

UNIVERSIDADE DE CAMPINAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

Uso de modelos demográficos de viabilidade de população e análise de elasticidade na conservação e manejo de espécies vegetais ameaçadas, com ênfase em arbóreas e arbustivas

MARIA CRISTINA MEDEIROS MAZZA

Seminário apresentado na disciplina NT-238 - Ecologia de Populações de Plantas, UNICAMP, Departamento de Botânica, Prof. Flávio Mães dos Santos.

2004

I. INTRODUÇÃO

A biodiversidade emerge, no final do século passado, como uma questão prioritária e estratégica mundial, do ponto de vista ambiental, econômico, político e social. A década de 80 foi o marco de profundas transformações no cenário mundial, em relação ao uso e conservação dos recursos naturais e no estabelecimento dos conceitos de sustentabilidade.

Numa estimativa bastante conservadora, mais de 10% das espécies de plantas do Planeta estão ameaçadas de extinção. Esta taxa vem aumentando de forma alarmante, nas últimas décadas, devido à destruição e fragmentação dos habitats naturais convertidos para outros usos de interesse econômico, principalmente agricultura e pecuária. Várias espécies tornaram-se raras e ameaçadas e, na maioria dos casos, muito pouca ou nenhuma informação sobre sua biologia está disponível para embasar a adoção de práticas conservacionistas.

Apesar da certeza de que a diversidade biológica representa enormes possibilidades científicas, econômicas e culturais, sabe-se que essas possibilidades dependem da disponibilidade de tecnologias de manejo e conservação de seus recursos naturais. A *World Conservation Strategy*, conferência promovida pela IUCN, UNEP e WWF, vinculou a utilização e manejo dos recursos naturais à sua conservação, e delineou três objetivos principais: 1. Manter os processos ecológicos essenciais e sistemas vitais para manutenção da vida dos quais dependem a sobrevivência e o desenvolvimento humano; 2. Preservar a diversidade biológica e genética; e 3. Assegurar a utilização sustentável de espécies e ecossistemas (Hamann, 1991).

A ciência tem demonstrado que a manutenção da biodiversidade é realmente um esforço atuante e não simplesmente passivo (Miller, 1997). Os conservacionistas, no momento atual, estão engajados e aprovam um certo grau de intervenção no funcionamento dos ecossistemas, o que não ocorria há cerca de meio século (Falk, 1992). Prevaecem, no presente, as orientações para o manejo biológico nas práticas de conservação da biodiversidade. O modelo baseado em sistemas de áreas protegidas tem tido um papel essencial, mas não suficiente na conservação da diversidade biológica

(FAO, 1993). Experiências mostram a necessidade de ações adicionais no sentido da restauração de áreas degradadas, na reintrodução de espécies eliminadas, no controle de espécies invasoras e outros.

Entretanto, estas ações exigem cautela e rigor científico, pois são bastante complexas e, se não forem bem conduzidas, podem levar a degradações ainda maiores, e irreversíveis, nos ecossistemas, habitats e populações. Neste sentido, existe um esforço nas áreas de ecologia e de conservação biológica para construir fundamentos, que direcionem ações, com base em princípios científicos. Prevaecem os entendimentos de que a conservação deveria estar baseada sobre um sistema detalhado de entendimento da natureza e da dinâmica dos sistemas biológicos e, correspondentemente, que a pesquisa deveria ser organizada para esclarecer aspectos da diversidade biológica úteis para a conservação (Soulé, 1991; Falk, 1992; FAO, 1993).

Estudos demográficos fornecem meios para o entendimento de como o tamanho das populações afeta a probabilidade de extinção, informações fundamentais na biologia da conservação. As técnicas de análise de perturbação demográfica (análise de elasticidade e sensibilidade) e a análise de viabilidade de populações (PVA) têm sido empregadas para fornecer diretrizes no manejo conservacionista da biodiversidade, no manejo das taxas vitais específicas, no manejo direto da abundância, como por exemplo, na reintrodução ou translocação de espécies, ou no manejo do ambiente. Em cada um destes casos, os modelos demográficos são usados para prever como o manejo pode afetar o crescimento ou a viabilidade (risco de extinção ou quase extinção) da população e, como tal, fornecer uma base ecológica para a tomada de decisão (Noris & McCulloch, 2003).

Este trabalho apresenta uma revisão de literatura, sem pretensão de esgotar o assunto, com o objetivo de verificar como os modelos demográficos de PVA, incluindo análise de perturbação, estão sendo aplicados no manejo e conservação de espécies vegetais ameaçadas, com ênfase em espécies arbóreas e arbustivas. Inicialmente, revisamos os conceitos principais sobre a análise de viabilidade de populações, incluindo a análise de perturbação. Na seqüência, são apresentados os

modelos mais utilizados nestas análises e discutidas suas limitações e problemas na recomendação de manejo e conservação, concluindo com alguns exemplos de aplicação em plantas.

II. FUNDAMENTOS TEÓRICOS

Na implantação de estratégias de conservação da biodiversidade, esforços têm se somado para definir, construir modelos, e prever o tamanho mínimo de áreas para a conservação (Frankel & Soulé, 1981; Soulé, 1990) e a população mínima viável (MVP). Dois grupos de idéias, segundo Caughley (1994) têm norteado estes estudos nas últimas duas décadas: o paradigma das pequenas populações, que trata do risco de extinção inerente ao baixo número de indivíduos na população; e o paradigma do declínio das populações, concernente com os processos sobre os quais as populações são direcionadas à extinção por agentes externos a elas. O primeiro está relacionado com a genética e a dinâmica de populações, incluindo, principalmente, os efeitos de deriva genética, depressão devido à endogamia e estocasticidade demográfica e, a literatura básica consta dos livros de Soulé (Soulé & Wilcox, 1980; Frankel & Soulé, 1981; Soulé, 1986). O segundo está relacionado ao esforço da pesquisa em determinar as causas de declínio das populações e o que pode ser feito para modificar este cenário.

O conceito de população mínima viável (MVP) foi desenvolvido dentro do arcabouço da genética de populações (Frankel & Soulé, 1981; Shaffer, 1981; Soulé, 1986), apesar de que em casos específicos, as estimativas podem ser feitas a partir de critérios não genéticos (Menges, 1992), os chamados MVPs demográficos, relacionados com a probabilidade de extinção completa por meio de forças demográficas casuais (Ewens et al., 1990). O conceito de MVP surgiu com o reconhecimento que extinção é um fenômeno probabilístico e que a probabilidade de sobrevivência da população não pode ser avaliada sem considerar alguma perspectiva de tempo e alguma margem de segurança (Shaffer, 1990). Muitos dos fatores que afetam a dinâmica de populações e, portanto, potencialmente a chance de extinção, contém um elemento de incerteza. Esta pode ser agrupada em

quatro classes gerais (Shaffer, 1981): (1) estocasticidade demográfica – resultante de eventos casuais na sobrevivência e reprodução de indivíduos; (2) estocasticidade ambiental – devido a mudanças casuais, ou pelo menos imprevisíveis, no clima, fonte de alimentos e populações de competidores, predadores, parasitas, etc.; (3) catástrofes naturais tais como inundações, fogo, secas, etc, as quais podem ocorrer em intervalos casuais; (4) estocasticidade genética ou mudanças causais nas frequências alélicas e genéticas devido ao efeito fundador, deriva genética ou endogamia, os quais alteram as probabilidades de sobrevivência e de reprodução de indivíduos.

A análise de viabilidade de Populações (PVA), com uma abordagem mais ampla que MVP, é um processo formal pelo qual se pode estimar a probabilidade de persistência de populações, metapopulações ou espécies, sobre períodos de tempo especificado, dado uma ou mais alternativas de manejo (Marcot & Murphy, 1996). Entretanto, PVA não é um conceito monolítico nem uma receita pré-determinada, consistindo de uma coleção de métodos para avaliar as ameaças enfrentadas pelas populações de espécies, seus riscos de extinção ou declínio e suas chances para recuperação, baseados sobre dados de espécies, populações e modelos (Soulé, 1986; Shaffer, 1990; Boyce, 1992; Burgman et al., 1994). Os PVAs variam de acordo com a ecologia da espécie em estudo, a experiência dos modeladores e a extensão dos dados disponíveis (Boyce, 1992).

As medidas mais comuns usadas para expressar resultados de um PVA incluem medidas estocásticas, tais como: risco de extinção, tempo para o declínio, chance para recuperação e tempo de persistência. Um outro tipo de medida usado para expressar os resultados é determinístico, incluindo medidas de tamanho populacional, taxa finita de aumento (λ), sensibilidade e elasticidade. O modelo de extinção desenvolvido por Goodman (1986), citado por Soulé (1990), fornece a base para a obtenção das medidas estocásticas incluídas em um PVA, sendo apresentado em termos de “tempo de persistência esperado” – tempo esperado para uma população de um dado tamanho tornar-se extinta e a distribuição de probabilidade deste tempo esperado (para mais informações sobre os modelos de extinção, vide Soulé 1990).

Os fatores que influenciam tamanhos e tendências de populações silvestres podem ser classificados como demográficos, genéticos e ambientais (Shaffer, 1981). Boyce (1992) publicou uma revisão, discutindo os efeitos destes fatores em modelos de PVA, dentro de uma abordagem realística. A tabela 1 mostra uma lista genericamente aplicável de fatores que poderiam ser explorados em qualquer PVA.

Tabela 1: Fatores potenciais que afetam a viabilidade das populações.

1. Demográficos
(a) Variação nas taxas de nascimento e morte
(b) Variação no tamanho da população reprodutiva
(c) Dinâmica de populações “source” ($r > 0$) e “sink” ($r < 0$)

2. Genéticos
(a) Depressão devido à endogamia
(b) Deriva genética
(c) Perda da diversidade genética através da subtração de área de vida

3. Ambientais
(a) Perda de habitats
(i) Efeitos constantes
(1) Sucessão
(2) Redução da qualidade ou quantidade de habitat por uso humano
(3) Transferência de localizações geográficas de habitats
(4) Ciclos climáticos
(ii) Efeitos catastróficos
(1) Tempestades
(2) Queimadas
(3) Inundações
(4) Vulcões
(5) Epidemias de doenças ou insetos
(6) Secas
(7) Alterações das condições de habitats causados por humanos
(b) Interações biológicas
(i) Predadores
(ii) Competidores
(iii) Doenças
(iv) Parasitos
(v) Redução na abundância ou disponibilidade da caça
(c) Poluentes, Agentes tóxicos

A análise de PVA constitui uma ferramenta de modelagem matemática de uso crescente para fornecer diretrizes ao manejo conservacionista e à pesquisa (Menges, 1990; Boyce, 1992), com aplicação nos processos de tomada de decisão.

