

Cristiane Follmann Jurinitz

Ecologia das populações de duas espécies arbóreas em  
fragmentos florestais no Planalto Atlântico Paulista

Population ecology of two tree species in forest fragments  
in Southeast Atlantic Plateau

Tese apresentada ao Instituto de  
Biociências da Universidade de São  
Paulo, para a obtenção de Título de  
Doutor em Ecologia, na Área de  
Ecossistemas Terrestres.

Orientador: Alexandre Adalardo de  
Oliveira

Co-orientador: Emilio Miguel Bruna

São Paulo

2010

## Resumo

---

Entre os grandes desafios da ecologia está a previsão e o entendimento das flutuações que ocorrem nas populações biológicas. Quando agregamos as intervenções humanas a esse entendimento, podemos, ao mesmo tempo em que fazemos previsões acerca do futuro das populações, entender melhor seus processos naturais de regulação e controle. Neste trabalho, realizamos um estudo da ecologia de duas espécies arbóreas tolerantes à sombra (*Guapira opposita* (Vell.) Reitz, pertencente ao dossel e *Rudgea jasminoides* (Cham.) Müll.Arg., pertencente ao sub-bosque) a fim de responder à questão de como a estrutura, a dinâmica populacional e o desempenho de plântulas respondem à heterogeneidade ambiental causada por distúrbios relacionados à fragmentação e à sucessão secundária. No Capítulo 1, testamos se a estrutura populacional, medida pela distribuição de tamanhos, está relacionada ao tamanho e/ou ao estágio sucessional do fragmento. A partir das conclusões geradas nesse primeiro estudo, no Capítulo 2 verificamos se parâmetros da dinâmica populacional, como a taxa assintótica de crescimento e as taxas vitais, explicam as variações encontradas na densidade e na estrutura. No Capítulo 3, testamos se o desempenho das plântulas destas espécies é afetado pelos fatores abertura do dossel e profundidade da serapilheira, os quais são reconhecidamente promotores da heterogeneidade ambiental em fragmentos florestais secundários. Para tanto, marcamos e acompanhamos por dois anos (de 2007 a 2009) populações das duas espécies em seis fragmentos de floresta secundária de distintos estádios sucessionais no Planalto Atlântico Paulista. Quanto à estrutura populacional, *Guapira* mostrou uma variação associada ao grau de estruturação da floresta, enquanto que para *Rudgea* o tamanho do fragmento foi a variável explicativa mais importante, o que nos levou a hipotetizar que *Rudgea* corre risco de extinção local nos fragmentos médios. Com relação às análises de dinâmica populacional, *Rudgea* apresentou um tempo de duplicação da população 4,5 vezes maior nos fragmentos médios do que nos grandes, o que nos leva a concluir que o risco de extinção local pode ser atenuado ou mesmo revertido. Para *Guapira*, as taxas não diferiram entre os estádios sucessionais, sendo previstas populações estáveis para ambos ( $\lambda \approx 1$ ). As análises do efeito da abertura do dossel e da profundidade da serapilheira no desempenho das plântulas demonstraram a importância da interação entre os fatores e a relevância de se considerar as diferentes fases ontogenéticas das plântulas. Através de uma abordagem inédita, demonstramos a importância do emprego de enfoques complementares (estrutura e dinâmica) para que se possa de fato entender o que ocorre em nível populacional. Além disso, destacamos a importância dos estudos de dinâmica para se elucidar os mecanismos demográficos atuantes em cada população. Esse conhecimento é uma ferramenta fundamental para o planejamento de ações direcionais de manejo e conservação.

