea de dossel, tolerante a sombra e considerada tardia no processo sucessional (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Possui altura que varia entre 15 e 25 metros, com tronco curto que varia de 50 a 80 cm de diâmetro, com muitas reentrâncias (Lorenzi 2002). Ocorre desde São Paulo até o Rio Grande do Sul, abrangendo a floresta ombrófila densa e a estacional semidecidual da bacia do Paraná (Carvalho 2003). Planta semidecídua e ciófila, prefere solos rochosos e úmidos de boa fertilidade, mas não encharcados (Lorenzi 2002). Floresce mais que uma vez por ano, sendo o evento mais intenso nos meses de agosto a outubro e frutifica principalmente no período de setembro a março (Lorenzi 2002; Perina 2011).



**Fig. 9** *Holocalyx balansae* Micheli

***Inga marginata* Willd. (Fabaceae)**

Popularmente conhecida como ingá-feijão (Fig. 10), é uma espécie arbórea de sub-bosque/dossel, considerada inicial no processo sucessional (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Floresce durante os meses de junho até outubro e os frutos amadurecem entre dezembro e janeiro (Perina 2011). É uma planta semidecídua, heliófita, seletiva higrófila, característica da floresta ombrófila densa atlântica e amazônica, ocorrendo também na floresta estacional semidecídua da bacia do Paraná, onde ocorre preferencialmente na vegetação secundária (Lorenzi 2002). É muito esparsa no interior de florestas conservadas e altamente sombreadas (Lorenzi 2002).



**Fig. 10** *Inga marginata* Willd.

***Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & Wess.Boer (Moraceae)**

Popularmente conhecida como falsa-espineira-santa (Fig. 11), é uma espécie arbórea de sub-bosque, tolerante a sombra e considerada tardia no processo sucessional (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Floresce entre os meses de julho e setembro (Lorenzi 2002). Os frutos amadurecem entre outubro e novembro (Perina 2011). É uma planta perenifólia, seletiva higrófila, característica e exclusiva de florestas maduras do sul do país (Lorenzi 2002). É indiferente quanto às condições de solo, podendo ser encontrada também no interior de capoeirões em estágio sucessional adiantado, bem como em matas de altitude (Lorenzi 2002).



**Fig. 11** *Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & Wess.Boer

### *Área amostral*

Para estudar a demografia das espécies selecionadas, de janeiro a junho de 2010 nós identificamos, numeramos e mensuramos, com o auxílio de fita métrica, trena laser e paquímetro, a altura total e o diâmetro a altura do solo de todos os indivíduos (de plântulas a adultos) das dez espécies selecionadas para o estudo em uma área de 3000 m<sup>2</sup> (60 m x 50 m) com histórico de exploração e em estágio avançado de regeneração no PEMSF. Na mesma área, de janeiro a junho de 2014, nós avaliamos quais indivíduos morreram, identificamos e mensuramos os indivíduos que ingressaram nas populações no período e mensuramos novamente os indivíduos que sobreviveram.

### *Análise dos dados*

Nós calculamos a taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) das dez populações estudadas na mesma área a partir do modelo de projeção integral (IPM, Integral Projection Model, proposto por Easterling et al. 2000) para o intervalo de quatro anos (2010 a 2014). Realizamos uma análise de perturbação retrospectiva, o fixed-design LTRE (*life-table response experiment*), para identificar as variáveis demográficas que mais contribuíram para a diferença no  $\lambda$  entre as espécies estudadas (Caswell 1989, 2001). Realizamos análises de perturbação prospectiva a fim de verificar como mudanças absolutas (sensibilidade) e proporcionais (elasticidade) nas taxas vitais (sobrevivência, crescimento, decrescimento e fecundidade) podem afetar o  $\lambda$  (Caswell 2000). Os detalhes sobre as análises utilizadas estão descritos nos respectivos capítulos.

### *Organização da tese*

Para atender aos objetivos propostos por este estudo são apresentados dois capítulos, o primeiro intitulado “Crescimento populacional de duas espécies arbóreas ameaçadas (*Euterpe edulis* Mart. e *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg.) em uma área de proteção no sul do Brasil” e o segundo “Estratégias demográficas de oito espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos em um fragmento de floresta estacional semidecidual do sul do Brasil”. Cada capítulo foi redigido de acordo com as normas exigidas pelo periódico ao qual será submetido posteriormente. As normas aparecem como anexo ao final de cada capítulo.

## Referências

- Alves LF, Metzger JP (2006) A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotrop* 6:1–26
- Bianchini E, Pimenta JA, Santos FAM (2006) Phenology of *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) in semideciduous forest in southern Brazil. *Braz J Bot* 29:595–602
- Bruna EM, Oli MK (2005) Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology* 86:1816–1824
- Burton JI, Zenner EK, Frelich LE, Cornett MW (2009) Patterns of plant community structure within and among primary and second-growth northern hardwood forest stands. *For Ecol Manage* 258:2556–2568
- Campanello PI, Gatti MG, Ares A, et al (2007) Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic Forest. *For Ecol Manage* 252:108–117
- Carvalho PER (1994) Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. EMBRAPA-CNPQ, Brasília
- Carvalho PER (2003) Espécies arbóreas brasileiras. EMBRAPA Informação Tecnológica, Brasília
- Caswell H (1988) Approaching size and age in matrix population models. In: Ebenman B, Persson L (eds) *Size-structured populations*. Springer, London, pp 85–105
- Caswell H (1989) Analysis of life table response experiments . Decomposition of effects on population growth rate. *Ecol Modell* 46:221–237
- Caswell H (2000) Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81:619–627
- Caswell H (2001) *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland

- Caviglione JH, Kiihl LRB, Caramori PH, et al (2000) Cartas climáticas do Estado do Paraná. IAPAR, Londrina
- Cerisola CM, Antunes AZ, Port-Carvalho M (2007) Consumo de frutos de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) por vertebrados no Parque Estadual Alberto Lofgren, São Paulo, sudeste do Brasil. IF Sér Reg 31:167–171
- Crone EE, Menges ES, Ellis MM, et al (2011) How do plant ecologists use matrix population models? Ecol Lett 14:1–8
- Dent DH, Wright JS (2009) The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. Biol Conserv 142:2833–2843
- Easterling MR, Ellner SP, Dixon PM (2000) Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. Ecology 81:694–708
- EMBRAPA Solos (1999) Sistema brasileiro de classificação de solos. EMBRAPA produção de informação, Rio de Janeiro
- Fantini AC, Nodari RO, Reis MS, et al (1997) Estimativa da produção de palmito em plantas de palmitreiro (*Euterpe edulis* Martius) a partir de características fenotípicas. Rev Árvore 21:49–57
- Fortini LB, Bruna EM, Zarin DJ, et al (2010) Altered resource availability and the population dynamics of tree species in Amazonian secondary forests. Oecologia 162:923–934
- Getzin S, Wiegand T, Wiegand, K, et al (2008) Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. J Ecol 96:807–820
- Guariguata MR, Ostertag R (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. For Ecol Manage 148:185–206
- Larach JOI, Cardoso A, Carvalho AP, et al (1984) Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado do Paraná. IAPAR, EMBRAPA-SNLCS, Londrina

- Liebsch D, Marques MCM, Goldenberg R (2008) How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biol Conserv* 141:1717–1725
- Lorenzi H (2002) *Ávores Brasileiras*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa
- McLaren KP, McDonald MA, Hall JB, Healey JR (2005) Predicting species response to disturbance from size class distributions of adults and saplings in a Jamaican tropical dry forest. *Plant Ecol* 181:69–84
- Menges ES (2000) Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends Ecol Evol* 15:51–56
- Metcalf CJE, Horvitz CC, Tuljapurkar S, Clark DA (2009) A time to grow and a time to die: a new way to analyze the dynamics of size, light, age, and death of tropical trees. *Ecology* 90:2766–2778
- Metcalf CJE, McMahon SM, Salguero-Gómez R, Jongejans E (2013) IPMpack: an R package for integral projection models. *Methods Ecol Evol* 4:195–200
- Metzger JP (2009) Conservation issues in the Brazilian Atlantic Forest. *Biol Conserv* 142:1138–1140
- Morellato LPC, Haddad CFB (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32:786–792
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol Earth Syst Sci Discuss* 4:439–473
- Perina BB (2011) Fenologia de espécies arbóreas de uma Floresta Estacional Semidecidual do Sul do Brasil. Dissertação, Universidade Estadual de Londrina, Londrina
- Ramirez-Marcial N (2003) Survival and growth of tree seedlings in anthropogenically

- disturbed Mexican montane rain forests. *J Veg Sci* 14:881–890
- Ramula S, Lehtilä K (2005) Matrix dimensionality in demographic analyses of plants: when to use smaller matrices? *Oikos* 111:563–573
- Reis A (1995) Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius (Palmae) em uma floresta ombrófila densa Montana da Encosta Atlântica em Blumenau, SC. Tese, Universidade Estadual de Campinas, Campinas
- Reitz R (1988) Euforbiáceas. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153
- Ricklefs RE (2003) A economia da natureza. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro
- Rodrigues DR, Bovolenta YR, Pimenta JA, Bianchini E (2016) Height structure and spatial pattern of five tropical tree species in two seasonal semideciduous forest fragments with different conservation histories. *Rev Árvore* 40:395–405
- Salguero-Gómez R, Plotkin JB (2010) Matrix dimensions bias demographic inferences: implications for comparative plant demography. *Am Nat* 176:710–722
- Tabarelli M, Mantovani W (1999) A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo - Brasil). *Rev Bras Biol* 59:239–250
- Tomé M, Miglioranza E, Vilhena AHT, Fonseca EP (1999) Composição florística e fitossociológica do Parque Estadual Mata São Francisco. *Rev do Inst Florest* 11:12–23
- Tomimatsu H, Ohara M (2010) Demographic response of plant populations to habitat fragmentation and temporal environmental variability. *Oecologia* 162:903–911
- Tsingalia M (2010) Impacts of selective logging on population structure and dynamics of a canopy tree (*Olea capensis*) in Kakamega forest. *Afr J Ecol* 48:569–575

Zama MY, Bovolenta YR, Carvalho ES, et al (2012) Florística e síndromes de dispersão de espécies arbustivo-arbóreas no Parque Estadual Mata São Francisco, PR, Brasil.

Hoehnea 39:369–378

Zuidema PA, Brienens RJW, During HJ, Güneralp B (2009) Do persistently fast-growing juveniles contribute disproportionately to population growth? A new analysis tool for matrix models and its application to rainforest trees. *Am Nat* 174:709–719

Zuidema PA, Yamada T, During HJ, et al (2010) Recruitment subsidies support tree subpopulations in non-preferred tropical forest habitats. *J Ecol* 98:636–644

## Capítulo 1

**Crescimento populacional de duas espécies arbóreas ameaçadas (*Euterpe edulis* Mart. e *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg.) em uma área de proteção no sul do Brasil**

Artigo a ser submetido ao periódico *Biodiversity and Conservation*

## Resumo

Uma estratégia para proteção de habitats ameaçados e, portanto, de sua biodiversidade é a criação e manutenção de áreas protegidas. Porém a efetividade dessas iniciativas é pouco conhecida, principalmente sobre a manutenção de populações vegetais. Nesse contexto, o objetivo foi contribuir para o entendimento do papel de áreas protegidas na conservação de populações ameaçadas. Nós avaliamos a demografia de *Euterpe edulis* Mart. e *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg., espécies exploradas no passado que se encontram em uma área de proteção integral criada há 20 anos. A partir do histórico dessas populações e de informações na literatura nós formulamos a hipótese: populações que foram alvos de exploração no passado e que se encontram em área protegida apresentam crescimento populacional. Nós calculamos a taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) das populações estudadas a partir do modelo de projeção integral (IPM). As duas espécies apresentaram  $\lambda$ s distintos, com *A. polyneuron* em declínio populacional e *E. edulis* com aumento populacional. As estratégias de vida das espécies foram diferentes. A população de *A. polyneuron* apresentou transição para tamanhos maiores muito lenta, demorando a atingir a maturidade reprodutiva e a repor os adultos removidos no processo de exploração quando comparada com *E. edulis*, e, por consequência, baixo recrutamento foi observado. A população de *E. edulis* apresentou grande capacidade de regeneração, principalmente pelo crescimento rápido dos indivíduos jovens. Os resultados reforçam a importância de áreas protegidas na manutenção de espécies e indicam que as características de cada espécie são determinantes para a sua regeneração.

**Palavras-chave:** conservação, espécies ameaçadas, IPM, LTRE, Mata Atlântica.

**Abstract**

The establishment and management of protected areas is a strategy for the conservation of endangered habitats and biodiversity. However, the effectiveness of these areas remains poorly understood, mainly in the case of plant populations. The objective of this study was to understand the role of protected areas in conservation of endangered populations. We evaluated the population dynamics of *Euterpe edulis* Mart. and *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg. These species were exploited in the past and now they are in a protected area established 20 years ago. Based on the life history of these populations and the literature, we raised the following hypothesis: populations that were target of harvesting and are present in protected area show population growth. We used the integral projection models (IPM) to calculate the population growth rate of the studied species. The studied species have different population growth rate, *A. polyneuron* is in decline and *E. edulis* is in increase. The strategy of life was different between the studied species. *Aspidosperma polyneuron* has slower transitions rates to higher sizes, later reproductive maturity, slower replacement of exploited adults and lower recruitment than *E. edulis*. The population of *E. edulis* has high regeneration potential, mainly by the fast growth of juveniles. The results reinforce the importance of protected areas in maintaining species and show that the characteristics of each species and their life histories are critical for their regeneration.

**Keywords:** Atlantic forest, conservation, endangered species, IPM, LTRE.

## Introdução

Grande parte dos habitats naturais tem sido transformada por atividades humanas, que envolvem desde exploração seletiva até conversão do habitat natural em áreas agrícolas ou urbanas. Isso tem um impacto negativo na biodiversidade (Newbold et al. 2015) e leva ao declínio populacional de muitas espécies (Harris e Silva-Lopez 1992). A mata atlântica brasileira é um exemplo de conversão de habitat natural em áreas antropizadas. Estima-se que sua área atual contempla entre 11,4 e 16% da área original (Ribeiro et al. 2009). Em algumas regiões, como a região norte do estado do Paraná, a situação é ainda mais crítica, com cerca de apenas 3% da área original (Bessa-Junior et al. 2010). Além da baixa quantidade de remanescentes, outra grande preocupação é a baixa qualidade desses remanescentes, uma vez que grande parte deles sofreu algum tipo de intervenção humana, o que tem grande impacto principalmente para espécies que apresentam algum tipo de interesse econômico, como por exemplo, o palmito-juçara (*Euterpe edulis* Mart.) e a peroba-rosa (*Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg.) que são alvos para a extração de palmito e madeira, respectivamente. A exploração resulta no declínio de populações (Fonseca 2001; Portela et al. 2010a). *Euterpe edulis* aparece na lista vermelha de espécies brasileiras ameaçadas de extinção na categoria vulnerável (Martinelli e Moraes 2013) e *A. polyneuron* aparece na lista como espécie de valor econômico e com declínio verificado ou projetado (Martinelli e Moraes 2013) e na lista oficial de espécies da flora ameaçadas de extinção no Paraná na categoria rara (IAP 2008).

Uma estratégia para proteção desses habitats naturais e a biodiversidade presente neles é a criação e manutenção de áreas protegidas, que são amplamente consideradas como a primeira linha de defesa nos esforços para proteger a biodiversidade (Jenkins e Joppa 2009). Áreas protegidas podem ser definidas como espaços territoriais, incluindo seus recursos ambientais, com características naturais relevantes, que têm a função de

assegurar a representatividade de amostras significativas e ecologicamente viáveis das diferentes populações, habitats e ecossistemas, preservando o patrimônio biológico existente (MMA 2016). Áreas protegidas têm sido pilares nas estratégias locais, regionais e globais de conservação da biodiversidade (Gaston et al. 2008). Nas últimas décadas o crescimento no número de áreas protegidas aumentou muito no mundo todo, chegando a 18,4 milhões de quilômetros quadrados protegidos ou 12,5% da área terrestre global (Watson et al. 2014). Vários estudos indicam que os efeitos das ações humanas como invasão de espécies, fogo, caça e desflorestamento diminuem significativamente em áreas protegidas (Brashares et al. 2001; Andam et al. 2008; Gaveau et al. 2013).

Apesar do grande esforço para a criação de áreas protegidas, o desempenho dessas áreas no que diz respeito à manutenção da biodiversidade permanece pouco conhecido (Gaston et al. 2008). A maior parte dos trabalhos com o objetivo de compreender a contribuição de áreas protegidas está focado em estudos da comunidade, e menos atenção tem sido dada em avaliar essa contribuição em nível populacional. Os estudos sobre o impacto de áreas protegidas sobre populações de plantas são ainda mais escassos quando comparados com aqueles envolvendo mamíferos e aves (Geldmann et al. 2013).

Considerando todos os grupos biológicos, ainda não está claro se áreas protegidas são efetivas em manter as populações, embora mais resultados positivos do que negativos são encontrados na literatura (Geldmann et al. 2013). Estudos com populações de diferentes grupos biológicos (a maioria mamíferos e aves) em 42 áreas protegidas encontraram que a proteção do habitat teve impacto positivo para a população em 31 dos casos (Geldmann et al. 2013). Em 12 destes, as populações ainda exibiram declínio populacional sob proteção, mas o declínio foi menor do que em áreas sem proteção (Geldmann et al. 2013). O desempenho foi pior com a proteção do que sem em cinco estudos, e seis estudos não encontraram nenhum efeito da proteção (Geldmann et al.

2013). No geral, as informações disponíveis sugerem que as áreas protegidas promovem resultados positivos, mas continua tendo uma base limitada de evidências (Geldmann et al. 2013). Compreender as condições sobre as quais a proteção de áreas interfere na qualidade de habitats e espécies é essencial para definir estratégias de conservação (Gaston et al. 2008; Geldmann et al. 2013).

O objetivo desse trabalho é contribuir para o entendimento do papel de áreas protegidas para a conservação de populações ameaçadas. Nesse sentido, nós avaliamos a demografia de duas espécies de interesse econômico (*Euterpe edulis*, palmito jussara e *Aspidosperma polyneuron*, peroba-rosa) que foram exploradas para a extração de palmito e madeira e se encontram em uma área de proteção integral criada há 20 anos. A partir do histórico dessas populações e dos dados encontrados na literatura nós formulamos a seguinte hipótese: populações que foram alvos de exploração no passado e que hoje se encontram em área protegida apresentam crescimento populacional.

## Métodos

### *Área de estudo*

Para o desenvolvimento deste estudo nós selecionamos o Parque Estadual Mata São Francisco (PEMSF) no estado do Paraná, uma área de floresta tropical, pertencente ao bioma Mata Atlântica, classificada como floresta estacional semidecidual (FES). A FES ocupava originalmente a maior porção do bioma Mata Atlântica no Brasil, cerca de 37% (CONAMA 1992; Capobianco 2001) e é caracterizada pela estacionalidade climática e pela semideciduidade foliar das árvores. A estacionalidade é marcada por um período tropical com chuvas intensas no verão e outro subtropical com períodos secos no inverno. A semideciduidade foliar ocorre no período frio, quando cerca de 20% a 50% das árvores do estrato superior perdem as folhas, uma adaptação à deficiência hídrica ou à queda da temperatura.

Esse tipo de floresta ocorre em solos derivados de derrames basálticos, considerados de alta fertilidade para a agricultura. Devido principalmente ao avanço da agricultura e da urbanização hoje restam apenas 11,3% da área da FES original no Brasil (Capobianco 2001; Cruz e Vicens 2007; Lima et al. 2015) e aproximadamente 3% no norte do Paraná (Bessa-Junior et al. 2010). Apesar do risco de extinção, existem poucas áreas de conservação de FES, sendo o PEMSF a maior área de conservação da região norte do Paraná.

O PEMSF possui uma área de 832,58 ha e está localizado entre os municípios de Santa Mariana e Cornélio Procópio, Paraná, Brasil (23°09'55" S e 50°33'51" W, centro do fragmento). Esta área sofreu com a retirada não sustentável de, principalmente, peroba-rosa (*Aspidosperma polyneuron*) para extração de madeira e de palmito juçara (*Euterpe*

*edulis*). Essas atividades somente se encerraram em 1994, quando o remanescente florestal foi transformado em área protegida (Tomé et al. 1999; Zama et al. 2012).

