

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

MAYARA MAGNA SILVA

**ASPECTOS POPULACIONAIS DE CYATHEACEAE NA FLORESTA ATLÂNTICA
NORDESTINA**

RECIFE

2022

MAYARA MAGNA SILVA

**ASPECTOS POPULACIONAIS DE CYATHEACEAE NA FLORESTA ATLÂNTICA
NORDESTINA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de doutora em Biologia Vegetal. Área de concentração: Ecologia e Conservação

Orientadora: Dra. Iva Carneiro Leão Barros

RECIFE

2022

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD

Silva, Mayara Magna

Aspectos populacionais de *Cyatheaceae* na Floresta Atlântica nordestina/ Mayara Magna Silva – 2022.

84 f. : il., fig., tab.

Orientadora: Iva Carneiro Leão Barros

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2022.

Inclui referências.

1. Samambaias
2. Mata Atlântica
3. Ecologia I. Barros, Iva Carneiro Leão (orient.) II. Título

587.3

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2023 -004

MAYARA MAGNA SILVA

**ASPECTOS POPULACIONAIS DE CYATHEACEAE NA FLORESTA ATLÂNTICA
NORDESTINA**

Tese apresentada ao Programa de Pós- Graduação
em Biologia Vegetal da Universidade Federal de
Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção
do título de Doutora em Biologia Vegetal.

Aprovado em: 22/02/2022.

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dr^a. Iva Carneiro Leão Barros (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Prof^a. Dr^a. Kátia Cavalcanti Pôrto (Examinadora Interna)
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Prof. Dr. Rafael de Paiva Farias (Examinador Externo)
Universidade Federal do Acre – UFPE

Prof^a. Dr^a. Mércia Patrícia Pereira Silva (Examinadora Externa)
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Prof. Dr. Jairo Lizandro Schmitt (Examinador Externo)
Universidade Feevale

A meus pais e a Henrique Costa,
por todo apoio nos momentos
difíceis. DEDICO.

A Deus, o Pai, o Verbo e o Espírito, por nunca ter
permitido que eu desistisse. OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

O caminho que percorri ao longo do Doutorado não foi fácil e teria sido impossível sem o apoio e ajuda de pessoas únicas que Deus colocou em meu caminho. A essas pessoas sou eternamente grata.

A meus pais, que sempre apoiaram minhas decisões e sempre ajudaram no que podiam. Pai, obrigada por dirigir por mais de quatro horas para me levar nos trabalhos de campo, mesmo não entendendo o que eu fazia nesses locais tão distantes. Mãe, obrigada por me ajudar a preparar as malas e a cuidar dos meus “bichos” enquanto eu passava dias fora nos trabalhos de campo. Vocês são minha base e meu porto seguro.

À Professora Iva, pelo incentivo, pelo apoio e pelas palavras que tanto me inspiraram e me inspiram. A senhora fez muito mais do que orientar essa Tese, a senhora me orientou para a vida e por isso sou muito grata.

À Milena e Wanessa, amigas que o doutorado me trouxe e que levarei para a vida. Enfrentamos muitas dificuldades nesses quatro anos. Tempestades, serpentes, carrapatos, onça, atolamentos e todos os perigos e adversidades que vivenciamos nos campos. Sem vocês, os campos seriam muito mais difíceis. Agradeço a vocês pela ajuda nos momentos que achei que fosse “endoidar”. Vocês foram essenciais nessa fase da minha vida. Ao meu grande amigo Lucas, a quem muito admiro e que foi um dos maiores incentivadores para que eu fizesse o doutorado. Você já é um grande pesquisador, Lucas! Obrigada pela ajuda desde a graduação em todas as minhas pesquisas!

Aos meus amigos de longas datas, Ana, Karina e Deric, que sempre estavam dispostos a me escutar quando eu precisava falar sobre os problemas que estava enfrentando no Doutorado. O incentivo de vocês foi fundamental.