Uma outra metodologia que tem sido utilizada no manejo para a conservação de espécies ameaçadas é a análise demográfica de perturbação. Esta explora as estatísticas populacionais (especialmente a taxa de crescimento populacional λ) que responde a mudanças nas taxas vitais (sobrevivência, crescimento, desenvolvimento, reprodução, e outras). Dois tipos de análise de perturbação são, comumente, usados: análise de elasticidade e análise de sensibilidade. A análise de elasticidade estima os efeitos de uma mudança proporcional nas taxas vitais sobre λ , ou seja avalia a contribuição de cada uma das transições para o valor da autocorrelação dominante. A soma das elasticidades é 1. A análise de sensibilidade estima o impacto de uma mudança absoluta nas taxas vitais sobre λ , ou seja, é a contribuição de cada alteração das taxas vitais sobre λ e pode, portanto, assumir qualquer valor. O desenvolvimento de métodos para análise de elasticidade e sensibilidade está associado a Caswell (1989; 2000).

A análise de perturbação é, atualmente, considerada uma ferramenta padrão em demografia. Ela tem sido amplamente aplicada na teoria evolucionária da história da vida, para quantificar incertezas nos parâmetros estimados, para comparar os efeitos de estratégias potenciais de manejo e para avaliar as causas das mudanças nos valores de λ em resposta a fatores ambientais (Caswell, 2000).

III. TIPOS DE MODELOS DEMOGRÁFICOS UTILIZADOS

Existem muitos conceitos diferentes sobre o que compõe um PVA – desde simples, modelos determinísticos de matrizes para estimativa de mudanças na população até complexos, modelos de paisagem e dinâmica de populações, baseados em indivíduos espacialmente distribuídos (Beissinger & Westphal, 1998), considerando, também, medidas estocásticas que levem em conta a variabilidade das populações naturais, incorporando chances de ocorrência.

Beissinger & Westphal (1998) revisaram cinco tipos de modelos demográficos que têm contribuído para o desenvolvimento e uso de PVA, mostrando em quatro deles as diferentes

exigências de dados (Tabela 2). Para cada tipo de modelo, os autores descreveram sua estrutura e discutiram seus pressupostos e limitações, conforme relatado abaixo.

Tabela 2: Dados requeridos para os tipos dominantes de modelos demográficos usados em Análise de Viabilidade de Populações: modelos demográficos determinísticos com uma população (DSP); modelos demográficos estocásticos com uma população (SSP); modelos de metapopulação (Meta); modelos espaciais (Space). O símbolo “X” indica dados estimados para a população como um todo e “P” indica dados estimados por fragmento.

Tipo de dados	Dados necessários	DSP	SSP	Meta	Space	
Demográficos	Estrutura de idade ou estágio	X	X	X	X	
	Idade da 1ª reprodução	X	X	X	X	
	Fecundidade média em cada idade ou estágio	X	X	P	P	
	Sobrevivência média em cada idade ou estágio	X	X	P	P	
	Variância na fecundidade		X	X	X	
	Variância na sobrevivência		X	X	X	
	Capacidade de suporte e dependência da densidade		X	P	P	
	Variância na capacidade de suporte		X	X	X	
	Frequência e magnitude de catástrofes		X	X	X	
	Covariância nas taxas demográficas		X	X	X	
	Covariância espacial nas taxas			P	P	
	Paisagem	Tipo de fragmento			X	X
		Distância entre fragmentos			X	X
Área dos fragmentos				X	X	
Localização dos fragmentos				X	X	
Transição entre tipos de fragmentos					X	
Dispersão	Tipos de matriz				X	
	Número de dispersão			P	P	
	Classe de idade e tempo de dispersão			X	X	
	Dispersão independente e dependente da densidade			X	X	
	Mortalidade relacionada à dispersão			X	X	
	Número de imigração			P	P	
	Regras de movimento				X	

Beissinger & Westphal (1998).

Modelos analíticos determinísticos

Modelos analíticos são sempre usados para examinar comportamento mais do que para fazer previsões quantitativas. Modelos teóricos gerais têm sido usados para se obter maior entendimento dos efeitos de estocasticidade sobre a extinção. Apesar da maioria das extinções serem uma função de declínio da população estável devido a causas determinísticas mais do que eventos casuais, um desenlace final da espécie pode ser causado por processos estocásticos. Modelos iniciais baseados somente sobre a estocasticidade demográfica concluíram que a persistência da população aumentou

para o poder do tamanho de população máximo. Entretanto, incorporando variância nas taxas de crescimento populacional, devido a flutuações ambientais casuais ou estocasticidade ambiental, mostrou que tempos para extinção aumentaram linearmente com o tamanho da população para populações pequenas, mas a taxa de aumento declina quando populações crescem rapidamente. Mesmo essas populações com taxas de crescimento positivas por longo tempo são susceptíveis à extinção a partir de variações ambientais e catástrofes. Contudo, modelos analíticos têm mostrado que uma população de tamanho modesto pode persistir por um longo tempo se a taxa de crescimento de longo-termo da população é substancialmente positiva, mesmo na presença de estocasticidade ambiental e catástrofe (Lande, 1993 citado por Beissinger & Westphal, 1998). Tais modelos têm mostrado, também, que distribuição de tempo para extinção é geralmente mais importante para se avaliar (Ludwig, 1996) do que o tempo médio para extinção.

Modelos analíticos, também, têm sido importantes para o entendimento dos efeitos da subdivisão espacial sobre populações. Neste sentido, Levins (1969; 1970), citado por Beissinger & Westphal (1998), desenvolveu um modelo de ocupação de fragmentos para prever a proporção de fragmentos ocupados com base em taxas de extinção e colonização. Esse modelo é importante para se incorporar a estrutura espacial na dinâmica de populações, apesar de conter vários pressupostos não realísticos, tais como: todos os fragmentos têm igual probabilidade de serem colonizados, fragmentos têm o mesmo tamanho e taxas de extinção e que o tamanho da população dos fragmentos é zero ou na capacidade de suporte (Hanski, 2001).

Apesar dos modelos analíticos fornecerem importantes contribuições para elucidar princípios importantes relativos a processos de extinção, eles têm se mostrado de utilidade limitada para as tomadas de decisões sobre manejo (Beissinger & Westphal, 1998).

Modelos demográficos determinísticos com uma população

Modelos demográficos determinísticos estão entre as análises mais simples, formulados como um grupo de equações diferenciais, freqüentemente, empregadas na formulação de matrizes (Caswell, 1989). Este tipo de modelo exige as menores quantidades de dados (Tabela 2) e requer: (1) entendimento da estrutura de idade, estágio ou social para determinar classes para análise; (2) idade ou estágio da 1ª reprodução; (3) estimativas do sucesso reprodutivo (fecundidade) e sobrevivência para diferentes idades ou estágios.

O número de colunas e linhas da matriz é determinado pelo número de classes de idade (Leslie, 1945 citado por Caswell, 1989) ou de estágios de desenvolvimento (Lefkovitch, 1965 citado por Caswell, 1989). Estágios são mais convenientes para peixes, invertebrados e plantas devido ao crescimento indeterminado e as taxas demográficas serem melhores relacionadas com tamanho ou estágio de desenvolvimento do que idade. Estes modelos de matrizes são construídos, na maioria dos casos, somente para fêmeas porque a fecundidade dos machos, freqüentemente, é desconhecida e as taxas são, então, expressas sob uma base “por fêmea”. A estrutura e valores na matriz dependem se o modelo é pré-reprodutivo ou pós-reprodutivo, diferindo no número de linhas e no cálculo da fecundidade realizada na primeira linha da matriz (Caswell, 1989). O autovalor dominante da matriz é uma estimativa da taxa finita de aumento da população (λ), enquanto os autovetores direito e esquerdo correspondem, respectivamente, à estrutura estável de idade e ao valor reprodutivo para cada classe de idade ou estágio (Caswell, 1989). Sensitividade pode ser analisada de diferentes modos (Caswell, 1989), mas elasticidade é usada mais freqüentemente e representa a mudança proporcional em λ resultante de uma mudança proporcional em um elemento da matriz. O uso de modelos determinísticos de matrizes no manejo de populações tem crescido rapidamente desde o desenvolvimento da elasticidade (Beissinger & Westphal, 1998).

Os modelos demográficos determinísticos assumem taxas demográficas constantes. Este pressuposto é violado em quase todas as aplicações. Variações nas taxas demográficas ocorrem de

um ano para outro. Além disto, taxas de crescimento da população positivas podem levar a idéia falsa de segurança porque variações ambientais e catástrofes podem aumentar as chances de extinção e taxas de crescimento populacional de longo termo declinam quando a variância na taxa de crescimento aumenta. Para lidar com estes problemas, modelos estocásticos são freqüentemente empregados (Beissinger & Westphal, 1998).

Modelos demográficos estocásticos com uma população

Modelos demográficos estocásticos são, provavelmente, os mais utilizados em PVA (Beissinger & Westphal, 1998). Da mesma forma que os modelos determinísticos, os modelos demográficos estocásticos são estruturados com base no diagrama de ciclo de vida e atividades que seguem um fluxo pré-reprodutivo ou pós-reprodutivo. Estes modelos usam métodos de Monte Carlo para amostrar distribuições básicas e projetar uma população para 50, 100 ou mais anos no futuro, por meio de variações nas taxas vitais ou Lambda para cada período de tempo ou ano. De modo diferente das análises determinísticas de matrizes que produzem uma única projeção da população, a qual muda na taxa de lambda, cada corrida de um modelo estocástico segue uma trajetória única e produz um tamanho de população final diferente porque as taxas demográficas mudam casualmente com cada período de tempo. Portanto, modelos estocásticos produzem resultados probabilísticos. Os modelos devem correr de 500 a 1000 vezes para amostrar adequadamente combinações de valores dos parâmetros e explorar o intervalo total de saídas do modelo de modo que os resultados possam convergir sobre um grupo de valores para o tamanho populacional final (Burgman et al., 1993).