O clima da região caracteriza-se como Cfa, segundo classificação de Köppen (Peel et al. 2007), com precipitação média entre 1200 a 1400 mm distribuídos irregularmente durante o ano (Caviglione et al. 2000). As unidades de solo predominantes são Latossolo Vermelho eutroférico e Nitossolo Vermelho eutroférico, com inclusões de Chernossolos e Gleissolos, todos considerados como solos de alta fertilidade (Larach et al. 1984; EMBRAPA 1999).

### *Espécies estudadas*

Nós selecionamos para o estudo as duas espécies vegetais que foram os principais alvos da exploração na região de estudo, *Aspidosperma polyneuron* e *Euterpe edulis* (Tabela 1).

*Euterpe edulis* (Arecaceae) é popularmente conhecida como palmitero ou palmito-juçara. Possui altura de até 15 m quando adulto e apresenta o caule do tipo estipe simples, de 10 a 20 cm de diâmetro do qual se extrai o palmito (região apical do caule) utilizado para a alimentação (Lorenzi 2002). Ocorria em abundância na bacia do rio Paraná mas devido à ação antrópica tornou-se quase extinta (Fantini et al. 1997; Lorenzi 2002). Floresce durante um longo período, com início em agosto, prolongando-se até janeiro (Perina 2011). A maturação dos frutos ocorre de novembro a maio (Perina 2011). A dispersão das sementes é feita por muitas espécies de aves, primatas, morcegos, marsupiais, entre outros que se alimentam dos seus frutos (Cerisola et al. 2007). Apresenta banco de plântulas, ou seja, as plântulas ficam agrupadas próximas às plantas parentais (Reis 1995).

*Aspidosperma polyneuron* (Apocynaceae), popularmente conhecida como peroba-rosa é uma espécie arbórea emergente, tolerante a sombra (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). É característica da floresta estacional semidecidual da bacia do Paraná (Lorenzi 2002; Carvalho 2003). Ocorre preferencialmente em solos profundos e férteis, situados nos espigões e nas encostas, exclusivamente do interior de floresta madura densa (Lorenzi 2002). Foi alvo de intensa exploração devido à sua madeira de qualidade para a construção civil (Carvalho 1994). Floresce entre os meses de outubro e dezembro (Perina 2011). As sementes são dispersas pelo vento e os frutos amadurecem entre os meses de agosto e setembro (Perina 2011). Produz grande quantidade de sementes apenas a cada 2-4 anos (Lorenzi 2002).

**Tabela 1** Caracterização das espécies estudadas (Bovi e Dias 1986 *apud* Cavalheiro 1992; Carvalho 1994; Nunes et al. 1999; Carvalho 2003)

<b>Espécie</b>	<b>Família</b>	<b>Altura do adulto</b>	<b>Longevidade</b>	<b>Densidade do caule</b>	<b>Dispersão de sementes</b>
<i>Euterpe edulis</i>	Arecaceae	6-15 metros	30 anos	0,23 g/cm <sup>3</sup>	zoocoria
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	Apocynaceae	15-30 metros	mais de 1000 anos	0,76 g/cm <sup>3</sup>	anemocoria

### *Coleta dos dados*

De janeiro a junho de 2010 nós identificamos, numeramos e mensuramos, com o auxílio de fita métrica, trena laser e paquímetro, a altura total e o diâmetro a altura do solo de plântulas a adultos de *A. polyneuron* e *E. edulis* em uma área de 3000 m<sup>2</sup> (60 m x 50 m) com histórico de exploração e em estágio avançado de regeneração no PEMSF. Na mesma área, de janeiro a junho de 2014, nós avaliamos quais indivíduos morreram,

identificamos e mensuramos os indivíduos que ingressaram nas populações no período e mensuramos novamente os indivíduos que sobreviveram.

### *Análise demográfica*

Para testar nossa hipótese nós calculamos a taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) das duas populações estudadas na mesma área a partir do modelo de projeção integral (IPM, Integral Projection Model, proposto por Easterling et al. 2000) para o intervalo de quatro anos (2010 a 2014). Os modelos de projeção integral são relacionados ao clássico modelo de matrizes (Caswell 2001), mas são mais apropriados para populações estruturadas por distribuições contínuas dos indivíduos (por exemplo, altura, diâmetro, massa), não sendo necessário que a população seja dividida em classes discretas de tamanho ou em estádios artificiais (Easterling et al. 2000). Para a realização do modelo são necessárias três funções, crescimento, sobrevivência e fecundidade, que combinadas formam a função Kernel ( $k$ ). A dinâmica da população é descrita por:

$$n(y, t + 1) = \int_L^U k(y, x)n(x, t)dx ;$$

onde  $L$  e  $U$  são os tamanhos mínimo e máximo possíveis dos indivíduos encontrados na população, respectivamente,  $n(x, t)dx$  é o número de indivíduos no estado  $x$  no tempo  $t$ , e  $y$  é o estado no tempo  $t+1$ . A função  $k$  gera as probabilidades do indivíduo de tamanho  $x$  no tempo  $t$  passar até o tamanho  $y$  no tempo  $t+1$ . Essa função também determina o número de novos indivíduos de tamanho  $y$  no tempo  $t+1$  que foram produzidos pelos indivíduos de tamanho  $x$  no tempo  $t$ .

A função kernel ( $k$ ) é composta por uma função  $p$ , que determina o crescimento e sobrevivência do indivíduo de tamanho  $x$  para  $y$  em uma progressão de tempo, e uma função  $f$  (fecundidade) que descreve o número de indivíduos recrutados de tamanho  $y$  que foram gerados por adultos de tamanho  $x$ ,

$$k(y, x) = p(x, y) + f(x, y) .$$

A função  $p(x, y)$ , por sua vez, é uma combinação da função de sobrevivência ( $s$ ) e crescimento ( $g$ ),

$$p(x, y) = s(x)g(x, y) .$$

Calculamos relações estatísticas alternativas (linear ou quadrática) para as funções de crescimento e sobrevivência e usamos o método de seleção de modelos baseado no critério de informação de Akaike para determinar qual provê o melhor ajuste para os dados (Metcalf et al. 2013; Bruna et al. 2014).

A função  $f$  (fecundidade) foi calculada considerando o número de plântulas recrutadas dividido pelo número de adultos. No caso de *E. edulis*, foram acrescentados ao modelo os valores médios de produção de sementes por adultos e a taxa de germinação de sementes na floresta através de informações da literatura (Reis 1995; Matos e Watkinson 1998) para dar maior robustez ao modelo.

As funções do modelo de projeção integral foram calculadas usando o logaritmo natural da altura ( $m$ ) dos indivíduos ( $\log(x+1)$ ), para representar o tamanho. Nas florestas tropicais a altura de uma árvore pode ser um bom representante do seu estágio de vida devido a relação entre altura, obtenção de luz no interior da floresta e maturidade reprodutiva (Poorter et al. 2005).

Nós também calculamos o intervalo de confiança (95%) para o  $\lambda$  obtido de cada uma das populações através de um *bootstrapping* com 1000 permutações.

As análises dos dados foram realizadas através do pacote IPMpack (Metcalf et al. 2013) para o software R (R Development Core Team 2014).

Calculamos a taxa de crescimento médio em altura dos indivíduos para cada uma das populações, através das diferenças entre as alturas mensuradas em cada amostragem,

excluindo-se os indivíduos que quebraram ou tombaram e os valores extremos (*outliers*) (McMahon e Parker 2015). Foi utilizado o software R (R Development Core Team 2014).

#### *Análise de perturbação retrospectiva (Life-Table Response Experiments, LTRE)*

Realizamos uma análise de perturbação retrospectiva, o fixed-design LTRE (*life-table response experiment*), para identificar as variáveis demográficas que mais contribuíram para a diferença no  $\lambda$  entre as espécies estudadas ( $\Delta\lambda$ ) (Caswell 1989, 2001), que é dada por:

$$\Delta\lambda = \lambda^{(t)} - \lambda^{(c)} \approx \sum_{ij} (a_{ij}^{(t)} - a_{ij}^{(c)}) \times \left( \frac{\partial\lambda}{\partial a_{ij}} \right) \Bigg|_{\frac{(A^{(t)} + A^{(c)})}{2}}$$

onde  $(a_{ij}^{(t)} - a_{ij}^{(c)})$  é a diferença em  $a_{ij}$  entre a matriz obtida para *E. edulis* (t) em relação à matriz obtida para *A. polyneuron* (c) e  $\partial\lambda/\partial a_{ij}$  é a sensibilidade do  $\lambda$  à mudanças em  $a_{ij}$ . Para mostrar a magnitude e direção (positiva ou negativa) da contribuição de cada taxa vital, os efeitos foram decompostos em contribuições por taxa vital (ver Caswell 2001; Yamada et al. 2007; Li et al. 2011).

A análise de perturbação retrospectiva foi realizada através do software R (R Development Core Team 2014).

#### *Análise de perturbação prospectiva (sensibilidade e elasticidade)*

Realizamos análises de perturbação prospectiva a fim de verificar como mudanças absolutas (sensibilidade) e proporcionais (elasticidade) nas taxas vitais (sobrevivência, crescimento, decrescimento e fecundidade) podem afetar o  $\lambda$  (Caswell 2000).

A sensibilidade ( $S_{ij}$ ) representa a variação do  $\lambda$  em função de uma variação de cada elemento da matriz ( $a_{ij}$ ) em termos absolutos:

$$S_{ij} = \partial\lambda / \partial a_{ij} .$$

A elasticidade ( $e_{ij}$ ) representa a variação do  $\lambda$  em função de uma variação de cada elemento da matriz ( $a_{ij}$ ) em termos relativos:

$$e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) \times S_{ij}$$

Os valores de sensibilidade foram utilizados para o cálculo da elasticidade e da análise de perturbação retrospectiva (LTRE). Os resultados das análises de perturbação prospectiva são apresentados pela elasticidade.

As análises de perturbação prospectiva foram realizadas através do pacote popbio (Stubben e Milligan 2007) no software R (R Development Core Team 2014).

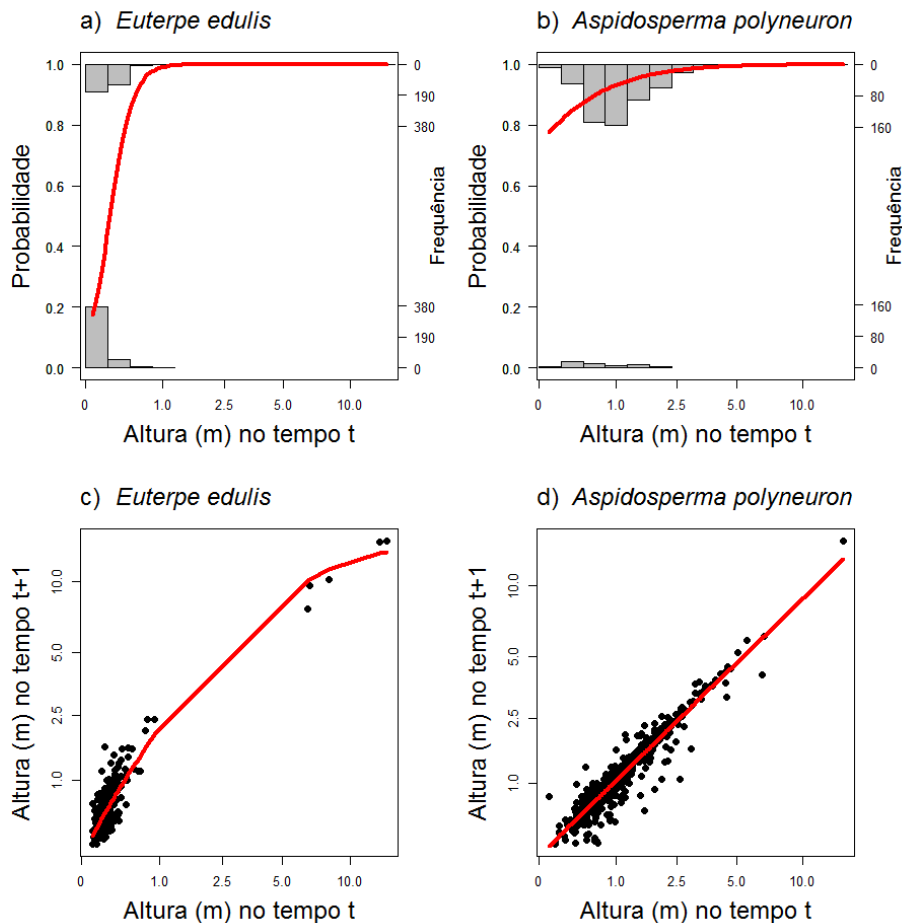
## Resultados

### *Abundância e estrutura*

Nós amostramos um total de 1353 indivíduos de *Euterpe edulis* no primeiro censo (2010) e 1536 no segundo (2014) e 600 indivíduos de *Aspidosperma polyneuron* no primeiro censo e 568 no segundo. Ambas as espécies apresentaram maior concentração de indivíduos pequenos, principalmente menores que 1,0 m de altura para *E. edulis* e entre 0,5 e 2,0 m para *A. polyneuron*. A população de *E. edulis* apresentou uma lacuna de indivíduos de alturas intermediárias. No primeiro censo não existiam indivíduos entre 1,15 e 6,50 m de altura. No segundo censo essa lacuna estava entre 2,39 e 7,70 m de altura. A população de *A. polyneuron* apresentou apenas um indivíduo acima de 7 m (14,80 m no primeiro censo e 15,25 m no segundo), sendo que a espécie pode atingir mais de 30 m de altura.

### *Demografia*

A taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) observada para o intervalo de quatro anos foi de 2,25 (2,06 – 2,41) para *E. edulis* ( $\lambda > 1$  = crescimento populacional) e 0,96 (0,94 – 0,98) para *A. polyneuron* ( $\lambda < 1$  = declínio populacional). Em ambas as espécies a probabilidade dos indivíduos sobreviverem é menor para os indivíduos com menor altura e aumenta com o tamanho da planta (Fig. 1a, b). Porém a probabilidade de sobrevivência dos menores indivíduos de *E. edulis* é de aproximadamente 20% (Fig. 1a) enquanto que aproximadamente 80% dos menores indivíduos de *A. polyneuron* sobreviveram no período (Fig. 1b).



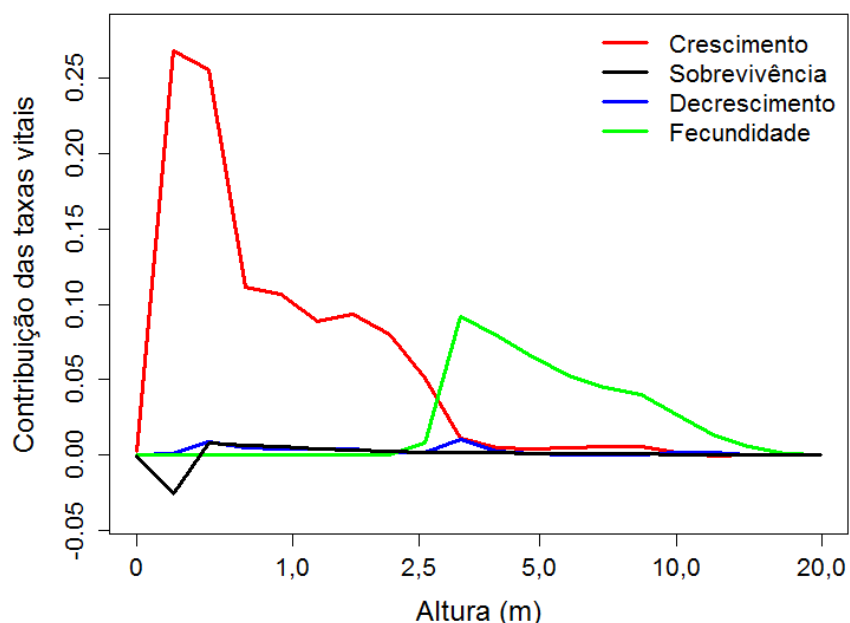
**Fig. 1** Probabilidade de sobrevivência (a, b) e relação da altura dos indivíduos no tempo t (2010) com a altura dos indivíduos no tempo t+1 (2014) (c, d) dos indivíduos de *Euterpe edulis* e *Aspidosperma polyneuron*. Em “a” e “b”, a curva representa a taxa de sobrevivência de indivíduos em diferentes alturas e os histogramas representam a frequência de indivíduos que sobreviveram (superior) e morreram (inferior) em diferentes classes de altura em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil

Em *E. edulis* o crescimento é maior para os menores indivíduos da população e diminui com o tamanho (Fig. 1c). A taxa de crescimento médio em altura da população foi de  $8,1 \pm 0,41 \text{ cm ano}^{-1}$ . O crescimento máximo observado foi de  $73,75 \text{ cm ano}^{-1}$ . O crescimento em *A. polyneuron* apresenta melhor ajuste com a função linear (Fig. 1d) e a taxa de crescimento médio em altura da população foi de  $3,1 \pm 0,18 \text{ cm ano}^{-1}$  (excluindo os indivíduos que diminuíram de tamanho por quebra ou tombamento). O crescimento máximo observado foi de  $19,75 \text{ cm ano}^{-1}$ . No intervalo de quatro anos a maioria dos

indivíduos sobreviventes da espécie *A. polyneuron* cresceu (Fig.1d), sendo que, 61,6% dos indivíduos cresceram mais de 0,5 cm ano<sup>-1</sup>, 10,5% permaneceram com o mesmo tamanho (consideramos indivíduos que cresceram ou diminuíram até 0,5 cm ano<sup>-1</sup>) e 27,9% diminuíram devido a quebras ou tombamentos. A média de indivíduos ingressantes por adulto no período estudado foi de 100,6 para *E. edulis* (503 recrutas e cinco adultos) e 13 para *A. polyneuron* (13 recrutas e um adulto).

#### Análise de perturbação retrospectiva

Os resultados do LTRE revelaram que a diferença no  $\lambda$  entre as populações é principalmente devido ao crescimento de indivíduos entre 0,30 e 2,50 m de altura e a fecundidade de *E. edulis* em relação à *A. polyneuron* (Fig. 2 e Tabela 2).



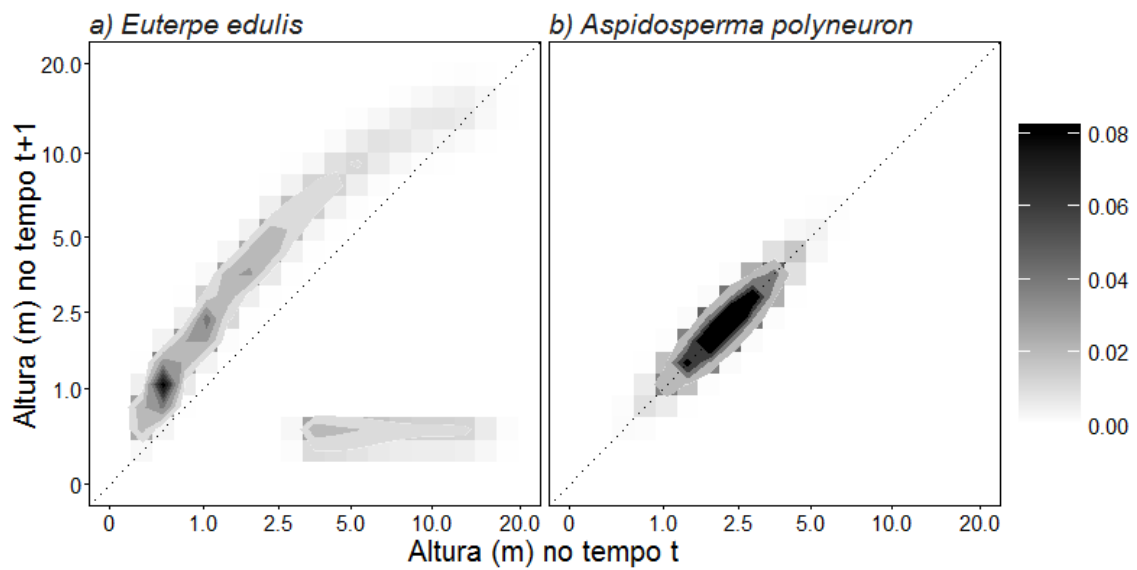
**Fig. 2** Resultados da análise de perturbação retrospectiva (LTRE, *life-table response experiments*). A figura apresenta a contribuição das taxas vitais (sobrevivência, crescimento, decrescimento e fecundidade) nos valores das taxas finitas de crescimento populacional ( $\lambda$ ) de *Euterpe edulis* em relação à *Aspidosperma polyneuron*

**Tabela 2** Análise de perturbação retrospectiva (LTRE, *life-table response experiments*) para as populações de *Euterpe edulis* e *Aspidosperma polyneuron* em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil. A tabela apresenta a contribuição das taxas vitais (sobrevivência, crescimento, decrescimento e fecundidade) nos valores das taxas finitas de crescimento populacional ( $\lambda$ ) de *Euterpe edulis* em relação à *Aspidosperma polyneuron*. A primeira coluna (Cont. LTRE) representa a contribuição média real no  $\lambda$ . A segunda coluna (Cont. LTRE (%)) representa a contribuição relativa dos valores absolutos (em módulo) no  $\lambda$

<b>Taxa vital</b>	<b>Cont. LTRE</b>	<b>Cont. LTRE (%)</b>
<b>Sobrevivência</b>	0,010	0,6
<b>Crescimento</b>	1,096	69,3
<b>Decrescimento</b>	0,048	3,0
<b>Fecundidade</b>	0,427	27,0

#### *Análise de perturbação prospectiva*

Em *E. edulis* a elasticidade apresentou altos valores para o crescimento de indivíduos jovens, principalmente entre 0,3 e 1,0 m de altura e para a fecundidade (Fig. 3a). Em *A. polyneuron* a sobrevivência de indivíduos entre 1,4 e 3,5 m de altura apresentou os maiores valores (Fig. 3b).