## Abstract

---

One of the greatest challenges of ecology is to understand and predict the fluctuations in the biological populations. When we consider the human intervention in this understanding, we can, at the same time, make predictions about the future of the populations and understand better their natural processes of regulation and control. In this work we carried out a study about the ecology of populations of two shade tolerant tree species (*Guapira opposita* (Vell.) Reitz, that occupies the canopy and *Rudgea jasminoides* (Cham.) Müll.Arg., that occupies the understory) to answer the question of how the structure, population dynamics and seedling performance respond to environmental heterogeneity caused by disturbances related with fragmentation and secondary succession. In the first chapter we tested if the population structure, measured by size distributions, is related to the size and/or to the successional stage of the fragment. From the conclusions generated in this first study, in the second chapter we evaluated if population dynamics parameters, such as asymptotic growth rate and vital rates explain the variation in density and structure. In the third chapter we tested if the seedling performance of these species is affected by canopy openness and litter depth, which are known promoters of environmental heterogeneity in secondary forest fragments. In order to achieve this goal we marked and followed by two years (2007-2009) populations of both species in six secondary forest fragments of different successional stages in the Southeast Atlantic Plateau. Regarding the population structure, *Guapira* showed variation associated to the degree of forest structuring, while for *Rudgea* the fragment size was the most important explanatory variable, what lead us to hypothesize that *Rudgea* is in risk of local extinction in the medium fragments. Regarding the analysis of population dynamics, *Rudgea* showed a population doubling time in the medium fragments 4.5 times greater than in the large ones, what lead us to conclude that this risk of local extinction can be mitigated or even reversed. For *Guapira*, the rates did not differ between the successional stages, being predicted stable populations in both ( $\lambda \approx 1$ ). The analysis of the effect of the canopy openness and the litter depth in the seedling performance showed the importance of the interaction between these factors and the relevance of considering the different seedling ontogenetic stages. Through a new approach, we demonstrated how important is to consider complementary studies (structure and dynamics) in order to really understand what happens at population level. Besides, we highlight the importance of studies with dynamics in order to elucidate the demographic mechanisms that occur in each population. This knowledge is a fundamental tool for planning more directional management and conservation actions.

## Introdução geral

---

Entre os grandes desafios da ecologia está a previsão e o entendimento das flutuações que ocorrem nas populações biológicas (May 1999). Quando agregamos as intervenções humanas a esse entendimento do processo de flutuação populacional, podemos, ao mesmo tempo em que fazemos previsões acerca do futuro das populações, entender melhor seus processos naturais de regulação e controle (Alvarez-Buylla 1994, Horvitz & Schemske 1995, Batista *et al.* 1998, Bruna & Oli 2005, Fortini *et al.* 2010, Tomitasu & Ohara 2010, são alguns exemplos). Nesse sentido, a teoria e a instrumentação gerados pela ecologia de populações podem ser aplicadas tanto à conservação, prevendo trajetórias da população em diferentes cenários (Menges 2000, Morris & Doak 2002, para revisões sobre análises de viabilidade populacional), quanto para entender processos inerentes à regulação dos sistemas naturais (Matos *et al.* 1999, Zuidema *et al.* 2009, Zuidema *et al.* 2010, são alguns exemplos).

A sucessão secundária em áreas originalmente cobertas por florestas é um excelente sistema para o teste de hipóteses sobre a resposta demográfica das espécies à heterogeneidade ambiental causada pelos distúrbios decorrentes da ação antrópica. Além disso, a cobertura de florestas secundárias nos trópicos tem aumentado muito nas últimas décadas (Wright 2005), de modo que em regiões como a Floresta Atlântica, uma das florestas tropicais mais ameaçadas do globo (Myers *et al.* 2000), florestas secundárias em estágio inicial a médio já predominam em área em relação aos remanescentes primários (Ribeiro *et al.* 2009). Diante desta realidade, o papel das florestas secundárias para a conservação da biodiversidade tem recebido crescente atenção, de modo que a relevância dos estudos nestes sistemas é cada vez mais reconhecida (Barlow *et al.* 2007, Norden *et al.* 2009).

Estudar a demografia de organismos de ciclo de vida longo é uma das fronteiras do conhecimento na ecologia de populações de plantas na atualidade. Como seria esperado, as teorias nesta área do conhecimento foram construídas a partir do estudo de espécies herbáceas de ciclo de vida curto, notadamente as anuais, o que se consolidou na publicação clássica de Harper (1977), uma referência obrigatória quando se trata da biologia das populações de plantas até os dias atuais. Embora mencione as plantas perenes e as lenhosas, fica clara nesta publicação a disparidade entre o grande volume de estudos das espécies de ciclo de vida curto, em comparação às de ciclo de vida longo, um predomínio que ainda se mantém (revisões em Crawley & Ross 1990, Menges 2000, Franco & Silvertown 2004). Nesse sentido, o principal desafio para o avanço dos estudos de demografia de espécies arbóreas, a sua elevada