Os tamanhos populacionais finais produzidos a partir de modelos demográficos estocásticos podem ser resumidos de várias maneiras, segundo Beissinger & Westphal (1998). O resultado mais comum do modelo é a proporção de corridas que finalizam em zero (taxa de “extinção”) ou em um tamanho reduzido como ≤ 25 indivíduos (“quase extinção”). Nenhum intervalo de tempo ou taxa de

extinção padrão define uma população viável, mas intervalos de 50-200 anos e taxas de extinção de menos de 5% são comumente usadas para avaliar viabilidade. Um outro resultado é computar o ano médio ou mediano de extinção para populações que foram extintas (“tempo para extinção”). O mais completo descritor de resultados do modelo é plotar a função de probabilidade cumulativa para tamanho populacional final, quando ela incorpora todos os tamanhos populacionais finais. Esta função de “quase extinção” é uma forma básica de análise de risco: quando as funções mudam da esquerda para a direita sobre o gráfico, o risco para a população declina. O MVP (população mínima viável) pode ser encontrado pela determinação dos efeitos de mudança do tamanho populacional inicial sobre a taxa de extinção. Apesar dos MVP's terem sido bastante utilizados nas aplicações iniciais de PVA, seu uso declinou quando as aplicações provaram sua complexidade biológica e política (Beissinger & Westphal, 1998).

Os requerimentos de dados para os modelos demográficos estocásticos são pelo menos duas vezes maiores do que os exigidos nos modelos determinísticos (Tabela 2). Em adição às taxas demográficas médias, os modelos estocásticos precisam das estimativas de variância na fecundidade e sobrevivência para cada classe de idade ou estágio. Variações nas taxas demográficas imitam os efeitos da estocasticidade ambiental. Modelos demográficos podem incluir, também, a capacidade de suporte e sua variância, assim como, frequência e efeitos catastróficos. A capacidade de suporte estabelece um limite superior de como populações grandes podem crescer e modelos sem tais limites podem superestimar a persistência da população. Várias funções de dependência da densidade podem ser usadas para modelar os efeitos da abordagem da capacidade de suporte ou um tamanho populacional que age como um limite reflexivo (Burgman et al., 1994). Catástrofes são uma forma de variação ambiental que pode ser distinguida da estocasticidade ambiental pela magnitude de efeitos sobre a demografia. Eles resultam em grandes declínios populacionais e aumentam a chance de extinção, mas eles não são necessariamente eventos raros (Beissinger & Westphal, 1998). Fatores adicionais que afetam populações muito pequenas são: (1) estocasticidade demográfica pode ser incorporada pela trajetória individual e aplicação de taxas demográficas via

distribuição binomial; (2) efeitos de endogamia podem ser modelados pela distribuição casual de alelos recessivos letais para uma proporção de indivíduos (Lindermayer & Lacy, 1995 citado por Beissinger & Westphal, 1998).

Nas recomendações de manejo, modelos estocásticos têm sido usados para estimar a probabilidade de extinção de populações de espécies silvestres. Modelos estocásticos são muito úteis na simulação de efeitos de diferentes opções de manejo (Beissinger & Westphal, 1998). Entretanto, estes modelos não consideram os fatores espaciais que afetam as taxas de extinção. Além disto, estes modelos supõem uma população fechada sem migração (emigração e imigração), o que freqüentemente não corresponde à realidade, pois estes processos podem ter efeitos importantes sobre a dinâmica de populações. Em adição, devido à intensiva fragmentação dos ambientes naturais, ao invés de uma única população, os indivíduos estão na realidade, freqüentemente, distribuídos em subpopulações com diferentes localizações numa paisagem e conectados pela dispersão. Considerando que a demografia pode variar espacialmente entre diferentes habitats ou subpopulações, modelos de metapopulação e especialmente explícitos foram desenvolvidos.

Modelos de metapopulação

Metapopulações são espacialmente estruturadas em misturas de populações reprodutivas locais (Figura 1). A migração dos indivíduos entre fragmentos afeta a dinâmica local, incluindo a possibilidade de estabelecimento de populações em um fragmento após a extinção local (Hanski, 2001). Modelos demográficos ou estruturados de metapopulações predominam nas aplicações de espécies ameaçadas, mais do que aqueles baseados na probabilidade de ocupação de fragmentos.

A estrutura de metapopulação é incorporada dentro dos modelos demográficos, via o uso de indivíduos que fazem a dispersão para ligar fragmentos de habitats (Figura 1B). Tais modelos são versões “multipatch” dos modelos estocásticos com uma população. Estes modelos tipicamente

incorporam as taxas demográficas específicas de cada fragmento (incluindo fecundidade e sobrevivência) ou estimativas específicas de cada fragmento para Λ além de regras de dispersão que sempre estão relacionadas ao tamanho da área e às distâncias entre fragmentos. A qualidade do fragmento pode ser representada pela variação na capacidade de suporte ou produção reprodutiva entre fragmentos. Modelos de metapopulação, geralmente, incluem estocasticidade demográfica e ambiental e catástrofes, como num modelo estocástico com uma população, com a adição da dimensão de que um entendimento da covariância de taxas entre fragmentos pode se importante (Beissinger & Westphal, 1998). Os resultados do modelo podem ser expressos como tamanhos finais da metapopulação, a probabilidade ou o tempo de extinção para a metapopulação toda, a percentagem de fragmentos ou o número mínimo de fragmentos ou área requerida para a persistência da metapopulação (Hanski et al. 1996 citado por Beissinger & Westphal, 1998).

A vantagem dos modelos de metapopulação, em relação aos modelos estocásticos com uma população, é a incorporação, parcialmente, do realismo espacial. Portanto, os efeitos de alterações na paisagem podem ser modelados, incluindo efeitos de corredores, destruição de habitat específica para cada habitat, alterações na qualidade e mudanças nas distâncias entre fragmentos. Entretanto, regras de dispersão e mortalidade, efeitos que integram completamente a investigação da persistência da metapopulação, são geralmente artificiais porque são baseadas somente na distância entre fragmentos e não incorporam as características da matriz ou regras de comportamento. Além disto, estes modelos não consideram explicitamente efeitos importantes da matriz de vizinhança sobre a demografia dentro dos fragmentos. Quando os efeitos de heterogeneidade da matriz tornam-se cruciais na predição da viabilidade de uma espécie, a modelagem pode requerer dados espacialmente explícitos da paisagem.

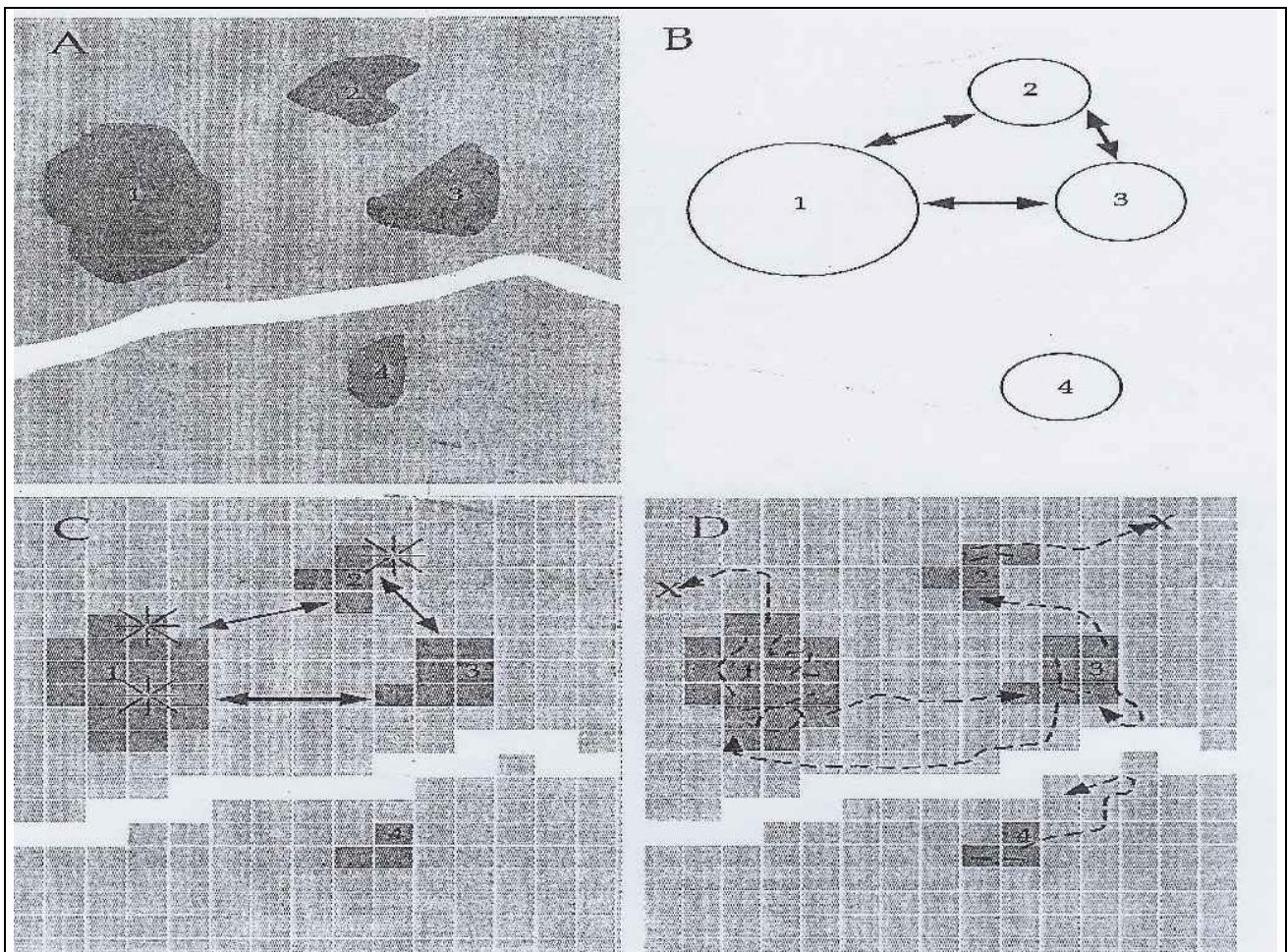
Modelos espacialmente explícitos (modelos espaciais)

Modelos espacialmente explícitos passaram a ser mais utilizados na conservação com a ampliação do conhecimento de processos da paisagem e as ferramentas para análise de fenômenos em escala da paisagem foram desenvolvidas, como o Sistema Geográfico de Informações (Beissinger & Westphal, 1998). A distribuição espacial dos recursos pode afetar a persistência e coexistência das espécies.