**Fig. 3** Elasticidade para as populações de *Euterpe edulis* e *Aspidosperma polyneuron* entre o tempo  $t$  e  $t+1$  em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil. A escala de diferentes tons de cinza até o preto indica um gradiente de magnitude da elasticidade. O gradiente de tons sobre a diagonal representa apenas sobrevivência e o acima da diagonal representa sobrevivência com crescimento. Gradiente de tons no canto inferior direito representa a fecundidade

## Discussão

As duas espécies que foram alvo de exploração no passado apresentaram comportamento populacional distinto, *Aspidosperma polyneuron* apresentou declínio populacional enquanto *Euterpe edulis* apresentou alto crescimento populacional. As estratégias de vida das duas espécies foram diferentes. Os indivíduos da população de *A. polyneuron* têm crescimento em altura e diâmetro muito lento e demoram a atingir a maturidade reprodutiva e a repor os adultos removidos no processo de exploração quando comparado com *E. edulis*, e, por consequência, ocorre baixo recrutamento. A população de *E. edulis* demonstra grande capacidade de regeneração, principalmente pelo crescimento rápido dos indivíduos menores, mas ainda preocupa pelo baixo número de indivíduos de tamanhos intermediários (entre 2,0 e 6,0 m de altura), uma das consequências da exploração no passado. Os resultados reforçam a importância de áreas protegidas, como o Parque Estadual Mata São Francisco na manutenção de espécies e, obviamente, também reforçam que as características de cada espécie são determinantes para a sua regeneração, indicando a importância do conhecimento destas diferentes características para intervenções no processo de recuperação de áreas com histórico de exploração, caso necessário.

### *Os vestígios da exploração na estrutura e dinâmica das populações*

O processo de exploração que ocorreu na área de estudo foi similar ao que ocorreu na maioria das áreas remanescentes de Mata Atlântica no Brasil. Uma exploração desordenada, não sustentável e com o objetivo de suprir as necessidades das populações humanas próximas à floresta (Câmara 2003). O palmitero (*E. edulis*) era utilizado para a alimentação através da extração do palmito (região próxima ao meristema apical) e por consequência resultava na morte da planta (Reis 1995), o estipe também era aproveitado

na construção de casas e as folhas para a cobertura. A peroba-rosa (*A. polyneuron*) foi extremamente explorada no processo de colonização sendo a principal matéria prima para a construção de casas na região. Troncos serrados de *A. polyneuron* ainda podem ser observados por todo o PEMSf devido à alta densidade da madeira. Em ambas espécies o processo de exploração resultou, a princípio, em um mesmo problema ecológico com impacto direto nas populações, isto é, a retirada de indivíduos adultos reprodutivos. Por consequência ocorreu a diminuição na produção de frutos e sementes e no recrutamento de novos indivíduos para a população, o que pode explicar as lacunas de indivíduos observadas na estrutura de ambas as populações.

O baixo número de adultos e de indivíduos abaixo de 0,5 m de altura em *A. polyneuron* são indicativos do processo de exploração. Nossos resultados indicam que a maior parte dos indivíduos encontrados acima de 0,5 m de altura são sobreviventes do período anterior à criação da área protegida. Se um indivíduo da espécie crescesse no ritmo médio observado da população ( $3,1 \text{ cm ano}^{-1}$ ) este levaria cerca de 20 anos para atingir 0,62 m. A alta taxa de sobrevivência de jovens observada para a espécie reforça essa inferência. O crescimento observado dos indivíduos de *A. polyneuron* está de acordo com o encontrado em outros trabalhos (Fonseca 2001; Franci 2009). Sendo assim, o lento crescimento dos indivíduos não permitiu que os adultos suprimidos pela exploração fossem repostos por indivíduos mais jovens, explicando o baixo número de adultos e regenerantes.

A falta de indivíduos de tamanho intermediário (entre 2,0 e 7,0 m de altura) observada na população de *E. edulis* também foi encontrada em outros estudos na região (Cavalheiro 1992; Rodrigues et al. 2016). A falta de indivíduos nessa faixa de tamanho pode estar associada à exploração antrópica (Portela et al. 2010a, b; Rodrigues et al. 2016). A lacuna de indivíduos que observamos em 2014 entre 2,39 e 7,70 m de altura

estava entre 1,15 e 6,50 m em 2010. No passado essa lacuna possivelmente esteve na faixa de indivíduos mais jovens (regenerantes) como consequência da ausência de adultos reprodutivos.

A diferença nas lacunas de indivíduos encontrada nas duas populações estudadas pode ser explicada principalmente pela velocidade de transição dos indivíduos para tamanhos maiores. *Euterpe edulis* apresenta transição mais rápida do que *A. polyneuron*, permitindo que indivíduos jovens alcancem o tamanho reprodutivo em menos tempo. Mais avaliações dessas populações ao longo do tempo são importantes para acompanhar as consequências dessas lacunas de indivíduos nas duas populações em longo prazo.

#### *Diferenças nas estratégias de vida das populações*

A taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) de *E. edulis* foi alta quando comparada com *A. polyneuron* e com outros estudos realizados também com *E. edulis* (Portela et al. 2010a, b). O rápido crescimento de indivíduos de até 2,5 m de altura e o recrutamento foram os principais responsáveis pelo crescimento da população de *E. edulis*. Esta espécie tem maior taxa de crescimento de indivíduos jovens em ambientes com 20 a 30% de luz (Nakazono et al. 2001). Esses valores de luminosidade são comumente encontrados em áreas com clareiras ou modificadas pelo homem (Venturoli et al. 2012). Na área do presente estudo a abertura do dossel está entre 8 e 33% (Rodrigues et al. 2016).

O recrutamento também contribuiu para o crescimento populacional de *E. edulis*. A produção anual de propágulos chega a 4800 por adulto (Reis 1995) e a taxa de germinação é alta, variando de 54 (Matos e Watkinson 1998) a 90% (Pizo et al. 2006). Em *E. edulis* a mortalidade de indivíduos jovens é diretamente proporcional à densidade

(Matos et al. 1999). Sendo assim, os altos valores de recrutamento podem explicar as taxas de mortalidade de indivíduos pequenos, que chegou a 80%.

A taxa de sobrevivência é alta para os indivíduos de todos os tamanhos da população de *A. polyneuron*. Os indivíduos mais jovens geralmente são mais vulneráveis à mortalidade na maioria das espécies vegetais (Crawley 1997), mas *A. polyneuron* apresentou sobrevivência de aproximadamente 80% nos indivíduos menores. *Aspidosperma polyneuron* apresenta alta densidade da madeira e grande investimento em diâmetro do caule em detrimento de altura (Bovolenta 2011; Batista et al. 2014), permitindo grande estabilidade mecânica e maior resistência a danos físicos e a predadores. O investimento em resistência pode explicar os altos valores de sobrevivência da espécie, mas também ajuda a explicar a baixa taxa de crescimento dos indivíduos. Algumas espécies aplicam a energia em mecanismos de defesa e resistência em detrimento do investimento em crescimento, *trade-off* crescimento/defesa (Fine et al. 2006). Segundo Loehle (2000) espécies de grande porte, como *A. polyneuron*, geralmente terão crescimento lento, maturidade reprodutiva tardia e grande investimento em defesa. Espécies de estratégia de vida similares a *A. polyneuron* são encontradas e obtêm sucesso competitivo em diferentes ecossistemas (Petit e Hampe 2006). Porém, a ação do homem exerce impacto de uma magnitude que grande parte das espécies pode não ter experimentado em sua trajetória evolutiva, e, portanto, causam um dano com grande potencial de extinção (Jablonski 2001).

#### *Implicações para a conservação das espécies*

Os resultados de sensibilidade e elasticidade indicaram que a fecundidade e a transição de indivíduos para tamanhos maiores em *E. edulis* e a sobrevivência de indivíduos entre 0,5 e 2,0 m de altura em *A. polyneuron* são críticos para a manutenção

dessas populações, ou seja, alterações futuras nessas variáveis demográficas podem ter impacto significativo no  $\lambda$  e, portanto, necessitam ser foco nas estratégias de conservação dessas espécies na área estudada. Considerando um cenário futuro determinístico, a proteção implantada há 20 anos nessa área deve continuar a garantir o alto crescimento e fecundidade de *E. edulis* e baixa mortalidade de *A. polyneuron*. Tal cenário é promissor para *E. edulis* que cresce em ritmo acelerado para reestruturar a população. O acompanhamento dessa população ao longo do tempo é necessário para identificar oscilações no ritmo de crescimento e mudanças na estrutura da população. Com base nos resultados apresentados neste estudo, a situação de *A. polyneuron* na área estudada é mais crítica e o risco de extinção local existe, principalmente pelo baixo recrutamento e baixa perspectiva de reposição dos adultos removidos pela exploração. Baseado em trabalhos de manejo de espécies longevas (Peña-Claros et al. 2008; Villegas et al. 2009) indicamos a realização de um estudo de longo prazo para viabilizar o manejo de *A. polyneuron* na área. O estudo proposto deve considerar o controle de espécies de lianas para evitar a morte prematura de adultos remanescentes de *A. polyneuron* e aumentar de maneira moderada a luminosidade que favorece o crescimento de jovens (Peña-Claros et al. 2008). A transferência de mudas e sementes de indivíduos da espécie provenientes de outras áreas, para repor a falta de regenerantes e conservar a diversidade genética da espécie, também deve ser considerada (Toresan et al. 2005). A criação de corredores ecológicos para conectar a área com outros remanescentes florestais também é importante para contribuir com o aumento no fluxo de polinizadores e de propágulos (Tewksbury et al. 2002).

Estratégias de conservação baseadas em espécies, como *E. edulis* e *A. polyneuron*, podem contribuir para a conservação do ecossistema como um todo (Simberloff 1998). A existência de áreas de proteção como o Parque Estadual Mata São Francisco é

fundamental para conservarmos a biodiversidade ainda presente nos ecossistemas remanescentes, além disso, esse estudo e outros realizados em diferentes áreas (Nicole et al. 2005; Portela et al. 2010b) indicam que áreas protegidas também contribuem para a manutenção de espécies que se apresentam em risco de extinção.

## Referências

- Andam KS, Ferraro PJ, Pfaff A, et al. (2008) Measuring the effectiveness of protected area networks in reducing deforestation. *Proc Natl Acad Sci* 105:16089–16094
- Batista NA, Bianchini E, Carvalho ES, Pimenta JA (2014) Architecture of tree species of different strata developing in environments with the same light intensity in a semideciduous forest in southern Brazil. *Acta Bot Bras* 28:34–45
- Bessa-Junior O, Muller ACP, Zaninelli L, et al. (2010) Nota técnica IPARDES número 13: Dinâmica Ambiental do Estado do Paraná. IPARDES, Curitiba
- Bovolenta YR (2011) Influência do estado de conservação de fragmentos florestais na estrutura de populações de espécies arbóreas de diferentes estratos verticais. Dissertação, Universidade Estadual de Londrina
- Brashares JS, Arcese P, Sam MK (2001) Human demography and reserve size predict wildlife extinction in West Africa. *Proc R Soc London B Biol Sci* 268:2473–2478
- Bruna EM, Izzo TJ, Inouye BD, Vasconcelos HL (2014) Effects of mutualist partner identity on plant demography. *Ecology* 95:3237–3243
- Câmara IG (2003) Brief history of conservation in the Atlantic forest. In: Galindo-Leal C, Câmara IG (eds) *Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*. Island Press, Washington, pp 31–42
- Capobianco JPR (2001) Dossiê mata atlântica. Instituto Socioambiental, São Paulo
- Carvalho PER (1994) Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. EMBRAPA-CNPQ, Brasília
- Carvalho PER (2003) Espécies arbóreas brasileiras. EMBRAPA Informação Tecnológica, Brasília

- Caswell H (1989) Analysis of life table response experiments. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecol Modell* 46:221–237
- Caswell H (2000) Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81:619–627
- Caswell H (2001) Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland
- Cavalheiro AL (1992) Aspectos demográficos e fenológicos do palmiteiro (*Euterpe edulis* Mart.), na parte norte do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Monografia, Universidade Estadual de Londrina, Londrina
- Caviglione JH, Kiihl LRB, Caramori PH, et al. (2000) Cartas climáticas do Estado do Paraná. IAPAR, Londrina
- Cerisola CM, Antunes AZ, Port-Carvalho M (2007) Consumo de frutos de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) por vertebrados no Parque Estadual Alberto Lofgren, São Paulo, sudeste do Brasil. *IF Sér Reg* 31:167–171
- CONAMA-Conselho Nacional do Meio Ambiente (1992) Resoluções CONAMA. SEMAM/CONAMA/IBAMA, Brasília
- Crawley MJ (1997) Plant Ecology, 2nd edn. Blackwell, Oxford
- Cruz CBM, Vicens RS (2007) Levantamento da cobertura vegetal nativa do bioma Mata Atlântica. IESB/UFRJ/UFF, PROBIO/Ministério do Meio Ambiente, Rio de Janeiro
- Easterling MR, Ellner SP, Dixon PM (2000) Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81:694–708
- EMBRAPA Solos (1999) Sistema brasileiro de classificação de solos. EMBRAPA produção de informação, Rio de Janeiro
- Fantini AC, Nodari RO, Reis MS, et al. (1997) Estimativa da produção de palmito em

- plantas de palmito (*Euterpe edulis* Martius) a partir de características fenotípicas. *Rev Árvore* 21:49–57
- Fine PVA, Miller ZJ, Mesones I, et al. (2006) The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology* 87:S150–S162
- Fonseca MG (2001) Aspectos demográficos de *Aspidosperma polyneuron* Mull. Arg. (Apocynaceae) em dois fragmentos de floresta semidecídua no município de Campinas, SP. Dissertação, Universidade Estadual de Campinas
- Franci LC (2009) Estudo populacional de *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae) em áreas topograficamente distintas de um fragmento de floresta estacional semidecidual do sul do Brasil. Monografia, Universidade Estadual de Londrina
- Gaston KJ, Jackson SF, Cantú-Salazar L, Cruz-Piñón G (2008) The ecological performance of protected areas. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:93–113
- Gaveau DLA, Kshatriya M, Sheil D, et al. (2013) Reconciling forest conservation and logging in Indonesian Borneo. *PLoS One* 8:e69887
- Geldmann J, Barnes M, Coad L, et al. (2013) Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss and population declines. *Biol Conserv* 161:230–238
- Harris LD, Silva-Lopez G (1992) Forest fragmentation and the conservation of biological diversity. In: Fiedler PL, Jain SK (eds) *Conservation biology*. Chapman and Hall, New York, pp 197–237
- IAP-Instituto Ambiental do Paraná (2008) Lista oficial de espécies da flora ameaçadas de extinção no Paraná. IAP, Curitiba
- Jablonski D (2001) Lessons from the past: evolutionary impacts of mass extinctions. *Proc*

Natl Acad Sci 98:5393–5398

Jenkins CN, Joppa L (2009) Expansion of the global terrestrial protected area system.

Biol Conserv 142:2166–2174

Larach JOI, Cardoso A, Carvalho AP, et al. (1984) Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado do Paraná. IAPAR, EMBRAPA-SNLCS, Londrina

Li S, Yu F, Werger MJA, et al. (2011) Habitat-specific demography across dune fixation stages in a semi-arid sandland: understanding the expansion, stabilization and decline of a dominant shrub. J Ecol 99:610–620

Lima RAF, Mori DP, Pitta G, et al. (2015) How much do we know about the endangered Atlantic Forest? Reviewing nearly 70 years of information on tree community surveys. Biodivers Conserv 24:2135–2148

Loehle C (2000) Strategy space and the disturbance spectrum: a life-history model for tree species coexistence. Am Nat 156:14–33

Lorenzi H (2002) Árvores Brasileiras. Instituto Plantarum, Nova Odessa

Martinelli G, Moraes MA (2013) Livro vermelho da flora do Brasil. CNCFlora, Rio de Janeiro

Matos D, Watkinson A (1998) The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in southeastern Brazil. Biotropica 30:595–603

Matos DMS, Freckleton RP, Watkinson AR (1999) The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. Ecology 80:2635–2650

McMahon SM, Parker GG (2015) A general model of intra-annual tree growth using dendrometer bands. Ecol Evol 5:243–254

Metcalf CJE, McMahon SM, Salguero-Gómez R, Jongejans E (2013) IPMpack: an R

- package for integral projection models. *Methods Ecol Evol* 4:195–200
- MMA-Ministério do Meio Ambiente (2016) Áreas protegidas: O que são?  
<http://www.mma.gov.br/areas-protegidas/unidades-de-conservacao/o-que-sao>.  
Accessed 20 Nov 2015
- Nakazono EM, Costa MC Da, Futatsugi K, Paulilo MTS (2001) Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. *Rev Bras Bot* 24:173–179
- Newbold T, Hudson LN, Hill SLL, et al. (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520:45–50
- Nicole F, Brzosko E, Till-Bottraud I (2005) Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: longevity, stability and persistence. *J Ecol* 93:716–726
- Nunes WH, Andrade AM, Brito EO (1999) Produção de chapas de partículas do estipe de *Euterpe edulis* Martius (Palmitreiro). *Floresta e Ambiente* 6:95–105
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol Earth Syst Sci Discuss* 4:439–473
- Peña-Claros M, Peters EM, Justiniano MJ, et al. (2008) Regeneration of commercial tree species following silvicultural treatments in a moist tropical forest. *For Ecol Manage* 255:1283–1293
- Perina BB (2011) Fenologia de espécies arbóreas de uma Floresta Estacional Semidecidual do Sul do Brasil. Dissertação, Universidade Estadual de Londrina, Londrina
- Petit RJ, Hampe A (2006) Some evolutionary consequences of being a tree. *Annu Rev Ecol Syst* 187–214
- Pizo MA, Von Allmen C, Morellato LPC (2006) Seed size variation in the palm *Euterpe*

- edulis* and the effects of seed predators on germination and seedling survival. *Acta Oecol* 29:311–315
- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Woell H (2005) Beyond the regeneration phase: differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. *J Ecol* 93:256–267
- Portela RCQ, Bruna EM, Santos FAM (2010a) Demography of palm species in Brazil’s Atlantic forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. *Biodivers Conserv* 19:2389–2403
- Portela RCQ, Bruna EM, Santos FAM (2010b) Are protected areas really protecting populations? A test with an Atlantic rain forest palm. *Trop Conserv Sci* 3:361–372
- R Development Core Team (2014) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena
- Reis A (1995) Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius (Palmae) em uma floresta ombrófila densa Montana da Encosta Atlântica em Blumenau, SC. Tese, Universidade Estadual de Campinas
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al. (2009) The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153
- Rodrigues DR, Bovolenta YR, Pimenta JA, Bianchini E (2016) Height structure and spatial pattern of five tropical tree species in two seasonal semideciduous forest fragments with different conservation histories. *Rev Árvore* 40:395–405
- Simberloff D (1998) Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biol Conserv* 83:247–257

- Stubben C, Milligan B (2007) Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *J Stat Softw* 22:1–23
- Tewksbury JJ, Levey DJ, Haddad NM, et al. (2002) Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proc Natl Acad Sci* 99:12923–12926
- Tomé M, Miglioranza E, Vilhena AHT, Fonseca EP (1999) Composição florística e fitossociológica do Parque Estadual Mata São Francisco. *Rev Inst Florest* 11:12–23
- Torezan JMD, Souza RF, Ruas PM, et al. (2005) Genetic variability of pre and post-fragmentation cohorts of *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg. (Apocynaceae). *Braz Arch Biol Technol* 48:171–180
- Venturoli F, Franco AC, Fagg CW, Felfili JM (2012) Regime de luz em uma floresta estacional semidecídua sob manejo, em Pirenópolis, Goiás. *Rev Árvore* 36:1135–1144
- Villegas Z, Peña-Claros M, Mostacedo B, et al (2009) Silvicultural treatments enhance growth rates of future crop trees in a tropical dry forest. *For Ecol Manage* 258:971–977
- Watson JEM, Dudley N, Segan DB, Hockings M (2014) The performance and potential of protected areas. *Nature* 515:67–73
- Yamada T, Zuidema PA, Itoh A, et al. (2007) Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. *J Ecol* 95:332–342
- Zama MY, Bovolenta YR, Carvalho ES, et al. (2012) Florística e síndromes de dispersão de espécies arbustivo-arbóreas no Parque Estadual Mata São Francisco, PR, Brasil. *Hoehnea* 39:369–378

## **Anexo I - Cópia das normas do periódico *Biodiversity and Conservation***

### **Biodiversity and Conservation**

Instructions for Authors

#### **General**

##### Language

The journal's language is English. British English or American English spelling and terminology may be used, but either one should be followed consistently throughout the article. Authors are responsible for ensuring the language quality prior to submission.