longevidade, deve ser encarado como um atributo instigante destes organismos. As árvores experimentam uma dinâmica populacional que se processa em uma escala temporal muito distinta das plantas de ciclo de vida mais curto, o que confere a elas um papel fundamental na estruturação (DeWalt *et al.* 2003) e na resistência das comunidades florestais. Além disso, devemos considerar que o estudo da sua dinâmica populacional é estratégico do ponto de vista de questões tão amplas quanto o ciclo do carbono no planeta (Vieira *et al.* 2005), com implicações para as estimativas de aquecimento global, uma vez que cerca de 40% do carbono estocado na biomassa terrestre está nas florestas tropicais (Brown & Lugo 1984).

Ao longo da ontogenia das espécies arbóreas, as taxas vitais de sobrevivência, crescimento e fertilidade são extremamente variáveis, sendo estas denominadas, portanto, populações estruturadas (Morris & Doak 2002, Gotelli 2007). Em plantas de um modo geral, a estruturação por tamanho, ao invés da idade, apresenta maior afinidade com as diferentes fases ontogenéticas experimentadas ao longo do ciclo de vida dos indivíduos (Harper 1977, Silvertown *et al.* 1993, Gotelli 2007). No caso das árvores isso também ocorre, pois em geral os indivíduos maiores têm maiores probabilidades de sobrevivência e de reprodução (Harper 1977). Dessa forma, a estrutura de uma população, embora seja uma informação estática, é o resultado dos processos demográficos aos quais os indivíduos estão sujeitos, refletindo, em última análise, o balanço entre as taxas vitais (Coomes & Allen 2007). Assim, por agregar uma série de informações, a estrutura pode ser empregada para avaliar a estabilidade das populações, como é o caso, em espécies arbóreas, das análises de distribuição de diâmetros (Condit *et al.* 1998).

Ao longo da sucessão secundária florestal, a distribuição de diâmetros torna-se progressivamente mais assimétrica e desigual, apresentando maiores coeficientes de variação à medida que se avança no tempo após o distúrbio (Clark 1996, Guariguata & Ostertag 2001), pois o número de árvores com diâmetros grandes aumenta gradativamente (DeWalt *et al.* 2003). Do ponto de vista das populações, as espécies tolerantes à sombra apresentam, caracteristicamente, uma distribuição de diâmetros com forte assimetria à direita, resultado da concentração dos indivíduos nos menores tamanhos e uma longa cauda de relativamente poucos indivíduos maiores (Wright *et al.* 2003). Dessa forma, o fato de a floresta apresentar progressivamente uma distribuição de diâmetros mais assimétrica no decorrer da sucessão secundária, pode ser interpretado como um reflexo da substituição gradual das espécies mais dependentes de luz pelas mais tolerantes à sombra que ocorre no decorrer da sucessão (Guariguata & Ostertag 2001, DeWalt *et al.* 2003, Norden *et al.* 2009). Nesse sentido, espera-se que, ao longo da sucessão secundária, as alterações na estrutura das populações de espécies tolerantes à sombra ocorram gradualmente conforme se avança o estágio sucessional.

Alterações graduais na estrutura das populações são uma consequência das mudanças nas taxas demográficas, o que pode resultar em variações na taxa de crescimento populacional. Nesse sentido, em florestas secundárias de distintos estádios sucessionais espera-se uma resposta também em termos dos padrões demográficos. Quando consideradas as espécies de ciclo de vida longo em habitats florestais, podem ser encontrados exemplos de estudos da resposta demográfica aos mais variados níveis de distúrbio, desde clareiras (Tanaka *et al.* 2008) até furacões (Batista *et al.* 1998, Pascarella & Horvitz 1998), assim como diferentes manchas de floresta representando fases da regeneração ou sucessão secundária (Horvitz & Schemske 1995, Martínez-Ramos *et al.* 1998, Valverde & Silvertown 1998), o efeito do fogo (Souza & Martins 2004) e ainda os efeitos da fragmentação de um modo geral (revisões em Hobbs & Yates 2003 e Bruna *et al.* 2009).