A Henrique Costa... não tenho nem como agradecer a tudo que você fez por mim durante esses quatro anos. Enfrentou sol, chuva e “sereno” nos trabalhos de campo comigo, mesmo não pertencendo a essa área; compreendeu minhas crises de ansiedade (que foram várias), momentos que nem eu mesma me aguentava; e apoiou minha decisão em fazer Doutorado, mesmo sabendo que eu teria crises de ansiedade e que precisaria dele nesses momentos. Como disse, não tenho como te agradecer por tudo.

E, por fim, agradeço a Deus, por ter colocado essas pessoas na minha vida e por sempre guiar meus passos. A Ele toda honra e toda glória para sempre.

Circle of life

From the day we arrive on the planet
And blinking, step into the sun
There's more to be seen than can ever be seen
More to do than can ever be done
Some say eat or be eaten
Some say live and let live
But all are agreed as they join the stampede
You should never take more than you give
In the circle of life
It's the wheel of fortune
It's the leap of faith
It's the band of hope
Till we find our place
On the path unwinding
In the circle, the circle of life
Some of us fall by the wayside
And some of us soar to the stars
And some of us sail through our troubles
And some have to live with the scars
There's far too much to take in here
More to find than can ever be found
But the sun rolling high through the sapphire sky
Keeps great and small on the endless round (JOHN, 1994)

RESUMO

Os fatores que controlam a sobrevivência das espécies podem ser identificados por variações nas proporções de indivíduos em várias classes de desenvolvimento e nas taxas vitais (nascimento, reprodução, crescimento e morte) das populações de plantas. Fazer previsões futuras sobre a persistência de gerações dessas populações é possível por meio de análises desses aspectos populacionais, que também fornecem informações vitais sobre a história da regeneração das espécies em seu habitat. Portanto, o objetivo desta tese foi investigar os elementos que permitem a persistência de espécies de Cyatheaceae em remanescentes de Mata Atlântica no Nordeste do Brasil. O capítulo 1 investigou os efeitos dos fatores microambientais (variáveis edáficas, topográficas e de cobertura do dossel florestal) na estrutura, densidade e tamanho populacional de cinco espécies de Cyatheaceae distribuídas entre cinco fragmentos, assim como o status de regeneração destas populações. No capítulo 2 foi analisada a demografia de populações a partir de duas espécies, *Cyathea abbreviata* I. Fern. e *Cyathea praecincta* (Kunze) Domin, determinando quais aspectos demográficos estão envolvidos na persistência em seus habitats. As relações entre os fatores microambientais e os aspectos populacionais foram avaliadas através de modelos lineares generalizados mistos e para a demografia foi aplicada a análise de modelos populacionais matriciais. No geral, as populações apresentaram proporção de juvenis superando a proporção de indivíduos maduros, indicando uma boa regeneração. Foi observado que o microambiente influenciou na estrutura populacional, indicando o determinismo ambiental como um fator atuante na estruturação destas populações. As análises demográficas evidenciaram uma taxa de crescimento finita menor que um, indicando declínio populacional de *C. abbreviata* e *C. praecincta*, com a sobrevivência dos juvenis considerada como estágio chave da história de vida das espécies. Os resultados obtidos indicaram que a persistência das populações analisadas não está severamente ameaçada, sendo capazes de regenerar em seus habitats. No entanto, devido ao atual cenário de mudanças antropogênicas que acomete a Floresta Atlântica Nordestina, estabelecer um programa de monitoramento a longo prazo destas e de outras populações de Cyatheaceae, centrado nos principais dados detectados nas análises abordadas nesta tese, se torna essencial na manutenção destas espécies nesta região, que apresentam poucos registros em inventários florísticos e com espécies funcionalmente importantes na regeneração da vegetação.

Palavras-chaves: traqueófitas; características da população; ecossistema tropical; ecologia.

