

**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**ECOLOGIA POPULACIONAL DA PALMEIRA
GEONOMA SCHOTTIANA MART. EM MATA DE GALERIA
NO BRASIL CENTRAL**

MAURÍCIO BONESSO SAMPAIO

**DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO DEPARTAMENTO
DE ECOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA,
COMO REQUISITO À OBTENÇÃO DO GRAU
DE MESTRE EM ECOLOGIA**

Brasília, 2006

**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**ECOLOGIA POPULACIONAL DA PALMEIRA
GEONOMA SCHOTTIANA MART. EM MATA DE GALERIA
NO BRASIL CENTRAL**

MAURÍCIO BONESSO SAMPAIO

ORIENTADOR: DR. ALDICIR SCARIOT

BRASÍLIA, 2006

MAURÍCIO BONESSO SAMPAIO

Ecologia populacional da palmeira *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Brasil Central

Dissertação aprovada junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Banca Examinadora:

Dr. Aldicir Scariot

Orientador – Programa de Desenvolvimento das Nações Unidas, PNUD e Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia

Dr. William A. Hoffmann

Membro Titular – Botany Department, North Carolina State University

Dr. John Du Vall Hay

Membro Titular – Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília

Dr. Eddie Lenza de Oliveira

Suplente – Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília

Brasília, março de 2006

AGRADECIMENTOS

À MINHA FAMÍLIA, DEUSINHA, FÁTIMA, ANTÔNIO CARLOS, ALEXANDRE, CAROLINE E ÍSIS, PELO INCONDICIONAL APOIO E COMPREENÇÃO EM TODOS OS MOMENTOS.

AO ALDICIR SCARIOT, POR TER SIDO MEU AMIGO E ORIENTADOR DURANTE TODOS ESSES ANOS.

À EQUIPE DO LABORATÓRIO DE ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO QUE FIZERAM PARTE FUNDAMENTAL DA MINHA FORMAÇÃO, DESDE O INÍCIO DA GRADUAÇÃO.

AOS QUE INTEGRARAM A EQUIPE DE CAMPO APESAR DAS COBRAS E CARRAPATOS: ALEXANDER BALDUÍNO, BERNARDO BIANCHETTI, BRUNNO SANTANA DE ANDRADE, CARLOS ANGELIM, GUSTAVO DE OLIVEIRA LOPES, HUGO AMÉRICO HUBERT SCHAEGLER, ÍSIS MERI MEDRI, JOÃO MARCELO DE REZENDE, JUAREZ PEREIRA DO AMARAL, LEANDRO DE SOUZA LIMA, NÍLTON FERREIRA BARBOSA E PATRÍCIA BUENO.

AOS MEMBROS DA BANCA EXAMINADORA, ALÉM DE ALEXANDRE SAMPAIO, ANDERSON SEVILHA, DANIEL VIEIRA, ERNESTINO GUARINO, HÉLDER CONSOLARO, HELGA WIEDERHECKER, ISABEL FIGUEIREDO, ISABEL SCHMIDT E ÍSIS MERI MEDRI PELAS VALOROSAS CONTRIBUIÇÕES NA DISSERTAÇÃO.

AOS COLEGAS E FUNCIONÁRIOS DO DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA.

À ANTONIETA NASSIF SALOMÃO PELO AUXÍLIO NOS EXPERIMENTOS NO LABORATÓRIO DE GERMINAÇÃO DE SEMENTES.

AO DR. SÉRGIO ANTÔNIO VANIN, QUE IDENTIFICOU O COLEÓPTERO PREDADOR DAS SEMENTES.

AOS FUNCIONÁRIOS DO IBAMA E PARQUE NACIONAL DE BRASÍLIA.

À EMBRAPA RECURSOS GENÉTICOS E BIOTECNOLOGIA, CNPQ E CAPES PELAS BOLSAS E APOIO FINANCEIRO.

TODOS CANTAM SUA TERRA, TAMBÉM VOU CANTAR A MINHA

minha terra tem palmeiras de babaçu onde canta o buriti.

e a melhor água do mundo.

e um poço.

e um menino.

como posso agora cantar minha terra;

estando tão longe-perto dela.

Torquato Neto

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	7
LISTA DE FIGURAS	8
RESUMO	10
ABSTRACT	11
CRESCIMENTO E REPRODUÇÃO DA PALMEIRA DE SUB-BOSQUE <i>GEONOMA SCHOTTIANA</i> EM MATA DE GALERIA NO BRASIL CENTRAL	12
INTRODUÇÃO	12
MATERIAIS E MÉTODOS	13
<i>Área e espécie estudada</i>	13
<i>Produção de folhas</i>	15
<i>Produção de estruturas reprodutivas</i>	17
<i>Análise dos dados</i>	17
RESULTADOS	18
<i>Influência das estações climáticas</i>	18
<i>Influência do tamanho</i>	18
DISCUSSÃO	19
<i>Influência das estações climáticas</i>	19
<i>Fonte de recursos para consumidores</i>	21
<i>Influência do tamanho</i>	22
<i>Considerações finais</i>	23
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	23
REGENERAÇÃO NATURAL DA PALMEIRA <i>GEONOMA SCHOTTIANA</i> EM MATA DE GALERIA NO BRASIL CENTRAL	32
INTRODUÇÃO	32
MATERIAIS E MÉTODOS	33
<i>Área e espécie estudada</i>	34
<i>Densidade do banco de sementes no solo</i>	34
<i>Longevidade das sementes no solo</i>	35
<i>Germinação em campo</i>	35
<i>Recrutamento e sobrevivência de plântulas</i>	36
<i>Dinâmica do recrutamento</i>	36
<i>Análise dos dados</i>	37
RESULTADOS	38
DISCUSSÃO	40
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	44
DINÂMICA POPULACIONAL DA PALMEIRA CLONAL <i>GEONOMA SCHOTTIANA</i> EM MATA DE GALERIA NO BRASIL CENTRAL	57
INTRODUÇÃO	57
MATERIAIS E MÉTODOS	59
<i>Área e espécie estudada</i>	59
<i>Demografia</i>	59
<i>Análises matriciais</i>	61
RESULTADOS	63
DISCUSSÃO	65
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	68
CONCLUSÕES GERAIS	82

LISTA DE TABELAS

Tabela 1.1 Época do ano em que ocorre concentração nos eventos vegetativos, resultado do teste de Rayleigh (Z), medida de concentração (r) do evento e número médio de emissão, expansão ou abscisão de folhas em um ano por indivíduo (n=40) em uma população de <i>Geonoma schottiana</i> Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília.....	27
Tabela 1.2 Época do ano em que ocorre concentração na produção de estruturas reprodutivas, resultado do teste de Rayleigh (Z) e a medida de concentração (r) do evento. Tempo médio de duração (meses) e taxa média de produção anual das inflorescências de cada fenofase reprodutiva de <i>Geonoma schottiana</i> Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. (IFS) Inflorescência sem frutos; (IFP) Infrutescência com frutos pequenos; (IFV) Infrutescência com frutos verdes; (IFM) Infrutescência com frutos maduros.....	28
Tabela 2.1 Regressão múltipla entre as variáveis do micro-habitat e a densidade de plântulas com menos de um ano em uma população de <i>Geonoma schottiana</i> Mart. no Parque Nacional de Brasília.....	50
Tabela 2.2 Regressões logísticas entre a altura da plântula e a sua probabilidade de sobreviver (s_x) durante o primeiro, segundo e terceiro ano de vida para a coorte de 2001, durante o primeiro e segundo ano de vida para a coorte de 2002 e durante o primeiro ano de vida para a coorte de 2003, em uma população de <i>Geonoma schottiana</i> Mart. no Parque Nacional de Brasília. O valor de χ^2 foi calculado pelo método de <i>log-likelihood</i>	50
Tabela 3.1 Tipo de estipe, características morfológicas e altura média (± 1 EP) dos indivíduos de cada estágio ontogenético do ciclo de vida de <i>Geonoma schottiana</i> Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília.....	73
Tabela 3.2 Matrizes de projeção de quatro intervalos demográficos, entre 2000 e 2004, em uma população de <i>Geonoma schottiana</i> Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. w = distribuição estável da população em estádios ontogenéticos, n_x = número de indivíduos de cada estágio acompanhados durante o período, q_x = proporção de indivíduos mortos de cada estágio no período.	74
Tabela 3.3 Fecundidade vegetativa média (± 1 EP) entre estádios nos períodos entre 2000 a 2004. (-) Fecundidades não observadas durante o período de estudo.....	75

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1 Precipitação total mensal (mm), evaporação (mm), temperatura média mensal (°C) e média diária de insolação (h/dia) de julho de 2002 a junho de 2003. Fonte: Estação Meteorológica do INMET, à aproximadamente 25Km da área de estudo.....29
- Figura 1.2 Número médio (± 1 EP) de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo, de julho de 2002 a junho de 2003, em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Brasil Central. ISF – inflorescências sem frutos; IFP – infrutescências com frutos pequenos; IFV – infrutescências com frutos verdes; IFM – infrutescências com frutos maduros. A área quadriculada representa a estação chuvosa.30
- Figura 1.3 Associação entre tamanho do indivíduo com: a) número de folhas produzidas/ano ($r^2=0,66$; $n=39$; $p<0,001$); b) número de folhas na copa ($r^2=0,81$; $n=37$; $p<0,001$); c) comprimento médio da folha (cm; $r^2=0,97$; $n=36$; $p<0,001$); d) razão média entre largura e comprimento da folha [$r^2=0,67$; $n=38$; $p<0,001$; $y=0,105*\exp(-2,739*x)$] e; e) área foliar total (cm²; $r^2=0,90$; $n=37$; $p<0,001$) em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Brasil Central. Os jovens são representados por triângulos e os imaturos e reprodutivos por círculos.....31
- Figura 2.1 Abundância de sementes (média ± 1 EP) de *Geonoma schottiana* Mart. encontradas no solo e serrapilheira de uma mata de uma galeria no Parque Nacional de Brasília. As sementes intactas foram divididas em sementes viáveis e inviáveis (Int – inv), após o teste de Tetrazólio.51
- Figura 2.2 Variação da quantidade de sementes por m² em relação à distância (m) aos indivíduos reprodutivos [$F_{2,58} = 19,06$; $n = 60$; $p < 0,001$; $r^2 = 0,21$; n° de sementes = $58,6*\exp(-0,8*distância)$], para uma população de *Geonoma schottiana* Mart. no Parque Nacional de Brasília.52
- Figura 2.3 Viabilidade (média ± 1 EP) ao longo do tempo das sementes de *Geonoma schottiana* Mart. enterradas no solo de uma mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. Letras diferentes indicam médias significativamente diferentes ($p<0,05$).....53
- Figura 2.4 Influencia da sazonalidade climática na probabilidade de germinação das sementes de *Geonoma schottiana* Mart. em uma mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. As colunas em cinza indicam a estação seca (abril a outubro).....54
- Figura 2.5 Variação da altura mediana (e quartis 25 e 75%) entre plântulas sobreviventes (s) e mortas (m) com um (a, d e f), dois (b e e) e três anos de idade (c), provenientes das coortes de 2001 (a, b e c), 2002 (d e e) e 2003 (f), em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. no Parque Nacional de Brasília.....55
- Figura 2.6 Modelo anual da dinâmica do recrutamento da dispersão das sementes até o estabelecimento das plântulas em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. no Parque Nacional de Brasília. As setas indicam a probabilidade de transição entre estágios do ciclo de vida no período entre o ano t e t+1. Veja os materiais e métodos para saber como as probabilidades de transição foram estimadas, onde D_s é a densidade de sementes dispersas em um ano; G_1 é a germinabilidade das sementes no primeiro ano após a dispersão; V é a proporção de sementes viáveis recém dispersas que sobrevive pelo menos um ano no banco de sementes; D_b é a densidade média do banco de sementes; S_b é a probabilidade de uma semente

- permanecer viável no banco de sementes; G_2 é a porcentagem de sementes do banco que germinam; D_p é a densidade média de plântulas recém emergidas. ... 56
- Figura 3.1 Ciclo de vida de uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. As setas tracejadas representam a fecundidade (vegetativa ou reprodutiva) e as setas contínuas representam as transições entre estádios ontogenéticos (permanência, progressão e regressão). 76
- Figura 3.2 Densidade média (± 1 EP) de indivíduos nos estádios: plântula (plan), infantil (inf), jovem (jov), imaturo (ima) e reprodutivo (rep), de 2000 a 2004 de uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. n = densidade total de indivíduos por ha. O banco de sementes não foi representado, pois a densidade de sementes viáveis no solo (243.000 ± 5.700 sementes/ha) permanece constante entre anos (Capítulo 2). ... 77
- Figura 3.3 Variação da mortalidade média (± 1 EP) dos indivíduos de cada estágio nos períodos entre 2000 a 2001 (1), 2001 a 2002 (2), 2002 a 2003 (3) e 2003 a 2004 (4) na população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. ns = diferenças não significativas ($p > 0,05$). Letras diferentes representam diferenças significativas ($p < 0,05$), encontradas utilizando-se o teste de Tukey..... 78
- Figura 3.4 Taxa de crescimento populacional e intervalo de confiança (95%) de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília entre 2000 e 2004, calculados por *bootstrap* utilizando 10.000 simulações. 79
- Figura 3.5 Elasticidade de λ a variações proporcionais na probabilidade de permanência dos indivíduos nos estádios: semente (sem), plântula (plan), infantil (inf), jovem (jov), imaturo (im) e reprodutivo (rep), de 2000 a 2004, de uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. 80
- Figura 3.6 Efeitos da freqüência de ocorrência de um ano com alta taxa de predação (matriz A_3) em (a) taxa média de crescimento estocástica (linha contínua) e intervalo de confiança (linha pontilhada), e (b) probabilidade de extinção em 300 anos, de uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília..... 81

RESUMO

Este estudo teve como objetivo descrever aspectos da ecologia populacional de *Geonoma schottiana*, palmeira clonal de sub-bosque, na mata de galeria do córrego Três Barras, do Parque Nacional de Brasília – DF (15° 35' a 15° 45' S e 47° 53' a 48° 05' W). Especificamente, foram avaliados (i) como as variações climáticas durante o ano e o estágio do indivíduo no ciclo de vida influenciaram o crescimento e a reprodução; (ii) como ocorreu a regeneração natural da população e quais os fatores que influenciaram o recrutamento e sobrevivência de plântulas e; (iii) quais os fatores que influenciaram a dinâmica da população. Para isso, a atividade reprodutiva e a produção de folhas dos indivíduos foram acompanhadas por pelo menos um ano; o recrutamento de plântulas foi avaliado utilizando-se experimentos em campo de germinação de sementes, longevidade das sementes no solo e estimativa da densidade de sementes viáveis no solo; a sobrevivência de plântulas foi acompanhada por pelo menos três anos, e foi correlacionada à variáveis bióticas e abióticas do micro-habitat; além disso, os parâmetros demográficos da população foram estimados durante quatro anos. Os resultados foram utilizados para calcular a taxa de crescimento populacional e a probabilidade de extinção, através de modelos matriciais. Com este estudo, foi verificado que a sazonalidade climática influenciou tanto a produção de folhas, que ocorreu no período chuvoso, quanto à produção de inflorescências, que emergiram principalmente no início da seca. Entretanto, os frutos maduros foram disponíveis durante todo o ano em abundância. Apesar de indivíduos maiores produzirem mais folhas, a taxa de produção de inflorescências não foi influenciada pelo tamanho do indivíduo. A senilidade parece ter um efeito menor na produção de estruturas vegetativas e reprodutivas do que o que tem sido detectado para espécies congênicas com maior atividade clonal. O banco de sementes no solo foi abundante e não variou entre estações e anos. Algumas sementes permaneceram viáveis mais de 43 meses no solo próximo à planta-mãe. A germinação ocorreu principalmente no período chuvoso, mas apenas 3,3% das sementes, que sobreviveram à predação por *Coccotrypes circumdatus* (Coleoptera: Scolytinae), germinaram. Apesar disso, o recrutamento de plântulas ocorre em abundância, principalmente nos locais com maior densidade de sementes. As plântulas maiores tiveram maior probabilidade de sobreviver, mesmo no terceiro ano de vida. Entretanto, as fases do ciclo de vida que compreendem a regeneração natural foram as de menor contribuição para a taxa de crescimento populacional, que foi influenciada principalmente pela sobrevivência de indivíduos reprodutivos. A taxa de crescimento populacional não diferiu significativamente durante o período de estudo. Apesar disso, em um dos quatro intervalos demográficos houve alta mortalidade de indivíduos jovens provavelmente causada pela herbivoria por vertebrado. Assim, se eventos de herbivoria como esse, não ocorrerem com frequência maior do que uma vez a cada dois anos, a mata de galeria será capaz de manter a população estável em longo prazo.

ABSTRACT

The objective of this study was to describe aspects of the population ecology of *Geonoma schottiana*, an understory clonal palm, in gallery forest of Central Brazil. Specifically, three questions were raised: (i) how do climatic variations during the year and the stages in the life cycle affect growth and reproduction? (ii) how does regeneration occur and which factors influence seedling recruitment and survival? (iii) which factors influence population dynamics? To answer these questions, we evaluated: (a) reproductive activity and leaf production of plants for at least one year; (b) seedling recruitment through field experiments of seed germination, seed longevity in the soil, and viable seed density in the soil; (c) seedling survival for three years, which was correlated to microhabitat conditions; and (d) population demographic parameters for four years. These results were used to estimate the population growth rate (λ) and the extinction probability, through matrix analysis. This way, we verified that the leaf emergence begins at the start of the wet season, and the emergence of inflorescences occurred in the drought, but ripe fruits were available all year. As an individual grows, its rate of leaf production increases, but the production of reproductive structures does not depend on the individual's size. Plant senility seems to have little effect on the production of vegetative and reproductive structures than has been detected in congeneric species with greater clonal growth. The soil seed bank was abundant and did not vary between seasons and years. Seeds remained viable for 43 months on the soil next to reproductive plants. Just 3.3% of the seeds germinated, mainly in the wet season, because of high seed predation by *Coccotrypes circumdatus* (Coleoptera: Scolytinae). Despite this, the seedling recruitment occurred in abundance, mainly in microhabitats with higher seed density. The size of seedlings was directly related to the survival probability, even for seedlings in the third year of life. Nevertheless, the early stages in the life cycle contributed little to λ , which was influenced mainly by the survival of reproductive plants. The λ did not differ significantly during the years of study, but the mortality of juveniles was higher one of the four years, probably caused by vertebrate herbivory. If events of high mortality like this do not occur more frequently than every other year, the population will be able to maintain long-term stability in this gallery forest.

CAPÍTULO 1

Crescimento e reprodução da palmeira de sub-bosque *Geonoma schottiana* em mata de galeria no Brasil Central

Introdução

O crescimento e a reprodução de plantas ocorrem periodicamente e podem ser descritos e quantificados com parâmetros como frequência e época de ocorrência, duração, magnitude e grau de sincronia entre indivíduos (Newstrom & Frankie, 1994). A maior parte dos estudos da periodicidade dos eventos vegetativos e reprodutivos é enfocada em comunidades, principalmente para avaliar a disponibilidade de recursos para herbívoros e frugívoros (Sakai, 2001). Em matas de galeria, poucos estudos têm sido conduzidos para verificar os fatores que influenciam o crescimento e a reprodução da comunidade (Gouveia & Felfili, 1998; Oliveira & Paula, 2001), sendo mais escassos ainda estudos com populações.

O crescimento e a reprodução de plantas podem ser influenciados por muitos fatores (Fenner, 1998). Em palmeiras, o crescimento ocorre pela produção de folhas novas, que tende a ser concentrada em um curto período do ano. Normalmente, a emissão de folhas é relacionada à algumas variáveis climáticas como precipitação (Lieberman & Lieberman, 1984), irradiação (Wright & Van Schaik, 1994) ou temperatura (Brooke *et al.*, 1996). Nos habitats em que a umidade não é um fator limitante, os picos sazonais de irradiação podem ter um papel predominante na produção de folhas (Wright & Van Schaik, 1994). A emissão de folhas antes do início das chuvas é possibilitada pela alocação das reservas internas de água, que ameniza os impactos da estação seca nas plantas (Borchert, 1994).

As mesmas variáveis climáticas podem influenciar a variação sazonal na reprodução. A floração pode ser uma resposta fisiológica à precipitação (Augspurger, 1981), irradiação (Wright & Van Schaik, 1994) ou temperatura (Ashton *et al.*, 1988). Entretanto, dois outros fatores evolutivos podem influenciar à época de reprodução, o primeiro é a competição por polinizadores, que é importante principalmente para espécies simpátricas. A competição pode ser reduzida quando é evitada a sobreposição da época de floração (Sakai, 2001; Lobo *et al.*, 2003). O segundo

aspecto são as restrições filogenéticas. A média e a variância da época de floração é similar entre espécies congênicas, principalmente nas monocotiledôneas, e isso também ocorre entre espécies confamiliares (Wright & Calderon, 1995).

Além de variar sazonalmente, a intensidade dos eventos vegetativos e reprodutivos pode variar ao longo do ciclo de vida, de duas formas. A primeira é através da alocação dos recursos disponíveis para as diversas partes da planta, que varia conforme o indivíduo cresce. Em indivíduos jovens os recursos são alocados principalmente para o crescimento, enquanto que em reprodutivos, para a atividade reprodutiva (Osada *et al.*, 2002). A segunda forma é através da senilidade, que se caracteriza pela redução da atividade de crescimento e reprodução no final do ciclo de vida. Em algumas palmeiras, a senilidade é relativamente curta e rápida, atuando no final do ciclo de vida (Chazdon, 1992; Souza *et al.*, 2003). Em outras, a senilidade pode ocorrer por um longo período de tempo, iniciando-se logo após o indivíduo alcançar a maturidade sexual (Barot & Gignoux, 1999).

Com o objetivo de avaliar os fatores que influenciam o crescimento e a reprodução de indivíduos de uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Brasil Central foram estabelecidas as seguintes questões: (i) como a emissão de folhas e de estruturas reprodutivas está temporalmente distribuída ao longo do ano? (ii) como caracteres vegetativos e a emissão de folhas estão relacionados ao tamanho dos indivíduos? e (iii) como a taxa de produção e duração das estruturas reprodutivas estão relacionadas ao tamanho dos indivíduos? Respostas a essas questões podem contribuir para entender os mecanismos que influenciam o crescimento e a reprodução de uma espécie de sub-bosque de matas de galeria e como os recursos desta espécie são temporalmente disponibilizados para outros organismos.

Materiais e Métodos

Área e espécie estudada – Este estudo foi realizado na cabeceira da mata de galeria do córrego Três Barras, localizado no platô da chapada Contagem, no Parque Nacional de Brasília (15°35' a 15°45' S e 47°53' a 48°05' W). O vale apresenta na sua porção direita latossolo bem drenado e à esquerda, hidromórfico mal drenado (Ramos, 1995).