##### Spacing

Please double-space all material, including notes and references.

##### Nomenclature

This is not a taxonomic journal and does not publish new scientific names of species or other ranks except in exceptional circumstances. The correct names of organisms conforming with the international rules of nomenclature must be used, but author citations of names are to be omitted except in exceptional cases where full bibliographic references to the original publication are justified.

#### **Manuscript Submission**

Submission of a manuscript implies: that the work described has not been published before; that it is not under consideration for publication anywhere else; that its publication has been approved by all co-authors, if any, as well as by the responsible authorities – tacitly or explicitly – at the institute where the work has been carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation.

##### Permissions

Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format and to include evidence that such permission has been granted when submitting their papers. Any material received without such evidence will be assumed to originate from the authors.

##### Online Submission

Please follow the hyperlink “Submit online” on the right and upload all of your manuscript files following the instructions given on the screen.

#### **Article Types**

##### Original Research (9,000):

Manuscripts which are based on newly generated data which has not previously been published or new analyses of existing data sets. Topics which are likely to be of interest to a wide range of biodiversity scientists and conservationists are given priority, although local studies or ones restricted to one or a few species may be considered if they serve as case studies or include some novel approach. Articles dealing with several groups of

organisms and wide geographical areas are generally welcome. Ecological or genetic papers will be considered only where they contribute to the core themes of the journal. Also, this is not a taxonomic journal, and papers which describe new species or propose new systematic arrangements will not normally be considered. In addition, author citations of scientific names are not to be included. The title page should be organized as in the section "Title page". This should be followed by an Abstract (150-250 words) and Key words (ones not in the title). The Introduction should place the work in a broader context and make the objectives clear. Methods and Results sections normally follow, and articles close with a Discussion of the results. Subheadings and alternative headings may be used where appropriate. References must follow the style given in "References", and be followed by Figure captions, Figures, and Tables (in that order).

#### Review Article (12,000):

Unsolicited reviews are encouraged, generally should have a global or regional perspective, and may concern particular groups of organisms or methodologies. They are generally prepared by experienced researchers with special in-depth knowledge of the topic. Extensive lists of references are expected. The general guidance given for Original Research submissions should be followed, but the system of headings and subheadings generally varies depending on the topic. Reviews generally include indications of outstanding issues to be addressed, and directions future work could take to elucidate those issues. If in doubt whether a review topic might be suitable, please contact the Editor-in-Chief prior to preparation and submission.

#### Invited Reviews (12,000):

Invited Reviews are ones which the Review Editor has invited, and are generally on subjects of wide or topical interest, or which may be controversial. The Reviews Editor makes invitations on the basis of her own experience with inputs from the journal's Associate Editors. Otherwise, the guidance given under "Review Article" above applies.

#### Book Review (12,000):

The journal no longer publishes individual book reviews as separate items, but combines book reviews and notices into batches which are issued one or two times each year. Authors wishing to submit reviews of books they have received should first check with the Editor-in-Chief whether the titles are already being covered. Publishers wishing to have titles considered for inclusion should send them to the Editor-in-Chief.

#### Commentary (2,000):

Remarks on particular topical issues or criticisms of published work in this or other journals, often controversial and bringing attention to matters of concern. They should follow the general guidance under "Original Articles", and require an Abstract, but the internal structure will depend on the topic. Commentaries do not generally include original previously unpublished data.

#### Letter to the Editor (1,000):

Opinions or criticisms drawing attention to issues of concern, or pointing out errors or inadequacies in Original Research articles published either in this journal or in other journals, are now welcome. They can be controversial, but need to cite supporting evidence for views expressed. No Abstract is required, no headings or subheadings are generally necessary, and References should normally not exceed 10-15.

The word count should include title, abstract, keywords, body of the text, figures, and tables but excluding authors affiliations, references and on-line supplementary material.

## **Title page**

### Title Page

The title page should include:

- The name(s) of the author(s)
- A concise and informative title
- The affiliation(s) and address(es) of the author(s)
- The e-mail address, telephone and fax numbers of the corresponding author

### Abstract

Please provide an abstract of 150 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

### Keywords

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

## **Text**

### Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

- Use a normal, plain font (e.g., 10-point Times Roman) for text.
- Use italics for emphasis.
- Use the automatic page numbering function to number the pages.
- Do not use field functions.
- Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.
- Use the table function, not spreadsheets, to make tables.
- Use the equation editor or MathType for equations.
- Save your file in docx format (Word 2007 or higher) or doc format (older Word versions).

Manuscripts with mathematical content can also be submitted in LaTeX.

- [LaTeX macro package \(zip, 182 kB\)](#)

### Headings

Please use no more than three levels of displayed headings.

### Abbreviations

Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

### Footnotes

Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They should also not contain any figures or tables.

Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data). Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols.

Always use footnotes instead of endnotes.

### Acknowledgments

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section on the title page. The names of funding organizations should be written in full.

## References

### Citation

Cite references in the text by name and year in parentheses. Some examples:

- Negotiation research spans many disciplines (Thompson 1990).
- This result was later contradicted by Becker and Seligman (1996).
- This effect has been widely studied (Abbott 1991; Barakat et al. 1995a, b; Kelso and Smith 1998; Medvec et al. 1999, 2000).

### Reference list

The list of references should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Do not use footnotes or endnotes as a substitute for a reference list.

Reference list entries should be alphabetized by the last names of the first author of each work. Order multi-author publications of the same first author alphabetically with respect to second, third, etc. author. Publications of exactly the same author(s) must be ordered chronologically.

- Journal article  
Gamelin FX, Baquet G, Berthoin S, Thevenet D, Nourry C, Nottin S, Bosquet L (2009) Effect of high intensity intermittent training on heart rate variability in prepubescent children. *Eur J Appl Physiol* 105:731-738. doi: 10.1007/s00421-008-0955-8  
Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of “et al” in long author lists will also be accepted:  
Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 965:325–329
- Article by DOI  
Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med*. doi:10.1007/s001090000086
- Book  
South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics*. Blackwell, London
- Book chapter  
Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) *The rise of modern genomics*, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257
- Online document  
Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007
- Dissertation  
Trent JW (1975) *Experimental acute renal failure*. Dissertation, University of California

Always use the standard abbreviation of a journal’s name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations, see

- ISSN LTWA

## Capítulo 2

# **Estratégias demográficas de oito espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos em um fragmento de floresta estacional semidecidual do sul do Brasil**

Artigo a ser submetido no periódico *Journal of Tropical Ecology*

## RESUMO

O estudo de estratégias demográficas contribui para entendermos a dinâmica de populações e de comunidades e a coexistência ou extinção de populações em habitats modificados pelo homem. Cada população apresenta estratégias demográficas singulares de acordo com características da espécie, moderado pelo habitat e influenciado por distúrbios e pela dinâmica sucessional. Estudos de aspectos demográficos de diferentes espécies em habitats modificados são raros. Este estudo busca entender como espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos se comportam demograficamente em uma área que foi explorada e se encontra em processo de regeneração. Calculamos a taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) de oito populações a partir do modelo de projeção integral (IPM) e realizamos análises de perturbação retrospectiva (LTRE) e prospectiva (sensibilidade e elasticidade). As espécies apresentaram estratégias demográficas diferentes. A maioria das populações, independentemente das espécies serem características de início ou final de sucessão, apresentou estabilidade populacional, porém, os meios que levaram à estabilidade no período estudado foram diferentes para cada uma delas. A sobrevivência foi o parâmetro demográfico que mais contribuiu para o  $\lambda$ , seja positiva ou negativamente. Os resultados indicaram grande diversidade de estratégias demográficas, sendo que cada espécie tem uma combinação única de contribuições das taxas vitais da população (crescimento, sobrevivência, decrescimento e fecundidade) para o  $\lambda$ , o que certamente interfere na coexistência e manutenção da diversidade de espécies em habitats modificados.

**Palavras-chave:** ecologia de populações, ecologia vegetal, experimento de resposta de tabela de vida (LTRE), Mata Atlântica, modelos de projeção integral (IPM)

## ABSTRACT

The study of demographic strategies contributes to understanding the dynamics of populations and communities and the coexistence or extinction of populations in habitats modified by humans. Each population has unique demographic strategies according to characteristics of the species, moderated by habitat and influenced by disturbances and successional dynamics. Studies of demographic aspects of different species in modified habitats are rare. This study aims to understand how tree species of different ecological groups behave demographically in a exploited area in regeneration process. We calculated the population growth rate ( $\lambda$ ) of eight populations using integral projection model (IPM) and performed retrospective (LTRE) and prospective (sensitivity and elasticity) perturbation analyzes. The species showed different demographic strategies. The most of the populations showed population stability, regardless of whether they were early or late successional species. However, the demographic strategies that led to stability were different for each species. Survival was the demographic parameter that most contributed to the population growth rate, positively or negatively. The results showed a great diversity of demographic strategies. Each species has a unique combination of vital rates contribution (growth, survival, shrinkage and fecundity) to  $\lambda$ , it certainly interferes in the coexistence and maintenance of species diversity in modified habitats.

**Keywords:** Atlantic forest, integral projection models (IPM), life-table response experiments (LTRE), plant ecology, population ecology

## INTRODUÇÃO

O estudo de estratégias demográficas em plantas é essencial para entender a dinâmica de populações e comunidades (García & Zamora 2003, Grime 2001, Loehle 2000). Além das diferenças na morfologia e fisiologia, as características de história de vida têm consequências sobre a coexistência de plantas (García & Zamora 2003, Grime 2001, Loehle 2000). A teoria das histórias de vida prediz que espécies especializadas em ambientes efêmeros e ricos em recursos (por exemplo, clareiras florestais ricas em luz) têm grande capacidade de colonização e se apropriam de recursos rapidamente, resultando em crescimento rápido, maturidade reprodutiva precoce, grande produção de sementes e ciclo de vida curto (Denslow 1987, Pianka 1970, Wright *et al.* 2003). Em contraste, espécies especializadas em ambientes estáveis e de recursos limitantes têm sobrevivência alta, maturidade reprodutiva tardia e ciclos de vida longos (Denslow 1987, Pianka 1970, Wright *et al.* 2003).

Em florestas tropicais, essas duas estratégias de vida extremas, podem ser representadas por espécies arbóreas de início de sucessão (iniciais) e por espécies tolerantes à sombra que aparecem tardiamente no processo sucessional (tardias). As espécies iniciais apresentam taxas altas de crescimento e mortalidade, estão ligadas às clareiras e tendem a entrar em declínio populacional quando a floresta se regenera. As espécies tardias apresentam crescimento lento e baixa mortalidade, que permitem a sobrevivência e crescimento no sub-bosque sombreado da floresta (Condit *et al.* 1996, Swaine & Whitmore 1988, Wright *et al.* 2003). Essa divisão, contudo, não consegue contemplar a grande diversidade ecológica encontrada em espécies arbóreas. A combinação de características ecológicas (por exemplo, grau de tolerância à sombra, estratégia de dispersão de sementes, estrato vertical da floresta que ocupa) definirá uma resposta comportamental única, frente à heterogeneidade do habitat, para cada espécie.

Com isso, nenhuma espécie pode ser considerada melhor competidora sobre todas as circunstâncias, e uma variedade de espécies são capazes de coexistir, resultando em uma comunidade com grande diversidade de estratégias de vida (Loehle 2000).

A identificação dos padrões e estratégias demográficas é essencial para prever a persistência, a extinção e a diversificação de populações (Metcalf & Pavard 2007), principalmente em um cenário cada vez mais comum de ecossistemas florestais modificados pelo homem. Florestas em regeneração têm um papel vital na conservação da diversidade de espécies (Chazdon *et al.* 2009). Entender como as florestas modificadas pelo homem e as espécies presentes nelas se comportam comparativamente às florestas conservadas, no que diz respeito à estrutura, dinâmica, função e composição, é necessário e urgente (Morris 2010), uma vez que grande parte das florestas tropicais no mundo é modificada e grande parte da biodiversidade do planeta está presente nessas florestas (Newbold *et al.* 2015).

A fragmentação, a exploração de madeira e de produtos não madeireiros, a urbanização e as mudanças climáticas são alguns dos fatores que alteram as condições bióticas e abióticas de uma floresta (Morris 2010). Essas alterações criam novos habitats, modificando as características físicas do ambiente e a biota local. O efeito é uma grande heterogeneidade no espaço e no tempo. Essa heterogeneidade afeta, por exemplo, a disponibilidade de luz (e, conseqüentemente, a umidade e a temperatura) que muda por intermédio da dinâmica sucessional (Lebrija-Trejos *et al.* 2011). Tal heterogeneidade no espaço e no tempo conduz a respostas nas taxas de crescimento, sobrevivência, decréscimo e fecundidade que difere entre as espécies (Barot & Gignoux 2004). Isso indica que cada espécie responde com um conjunto único de condições demográficas, de acordo com suas características ecológicas, que são moderadas pelas condições do habitat e influenciadas por distúrbios e pela dinâmica sucessional. Contudo, isso ainda é pouco

estudado, visto que uma das questões fundamentais atuais dentro da ecologia é: quais características demográficas determinam a resiliência de populações naturais ao distúrbio e à perturbação (Sutherland *et al.* 2013)?

A taxa finita de crescimento da população ( $\lambda$ ) nos permite fazer previsões das futuras tendências demográficas (Caswell 2001). Uma das consequências mais comumente observadas em habitats modificados pelo homem é a mudança no tamanho das populações (Bruna & Oli 2005, Laurance *et al.* 2002, Portela *et al.* 2010). Algumas espécies apresentam crescimento populacional, enquanto outras sofrem declínio (Bruna & Oli 2005, Morris 2010, Munhoz *et al.* 2014, Portela *et al.* 2010, Primack & Lee 1991), porém, muito pouco se sabe sobre os mecanismos demográficos responsáveis por essas mudanças (Bruna 2003). Estudos em que os aspectos da história de vida são simultaneamente avaliados para múltiplas populações de diferentes espécies na mesma área, em habitats modificados, são raros (Černá & Münzbergová 2013, Portela *et al.* 2010, Tanaka *et al.* 2008).

Nesse contexto, esse estudo tem como objetivo entender como espécies arbóreas com diferentes características ecológicas se comportam demograficamente em uma floresta tropical que sofreu com a fragmentação e retirada não sustentável de madeira e encontra-se em processo de regeneração. Para isso buscamos responder às seguintes questões: qual a taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) no período estudado para oito espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos em um remanescente de floresta tropical em regeneração? Qual é o parâmetro demográfico (crescimento, sobrevivência, decrescimento e fecundidade) que mais contribui para o valor do  $\lambda$  em cada uma das populações na mesma área?

Esperamos que as espécies de início de sucessão e/ou favorecidas em ambientes de maior luminosidade (iniciais) apresentem declínio populacional, e as populações

favorecidas em habitats sombreados (tardias) apresentem crescimento populacional por se tratar de uma área florestal em regeneração. Esperamos que a sobrevivência seja o parâmetro demográfico que mais contribui para os valores baixos do  $\lambda$  nas espécies de início de sucessão (devido à maior mortalidade) e contrariamente seja o que mais contribui para os valores altos do  $\lambda$  nas populações de final de sucessão (devido à menor mortalidade).

## MÉTODOS

### Área de estudo

Nós selecionamos o Parque Estadual Mata São Francisco (PEMSF) no estado do Paraná, uma área de floresta tropical, pertencente ao bioma Mata Atlântica, classificada como floresta estacional semidecidual (FES) para a realização do estudo. O conceito ecológico da FES está ligado ao clima, caracterizado por duas estações distintas: uma chuvosa e outra seca, ou com acentuada variação térmica, com a semideciduidade foliar ocorrendo no período frio ou seco, quando cerca de 20% a 50% das árvores do estrato superior perdem as folhas, as quais tem adaptação à deficiência hídrica ou à queda da temperatura.

A estrutura da FES é composta por três estratos arbóreos. O estrato das árvores emergentes que podem atingir de 30 a 35 metros de altura e não formam uma cobertura contínua e é composto principalmente por indivíduos adultos de *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg., *Ficus* sp e *Astronium graveolens* Jacq. O estrato do dossel, composto por árvores entre 15 e 25 metros de altura é bastante denso e contínuo e formado por grande diversidade de espécies, entre elas *Gallesia integrifolia* (Spreng.), *Holocalyx balansae* Micheli, *Euterpe edulis* Mart. e *Campomanesia xanthocarpa* (Mart.) O.Berg. O estrato do sub-bosque é composto por espécies entre 5 e 10 metros de altura, as quais se destacam *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll.Arg., *Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C. Burger *et al.*, Harms e espécies do gênero *Trichillia*. Esse tipo de floresta ocorre geralmente em solos derivados de derrames basálticos. Hoje restam apenas 11,3% da área da FES original no Brasil (Capobianco 2001, Cruz e Vicens 2007, Lima *et al.* 2015) e aproximadamente 3% no norte do Paraná (Bessa-Junior *et al.* 2010), considerada uma das regiões com lacunas de conhecimento sobre a Mata Atlântica (Lima *et al.* 2015).

O PEMSF é a maior área de conservação de FES da região norte do Paraná, possui área de 832,58 ha e está localizado entre os municípios de Santa Mariana e Cornélio Procópio, Paraná, Brasil (23°09'55" S e 50°33'51" W, centro do fragmento). Esta área sofreu com a retirada não sustentável de madeira, principalmente de peroba-rosa (*Aspidosperma polyneuron*) e palmito-juçara (*Euterpe edulis*). Essas atividades somente se encerraram em 1994, quando o remanescente florestal foi transformado em área protegida (Tomé *et al.* 1999, Zama *et al.* 2012). Mais de 20 anos após a proteção, o PEMSF é formado por um mosaico de áreas em diferentes estádios de sucessão, sendo que algumas áreas apresentam características similares a áreas conservadas, indicando estágio avançado de regeneração após a exploração (Rodrigues *et al.* 2016, Rodrigues *et al.* dados não publicados).