Estes modelos, espacialmente explícitos, especificam a localização das unidades desejadas, por exemplo indivíduos ou populações, dentro de uma paisagem heterogênea (Figura 1) e definem relações espaciais entre os fragmentos de habitat e a matriz (Dunning et al., 1995 citados por Beissinger & Westphal, 1998).

Os principais tipos de modelos demográficos espacialmente explícitos, segundo Beissinger & Westphal (1998), são: modelos baseados em grades (“grid-based”) e os modelos baseados no indivíduo (Gilpin, 1996 citado por Beissinger & Westphal, 1998). Nos modelos baseados em grade (Figura 1C), as células são quadradas do mesmo tamanho e suas condições são acompanhadas através do tempo. As células são influenciadas por entradas e saídas a partir das células vizinhas. Modelos baseados em grades são mais adequados para organismos abundantes, tais como plantas, insetos ou roedores, onde o monitoramento do movimento e destino de cada indivíduo pode ser difícil. Taxas de reprodução e mortalidade específicas dos fragmentos são medidas por meio das taxas de crescimento da população e o movimento entre fragmentos é determinado pelas taxas de imigração e emigração. Nos modelos baseados nos indivíduos (IBMs), a localização de cada indivíduo através da paisagem é monitorada e características do fitness são registradas, com base nos fragmentos que eles ocupam (Figura 1D). Então, cada indivíduo descreve uma trajetória sobre a paisagem durante o curso da sua vida. Em IBMs com intervalo de tempo anual, os indivíduos podem experimentar um ciclo de acasalamento, dispersão e mortalidade enquanto intervalos diários podem ser usados para incorporar predador, forrageamento e crescimento. Regras de movimento

que incorporam explicitamente uma percepção animal da paisagem atuam como componentes importantes dos modelos espacialmente explícitos (Beissinger & Westphal, 1998).



Beissinger & Westphal, 1998

Figura 1: Modelos Demográficos de Análise de Viabilidade de Populações com vários graus de espacialização. (A) A paisagem de interesse inclui 4 fragmentos de floresta (numerados de 1 a 4) que são circundados por uma matriz de terras agrícolas e cortadas por um rio (cor branca) que atua como uma barreira à dispersão; (B) Modelo de metapopulação para a paisagem em A, mostrando ligações entre fragmentos por meio da dispersão (setas); (C) Modelo em Grid para a paisagem em A, onde a paisagem é agora representada pelas células em grade, cada uma com seu próprio tamanho populacional, taxas de imigração e emigração, taxas de mortalidade e sobrevivência baseadas nas características da grade e nas das grades vizinhas; (D) Modelo baseado no Indivíduo, onde o movimento, a mortalidade (assinalado com “X”) e a reprodução de cada animal são registrados através da paisagem. Mortalidade e taxas demográficas podem diferir entre a matriz e os fragmentos baseado nas distâncias entre as bordas. O rio atua como uma barreira ao movimento.

Por exemplo, Turner et al. (1993) citados por Beissinger & Westphal, 1998 desenvolveu três regras de movimento alternativas para forrageamento de grandes herbívoros no inverno no Parque Nacional de Yellowstone. Uma regra especificou um movimento de no máximo uma grade na

direção que continha o maior número de sítios de recursos dentro da área de pesquisa. Outra regra permitiu aos herbívoros moverem-se entre sítios até eles obterem o máximo de consumo ou alcançar a distância máxima diária. Uma terceira regra permitiu o animal mover-se para o sítio desocupado de recurso mais próximo na direção que tem o maior número de sítios de recursos. A permeabilidade pode ser registrada para os fragmentos de habitat, com base na qualidade de habitat.

Modelos espacialmente explícitos fornecem uma técnica para estudo de processos ecológicos que operam de escalas locais para escalas da paisagem e globais (Beissinger & Westphal, 1998). Portanto, eles podem, potencialmente, prever mudanças nas comunidades e nas populações em resposta a mudanças no uso da paisagem, alterações climáticas ou várias estratégias de manejo. Modelos espacialmente explícitos têm sido usados para desenhar reservas, simular respostas a práticas regionais de manejo, avaliar opções de translocação e simular efeitos potenciais de políticas de manejo das florestas (Beissinger & Westphal, 1998).

Modelos espacialmente explícitos requerem imensa quantidade de dados (Tabela 2), o que pode tornar o processo bastante oneroso. O tempo e recursos necessários para a sua construção frequentemente acabam restringindo a sua aplicação a espécies que têm importância econômica. Apesar da compreensão da dispersão do movimento ser geralmente problemática, independente das regras escolhidas, se a área a ser modelada for pequena, espera-se que poucos fragmentos não sejam descobertos. Da mesma forma, detalhes de dispersão serão pouco importantes onde fragmentos de habitat de alta qualidade tendem a ser temporariamente estáticos porque todos os fragmentos eventualmente serão colonizados. Em tais casos, o uso dos modelos espacialmente explícitos pode ser supérfluo (Dunning et al., 1995 citados por Beissinger & Westphal, 1998).

IV. APLICAÇÃO NA CONSERVAÇÃO E MANEJO DE ESPÉCIES AMEAÇADAS

A maioria dos trabalhos, com modelos demográficos de PVA, iniciou na década de 80 e tem focalizado, principalmente, espécies animais ameaçadas. Os mais antigos e conhecidos, citados em

Boyce (1992), são os realizados com urso (*Ursus arctos horribilis*) (Shaffer, 1983; Shaffer & Samson, 1985; Suchy et al., 1985) e corujas (*Strix occidentalis caurina*). No final daquela década, surgiram os primeiros trabalhos sobre análise de perturbação, principalmente elasticidade, aplicada ao manejo de animais ameaçados, como por exemplo, tartarugas (*Caretta caretta* L.) (Crowse et al. 1987). Muitos outros artigos foram realizados na década seguinte, envolvendo vários taxa de vertebrados. Heppell et al. (2000) avaliaram padrões de elasticidade para cinquenta populações de mamíferos classificados por semelhanças biológicas nas características da história da vida, e discutiram a aplicação na conservação biológica. As análises de elasticidade têm sido aplicadas como uma importante ferramenta para examinar as histórias de vida e, mais recentemente, para prever como o manejo pode afetar o crescimento populacional ou a viabilidade e, como tal, fornecer uma base ecológica para a tomada de decisão na conservação. Atualmente, existem vários estudos envolvendo modelos de metapopulação e espacialmente explícitos (Hokit et al., 2001; Jepsen et al., 2005).

Em plantas, da mesma forma que em animais, os estudos demográficos iniciaram com descrições e análises da história da vida de populações de espécies herbáceas, arbustivas e arbóreas, utilizados para entender seus mecanismos de regulação (Hartshorn, 1975; Bullock, 1980; Enright & Ogden, 1979; Sarukhán, 1980, citados em Piñero et al., 1984), abordando questões sobre crescimento, sobrevivência e reprodução. Em uma proporção muito menor de estudos, a análise de perturbação, tanto sensibilidade como elasticidade, tem sido empregada para avaliar quais parâmetros demográficos afetam as taxas de crescimento populacional (Piñero et al., 1984; Caswell, 1986) e discutir alternativas de manejo para a conservação de espécies ameaçadas (Caswell, 2000).

No Brasil, os estudos com dinâmica de populações de espécies arbóreas ameaçadas são bastante recentes, destacando-se os trabalhos com várias palmeiras das florestas nativas, dentre elas a palmeira juçara - *Euterpe edulis* (Silva Matos et al., 1999), *Attalea humilis* (Souza, 2000) e a palmeira jerivá - *Syagrus romanzoffiana* (Bernacci, 2001). Várias outras espécies arbóreas de diferentes famílias (Fonseca, 2001), de ocorrência na Floresta Estacional Semi-Decidual e na

Floresta Atlântica, encontram-se sob estudo demográfico, vinculadas ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da UNICAMP. A maioria destes trabalhos avalia estrutura das populações e a influência dos parâmetros demográficos sobre a taxa de crescimento λ , por meio da análise da matriz de elasticidade.

A análise de elasticidade combinada com a técnica do triângulo demográfico vem sendo utilizada para estabelecer padrões dos componentes demográficos da história da vida sobre a taxa finita de aumento λ , entre espécies herbáceas e arbóreas/arbustivas de diferentes habitats e, também, para uma espécie sob diferentes condições ambientais (Silvertown et al., 1993; Valverde & Silvertown, 1998). Silvertown et al. (1996) discutiram a interpretação das matrizes de elasticidade no manejo destes grupos de plantas para a conservação.

Em um número de estudos ainda mais restrito, os modelos de PVA têm sido utilizados para estimar o tempo para extinção de populações de espécies de plantas ameaçadas, projetando taxas finitas de aumento e de extinção e relacionando com variáveis que afetam a viabilidade demográfica das populações (Menges & Dolan, 1998). Mais recentemente, e em número ínfimo de estudos, estes modelos estão sendo empregados para avaliar a eficiência de várias opções de manejo de espécies herbáceas ameaçadas de extinção (Pfab & Witkowski, 2000).