O clima tem duas estações bem definidas (Aw, na classificação de Köppen). A estação seca, de abril a outubro, sofre influência de massas de ar polar, provocando baixa temperatura e umidade relativa. Nesta estação ocorre déficit hídrico e o tempo de exposição direta aos raios solares (insolação) é maior que no período chuvoso (Fig. 1.1). A estação chuvosa, de novembro a março, sofre influência de frentes frias e massas de ar tropical, e é responsável por mais de 90% da precipitação anual. A temperatura média é de 21°C e a precipitação anual de aproximadamente 1.600mm (Nimer, 1989).

Geonoma schottiana foi identificada de acordo com Martins (2000), mas a identificação precisa é quase impossível visto que a espécie faz parte de um complexo taxonômico que inclui *Geonoma brevispatha* Barb. Rodr., *Geonoma pohliana* Mart., *Geonoma gamiova* Barb. Rodr. e *Geonoma gastoniana* Glaz. ex Drude (Henderson *et al.*, 1995) e não há revisão taxonômica para o gênero. O material vegetal foi coletado e depositado no herbário da Universidade de Brasília (R. C. Martins & G. de Oliveira, 239).

Geonoma schottiana é uma palmeira monóica que ocorre em diversas regiões no Brasil, e no Cerrado ocorre apenas no sub-bosque de matas de galeria. É monoestipitada, mas eventualmente forma touceiras. Neste estudo, cada estipe (rameta) em uma touceira (geneta) foi considerado um indivíduo e foi utilizado uma rameta por geneta para o acompanhamento da produção de estruturas vegetativas e reprodutivas. O estipe é freqüentemente tortuoso, de 1,6 a 6,0m de comprimento, tem anéis protuberantes, resultantes das cicatrizes foliares (Henderson *et al.*, 1995). O desenvolvimento das folhas ocorre de forma similar ao de outras palmeiras (ex. De Carvalho *et al.*, 1999). As folhas são produzidas uma por vez, no centro da copa, inicialmente em forma de seta denominada de folha-flecha. Quando o crescimento da lâmina foliar cessa, inicia-se sua expansão do topo para a base da folha-flecha, que ocorre somente após a completa expansão da folha precedente.

Na fase inicial da vida o estipe dos indivíduos é subterrâneo e as folhas são irregularmente pinatisséctas (doravante denominados juvenis). Em estádios ontogenéticos mais avançados, o estipe é aéreo e as folhas completamente pinadas, com exceção das primeiras e últimas pinas, que são unidas em grupos estreitos (Martins, 2000). Neste estágio os indivíduos continuam sem reproduzir durante um período de tempo (imaturos). A reprodução é evidenciada pela produção de inflorescências (reprodutivos).

O desenvolvimento das estruturas reprodutivas foi dividido em quatro fenofases, semelhante ao adotado por Martén & Quesada (2001): Inflorescência sem frutos (ISF) – esta fase inicia-se com a emergência da inflorescência do interior da bráctea, abrange o alongamento da raque e ráquulas e a antese floral, e termina com a abscisão das flores pistiladas e surgimento dos frutos em início de desenvolvimento; Infrutescências com frutos pequenos (IFP) – inicia-se quando surgem os frutos em início de desenvolvimento com coloração verde brilhosa, e termina quando estes atingem um tamanho próximo ao de frutos maduros e coloração verde opaca; Infrutescência com frutos verdes (IFV) – infrutescência com a maioria dos frutos de tamanho similar aos frutos maduros, mas com coloração verde opaca; Infrutescência com frutos maduros (IFM) – infrutescência com frutos de coloração roxa a preta, mas pode ter alguns frutos ainda verdes. Termina quando a maioria dos frutos já foi dispersa e a raque e as ráquulas estão secas e quebradiças.

Os frutos são globosos com 0,7 a 1,0 cm de diâmetro longitudinal e 0,4 a 0,9 cm de diâmetro lateral, o mesocarpo é polposo e o endocarpo cartáceo, com apenas uma semente por fruto (Martins, 2000). As sementes permanecem viáveis no solo por pelo menos quatro anos, sendo predadas por *Coccotrypes circumdatus* Fonseca, 1930 (Coleoptera: Scolytinae) (Capítulo 2).

Produção de folhas – A escolha de uma variável que represente adequadamente o estágio de vida de um indivíduo é de fundamental importância neste estudo. Algumas variáveis não destrutivas como o diâmetro à altura do solo (Chazdon, 1991; 1992), a altura do indivíduo, medida do ápice da folha mais alta totalmente expandida até o solo (Bullock, 1980; Chazdon, 1992) e o tamanho do indivíduo, sendo este medido acompanhando a tortuosidade do estipe (Chazdon, 1992; Souza *et al.*, 2003; Kimura & Simbolon, 2002a), têm sido frequentemente utilizadas em estudos com palmeiras.

O diâmetro do estipe é pouco relacionado ao estágio de vida, pois o crescimento do estipe dos juvenis ocorre com o maior incremento em diâmetro no menor alongamento possível. Quando o estipe se torna aéreo, o diâmetro à altura do solo sofre pequeno incremento ao longo do restante do ciclo de vida (Chazdon, 1991; Kimura & Simbolon, 2002a). A altura também não é adequada para este fim, pois os indivíduos de *G. schottiana* podem ter o estipe inclinado, tortuoso ou parcialmente deitado sobre o solo. Estes indivíduos com estipe inclinado podem ter menor altura do que indivíduos mais jovens com estipe reto, neste caso o estágio de vida de um

indivíduo é pouco relacionado com a altura. Portanto, o tamanho do indivíduo foi a variável escolhida.

Em indivíduos imaturos e reprodutivos, o tamanho foi considerado como a soma do comprimento do estipe com o comprimento vertical da copa. O comprimento do estipe foi medido do solo até o ponto de inserção da bainha da folha mais baixa, utilizando uma trena flexível, acompanhando a tortuosidade do estipe. O comprimento vertical da copa foi medido do ponto de inserção da bainha da folha mais baixa até o ponto mais alto alcançado por uma folha completamente expandida. Para os juvenis, somente o comprimento vertical da copa foi medido, pois não é possível medir o comprimento do estipe subterrâneo de forma não destrutiva.

Em maio de 2002, foram marcados ao acaso 40 indivíduos, sendo 20 juvenis, 8 imaturos e 12 reprodutivos. Os tamanhos dos 40 indivíduos foram medidos, as folhas numeradas e o comprimento e largura das cinco folhas mais novas totalmente expandidas foram medidas.

Para estimar a área foliar de forma não destrutiva foi utilizada a seguinte equação:

$$(AF)^{0,5} = 2,75 + 0,66 \times (CL)^{0,5};$$

onde AF é a área foliar (cm²) e CL é a multiplicação do comprimento (cm) pela largura (cm) da folha. Essa equação foi ajustada ($F_{1,46} = 1.339$; $p < 0,0001$; $r^2 = 0,97$) através de dados coletados de 48 folhas, uma por indivíduo aleatoriamente selecionados, entre plantas, de todos os tamanhos. No laboratório foram medidos o comprimento e a largura do limbo de cada folha com uma trena e a área foliar com um medidor de área CI202 (CID, Inc., Camas, Washington). A área foliar total da copa de cada indivíduo foi obtida pela média da área foliar estimada para as cinco folhas medidas, que foi multiplicada pelo número de folhas que o indivíduo tinha em maio de 2002.

Para estimar a taxa de produção de folhas e investigar a influência da variação climática ao longo do ano na emissão de folhas, foram feitas amostragens em intervalos de 3 meses, durante 2 anos, até maio de 2004. O período entre amostragens foi definido com base na baixa taxa mensal de emissão de folhas esperada, já que indivíduos reprodutivos de *G. congesta* emitem 0,28 folhas/mês (Chazdon, 1992), e indivíduos sem estipe de *G. brevispatha* emitem 0,18 folhas/mês e com estipe de 0,31 a 0,39 folhas/mês (Souza *et al.*, 2003). Em cada amostragem, as folhas numeradas dos

40 indivíduos foram avaliadas quanto ao estado (verde, seca ou ausente) e as folhas novas numeradas.

Produção de estruturas reprodutivas – O acompanhamento das fenofases foi feito em 20 indivíduos aleatoriamente selecionados na mata. Em agosto de 2002, as estruturas reprodutivas de cada indivíduo foram numeradas com plaqueta de alumínio, classificadas em uma das cinco fenofases e vistoriadas mensalmente, até agosto de 2003. Em cada visita as estruturas reprodutivas foram novamente classificadas e novas inflorescências numeradas. O número médio de frutos produzidos por estrutura reprodutiva foi obtido a partir de nove inflorescências com frutos maduros coletadas uma em cada nove indivíduos.

As variáveis climáticas (precipitação, evaporação, temperatura e insolação) foram cedidas pela estação climática do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), que fica cerca de 25 Km da área de estudo.

Análise dos dados – A concentração de produção de folhas e inflorescências foi investigada através de análise circular com a estatística Z de Rayleigh (Zar, 1999), que utiliza a representação da frequência dos eventos fenológicos em escala angular. A análise testa a uniformidade da distribuição de frequência ao longo do tempo. Para avaliar a concentração de um evento em um dado período foi calculado o valor de r (Zar, 1999), que varia de zero (quando os dados estão tão dispersos que não pode ser calculado um ângulo médio) a 1, (quando todas as ocorrências do evento estão concentradas no mesmo período). Foi calculado também o ângulo médio da distribuição de frequência, quando r foi diferente de zero, sendo o dia 1 de janeiro considerado 0° . Os dados de dois anos foram agrupados para as análises circulares da produção de estruturas vegetativas. A premissa de que a frequência dos eventos não tinha distribuição bimodal (Zar, 1999), foi respeitada em todos os testes.

Para avaliar se a taxa de produção de estruturas vegetativas e reprodutivas está relacionada ao tamanho do indivíduo foi utilizada análise de regressão. O tamanho foi a variável independente e as dependentes foram taxa média de produção de folhas nos dois anos; número de folhas; comprimento médio da folha; razão entre a largura e o comprimento da folha; área foliar total; produção anual de ISF; e produção anual de IFM.

Em todas as regressões a normalidade das variáveis e dos resíduos foi avaliada pelo teste de Shapiro-Wilk, e quando necessário, transformadas por logaritmo ou raiz quadrada (Zar, 1999). Variáveis que mesmo transformadas não atingiram as premissas

da análise foram ordenadas (Zar, 1999). Os *outliers* univariados e multivariados foram removidos, de acordo com Tabachnick e Fidell (2001). As premissas de homogeneidade das variâncias e de linearidade entre as variáveis foram verificadas pela análise de resíduos (Tabachnick & Fidell, 2001).

Resultados

Influência das estações climáticas – A emissão de folhas-flecha, a expansão do limbo foliar e a abscisão das folhas foram levemente concentradas (respectivamente $r=0,19$; $r=0,32$ e $r=0,23$) em novembro, no final da estação seca e início do período chuvoso (Tab. 1.1). Esses três eventos ocorreram durante todo o ano, mas foram menos frequentes quando houve maior precipitação (dezembro a março).

Há maior concentração de ISF em maio (Tab. 1.2; Fig. 1.2a), ou seja, início do período seco (Fig. 1.1), essas estruturas podem permanecer nesta fase por mais de seis meses e meio (Tab. 1.2). Durante este período ocorreu o alongamento da raque e ráquulas, a antese e queda das flores masculinas e femininas. A produção de IFP ocorreu principalmente em novembro e dezembro, com maior concentração em dezembro (Fig. 1.2b; Tab. 1.2), no início da estação chuvosa (Fig. 1.1). Nesta fase as estruturas podem permanecer com os frutos em crescimento por cerca de dois meses (Tab. 1.2). A maior parte das infrutescências esteve com frutos verdes de dezembro a março (Fig. 1.2c), mas o evento foi concentrado em fevereiro (Tab. 1.2). As estruturas permaneceram mais de quatro meses (Tab. 1.2) nesta fenofase, que foi a de maior amplitude temporal (1 a 7 meses). O amadurecimento dos frutos foi distribuído ao longo do ano (Tab. 1.2), porém não foi observado nos meses de fevereiro, abril e julho (Fig. 1.2d). As infrutescências podem permanecer por mais de dois meses (Tab. 1.2) dispersando os frutos. Somando-se o tempo médio de desenvolvimento de cada fenofase (Tab. 1.2), estimou-se que uma estrutura reprodutiva persistiu, em média, por 16 meses desde o momento em que emerge de dentro da bráctea, até o final da dispersão dos frutos.

Influência do tamanho – A taxa de produção de folhas aumentou com o tamanho do indivíduo ($F_{1,37}=74,76$; $p<0,001$; $r^2=0,66$; Fig. 1.3a), mas não variou quando plantas com estipe aéreo ($F_{1,18}=1,62$; $p=0,22$; $r^2=0,03$) ou sem estipe aéreo

($F_{1,17}=1,06$; $p=0,32$; $r^2=0,003$) foram analisadas separadamente. Os imaturos e reprodutivos produziram em média 4,6 (EP=0,31; $n=20$) folhas/ano, enquanto que os juvenis produziram 2,0 (EP=0,1; $n=19$) folhas por ano. O número de folhas ($F_{1,36}=158,45$; $p<0,001$; $r^2=0,81$; Fig. 1.3b) e o comprimento médio das folhas ($F_{1,36}=252,79$; $p<0,001$; $r^2=0,87$; Fig. 1.3c) também aumentaram com o tamanho do indivíduo. A razão entre a largura e o comprimento da folha diminuiu exponencialmente conforme o tamanho do indivíduo aumentou ($F_{1,37}=62,15$; $p<0,001$; $r^2=0,77$; Fig. 1.3d). Assim, as folhas se tornam mais estreitas e compridas ao longo do ciclo de vida. Inicialmente a folha é bífida, tendo maior largura do que comprimento, mas conforme a planta cresce, as folhas se tornam pinadas, aumentando o comprimento em relação à largura do limbo. Em indivíduos nos estádios mais avançados, há uma tendência de estabilização da forma da folha (Fig. 3d). A área foliar também aumentou com o tamanho do indivíduo ($F_{1,35}=322$; $p<0,001$; $r^2=0,90$; Fig. 1.3e).

Durante um ano os indivíduos reprodutivos produziram em média 2,75 ISF (Tab. 1.2), mas esta taxa de produção não foi relacionada ao tamanho do indivíduo ($F_{1,18}=0,102$; $p=0,752$; $r^2=0,005$). Das inflorescências que emergiram da bráctea, 22% não persistiram devido à predação ou outras causas desconhecidas. Dentre as IFP, 11% também não passaram para a fase seguinte. Assim, um indivíduo reprodutivo produziu, em média, somente 0,8 IFM em um ano (Tab. 1.2), taxa essa, independente do tamanho do indivíduo ($F_{1,18}=3,02$; $p=0,099$; $r^2=0,096$). Cada IFM teve, em média, 310 frutos (EP=57,4; $n=9$), resultando em uma produção anual média de 248 frutos por indivíduo reprodutivo.

Discussão

Influência das estações climáticas – Diversas forças seletivas bióticas e/ou abióticas podem influenciar a sincronia entre indivíduos de uma população na emissão e expansão das folhas em uma determinada estação do ano (ver revisão em Fenner, 1998). Para *G. schottiana* estes eventos vegetativos podem ter ocorrido com menor intensidade durante a estação chuvosa devido ao tempo médio de insolação diária ser menor do que na seca (Fig. 1.1). A disponibilidade de luz tem sido apontada como um fator determinante para a produção de folhas (Wright & Van Schaik, 1994; Barone,

1998), esse fator deve ser ainda mais importante para espécies que ocupam o sub-bosque de florestas tropicais, onde as condições luminosas são muito restritivas (Chazdon, 1986b).

Os fatores que influenciam a variação da atividade reprodutiva com as estações climáticas também têm sido discutidos (ver revisão em Fenner, 1998; Sakai, 2001). Nas florestas tropicais as comunidades de palmeiras podem ter a floração influenciada pela variação do clima ao longo do ano, com este evento concentrado na estação chuvosa (De Steven *et al.*, 1987) ou seca (Ibarra-Manríquez, 1992). Em outras comunidades, mesmo com estação seca pronunciada, podem ser observadas palmeiras florescendo durante todo o ano (Henderson *et al.*, 2000), mas em nível de espécie e/ou gênero, os indivíduos tendem a florescer em uma determinada estação climática (Henderson *et al.*, 2000). Esse fenômeno pode ter causas filogenéticas entre congêneres, principalmente nas monocotiledôneas (Wright & Calderon, 1995), mas isso parece não se aplicar às espécies de *Geonoma*. Em florestas tropicais sazonais, 20% das espécies deste gênero cuja fenologia reprodutiva é conhecida (n=10), florescem na seca, 40% no período chuvoso e 40% têm um padrão irregular de floração (Listabarth, 1993; Henderson *et al.*, 2000; De Steven *et al.*, 1987). Em florestas tropicais com pequena variação climática ao longo do ano, 80% das espécies (n=5) têm floração concentrada em um período do ano e 20% florescem continuamente (Martén & Quesada, 2001; Borchsenius, 2002).

Em *G. schottiana*, as inflorescências emergem de dentro das brácteas no final da estação chuvosa e início da seca, permanecendo em desenvolvimento por seis meses. A antese floral deve ocorrer de agosto a outubro, no início da estação chuvosa, pois os frutos pequenos surgem principalmente de outubro a dezembro. Este período de antese floral de *G. schottiana* coincide com o período de floração da maior parte das espécies arbóreas de matas de galeria (Gouveia & Felfili, 1998; Oliveira & Paula, 2001; Funch *et al.*, 2002). As espécies de *Geonoma* são polinizadas por insetos, principalmente das ordens Hymenoptera, Diptera e Coleoptera (Listabarth, 1993; Martén & Quesada, 2001; Borchsenius, 2002), assim como a maioria das espécies de matas de galeria (Oliveira & Paula, 2001). Portanto, a polinização por insetos deve ser mais favorável no início da estação chuvosa nestas matas. Além disso, a antese floral neste período propicia que o desenvolvimento dos frutos ocorra durante a estação chuvosa, quando há maior disponibilidade hídrica, como o que ocorre para a *G. schottiana* (Fig. 1.2).

Todas as fases de desenvolvimento das inflorescências em *G. schottiana* foram longas, comparável ao encontrado por Martén e Quesada (2001) para *G. epetiolata* (7 a 15 meses), mas foi bem superior ao descrito para outras espécies de *Geonoma* (menos de 4 meses), em ambiente com maior sazonalidade (Henderson *et al.* 2000). A *G. schottiana* e a *G. epetiolata* ainda têm em comum o fato de que a maior parte das inflorescências não se desenvolve até o amadurecimento dos frutos. Em *G. epetiolata* somente um terço das inflorescências produzidas chega a produzir frutos maduros (Martén & Quesada, 2001). Embora ocorra a predação de raque e ráquilas em algumas das estruturas reprodutivas de *G. schottiana*, a maioria delas secou antes dos frutos amadurecerem.

Fonte de recursos para consumidores – A importância dos recursos produzidos por uma espécie para um conjunto de consumidores pode ser avaliada por quatro fatores (Peres, 2000). O primeiro, é a sincronia temporal da disponibilidade dos recursos desta espécie com o período de oferta de recursos pela comunidade. *Geonoma schottiana* tem o período de antese floral não sincronizado com o período em que a maior parte das espécies de matas de galeria produzem suas flores (Gouveia & Felfili, 1998; Oliveira & Paula, 2001). Além disso, o amadurecimento dos seus frutos tem padrão contínuo (Newstrom & Frankie, 1994), que ocorre devido ao tempo de desenvolvimento das inflorescências com frutos verdes ser assíncrono entre indivíduos. Desta forma, os frutos maduros podem estar disponíveis nas épocas em que outros recursos substitutos são mais escassos, apesar de sempre haver alguma espécie em frutificação nas matas de galeria (Oliveira & Paula, 2001).

O segundo fator, é a especificidade dos consumidores, definida pela função inversa da porcentagem de espécies que efetivamente utilizam o recurso. Pouco se sabe a respeito dos consumidores dos recursos produzidos por *G. schottiana* na área de estudo, mas existem relatos de frugivoria por aves (Svenning, 2002a; Souza *et al.*, 2003) e polinização por insetos (Listabarth, 1993; Martén & Quesada, 2001; Borchsenius, 2002) para o gênero *Geonoma*.

O terceiro fator, é a confiabilidade do recurso, ou seja, a probabilidade do recurso ser disponibilizado anualmente. O ciclo reprodutivo da espécie estudada parece ser consistente entre anos. Um estudo realizado durante três anos nesta população, demonstrou que os padrões são consistentes entre anos e similares aos aqui relatados (A. Scariot; dados não publicados). Além disso, os indivíduos tiveram simultaneamente até sete (média=2,5) estruturas reprodutivas em diferentes fenofases.

Em fevereiro, quando ocorreu simultaneamente a emergência de ISF, o surgimento de IFP e IFV (Fig. 1.2), 50% dos indivíduos amostrados tiveram estruturas de pelo menos duas dessas fenofases. Isso pode ser um indício da consistência no ciclo de reprodução entre anos.

O último fator é a abundância do recurso. *Geonoma schottiana* tem alta densidade de reprodutivos (245 ind./ha; EP=1,4; Capítulo 2) e alta produção de inflorescências (2,75; DP=1,33) e frutos maduros por indivíduo (cerca de 248 frutos/ano) na área de estudo. Considerando estes quatro fatores, a *G. schottiana*, pode ter alta importância para a manutenção de um conjunto de consumidores desta comunidade.

Influência do tamanho – Ao longo do ciclo de vida, as palmeiras têm um aumento na produção de folhas, número de folhas, comprimento do limbo foliar, área foliar total da copa e produção de estruturas reprodutivas (Chazdon, 1992; 1986a; De Carvalho *et al.*, 1999; Kimura & Simbolon, 2002a). *Geonoma schottiana* parece ter as mesmas variações no crescimento e reprodução durante o ciclo de vida do que as palmeiras em geral, mas a produção de estruturas reprodutivas não variou. Em *G. brevispatha*, a atividade reprodutiva inicialmente aumenta conforme o indivíduo cresce, alcança um pico de produção nos indivíduos de tamanho intermediário e em seguida decai em função da senilidade (Souza *et al.*, 2003).