O clima da região caracteriza-se como Cfa, segundo classificação de Köppen (Peel *et al.* 2007), com precipitação média entre 1200 a 1400 mm distribuídos irregularmente durante o ano (Caviglione *et al.* 2000). As unidades de solo predominantes são Latossolo Vermelho eutrófico e Nitossolo Vermelho eutrófico, com inclusões de Chernossolos e Gleissolos, todos considerados como solos de alta fertilidade (EMBRAPA 1999, Larach *et al.* 1984).

### **Espécies estudadas**

Para a realização do estudo foram selecionadas oito espécies arbóreas com base no índice de valor de importância (IVI) a partir de inventários florestais realizados no PEMSF (Tomé *et al.* 1999, Zama *et al.* 2012) e observações de campo. As espécies com diferentes características ecológicas, foram: *Actinostemon concolor*, *Campomanesia xanthocarpa*, *Sorocea bonplandii*, *Holocalyx balansae* e *Chrysophyllum gonocarpum*

(Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. consideradas espécies tardias e *Gallesia integrifolia*, *Astronium graveolens* e *Inga marginata* Willd. consideradas espécies iniciais.

### **Coleta dos dados**

De janeiro a junho de 2010 nós identificamos, numeramos e mensuramos, com o auxílio de fita métrica, trena laser e paquímetro, a altura total e o diâmetro a altura do solo de todos os indivíduos (de plântulas a adultos) das oito espécies selecionadas para o estudo em uma área de 3000 m<sup>2</sup> (60 m x 50 m) com histórico de exploração e em estágio avançado de regeneração no PEMSF. Na mesma área, de janeiro a junho de 2014, nós avaliamos quais indivíduos morreram, identificamos e mensuramos os indivíduos que ingressaram nas populações no período e mensuramos novamente os indivíduos que sobreviveram. Nós amostramos indivíduos de *A. concolor* e *I. marginata* menores que 50 cm e 30 cm de altura, respectivamente em 30 subparcelas de 4 m<sup>2</sup> distribuídas a cada 10 m dentro da área de amostragem, devido à abundância de indivíduos dessas espécies nessas classes de tamanho.

### **Análise demográfica**

Para testar a hipótese nós calculamos a taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) das oito populações estudadas na mesma área a partir do modelo de projeção integral (IPM, Integral Projection Model, proposto por Easterling *et al.* 2000) para o intervalo de quatro anos (2010 a 2014). Os modelos de projeção integral são relacionados ao clássico modelo de matrizes (Caswell 2001), mas são mais apropriados para populações estruturadas por distribuições contínuas dos indivíduos (por exemplo, altura, diâmetro, massa), não sendo necessário que a população seja dividida em classes discretas de tamanho ou em estádios artificiais (Easterling *et al.* 2000). Para a aplicação do modelo

são necessárias três funções, crescimento, sobrevivência e fecundidade dos indivíduos, que combinadas formam a função Kernel ( $k$ ). A dinâmica da população é descrita por:

$$n(y, t + 1) = \int_L^U k(y, x)n(x, t)dx ;$$

onde  $L$  e  $U$  são os tamanhos mínimo e máximo possíveis dos indivíduos encontrados na população, respectivamente,  $n(x, t)dx$  é o número de indivíduos no estado  $x$  no tempo  $t$ , e  $y$  é o estado no tempo  $t+1$ . A função  $k$  gera as probabilidades do indivíduo de tamanho  $x$  no tempo  $t$  passar até o tamanho  $y$  no tempo  $t+1$ . Essa função também determina o número de novos indivíduos de tamanho  $y$  no tempo  $t+1$  que foram produzidos pelos indivíduos de tamanho  $x$  no tempo  $t$ .

A função kernel ( $k$ ) é composta por uma função  $p$ , que determina o crescimento e sobrevivência do indivíduo de tamanho  $x$  para  $y$  em uma progressão de tempo, e uma função  $f$  (fecundidade) que descreve o número de indivíduos recrutados de tamanho  $y$  que foram gerados por adultos de tamanho  $x$ ,

$$k(y, x) = p(x, y) + f(x, y) .$$

A função  $p(x, y)$ , por sua vez, é uma combinação das funções de sobrevivência ( $s$ ) e crescimento ( $g$ ),

$$p(x, y) = s(x)g(x, y) .$$

Calculamos relações estatísticas alternativas (linear ou quadrática) para as funções de crescimento e sobrevivência e usamos o método de seleção de modelos baseado no critério de informação de Akaike para determinar qual provê o melhor ajuste para os dados (Bruna *et al.* 2014, Metcalf *et al.* 2013).

A função  $f$  (fecundidade) foi calculada considerando o número de plântulas recrutadas dividido pelo número de adultos. A altura mínima para considerar um indivíduo adulto de cada espécie foi definida a partir de observações das espécies no campo.

As funções do modelo de projeção integral foram calculadas usando o logaritmo natural da altura (m) dos indivíduos ( $\log(x+1)$ ), para representar o tamanho. Nas florestas tropicais a altura de uma árvore pode ser um bom representante do seu estágio de vida devido a relação entre altura, obtenção de luz no interior da floresta e maturidade reprodutiva (Poorter *et al.* 2005).

Nós também calculamos o intervalo de confiança (95%) para o  $\lambda$  obtido de cada uma das populações através de um *bootstrapping* com 1000 permutações.

As análises dos dados foram realizadas através do pacote IPMpack (Metcalf *et al.* 2013) para o software R (R Development Core Team 2014).

Calculamos a taxa de crescimento médio em altura dos indivíduos para cada uma das populações, através das diferenças entre as alturas mensuradas em cada amostragem, excluindo-se os indivíduos que quebraram ou tombaram e os valores extremos (*outliers*) (McMahon & Parker 2015). Foi utilizado o software R (R Development Core Team 2014).

### **Análise de perturbação retrospectiva (Life-Table Response Experiments, LTRE)**

Realizamos uma análise de perturbação retrospectiva, o fixed-design LTRE (*life-table response experiment*), para identificar as variáveis demográficas que mais contribuíram para a diferença no  $\lambda$  entre as espécies estudadas ( $\Delta\lambda$ ) (Caswell 1989, 2001), que é dada por:

$$\Delta\lambda = \lambda^{(t)} - \lambda^{(c)} \approx \sum_{ij} (a_{ij}^{(t)} - a_{ij}^{(c)}) \times \left( \frac{\partial\lambda}{\partial a_{ij}} \right) \Bigg|_{\frac{(A^{(t)} + A^{(c)})}{2}}$$

onde  $(a_{ij}^{(t)} - a_{ij}^{(c)})$  é a diferença em  $a_{ij}$  entre as matrizes de cada espécie ( $t$ ) e a matriz média de todas as espécies, definida como matriz controle ( $c$ ), e  $\partial\lambda/\partial a_{ij}$  é a sensibilidade do  $\lambda$  às mudanças em  $a_{ij}$ . Para mostrar a magnitude e direção (positiva ou negativa) da

contribuição de cada taxa vital, os efeitos foram decompostos em contribuições por taxa vital (ver Caswell 2001, Li *et al.* 2011, Yamada *et al.* 2007). A contribuição relativa das taxas vitais sobre o  $\lambda$  foi calculada utilizando-se os valores absolutos (em módulo) da matriz do LTRE (Horvitz *et al.* 1997).

A análise de perturbação retrospectiva foi realizada através do software R (R Development Core Team 2014).

### **Análise de perturbação prospectiva (sensibilidade e elasticidade)**

Realizamos análises de perturbação prospectiva a fim de verificar como mudanças absolutas (sensibilidade) e proporcionais (elasticidade) nas taxas vitais (sobrevivência, crescimento, decrescimento e fecundidade) podem afetar os  $\lambda$ s no futuro (Caswell 2000).

A sensibilidade ( $S_{ij}$ ) representa a variação do  $\lambda$  em função de uma variação de cada elemento da matriz ( $a_{ij}$ ) em termos absolutos:

$$S_{ij} = \partial\lambda / \partial a_{ij} .$$

A elasticidade ( $e_{ij}$ ) representa a variação do  $\lambda$  em função de uma variação de cada elemento da matriz ( $a_{ij}$ ) em termos relativos:

$$e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) \times S_{ij}$$

Os valores de sensibilidade foram utilizados para o cálculo da elasticidade e da análise de perturbação retrospectiva (LTRE). Os resultados das análises de perturbação prospectiva são apresentados pela elasticidade.

As análises de perturbação prospectiva foram realizadas através do pacote popbio (Stubben & Milligan 2007) no software R (R Development Core Team 2014).

## RESULTADOS

### Abundância e estrutura

Amostramos um total de 4519 indivíduos das oito espécies estudadas no primeiro censo (2010) e 4378 no segundo (2014) (Tabela 1).

**Tabela 1.** Taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ), seguido pelo número de indivíduos amostrados no primeiro ( $n_t$ ) e segundo ( $n_{t+1}$ ) censos, número de indivíduos com tamanho reprodutivo (adultos), indivíduos que ingressaram na população durante o período de estudo e a razão de ingressantes por adulto em cada uma das populações estudadas de espécies consideradas tardias (*Actinostemon concolor*, *Campomanesia xanthocarpa*, *Sorocea bonplandii*, *Holocalyx balansae* e *Chrysophyllum gonocarpum*) e iniciais (*Gallesia integrifolia*, *Astronium graveolens* e *Inga marginata*) em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil.

Espécies	$\lambda$	$n_t$	$n_{t+1}$	adultos*	ingressantes	ingressantes/adultos
<i>A. concolor</i>	1,21 (1,20-1,23)	1720	1824	275	1050**	3,8
<i>C. xanthocarpa</i>	1,06 (0,72-1,08)	104	98	2	16	8,0
<i>S. bonplandii</i>	1,01 (0,99-1,02)	1440	1334	81	54	0,7
<i>H. balansae</i>	0,95 (0,92-1,22)	101	241	3	179	59,7
<i>C. gonocarpum</i>	0,90 (0,88-1,06)	158	145	18	28	1,6
<i>G. integrifolia</i>	0,96 (0,85-1,04)	120	146	11	92	8,4
<i>A. graveolens</i>	0,90 (0,76-1,02)	412	179	3	49	16,3
<i>I. marginata</i>	0,80 (0,74-1,00)	464	411	4	75**	18,8

\* Definimos os indivíduos como adultos de acordo com a altura mínima obtida na literatura e observações de campo.

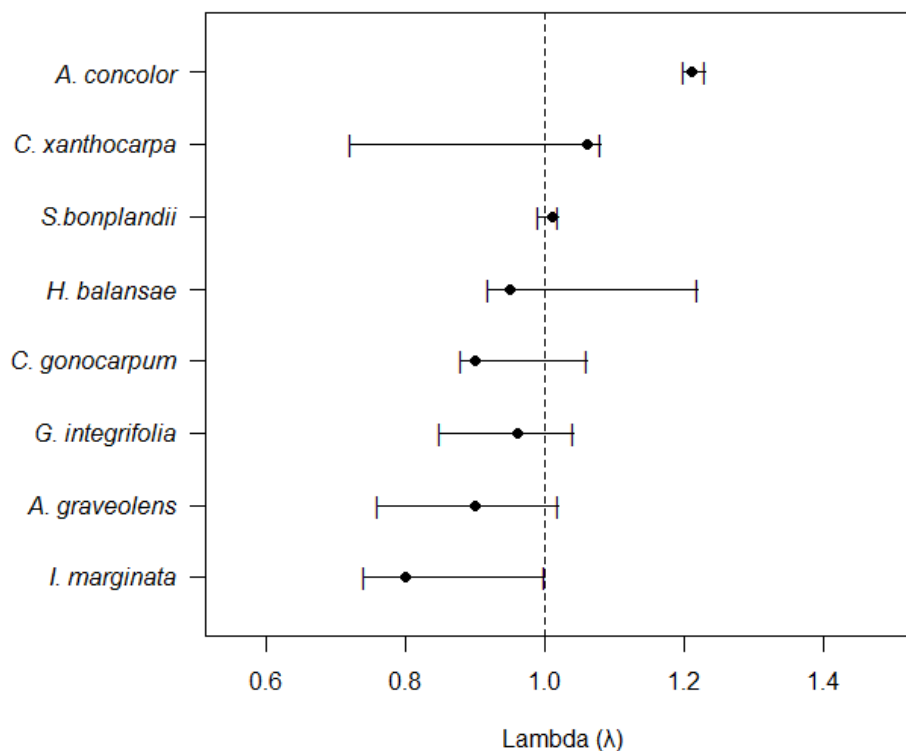
\*\* Amostramos os indivíduos de *I. marginata* menores que 0,30 m de altura e os de *A. concolor* menores que 0,50 m de altura em subparcelas e os valores de ingressantes representam a densidade relativa à área de amostragem total.

### Demografia

*Qual a taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) para as espécies na área?*

A taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) não foi diferente de 1 (considerando os intervalos de confiança), indicando estabilidade para sete das oito espécies estudadas, sendo elas: *C. xanthocarpa*, *S. bonplandii*, *H. balansae*, *C. gonocarpum*, *G. integrifolia*,

*A. graveolens* e *I. marginata* (Figura 1). Destas, somente *I. marginata* não apresentou, considerando o intervalo de confiança, valores do  $\lambda$  acima de 1 (Tabela 1 e Figura 1). *Actinostemon concolor* apresentou o maior crescimento populacional dentre as espécies estudadas (Figura 1).



**Figura 1.** Taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) e intervalo de confiança (traços horizontais no interior da figura) em cada uma das populações estudadas de espécies consideradas tardias (*Actinostemon concolor*, *Campomanesia xanthocarpa*, *Sorocea bonplandii*, *Holocalyx balansae* e *Chrysophyllum gonocarpum*) e iniciais (*Gallesia integrifolia*, *Astronium graveolens* e *Inga marginata*), em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil.

*Qual é o parâmetro demográfico que mais contribui para o valor da taxa finita de crescimento populacional em cada uma das populações?*

A população de *A. concolor* apresentou alta sobrevivência de indivíduos de todos os tamanhos (Figura 2a). Dos indivíduos que sobreviveram, 24,4% apresentaram quebra ou tombamento. Em *A. concolor* o crescimento é sensivelmente maior para os menores indivíduos da população e diminui com o tamanho, apresentando melhor ajuste com a

função quadrática (Figura 3a). A taxa de crescimento médio em altura observada foi de  $5,93 \pm 0,17$  cm ano<sup>-1</sup> considerando os indivíduos que não quebraram ou tombaram. A espécie apresentou o maior recrutamento entre as espécies estudadas (Tabela 1). A sobrevivência e fecundidade foram os parâmetros demográficos que mais contribuíram para o valor do  $\lambda$  observado para a espécie (Tabela 2 e Figura 4a).

A população de *C. xanthocarpa* apresentou alta sobrevivência de indivíduos, principalmente os maiores que 1,0 m de altura (Figura 2b). Dos indivíduos que sobreviveram, 22% apresentaram quebra. O crescimento em *C. xanthocarpa* apresenta melhor ajuste com a função linear (Figura 3b) e a taxa de crescimento médio em altura observada foi de  $3,62 \pm 0,64$  cm ano<sup>-1</sup>. O número de adultos com tamanho reprodutivo e o de regenerantes foi baixo (Tabela 1). A sobrevivência foi o parâmetro demográfico que mais contribuiu para o valor do  $\lambda$  observado (Tabela 2 e Figura 4b).

A população de *S. bonplandii* apresentou alta sobrevivência de indivíduos em todos os tamanhos, principalmente acima de 1,0 m de altura (Figura 2c). Dos indivíduos que sobreviveram, 36,7% apresentaram quebra ou tombamento. Em *S. bonplandii* o crescimento é sensivelmente menor para os indivíduos de tamanho intermediário da população, apresentando melhor ajuste com a função quadrática (Figura 3c). A taxa de crescimento médio em altura observada foi de  $3,80 \pm 0,16$  cm ano<sup>-1</sup>. A espécie apresentou o menor número de ingressantes por adulto (Tabela 1). A sobrevivência foi o parâmetro demográfico que mais contribuiu para o valor do  $\lambda$  observado (Tabela 2 e Figura 4c).

*Holocalyx balansae* apresentou sobrevivência acima de 40% para os menores indivíduos da população. A taxa de sobrevivência aumentou com o tamanho dos indivíduos, chegando a aproximadamente 90% aos 3 m de altura (Figura 2d). Em *H. balansae* o crescimento é sensivelmente menor para os indivíduos de tamanho intermediário da população, apresentando melhor ajuste com a função quadrática (Figura

3d). A taxa de crescimento médio em altura observada foi de  $3,41 \pm 0,81$  cm ano<sup>-1</sup>. A espécie apresentou o maior número de ingressantes por adulto observada nesse estudo (Tabela 1). A sobrevivência foi o parâmetro demográfico que mais contribuiu para o valor do  $\lambda$  observado (Tabela 2 e Figura 4d).

*Chrysophyllum gonocarpum* apresentou sobrevivência acima de 60% para os menores indivíduos da população. A taxa de sobrevivência aumentou com o tamanho dos indivíduos, chegando a aproximadamente 90% aos 5 m de altura (Figura 2e). Em *C. gonocarpum* o crescimento é sensivelmente menor para os indivíduos de tamanho intermediário da população, apresentando melhor ajuste com a função quadrática (Figura 3e). A taxa de crescimento médio em altura observada foi de  $3,45 \pm 0,99$  cm ano<sup>-1</sup>. A espécie apresentou baixo recrutamento de novos indivíduos (Tabela 1). A sobrevivência e o decréscimo foram os parâmetros demográficos que mais contribuíram para o valor do  $\lambda$  observado quando comparado às outras espécies estudadas (Tabela 2 e Figura 4e).

*Gallesia integrifolia* apresentou baixa sobrevivência, cerca de 25%, para os menores indivíduos da população. A taxa de sobrevivência aumentou com o tamanho dos indivíduos, chegando a aproximadamente 95% aos 10 m de altura (Figura 2f). O crescimento em *G. integrifolia* apresenta melhor ajuste com a função linear (Figura 3f) e a taxa de crescimento médio em altura observada foi de  $9,96 \pm 1,86$  cm ano<sup>-1</sup>, o maior valor entre as espécies estudadas. A população recrutou 8,4 novos indivíduos por adulto no período (Tabela 1). O crescimento e a sobrevivência foram os parâmetros demográficos que mais contribuíram para o valor do  $\lambda$  observado (Tabela 2 e Figura 4f).