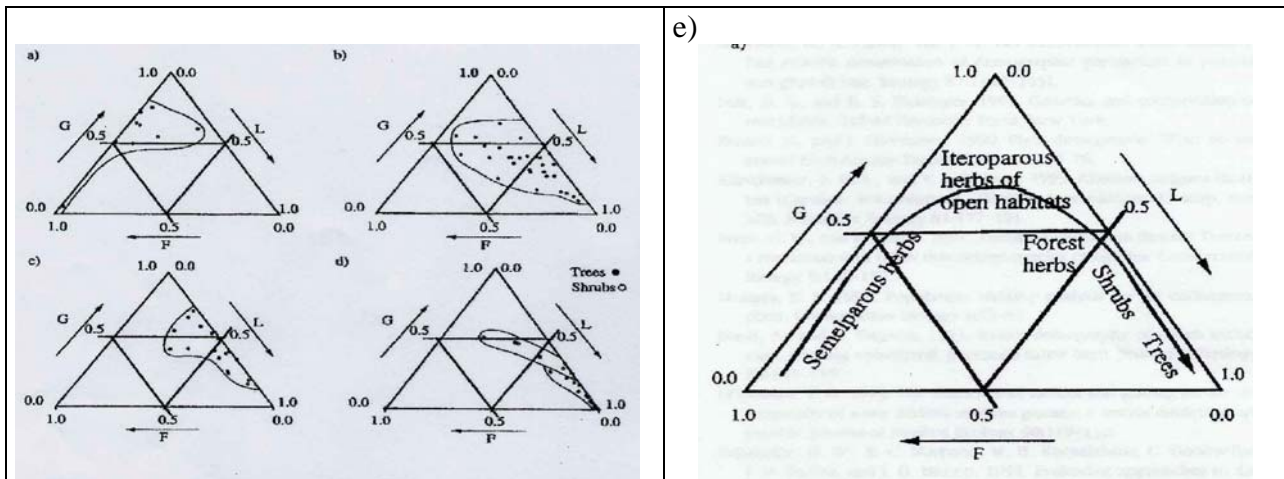
O primeiro trabalho publicado sobre sensibilidade em espécies arbóreas, segundo Piñero et al. (1984), foi o de Caswell (1978), com dados de *Pentaclethra maculosa*, originalmente obtidos por Hartshorn (1975). Piñero et al. (1984) construíram as matrizes de sensibilidades para *Astrocaryum mexicanum*, *Podococcus barteri* e *Araucaria cunninghamii*, estas duas últimas espécies com dados publicados por Bullock (1980) e Enright & Ogden (1979), respectivamente. Todas estas populações apresentaram-se próximas ao equilíbrio, com valores de λ próximo de 1. Apesar do número de espécies avaliadas ser muito pequeno para permitir conclusões definitivas, alguns padrões tornaram-se visíveis (Piñero et al., 1984). A taxa de aumento (λ) foi menos afetada pela reprodução sexual do que pelas probabilidades de sobrevivência e transição em um dado estágio para as quatro espécies. As probabilidades de transição foram de uma a cinco

vezes mais importantes na mudança de λ do que as probabilidades de sobrevivência, em um dado estágio, com este padrão ocorrendo claramente nos estádios pré-reprodutivos. Os resultados de Piñero et al (1984) sugerem que a importância relativa das diferentes características da história da vida sobre o crescimento populacional de espécies arbóreas estaria na seguinte ordem: crescimento > sobrevivência > fecundidade, sendo os estádios mais críticos, aqueles próximos à idade da primeira reprodução. Os autores ressaltam que seria evidente que as diferentes condições ambientais nas quais as populações crescem determinam os padrões característicos da sensibilidade encontrada. Entretanto, as matrizes de Lefkovich utilizadas não incluíram aspectos de dependência da densidade ou crescimento das populações em ambientes heterogêneos, aspectos que necessitariam ser incorporados nos modelos, mas naquela época, ainda, não havia metodologia disponível. Grant & Benton (2000) desenvolveram um método para análise da elasticidade incluindo dependência da densidade e estocasticidade ambiental, mas ainda não foram encontradas informações na literatura sobre a sua aplicação em plantas, especialmente arbóreas.

Comparando espécies herbáceas e arbóreas, apesar de utilizar um número pequeno de espécies (cerca de nove), Piñero et al (1984) sugeriram que plantas com reprodução vegetativa e outras plantas não arbóreas tiveram histórias da vida com menores sensibilidades do que árvores exclusivamente com reprodução sexual. Caswell (1986), comparando as elasticidades de uma planta herbácea de vida curta com cinco espécies arbóreas de vida longa, observou que estas populações de arbóreas contam mais com suas habilidades para sobreviver e se manterem na mesma classe de tamanho e menos com crescimento e reprodução do que a herbácea. Entretanto, Silvertown et al. (1993) encontraram uma clara correspondência entre a importância relativa dos três parâmetros demográficos mais importantes, crescimento-sobrevivência-fecundidade (G-L-F), para λ e as formas de vida e habitat (herbáceas de ciclo-curto; herbáceas perenes de habitats abertos e de floresta; e plantas arbóreas de floresta e plantas arbóreas/arbustivas de habitats abertos). Os autores compararam 45 espécies herbáceas perenes e 21 espécies arbóreas, utilizando informações extraídas da literatura, análise de elasticidade e a técnica do triângulo G-L-F. Seus resultados (Figura 2)

mostraram que as espécies arbóreas de floresta tenderam a ocupar o vértice L do triângulo demográfico, evidenciando que a taxa de crescimento da população foi fortemente dependente da sobrevivência dos indivíduos adultos, nas espécies avaliadas. Ao contrário, quatro espécies de arbustos pequenos de habitats abertos posicionaram-se mais ao centro do triângulo, tendendo em direção ao vértice G, em função de apresentarem menores valores de elasticidade para L e maiores para G e F. Herbáceas de habitat de floresta distribuíram-se ao longo do eixo L-G, eixo de sobrevivência, enquanto as de habitat aberto ficaram mais dispersas na porção mediana do triângulo, provavelmente devido à ampla variação de habitats que ocupam, apresentando valores baixos a médios de elasticidade para F e L, e médios para G. As herbáceas de ciclo curto concentraram-se em pequena porção sobre o eixo F-G. Estes resultados reforçam as conclusões anteriores de Caswell (1986).

Valverde & Silvertown (1998), estudando a espécie *Primula vulgaris*, uma herbácea de habitat de floresta, observaram uma mudança direcional nos vários componentes demográficos do ciclo de vida em função da redução da abertura do dossel em diferentes fragmentos de floresta. Seus resultados mostraram que, de modo geral, fecundidade e crescimento tiveram uma contribuição maior para λ nos fragmentos com maior claridade, onde os valores de λ foram mais elevados enquanto a sobrevivência tornou-se mais importante para populações sob dossel mais fechado, onde λ apresentou valores mais baixos. Estes fatos foram evidenciados pela trajetória dos pontos no triângulo G-L-F, onde as populações localizadas em fragmentos com luz difusa e λ menor concentraram-se no vértice L do triângulo, correspondente a altos valores de elasticidade para os elementos de sobrevivência e baixos para fecundidade e crescimento. A região do “triângulo demográfico” na qual populações de *P. vulgaris* localizadas em fragmentos com maior claridade coincidiu com o padrão encontrado por Silvertown et al. (1993) para herbáceas perenes de habitat aberto, enquanto as populações localizadas em fragmentos mais escuros distribuíram-se próximo do vértice de sobrevivência, o qual corresponde ao padrão observado para herbáceas perenes de floresta.



Silvertown et al. (1996).

Figura 2: Ordenamento triangular das elasticidades de G/L/F para 84 espécies de plantas silvestres: (a) 10 herbáceas perenes com semelparidade (um evento reprodutivo durante o ciclo de vida); (b) 32 herbáceas com iteroparidade (mais de um evento reprodutivo durante o ciclo de vida) de habitat aberto; (c) 18 herbáceas com iteroparidade de habitat de floresta; (d) 16 arbóreas e 8 arbustivas; (e) relação hipotética sucessional dos grupos funcionais de plantas das figuras anteriores.

Os estudos realizados no Brasil, de modo semelhante aos de Silvertown et al. (1993), também, para espécies arbóreas de dossel de florestas, encontraram valores mais elevados de elasticidade para sobrevivência e permanência na mesma classe, durante os estádios pré-adultos e adultos do ciclo de vida (Silva Matos et al., 1999; Souza, 2000; Bernacci et al., 2001; Fonseca, 2001). O estudo de Silva Matos et al. (1999) revelou que a palmeira *Euterpe edulis* ocupou, no espaço do triângulo demográfico, a mesma posição das outras quatro palmeiras citadas no trabalho de Silvertown et al. (1993), próximo ao vértice L do triângulo, semelhante ao grupo de plantas arbóreas de habitat de floresta. Entretanto, a inclusão dos efeitos de densidade na matriz de transição teve um impacto significativo na posição de *E. edulis* no ordenamento triangular, com a população movendo-se para mais próximo do vértice L quando a densidade aumenta, indicando que a importância relativa da fecundidade e crescimento diminui quando a taxa populacional declina e a densidade populacional se aproxima do equilíbrio.

De modo geral, os resultados de análise de elasticidade têm evidenciado que os padrões descritos por Silvertown et al. (1993) para várias espécies de plantas de diferentes hábitos e habitats parece ser adequado, também, para uma espécie sob diferentes condições ambientais. Silvertown et al. (1996) discutiram a interpretação destes padrões no manejo de populações de plantas voltados

para a conservação. Com o objetivo geral de aumentar o valor de λ , o esforço deveria ser direcionado para aumentar crescimento e fecundidade no caso de herbáceas de ciclo-curto, para aumentar sobrevivência e fecundidade em herbáceas de florestas e para aumentar crescimento e sobrevivência no caso de árvores.

A abordagem de PVAs para espécies vegetais, em análises para delinear critérios de manejo para a conservação de espécies ameaçadas foi empregada no trabalho de Menges & Dolan (1998), no qual foram utilizados modelos de projeção de matrizes para formular um PVA baseado em dados demográficos para cada população de *Silene regia*, e para projetar probabilidades de taxas finitas de aumento e de extinção. As seguintes variáveis, também foram avaliadas: tamanho populacional, grau de isolamento, região geográfica, regime de manejo e grau de variação genética estão relacionadas à viabilidade demográfica das populações. A espécie, perene de longa vida, de ocorrência em pradarias, não apresenta reprodução vegetativa e as sementes são dispersas por gravidade, sem dormência, não permanecendo acumuladas no solo. Dados ambientais na localização de cada planta foram registrados, durante 1990 e 1992. Os resultados mostraram que esta espécie tem alta sobrevivência, crescimento lento, florescimento freqüente e recrutamento de plântulas episódico. Métodos de matrizes de projeção foram usados para estimar a performance da população com e sem recrutamento. Populações com as mais altas taxas finitas de aumento foram aquelas submetidas à queimada. Seis de oito populações para as quais a modelagem estocástica previu persistência para 100 anos, incluiu fogo no seu manejo, enquanto aquelas com probabilidade de extinção de 100% nos próximos 100 anos não foram submetidas a manejo para conservação ou queimada. A análise das elasticidades mostrou que os termos crescimento e fecundidade tiveram valores mais elevados em populações em crescimento, comparados às declinantes, e que a elasticidade do crescimento foi maior em populações sob queimada do que na ausência de queimada. Na análise multivariada, o manejo do fogo e a região foram os efeitos mais fortes, seguidos da variação genética, do tamanho populacional, do isolamento e das interações envolvendo fogo e tamanho populacional e fogo e região. As populações, com diferentes níveis de risco (três

classes), foram relacionadas, principalmente, ao fogo, à variação genética e à região. A principal ameaça, de curto prazo, sobre *S. regia* parece ser a falta de manejo usando fogo.