O aumento das taxas de crescimento e reprodução ocorre até uma determinada fase do ciclo de vida. A partir daí, os indivíduos tornam-se mais susceptíveis aos efeitos da senilidade, como detectado naqueles que estão nos estágios do ciclo de vida mais avançados de palmeiras clonais, como *G. congesta* (Chazdon, 1992) e *G. brevispatha* (Souza *et al.*, 2003). Nestas espécies, a reprodução vegetativa inicia-se antes mesmo da maturidade sexual. Próximo ao final do ciclo de vida de uma rameta, os seus recursos podem ser intensamente drenados pelas rametas mais jovens produzidas até então (Chazdon, 1992). Nessa fase, a rameta senil sofre uma redução na produção de folhas, que passam a ter menor tamanho, a atividade reprodutiva diminui e se torna susceptível à instabilidade mecânica, aumentando a probabilidade de sofrer tombamento do estipe pela queda de troncos e galhos do dossel (Souza *et al.*, 2003; Chazdon, 1992). Nas espécies com atividade clonal intensa, a manutenção de uma única rameta pode ter menor importância para a manutenção da geneta, do que nas espécies com hábito solitário. Em *G. schottiana* não houve indício de senilidade (Fig. 1.3 e 1.4) na produção de folhas, número de folhas na copa, área foliar,

longevidade das folhas e produção de estruturas reprodutivas. Isso pode ter ocorrido, por *G. schottiana* ter baixo investimento em crescimento clonal (Capítulo 3) e seus recursos ao longo de todo o ciclo de vida serem destinados preferencialmente para a manutenção do estipe solitário. Neste caso, a senilidade pode se dar apenas pelo colapso dos tecidos de sustentação do estipe (Crawley, 1997).

Considerações finais – *Geonoma schottiana* teve seu crescimento e reprodução influenciados pelas estações climáticas e pelo estágio de vida. A maior parte dos padrões aqui encontrados, está em acordo com os padrões descritos para outras espécies congênicas. Alguns aspectos discordantes podem ser explicados por variações nas condições ambientais, ou pelas estratégias utilizadas, como a ausência de indícios de senilidade, que pode ser explicada pela variação na atividade clonal. Porém, a causa de outros aspectos díspares permanece ainda desconhecida. O estudo também revelou a importância potencial desta espécie para a conservação das populações de aves frugívoras, devido à abundante produção de frutos ao longo de quase todos os meses do ano.

Referências Bibliográficas

Ashton, P. S.; Givnish, T. J. & Appanah, S. (1988). Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *American Naturalist*, v.132, p.44-66.

Augsburger, C. K. (1981). Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*, v.62, p.775-788.

Barone, J. A. (1998). Effects of light availability and rainfall on leaf production in a moist tropical forest in central Panama. *Journal of Tropical Ecology*, v.14, p.309-321.

Barot, S. & Gignoux, J. (1999). Population structure and life cycle of *Borassus aethiopum* Mart.: Evidence of early senescence in a palm tree. *Biotropica*, v.31, p.439-448.

Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, v.75, n.5, p.1437-1449.

Borchsenius, F. (2002). Staggered flowering in four sympatric varieties of *Geonoma cuneata* (Palmae). *Biotropica*, v.34, n.4, p.603-606.

- Brooke, M. D.; Jones, P. J.; Vickery, J. A. & Waldren, S. (1996). Seasonal patterns of leaf growth and loss, flowering and fruiting on a subtropical Central Pacific island. *Biotropica*, v.28, n.2, p.164-179.
- Bullock, S. H. (1980). Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica*, v.12, n.4, p.247-255.
- Chazdon, R. L. (1986a). The costs of leaf support in understory palms - economy versus safety. *American Naturalist*, v.127, n.1, p.9-30.
- _____. (1986b). Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *Journal of Ecology*, v.74, p.995-1012.
- _____. (1991). Plant size and form in the understory palm genus *Geonoma*. Are species variations on a theme. *American Journal of Botany*, v.78, n.5, p.680-694.
- _____. (1992). Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clustered understory palm. *Biotropica*, v.24, n.1, p.43-51.
- Crawley, M. J. (1997). Life history and environment. In: M. J. Crawley (Ed.). *Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Science, p.73-131.
- De Carvalho, R. M.; Martins, F. R. & Santos, F. A. M. (1999). Leaf ecology of pre-reproductive ontogenetic stages of the palm tree *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). *Annals of Botany*, v.83, p.225-233.
- De Steven, D.; Windsor, D.; Putz, F. & De Leon, B. (1987). Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica*, v.19, p.342-356.
- Fenner, M. (1998). The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v.1, n.1, p.78-91.
- Funch, L.; Funch, R. & Barroso, G. (2002). Phenology of gallery and montane forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Biotropica*, v.34, n.1, p.40-50.
- Gouveia, G. P. & Felfili, J. M. (1998). Fenologia de comunidades de cerrado e de mata de galeria no Brasil Central. *Revista Árvore*, v.22, n.4, p.443-450.
- Henderson, A.; Fischer, B.; Scariot, A.; Pacheco, M. A. W. & Pardini, R. (2000). Flowering phenology of a palm community in a central Amazon forest. *Brittonia*, v.52, p.149-159.
- Henderson, A.; Galeano, G. & Bernal, R. (1995). *Field guide to the palms of the Americas*. New Jersey: Princeton University Press. 351 p.
- Ibarra-Manríquez, G. (1992). Fenología de las palmas de una selva cálido húmeda de México. *Bulletin de l'Institut français d'études andines*, v.21, n.2, p.669-683.

- Kimura, M. & Simbolon, H. (2002). Allometry and life history of a forest understory palm *Pinanga coronata* (Arecaceae) on Moitain Halimun, West Java. *Ecological Research*, v.17, p.323-338.
- Lieberman, D. & Lieberman, M. (1984). The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica*, v.16, p.193-201.
- Listabarth, C. (1993). Pollination in *Geonoma macrostachys* and three congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis*, and *G. interrupta*. *Botanica Acta*, v.106, n.6, p.496-506.
- Lobo, J. A.; Quesada, M.; Stoner, K. E.; Fuchs, E. J.; Herrerias-Diego, Y.; Rojas, J. & Saborio, G. (2003). Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*, v.90, n.7, p.1054-1063.
- Martén, S. & Quesada, M. (2001). Phenology, sexual expression, and reproductive success of the rare neotropical palm *Geonoma epetiolata*. *Biotropica*, v.33, n.4, p.596-605.
- Martins, R. C. (2000). Arecaceae (Palmae) no Distrito Federal, Brasil. (Dissertação de Mestrado). Departamento de Botânica, Universidade de Brasília, Brasília, 104 p.
- Newstrom, L. E. & Frankie, G. W. (1994). A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland Tropical Rain Forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, v.26, n.2, p.141-159.
- Nimer, E. (1989). *Climatologia do Brasil*. Rio de Janeiro, RJ: IBGE, Departamento de Recursos naturais e estudos ambientais. 421 p.
- Oliveira, P. E. & Paula, F. R. (2001). Fenologia e biologia reprodutiva de plantas de matas de galeria. In: J. F. Ribeiro, C. E. L. Fonseca, *et al* (Ed.). *Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria*. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, p.303-334.
- Osada, N.; Takeda, H.; Furukama, A. & Awang, M. (2002). Ontogenetic changes in leaf phenology of a canopy species, *Elateriospermum tapos* (Euphorbiaceae), in a Malaysian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, v.18, p.91-105.
- Peres, C. (2000). Identifying keystone plant resources in tropical forests: the case of gums from *Parkia* pods. *Journal of Tropical Ecology*, v.16, p.287-317.
- Ramos, P. C. M. (1995). *Vegetation communities and soils in the National Park of Brasília*. (Ph. D.). University of Edinburgh, 270 p.
- Sakai, S. (2001). Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology*, v.43, n.1, p.77-86.
- Souza, A. F.; Martins, F. R. & Bernacci, L. C. (2003). Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany*, v.81, n.2, p.101-112.

Svenning, J. C. (2002). Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understory palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology*, v.159, p.185-199.

Tabachnick, B. G. & Fidell, L. S. (2001). *Using Multivariate Statistics*. Boston, USA.: Allyn & Bacon. 966 p.

Wright, S. J. & Calderon, O. (1995). Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology*, v.83, p.937-948.

Wright, S. J. & Van Schaik, C. P. (1994). Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist*, v.143, n.1, p.192-199.

Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, Inc. 663 p.

Tabela 1.1 Época do ano em que ocorre concentração nos eventos vegetativos, resultado do teste de Rayleigh (Z), medida de concentração (r) do evento e número médio de emissão, expansão ou abscisão de folhas em um ano por indivíduo (n=40) em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília.

Estrutura	Época do ano			N° de eventos	
	Mês	Z	r	Média	DP
Emissão de folha-flexa	novembro	8,38***	0,19	2,90	1,62
Expansão do limbo	novembro	25,98***	0,32	3,33	1,84
Abscisão de folhas	novembro	14,91***	0,23	3,64	2,51

*** significativo com $p < 0,001$.

Tabela 1.2 Época do ano em que ocorre concentração na produção de estruturas reprodutivas, resultado do teste de Rayleigh (Z) e a medida de concentração (r) do evento. Tempo médio de duração (meses) e taxa média de produção anual das inflorescências de cada fenofase reprodutiva de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. (IFS) Inflorescência sem frutos; (IFP) Infrutescência com frutos pequenos; (IFV) Infrutescência com frutos verdes; (IFM) Infrutescência com frutos maduros.

Fenofase ^a	Época do ano			Duração			Produção ^b	
	Mês	Z	r	Média	DP	n	Média	DP
ISF	maio	12,51 ^{***}	0,48	6,64	0,67	11	2,75	1,33
IFP	dezembro	11,13 ^{***}	0,59	2,36	0,62	28	1,60	1,60
IFV	fevereiro	10,26 ^{***}	0,61	4,50	2,43	6	1,40	1,10
IFM	-	1,97 ^{ns}	-	2,62	0,87	13	0,80	1,11

^a ver a descrição de cada fenofase nos materiais e métodos.

^b n° de estruturas produzidas anualmente por indivíduo (n=20).

^{ns} não significativo com p>0,05.

^{***} significativo com p<0,001.

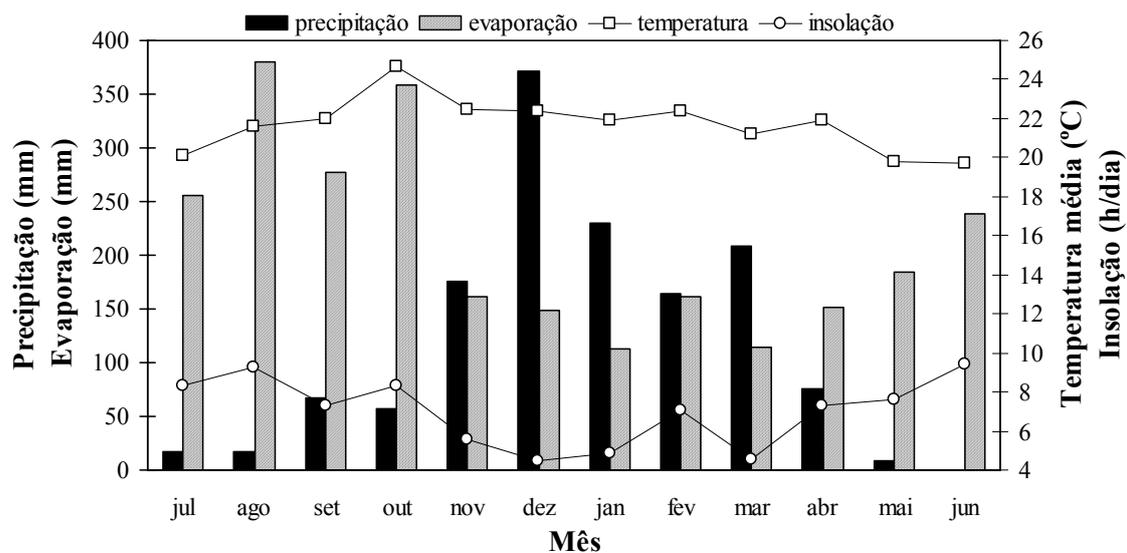


Figura 1.1 Precipitação total mensal (mm), evaporação (mm), temperatura média mensal (°C) e média diária de insolação (h/dia) de julho de 2002 a junho de 2003. Fonte: Estação Meteorológica do INMET, à aproximadamente 25Km da área de estudo.

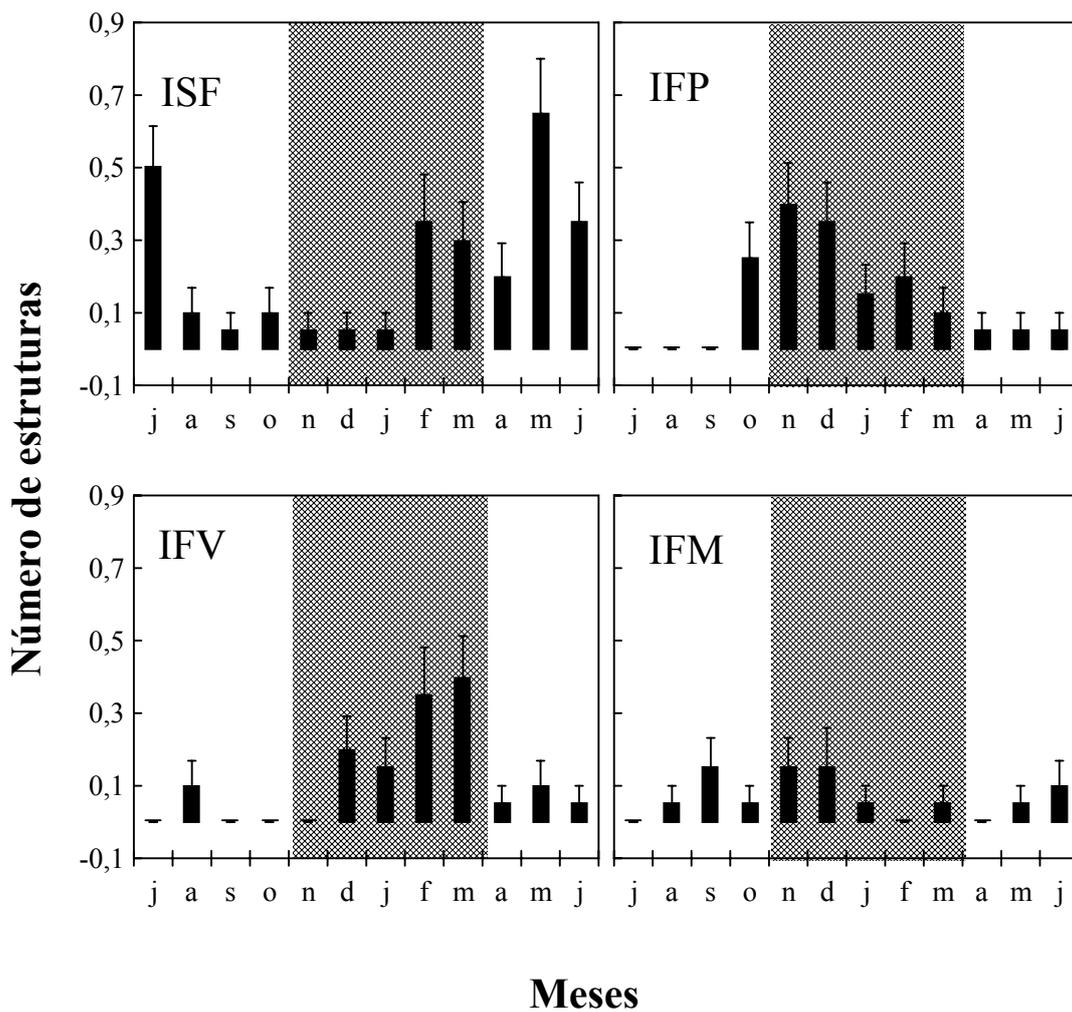


Figura 1.2 Número médio (± 1 EP) de estruturas reprodutivas produzidas por indivíduo, de julho de 2002 a junho de 2003, em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Brasil Central. ISF – inflorescências sem frutos; IFP – infrutescências com frutos pequenos; IFV – infrutescências com frutos verdes; IFM – infrutescências com frutos maduros. A área quadriculada representa a estação chuvosa.

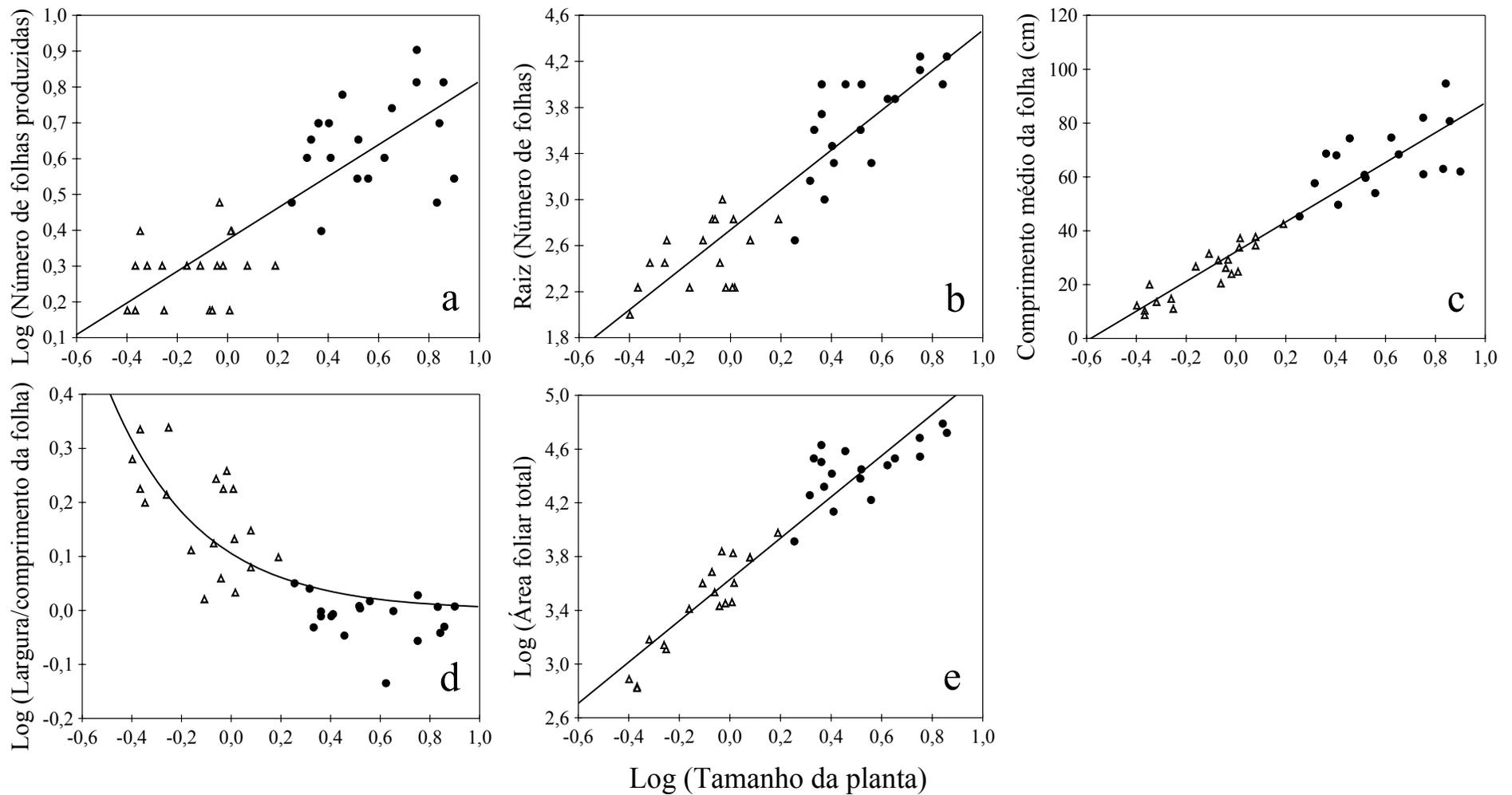


Figura 1.3 Associação entre tamanho do indivíduo com: a) número de folhas produzidas/ano ($r^2=0,66$; $n=39$; $p<0,001$); b) número de folhas na copa ($r^2=0,81$; $n=37$; $p<0,001$); c) comprimento médio da folha (cm; $r^2=0,97$; $n=36$; $p<0,001$); d) razão média entre largura e comprimento da folha [$r^2=0,67$; $n=38$; $p<0,001$; $y=0,105*\exp(-2,739*x)$] e; e) área foliar total (cm^2 ; $r^2=0,90$; $n=37$; $p<0,001$) em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Brasil Central. Os jovens são representados por triângulos e os imaturos e reprodutivos por círculos.

CAPÍTULO 2

Regeneração natural da palmeira *Geonoma schottiana* em mata de galeria no Brasil Central

Introdução

A regeneração das plantas é importante para a dinâmica das populações pois abrange uma das fases mais críticas do ciclo de vida, da dispersão de sementes ao estabelecimento de plântulas, em que ocorrem altas taxas de mortalidade (Harper, 1977). Alguns eventos da regeneração de palmeiras têm sido estudados independentemente, como a dispersão espacial (Zona & Henderson, 1989; Pimentel & Tabarelli, 2004), a remoção e predação das sementes (Beck & Terborgh, 2002; Fleury & Galetti, 2004; Von Allmen *et al.*, 2004; Wyatt & Silman, 2004; Guimarães *et al.*, 2005), o efeito do micro-habitat na regeneração e a sobrevivência das plântulas durante os primeiros anos de vida (Ataroff & Schwarzkopf, 1992; Cintra & Horna, 1997; Cintra, 1997a; Souza & Martins, 2004). Entretanto, a longevidade das sementes no solo tem sido negligenciada. Poucos estudos têm simultaneamente avaliado todos estes eventos da regeneração natural (Matos & Watkinson, 1998; Cintra & Terborgh, 2000; Silva & Tabarelli, 2001), fundamentais para entender as relações entre eventos e as implicações da regeneração da espécie para a dinâmica de populações.

A germinação de sementes em florestas tropicais pode ser influenciada pela dispersão e predação das sementes. A dispersão espacial aumenta a probabilidade da semente chegar a micro-habitats favoráveis para germinação (Clark & Clark, 1984). Algumas sementes podem também ser dispersas temporalmente, através da dormência, para que a época de germinação ocorra independentemente da época que a semente chega ao solo. Isso propicia a formação de um banco de sementes no solo, e assim, a germinação pode ocorrer quando as condições ambientais são mais propícias (Baskin & Baskin, 1998). A densidade do banco de sementes no solo pode variar entre estações em função da época de produção de sementes, do ataque de patógenos e também de inundações que podem depositar ou remover as sementes do solo (Dalling *et al.*, 1997; Grombone-Guaratini *et al.*, 2004). No solo, as sementes são sujeitas à predação pós-dispersão, que pode variar principalmente em função da distância da

semente ao indivíduo reprodutivo mais próximo e à densidade de sementes no solo (Schupp, 1990; Terborgh *et al.*, 1993; Peres *et al.*, 1997; Chauvet *et al.*, 2004). Outros fatores também podem influenciar a intensidade de predação, como a complexidade do micro-habitat (Cintra, 1998; Cintra & Terborgh, 2000), a profundidade em que estão enterradas e a presença ou ausência de polpa envolvendo a semente (Silva & Tabarelli, 2001; Silvius & Fragoso, 2002; Guimarães *et al.*, 2005).