Já foi constatado para espécies arbóreas que cada fase do ciclo de vida responde de forma particular a determinada condição ambiental (Clark & Clark 1992, Baraloto *et al.* 2005), sendo a fase de plântula uma das mais sensíveis na vida de uma espécie arbórea (Harper 1977). A heterogeneidade ambiental no sub-bosque cria diferentes nichos de regeneração para as espécies arbóreas, influenciando dessa forma a distribuição, a abundância e a composição da comunidade de plântulas (Garcia-Guzman & Benitez-Malvido 2003). Dentre os fatores promotores da heterogeneidade ambiental no sub-bosque de florestas, a luz e a profundidade da camada de serapilheira estão entre os principais (Nicotra *et al.* 1999, Facelli & Pickett 1991).

Neste trabalho, abordaremos a demografia de duas espécies arbóreas tolerantes à sombra (*Guapira opposita*, pertencente ao dossel e *Rudgea jasminoides*, pertencente ao sub-bosque) em diferentes níveis a fim de responder à questão de como a estrutura e a dinâmica populacional respondem à heterogeneidade ambiental causada por distúrbios relacionados à fragmentação e à sucessão secundária. Mais especificamente, o Capítulo 1 avaliará se a estrutura populacional, medida pela distribuição de tamanhos, está mais relacionada ao tamanho do fragmento ou ao seu estágio sucessional, o que será avaliado pela força de evidência desses modelos concorrentes. A partir das conclusões do Capítulo 1, o Capítulo 2 abordará se parâmetros da dinâmica populacional, como a taxa assintótica de crescimento populacional e as taxas vitais, explicam as variações encontradas na densidade e na estrutura. Já o Capítulo 3 avaliará o desempenho das plântulas destas duas espécies em função dos fatores abertura do dossel e profundidade da serapilheira, os quais são reconhecidamente promotores da heterogeneidade ambiental em fragmentos florestais secundários.

## Referências bibliográficas

- Alvarez-Buylla, E.R. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143: 155-191.
- Baraloto, C., Goldberg, D.E., Bonal, D. 2005. Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* 86: 2461-2472.
- Barlow, J., et al. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 18555-18560.
- Batista, W.B., Platt, W.J., Macchiavelli, R.E. 1998. Demography of a shade-tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane-disturbed forest. *Ecology* 79: 38-53.
- Brown, S. & Lugo, A.E. 1984. Biomass of tropical forests: a new estimate based on forest volumes. *Science* 223: 1290-1293.
- Bruna, E.M. & Oli, M.K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology* 86: 1816-1824.
- Bruna, E.M., Fiske, I.J., Trager, M.D. 2009. Habitat fragmentation and plant populations: is what we know demographically irrelevant? *Journal of Vegetation Science* 20: 569-576.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of a canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62: 315-344.
- Clark, D.B. 1996. Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology* 12: 735-739.
- Condit, R., Sukumar, R., Hubbell, S.P., Foster, R.B. 1998. Predicting Population Trends from Size Distributions: A Direct Test in a Tropical Tree Community. *The American Naturalist* 152: 495-509.
- Coomes, D.A. & Allen, R.B. 2007. Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. *Journal of Ecology* 95: 27-40.
- Crawley, M.J. & Ross, G.J.S. 1990. The population dynamics of plants [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 330: 125-140.
- DeWalt, S.J., Maliakal, S.K., Denslow, J.S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* 182: 139-151.
- Facelli, J.M. & Pickett, S.T.A. 1991. Plant litter - Its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57: 1-32.
- Fortini, L.B., Bruna, E.M., Zarin, D.J., Vasconcelos, S.S., Miranda, I.S. 2010. Altered resource availability and the population dynamics of tree species in Amazonian secondary forests. *Oecologia* 162: 923-934.