Um outro exemplo utilizando modelo de PVA em plantas, para avaliar a eficiência de várias opções de manejo para uma espécie ameaçada é o publicado por Pfab & Witkowski (2000). Neste estudo, os autores descreveram uma análise simples de viabilidade de populações de *Euphorbia clivicola* R.A. Dyer, uma espécie de planta criticamente ameaçada (CR Ala), endêmica do Norte da África do Sul, sob quatro cenários de manejo envolvendo queimada, controle de herbívoros e aumento populacional por meio da coleta de sementes e introdução de plântulas. A espécie está confinada a somente duas populações que distam cerca de 38 km, uma delas ocorrendo dentro de uma área de reserva. Os dados de monitoramento demográfico foram coletados para a população protegida durante sete anos - de 1987 a 1993. Observações detalhadas da biologia e ecologia das duas populações foram realizadas durante 1996. *Euphorbia clivicola* é uma suculenta anã espinhosa e perene. O tronco e a raiz principal se fundem para formar um corpo tuberoso subterrâneo que, provavelmente, atua como um órgão de estocagem permitindo que adultos exibam dormência, conferindo tolerância ao fogo através dos meristemas de proteção. Suas sementes germinam imediatamente após a liberação, explicando a ausência de bancos de sementes. O modelo foi construído usando o software Excel versão 5.0 e formulado como uma matriz de Lefkovich, incorporando parâmetros demográficos e ecológicos. Parâmetros demográficos representaram transições entre classes de períodos de desenvolvimento, persistência de plântulas e jovens, sobrevivência de adultos e transições entre estádios de adultos e dormentes. Das quatro variáveis de estocasticidade - ambientais, genéticas, demográficas e catástrofes naturais, a única categoria de variabilidade incorporada no modelo foi a ambiental. Para entender as respostas da população a estocasticidade ambiental, a variação nos dados ecológicos coletados durante o período de monitoramento incluiu chuva, herbivoria e incidência de fogo, sendo relacionados à variação observada nos parâmetros demográficos e reprodutivos.

A estocasticidade ambiental foi simulada para permitir que os elementos da matriz variassem casualmente entre os parâmetros reprodutivos e demográficos mínimos e máximos, calculados a partir de dados de monitoramento. As análises mostraram a população protegida de *E. clivicola* irá requerer manejo intensivo para prevenir sua extinção. Caso as práticas futuras de manejo permaneçam inalteradas, o modelo previu 88% de probabilidade para a população tornar-se extinta nos próximos 20 anos. A população poderia recuperar-se sob um cenário de manejo, envolvendo frequência de fogo a cada três anos, exclusão da herbivoria e a introdução de 210 juvenis, a partir de sementes coletadas de quinze plantas, três anos antes.

O modelo foi validado com dados colhidos em 1999. A grande vantagem no uso de modelos de PVA descrito neste trabalho, segundo o autor, foi a possibilidade de comparar, explicitamente, a efetividade relativa de ações com potenciais de manejo diferentes, para induzir a recuperação de uma população protegida que mostrou um declínio de 91% no período de 1987 a 1993. Esta capacidade dos modelos de PVA foi previamente reconhecida por Boyce (1992) e Beissinger & Westphal (1998).

V. LIMITAÇÕES NO USO DE MODELOS DEMOGRÁFICOS DE PVA E DA ELASTICIDADE

A acurácia e precisão dos modelos de PVA são fortemente afetadas por um número de fatores. Beissinger & Westphal (1998) discutiram três causas dominantes de erros que resultam na incerteza das respostas preditas nos modelos de PVA: (1) dados de baixa qualidade e dificuldades na estimativa dos parâmetros; (2) fraca habilidade para validar modelos; e (3) efeitos de estrutura do modelo. Matos & Matos (2004) discutiram os limites de restrição nas análises de elasticidade, incluído como quarto item abaixo.

(1) Dados de baixa qualidade e dificuldades na estimativa dos parâmetros

Provavelmente, nenhuma das partes de um modelo de PVA necessite maior precisão do que a escolha das taxas vitais médias. Entretanto, raramente se dispões de estudos de campo com tamanho de amostra adequado para o desenvolvimento das estimativas médias das taxas vitais. Em adição, dificilmente as causas e o momento de ocorrência da mortalidade são conhecidas. Sobrevivência é, freqüentemente, a taxa vital mais difícil de se medir com precisão. Apesar das técnicas de estatísticas terem sido desenvolvidas para produzir estimadores precisos da sobrevivência e testar as diferenças entre idades ou estádios, em amostras grandes de indivíduos marcados, eles requerem no mínimo três anos de estudo para se estimar a probabilidade de sobrevivência para um único ano. Algumas vezes, quando a demografia da espécie é muito pouco conhecida e as taxas vitais potenciais variam muito, as respostas do modelo podem variar desde a completa extinção até nenhuma extinção, para os mesmos regimes de manejo, dependendo das taxas médias escolhidas. Nestes casos, em que se conhece muito pouco sobre a demografia e dispersão da espécie sob análise, pode ser um desperdício de recursos desenvolver modelos estocásticos, de metapopulação e espacialmente explícitos (Beissinger & Westphal, 1998).

Para imitar efeitos de variação ambiental, modelos estocásticos, de metapopulação e espacialmente explícitos requerem a estimativa da variância das taxas vitais, a qual ocasiona as diferenças entre corridas do modelo. Para obter boas estimativas para a variância das taxas vitais, as medições demográficas devem ser feitas sobre muitos anos, para amostrar os limites da variação ambiental. Eventos raros, tais como cheias, fogo, secas, com freqüência de 1:50 ou 1:100 anos apresentam grandes efeitos sobre as estimativas de variação e a viabilidade da população. Estimativas precisas da variância das taxas vitais requerem pelo menos 1 a 2 gerações de estudos, o que em vertebrados e em plantas pode exceder 10-20 anos. O uso de dados a partir de estudos de curto prazo geralmente subestima a variância nas taxas vitais (Beissinger & Westphal, 1998).

Erros de amostragem podem superestimar a variância das taxas vitais, principalmente em estudos de curto prazo realizados para este objetivo. A variância temporal inclui a variância amostral e a variância anual (ambiente), esta última seria no manejo e conservação de populações naturais. A variância amostral deveria ser descartada, mas os estudos raramente conseguem separar os seus efeitos, que em alguns casos pode chegar a ser equivalente à variância anual, em relação à variância total.

Para modelos de metapopulação e os espacialmente explícitos, os processos de dispersão assumem uma importância grande, mas este tipo de informação não está disponível para a maioria das espécies (Beissinger & Westphal, 1998). Conseqüentemente, as regras de dispersão, freqüentemente, estão fora da realidade, e são baseadas mais em relação às distâncias e área dos fragmentos, devido às dificuldades de se determinar distâncias da dispersão, idade dos dispersores e mortalidade durante o processo de dispersão. Além disto, raramente existem informações sobre as características da paisagem que atuam como barreiras ou se as espécies utilizam corredores. Também, quantos fragmentos serão utilizados e que nível de mortalidade está associada com a dispersão são dados pouco prováveis de existirem para a maioria das espécies. Uma outra fonte de erro nos modelos espacialmente explícitos ocorre a partir de erros nos processos de classificação da paisagem, embora este tipo de erro seja muito menos importante do que aquele devido à falta de conhecimento dos processos de dispersão (Beissinger & Westphal, 1998).

(2) Validação e a estrutura do modelo

Os modelos são úteis para delinear relações entre parâmetros e adquirir entendimento sobre comportamentos de sistemas. Entretanto, não é aconselhável ter confiança nas previsões quantitativas obtidas em modelos que não foram confirmados ou validados na determinação da sua precisão. A primeira previsão de vários modelos de PVA, a probabilidade de extinção, é muito difícil de validar porque estes modelos incorporam processos estocásticos (predizem respostas de

centenas de populações desde 50 a mais de 100 anos no futuro) e não se dispõe de repetições das populações reais para se realizar comparações. As validações iriam requerer repetições das populações sob as mesmas condições para comparações das frequências previstas e observadas da extinção (Beissinger & Westphal, 1998).

A maioria dos modelos estocásticos com uma população, de metapopulação e espaciais explícitos projeta populações para 50, 100 ou mais anos no futuro, assumindo que as condições presentes refletem as condições futuras. Raramente se tem em tais modelos mudanças incorporadas nas trajetórias ambientais ou demográficas, tais como perda de habitats ou restauração ou mudanças nas interações bióticas. Em adição, muito pouco se conhece sobre os efeitos da dependência a densidade e da capacidade de suporte, mas a forma como elas são avaliadas no modelo pode afetar as probabilidades de extinção. Os modelos, também, não incorporam os efeitos Alee, que resulta no decréscimo da fecundidade ou sobrevivência devido a subpopulações, subestimando as taxas de extinção. Devido à dificuldade de se detectar tais efeitos (dependência de densidade e Alee) nos estudos de campo, Beissinger & Westphal (1998) sugerem como mais prudente avaliar a probabilidade de populações simuladas em pequenos tamanhos (quase extinção)- 25 a 50 indivíduos, mais do que a extinção.

Vários aspectos da estrutura do modelo podem ter efeitos importantes sobre a predição de taxas de extinção. Um entendimento da estrutura social da espécie, na forma de estrutura de idade e estágio, pode ter efeitos críticos sobre os resultados do modelo. Em adição, Pascual et al. (1997), citados por Beissinger & Westphal (1998), mostraram que modelos estocásticos com uma população variando desde não estruturadas até estruturas complexas de idade ou estágios podem reproduzir a mesma dinâmica de populações, mas produzem diferentes efeitos preditos de regimes de manejo (colheita). Além disto, diferentes programas de computador podem resultar em diferentes estimativas de viabilidade de população para o mesmo grupo de dados. Esta variação nos resultados foi mais afetada por diferenças no modo que os modelos trataram a dependência da densidade (Beissinger & Westphal, 1998).