Após a germinação, as plântulas são ainda sujeitas a altas taxas de mortalidade (Fenner, 1987), causados por fatores dependentes da densidade de plântulas, como a competição intraespecífica e o ataque de patógenos e herbívoros (Condit *et al.*, 1994). Outros fatores, independentes da densidade, são relacionados às características do micro-habitat, como a umidade do solo, abertura do dossel, posição no gradiente topográfico, além dos danos mecânicos relacionados à queda de serrapilheira (Svenning, 2001). Plântulas mais desenvolvidas, possuem maior probabilidade de sobrevivência (Turner, 1990; Cruz-Rodriguez & Lopez-Mata, 2004), pois podem ser mais resistentes, principalmente ao estresse hídrico e ao ataque de patógenos (Howe, 1990; Gilbert *et al.*, 2001).

Este estudo teve como objetivo descrever a regeneração e avaliar a sua importância para a dinâmica populacional de *Geonoma schottiana* Mart. (Arecaceae) em uma mata de galeria do Brasil Central. Para isso, foram estudados os seguintes eventos da regeneração: (i) variação espacial e temporal da densidade do banco de sementes no solo; (ii) longevidade das sementes no solo; (iii) germinabilidade das sementes em condições de campo; (iv) variação na densidade e sobrevivência das plântulas em relação às características bióticas (densidade de plântulas e de indivíduos reprodutivos) e abióticas (abertura do dossel, umidade do solo e declividade topográfica) do micro-habitat; e (v) relação entre o tamanho da plântula e sua probabilidade de sobrevivência no primeiro, segundo e terceiro ano de vida. A avaliação dessas diferentes fases do ciclo de vida possibilitou a construção de um diagrama para compreender melhor a importância da regeneração da população, desde a dispersão das sementes até o estabelecimento das plântulas, para a dinâmica populacional.

Materiais e métodos

Área e espécie estudada – Este estudo foi realizado na cabeceira da mata de galeria do córrego Três Barras, localizada no platô da chapada Contagem, no Parque Nacional de Brasília (15°35' a 15°45' S e 47°53' a 48°05' W). O clima tem duas estações bem definidas (tipo Aw na classificação de Köppen). A estação seca, de abril a outubro, sofre influência de massas de ar polar, causando baixa temperatura e umidade relativa. A estação chuvosa, de novembro a março, sofre influência de frentes frias e massas de ar tropical, e é responsável por mais de 90% da precipitação anual. A temperatura média é de 21°C e a precipitação anual de aproximadamente 1.600 mm (Nimer, 1989).

Geonoma schottiana é uma palmeira monóica que ocorre em diversas regiões no Brasil, e no Cerrado ocorre apenas no sub-bosque de matas de galeria. É monoestipitada, mas eventualmente forma touceiras. O estipe é freqüentemente tortuoso, de 1,6 a 6,0 m de comprimento, com anéis protuberantes, resultantes das cicatrizes foliares (Henderson, 1995). Na fase inicial da vida o estipe é subterrâneo e as folhas são irregularmente pinatisséctas. Em estádios ontogenéticos mais avançados, o estipe é aéreo e as folhas completamente pinadas, com exceção das primeiras e últimas pinas, que são unidas, formando grupos estreitos. Os indivíduos reprodutivos são evidenciados pela produção de inflorescências. Os frutos maduros são produzidos ao longo do ano, com exceção de fevereiro, abril e julho, sendo que cada indivíduo reprodutivo produz anualmente cerca de 248 frutos (Capítulo 1). O fruto maduro tem mesocarpo polposo e endocarpo cartáceo, envolvendo uma semente (Martins, 2000). As sementes são globosas com 0,76 a 1,06 cm (média = $0,94 \pm 0,01$ cm; n = 90) de diâmetro longitudinal e 0,72 a 0,94 cm (média = $0,80 \pm 0,01$ cm; n = 90) de diâmetro transversal, pesam em média 0,27 g ($\pm 0,01$; n = 135). Não se sabe quais são os dispersores das sementes na área de estudo, entretanto, outras espécies deste gênero, de sementes semelhantes, têm dispersão endozoocórica por aves (Zona & Henderson, 1989; Svenning, 2002; Souza *et al.*, 2003).

Densidade do banco de sementes no solo – Para avaliar a variação espacial e temporal da densidade de sementes no solo foi estimada a densidade do banco de sementes, nas estações seca e chuvosa de dois anos consecutivos. Foram coletadas aleatoriamente 60 amostras, contendo a camada de serrapilheira e o solo de 0 a 5 cm de profundidade, utilizando um coletor de 625 cm² (25 x 25 cm). Sendo 24 amostras em agosto (seca) de 2003, 10 em março (chuvosa) de 2004, 11 em julho (seca) de 2004 e 15 em fevereiro (chuvosa) de 2005. A profundidade de coleta de solo foi

baseada na flutuação da densidade de sementes no solo, que é quase totalmente restrita à profundidade entre 0 e 3 cm (Dalling *et al.*, 1997) e na observação de que as sementes que germinam estão enterradas a menos de 5 cm de profundidade, conforme amostra de 20 plântulas desenterradas. Para avaliar como as sementes estão distribuídas espacialmente, em cada amostra foi medida a distância ao indivíduo reprodutivo mais próximo.

As amostras de solo e serrapilheira foram levadas ao laboratório, onde as sementes de *G. schottiana* foram separadas. A viabilidade das sementes intactas, sem sinais de predação, foi avaliada pelo teste de Tetrazólio (Cottrell, 1947). Inicialmente, as sementes foram escarificadas para expor o embrião, depois lavadas em solução de hipoclorito de sódio (0,5%) e depois embebidas em água por 24 h. Após esse período foram colocadas em solução de tetrazólio (0,75%) durante 24 h no escuro a 30°C. As sementes cujo embrião apresentou coloração vermelha ou rosa foram consideradas viáveis.

Longevidade das sementes no solo – Em janeiro de 2003 foram coletados 500 frutos maduros de três plantas, que foram colocados em 50 envelopes de tela de arame (12 x 10 cm; malha = 0,2 cm), sendo 10 frutos por envelope. Os envelopes foram enterrados no solo a 2 cm de profundidade, em 10 pontos (5 envelopes por ponto) aleatoriamente distribuídos. Em intervalos de seis meses um envelope foi retirado de cada ponto e levado ao laboratório, onde as sementes foram avaliadas quanto à predação. As sementes intactas foram testadas quanto à viabilidade pelo teste de Tetrazólio (descrito acima). Em agosto de 2005, quatro envelopes não foram encontrados.

Germinação em campo – Em janeiro de 2002, foram coletados 1.250 frutos maduros de cinco plantas. Os frutos foram colocados para germinar sobre a serrapilheira, protegidos por telas de arame (40 x 40 x 5 cm; malha = 0,5 cm), que evitava a remoção e entrada de novas sementes. Foram distribuídos aleatoriamente 25 pontos com 50 frutos em cada. Antes de colocar os frutos para germinar foram retiradas todas as sementes que havia no solo. Durante os primeiros 18 meses foram feitas avaliações mensais e em seguida, a intervalos de 3 meses. Em cada avaliação, as plântulas que surgiram foram contadas e removidas. Em agosto de 2005, após 43 meses, as sementes remanescentes foram removidas, para isso, o solo foi coletado a 5 cm de profundidade em cada um dos 25 pontos. No laboratório, o solo foi peneirado

(malha = 0,5 cm) para remover as sementes, que foram avaliadas quanto à predação. A viabilidade das sementes intactas foi verificada pelo teste de Tetrazólio.

Recrutamento e sobrevivência de plântulas – Para verificar a quantidade de plântulas que emergiram anualmente, além de estimar a densidade e sobrevivência das plântulas, a população de *G. schottiana* foi acompanhada em 40 parcelas permanentes de 20 x 10 m. As parcelas foram sorteadas dentre 124 parcelas possíveis de um *grid* formado por 10 transeções paralelas equidistantes 100 m, que atravessam a mata de galeria de uma borda à outra. Em cada parcela foi estabelecida uma sub-parcela de 5 x 10 m, onde as plântulas e os indivíduos reprodutivos foram numerados com uma plaqueta de metal e medidos do solo até a folha mais alta. No restante da parcela (15 x 10 m) somente os indivíduos reprodutivos foram amostrados. As amostragens foram anuais, de 2000 a 2004, sempre em fevereiro. Em cada amostragem, foi avaliada a sobrevivência das plântulas com mais de um ano, e as plântulas recém emergidas foram contadas, medidas e numeradas.

Para avaliar a variação da densidade e sobrevivência das plântulas em função das características abióticas do micro-habitat foi estimada a abertura do dossel, umidade do solo e declividade topográfica nas 40 parcelas. A abertura do dossel foi estimada em agosto de 2000, com um densiômetro esférico (Lemmon, 1957). A estimativa da abertura do dossel utilizando o densiômetro é fortemente correlacionada com variáveis micro-climáticas (Whitmore *et al.*, 1993). A abertura do dossel foi estimada em dois pontos dentro de cada sub-parcela (5 x 10 m). Em cada ponto foram feitas quatro leituras em direções opostas, com o densiômetro a 1,3 m do solo. A declividade topográfica de cada parcela foi estimada em agosto de 2000 com uma fita métrica e uma mangueira transparente com água (Jones & Reynolds, 1996). A umidade do solo foi estimada em 2001, com uma amostragem em agosto, no final da estação seca, antes das primeiras chuvas e outra em dezembro (estação chuvosa). Em cada sub-parcela foi coletada uma amostra simples de solo, de 0 a 20 cm de profundidade. A umidade de cada amostra foi estimada pelo método gravimétrico (Brower *et al.*, 1989).

Dinâmica do recrutamento – Para criar um diagrama que descreve a dinâmica anual do recrutamento de plântulas (Fig. 2.6) foi estimada a porcentagem de sementes do banco de sementes que germinaram (G_2) utilizando-se a fórmula: $G_2 = (D_p - D_s G_1) / D_b$; onde D_p é a densidade média de plântulas recém emergidas; D_s é a densidade de sementes dispersas em um ano, que foi estimada pela equação: $D_s =$

AD_r ; onde A é a quantidade de sementes produzidas anualmente por um indivíduo reprodutivo; e D_r é a densidade média de indivíduos reprodutivos; G_1 é a germinabilidade das sementes no primeiro ano após a dispersão; e D_b é a densidade média do banco de sementes. Considerando que a densidade do banco de sementes permanece constante entre anos (veja os resultados), a probabilidade de uma semente permanecer viável no banco de sementes (S_b) foi estimada pela fórmula: $S_b = D_s V - D_b G_2$; onde V é a proporção de sementes viáveis recém dispersas que sobrevive pelo menos um ano no banco de sementes.

Análise dos dados – Para verificar se a proporção de sementes predadas no banco de sementes foi associada à densidade de sementes ou à distância ao indivíduo reprodutivo mais próximo foi utilizada a correlação de Spearman, pois as variáveis não tiveram distribuição normal mesmo quando transformadas (Zar, 1999). Somente as amostras com mais de cinco sementes foram utilizadas para evitar viés na estimativa da proporção de sementes predadas.

Para verificar se a longevidade das sementes no solo variou ao longo do tempo foi utilizada a análise de variância para medidas repetidas. Os números de sementes viáveis foram ordenados, pois tiveram grandes desvios de normalidade, mesmo quando transformados (Zar, 1999).

Para verificar a associação entre a densidade de plântulas recrutadas e as variáveis do micro-habitat foi utilizada a análise de regressão múltipla. Como a abertura do dossel e a umidade do solo foram medidas entre 2000 e 2001, a análise foi feita somente para a coorte de plântulas de 2002. A densidade de plântulas com até um ano de idade foi a variável dependente e a abertura do dossel, umidade do solo e densidade de indivíduos reprodutivos em 2001, as variáveis preditoras. Como a umidade foi correlacionada entre estações ($r_s = 0,82$; $n = 40$; $p < 0,001$), foi utilizada a média da umidade entre a estação seca e chuvosa para evitar a multicolinearidade das variáveis (Zar, 1999).

A análise de regressão múltipla também foi usada para verificar se houve relação entre a sobrevivência das plântulas de até um ano de idade e as variáveis bióticas e abióticas do micro-habitat. Esta análise foi utilizada somente para as plântulas da coorte de 2001, pois as variáveis abióticas foram medidas entre 2000 e 2001. Nesta análise foram utilizadas apenas as parcelas que tinham pelo menos cinco plântulas recém emergidas ($n = 19$) para evitar viés na estimativa da proporção de plântulas sobreviventes. Nas análises de regressão múltipla as variáveis foram

transformadas em \log_{10} quando necessário, para não violar as premissas de homocedasticidade e normalidade (Zar, 1999).

A associação entre a probabilidade de sobrevivência de uma plântula com o seu tamanho foi verificada com regressões logísticas. Para todas as análises o nível de significância utilizado foi de 5%.

Resultados

O banco de sementes no solo teve em média 24,3 sementes viáveis por m^2 (EP = 0,57; amplitude = 0 – 272; n = 601). Somente 29% do total de sementes encontradas estava viável, estando a maior parte (68%) com indícios de predação (Fig. 2.1). As sementes foram consideradas predadas, quando foi observado um pequeno furo feito pelo adulto de *Coccotrypes circumdatus* Fonseca, 1930 (Coleoptera: Scolytidae). O coleóptero adulto cava um orifício e oviposita no endosperma de sementes sobre o solo. As várias larvas que eclodem alimentam-se do endosperma e do embrião, e quando adultas abandonam a semente, que em geral, fica completamente oca.

Cerca de 96% das sementes foram encontradas a menos de 3 m de distância do indivíduo reprodutivo mais próximo, e não foram encontradas sementes a mais de 5 m de distância de um indivíduo reprodutivo (Fig. 2.2). A distância média entre indivíduos reprodutivos foi de 6,34 m, considerando que a densidade média de plantas reprodutivas foi de 249 (EP = 4; 0 – 1.550) indivíduos por ha e supondo que as plantas adultas tenham distribuição espacial uniforme. Apesar das sementes estarem agrupadas, a proporção de sementes predadas não foi influenciada significativamente pela distância ao indivíduo reprodutivo mais próximo ($r_s = 0,02$; n = 21; p = 0,93) e pela densidade de sementes no solo ($r_s = 0,28$; n = 20; p = 0,22).

Embora persistentes no banco de sementes no solo, o número de sementes viáveis enterradas a 2 cm de profundidade decresceu ($F_{4,16} = 10,4$; p < 0,001) de 74%, depois de seis meses, a 8% aos 30 meses (Fig. 2.3). A quantidade de sementes viáveis foi maior (p = 0,01) aos seis meses do que aos 12 meses após a dispersão, que se manteve constante (p > 0,05) até o 30º mês (Fig. 2.3).

A germinação das sementes dispostas sobre a serrapilheira iniciou após três meses, porém em 43 meses apenas 3,3% das sementes haviam germinado. A germinação foi mais freqüente na estação chuvosa do que na seca (Fig. 2.4). Durante

o primeiro ano 0,7% das sementes germinaram, no segundo 0,6% e no terceiro 1,3%. Após 43 meses, 0,7% das sementes não germinadas continuavam viáveis. Apenas 23% das sementes inicialmente colocadas para germinar foram encontradas, as sementes não encontradas foram consideradas desintegradas devido à predação ou ao ataque de fungos, evidenciado pelos fragmentos da testa das sementes nos pontos.

Apesar da baixa taxa de germinação, anualmente foram recrutadas em média 3.525 (EP = 482; 0 – 36.000; n=40) plântulas por ha. A densidade de plântulas com menos de um ano foi maior nos locais com maior densidade de indivíduos reprodutivos ($F_{4,10} = 9,75$; $p = 0,002$; $r^2 = 0,80$), mas não foi afetada pela declividade topográfica, abertura do dossel e umidade do solo (Tab.2.1).

A sobrevivência das plântulas no primeiro ano de vida para a coorte de 2001 foi de 63% (EP = 4%; n = 18), para 2002 de 46% (EP = 5%; n = 19) e para 2003 de 51% (EP = 6%; n = 20). A sobrevivência das plântulas com um ano de idade da coorte de 2001, não foi significativamente influenciada pela abertura do dossel, umidade do solo, declividade topográfica, densidade de plântulas e densidade de reprodutivos ($F_{5,3} = 0,35$; $p = 0,85$; $r^2 = 0,37$). Entretanto, a probabilidade de sobrevivência no primeiro, segundo e terceiro ano de vida foi positivamente relacionada com a altura da plântula (Tab. 2.2). Até o terceiro ano de vida de uma plântula, os indivíduos maiores tiveram maior sobrevivência (Fig. 2.5).

Os resultados obtidos foram utilizados para elaborar um diagrama que descreve a dinâmica anual do recrutamento, desde a dispersão das sementes até o estabelecimento das plântulas (Fig. 2.6). Das sementes dispersas durante um ano, 0,7% germinaram no primeiro ano após a dispersão, 31% permaneceram viáveis no solo por pelo menos um ano, e a maioria das sementes (68,3%) perdeu a viabilidade. A perda de viabilidade foi causada principalmente pela predação por *Coccotrypes circumdatus*, pois das sementes encontradas no banco de sementes, apenas 3,2 % perdeu a viabilidade por outra causa. Das sementes que estavam viáveis no solo, apenas 1,3% germinaram em um ano, mas a maioria (76%) sobreviveu até o próximo ano. A maior parte das plântulas ($86,5 \pm 8,6\%$) são recrutadas das sementes que permaneceram mais de um ano no solo. Apesar da baixa taxa de germinação, o recrutamento ocorreu em abundância (3.525 plântulas por ha), mas somente 49% das plântulas sobreviveram até o segundo ano de vida (Fig. 2.6).

Discussão

A densidade do banco de sementes de *Geonoma schottiana* (24,3 sementes viáveis por m²) está dentro do intervalo de densidade de 0,2 a 54,8 sementes viáveis por m² de outras espécies encontradas no solo de matas de galeria (Grombone-Guaratini *et al.*, 2004). Entretanto, a densidade do banco de sementes de *G. schottiana* não varia entre anos e estações, ao contrário da maioria das espécies que formam o banco de sementes no solo de matas de galeria (Grombone-Guaratini *et al.*, 2004) e outras florestas tropicais (Dalling *et al.*, 1997; Fornara & Dalling, 2005), que é sazonal. Em *G. schottiana*, a ausência de sazonalidade no banco de sementes pode ocorrer devido à produção de frutos maduros durante quase todo o ano.

A variabilidade espacial na densidade de sementes de *G. schottiana* no solo é alta entre micro-habitats (Fig. 2.2), com a maioria dos frutos próximos aos indivíduos reprodutivos, o que sugere que a dispersão de sementes seja principalmente barocórica e não zoocórica. O agrupamento das sementes contribui para que o recrutamento de plântulas ocorra em maior densidade nos locais com maior densidade de indivíduos reprodutivos.

As sementes de *G. schottiana*, além de serem abundantes no solo, ainda mantêm a viabilidade por mais de 43 meses após a dispersão dos frutos. Assim, o banco de sementes pode ser classificado como permanente do tipo III, segundo Baskin & Baskin (1998). Nessa classificação enquadram-se as espécies que produzem sementes capazes de germinar em mais de uma estação de crescimento (as sementes de *G. schottiana* podem germinar em quatro estações depois de dispersas), mas apenas uma pequena proporção germina em cada estação (Fig. 2.4). Em uma revisão, Baskin & Baskin (1998) encontraram dados de apenas uma palmeira formando banco de sementes permanente. Um outro exemplo recentemente documentado é a palmeira *Astrocaryum sciophilum* (Miq.) Pulle, cujas sementes ficam viáveis no solo por pelo menos 36 meses (Charles-Dominique *et al.*, 2003).

O tempo ótimo de dormência das sementes no solo é inversamente relacionado à distância de dispersão das sementes. As sementes com alto grau de parentesco agrupadas próximas aos adultos conspecíficos, como o que ocorre em *G. schottiana*, irão competir pelos mesmos recursos. Assim, a dormência de uma parte das sementes de uma mesma coorte, pode aumentar o sucesso e a aptidão reprodutiva da espécie

(Baskin & Baskin, 1998; Kobayashi & Yamamura, 2000). Em *G. schottiana*, o banco de sementes ainda tem a função de tornar a época de germinação independente da época de dispersão (Dalling *et al.*, 1997), pois os frutos são produzidos e dispersos durante quase o ano inteiro e a germinação das sementes ocorre preferencialmente na estação chuvosa (Fig. 2.4).

A dispersão espacial das sementes também é capaz de influenciar o recrutamento de plântulas. A maior parte dos frutos maduros das palmeiras caem próximos dos adultos conspecíficos (Matos & Watkinson, 1998; Silva & Tabarelli, 2001; Pimentel & Tabarelli, 2004), mas a intensidade de predação das sementes de palmeiras depende do tipo de predador. Há quatro diferentes padrões de predação das sementes de palmeiras (Svenning, 2001): (i) em algumas espécies a proporção de sementes predadas diminui com o aumento da densidade de sementes no solo (Piñero & Sarukhán, 1982; Cintra, 1997a); (ii) em outras, a predação aumenta com o aumento da densidade de sementes (Wilson & Janzen, 1972; Wright, 1983; Terborgh *et al.*, 1993; Fragoso, 1997; Sanchez-Cordero & Martinez-Gallardo, 1998; Wyatt & Silman, 2004); (iii) algumas palmeiras que têm suas sementes predadas por coleópteros e por vertebrados, parecem ter simultaneamente os dois padrões de predação citados anteriormente (Cintra, 1997a; Pizo & Vieira, 2003); (iv) há ainda um outro grupo, formado pelas palmeiras de sementes pequenas (< 2 cm de diâmetro), ao qual pertence a *G. schottiana*, cuja proporção de sementes predadas não é influenciada pela densidade de sementes no solo ou pela distância ao indivíduo reprodutivo. Isso ocorre também para a *Geonoma macrostachys* Mart. (Svenning, 2002) e *Bactris acanthocarpa* Mart. (Silva & Tabarelli, 2001).

Os invertebrados são responsáveis por uma grande proporção da predação pós-dispersão das sementes. Entre estes, os coleópteros do gênero *Coccotrypes* são especializados em sementes de palmeiras (Janzen, 1972; Wood, 1982). Em *G. schottiana*, até 68% das sementes no banco são predadas por *Coccotrypes circumdatus*. Na Floresta Atlântica, *Coccotrypes palmarum* Eggers 1933 inviabiliza de 20 a 27% das sementes de *Euterpe edulis* Mart. (Pizo & Vieira, 2003) e até 54% das sementes de *Bactris acanthocarpa* (Silva & Tabarelli, 2001). Em *Attalea butyracea* (Mutis ex L. f.) Wess. Boer, coleópteros bruquídeos podem preda até 100% das sementes se não forem removidas das plantas parentais próximas (Janzen, 1971). Apesar da alta taxa de predação, ocorre germinação de sementes de palmeiras próximo a adultos conspecíficos e as plântulas ficam agregadas nesses locais (Silva &

Tabarelli, 2001; Matos & Watkinson, 1998; Pimentel & Tabarelli, 2004). Entretanto, as poucas sementes de *Bactris acanthocarpa* e *Attalea oleifera* Barb. Rodr. que dispersam a mais de 5 m de distância e germinam, têm maior probabilidade de originarem indivíduos adultos (Silva & Tabarelli, 2001; Pimentel & Tabarelli, 2004).