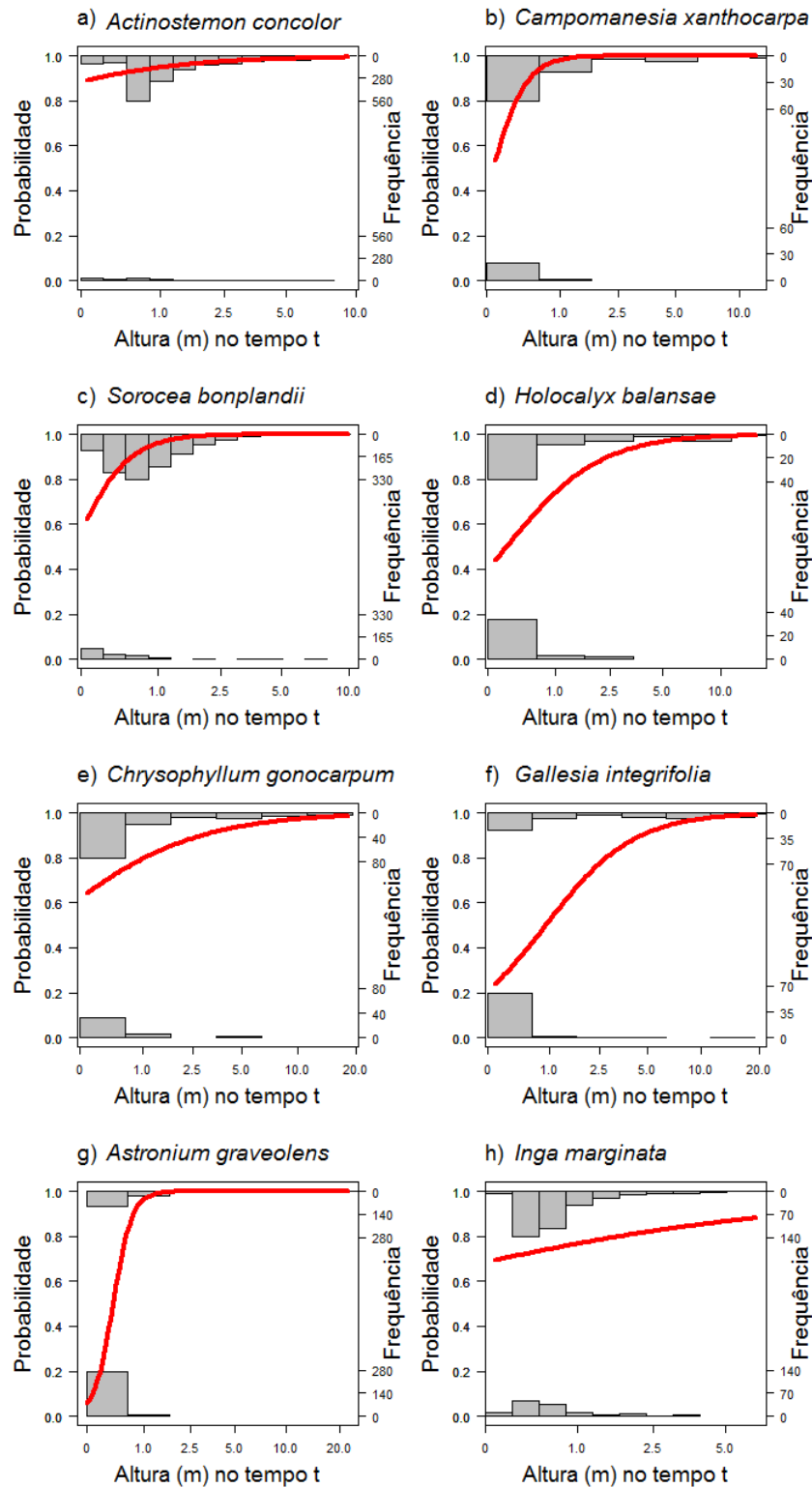
A população de *A. graveolens* apresentou a menor taxa de sobrevivência para os menores indivíduos, porém, a sobrevivência aproximou-se de 100% para os indivíduos maiores que 1,0 m de altura (Figura 2g). Dos indivíduos que sobreviveram, 24,6% apresentaram quebra. Em *A. graveolens* o crescimento é sensivelmente menor para os

indivíduos de tamanho intermediário da população, apresentando melhor ajuste com a função quadrática (Figura 3g). A taxa de crescimento médio em altura observada foi de  $3,53 \pm 0,36$  cm ano<sup>-1</sup>. A população apresentou alto recrutamento de novos indivíduos apesar do baixo número de indivíduos com tamanho reprodutivo (Tabela 1). O crescimento, decrescimento e a sobrevivência de indivíduos foram os parâmetros demográficos que mais contribuíram para o valor do  $\lambda$  (Tabela 2 e Figura 4g).

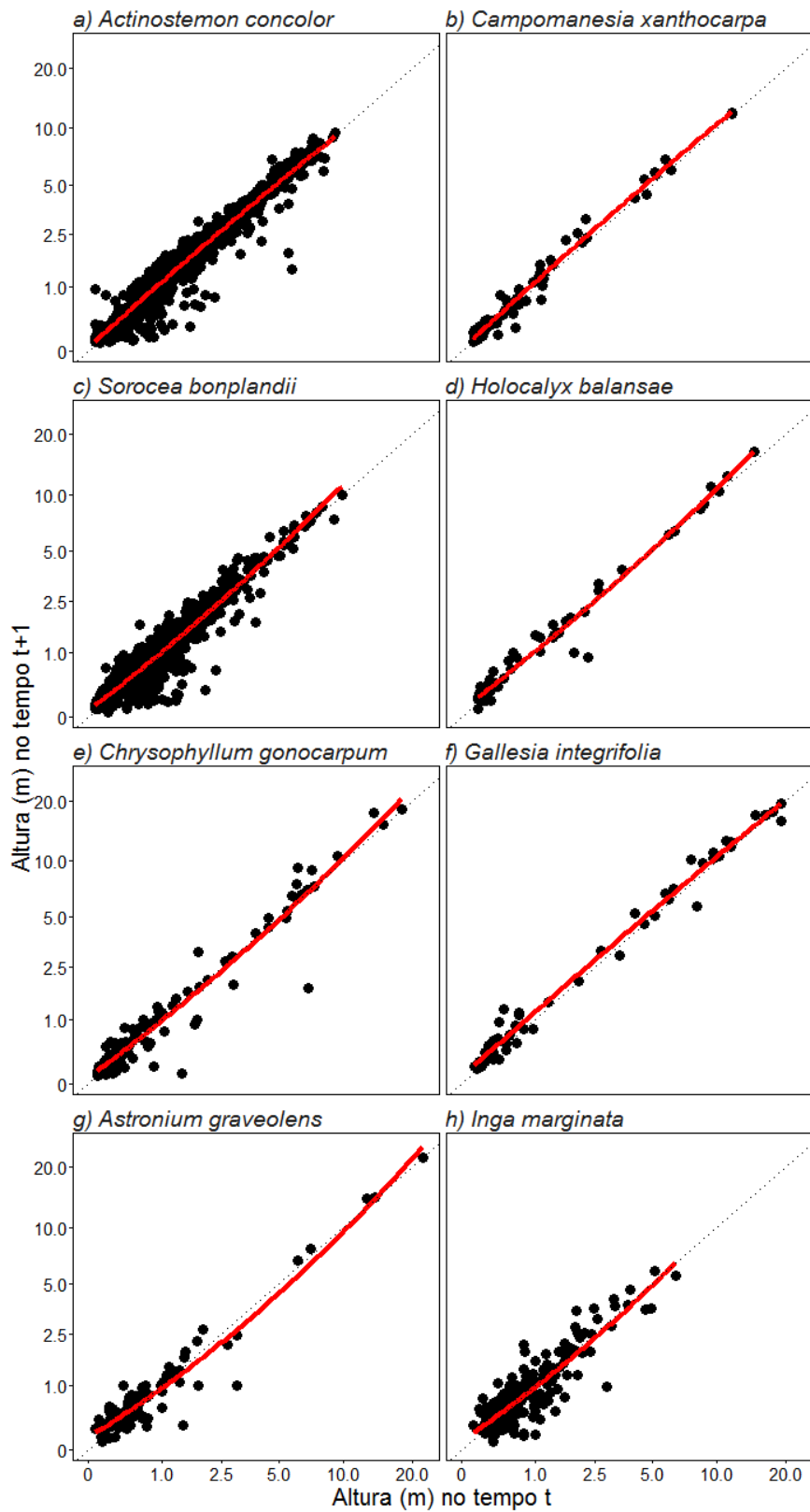
*Inga marginata* apresentou sobrevivência de aproximadamente 70% para os menores indivíduos da população e de aproximadamente 85% para os maiores (Figura 2h) e foi a população em que a sobrevivência dos indivíduos maiores (adultos) menos se aproximou de 100%. A mortalidade foi de 24,8% considerando os indivíduos de todos os tamanhos. Dos indivíduos que sobreviveram, 43,9% apresentaram quebra. Em *I. marginata* o crescimento é sensivelmente menor para os indivíduos de tamanho intermediário da população, apresentando melhor ajuste com a função quadrática (Figura 3h). A taxa de crescimento médio em altura observada foi de  $4,38 \pm 0,35$  cm ano<sup>-1</sup>, excluindo-se os indivíduos que quebraram. A população apresentou alto recrutamento de novos indivíduos apesar do baixo número de indivíduos com tamanho reprodutivo (Tabela 1). A sobrevivência foi a taxa vital que mais contribuiu para o valor do  $\lambda$  (Tabela 2 e Figura 4h). O decrescimento também teve importante contribuição, mas em menor proporção (Tabela 2 e Figura 4h).

### **Análise de perturbação prospectiva**

A sobrevivência dos indivíduos, principalmente maiores que 0,5 m de altura, apresentou altos valores de elasticidade para todas as espécies (Figura 5). A fecundidade apresentou valores positivos de elasticidade para todas as espécies, exceto *A. graveolens* e *C. gonocarpum* (Figura 5).



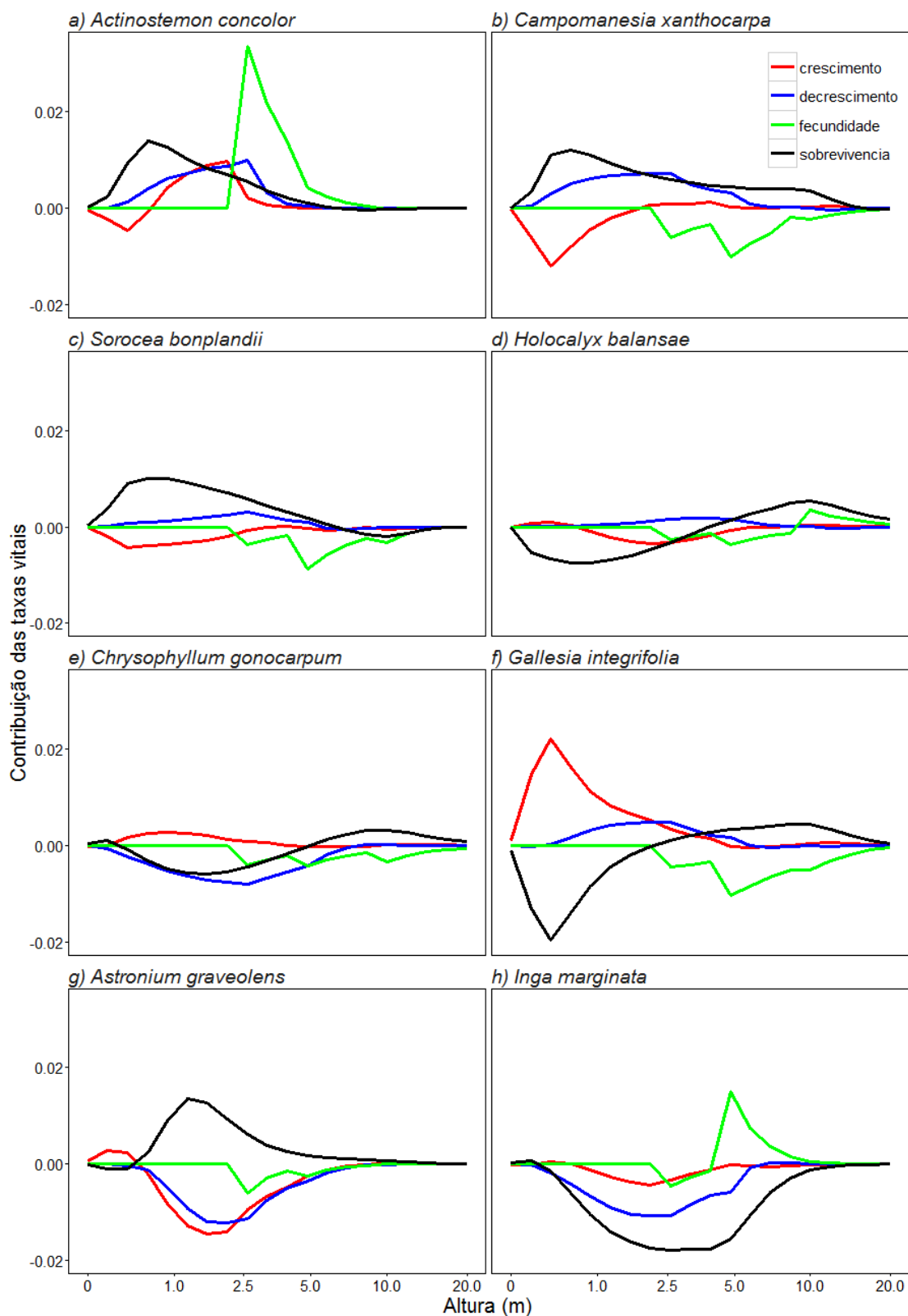
**Figura 2.** Probabilidade de sobrevivência dos indivíduos em cada uma das populações estudadas de espécies consideradas tardias (a-e) e iniciais (f-h) entre o tempo  $t$  (2010) e  $t+1$  (2014). A curva (em vermelho) representa a taxa de sobrevivência de indivíduos em diferentes alturas. Os histogramas representam a frequência de indivíduos que sobreviveram (superior) e morreram (inferior) em diferentes classes de altura em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil.



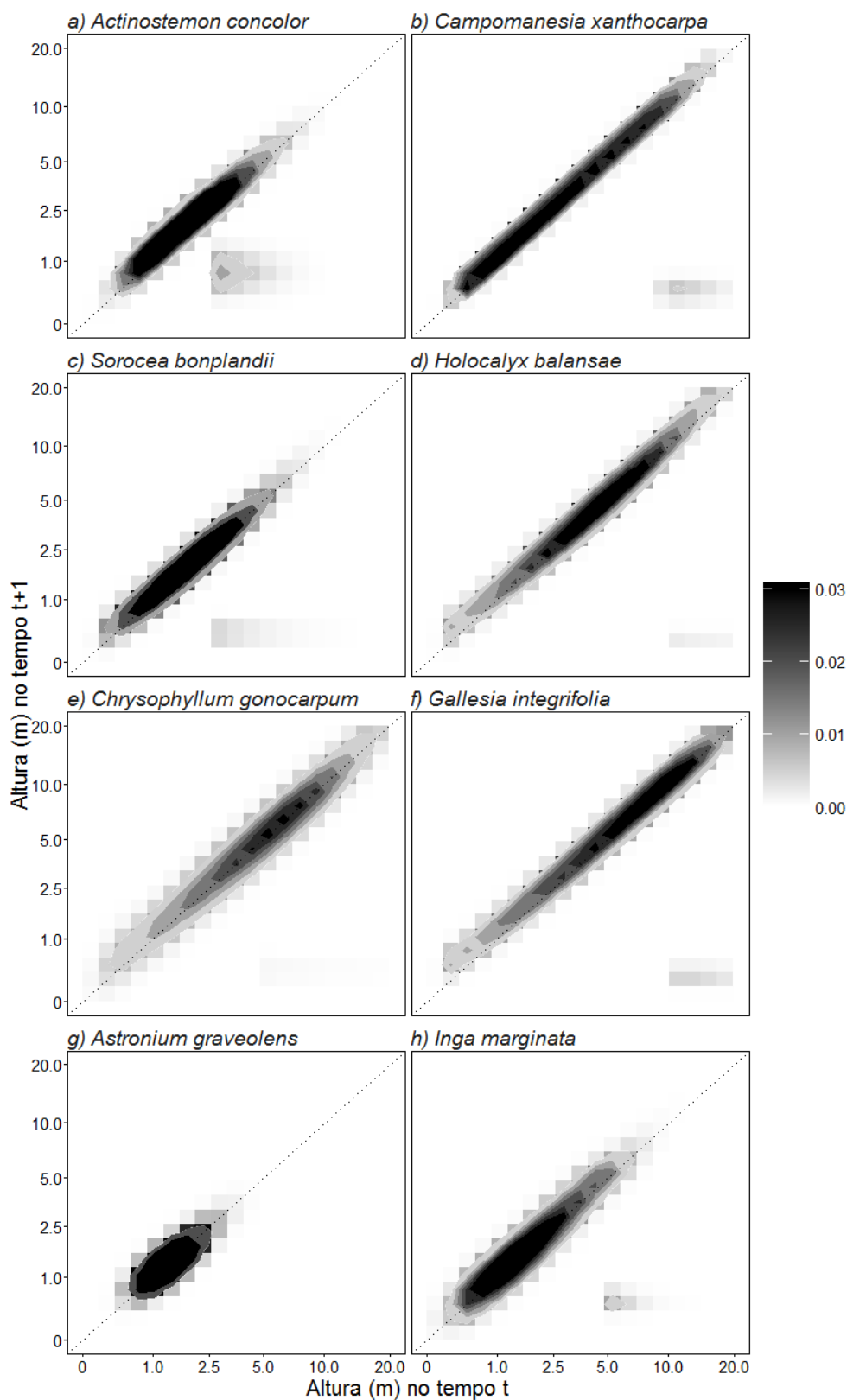
**Figura 3.** Relação da altura dos indivíduos no tempo  $t$  (2010) com a altura dos indivíduos no tempo  $t+1$  (2014) em cada uma das populações estudadas, de espécies consideradas tardias (a-e) e iniciais (f-h) em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil.

**Tabela 2.** Análise de perturbação retrospectiva (LTRE, *life-table response experiments*) para cada uma das populações estudadas de espécies consideradas tardias (*Actinostemon concolor* (A.c.), *Campomanesia xanthocarpa* (C.x.), *Sorocea bonplandii* (S.p.), *Holocalyx balansae* (H.b.) e *Chrysophyllum gonocarpum* (C.g.)) e iniciais (*Gallesia integrifolia* (G.i.), *Astronium graveolens* (A.g.) e *Inga marginata* (I.m.)) em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil. A tabela apresenta a contribuição das taxas vitais (sobrevivência, crescimento, decrescimento e fecundidade) nos valores da taxa finita de crescimento populacional ( $\lambda$ ) de cada uma das espécies estudadas em relação à matriz média das oito espécies. A primeira coluna de cada taxa vital (Cont. LTRE) representa a contribuição média real no  $\lambda$ . A segunda coluna (Cont. LTRE (%)) de cada taxa vital representa a contribuição relativa dos valores absolutos (em módulo) no  $\lambda$ .

	Sobrevivência		Crescimento		Decrescimento		Fecundidade	
	Cont. LTRE	Cont. LTRE (%)	Cont. LTRE	Cont. LTRE (%)	Cont. LTRE	Cont. LTRE (%)	Cont. LTRE	Cont. LTRE (%)
A.c.	0,075	31.4	0,026	16.8	0,050	20.4	0,077	31.4
C.x.	0,099	42.1	-0,029	16.2	0,055	23.6	-0,043	18.1
S.b.	0,066	49.6	-0,029	18.3	0,015	11.0	-0,034	21.1
H.b.	-0,016	57.9	-0,015	15.1	0,011	8.9	-0,005	18.1
C.g.	-0,015	34.5	0,014	9.9	-0,059	37.5	-0,029	18.2
G.i.	-0,030	34.5	0,094	34.5	0,029	11.4	-0,054	19.6
A.g.	0,064	27.8	-0,079	37.6	-0,070	28.5	-0,015	6.1
I.m.	-0,155	54.0	-0,020	7.2	-0,074	26.0	0,020	12.7



**Figura 4.** Resultados da análise de perturbação retrospectiva (LTRE, *life-table response experiments*). A figura apresenta a contribuição das taxas vitais (sobrevivência, crescimento, decrescimento e fecundidade) nos valores das taxas finitas de crescimento populacional ( $\lambda$ ) de cada uma das populações estudadas, de espécies consideradas tardias (a-e) e iniciais (f-h) em relação à matriz média das oito espécies em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil.



**Figura 5.** Elasticidade para cada uma das populações estudadas de espécies consideradas tardias (a-e) e iniciais (f-h) entre o tempo  $t$  e  $t+1$  em uma área de floresta em regeneração do Parque Estadual Mata São Francisco, Paraná, Brasil. A escala de diferentes tons de cinza até o preto indica um gradiente de magnitude da elasticidade. O gradiente de tons sobre a diagonal representa sobrevivência. Gradiente de tons no canto inferior direito representa a fecundidade.

## DISCUSSÃO

Os resultados demonstraram que as espécies estudadas apresentaram estratégias demográficas diferentes. Apesar da estabilidade populacional ter sido observada para a maioria das populações, os meios que levaram à estabilidade no período estudado foram diferentes para cada uma delas. A sobrevivência foi o parâmetro demográfico que mais contribuiu para a taxa finita de crescimento das populações ( $\lambda$ ), seja positiva ou negativamente. A única espécie que apresentou  $\lambda$  maior que 1,0 foi *Actinostemon concolor*, espécie que germina, cresce e se reproduz no sub-bosque sombreado da floresta. Além disso, espécies características de início e de final de sucessão estão demograficamente estáveis na mesma área, indicando que a área é heterogênea, o que permite a coexistência de espécies com nichos tão diferentes.