- Franco, M. & Silvertown, J. 2004. Comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85: 531-538.
- Garcia-Guzman, G. & Benitez-Malvido, J. 2003. Effect of litter on the incidence of leaf-fungal pathogens and herbivory in seedlings of the tropical tree *Nectandra ambigens*. *Journal of Tropical Ecology* 19: 171-177.
- Gotelli, N. 2007. *Ecologia*. Londrina: Editora Planta.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. London: Academic Press.
- Hobbs, R.J. & Yates, C.J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51: 471-488.
- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- Martinez-Ramos, M., Sarukhan, J., Pinero, D. 1998. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. In: Davy, D.J., Hutchings, R.W., Watkinson, A.R., (eds). *Plant population ecology*. Oxford: Blackwell, p. 293-313.
- Matos, D.M.S., Freckleton, R.P., Watkinson, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635-2650.
- May, R. 1999. Unanswered questions in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 354: 1951-1959.
- Menges, E.S. 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 51-56.
- Morris, W.F. & Doak, D.F. 2002. *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Massachusetts: Sinauer Associates.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L., Iriarte, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Norden, N., Chazdon, R.L., Chao, A., Jiang, Y.-H., Vélchez-Alvarado, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12: 385-394.
- Pascarella, J.B. & Horvitz, C.C. 1998. Hurricane disturbance and the population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity analysis. *Ecology* 79: 547-563.



- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.
- 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* 81: 465-476.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. 2004. Population structure and dynamics of a neotropical palm in fire-impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 13: 1611-1632.
- Tanaka, H., Shibata, M., Masaki, T., Iida, S., Niiyama, K., Abe, S., Kominami, Y., Nakashizuka, T. 2008. Comparative demography of three coexisting *Acer* species in gaps and under closed canopy. *Journal of Vegetation Science* 19: 127-138.
- Tomimatsu, H. & Ohara, M. 2010. Demographic response of plant populations to habitat fragmentation and temporal variability. *Oecologia* 162: 903-911.
- Valverde, T. & Silvertown, J. 1998. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *The Journal of Ecology* 86: 545-562.
- Vieira, S., Trumbore, S., Camargo, P.B., Selhorst, D., Chambers, J.Q., Higuchi, N., Martinelli, L.A. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: Consequences for carbon cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 18502-18507.
- Wright, S.J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 553-560.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Condit, R., Hubbell, S.P. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84: 3174-3185.
- Zuidema, P.A., Brienien, R.J.W., During, H.J., Güneralp, B. 2009. Do persistently fast-growing juveniles contribute disproportionately to population growth? A new analysis tool for matrix models and its application to rainforest trees. *The American Naturalist* 174: 709-719.
- Zuidema, P.A., Yamada, T., During, H.J., Itoh, A., Yamakura, T., Ohkubo, T., Kanzaki, M., Tan, S., Ashton, P.S. 2010. Recruitment subsidies support tree subpopulations in non-preferred tropical forest habitats. *Journal of Ecology* 98: 636-644.

## Conclusões gerais

---

Neste trabalho, demonstramos como diferentes níveis de abordagem são necessários para se entender a complexa demografia das espécies arbóreas tropicais. Para uma mesma espécie, conforme o aspecto populacional abordado (densidade, estrutura ou taxa assintótica de crescimento), a presença ou a direção do efeito detectado pode mudar, como encontramos para as duas espécies tolerantes à sombra estudadas. Quando consideradas as variações em microescala de fatores reconhecidamente importantes, como a abertura do dossel e a profundidade da serapilheira, diferentes fases ontogenéticas das plântulas podem apresentar respostas contrastantes. Aliada à complexidade da própria demografia das espécies arbóreas, nos deparamos com uma realidade bastante desafiadora em termos da heterogeneidade ambiental dos fragmentos florestais, o que resultou em uma abordagem inovadora.