A taxa de germinação das sementes de *G. schottiana* em campo (3,3%; n = 1.250) é menor do que de outras espécies congênicas, possivelmente devido à alta intensidade de predação. As sementes de *Geonoma orbignyana* Mart. iniciam a germinação após o terceiro mês, em 9 meses a germinabilidade é de 15% (n = 800) e algumas sementes (20%) são predadas por coleópteros (Rodríguez-Buritica *et al.*, 2005). *Geonoma brevispatha* em uma Floresta Atlântica palustre tem cerca de 10% (n = 720) das suas sementes germinadas depois de um ano no solo (Souza & Martins, 2004). Cerca de 15% (n = 150) dos frutos de *Geonoma macrostachys* originaram plântulas em 20 meses, independente da luminosidade (Svenning, 2002). Apesar da germinação ser relativamente baixa em *G. schottiana*, o recrutamento é abundante, devido à grande quantidade média de 248 frutos produzidos anualmente (Capítulo 1). Um indivíduo reprodutivo origina pelo menos oito plântulas com a produção de frutos de um ano, proporção similar ao encontrado para *Astrocaryum sciophilum* (Charles-Dominique *et al.*, 2003). Essa palmeira que também tem banco de sementes permanente, com viabilidade de pelo menos 36 meses, tem 25% de germinação das sementes (n = 72), isto representa mais de sete vezes a porcentagem de germinação das sementes de *G. schottiana*. Porém, a taxa de produção de frutos (33 frutos por indivíduo ao ano) é mais de sete vezes menor que em *G. schottiana*. Essas duas palmeiras parecem ter diferentes estratégias, enquanto *A. sciophilum* produz poucas sementes com alta germinabilidade, a *G. schottiana* produz muitas sementes, que compensam a baixa germinabilidade. Entretanto, a quantidade de plântulas que um indivíduo reprodutivo origina com a atividade reprodutiva de um ano é semelhante entre as duas espécies.

Algumas características do recrutamento de *G. schottiana* são semelhantes ao descrito para *Geonoma macrostachys* (Svenning, 2002). O recrutamento de plântulas destas duas espécies ocorre principalmente nos locais com maior densidade de indivíduos reprodutivos, pois nestes locais a densidade de sementes é maior e para *G. schottiana* a proporção de sementes predadas não está relacionada à densidade de sementes no solo. Além disso, para as duas espécies a densidade e a sobrevivência das

plântulas recém emergidas não foram influenciadas pela densidade de plântulas já estabelecidas.

As características abióticas do ambiente, principalmente a abertura do dossel (Cintra & Terborgh, 2000; Svenning, 2001; 2002), podem influenciar o recrutamento de plântulas, mas o recrutamento de *G. schottiana* (este estudo) e *Geonoma brevisphata* (Souza & Martins, 2004) não é influenciado pela luminosidade. Entretanto, o comportamento em relação à abertura do dossel pode variar ao longo do ciclo de vida em outras espécies de sub-bosque deste mesmo gênero. *Geonoma cuneata* H. Wendl. ex Spruce e *Geonoma congesta* H. Wendl. ex Spruce são tolerantes à sombra na fase de plântula, mas com o desenvolvimento do estipe, a luminosidade se torna um fator importante para o crescimento e a sobrevivência (Chazdon, 1986), similar ao que ocorre para outros gêneros (Svenning, 1999b).

Além da abertura do dossel, outras variáveis abióticas influenciam a regeneração de plantas. As matas de galeria são marcadas por gradientes de umidade do solo e declividade topográfica entre a borda da floresta e o córrego. Embora o padrão de distribuição espacial da regeneração da maioria das espécies arbóreas em matas de galeria seja influenciado por esses dois fatores (Felfili, 1997; Resende *et al.*, 2003), a umidade do solo e a declividade topográfica parecem não influenciar a distribuição de plântulas de *G. schottiana*. Entretanto, em uma Floresta Atlântica paludosa, cujo ambiente pode ter condições abióticas mais restritivas à regeneração, a distribuição de plântulas de *Geonoma brevisphata* pode ser influenciada pela umidade (Souza & Martins, 2004).

As características do ambiente também podem influenciar a sobrevivência das plântulas (Svenning, 2001), mas em *G. schottiana* isso não ocorre. A sobrevivência no primeiro ano de plântulas recém emergidas de *G. schottiana* (46% a 66%) é comparativamente baixa em relação às plântulas de espécies arbóreas, por exemplo 82% de sobrevivência para as plântulas de *Manilkara zapota* L. Royen (Cruz-Rodriguez & Lopez-Mata, 2004), e outras palmeiras de florestas tropicais, como por exemplo, 70% de sobrevivência em *Bactris acanthocarpa* (Silva & Tabarelli, 2001) e até 75% de sobrevivência para as plântulas de *Euterpe edulis* (Pizo & Simao, 2001). Entretanto, as plântulas maiores de *G. schottiana* têm maior probabilidade de sobreviver. A maior quantidade de folhas e o maior tamanho da folha mais nova são características positivamente relacionadas à probabilidade de sobrevivência das plântulas (Cruz-Rodriguez & Lopez-Mata, 2004). Com o crescimento, as plântulas

mais desenvolvidas têm maior resistência à herbivoria, como o encontrado para outras plantas tropicais de sub-bosque (Clark & Clark, 1985; Howe, 1990; mas veja Matos, 2000). Alternativamente, a maior mortalidade das plântulas menores pode ser influenciada pela competição interespecífica (Svenning, 1999a; 2001) e os danos físicos causados pela queda de serrapilheira (Cintra, 1997b; Scariot, 2000; Gillman *et al.*, 2002; Blundell & Peart, 2004; Gillman & Ogden, 2005; Rodriguez-Buritica *et al.*, 2005).

É importante avaliar todas as fases abrangidas na regeneração natural para compreender os mecanismos que equilibram a densidade de plântulas e as implicações da regeneração para a dinâmica da população. No recrutamento de plântulas de *G. schottiana* existem mecanismos que possibilitam que as perdas causadas por mortalidade em uma fase sejam compensadas por outras fases do ciclo de vida. As sementes caem próximas aos adultos conspecíficos, poucas germinam logo após a dispersão, mas uma grande proporção das sementes viáveis permanece dormente no solo. O banco de sementes contribui efetivamente para o recrutamento de plântulas (Fig. 2.6), mesmo as sementes sendo sujeitas à alta taxa de predação pelo coleóptero *Coccotrypes circumdatus*. A baixa germinabilidade em função da predação é compensada pela grande quantidade de sementes produzidas anualmente. Assim, as plântulas emergem em alta densidade em qualquer micro-habitat da mata de galeria, desde que haja sementes viáveis, o que depende da disponibilidade de sementes, que é maior próximo aos adultos conspecíficos. Entretanto, a baixa probabilidade de sobrevivência das plântulas no primeiro ano de vida, principalmente daquelas menos desenvolvidas, reduz o efeito do recrutamento inicial abundante e contribui para manter o tamanho populacional estável.

Referências Bibliográficas

Ataroff, M. & Schwarzkopf, T. (1992). Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia*, v.92, n.2, p.250-256.

Baskin, C. C. & Baskin, J. M. (1998). *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego, California: Academic Press. 665 p.

- Beck, H. & Terborgh, J. (2002). Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. *Journal of Tropical Ecology*, v.18, p.275-288.
- Blundell, A. G. & Peart, D. R. (2004). Density-dependent population dynamics of a dominant rain forest canopy tree. *Ecology*, v.85, n.3, p.704-715.
- Brower, J. E.; Zar, J. H. & Von Ende, C. N. (1989). *Field and laboratory methods for general ecology*: WCB Publishers. 237 p.
- Charles-Dominique, P.; Chave, J.; Dubois, M. A.; De Granville, J. J.; Riera, B. & Vezzoli, C. (2003). Colonization front of the understory palm *Astrocaryum sciophilum* in a pristine rain forest of French Guiana. *Global Ecology and Biogeography*, v.12, n.3, p.237-248.
- Chauvet, S.; Feer, F. & Forget, P. M. (2004). Seed fate of two Sapotaceae species in a Guianan rain forest in the context of escape and satiation hypotheses. *Journal of Tropical Ecology*, v.20, p.1-9.
- Chazdon, R. L. (1986). The costs of leaf support in understory palms - economy versus safety. *American Naturalist*, v.127, n.1, p.9-30.
- Cintra, R. (1997a). A test of the Janzen-Connell model with two common tree species in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, v.13, p.641-658.
- _____. (1997b). Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, v.13, p.709-725.
- _____. (1998). Sobrevivência pós-dispersão de sementes e plântulas de três espécies de palmeiras em relação à presença de componentes da complexidade estrutural da floresta Amazônica. In: C. Gascon e P. Moutinho (Ed.). *Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo*: INPA, p.83-98.
- Cintra, R. & Horna, V. (1997). Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dypteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, v.13, p.257-277.
- Cintra, R. & Terborgh, J. (2000). Forest microspatial heterogeneity and seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume *Dipteryx micrantha* in an amazonian forest. *Ecotropica*, v.6, p.77-88.
- Clark, D. A. & Clark, D. B. (1984). Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist*, v.124, n.6, p.769-788.
- Clark, D. B. & Clark, D. A. (1985). Seedling dynamics of a tropical tree - impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology*, v.66, n.6, p.1884-1892.

- Condit, R.; Hubbell, S. P. & Foster, R. B. (1994). Density-dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology*, v.75, n.3, p.671-680.
- Cottrell, H. J. (1947). Tetrazolium salt as a seed germination indicator. *Nature*, v.159, n.4048, p.748-748.
- Cruz-Rodriguez, J. A. & Lopez-Mata, L. (2004). Demography of the seedling bank of *Manilkara zapota* (L.) Royen, in a subtropical rain forest of Mexico. *Plant Ecology*, v.172, p.227-235.
- Dalling, J. W.; Swaine, M. D. & Garwood, N. C. (1997). Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology*, v.13, p.659-680.
- Felfili, J. M. (1997). Dynamics of the natural regeneration in the Gama gallery forest in central Brazil. *Forest Ecology and Management*, v.91, n.2-3, p.235-245.
- Fenner, M. (1987). Seedlings. *New Phytologist*, v.106, p.35-47.
- Fleury, M. & Galetti, M. (2004). Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. *Acta Oecologica*, v.26, n.3, p.179-184.
- Fornara, D. A. & Dalling, J. W. (2005). Seed bank dynamics in five Panamanian forests. *Journal of Tropical Ecology*, v.21, p.223-226.
- Fragoso, J. M. V. (1997). Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology*, v.85, n.4, p.519-529.
- Gilbert, G. S.; Harms, K. E.; Hamill, D. N. & Hubbell, S. P. (2001). Effects of seedling size, El Nino drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panama. *Oecologia*, v.127, p.509-516.
- Gillman, L. N. & Ogden, J. (2005). Microsite heterogeneity in litterfall risk to seedlings. *Austral Ecology*, v.30, n.5, p.497-504.
- Gillman, L. N.; Wright, S. D. & Ogden, J. (2002). Use of artificial seedlings to estimate damage of forest seedlings due to litterfall and animals. *Journal of Vegetation Science*, v.13, n.5, p.635-640.
- Grombone-Guaratini, M. T.; Leitao, H. D. & Kageyama, P. Y. (2004). The seed bank of a gallery forest in Southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v.47, n.5, p.793-797.
- Guimarães, P. R.; Lopes, P. F. M.; Lyra, M. L. & Muriel, A. P. (2005). Fleshy pulp enhances the location of *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) fruits by seed-dispersing rodents in an Atlantic forest in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, v.21, p.109-112.
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. New York: Academic Press. 892 p.

Henderson, A. (1995). *The Palms of the Amazon*. New York, NY: Cambridge University Press

Howe, H. F. (1990). Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama - effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology*, v.6, p.259-280.

Janzen, D. H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.2, p.465-492.

_____. (1972). Association of a rainforest palm and seed-eating beetles in Puerto Rico. *Ecology*, v.53, n.2, p.258-261.

Jones, J. C. & Reynolds, J. D. (1996). Environmental variables. In: W. J. Sutherland (Ed.). *Ecological census techniques*. Cambridge: Cambridge University Press, p.281-316.

Kobayashi, Y. & Yamamura, N. (2000). Evolution of seed dormancy due to sib competition: effect of dispersal and inbreeding. *Journal of Theoretical Biology*, v.202, n.1, p.11-24.

Lemmon, P. E. (1957). A new instrument for measuring forest overstory density. *Journal of Forestry*, v.55, n.9, p.667-668.

Martins, R. C. (2000). *Arecaceae (Palmae) no Distrito Federal, Brasil*. (Dissertação de Mestrado). Departamento de Botânica, Universidade de Brasília, Brasília, 104 p.

Matos, D. M. S. (2000). Herbivore and plant demography: a case study in a fragment of semi-deciduous forest in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, v.16, n.1, p.159-165.

Matos, D. M. S. & Watkinson, A. R. (1998). The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in southeastern Brazil. *Biotropica*, v.30, p.595-603.

Nimer, E. (1989). *Climatologia do Brasil*. Rio de Janeiro, RJ: IBGE, Departamento de Recursos naturais e estudos ambientais. 421 p.

Peres, C. A.; Schiesari, L. C. & Dias Leme, C. L. (1997). Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: a test of the escape hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*, v.13, p.69-79.

Pimentel, D. S. & Tabarelli, M. (2004). Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, v.36, n.1, p.74-84.

Piñero, D. & Sarukhán, J. (1982). Reproductive behavior and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology*, v.70, p.461-472.

Pizo, M. A. & Simao, I. (2001). Seed deposition patterns and the survival of seeds and seedlings of the palm *Euterpe edulis*. *Acta Oecologica*, v.22, p.229-233.

- Pizo, M. A. & Vieira, E. M. (2003). Palm harvesting affects seed predation of *Euterpe edulis*, a threatened palm of the Brazilian Atlantic forest. *Brazilian Journal of Biology*, v.64, n.3B, p.669-676.
- Resende, J. C. F.; Klink, C. A. & Schiavini, I. (2003). Spatial heterogeneity and its influence on *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpinaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v.46, n.3, p.405-414.
- Rodriguez-Buritica, S.; Orjuela, M. A. & Galeano, G. (2005). Demography and life history of *Geonoma orbignyana*: an understory palm used as foliage in Colombia. *Forest Ecology and Management*, v.211, n.3, p.329-340.
- Sanchez-Cordero, V. & Martinez-Gallardo, R. (1998). Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, v.14, n.2, p.139-151.
- Scariot, A. (2000). Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, v.32, p.662-669.
- Schupp, E. W. (1990). Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology*, v.71, n.2, p.504-515.
- Silva, M. G. & Tabarelli, M. (2001). Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica*, v.22, p.259-268.
- Silvius, K. M. & Fragoso, J. M. V. (2002). Pulp handling by vertebrate seed dispersers increases palm seed predation by bruchid beetles in the northern Amazon. *Journal of Ecology*, v.90, n.6, p.1024-1032.
- Souza, A. F. & Martins, F. R. (2004). Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. *Ecological Research*, v.19, p.521-532.
- Souza, A. F.; Martins, F. R. & Bernacci, L. C. (2003). Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany*, v.81, n.2, p.101-112.
- Svenning, J. C. (1999a). Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology*, v.87, n.1, p.55-65.
- _____. (1999b). Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuni National Park, Amazonian Ecuador: are large treefall gaps important? *Journal of Tropical Ecology*, v.15, p.355-366.
- _____. (2001). On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review*, v.67, n.1, p.1-53.

_____. (2002). Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understorey palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology*, v.159, p.185-199.

Terborgh, J.; Losos, E.; Riley, M. P. & Bolaños Riley, M. (1993). Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. *Vegetatio*, v.107/108, p.375-386.

Turner, I. M. (1990). The seedling survivorship and growth of three *Shorea* species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, v.6, n.4, p.469-478.

Von Allmen, C.; Morellato, L. P. C. & Pizo, M. A. (2004). Seed predation under high seed density condition: the palm *Euterpe edulis* in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology*, v.20, p.471-474.

Whitmore, T. C.; Brown, N. D.; Swaine, M. D.; Kennedy, D.; Goodwinbailey, C. I. & Gong, W. K. (1993). Use of hemispherical photographs in forest ecology: Measurement of gap size and radiation totals in a bornean tropical rain-forest. *Journal of Tropical Ecology*, v.9, p.131-151.

Wilson, D. E. & Janzen, D. H. (1972). Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from parent palm. *Ecology*, v.53, n.5, p.954-959.

Wood, S. (1982). The bark and ambrosia beetles of the North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. *Great Basin Naturalist Memoirs*, v.6, p.1-1359.

Wright, S. J. (1983). The dispersion of eggs by a bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds and the effect of distance to the parent palm. *Ecology*, v.64, n.5, p.1016-1021.

Wyatt, J. L. & Silman, M. R. (2004). Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia*, v.140, p.26-35.

Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, Inc. 663 p.

Zona, S. & Henderson, A. (1989). A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana*, v.11, p.6-21.

Tabela 2.1 Regressão múltipla entre as variáveis do micro-habitat e a densidade de plântulas com menos de um ano em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. no Parque Nacional de Brasília.

Fator	SS	gl	F	P
Declividade	0,26	1	2,54	0,14
Dossel	0,10	1	0,93	0,36
Umidade	0,07	1	0,71	0,42
Densidade de reprodutivos	0,88	1	8,60	0,02
Modelo	4,00	4	9,75	<0,01

Tabela 2.2 Regressões logísticas entre a altura da plântula e a sua probabilidade de sobreviver (s_x) durante o primeiro, segundo e terceiro ano de vida para a coorte de 2001, durante o primeiro e segundo ano de vida para a coorte de 2002 e durante o primeiro ano de vida para a coorte de 2003, em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. no Parque Nacional de Brasília. O valor de χ^2 foi calculado pelo método de *log-likelihood*.

Período	s_x	n	χ^2	p
2001-2002	0,60	981	59,99	<0,001
2001-2003	0,63	593	118,42	<0,001
2001-2004	0,53	374	21,82	<0,001
2002-2003	0,43	612	21,99	<0,001
2002-2004	0,60	263	5,70	0,02
2003-2004	0,45	684	17,35	<0,001

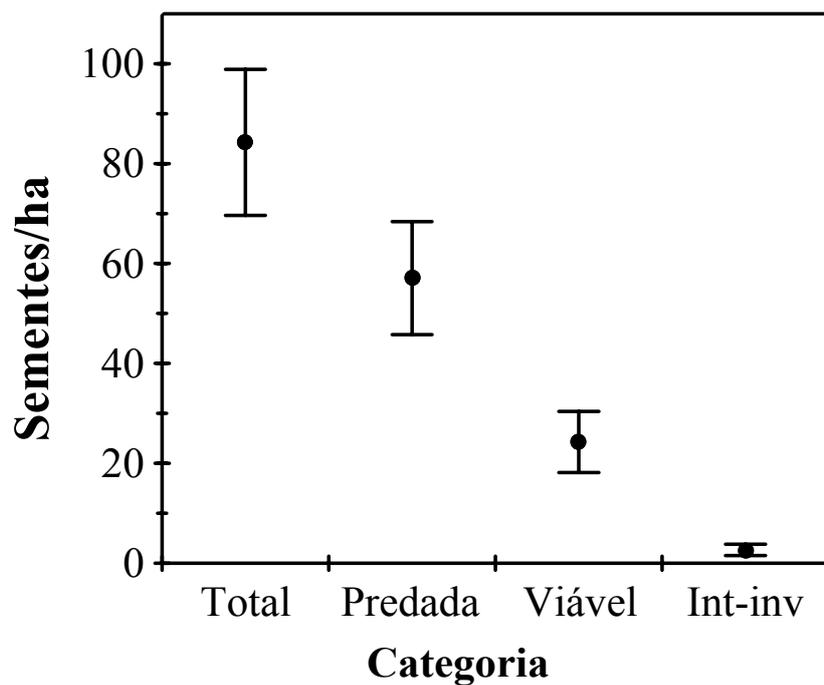


Figura 2.1 Abundância de sementes (média \pm 1EP) de *Geonoma schottiana* Mart. encontradas no solo e serrapilheira de uma mata de uma galeria no Parque Nacional de Brasília. As sementes intactas foram divididas em sementes viáveis e inviáveis (Int – inv), após o teste de Tetrázólio.

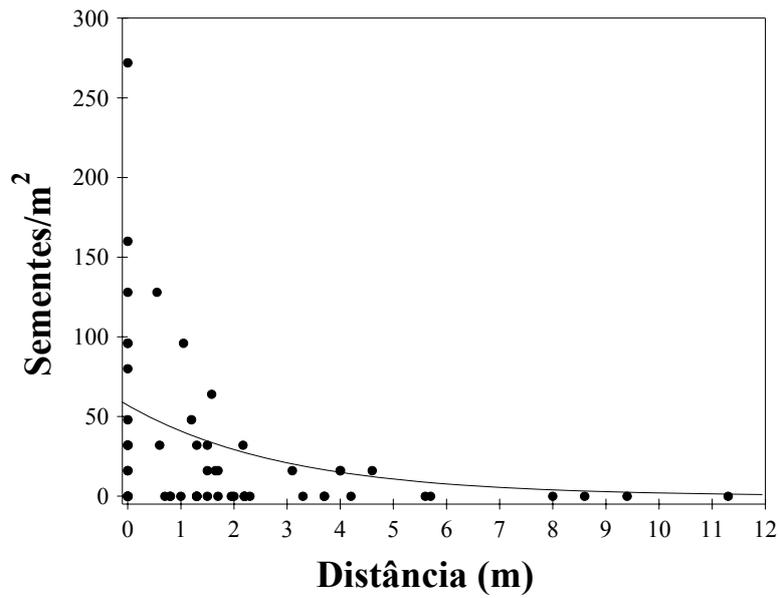


Figura 2.2 Variação da quantidade de sementes por m^2 em relação à distância (m) aos indivíduos reprodutivos [$F_{2,58} = 19,06$; $n = 60$; $p < 0,001$; $r^2 = 0,21$; n° de sementes = $58,6 \cdot \exp(-0,8 \cdot \text{distância})$], para uma população de *Geonoma schottiana* Mart. no Parque Nacional de Brasília.