ABSTRACT

The factors that control species survival can be identified through variations in the proportions of individuals in various developmental classes and in the vital rates (birth, reproduction, growth, and death) of plant populations. Making future predictions regarding the persistence of subsequent generations of these populations is made possible by analyses of these population features, which also provide vital information on the history of species regeneration in their habitat. Therefore, the goal of this thesis was to investigate the elements that let the persistence of Cyatheaceae species in Atlantic Forest remnants in Northeast Brazil. The first chapter examined the effects of microenvironmental factors on the structure, densities, and population sizes of five species of Cyatheaceae that were distributed among five fragments, as well as the regeneration state of these populations. In Chapter 2, the demography of two species, *Cyathea abbreviata* I. Fern. and *Cyathea praecincta* (Kunze) Domin, was examined in order to ascertain what demographic factors are responsible for the persistence in their habitats. Relationships between microenvironmental factors and population-related characteristics were evaluated using Generalized Linear Mixed Models, and an analysis of matrix population models was used for the study of demography. In general, populations showed a higher proportion of juvenile than mature individuals, indicating a good regeneration. It was shown that the microenvironment had an impact on population structure, indicating environmental determinism as a factor active in the organization of these populations. The demographic analyses showed a finite population growth rate lower than one, indicating a population decline in *C. abbreviata* and *C. praecincta*, with the survival of the young being regarded as the key stage in the life history of the species. These results show that the populations under study are capable of regenerating in their natural environments, suggesting that their ability to persist is not seriously threatened. However, due to the current scenario of anthropogenic changes that affect the Northeastern Atlantic Forest, establishing a long-term monitoring program for these and other Cyatheaceae populations centered on the key data from the analyses covered in this thesis becomes crucial in order to maintain these species in this region, which have few records in floristic inventories and with functionally important species in the regrowth of vegetation.

Key-words: tracheophyta; population characteristics; tropical ecosystem; ecology.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

ESTRUTURA DAS POPULAÇÕES VEGETAIS E FATORES MICROAMBIENTAIS

- Figura 1 – Localizações geográficas das áreas de estudo na Floresta Atlântica, estados de Alagoas e Pernambuco, nordeste do Brasil. 29
- Figura 2 – Estágios de desenvolvimento de *Cyatheaceae* em remanescentes de Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. A = estágio juvenil; B = estágio imaturo; C = estágio maduro inicial; D = estágio maduro. 31
- Figura 3 – Diagrama biplot da Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando as relações entre as variáveis ambientais e suas contribuições (%) para os dois primeiros eixos, bem como a distribuição dos microhabitats em relação à regeneração no espaço ambiental multivariado para as 14 populações de *Cyatheaceae* em remanescentes de Floresta Atlântica Atlântica, nordeste do Brasil. 36
- Figura 4 - Diagrama biplot da Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando as relações entre as variáveis ambientais e suas contribuições (%) para os dois primeiros eixos, bem como a distribuição dos microhabitats em relação à regeneração no espaço ambiental multivariado para as 14 populações de *Cyatheaceae* em remanescentes de Floresta Atlântica, nordeste do Brasil. RM = regeneração moderada; BR = boa regeneração; RI = regeneração insuficiente 38

DINÂMICA POPULACIONAL DAS ESPÉCIES ENDÊMICAS *CYATHEA ABREVIATA* E *CYATHEA PRAECINCTA* EM UMA FLORESTA TROPICAL SUBMONTANA, BRASIL

- Figura 1 – (A) Ciclo de vida de *Cyathea abbreviata* e *C. praecincta*. Os números representam diferentes estágios de desenvolvimento: recrutados (0), juvenis (1), imaturos (2) e reprodutivos (3). As setas representam transições possíveis entre os três estágios (G), incluindo permanência (S) e fecundidade (F). (B) Elementos de transição da matriz A que representam fecundidade (F), sobrevivência (S) e crescimento (G). J=Juvenis, I=Imaturos e R=Reprodutivos 57