### **Estratégias demográficas das espécies**

*Actinostemon concolor* foi a única espécie que apresentou crescimento populacional no período estudado, resultado de uma combinação de alta sobrevivência em todos os tamanhos, crescimento de indivíduos entre 1,0 e 2,5 m de altura, alto número de indivíduos com tamanho reprodutivo, grande número de ingressantes na população e baixo decréscimo apesar do alto número de indivíduos com algum tipo de quebra. *Actinostemon concolor* é uma espécie de sub-bosque, tolerante à sombra e considerada característica de habitats climáticos. Em um fragmento de floresta estacional semidecidual distante cerca de 80 km da área estudada, Bianchini *et al.* (2013) encontraram populações de *A. concolor* com alta sobrevivência, porém, recrutamento e fecundidade baixos e conseqüentemente  $\lambda$  indicando estabilidade ou declínio populacional, porém, com alta densidade de indivíduos. A principal diferença entre as áreas estudadas por Bianchini *et al.* (2013) e a área do presente estudo é o histórico de

exploração. Enquanto a área estudada por Bianchini *et al.* (2013) não apresenta histórico de exploração antrópica, a área do presente estudo sofreu retirada seletiva não sustentável de madeira durante décadas e encontra-se em regeneração natural após mais de 20 anos de proteção. Os resultados indicam que o habitat heterogêneo e em processo avançado de regeneração favorece a espécie, propiciando alto crescimento e fecundidade. Algumas espécies de sub-bosque podem se beneficiar de alterações no habitat que levem a um aumento moderado de luz e diminuição na competição causando aumento no crescimento dos indivíduos e na fecundidade (Batista & Platt 2003, Pearcy 1983). O crescimento populacional dessas espécies pode estar associado ao estágio avançado de regeneração da floresta, ou seja, um longo período após o habitat ter sido modificado (Primack & Lee 1991).

Danos mecânicos em indivíduos que ocupam o sub-bosque são frequentes em florestas modificadas pelo homem, devido principalmente à queda de galhos de árvores do dossel (Brown & Lugo 1990). Observamos que *A. concolor* apresenta grande resistência a quebras, inclusive para indivíduos menores que 2,5 m de altura, ou seja, enquanto a maioria das espécies tem alta mortalidade de indivíduos pequenos após danos mecânicos, os indivíduos de *A. concolor* sobrevivem. O mesmo foi observado para os indivíduos de *S. bonplandii* e *C. xanthocarpa*. Muitos indivíduos pequenos dessas espécies foram encontrados com ramos quebrados decorrentes da queda de galhos do dossel, mas sobreviveram. Os indivíduos das populações de *A. concolor*, *S. bonplandii* e *C. xanthocarpa* apresentam maior incremento em espessura do caule, maior número de folhas, copas mais largas e profundas e ramos mais longos quando comparado com outras espécies estudadas (Batista *et al.* 2014, Haddad *et al.* 2016, Pimenta 1998), o que indica maior fator de segurança, ou seja, são menos suscetíveis à quebras, contribuindo para a sobrevivência dos indivíduos. A capacidade dessas espécies se desenvolverem em

ambientes sombreados contribui para a sobrevivência nas condições de pouca luz do sub-bosque. Dessas espécies, somente *C. xanthocarpa* não permanece todo seu ciclo de vida no sub-bosque da floresta.

Apesar de *S. bonplandii* e *C. xanthocarpa* terem sobrevivência alta e decréscimo baixo, similares à *A. concolor*, a fecundidade e o crescimento foram baixos. Ambas espécies podem ter a estratégia de vida baseada em um *trade-off* sobrevivência/crescimento e reprodução (Gilbert *et al.* 2006, Petit & Hampe 2006) e estão em equilíbrio demográfico na área e período estudados. Algumas espécies investem a energia em mecanismos de sobrevivência (resistência) em detrimento do investimento em crescimento e reprodução, e podem obter sucesso competitivo utilizando-se dessa estratégia (Bianchini *et al.* 2013, Gilbert *et al.* 2006). Das oito espécies estudadas, *C. xanthocarpa* e *S. bonplandii* apresentaram estratégias demográficas mais parecidas, sendo a principal diferença o decréscimo, que teve maior contribuição relativa no  $\lambda$  de *C. xanthocarpa*.

*Gallesia integrifolia* apresentou estratégia demográfica oposta à *C. xanthocarpa* e *S. bonplandii*, pois a espécie teve a maior taxa de crescimento dos indivíduos entre as espécies estudadas ( $9,96 \pm 1,86 \text{ cm ano}^{-1}$ ), e grande contribuição do crescimento para o valor do  $\lambda$ . Em contrapartida, a sobrevivência para indivíduos menores que 3,0 m de altura foi extremamente baixa e contribuiu negativamente no  $\lambda$ . As sementes de *G. integrifolia* germinam independentemente da temperatura, qualidade de luz e níveis de umidade, portanto, são capazes de germinar tanto sob o dossel como em clareiras (Barros *et al.* 2005). Porém, os indivíduos pequenos têm o pico de desenvolvimento inicial em condições de luz de uma clareira florestal de porte médio (Demuner *et al.* 2004) e ficam sobre condição de estresse em ambientes de denso sombreamento, limitando o desenvolvimento (Feijó *et al.* 2009). Indivíduos de espécies que necessitam de grande

demanda de luz geralmente apresentam altas taxas de crescimento em condições favoráveis, ao mesmo tempo em que morrem rapidamente quando estão sobre denso sombreamento (Wright *et al.* 2003), o que pode explicar o alto crescimento e mortalidade de *G. integrifolia* na área estudada, um habitat heterogêneo e em processo avançado de regeneração, combinando clareiras e sombreamento denso.

*Holocalyx balansae* foi a espécie em que a sobrevivência teve a maior contribuição relativa no valor do  $\lambda$ . A contribuição da sobrevivência foi negativa para indivíduos menores que 3 m de altura (mas principalmente para os menores que 1 m de altura) e positiva para os maiores. A população de *H. balansae* apresenta muitos indivíduos regenerantes com alta taxa de mortalidade. A espécie apresenta grande produção de sementes, alta taxa de germinação (Felippi *et al.* 2014) e mortalidade maior para indivíduos entre 0,10 e 0,30 m de altura, características comuns em espécies *r* estrategistas ou iniciais (Pianka 1970, Swaine & Whitmore 1988), similar ao observado para *G. integrifolia*. Porém, a alta sobrevivência de indivíduos maiores, longevidade, tolerância à sombra e desenvolvimento em habitats em estágio avançado de sucessão são característicos de espécies *k* estrategistas e tardias (Pianka 1970, Swaine & Whitmore 1988), similar ao observado para *C. xanthocarpa* e para *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg. (ver capítulo 1). Vários estudos têm relatado que algumas espécies arbóreas tropicais mudam as características de história de vida ao longo da ontogenia (Clark & Clark 1992, 1999, Poorter *et al.* 2005), enquanto outros relatam uma consistência nas estratégias ao longo do ciclo de vida (Wright *et al.* 2003). Mudanças nas estratégias demográficas ao longo do ciclo de vida amplificam a dimensão do nicho ecológico, contribuindo para a coexistência de espécies (Gilbert *et al.* 2006). Ao mesmo tempo, torna mais difícil caracterizar as estratégias de história de vida das espécies e entender seus papéis na dinâmica da floresta (Gilbert *et al.* 2006).

As únicas espécies estudadas em que a sobrevivência não foi o parâmetro demográfico que mais contribuiu no valor do  $\lambda$  foram *C. gonocarpum* e *A. graveolens*. A sobrevivência foi importante para ambas as espécies, porém, o baixo crescimento de indivíduos maiores que 0,50 m em *A. graveolens* e o alto decréscimo de *A. graveolens* e *C. gonocarpum* tiveram maior influência no valor do  $\lambda$  para essas populações.

Segundo Batista *et al.* (2014), *C. gonocarpum*, *H. balansae* e *I. marginata* apresentam caule e copa esbeltos quando comparados a espécies como *A. concolor* e *S. bonplandii*, o que indica menor fator de segurança e conseqüentemente menor resistência à quebras, o mesmo acontece para os indivíduos de *A. graveolens* (Franci *et al.* 2016, Pavanelli *et al.* 2011), ou seja, indivíduos dessas espécies estão mais sujeitos a quebrar e diminuir, ou morrer após danos mecânicos. O alto decréscimo é concomitante com a baixa sobrevivência em *C. gonocarpum* e com alta sobrevivência (exceto plântulas) em *A. graveolens*.

A suscetibilidade a danos mecânicos pode ser uma das causas de *I. marginata* ser a única espécie estudada que não apresentou crescimento populacional (considerando o intervalo de confiança). Segundo Rodrigues *et al.* (dados não publicados), trabalhando na mesma área, no mesmo período e com os mesmos indivíduos do presente estudo, *I. marginata* apresentou o caule com menor fator de segurança, ou seja, os indivíduos da espécie estão muito suscetíveis à quebras, inclusive os adultos. No período estudado 24,8% dos indivíduos de *I. marginata* morreram e outros 35,3% quebraram, mas sobreviveram. O comportamento demográfico de *I. marginata* foi o oposto de *A. concolor*, com uma combinação de baixa sobrevivência, alto decréscimo e baixo crescimento dos indivíduos. A alta fecundidade impediu que a espécie apresentasse declínio populacional.

Esperávamos que as espécies de início de sucessão (iniciais – *G. integrifolia*, *A. graveolens* e *I. marginata*) apresentassem declínio populacional, e as populações favorecidas em habitats sombreados (tardias – *A. concolor*, *C. xanthocarpa*, *S. bonplandii*, *H. balansae*, *C. gonocarpum*) apresentassem crescimento populacional, por se tratar de uma área florestal em regeneração. Porém, a hipótese não se confirmou. Não observamos um padrão na taxa finita de crescimento populacional em relação aos grupos de espécies. Esperávamos que a sobrevivência fosse o parâmetro demográfico com maior contribuição para os valores do  $\lambda$ , o que foi confirmado. Porém, não observamos os mesmos padrões de sobrevivência, crescimento, decréscimo ou fecundidade entre as espécies do mesmo grupo. Cada espécie apresentou uma estratégia demográfica singular, evidenciando que apesar de compartilharem algumas características, como, por exemplo, a tolerância ou intolerância à sombra, existem outras características que são diferentes, fazendo com que cada espécie seja ecologicamente distinta. Isso não indica que classificar espécies em grupos ou guildas não seja importante. Pelo contrário, esse tipo de simplificação é necessário para facilitar a comunicação, revelar padrões gerais e fazer previsões sobre processos ecológicos (Swaine & Whitmore 1988).

As populações de *S. bonplandii*, *C. xanthocarpa*, *G. integrifolia*, *H. balansae*, *C. gonocarpum*, *A. graveolens* e *I. marginata* apresentaram estabilidade no crescimento populacional independentemente da estratégia, indicando que diferentes comportamentos demográficos podem levar ao mesmo resultado, permitindo a estabilidade demográfica e a coexistência de populações. A coexistência de muitas espécies em comunidades de plantas é difícil de explicar, pois, a princípio, todas as plantas competem pelos mesmos recursos, água, luz, CO<sub>2</sub> e nutrientes do solo (Barot & Gignoux 2004). O modo como cada espécie se relaciona com esses recursos pode definir a sua sobrevivência ou exclusão. Segundo Barot e Gignoux (2004), as plantas podem coexistir apenas pela

exploração de diferentes porções de tempo e espaço, o que pode ser considerado como janelas de recrutamento espaço-temporais, ou seja, cada espécie é a melhor competidora sobre uma fração de espaço disponível em determinado período. As combinações de características ecológicas de cada espécie permitem que cada população responda com um conjunto único de estratégias demográficas frente às condições heterogêneas e dinâmicas dos habitats. Esse estudo contribui para o entendimento das estratégias demográficas que têm consequências para a coexistência de espécies e manutenção da diversidade em habitats cada vez mais comuns como as florestas modificadas pelo homem.

### **Implicações para a conservação das espécies**

Os resultados indicaram que a sobrevivência de indivíduos a partir de 0,5 m de altura até os adultos reprodutivos e, em menor intensidade, a fecundidade para a maioria das espécies são críticos para a manutenção dessas populações. Alterações futuras nessas variáveis demográficas podem ter impacto significativo no  $\lambda$  e, portanto, necessitam ser foco nas estratégias de conservação dessas espécies na área estudada. As taxas vitais mais críticas para a manutenção de populações de ciclo de vida longo, como a maioria das espécies arbóreas, geralmente são aquelas que descrevem a sobrevivência de estádios ontogenéticos maiores (Bruna *et al.* 2009, Franco & Silvertown 2004, Portela *et al.* 2010). Conseqüentemente, a melhor maneira de aumentar a probabilidade de persistência dessas populações é proteger indivíduos maiores, muitas vezes reprodutivos (Bruna *et al.* 2009). Os resultados são consistentes com esta conclusão. Mas para as espécies estudadas, a sobrevivência de indivíduos de quase todos os tamanhos é crítica para a manutenção dessas populações nessa área, inclusive indivíduos jovens. A fecundidade apresenta os menores valores de elasticidade na maioria dos estudos populacionais de espécies

arbóreas (Bruna *et al.* 2009), diferentemente do observado no presente estudo. Garantir a sobrevivência de jovens até adultos reprodutivos e, em menor intensidade, a fecundidade para a maioria das espécies é essencial para a manutenção dessas populações na área estudada. Dessa forma, a manutenção da proteção dessa área contra impactos antrópicos é determinante para que essas populações se mantenham.

**REFERÊNCIAS**

- BAROT, S. & GIGNOUX, J. 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos* 106:185–192.
- BARROS, S. S. U., SILVA, A. & AGUIARI, I. B. 2005. Germinação de sementes de *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms (pau-d'algo) sob diferentes condições de temperatura, luz e umidade do substrato. *Revista Brasileira de Botânica* 28:727–733.
- BATISTA, N. A., BIANCHINI, E., CARVALHO, E. S. & PIMENTA, J. A. 2014. Architecture of tree species of different strata developing in environments with the same light intensity in a semideciduous forest in southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28:34–45.
- BATISTA, W. B. & PLATT, W. J. 2003. Tree population to hurricane disturbance : responses in a south-eastern USA old-growth syndromes. *Journal of Ecology* 91:197–212.
- BESSA-JUNIOR, O., MULLER, A. C. P., ZANINELLI, L., CORTESI, L. A., GIUSTI, C. S. & RAMOS, J. C. 2010. Nota técnica IPARDES número 13: Dinâmica Ambiental do Estado do Paraná. IPARDES, Curitiba. 38 pp.
- BIANCHINI, E., ARAÚJO, C. G., GREEN, M. & PIMENTA, J. A. 2013. Demography and structures population of *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) in flooded areas in southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 56:69–79.
- BROWN, S. & LUGO, A. E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6:1–32.

- BRUNA, E. M. 2003. Are plant populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology* 84:932–947.
- BRUNA, E. M., FISKE, I. J. & TRAGER, M. D. 2009. Habitat fragmentation and plant populations: is what we know demographically irrelevant? *Journal of Vegetation Science* 20:569–576.
- BRUNA, E. M., IZZO, T. J., INOUE, B. D. & VASCONCELOS, H. L. 2014. Effects of mutualist partner identity on plant demography. *Ecology* 95:3237–3243.
- BRUNA, E. M. & OLI, M. K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology* 86:1816–1824.
- CAPOBIANCO, J. P. R. 2001. Dossiê mata atlântica. Instituto Socioambiental, São Paulo.
- CASWELL, H. 1989. Analysis of life table response experiments. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecological Modelling* 46:221–237.
- CASWELL, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81:619–627.
- CASWELL, H. 2001. Matrix population models. Sinauer Associates, Sunderland.
- CAVIGLIONE, J. H., KIIHL, L. R. B., CARAMORI, P. H., OLIVEIRA, D., GALDINO, J., BORROZINO, E., GIACOMINI, C. C., SONOMURA, M. G. Y. & PUGSLEY, L. 2000. Cartas climáticas do Estado do Paraná. IAPAR, Londrina.
- ČERNÁ, L. & MÜNZZBERGOVÁ, Z. 2013. Comparative population dynamics of two closely related species differing in ploidy level. *PloS One* 8:e75563.
- CHAZDON, R. L., PERES, C. A., DENT, D., SHEIL, D., LUGO, A. E., LAMB, D.,

- STORK, N. E. & MILLER, S. E. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology* 23:1406–1417.
- CLARK, D. A. & CLARK, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315–344.
- CLARK, D. A. & CLARK, D. B. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9:981–997.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7:405–416.
- CRUZ, C. B. M. & VICENS, R. S. 2007. Levantamento da cobertura vegetal nativa do bioma Mata Atlântica. *IESB/ UFRJ/UFF, PROBIO/Ministério do Meio Ambiente*, Rio de Janeiro. 84 pp.
- DEMUNER, V. G., HEBLING, S. A. & DAGUSTINHO, D. M. 2004. Efeito do sombreamento no crescimento inicial de *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 17:45–55.
- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*:431–451.
- EASTERLING, M. R., ELLNER, S. P. & DIXON, P. M. 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81:694–708.
- EMBRAPA Solos. 1999. Sistema brasileiro de classificação de solos. EMBRAPA produção de informação, Rio de Janeiro.
- FEIJÓ, N. S. A., MIELKE, M. S., GOMES, F. P., FRANÇA, S. & LAVINSKY, A. O. 2009. Growth and photosynthetic responses of *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms

- and *Schinus terebinthifolius* Raddi seedlings in dense shade. *Agroforestry Systems* 77:49–58.
- FELIPPI, M., LONGHI, S. J. & ARAÚJO, M. M. 2014. *Holocalyx balansae*: aspectos fenológicos, morfológicos e germinação de sementes. *Floresta* 44:677–686.
- FRANCI, L. C., PEREIRA, L., MACHADO, R. S., HADDAD, C. R. B. & MARTINS, F. R. 2016. Strategies of a light-demanding emergent tree to thrive in a neotropical seasonal forest with alternating light or water shortage. *Brazilian Journal of Botany* 39:207–218.
- FRANCO, M. & SILVERTOWN, J. 2004. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85:531–538.
- GARCÍA, D. & ZAMORA, R. 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science* 14:921–926.
- GILBERT, B., WRIGHT, S. J., MULLER-LANDAU, H. C., KITAJIMA, K. & HERNANDEZ, A. 2006. Life history trade-offs in tropical trees and lianas. *Ecology* 87:1281–1288.
- GRIME, J. P. 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. John Wiley & Sons, Chichester.
- HADDAD, T. M., HERTEL, M. F., BIANCHINI, E. & PIMENTA, J. A. 2016. Architecture of four tree species from different strata of a semideciduous forest in southern Brazil. *Australian Journal of Botany* 64(2): 89-99.
- HORVITZ, C., SCHEMSKE, D. W. & CASWELL, H. 1997. The relative ‘importance’ of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses.

Pp. 247–271 in Tuljapurkar, S. & Caswell, H. (eds.) *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman and Hall, New York.

LARACH, J. O. I., CARDOSO, A., CARVALHO, A. P., HOCHMULLER, D. P., MARTINS, J. S., RAUEN, M. J., FASOLO, P. J. & POTTER, R. O. 1984. Levantamento de reconhecimento dos solos do Estado do Paraná. IAPAR, EMBRAPA-SNLCS, Londrina.

LAURANCE, W. F., LOVEJOY, T. E., VASCONCELOS, H. L., BRUNA, E. M., DIDHAM, R. K., STOUFFER, P. C., GASCON, C., BIERREGAARD, R. O., LAURANCE, S. G. & SAMPAIO, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605–618.

LEBRIJA-TREJOS, E., PÉREZ-GARCÍA, E. A., MEAVE, J. A., POORTER, L. & BONGERS, F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27:477–489.

LI, S., YU, F., WERGER, M. J. A., DONG, M. & ZUIDEMA, P. A. 2011. Habitat-specific demography across dune fixation stages in a semi-arid sandland: understanding the expansion, stabilization and decline of a dominant shrub. *Journal of Ecology* 99:610–620.

LIMA, R. A. F., MORI, D. P., PITTA, G., MELITO, M. O., BELLO, C., MAGNAGO, L. F., ZWIENER, V. P., SARAIVA, D. D., MARQUES, M. C. M., OLIVEIRA, A. A. & PRADO, P. I. 2015. How much do we know about the endangered Atlantic Forest? Reviewing nearly 70 years of information on tree community surveys. *Biodiversity and Conservation* 24:2135–2148.