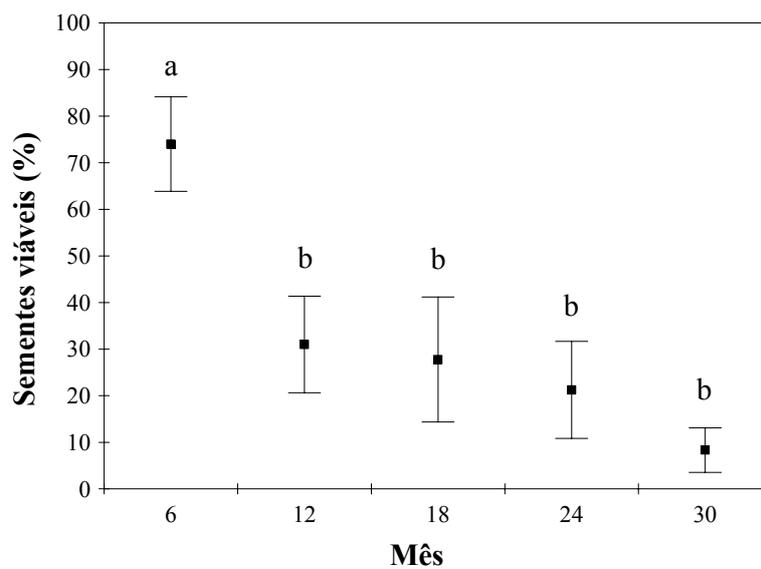


Figura 2.3 Viabilidade (média \pm 1EP) ao longo do tempo das sementes de *Geonoma schottiana* Mart. enterradas no solo de uma mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. Letras diferentes indicam médias significativamente diferentes ($p < 0,05$).

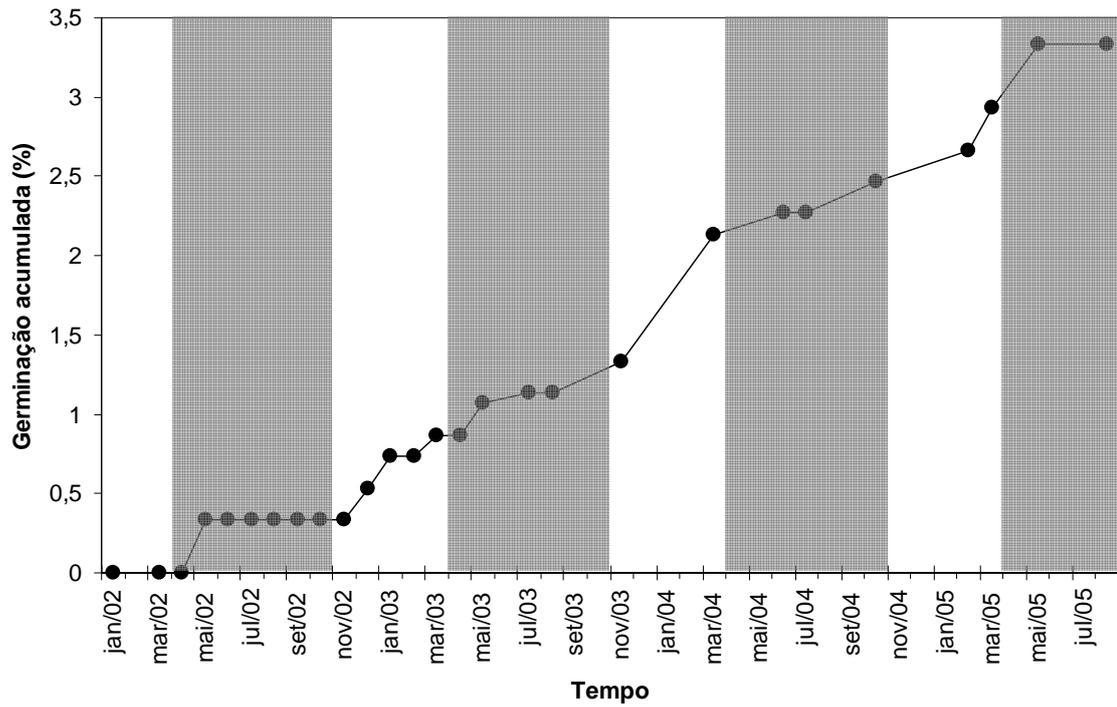


Figura 2.4 Influencia da sazonalidade climática na probabilidade de germinação das sementes de *Geonoma schottiana* Mart. em uma mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. As colunas em cinza indicam a estação seca (abril a outubro).

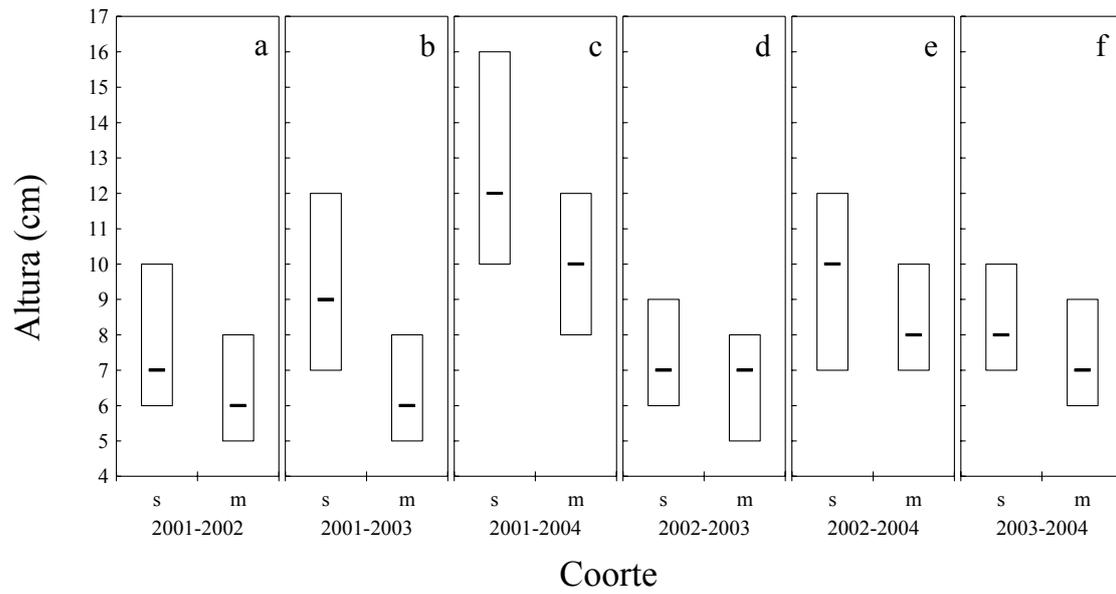


Figura 2.5 Variação da altura mediana (e quartis 25 e 75%) entre plântulas sobreviventes (s) e mortas (m) com um (a, d e f), dois (b e e) e três anos de idade (c), provenientes das coortes de 2001 (a, b e c), 2002 (d e e) e 2003 (f), em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. no Parque Nacional de Brasília.

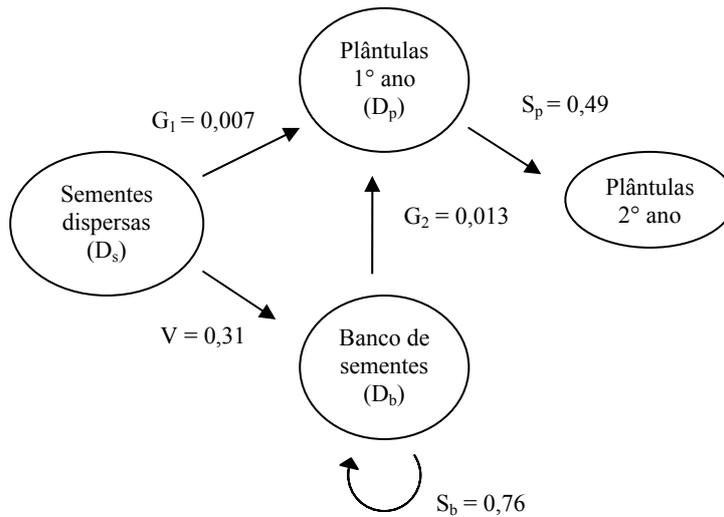


Figura 2.6 Modelo anual da dinâmica do recrutamento da dispersão das sementes até o estabelecimento das plântulas em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. no Parque Nacional de Brasília. As setas indicam a probabilidade de transição entre estágios do ciclo de vida no período entre o ano t e $t+1$. Veja os materiais e métodos para saber como as probabilidades de transição foram estimadas, onde D_s é a densidade de sementes dispersas em um ano; G_1 é a germinabilidade das sementes no primeiro ano após a dispersão; V é a proporção de sementes viáveis recém dispersas que sobrevive pelo menos um ano no banco de sementes; D_b é a densidade média do banco de sementes; S_b é a probabilidade de uma semente permanecer viável no banco de sementes; G_2 é a porcentagem de sementes do banco que germinam; D_p é a densidade média de plântulas recém emergidas.

CAPÍTULO 3

Dinâmica populacional da palmeira clonal *Geonoma schottiana* em mata de galeria no Brasil Central

Introdução

Estudos de dinâmica populacional de plantas são úteis para avaliar a persistência de populações em longo prazo (e.x. Byers & Meagher, 1997; Freckleton *et al.*, 2003; Bruna, 2003; Clark-Tapia *et al.*, 2005). Nestes estudos, três aspectos das populações são freqüentemente analisados. Primeiro, o tamanho populacional, que é inversamente relacionado à probabilidade de ocorrência de processos demográficos e genéticos, como variações ambientais estocásticas e depressão endogâmica, que podem causar a extinção de populações (revisão em Schemske *et al.*, 1994; Dennis, 2002). Segundo, a estrutura populacional, que é a distribuição da população em estádios ontogenéticos, baseada em características quantitativas e qualitativas dos indivíduos (Gatsuk *et al.*, 1980). A estrutura populacional pode ser utilizada para avaliar a vitalidade atual de uma população, através da proporção de indivíduos entre os estádios iniciais e finais do ciclo de vida (Oostermeijer *et al.*, 1992; Oostermeijer *et al.*, 1994). Terceiro, a taxa de crescimento populacional, calculada através de parâmetros demográficos, como sobrevivência, crescimento e fecundidade dos indivíduos. É utilizada para estimar se o tamanho de uma população irá estabilizar, diminuir ou aumentar ao longo do tempo (Caswell, 2001).

O tamanho populacional é influenciado pelos eventos que ocorrem em cada estágio do ciclo de vida. Entretanto, alguns estádios são mais importantes para a manutenção das populações do que outros. Em espécies arbóreas de ciclo de vida longo, a sobrevivência dos indivíduos do estágio reprodutivo é o parâmetro demográfico que mais influencia o crescimento populacional (Silvertown *et al.*, 1993; Zuidema & Boot, 2002; Kwit *et al.*, 2004). Em espécies herbáceas e arbustivas, a sobrevivência das sementes no solo, a taxa de germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas são os fatores que mais influenciam o crescimento populacional (Silvertown *et al.*, 1993; Menges & Quintana-Ascencio, 2004; Adams *et al.*, 2005). Porém, alguns destes fatores (como por exemplo, a sobrevivência das sementes no solo), são freqüentemente negligenciados em estudos. Se estes

parâmetros não forem avaliados adequadamente, as estimativas das taxas de crescimento populacional serão imprecisas (Doak *et al.*, 2002; Adams *et al.*, 2005).

A taxa de crescimento populacional também é influenciada pelas condições ambientais às quais os indivíduos estão submetidos, variando temporalmente em função de alterações estocásticas no ambiente, originadas, por exemplo, por fenômenos climáticos (Pascarella & Horvitz, 1998; Blundell & Peart, 2004), pelo fogo (Hoffmann, 1999), ou por eventos de herbivoria (Bastrenta *et al.*, 1995; Hunt, 2001; Ehrlén, 2003). As variações estocásticas na taxa de crescimento populacional, causadas pela herbivoria, têm sido avaliadas principalmente para espécies herbáceas e arbustivas. Em algumas dessas espécies, a atividade clonal reduz os efeitos negativos da herbivoria nas populações (Piqueras, 1999), de três formas. Primeiro, a probabilidade de uma rameta ser predada por herbívoros é distribuída entre as rametas que formam uma geneta, assim, quanto maior a quantidade de rametas em uma geneta, maior será a probabilidade de alguma rameta sobreviver à herbivoria. Segundo, quando há hierarquia de tamanho das rametas em uma geneta, os herbívoros atacam as rametas de alguns estádios de vida, possibilitando que as rametas de outros estádios sobrevivam à herbivoria. Terceiro, quando as rametas morrem devido à herbivoria, a geneta pode rebrotar originando novas rametas. Assim, a atividade clonal em algumas palmeiras é uma estratégia adaptativa para reduzir a mortalidade de genetas já estabelecidas (De Steven & Putz, 1985; Svenning, 2000; Souza *et al.*, 2003), mas em outras palmeiras é um mecanismo de propagação vegetativa (Bullock, 1980).

Este estudo teve como objetivo descrever a dinâmica populacional de *Geonoma schottiana* Mart. (Arecaceae) no Parque Nacional de Brasília. Para isso foram avaliados (i) o tamanho, a estrutura e a taxa de crescimento da população; (ii) os estádios do ciclo de vida com maior contribuição para a taxa de crescimento populacional; (iii) a importância da atividade clonal para a manutenção da população; e (iv) a influência de eventos estocásticos, como a herbivoria, sobre a persistência da população em longo prazo, utilizando-se simulações numéricas com dados de quatro intervalos demográficos. As informações geradas neste estudo contribuirão para avaliar a eficiência desta reserva natural na conservação de populações viáveis de *G. schottiana* em longo prazo.

Materiais e métodos

Área e espécie estudada – Este estudo foi realizado na cabeceira da mata de galeria do córrego Três Barras, localizada no platô da chapada Contagem, no Parque Nacional de Brasília (15°35' a 15°45' S e 47°53' a 48°05' W). O parque foi criado em 1961 e tem área de 30.000 ha. O clima apresenta duas estações bem definidas (tipo Aw na classificação de Köppen). A estação seca, de abril a outubro, sofre influência de massas de ar polar, causando baixa temperatura e umidade relativa. A estação chuvosa, de novembro a março, sofre influência de frentes frias e massas de ar tropical, e é responsável por mais de 90% da precipitação anual. A temperatura média é de 21°C e a precipitação anual de aproximadamente 1.600 mm (Nimer, 1989).

Geonoma schottiana é uma palmeira monóica que ocorre em diversas regiões no Brasil, e no Cerrado ocorre apenas no sub-bosque de matas de galeria. É monoestipitada, mas eventualmente forma touceiras. Nos estádios ontogenéticos iniciais o estipe é subterrâneo e as folhas têm variações morfológicas. Nas plântulas todas as folhas são bífidas. Após esta fase, o indivíduo produz folhas novas irregularmente pinatisséctas, caracterizando-se como infantil. Indivíduos jovens têm folhas completamente pinadas, com exceção das primeiras e últimas pinas, que em todos os estádios são unidas em grupos estreitos, mas o estipe ainda é subterrâneo. Indivíduos com estipe exposto, mas que ainda não reproduziram são classificados como imaturos e aqueles que têm evidência de reprodução presente ou passada, caracterizam-se como reprodutivos (Tab. 3.1).

Os frutos maduros são produzidos ao longo do ano, com exceção dos meses de fevereiro, abril e julho. Cada indivíduo reprodutivo produz anualmente cerca de 0,8 infrutescências com frutos maduros (Capítulo 1). O fruto, tem mesocarpo polposo e endocarpo cartáceo, com uma semente de menos de 1 cm de diâmetro. As sementes têm baixa germinabilidade e podem permanecer mais por mais de 43 meses viáveis no solo, sendo que a densidade do banco de sementes não varia entre anos (Capítulo 2).

Demografia – A população de *G. schottiana* foi acompanhada durante quatro intervalos demográficos, de 2000 a 2004, em 40 parcelas permanentes de 20 x 10 m. As parcelas foram sorteadas dentre 124 parcelas possíveis de um *grid* formado por 10 transeções paralelas equidistantes 100 m, que atravessam a mata de galeria de uma borda à outra. Em cada parcela foi estabelecida uma sub-parcela de 5 x 10 m, onde

foram amostrados todos os indivíduos. No restante da parcela (15 x 10 m) foram amostrados somente os indivíduos com estipe exposto. Em fevereiro de 2000, os indivíduos amostrados foram numerados e medidos do solo até a folha mais alta. Anualmente, de 2001 a 2004, em fevereiro foram avaliados a sobrevivência e o crescimento dos indivíduos. Em cada amostragem, as plântulas recrutadas foram contadas, medidas e numeradas. Como a espécie tem reprodução vegetativa, neste estudo as rametas foram consideradas indivíduos independentes, pois apenas uma pequena proporção da população (5%) ocorre em moitas (veja os resultados).

Os parâmetros demográficos foram utilizados para construir quatro matrizes de Lefkovitch (A_t), uma para cada período (t) entre censos (2000 – 2001, 2001 – 2002, 2002 – 2003 e 2003 – 2004). Cada matriz (A) foi composta pela soma (Caswell, 2001):

$$A = T + F$$

onde T é a matriz de transição e F é a matriz de fecundidade. Na matriz T, o elemento t_{ij} representa a probabilidade de que um indivíduo no estágio j no tempo t esteja vivo e pertença ao estágio i no tempo t+1 (Fig. 3.1; Tab. 3.2). As probabilidades de transição foram calculadas pela proporção de indivíduos em um estágio que sobreviveu e permaneceu no mesmo estágio, progrediu ou retrocedeu entre estágios no período entre censos. O retrocesso é possível entre estágios cujos indivíduos têm estipe subterrâneo, pois estes podem perder a folha mais nova que os caracterizam. A transição t_{54} entre 2000 e 2001 foi substituída por 0,001, pois neste período nenhum imaturo recrutou para o estágio reprodutivo.

A matriz F contém os valores de fecundidade (f_{ij}) reprodutiva e vegetativa, ou seja, o número esperado da prole do tipo i, produzida por cada indivíduo no estágio j. Como *G. schottiana* forma banco de sementes (Capítulo 2), é importante que esta fase seja representada no modelo de dinâmica populacional (Adams *et al.*, 2005). Os valores de fecundidade foram calculados baseado nos resultados de experimentos de fenologia reprodutiva, germinação em campo, longevidade das sementes no solo e densidade do banco de sementes no solo (Capítulo 2), além dos censos demográficos.

O número de plântulas originadas em um ano pela produção de sementes (f_{26}) foi obtido pela equação

$$f_{26} = pg$$

onde p é o número total de frutos produzidos por indivíduo reprodutivo durante um ano e g é a taxa de germinação em campo das sementes no primeiro ano após a dispersão. A quantidade das sementes produzidas que permanece viável por pelo menos um ano no banco de sementes (f_{16}) foi

$$f_{16} = (p - f_{26})s_b$$

onde s_b é a proporção das sementes que sobrevivem pelo menos um ano no solo depois da dispersão. A proporção das sementes viáveis no solo que germinam em um ano (t_{21}) foi obtida por

$$t_{21} = \frac{n_p - (f_{26}n_r)}{n_b};$$

onde n_p é o número de plântulas recrutadas entre censos, n_r é o número de indivíduos reprodutivos na população e n_b é o número médio de sementes viáveis no solo, que não varia entre anos e estações (Capítulo 2). A probabilidade de uma semente no banco de sementes permanecer por pelo menos mais um ano viável no solo (t_{11}) foi estimada pela equação

$$t_{11} = 1 - \frac{(f_{16}n_r)}{n_b}.$$

Análises matriciais – A taxa de crescimento populacional invariável ao longo do tempo para cada uma das quatro matrizes A_t foi calculada pelo método *power* (Caswell, 2001), através do autovalor dominante (λ). A estrutura estável da população foi estimada pelo autovetor direito (w). As matrizes de elasticidade (E) foram estimadas a partir de w e do autovetor esquerdo (v), utilizando-se a equação (Caswell, 2001)

$$e_{ij} = \left(\frac{v_i w_j}{\langle v, w \rangle} \right) \left(\frac{a_{ij}}{\lambda} \right).$$

A elasticidade (e_{ij}) de cada elemento (a_{ij}) da matriz A_t , representa uma medida da sensibilidade proporcional de λ a mudanças proporcionais em a_{ij} . Além disso, a soma de todos os elementos e_{ij} de uma matriz E é igual a 1, portanto, cada elemento e_{ij} pode ser interpretado como a contribuição do seu respectivo a_{ij} à taxa de crescimento populacional (De Kroon *et al.*, 1986).

Os intervalos de confiança para as taxas de crescimento foram calculados por *bootstrap* (Caswell, 2001), com 10.000 estimativas para cada matriz A_t . Em cada

estimativa foi obtida uma matriz A_k , cujos elementos a_{ij} foram calculados pela média das taxas de 40 parcelas sorteadas com igual probabilidade e com reposição. Para cada matriz A_k foi calculado o autovalor dominante λ_i . A taxa de crescimento *bootstrap* (λ_b) foi calculada pela média dos 10.000 λ_i e o intervalo de confiança de λ_b foi estimado pelo método dos percentis de 5 e 95%, que não assume distribuição paramétrica.

A taxa de crescimento estocástica [$\text{Log}(\lambda_s)$] foi calculada por uma estimativa numérica, assumindo que as quatro matrizes A_t têm parâmetros demográficos influenciados por condições ambientais independentes e identicamente distribuídas (Caswell, 2001). O cálculo foi feito utilizando-se o estimador de Heyde e Cohen (1985), que realiza simulações com uma seqüência de 10.000 matrizes sorteadas entre as quatro matrizes A_t , com igual probabilidade (0,25) para cada uma. O tamanho da população [$N(t)$] em cada um dos 10.000 momentos (t) foi calculado utilizando-se as seguintes equações:

$$n(t+1) = An(t)$$

$$N(t) = \sum n_g$$

onde n é o vetor coluna cujos elementos representam o número de indivíduos em cada estádio g . O tamanho inicial da população utilizado para fazer a simulação foi $N = 1$, distribuído igualmente entre estádios ($n_g = 0,167$). A taxa de crescimento populacional instantânea (r_t) foi calculada por:

$$r_t = \frac{N(t+1)}{N(t)}.$$

A taxa de crescimento estocástica [$\text{Log}(\lambda_s)$] foi estimada a partir da equação:

$$\overline{\text{Log}(\lambda_s)} = \frac{1}{T} \sum_{t=1}^{T-1} \log(r_t).$$

As primeiras 1.000 taxas de crescimento instantâneas foram descartadas para o cálculo de $\text{Log}(\lambda_s)$ para eliminar o viés causado pela distribuição inicial dos indivíduos em estádios. O intervalo de confiança da taxa de crescimento populacional estocástica foi estimado pelos percentis de 5 e 95% (Caswell, 2001), calculados a partir da distribuição dos 9.000 valores de r_t .