(3) Interpretação da sensibilidade e elasticidade

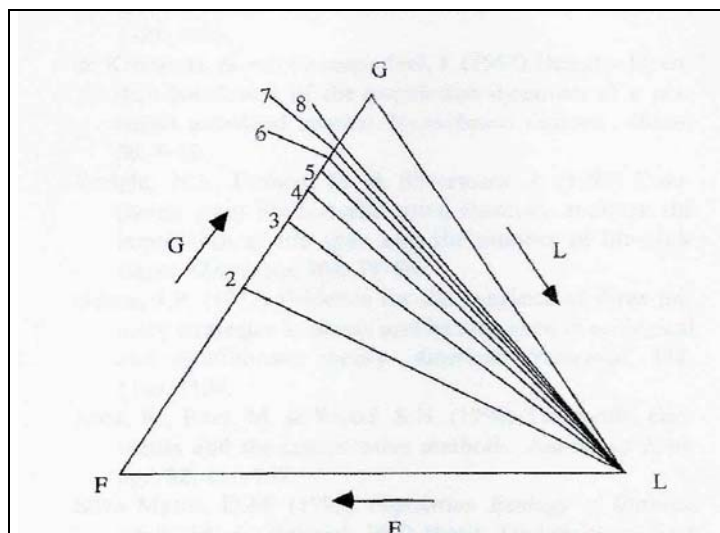
A aplicação da análise de elasticidade na tomada de decisão para o manejo e conservação envolve a determinação dos componentes da história da vida, em uma classe de idade ou desenvolvimento, que tem os maiores impactos sobre a taxa de crescimento populacional (Caswell, 1989; 2000).

A análise de elasticidade e, também, de sensibilidade identifica as práticas potenciais mais efetivas para intervenções de manejo, se o objetivo de tais intervenções é alterar o valor de λ (Caswell, 2000). Ao se alterar, em uma dada proporção, uma taxa vital com uma alta elasticidade, λ irá mudar mais do que se a mesma proporção de mudança é feita em qualquer taxa vital com elasticidades mais baixas.

O grau de realização da mudança potencial indicada na análise de elasticidade vai depender da consideração cuidadosa: do conhecimento dos mecanismos biológicos determinantes; dos limites de restrições; e da habilidade dos tomadores de decisão para alterar a taxa sob consideração.

Torna-se necessário considerar as restrições matemáticas envolvidas na matriz de transição na análise de elasticidade. Caswell (1989) recomenda cuidado na interpretação das elasticidades, na contribuição de cada elemento a_{ij} para λ , considerando que λ , naturalmente, é uma função de todos os elementos a_{ij} , e a importância de cada elemento irá depender dos valores dos outros elementos. Enright et al. (1995), citados por Matos & Silva Matos (2004), mostraram que a dimensão da matriz de transição pode ser uma causa importante de variação nas elasticidades para G, L e F. Matos & Silva Matos (2004) avaliaram os limites de restrições matemáticos sobre a análise de elasticidade em matrizes de transição utilizadas para plantas arbóreas, com valores diferentes de zero para as transições E1, E5 e E6. Seus resultados demonstraram que as propriedades dos modelos de matrizes têm conseqüências importantes para seus usos nos sistemas biológicos. Algumas das conseqüências citadas são: para qualquer modelo do mesmo tipo usado, as elasticidades de G_i variam com i , implicando que, em geral, este fato não está relacionado com a

biologia da espécie; As elasticidades de F_i serão sempre menores do que as maiores elasticidades de G_i , e portanto, elas sempre contribuirão menos para λ . Para evitar este tipo de interpretação errônea, os autores sugerem o uso de sensitividades para comparar a influência das mudanças nos parâmetros demográficos sobre λ ; espécies cujos dados foram obtidos utilizando um grande número de classes tenderão a se posicionarem em direção ao lado G-L no triângulo demográfico, enquanto espécies com um número reduzido de classes tenderão a estar mais no centro do triângulo; a região do vértice L até a metade inferior do eixo F-G nunca foi ocupada nas classes avaliadas ($n \geq 2$ e $n \leq 8$) (Figura 3), concordando com o fato de não haver matrizes de transição publicadas para espécies de plantas com elasticidades altas para ambos, F e L, em comparação com G.



Matos & Silva Matos (2004)

Figura 3: Triângulo demográfico proposto por Silvertown et al. 1993 com as linhas descritas nas classes de 2 a 8.

VI. RECOMENDAÇÕES PARA O USO DE PVA E DA ELASTICIDADE

Apesar das limitações citadas acima, estes modelos são muito úteis para aplicação em certos contextos no manejo e conservação de espécies ameaçadas. Beissinger & Westphal (1998) apresentaram algumas sugestões para melhorar a implantação futura de PVA: **(1) avaliar taxas de**

extinção relativas ao invés de absolutas - uma das principais diferenças entre os principais usos dos modelos demográficos de PVA reside no modo de interpretação dos resultados dos modelos. Geralmente, os resultados dos modelos são utilizados no seu formato absoluto, por exemplo as probabilidades de extinção são usadas na tomada de decisão. No entanto, o uso ótimo do PVA, segundo aqueles autores, seria avaliar as diferenças relativas entre os resultados dos vários modelos, comparando diferentes cenários tais como mudanças nas taxas vitais e quantidade ou qualidade de habitat, resultantes de decisões de manejo. **(2) usar períodos de tempo curtos para fazer as projeções** – usar intervalos de tempo menores do que 100 anos (10, 25 ou 50 anos) para minimizar a propagação de erros e avaliar probabilidades conservativas de extinção (1 a 5%). Não existe justificativa para fixar um ponto de referência ao nível de 95% de persistência sobre 100-200 anos, como muitos utilizam. **(3) comece com modelos simples e escolha uma abordagem que os dados possam suportar** – embora a estocasticidade seja importante, o uso de modelos estocásticos têm conduzido a fatores cruciais de efeitos determinísticos sobre Λ e os resultados do modelo. Muito pode ser aprendido com análises determinísticas antes de se usar modelos estocásticos, de metapopulação ou espacialmente explícitos. Análises de modelos determinísticos de matrizes podem indicar se existem fortes tendências na população e análises de sensibilidade ou elasticidade podem determinar quais taxas vitais têm os maiores efeitos sobre Λ . Modelos mais complexos podem exigir dados que não se tem, tais como probabilidade de mortalidade durante a dispersão e detalhes de comportamento de penetração nos fragmentos, os quais têm uma imensa influência sobre os resultados. Pode-se, também, desenvolver estimativas da condição de manutenção das populações com base em medições quantitativas, tais como quantidade e distribuição de habitats adequados mais do que estimativas de extinção. **(4) use cautelosamente os modelos para diagnosticar causas de declínios e potencial para recuperação** - a análise de sensibilidade, assim como elasticidade, indica quais taxas vitais ou estádios afetam mais as respostas do modelo e requerem mais estudos ou melhores estimativas dos parâmetros. As recomendações baseadas na análise de elasticidade assumem sua possibilidade para aumentar

aquelas taxas vitais. Entretanto, os valores de elasticidade ou sensibilidade não indicam quais fatores estão levando a população ao declínio. A determinação dos fatores que limitam o crescimento populacional requer abordagens comparativas e experimentais (Caughley, 1994; Caughley & Gum, 1996). Contudo, os modelos podem indicar níveis de recrutamento e sobrevivência necessários para recuperar as populações e as trajetórias dos modelos podem ser comparadas às trajetórias reais para examinar hipóteses sobre fatores limitantes. **(5) avalie funções finais cumulativas e pontos de referência alternativos mais do que taxas de extinção** – modelos estocásticos, de metapopulação e espacialmente explícitos resultam em várias possibilidades, tais como o tempo para extinção, a probabilidade de extinção e o tamanho final da população. Estes estimadores de viabilidade dependem do período de tempo analisado. A fixação de um ponto de extinção para estimar o tamanho final da população é arbitrária porque a probabilidade de extinção aumenta rapidamente quando o horizonte de tempo é ampliado. Além disso, o tempo médio para extinção e o tamanho final da população podem ser indicadores pouco confiáveis devido a suas distribuições serem altamente irregulares. Portanto, seria muito mais apropriado examinar a distribuição total dos tamanhos finais da população e tempos para extinção, como funções cumulativas de probabilidade. **(6) examine todos os modelos, opções e taxas possíveis** – devido às incertezas nas taxas demográficas e aos efeitos de estrutura do modelo sobre as respostas do PVA, seria mais recomendável usar modelos múltiplos e examinar uma variedade de taxas e opções na condução de um PVA. Seria mais importante, ao invés de tentar produzir um modelo único excepcional, examinar como diferentes estruturas de modelos afetam os resultados e as recomendações de manejo pela incorporação de vários modelos em um PVA. **(7) dispense combinar informações genéticas e demográficas** - efeitos genéticos podem ser incorporados em modelos estocásticos, de metapopulação e espacialmente explícitos pela distribuição casual de alelos recessivos para uma proporção da população. Entretanto, muito pouco se conhece sobre as cargas genéticas na natureza e raramente esses dados estão disponíveis para espécies ameaçadas. Estudos recentes sugerem que parece ser pouco provável que a acumulação de mutações deletérias

brandas coloque uma ameaça significativa para populações de vertebrados reproduzindo-se sexualmente sobre 45-50 gerações. A endogamia é provavelmente o efeito genético mais forte e afeta primariamente a viabilidade de populações com menos de 50-100 indivíduos, a menos que elas estejam altamente subdivididas. Dada a perda de informações sobre o número de equivalentes letais em muitas populações, seria útil concentrar sobre medidas de parâmetros demográficos e avaliar as taxas de quase-extinção mais do que extinção.

Matos & Silva Matos (2004) apresentaram algumas sugestões sobre análises de perturbações. Com base nos limites de restrições discutidos anteriormente, os autores aconselham utilizar tanto a análise de elasticidade como a de sensibilidade para comparar as influências das mudanças nos parâmetros demográficos sobre λ , para evitar erros de interpretação.

VII. CONCLUSÕES

Constatamos que os estudos envolvendo dinâmica de populações em plantas envolvem uma quantidade bastante restrita de espécies, em termos mundiais, e são bastante recentes, iniciados a pouco mais de 25 anos.

As análises de perturbação (sensibilidade e de elasticidade) têm sido relativamente freqüentes nos poucos trabalhos de dinâmica de populações de plantas, enfocando a influência de parâmetros demográficos sobre a taxa de crescimento λ , mais como uma forma de se avaliar os mecanismos que afetam a história da vida do que fazer recomendações explícitas de manejo para a conservação.

Apesar do número ser bastante reduzido, verifica-se uma tendência a um padrão de elasticidade sobre λ , para a maioria das espécies arbóreas avaliadas: sobrevivência e permanência na mesma classe de desenvolvimento ou idade parecem ser os parâmetros demográficos com maior influência sobre a taxa intrínseca de crescimento λ . Entretanto, é preciso considerar as restrições matemáticas envolvidas nas análises de elasticidade.