LOEHLE, C. 2000. Strategy space and the disturbance spectrum: a life-history model for tree species coexistence. *The American Naturalist* 156:14–33.

- MCMAHON, S. M. & PARKER, G. G. 2015. A general model of intra-annual tree growth using dendrometer bands. *Ecology and Evolution* 5:243–254.
- METCALF, C. J. E., MCMAHON, S. M., SALGUERO-GÓMEZ, R. & JONGEJANS, E. 2013. IPMpack: an R package for integral projection models. *Methods in Ecology and Evolution* 4:195–200.
- METCALF, C. J. E. & PAVARD, S. 2007. Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends in Ecology & Evolution* 22:205–212.
- MORRIS, R. J. 2010. Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 365:3709–3718.
- MUNHOZ, C. A., SILVA, J. V. & MARQUES, M. C. M. 2014. Demography of the endangered tree species *Ocotea porosa* (Lauraceae) along a gradient of forest disturbance in southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28:617–623.
- NEWBOLD, T., HUDSON, L. N., HILL, S. L. L., CONTU, S., LYSENKO, I., SENIOR, R. A., BÖRGER, L., BENNETT, D. J., CHOIMES, A. & COLLEN, B. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520:45–50.
- PAVANELLI, A. P., COSTA, J. A., BIANCHINI, E. & PIMENTA, J. A. 2011. Estrutura de tamanho, relações alométricas e distribuição espacial de *Astronium graveolens* Jacq. (Anacardiaceae) em áreas topograficamente distintas de fragmentos de floresta estacional semidecidual do sul do Brasil. *Pesquisas: Botânica* 970:347–363.
- PEARCY, R. W. 1983. The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58:19–25.
- PEEL, M. C., FINLAYSON, B. L. & MCMAHON, T. A. 2007. Updated world map of

- the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrological Earth Systems Science Discussion* 4:439–473.
- PETIT, R. J. & HAMPE, A. 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 187–214.
- PIANKA, E. R. 1970. On r-and K-selection. *The American Naturalist* 104:592–597.
- PIMENTA, J. A. 1998. Estudo populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg (Myrfaceae) no Parque Estadual Mata Godoy, Londrina, PR. Tese, Universidade Estadual de Londrina.
- POORTER, L., BONGERS, F., STERCK, F. J. & WOELL, H. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93:256–267.
- PORTELA, R. C. Q., BRUNA, E. M. & SANTOS, F. A. M. 2010. Demography of palm species in Brazil’s Atlantic forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. *Biodiversity and Conservation* 19:2389–2403.
- PRIMACK, R. B. & LEE, H. S. 1991. Population dynamics of pioneer (*Macaranga*) trees and understorey (*Mallotus*) trees (Euphorbiaceae) in primary and selectively logged Bornean rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 7:439–457.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2014. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- RODRIGUES, D. R., BOVOLENTA, Y. R., PIMENTA, J. A. & BIANCHINI, E. 2016. Height structure and spatial pattern of five tropical tree species in two seasonal semideciduous forest fragments with different conservation histories. *Revista Árvore* 40:395–405.

- STUBBEN, C. & MILLIGAN, B. 2007. Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software* 22:1–23.
- SUTHERLAND, W. J., FRECKLETON, R. P., GODFRAY, H. C. J., BEISSINGER, S. R., BENTON, T., CAMERON, D. D., CARMEL, Y., COOMES, D. A., COULSON, T. & EMMERSON, M. C. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101:58–67.
- SWAINE, M. D. & WHITMORE, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81–86.
- TANAKA, H., SHIBATA, M., MASAKI, T., IIDA, S., NIYAMA, K., ABE, S., KOMINAMI, Y. & NAKASHIZUKA, T. 2008. Comparative demography of three coexisting *Acer* species in gaps and under closed canopy. *Journal of Vegetation Science* 19:127–138.
- TOMÉ, M., MIGLIORANZA, E., VILHENA, A. H. T. & FONSECA, E. P. 1999. Composição florística e fitossociológica do Parque Estadual Mata São Francisco. *Revista do Instituto Florestal* 11:12–23.
- WRIGHT, S. J., MULLER-LANDAU, H. C., CONDIT, R. & HUBBELL, S. P. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84:3174–3185.
- YAMADA, T., ZUIDEMA, P. A., ITOH, A., YAMAKURA, T., OHKUBO, T., KANZAKI, M., TAN, S. & ASHTON, P. S. 2007. Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. *Journal of Ecology* 95:332–342.
- ZAMA, M. Y., BOVOLENTA, Y. R., CARVALHO, E. S., RODRIGUES, D. R.,

ARAUJO, C. G., SORACE, M. A. F. & LUZ, D. G. 2012. Florística e síndromes de dispersão de espécies arbustivo-arbóreas no Parque Estadual Mata São Francisco, PR, Brasil. *Hoehnea* 39:369–378.

## Anexo II - Cópia das normas do periódico *Journal of Tropical Ecology*

CAMBRIDGE | Instructions for Contributors

### Journal of Tropical Ecology

*Potential contributors are advised that careful attention to the details below will greatly assist the Editor and thus speed the processing of their manuscripts. Poorly prepared manuscripts will be returned to authors.*

#### Scope of the journal

*Journal of Tropical Ecology* publishes papers in the important and now established field of the ecology of tropical regions. Papers may deal with terrestrial, freshwater and strand/coastal tropical ecology, and both those devoted to the results of original research as well as those which form significant reviews will be considered. Papers normally should not exceed 6000 words of main text. Short Communications are acceptable: they should not exceed four printed pages in total length.

#### Manuscript Preparation

All manuscripts must be submitted online via the website:

<http://mc.manuscriptcentral.com/jte>

Detailed instructions for submitting your manuscript online can be found at the submission website by clicking on the 'Instructions and Forms' link in the top right of the screen; and then clicking on the 'Author Submission Instructions' icon on the following page.

The Editor will acknowledge receipt of the manuscript, provide it with a manuscript reference number and assign it to reviewers. The reference number of the manuscript should be quoted in all correspondence with *Journal of Tropical Ecology* Office and Publisher.

Submission of a manuscript implies that it has been approved in its final form by all the named authors, that it reports on unpublished work and that it has not been published or concurrently submitted for publication, in whole or in part, elsewhere. Papers are first inspected for suitability by the Editor or an editorial board member. Those suitable papers are then critically reviewed by usually two or three expert persons. On their advice the Editor provisionally accepts, or rejects, the paper. If acceptance is indicated the manuscript is usually returned to the author for revision. In some cases a resubmission is invited and on receipt of the new version, the paper may be sent to a third referee. If the author does not return the revised or resubmitted version within six months the paper will be classified as rejected. Final acceptance is made when the manuscript has been satisfactorily revised.

#### Language

All papers should be written in English, and spelling should generally follow The Concise Oxford Dictionary of Current English. Abstracts in other languages will be printed if the author so desires together with an abstract in English. All abstracts must be provided by the author.

Cambridge recommends that authors have their manuscripts checked by an English language native speaker before submission; this will ensure that submissions are judged at peer review exclusively on academic merit. We list a number of third-party services specialising in language editing and / or translation, and suggest that authors contact as appropriate. Use of any of these services is voluntary, and at the author's own expense.

<http://journals.cambridge.org/action/stream?pageId=8728&level=2&menu=Authors&pageId=3608>

## CAMBRIDGE | Instructions for Contributors

### Preparation of the manuscript

Authors are strongly advised to consult a recent issue of the *JTE* to acquaint themselves with the general layout of articles. You can view a free sample issue of the journal at <http://journals.cambridge.org/trosample>.

Manuscripts should be prepared according to the following structure:

Page 1. **Title page.** This should contain (a) the full title, preferably of less than 20 words and usually containing the geographical location of the study; (b) a running title of not more than 48 letters and spaces; (c) a list of up to 10 key words, separated by commas, in alphabetical order suitable for international retrieval systems; (d) the full name of each author; (e) the name of the institution in which the work was carried out; and (f) the present email address of the author to whom PDF proofs should be sent.

Page 2. **Abstract.** This should be a single paragraph, in passive mode, no more than 200 words long, concise summary of the paper intelligible on its own in conjunction with the title, without abbreviations or references.

Page 3. **et seq.** The main body of the text may contain the following sections in the sequence indicated: (a) Introduction, (b) Methods, (c) Results, (d) Discussion, (e) Acknowledgements, (f) Literature Cited, (g) Appendices, (h) Tables, (i) Legends to Figures. An extra section between (a) and (b) for Study Site or Study Species might be necessary.

Main headings should be in capital type and centred; sub-headings should be ranged left and in bold. A **Short Communication** has a title, abstract and keywords but no section headings until Acknowledgements and item Literature Cited.

Acknowledgements should be brief. **Notes** should be avoided if at all possible; any notes will be printed at the end of the paper and not as footnotes.

Tables (preferably in MS Word, they must not be submitted as images) should be provided either at the end of the manuscript or as separate files. Tables should be numbered consecutively with Arabic numerals and every table should be cited at least once in the text, in consecutive order.

Figures should be submitted as separate files in TIF or EPS format but captions to figures should be supplied on a separate sheet at the end of the main manuscript. All figures must be cited in consecutive order.

The page size should be set to A4 and the text should be in a font size of 12 or greater throughout. Double spacing must also be used throughout, allowing wide margins (about 3 cm) on all sides. Main text pages should be numbered.

#### **Scientific names**

The complete Latin name (genus, species and authority) must be given in full for every organism when first mentioned in the text unless a standard nomenclatural reference is available which can be cited. Authorities might alternatively appear in Tables where they are first used. Names of taxa at generic rank and below should be in italics.

#### **Units of measurement**

Measurements must be in metric units; if not, metric equivalents must also be given. The minus index ( $m^{-1}$ ,  $mm^{-3}$ ) should be used except where the unit is an object, e.g. 'per tree', not 'tree<sup>-1</sup>'). Use  $d^{-1}$ ,  $wk^{-1}$ ,  $mo^{-1}$  and  $y^{-1}$  for per day, per week, per month and per year.

#### **Abbreviations**

In general, abbreviations should be avoided. Numbers one to nine should be spelled out and

number 10 onwards given in figures. Dates should follow the sequence day-month-year, e.g. 1 January 1997. The 24-hour clock should be used, e.g. 16h15.

### *Appendix material*

Unavoidably large tables or lists disrupt the flow and layout of the main text and are best included in appendices. Appendices are numbered consecutively with Arabic numerals and must be cited in numerical order in the text. Very large appendices may be published online only. In this case, the material is not copy edited or typeset but loaded directly as supplied by the authors (see below). All appendix material must conform to the journal style. Publication of appendix material remains at the discretion of the editor. Appendices are not normally included with short communications.

### **Literature cited**

References to literature in the text should conform to the 'name-and-date' system. For example, direct citation as: Benzing (2000) or Moses & Semple (2011); or parenthetically (Holste *et al.* 1981). If a number of references are cited at one place in the text, they should not be arranged chronologically, but alphabetically by first author, with single-author references before those with two authors, which in turn come before those with three or more authors, e.g. (Chan 2008, Dubois & Blanc 1999, Silva & Almeida 2011, Silva *et al.* 2009, Williams 2003). In the reference list citations should take the forms given below. References with two or more authors should be arranged first alphabetically then chronologically. The names of cited journals should be given in full. Certain foreign language citations may be translated into English, and this should always be done where the English alphabet is not used (e.g. Chinese, Hindi, Thai).

BENZING, D. H. 2000. *Bromeliaceae - profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge. 690 pp.

HOLSTE, E. K., KOBE, R. K. & VRIESENDORP, C. F. 2011. Seedling growth responses to soil resources in the understory of a wet tropical forest. *Ecology* 92:1828-1838.

MOSES, K. & SEMPLE, S. 2011. Primary seed dispersal by the black-and-white ruffed lemur (*Varecia variegata*) in the Manombo forest, south-east Madagascar. *Journal of Tropical Ecology* 27:1-10.

ROHWER, S., BUTLER, L. K. & FROEHLICH, D. R. 2005. Ecology and demography of east-west differences in molt scheduling of Neotropical migrant passerines. Pp. 87-105 in Greenberg, R. & Marra, P. P. (eds.). *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Use the following as contractions in text: 'pers. obs.', 'pers. comm.', 'unpubl. data', 'in press'. Authors should double-check that all references in the text correspond exactly to those in the Literature Cited section.

### **Tables and figures**

#### Tables

Tables should be in a simple form, with one set of column and row headings per table. Tables in parts with different column headings are not acceptable. These should be split into two or more separate tables. Column headings should be brief, with units of measurement in parentheses. Vertical lines should not be used to separate columns. Avoid presenting tables that are too large to be printed across the page; table width must not exceed 80 characters, including spaces between words, figures and columns. Each table should be numbered consecutively with Arabic numerals. They can either be submitted as separate files (Microsoft Word) or appended to the main manuscript text file. Each table must be accompanied by a clear and concise caption. All

tables and figures must be cited in the text.

### Figures and Illustrations

Please ensure that your figures are saved at final publication size and are in our recommended file formats. Following these guidelines will result in high quality images being reproduced in both the print and the online versions of the Journal.

Authors should ensure that all figures, whether line drawings or photographs, clarify or reduce the length of the text. Figures should be submitted in TIF or EPS format at approximate final publication size. Resolution of artwork should be at the following minimum resolutions: line artwork (black & white), 1200 dpi; combination, i.e. line/tone (greyscale), 800 dpi; black-and-white halftone (greyscale), 300 dpi; and colour halftone, 300 dpi. Colour is only encouraged where its use adds materially to the comprehension of the figure. All colour images should be clear when reproduced in black-and-white if authors are not paying for colour in print. Comprehensive guidance on creating suitable electronic figures is available in the [Cambridge Journals Artwork Guide](#).

Please:

- ensure text figures, line drawings, computer-generated figures and graphs are of sufficient size and quality to allow for reduction;
- avoid the use of solid black infills or complex hatching;
- use halftone images where they make a real contribution to the text, and ensure they are of good quality at the intended final size with any required lettering or numbering inserted by the author;
- include figure legends and numbers on a separate page at the end of the body text of the manuscript; individual parts of a figure should be clearly labelled with lowercase letters consecutively from 'a' and referred to in the legend. Legends to multipart figures should open with a statement summarising the whole figure. The individual parts should then be itemised with the part labels in full parentheses AFTER each item. Legends to figures and tables should be informative, ideally allowing readers to comprehend what the figure/table represents without reference to the main text of the paper.
- where possible put keys to symbols and lines in legends not on figures;
- inform the Editorial Office at the earliest opportunity if you wish to use colour figures (we will ask authors to pay in advance for the use of colour, but we can advise on how this can be kept to a minimum if we know your plans). If you request colour figures in the printed version, you will be contacted by CCC-Rightslink who are acting on our behalf to collect Author Charges. Please follow their instructions in order to avoid any delay in the publication of your article.

### Supplementary Material

There will normally be one of the following reasons for you to supply supplementary material to accompany the online version of your article:

- You wish to link to additional information which due to its nature does not lend itself to print media (examples- full data sets, moving-image or sound files etc.).
- The Editor of the journal has requested that you extract certain information from the original article in order to allow for space constraints of the print version.

N.B. Please note that no copyediting or quality assurance measures will be undertaken on supplementary material (other than to ensure that the file is intact). The authors therefore warrant that the supplementary material that they submit when the paper is accepted is in a suitable format for publication in this manner. The material shall be published online in exactly the form that it is supplied.

Please follow the following instructions to supply supplementary material to accompany the online version of your article:

- Each supplementary file must be supplied as a separate file. Do not supply this material as part of the file destined for publication in the print journal;
- Each supplementary file must have a clear title (e.g., S. Jones\_supplementary\_figure\_1);
- Provide a text summary for each file of no more than 50 words. The summary should describe the contents of the file. Descriptions of individual figures or tables should be provided if these items are submitted as separate files. If a group of figures is submitted together in one file, the description should indicate how many figures are contained within the file and provide a general description of what the figures collectively show;
- The file type and file size in parentheses;
- Ensure that each piece of supplementary material is clearly referred to at least once in the print version of the paper at an appropriate point in the text, and is also listed at the end of the paper.

#### Format and file size

- File sizes should be as small as possible in order to ensure that users can download them quickly, particularly the main text;
- Avoid generic file names such as 'manuscript' or 'text'; instead use author names or subject topic to reduce the likelihood of duplication with other submissions;
- Images should be a maximum size of 640 × 480 pixels at a resolution of 72 pixels per inch;
- Authors should limit the number of files to under ten, with a total size not normally exceeding 3 MB. Sound/movie files may be up to 10 MB per file; colour images may be up to 5 MB per file; all other general file types may be up to 2 MB per file but most files should be much smaller;
- We accept files in any of the following formats (if in doubt please enquire first): MS Word document (.doc), Plain ASCII text (.txt), Rich Text Format (.rtf), WordPerfect document (.wpd), HTML document (.htm), MS Excel spreadsheet (.xls), GIF image (.gif), JPEG image (.jpg), TIFF image (.tif), MS PowerPoint slide (.ppt), QuickTime movie (.mov), Audio file (.wav), Audio file (.mp3), MPEG/MPG animation (.mpg).

If your file sizes exceed these limits, or if you cannot submit in these formats, please seek advice from the editor/board member handling your manuscript.

## Publication

### *Copyright*

Authors of articles published in the journal assign copyright to Cambridge University Press (with certain rights reserved) and you will receive a copyright assignment form for signature on acceptance of your paper. Authors receiving requests for permission to reproduce their work should contact Cambridge University Press for advice. Papers are accepted on the understanding that the work has been submitted exclusively to the *Journal of Tropical Ecology* and has not been previously published elsewhere unless otherwise stated.

### *Proofs*

Page proofs will be forwarded as PDF files by email to the corresponding author. It is the responsibility of the author to ensure that no errors are present. Authors will receive a PDF file of page proofs by email, and will be asked to return corrected proofs within 48 hours. Only essential corrections should be made and authors will be charged for excessive alterations at the proof stage. Once a proof has been returned only minor changes will be allowed. Authors should be aware that large numbers of changes may lead to the paper being returned to reviewers for

approval, delaying publication, in addition to incurring costs associated with making the changes. Errors remaining in these first proofs after the author has checked them are the author's responsibility. Any further editorial changes, apart from minor grammatical and syntactical improvements, will be communicated to the author before second proofs are prepared.

#### **Offprints**

The author (or main author) of an accepted paper will receive a free PDF of their paper upon publication. Authors will be offered the opportunity to order paper offprints by using the form supplied at proof stage.

#### **Reprints**

For all commercial reprint pricing details, please follow this [link](#) or contact [special\\_sales@cambridge.org](mailto:special_sales@cambridge.org)

#### Open Access Publication in *Journal of Tropical Ecology*

Cambridge Open Option allows authors the option to make their articles freely available to everyone, immediately on publication. This service reflects Cambridge's commitment to further the dissemination of published academic information.

The programme allows authors to make their article freely available in exchange for a one-off charge paid either by the authors themselves or by their associated funding body. This fee covers the costs associated with the publication process from peer review, through copyediting and typesetting, up to and including the hosting of the definitive version of the published article online. Payment of this one-off fee entitles permanent archiving both by Cambridge University Press and by the author; however, it also enables anyone else to view, search and download an article for personal and non-commercial use. The only condition for this is that the author and original source are properly acknowledged.

The Cambridge Open Option is only offered to authors upon acceptance of an article for publication and as such has no influence on the peer review or acceptance procedure. The paper will continue to be made available in both print and online versions, but will be made freely available to anyone with Internet links via our online platform, Cambridge Journals Online. In addition, such papers will have copyright assigned under a Creative Commons Attribution licence, which enables sharing and adaptation, providing attribution is given. All articles will continue to be handled in the normal manner with peer-review, professional production and online distribution in Cambridge Journals Online. Articles will also be included in the relevant Abstracting & Indexing services and in CrossRef, and can have supplementary content (text, video or audio) added to their online versions. Cambridge will also deposit the article in any relevant repositories on the author's behalf, where that is a condition of the funding body.

The Cambridge Open Option is now available to authors of articles in *Journal of Tropical Ecology* at the standard Cambridge rate of £1695/\$2700 per article. Requests to take up the Cambridge Open Option will be subject to approval by the Editors of the Journal.

For more information on Open Access and Cambridge Journals, please follow this [link](#).

**Updated 5th September 2014**