No período entre 2002 e 2003, representado pela matriz A_3 , houve mortalidade atípica de indivíduos jovens e adultos, estádios que tiveram alta elasticidade a variações em λ neste período (veja os resultados). Portanto, foram realizadas

simulações estocásticas para avaliar o efeito em longo prazo na dinâmica populacional da frequência de ocorrência de eventos de mortalidade como este. As simulações foram feitas utilizando-se o mesmo procedimento descrito acima para o cálculo da taxa de crescimento estocástica. O procedimento utilizando 2.000 simulações foi repetido para cada vez que a frequência de ocorrência da matriz A_3 foi alterada. As frequências inicial e final foram, respectivamente 0 e 1, com alterações em intervalos de 0,01. As demais matrizes (A_1 , A_2 e A_4) tiveram igual probabilidade entre si em todas as simulações, mas variável em função da frequência de A_3 . Em cada simulação a população inicial foi o tamanho médio da população durante o período de estudo. As probabilidades de extinção da população em função da frequência de ocorrência da matriz A_3 foram obtidas pela proporção de simulações cujo tamanho populacional foi igual a zero após 300 anos.

Os procedimentos utilizados para os cálculos da taxa de crescimento estocástica e da probabilidade de extinção são adequados para modelar os efeitos de eventos discretos como a herbivoria, que afetam substancialmente as taxas de transição (Fieberg & Ellner, 2001). Além disso, a taxa de crescimento populacional estocástica sofre pouca influência da correlação entre os parâmetros demográficos (Clark-Tapia *et al.*, 2005). Todas as análises matriciais foram feitas no programa MATLAB versão 6 (Mathworks, 2001).

Resultados

A população teve em média 14.034 (EP = 314) rametas/ha no período de estudo, distribuídos entre estádios ontogenéticos. Os estádios com maior e menor densidade durante todo o período de estudo foram, respectivamente, as plântulas e os imaturos (Fig. 3.2).

Ocorrem 219 ± 36 moitas/ha, cada uma, em média, com $3,1 \pm 0,1$ rametas, alcançando no máximo 15 rametas por moita. Os jovens tiveram maior atividade clonal em relação aos demais estádios (Tab. 3.3), originando em média 0,14 indivíduos (plântulas + infantis) por ano, enquanto os demais estádios tiveram fecundidade vegetativa entre 0,01 e 0,09 indivíduos/ano. O número médio de plântulas originadas anualmente por reprodução sexuada (3.525 ± 482 plântulas/ha)

foi 17 vezes maior do que os indivíduos (plântulas + infantis + jovens) originados pela atividade clonal (206 ± 33 indivíduos/ha).

A estrutura da população (Fig. 3.2) e a maioria das taxas demográficas foram similares entre anos (Tab. 3.2). Entretanto, a mortalidade de plântulas (ANOVA para medidas repetidas; $F_{3,37} = 7,32$; $p < 0,001$), infantis ($F_{3,35} = 3,20$; $p = 0,03$), jovens ($F_{3,24} = 4,84$; $p = 0,004$) e reprodutivos ($F_{3,26} = 3,64$; $p = 0,02$) variou entre períodos (Fig. 3.3). A mortalidade de imaturos permaneceu constante ($F_{3,6} = 1,74$; $p = 0,20$). Além disso, a fecundidade de jovens foi maior no período entre 2002 e 2003 (Tab. 3.3).

Embora algumas taxas demográficas tenham variado entre anos, as taxas anuais de crescimento populacional não foram significativamente diferentes entre si (Fig. 3.4) e nenhum λ diferiu de 1. Durante o período de estudo, os parâmetros demográficos que tiveram maior contribuição à λ foram as probabilidades de permanência no mesmo estágio (82,2 a 96,6%). A permanência dos reprodutivos foi a que teve maior contribuição para λ , com exceção do período entre 2002 e 2003, quando a permanência dos infantis e jovens contribuíram mais que nos demais períodos (Fig. 3.5). As probabilidades de progressão entre estádios subsequentes (2,1 a 11,5%) e todos os demais parâmetros juntos (1,3 a 6,4%) contribuíram pouco para a variação em λ .

As variações entre anos nas taxas demográficas (Fig. 3.4) e na elasticidade (Fig. 3.5) podem ser explicadas pela mortalidade de jovens e reprodutivos entre 2002 e 2003 (Fig. 3.3). Neste ano, muitos indivíduos jovens foram encontrados em alguns locais da mata com o meristema apical predado, apresentando marcas de dentes de um vertebrado não identificado. Indivíduos dos outros estádios não tiveram o meristema apical danificado. A causa de alta mortalidade de reprodutivos entre 2002 e 2003 não foi identificada. Apesar da mortalidade de plântulas e infantis ter variado entre anos (Fig. 3.3), isso influenciou pouco a taxa de crescimento populacional, já que a permanência dos indivíduos nestes estádios tem baixa elasticidade (Fig. 3.5).

Uma vez que as condições ambientais durante os quatro períodos deste estudo sejam representativas em longo prazo, e que essas condições ambientais que influenciaram as taxas demográficas sejam independentes e identicamente distribuídas, a população tende a se manter em equilíbrio, já que a taxa de crescimento estocástica [$\text{Log}(\lambda_s)$] foi de -0,015 (I.C._{95%} = -0,041 – 0,007), que não diferiu significativamente de zero. Durante o tempo de estudo houve apenas um período em

que a população sofreu maior intensidade de herbivoria de jovens e maior mortalidade de reprodutivos, denominado ano desfavorável. Deste modo, não foi possível estimar com precisão a frequência de ocorrência de anos desfavoráveis. Apesar disso, ainda que o evento de herbivoria ocorra com uma frequência de 0,33, ou seja, um ano desfavorável a cada três anos, a população se manterá em equilíbrio (Fig. 3.6). Para que a população tenha taxa de crescimento significativamente negativa é necessário que o ano desfavorável ocorra pelo menos em um a cada dois anos (frequência > 0,50; Fig. 3.6a). A probabilidade de extinção da população é desprezível para frequência de ocorrência de anos desfavoráveis menor do que 0,6. Entretanto a probabilidade de extinção aumenta, conforme os anos desfavoráveis ocorram com frequência maior que 0,6 (Fig. 3.6b).

Discussão

A densidade de rametas de *G. schottiana* na população estudada é maior do que em populações de outras palmeiras, como *Euterpe edulis* Mart. (1.395 ind./ha) na mesma área de estudo (A. Scariot, dados não publicados), *Geonoma deversa* (Poit.) Kunth (9.782 rametas/ha) (Flores & Ashton, 2000), *Geonoma macrostachys* Mart. (1.095 a 1.443 rametas/ha) (Svenning, 2002) e *Geonoma baculifera* (Poit.) Kunth (702 rametas/ha) (Scariot *et al.*, 1989) no sub-bosque de florestas tropicais. Entretanto, a população estudada tem densidade similar à abundante *Geonoma orbignyana* Mart. (14.709 rametas/ha) em uma floresta tropical (Rodriguez-Buritica *et al.*, 2005).

Além de ser abundante, a população tem maior quantidade de indivíduos nos estádios iniciais do ciclo de vida em relação aos estádios mais avançados, favorecendo a regeneração natural. Esses dois fatores contribuem para a persistência da população em longo prazo. Apesar disso, a densidade de imaturos é muito baixa em relação aos demais estádios, que poderia ser um “gargalo” para o recrutamento de indivíduos reprodutivos. Isso pode ter sido causado (i) pela baixa probabilidade de transição do estágio jovem para o imaturo, por serem os jovens sujeitos a alta mortalidade (Tab. 3.2); (ii) pela existência de problemas mecânicos e fisiológicos que dificultam o crescimento longitudinal do estipe das palmeiras (Tomlinson, 1979; Kimura & Simbolon, 2002). Como as palmeiras não crescem em diâmetro, a densidade dos

tecidos na base do estipe precisa ser aumentada para que haja a sustentação da parte aérea (Kimura & Simbolon, 2002), o que torna o crescimento do estipe muito lento, dificultando a transição dos jovens para imaturos; ou (iii) pela curta permanência dos indivíduos como imaturos ($6,6 \pm 3,8$ anos; estimado através de análises matriciais), que passam rapidamente para o estágio reprodutivo, no qual permanecem a maior parte da vida ($54,6 \pm 18,4$ anos). Entretanto, esse “gargalo” no ciclo de vida parece ter pouca importância para a persistência da população, visto que a permanência dos indivíduos no estágio imaturo teve baixa contribuição para a taxa de crescimento populacional.

A sobrevivência dos reprodutivos é o parâmetro que tem maior capacidade de influenciar a taxa de crescimento da população de *G. schottiana*, ao contrário da permanência dos indivíduos nos estádios iniciais. O mesmo ocorre para a maior parte das espécies lenhosas de crescimento lento (Silvertown *et al.*, 1993; Zuidema & Boot, 2002; Kwit *et al.*, 2004), ao contrário de espécies herbáceas, cuja sobrevivência das sementes no solo e a fecundidade de reprodutivos são os principais fatores responsáveis pela taxa de crescimento das populações (Silvertown *et al.*, 1993; Menges & Quintana-Ascencio, 2004; Adams *et al.*, 2005). Assim, para as espécies herbáceas, é fundamental que as fases reprodutivas do ciclo de vida que compreendem a produção de sementes, a persistência do banco de sementes no solo e a germinação das sementes, sejam adequadamente avaliadas, quando o estudo é direcionado para conservação (Adams *et al.*, 2005). Entretanto, quando se trata de uma espécie com longo ciclo de vida, como a *G. schottiana*, pode ser que não valha a pena avaliar criteriosamente essas fases para incorporar nos modelos de dinâmica populacional.

Além das fases iniciais do ciclo de vida de *G. schottiana*, os parâmetros de regressão e progressão entre estádios e a atividade clonal têm pouca influência na taxa de crescimento populacional. Entretanto, a elasticidade de algumas taxas demográficas pode variar anualmente, dependendo dos fatores ambientais que influenciam a população (Silvertown & Franco, 1993). No período em que ocorreu predação atípica de indivíduos jovens (2002 a 2003), a probabilidade de permanência dos infantis teve elasticidade bem maior do que nos demais períodos de estudo (Fig. 3.5).

Em *G. schottiana*, a rebrota é uma estratégia adaptativa para reduzir a mortalidade das genetas já estabelecidas (De Steven & Putz, 1985), ao invés de ser uma atividade de propagação de indivíduos (Bullock, 1980), o que corrobora com os

resultados obtidos para outras palmeiras (Svenning, 2000). Três aspectos confirmam essa hipótese: (i) pelo menos 16% dos jovens que perderam a parte aérea por herbivoria continuaram com o sistema radicular intacto, originando pelo menos uma nova rameta por atividade clonal; (ii) a atividade clonal dos jovens foi mais intensa no ano com alta herbivoria que nos demais períodos de estudo (Tab. 3.3), quando os jovens predados rebrotaram mantendo as genetas vivas; e (iii) a quantidade de indivíduos originados pela atividade reprodutiva em um ano foi em média 17 vezes maior do que a de indivíduos originados pela atividade clonal.

O recrutamento de plântulas de *G. schottiana* ocorre principalmente devido à reprodução sexuada, ao contrário de outras palmeiras que têm atividade clonal mais intensa. Por exemplo, genetas de *Pinanga coronata* (Blume ex Mart.) Blume, têm até 31 rametas e cerca de 9,5% da população ocorre em moitas (Kimura & Simbolon, 2002). Em *G. congesta* cerca de 98% da população ocorre em moitas e cada geneta tem até 29 rametas (Chazdon, 1992). Algumas dessas palmeiras que têm maior atividade clonal ocorrem em ambientes com condições mais restritivas para o estabelecimento de novos indivíduos, como por exemplo, desertos (Clark-Tapia *et al.*, 2005) e florestas paludosas (Souza & Martins, 2004) do que na mata de galeria que é um ambiente mésico. Assim, para essas palmeiras a atividade clonal aumenta a probabilidade de sobrevivência das genetas. Em *G. schottiana*, como o recrutamento de plântulas por sementes é intenso, a atividade clonal tem importância secundária para a persistência da população, sendo importante principalmente quando ocorrem eventos de herbivoria.

Entre os fatores ambientais que podem causar variações estocásticas nas taxas de crescimento de populações de plantas estão os fenômenos climáticos, como El Niño (Blundell & Peart, 2004), furacões (Pascarella & Horvitz, 1998; Batista *et al.*, 1998), incêndios (Hoffmann, 1999; Valverde *et al.*, 2004), além da herbivoria (Bastrenta *et al.*, 1995; Ehrlen, 2003), que podem comprometer a persistência em longo prazo até mesmo de populações abundantes (e.x. Ticktin, 2003). A herbivoria por mamíferos parece ser freqüente em palmeiras. Os indivíduos reprodutivos de *Geonoma brevispatha* têm o meristema apical predado por macacos-prego (Alexandre Souza, comunicação pessoal). Os jovens de *Podococcus barteri* Mann & Wendland são predados por porcos-espinhos (Bullock, 1980). O meristema apical dos jovens de *Oenocarpus mapora* subsp. *mapora* H. Karst. são predados por mamíferos (De Steven, 1989), e os indivíduos de *Desmoncus orthacanthos* Mart. em uma floresta

tropical em Belize são predados por veados, porcos e roedores (Siebert, 2000).

A herbivoria dos jovens de *G. schottiana* foi concentrada em apenas alguns lugares da mata de galeria, provavelmente nos microhábitats que o predador utiliza para forragear. Esta variabilidade espacial na herbivoria pode ter causado um alto erro padrão na taxa de mortalidade no período de 2002 a 2003 (Fig. 3.3). De acordo com Ramula e Lehtila (2005), o método de seleção de matrizes utilizado para o cálculo da taxa de crescimento estocástica, proporciona alta variância da estimativa, tornando-a mais conservadora. Essa característica da metodologia utilizada, somada à variabilidade espacial na mortalidade de indivíduos jovens causada pela herbivoria, pode ter tornado o intervalo de confiança da taxa de crescimento estocástica, no período desfavorável, muito alto (Fig. 3.4). Assim, apesar do período entre 2002 e 2003 ter sido tão atípico, não houve diferença significativa nas taxas de crescimento entre anos. Entretanto, a frequência de ocorrência de anos desfavoráveis pode alterar significativamente a taxa de crescimento populacional.

A população de *G. schottiana* na mata de galeria do córrego Três Barras, tende a se manter estável em longo prazo, desde que anos desfavoráveis não ocorram com uma frequência maior do que um a cada dois anos, por um longo período de tempo. Se isso ocorrer, a taxa de crescimento populacional decrescerá e a probabilidade de extinção local aumentará. Os efeitos de anos desfavoráveis em igual frequência e intensidade como o aqui relatado, podem ter conseqüências mais severas para a persistência de populações menores, comuns na maioria das matas de galeria do Brasil Central.

Referências bibliográficas

Adams, V. M.; Marsh, D. M. & Knox, J. S. (2005). Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb. *Biological Conservation*, v.124, n.3, p.425-436.

Bastrenta, B.; Lebreton, J. D. & Thompson, J. D. (1995). Predicting demographic change in response to herbivory - a model of the effects of grazing and annual variation on the population dynamics of *Anthyllis vulneraria*. *Journal of Ecology*, v.83, n.4, p.603-611.

Batista, W. B.; Platt, W. J. & Macchiavelli, R. E. (1998). Demography of a shade-tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane-disturbed forest. *Ecology*, v.79, n.1, p.38-53.

- Blundell, A. G. & Peart, D. R. (2004). Density-dependent population dynamics of a dominant rain forest canopy tree. *Ecology*, v.85, n.3, p.704-715.
- Bruna, E. M. (2003). Are plant populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology*, v.84, n.4, p.932-947.
- Bullock, S. H. (1980). Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica*, v.12, n.4, p.247-255.
- Byers, D. L. & Meagher, T. R. (1997). A comparison of demographic characteristics in a rare and a common species of *Eupatorium*. *Ecological Applications*, v.7, n.2, p.519-530.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. 722 p.
- Chazdon, R. L. (1992). Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clustered understory palm. *Biotropica*, v.24, n.1, p.43-51.
- Clark-Tapia, R.; Mandujano, M. C.; Valverde, T.; Mendoza, A. & Molina-Freaner, F. (2005). How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species? The case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruca*, in Baja California, Mexico. *Biological Conservation*, v.124, n.1, p.123-132.
- De Kroon, H.; Plaisier, A.; Van Groenendael, J. & Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, v.67, p.1427-1431.
- De Steven, D. (1989). Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* subsp. *mapora*, a clonal palm of panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology*, v.77, p.579-596.
- De Steven, D. & Putz, F. (1985). Mortality rates of some rainforest palms in Panama. *Principes*, v.29, p.162-165.
- Dennis, B. (2002). Allee effects in stochastic populations. *Oikos*, v.96, n.3, p.389-401.
- Doak, D. F.; Thomson, D. & Jules, E. S. (2002). Population viability analysis for plants: understanding the demographic consequences of seed banks for population health. In: S. R. Beissinger e D. R. Mccullough (Ed.). *Population Viability Analysis*. Chicago, IL: The University of Chicago Press, p.312-337.
- Ehrlen, J. (2003). Fitness components versus total demographic effects: Evaluating herbivore impacts on a perennial herb. *American Naturalist*, v.162, n.6, p.796-810.
- Fieberg, J. & Ellner, S. P. (2001). Stochastic matrix models for conservation and management: a comparative review of methods. *Ecology Letters*, v.4, p.244-266.

Flores, C. F. & Ashton, P. M. S. (2000). Harvesting impact and economic value of *Geonoma deversa*, Arecaceae, an understory palm used for roof thatching in the Peruvian amazon. *Economic Botany*, v.54, n.3, p.267-277.

Freckleton, R. P.; Matos, D. M. S.; Bovi, M. L. A. & Watkinson, A. R. (2003). Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology*, v.40, n.5, p.846-858.

Gatsuk, L. E.; Smirnova, O. V.; Vorontzova, L. I.; Zaugolnova, L. B. & Zhukova, L. A. (1980). Age states of plants of various growth forms - a review. *Journal of Ecology*, v.68, n.2, p.675-696.

Heyde, C. C. & Cohen, J. E. (1985). Confidence intervals for demographic projections based on products of random matrices. *Theoretical Population Biology*, v.27, p.120-153.

Hoffmann, W. A. (1999). Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology*, v.80, n.4, p.1354-1369.

Hunt, L. P. (2001). Heterogeneous grazing causes local extinction of edible perennial shrubs: a matrix analysis. *Journal of Applied Ecology*, v.38, n.2, p.238-252.

Kimura, M. & Simbolon, H. (2002). Allometry and life history of a forest understory palm *Pinanga coronata* (Arecaceae) on Mount Halimun, West Java. *Ecological Research*, v.17, p.323-338.

Kwit, C.; Horvitz, C. C. & Platt, W. J. (2004). Conserving slow growing, long lived tree species: Input from the demography of a rare understory conifer, *Taxus floridana*. *Conservation Biology*, v.18, n.2, p.432-443.

Mathworks. (2001) Matlab Mathematical Software. 6.5.1, Natick, MA.

Menges, E. S. & Quintana-Ascencio, P. F. (2004). Population viability with fire in *Eryngium cuneifolium*: Deciphering a decade of demographic data. *Ecological Monographs*, v.74, n.1, p.79-99.

Nimer, E. (1989). *Climatologia do Brasil*. Rio de Janeiro, RJ: IBGE, Departamento de Recursos naturais e estudos ambientais. 421 p.

Oostermeijer, J. G. B.; Dennijs, J. C. M.; Raijmann, L. E. L. & Menken, S. B. J. (1992). Population biology and management of the marsh gentian (*Gentiana pneumonanthe* L), a rare species in the Netherlands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v.108, n.2, p.117-130.

Oostermeijer, J. G. B.; Vantveer, R. & Dennijs, J. C. M. (1994). Population structure of the rare, long lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, v.31, n.3, p.428-438.

- Pascarella, J. B. & Horvitz, C. C. (1998). Hurricane disturbance and the population dynamics of a tropical understory shrub: Megamatrix elasticity analysis. *Ecology*, v.79, n.2, p.547-563.
- Piqueras, J. (1999). Herbivory and ramet performance in the clonal herb *Trientalis europaea* L. *Journal of Ecology*, v.87, n.3, p.450-460.
- Ramula, S. & Lehtila, K. (2005). Importance of correlations among matrix entries in stochastic models in relation to number of transition matrices. *Oikos*, v.111, n.1, p.9-18.
- Rodriguez-Buritica, S.; Orjuela, M. A. & Galeano, G. (2005). Demography and life history of *Geonoma orbignyana*: an understory palm used as foliage in Colombia. *Forest Ecology and Management*, v.211, n.3, p.329-340.
- Scariot, A. O.; Oliveira Filho, A. T. & Lleras, E. (1989). Species richness, density and distribution of palms in an Eastern Amazonian seasonally flooded forest. *Principes*, v.33, n.4, p.172-179.
- Schemske, D. W.; Husband, B. C.; Ruckelshaus, M. H.; Goodwillie, C.; Parker, I. M. & Bishop, J. G. (1994). Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, v.75, n.3, p.584-606.
- Siebert, S. F. (2000). Abundance and growth of *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Palmae) in response to light and ramet harvesting in five forest sites in Belize. *Forest Ecology and Management*, v.137, n.1, p.83-90.
- Silvertown, J. & Franco, M. (1993). Plant demography and habitat: a comparative approach. *Plant Species Biology*, v.8, p.67-73.
- Silvertown, J.; Franco, M.; Pisanty, I. & Mendoza, A. (1993). Comparative plant demography relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, v.81, p.465-476.
- Souza, A. F. & Martins, F. R. (2004). Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. *Ecological Research*, v.19, p.521-532.
- Souza, A. F.; Martins, F. R. & Bernacci, L. C. (2003). Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany*, v.81, n.2, p.101-112.
- Svenning, J. C. (2000). Growth strategies of clonal palms (Arecaceae) in a neotropical rainforest, Yasuni, Ecuador. *Australian Journal of Botany*, v.48, n.2, p.167-178.
- _____. (2002). Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understory palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology*, v.159, p.185-199.

Ticktin, T. (2003). Relationships between El Niño Southern Oscillation and demographic patterns in a substitute food for collared peccaries in Panama. *Biotropica*, v.35, n.2, p.189-197.

Tomlinson, P. B. (1979). Systematics and ecology of the Palmae. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.10, p.85-107.

Valverde, T.; Quijas, S.; Lopez-Villavicencio, M. & Castillo, S. (2004). Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology*, v.170, n.2, p.167-184.

Zuidema, P. A. & Boot, R. G. A. (2002). Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, v.18, p.1-31.

Tabela 3.1 Tipo de estipe, características morfológicas e altura média (± 1 EP) dos indivíduos de cada estágio ontogenético do ciclo de vida de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília.

Estádio	Estipe	Características morfológicas	Altura (cm)
Semente	–	semente viável e dormente no solo	–
Plântula	subterrâneo	todas as folhas são bífidas	12,5 \pm 0,2
Infantil	subterrâneo	pelo menos uma folha com mais de duas pinas	50,1 \pm 1,1
Jovem	subterrâneo	pelo menos uma folha totalmente pinada	100,8 \pm 2,2
Imaturo	aéreo	não tem inflorescências	247,0 \pm 19,3
Reprodutivo	aéreo	tem inflorescências	576,6 \pm 13,2

Tabela 3.2 Matrizes de projeção de quatro intervalos demográficos, entre 2000 e 2004, em uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. w = distribuição estável da população em estádios ontogenéticos, n_x = número de indivíduos de cada estágio acompanhados durante o período, q_x = proporção de indivíduos mortos de cada estágio no período.