Para a espécie de sub-bosque, *Rudgea jasminoides*, o fragmento grande em estágio sucessional tardio destacou-se em densidade em relação aos demais, enquanto que as variações na estrutura populacional foram melhor explicadas pelo tamanho do fragmento. Assim, fragmentos médios apresentaram uma estrutura populacional que desvia da esperada, para espécies tolerantes à sombra em equilíbrio demográfico, o que, somado à diminuição da densidade nestes mesmos fragmentos, nos leva a especular sobre a iminência de extinção local da espécie nestes fragmentos de tamanho médio. Nesse sentido, se as populações estão de fato em declínio nos fragmentos médios, seria de se esperar uma menor taxa assintótica de crescimento populacional, quando analisada a demografia dessa espécie em outro nível, em termos da sua dinâmica. No entanto, encontramos um padrão contrário ao esperado, de modo que as taxas assintóticas de crescimento populacional foram maiores nos fragmentos médios em relação aos grandes, o que pode ser encarado com otimismo em termos da persistência da espécie nestes fragmentos, pois pode impedir ou mesmo retardar a extinção local prevista a partir da análise dos padrões de densidade e estrutura. Problemas na fertilidade e no recrutamento de plântulas, normalmente apontados como um dos efeitos negativos da fragmentação, não são as causas das menores densidades populacionais nos fragmentos médios, os quais apresentaram maior fertilidade do que os grandes. Se os fragmentos médios estão proporcionalmente mais sujeitos aos efeitos de borda do que os grandes, uma das consequências dessas alterações estruturais seria o aumento na abertura do dossel, a qual tem um efeito positivo, quando interage com a profundidade da serapilheira, no desempenho de plântulas desta espécie. Todas estas constatações indicam que não há problemas de regeneração da espécie nos fragmentos médios

em relação aos grandes. Assim, nossos resultados indicam que, embora tenhamos hipotetizado um risco de extinção local para a espécie *Rudgea jasminoides* nos fragmentos de tamanho médio, os resultados da dinâmica populacional mostram um crescimento potencial da população que pode evitar que isso ocorra, havendo necessidade de se monitorar estas populações em longo prazo para confirmar essa conclusão.

Para a espécie de dossel, *Guapira opposita*, fragmentos grandes apresentaram maior densidade do que os médios quando consideradas as plantas com DAP, enquanto que para as plantas com DAS o destaque em densidade foi para o fragmento grande em estágio tardio. Em termos de estrutura populacional, no entanto, o tamanho do fragmento sequer representou uma melhora na explicação da variação encontrada nos dados, de modo que o modelo considerando o estágio sucessional do fragmento, analisado de forma contínua, foi selecionado. Assim, a estrutura das populações apresentou uma resposta gradual ao estágio sucessional dos fragmentos, sendo mais próxima da esperada para uma espécie tolerante à sombra nos fragmentos mais tardios. Dessa forma, esperávamos que a taxa assintótica de crescimento populacional fosse maior nos fragmentos de floresta secundária tardia do que nos fragmentos de floresta inicial, o que não ocorreu. Diferentemente de *Rudgea*, que apresentou um padrão inverso ao esperado, para *Guapira* não foram encontradas diferenças na taxa assintótica de crescimento populacional ou mesmo nos padrões de elasticidade, embora tenha havido diferenças em algumas taxas vitais. Com relação às plântulas, somente os indivíduos maiores e sem cotilédones foram afetados negativamente pela interação entre a abertura do dossel e a profundidade da serapilheira. A partir do exposto, concluímos que *Guapira opposita* demonstra uma plasticidade demográfica em florestas secundárias em distintos estágios sucessionais, estando bem adaptada a paisagens fragmentadas, uma vez que outrora ocupava o sub-bosque de florestas primárias e passa a ser uma das principais constituintes do dossel em florestas secundárias em estágio mais avançado.

Para ambas as espécies, o conhecimento gerado neste trabalho deve ser encarado como um ponto de partida para se desvendar os aspectos mais relevantes da sua ecologia populacional. A partir das conclusões relatadas, os indícios para investigações futuras apontam para a necessidade de um monitoramento em longo prazo destas populações, cuja elevada longevidade é um dos principais desafios impostos aos estudos de dinâmica. Mais especificamente, todos os trabalhos com espécies arbóreas tolerantes à sombra destacam a importância da sobrevivência e do crescimento dos adultos para a taxa assintótica de crescimento populacional. Salientamos ainda a importância de empregarmos enfoques complementares, como as avaliações da densidade e da estrutura e os estudos de dinâmica, para que se possa de fato entender o que ocorre em nível populacional. Além disso, deixamos clara a importância dos estudos de

dinâmica para se elucidar os mecanismos demográficos atuantes em cada população, independentemente de haver diferenças nas taxas de crescimento entre as populações. Esse conhecimento é uma ferramenta fundamental para o planejamento de ações mais direcionadas de manejo e conservação, para as quais os resultados das análises de modelos matriciais são considerados extremamente poderosos.