Os trabalhos no Brasil, são bem mais recentes, com início no final da década de 90. Eles se concentram no estudo de estrutura e dinâmica de populações, principalmente, de espécies de palmeiras e outras famílias da Floresta Estacional Semi-Decidual e da Floresta Atlântica. As análises de elasticidades sobre λ , para a maioria das espécies arbóreas avaliadas no Brasil têm apresentado um padrão semelhante aos descritos na literatura internacional.

A aplicação de modelos de PVA no manejo para a conservação de plantas ainda é bastante insipiente, ao contrário de populações de animais silvestres, para as quais existe uma quantidade significativa de estudos utilizando estes modelos, incluindo modelos mais complexos de metapopulação e espacialmente explícitos. Com base na literatura internacional, modelos de PVA mais simplificados vêm sendo aplicados em poucas espécies de plantas, porém a maioria herbácea. Entretanto, não se observou este tipo de modelo aplicado a espécies arbóreas/arbustivas. Não se encontrou aplicação de modelos de PVA mais complexos, como metapopulação e espacialmente explícitos, nas espécies de plantas brasileiras.

Deste modo, ficou evidente nesta revisão, a necessidade urgente de se intensificar os estudos de estrutura e dinâmica de populações, ampliando, tanto em número de espécies e populações como em ambientes, para as espécies vegetais dos diferentes biomas brasileiros, utilizando modelos metodológicos semelhantes aos citados para espécies de palmáceas e outras famílias da Floresta Estacional Semi-Decidual. A implementação de linhas básicas de estudos detalhados e de longo prazo sobre a estrutura e dinâmica das populações constitui a chave para a integração dos aspectos envolvidos (demográficos, genéticos e ambientais) na viabilidade.

A utilização de modelos de PVA, mesmo com modelos mais simplificados, deveria ser um passo posterior, após a obtenção das informações básicas para o conhecimento da biologia das espécies, populações e habitats. Com a acentuada fragmentação dos diferentes biomas, entretanto, parece ser inevitável, no futuro, a incorporação dos conceitos de metapopulação e da paisagem como mosaico heterogêneo de vários tipos de habitats, nos modelos de PVA em plantas.

Os modelos de PVA, incluindo análises de perturbação, apresentam um potencial enorme de utilização futura nos processos de tomada de decisão para a conservação e manejo de espécies de plantas ameaçadas, devido à possibilidade de usa-los para formular hipóteses sobre causas de declínio, avaliar diferenças relativas entre opções de manejo potenciais e tornar explícita a relação entre vários fatores. Seu uso adequado, entretanto, requer informações de boa qualidade e estimativas confiáveis de parâmetros demográficos, atualmente, inexistentes para a maioria das espécies vegetais das florestas tropicais e subtropicais, além de exigir um profundo conhecimento em modelagem matemática.

VIII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARBOUR, M.G.; BURK, J.H.; PITTS, W.D. **Terrestrial plant ecology**. 2.ed. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing Company Inc., 1987. p.53-103.
- BEISSINGER, S.R.; WESTPHAL, M. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. **Journal of Wildlife Management**, v.62, n.3, p.821-841, 1995.
- BERNACCI, L.C. **Aspectos da demografia da palmeira nativa *Syagrus romanzoffiana*, jervivá, como subsídio ao seu manejo**. Campinas: UNICAMP, 2001. 134p. (Tese de Doutorado).
- BOYCE, M.S. Population viability analysis. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v.23, p.481-506, 1992.
- BURGMAN, M.A.; FERSON, S.AKÇAKAYA, H.R. **Risk assessment in conservation biology**. London: Chapman & Hall, 1994. 314p. (Population and Community Biology Series, 12).
- CASWELL, H. Life cycle models for plants. **Lectures on Mathematics in the Life Science**, v.18, p.171-233, 1986.
- CASWELL, H. **Matrix population models: construction, analysis, and interpretation**. Sunderland: Sinauer Associates Inc., 1989. 328p.
- CASWELL, H. Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. **Ecology**, v.81, n.3, p.619-627, 2000.
- CAUGHLEY, G.; GUNN, A. **Conservation biology in theory and practice**. Blackwell Science, 1996.
- CAUGHLEY, G.. Directions inconervation biology. **Journal of Animal Ecology**, v.63, p.215-244, 1994.
- EWENS, W.J.; BROCKWELL, P.J.; GANI, J.M.; RESNICK, S.J. Minimum viable population size in the presence of catastrophes. In: SOULÉ, M.E. **Viable populations for conservation**. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. p.59-68.
- FALK, D.A. From conservation biology to conservation practice: strategies for protecting plant diversity. In: FIEDLER, P.L.; JAIN, S.K. (Eds.). **Conservation Biology: the theory and**

practice of nature conservation, preservation and management. London: Chapman and Hall, 1992. p.397-431.

- FAO. Food and Agriculture Organization. **Conservation of genetic resources in tropical forest management: principles and concepts**. Roma: FAO, 1993. 105p.
- FRANKEL, O.H.; SOULÉ, M.E. *Conservation and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1981. 327p.
- FONSECA, M.G. **Aspectos demográficos de *Aspidosperma polyneuron* Mull. Arq. (Apocynaceae) em dois fragmentos de floresta semidecídua no município de Campinas, SP**. Campinas: UNICAMP, 2001. 115p. (Dissertação de Mestrado).
- GRANT, A.; BENTON, T.G. Elasticity analysis for density-dependent populations in stochastic environments. **Ecology**, v.81, n.3, p.680-693, 2000.
- HAMANN, O. The joint IUCN-WWF plants conservation programme and its interest in medicinal plants. In: AKERELE, O.; HEYWOOD, V.; SYNGE, H. **Conservation of medicinal plants**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. p.13-22.
- HANSKI, I. **Metapopulation ecology**. Oxford: Oxford University Press, 2001. 313p.
- HEPPELL, S.E.S.; CASWELL, H.; CROWDER, L.B. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. **Ecology**, v.81, n.3, p.654-665.
- HOKIT, D.G.; STITH, B.M.; BRANCH, L.C. Comparison of two types of metapopulation models in real and artificial landscapes. **Conservation Biology**, v.15, n.4, p.1102-1113, 2001.
- JEPSEN, J.U.; BAVECO, J.M.; TOPPING, C.J.; VERBOOM, C.C.; VOS, C.C. Evaluating the effect of corridors and landscape heterogeneity on dispersal probability: a comparison of three spatially explicit modelling approaches. **Ecological Modelling**, v.181, p.445-459, 2005.
- MARCOT, B.G.; MURPHY, D.D. On population viability analysis and management. In: SZARO, R.C.; JOHNSTON, D.W. **Biodiversity in managed landscapes: theory and practice**. Oxford: Oxford University Press, 1996. p.58-76.
- MATOS, M.B. & SILVA MATOS, D.M. Mathematical constraints on transition matrix elasticity analysis. **The Journal of Ecology**, v.86, n.4, p.706-708, 1998.
- MENGES, E.S. Population viability analysis for an endangered plant. **Conservation Biology**, v.4, n.1, p.52-62, 1990.
- MENGES, E.S. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. **Conservation Biology**, v.5, n.2, p.158-164, 1991.
- MENGES, E.S. Stochastic modeling of extinction in plant populations. In: FIEDLER, P.L.; JAIN, S.K. (Eds.). **Conservation Biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management**. London: Chapman and Hall, 1992. p.253-275.
- MENGES, E.S.; DOLAN, E.W. Demographic viability of populations of *Silene regia* in Midwestern prairies: relationship with fire management, genetic variation, geographic location, population size and isolation. **Journal of Ecology**, v.86, p.63-78, 1998.
- MILLER, K.R. Evolução do conceito de áreas de proteção – oportunidades para o século XXI. In: Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação. **Anais**. Curitiba: IAP/UNILIVRE/ Rede Nacional Pró-Unidades de Conservação, 1997. p.3-21. V.I.
- NORRIS, K.; MCCULLOCH, N. Demographic models and the management of endangered species: a case study of the critically endangered Seychelles magpie robin. **Journal of applied Ecology**, v.40, p.890-899, 2003.

- PFAB, M.F.; WITKOWSKI, E.T.F. A simple population viability analysis of the critically endangered *Euphorbia clivicola* R.A. Dyer under four management scenarios. **Biological Conservation**, v.96, p.263-270, 2000.
- PIÑERO, D.; MARTINEZ-RAMOS, M.; SARUKHAN, J. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology*, v.72, n.3, p.977-991, 1984.
- RENSHAW, E. **Modelling biological populations in space and time**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 403p.
- SHAFFER, M. Minimum populations sizes for species conservation. **Bioscience**, v.31, p.131-134, 1981.
- SHAFFER, M. Minimum viable populations: coping with uncertainty. SOULÉ, M.E. **Viable populations for conservation**. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. p.69-86.
- SILVA MATOS, D.M.; FRECKLETON, R.P.; WATKINSON, A.R. The role of density dependence in the populations dynamics of a tropical palm. **Ecology**, v.80, n.8, p.2635-2650, 1999.
- SILVERTOWN, J.; FRANCO, M.; MENGES, E.S. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. **Conservation Biology**, v.10, p.591-597, 1996.
- SILVERTOWN, J.; FRANCO, M.; PISANTY, I.; MENDOZA, A. Comparative plant demography – relative importance life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. **Journal of Ecology**, v.81, p.465-476, 1993.
- SOULÉ, M.E. **Viable populations for conservation**. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 187p.
- SOULÉ, M.E. **Conservation: tactics for a constant crisis**. *Science*, v.253, p.744-750, 1991.
- SOULÉ, M.E. **Conservation Biology, the science of scarcity and diversity**. Massachus: Sinauer Association, 1986.
- SOULÉ, M.E.; WILCOX, B.A. **Conservation Biology, an evolutionaryecological perspective**. Massachus: Sinauer Association, 1986.
- SOUZA, A.F. **Aspectos da dinâmica de populações da palmeira *Attalea humilis* em fragmentos de floresta Atlântica sujeitos ao fogo**. Campinas: UNICAMP, 2000. 194p. (Dissertação de Mestrado).
- VALVERDE, T.; SILVERTOWN, J. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Prímula vulgaris*) along the Forest regeneration cycle: projection matrix analysis. **Journal of Ecology**, v.86, p.545-562, 1998.