	Semente	Plântula	Infantil	Jovem	Imaturo	Reprodutivo	w
A₁ (2000 – 2001)							
Semente	0,68	0	0	0	0	76,32	0,708
Plântula	0,01	0,61	0,01	0,01	0	1,82	0,043
Infantil	0	0,12	0,80	0,18	0	0	0,133
Jovem	0	0	0,11	0,87	0	0	0,113
Imaturo	0	0	0	0,0001 ^a	0,57	0	0,000
Reprodutivo	0	0	0	0	0,30	0,99	0,003
n_x	-	1882	556	230	20	203	
q_x	0,31	0,27	0,08	0,12	0,13	0,01	
A₂ (2001 – 2002)							
Semente	0,68	0	0	0	0	76,32	0,869
Plântula	0,00	0,73	0,01	0,01	0	1,81	0,044
Infantil	0	0,08	0,89	0,08	0,11	0	0,056
Jovem	0	0	0,06	0,88	0	0	0,026
Imaturo	0	0	0	0,0019	0,94	0	0,001
Reprodutivo	0	0	0	0	0,06	0,98	0,004
n_x	-	1968	623	262	12	206	
q_x	0,32	0,19	0,04	0,12	0	0,02	
A₃ (2002 – 2003)							
Semente	0,68	0	0	0	0	76,32	0,820
Plântula	0,01	0,62	0,03	0,11	0	1,81	0,053
Infantil	0	0,09	0,79	0,26	0,20	0	0,088
Jovem	0	0	0,10	0,71	0	0	0,036
Imaturo	0	0	0	0,0667	0,60	0	0,001
Reprodutivo	0	0	0	0	0,20	0,90	0,003
n_x	-	1919	694	258	12	204	
q_x	0,31	0,29	0,11	0,28	0,20	0,10	
A₄ (2003 – 2004)							
Semente	0,70	0	0	0	0	76,32	0,952
Plântula	0,00	0,55	0,03	0,09	0	1,81	0,026
Infantil	0	0,07	0,80	0,10	0,14	0,003	0,013
Jovem	0	0	0,04	0,91	0	0	0,006
Imaturo	0	0	0	0,0081	0,71	0	0,000
Reprodutivo	0	0	0	0	0,29	0,98	0,004
n_x	-	1828	734	265	9	192	
q_x	0,30	0,38	0,14	0,08	0,00	0,02	

^a Esta probabilidade de transição foi substituída por 0,0001 pois neste período nenhum jovem recrutou para o estágio subsequente.

Tabela 3.3 Fecundidade vegetativa média (± 1 EP) entre estádios nos períodos entre 2000 a 2004. (-) Fecundidades não observadas durante o período de estudo.

Período		Infantil	Jovem	Imaturo	Reprodutivo
2000 – 2001					
	Plântula	0,004 (0,025)	0,01 (0,04)	-	0,01 (0,04)
	Infantil	-	0,17 (0,13)	0	0
2001 – 2002					
	Plântula	0,007 (0,026)	0,01 (0,03)	-	0,002 (0,02)
	Infantil	-	0,08 (0,09)	0,11 (0,18)	0
2002 – 2003					
	Plântula	0,02 (0,04)	0,11 (0,09)	-	0
	Infantil	-	0,26 (0,14)	0,20 (0,23)	0
2003 – 2004					
	Plântula	0,005 (0,03)	0,09 (0,11)	-	0
	Infantil	-	0,10 (0,09)	0,14 (0,21)	0,003 (0,024)

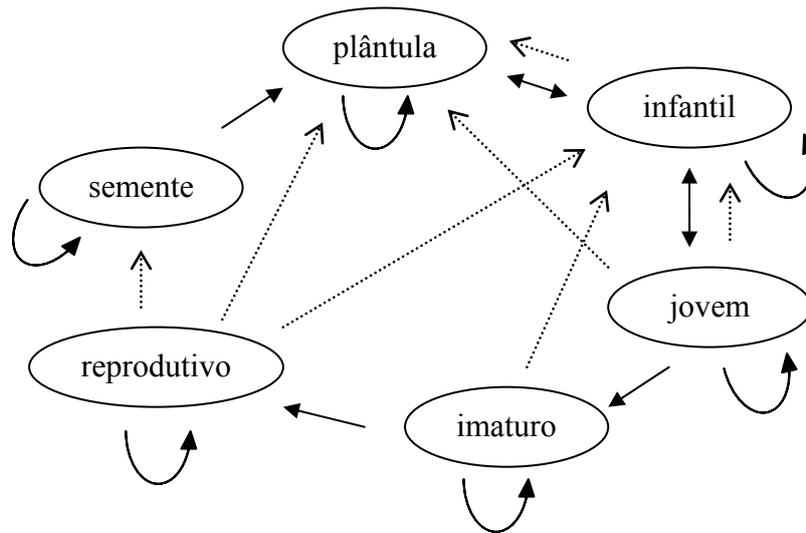


Figura 3.1 Ciclo de vida de uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. As setas tracejadas representam a fecundidade (vegetativa ou reprodutiva) e as setas contínuas representam as transições entre estádios ontogenéticos (permanência, progressão e regressão).

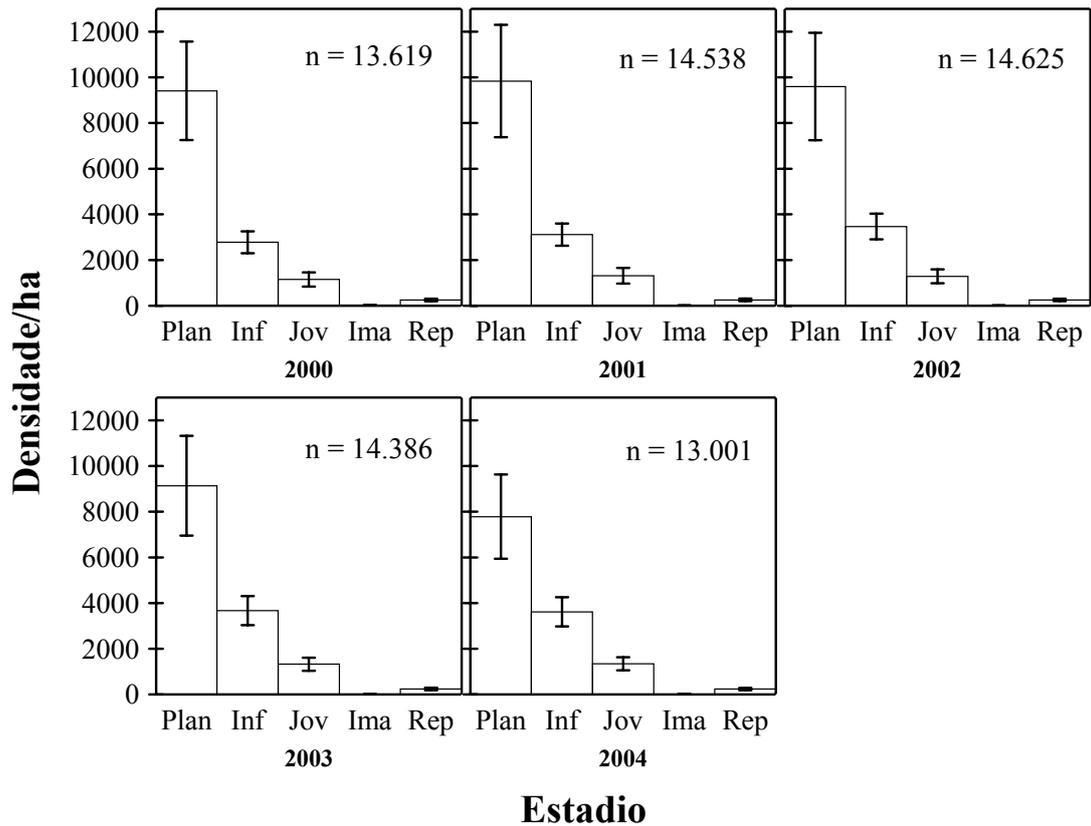


Figura 3.2 Densidade média (± 1 EP) de indivíduos nos estádios: plântula (plan), infantil (inf), jovem (jov), imaturo (ima) e reprodutivo (rep), de 2000 a 2004 de uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. n = densidade total de indivíduos por ha. O banco de sementes não foi representado, pois a densidade de sementes viáveis no solo (243.000 ± 5.700 sementes/ha) permanece constante entre anos (Capítulo 2).

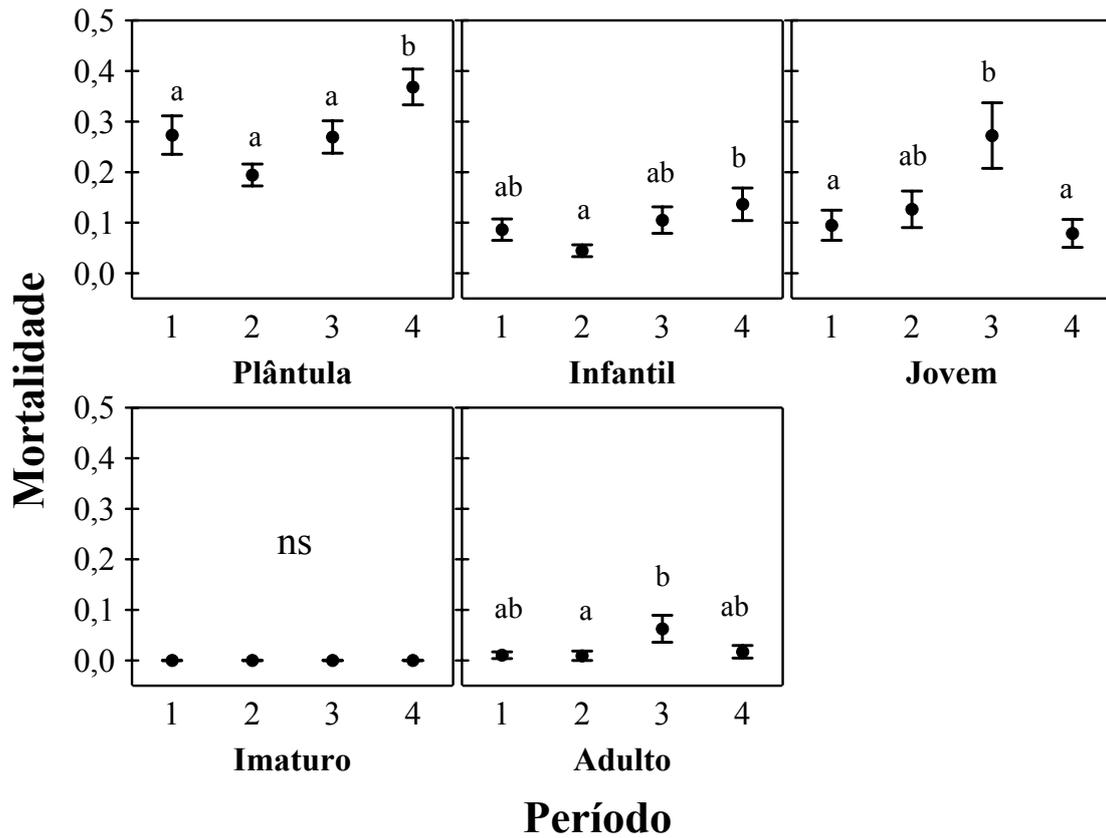


Figura 3.3 Variação da mortalidade média (± 1 EP) dos indivíduos de cada estágio nos períodos entre 2000 a 2001 (1), 2001 a 2002 (2), 2002 a 2003 (3) e 2003 a 2004 (4) na população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília. ns = diferenças não significativas ($p > 0,05$). Letras diferentes representam diferenças significativas ($p < 0,05$), encontradas utilizando-se o teste de Tukey.

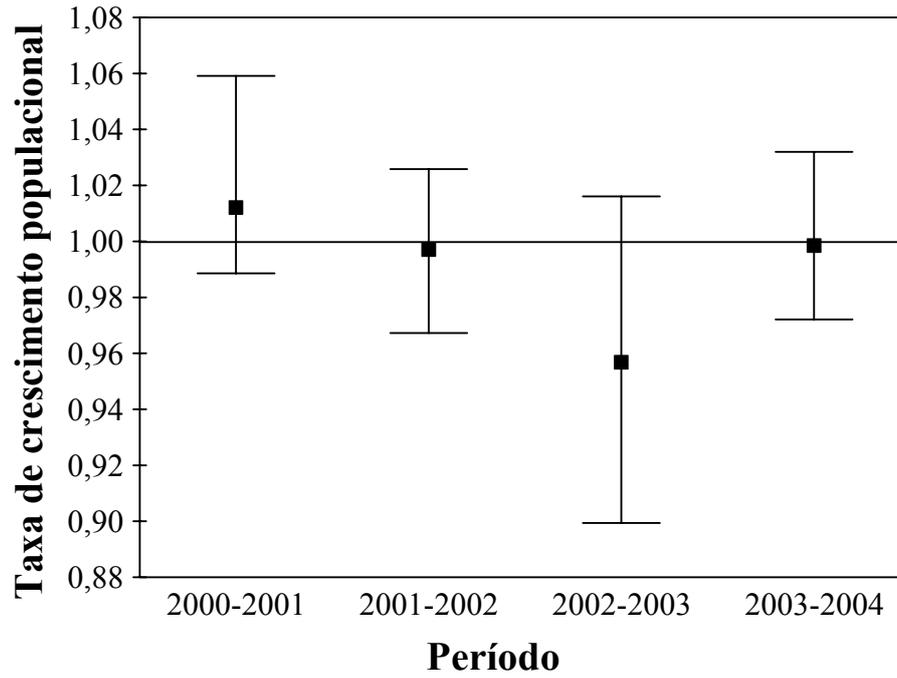


Figura 3.4 Taxa de crescimento populacional e intervalo de confiança (95%) de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília entre 2000 e 2004, calculados por *bootstrap* utilizando 10.000 simulações.

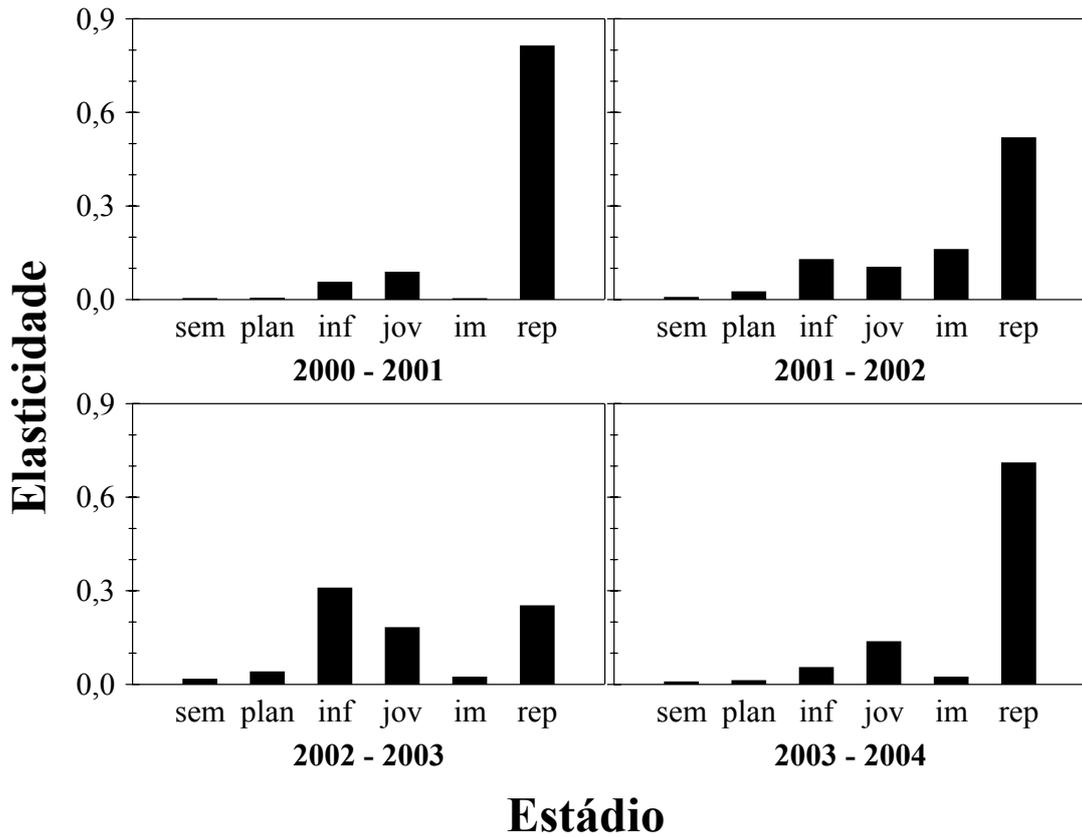


Figura 3.5 Elasticidade de λ a variações proporcionais na probabilidade de permanência dos indivíduos nos estádios: semente (sem), plântula (plan), infantil (inf), jovem (jov), imaturo (im) e reprodutivo (rep), de 2000 a 2004, de uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília.

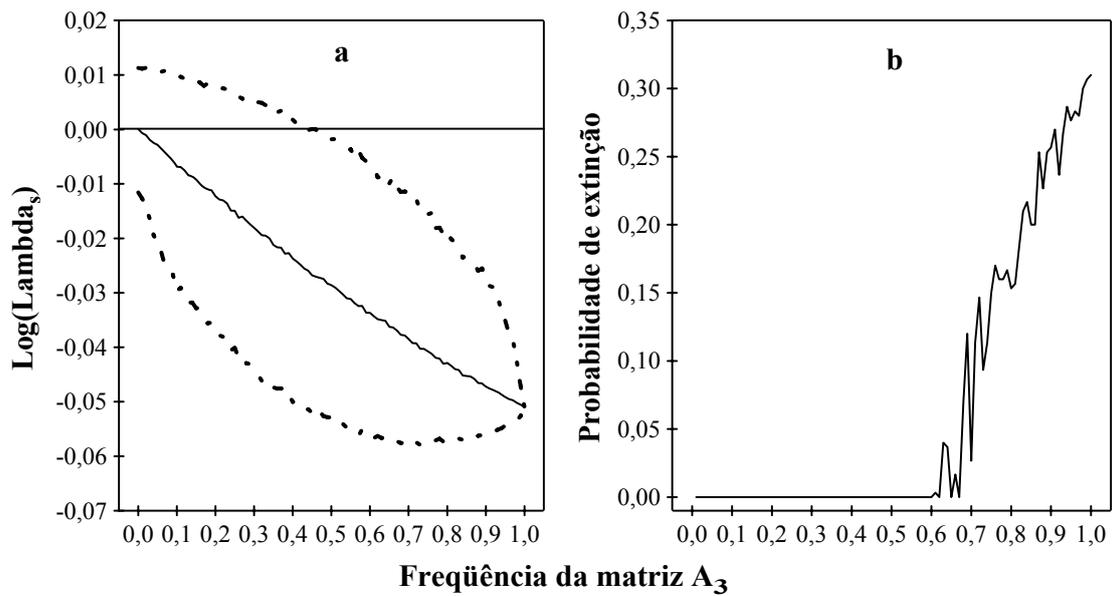


Figura 3.6 Efeitos da frequência de ocorrência de um ano com alta taxa de predação (matriz A_3) em (a) taxa média de crescimento estocástica (linha contínua) e intervalo de confiança (linha pontilhada), e (b) probabilidade de extinção em 300 anos, de uma população de *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Parque Nacional de Brasília.

CONCLUSÕES GERAIS

O crescimento e a reprodução dos indivíduos de *Geonoma schottiana* são influenciados tanto pela sazonalidade climática, quanto pelo tamanho do indivíduo. A emissão, expansão e abscisão das folhas ocorreram no final da seca e início das chuvas, período de maior insolação. Conforme o indivíduo cresce, passa a produzir mais folhas, as folhas se tornam maiores e mais estreitas, que resulta em um aumento no número de folhas na copa e na área foliar, mas a produção de estruturas reprodutivas independem do estágio de vida. A emissão das inflorescências ocorre principalmente no início da seca, os frutos se desenvolvem durante as chuvas e o amadurecimento dos frutos é distribuído ao longo do ano. As estruturas reprodutivas permanecem mais de um ano em desenvolvimento, desde a emissão da inflorescência até o amadurecimento dos frutos. Embora os indivíduos produzam em média 2,75 inflorescências ao ano, somente 0,8 infrutescências produzem frutos maduros no ano, taxa independente do tamanho do indivíduo, resultando em uma produção anual média de 248 frutos por indivíduo reprodutivo. A disponibilidade de frutos maduros ao longo do ano, a abundante produção de frutos e a alta densidade de indivíduos, propiciam a oferta de significantes recursos para aves frugívoras. A senilidade parece ter efeito mais brando na produção de estruturas vegetativas e reprodutivas, do que em espécies congênicas com maior atividade clonal.

As sementes têm provavelmente, dispersão barocórica e ficam agrupadas próximas aos adultos conspecíficos. Poucas germinam no primeiro ano após a dispersão, sendo que a maior parte das sementes são predadas pelo coleóptero *Coccotrypes circumdatus*. A intensidade de predação das sementes independe da densidade de sementes no solo e da distância à planta mãe. As sementes que escapam da predação podem permanecer viáveis no solo por mais de três anos. O banco de sementes contribui efetivamente para o recrutamento de plântulas, que emergem em abundância. A baixa germinabilidade em função da predação é compensada pela grande quantidade de sementes produzidas anualmente. As plântulas emergem em qualquer micro-habitat da mata de galeria, mas principalmente próximo aos adultos conspecíficos, onde há maior densidade de sementes. Entretanto, a baixa probabilidade de sobrevivência das plântulas no primeiro ano de vida, principalmente daquelas menos desenvolvidas, reduz o efeito do recrutamento inicial abundante.

Os indivíduos de todos os estádios, com exceção dos imaturos, estão sujeitos a variações estocásticas na taxa de mortalidade. Assim, a mortalidade destes indivíduos é maior em determinados anos desfavoráveis. A permanência de reprodutivos e jovens são os parâmetros demográficos de maior influência para a taxa de crescimento populacional (λ), portanto, a variação estocástica na mortalidade destes indivíduos pode reduzir significativamente a λ . Apesar disso, a λ de *Geonoma schottiana* na mata de galeria do córrego Três Barras não varia significativamente entre anos. Um fator que pode contribuir para a estabilidade de λ é a atividade clonal dos jovens, que reduz o efeito da herbivoria. Em *Geonoma schottiana* a atividade clonal é uma estratégia adaptativa para reduzir a mortalidade das genetas já estabelecidas. Se anos desfavoráveis não ocorrerem com uma frequência maior do que um a cada dois anos, por um longo período de tempo, a população se manterá estável em longo prazo.