LISTA DE TABELAS

ESTRUTURA DAS POPULAÇÕES VEGETAIS E FATORES MICROAMBIENTAIS

Tabela 1 –	Populações de Cyatheaceae encontradas em cinco remanestes florestais localizados na Floresta Atlântica, nordeste do Brasil	28
Tabela 2 –	Fatores ambientais e suas correlações com os dois primeiros eixos (PCs) da Análise de Componentes Principais de 14 populações de Cyatheaceae na Floresta Atlântica, nordeste do Brasil	34
Tabela 3 –	Modelos lineares generalizados mistos da relação entre densidade e tamanho populacional e proporção de indivíduos por classes de desenvolvimento de populações de Cyatheaceae na Floresta Atlântica, nordeste do Brasil. Estimativas, erros padrão e direções (+, positivo, –, negativo) dos efeitos de cada variável são fornecidos apenas para os fatores ambientais com influência significativa. ** $p < 0,01$, n.s.: não significativo	35
Tabela 4 –	Modelos lineares generalizados mistos mais bem classificados ($\Delta AICc < 2$) da relação entre os aspectos populacionais e fatores ambientais de populações de Cyatheaceae na Floresta Atlântica, nordeste do Brasil. Estimativas padronizadas médias (β), direções (+, positivo, –, negativo) e importância relativa (RVI) dos efeitos de cada variável são fornecidos apenas para os fatores ambientais com influência nos melhores modelos de acordo com os Critérios de Informação de Akaike (AICc)	38

DINÂMICA POPULACIONAL DAS ESPÉCIES ENDÊMICAS *CYATHEA ABREVIATA* E *CYATHEA PRAECINCTA* EM UMA FLORESTA TROPICAL SUBMONTANA, BRASIL

Tabela 1 –	Matrizes de projeção e matrizes de elasticidade para as transições anuais de 2018 a 2019 e a matriz média para as populações de <i>Cyathea abbreviata</i> e <i>Cyathea praecincta</i> e sua distribuição de estágios estáveis	60
Tabela 2 –	Taxas anuais de crescimento do cáudice de espécies de Cyatheaceae nos neotropicos	61

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AICc	Critério de informação de Akaike corrigido para amostra pequena
CD	Índice de cobertura do dossel
CN	Relação entre carbono e nitrogênio
CTC	Capacidade efetiva de troca catiônica
DC	Declividade do terreno
GLAMA	Gap Light Analysis Mobile Application
GLMM	Modelos lineares generalizados mistos
SA	Relação entre silte e argila
PCA	Análise de componente principal
SAl	Saturação por alumínio
SB	Saturação por bases
SNa	Saturação por sódio
SoB	Soma de bases trocáveis
MO	Teor de matéria orgânica

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	16
2.1	ESTRUTURA DAS POPULAÇÕES VEGETAIS E FATORES MICROAMBIENTAIS	16
2.2	DINÂMICA POPULACIONAL DE ESPÉCIES VEGETAIS	19
2.3	CYATHEACEAE	22
3	EFEITO DA ESTRUTURA DO MICROHABITAT NOS PADRÕES POPULACIONAIS DE CYATHEACEAE EM REMANESCENTES DA FLORESTA ATLÂNTICA BRASILEIRA	25
4	DINÂMICA POPULACIONAL DAS ESPÉCIES ENDÊMICAS CYATHEA ABREVIATA E CYATHEA PRAECINCTA EM UMA FLORESTA TROPICAL SUBMONTANA, BRASIL	53
5	CONCLUSÕES	70
	REFERÊNCIAS	72

1 INTRODUÇÃO

Diante do atual cenário de mudanças ambientais, entender os fatores que determinam a persistência das populações em seus habitats se torna essencial para avaliar a futura sobrevivência das espécies. Os estudos das características das populações de plantas podem auxiliar na manutenção do equilíbrio dos ecossistemas, uma vez que em um ecossistema os componentes estão entrelaçados em uma rede complexa de interdependência, onde o desaparecimento de uma espécie compromete as condições de vida de várias outras espécies (MACIEL, 2007). Neste sentido, a conservação de qualquer espécie em particular na natureza só será bem sucedida através da manutenção de suas populações constituintes (SIMBERLOFF, 1988; PRIMACK, 1995; MEFFE; CARROLL, 1997). Essa visão surge da concepção de que a população é a unidade ecologicamente e evolutivamente funcional (PULLIAM; DUNNING, 1997), e que a variabilidade genética, os processos ecológicos e evolutivos e o funcionamento do ecossistema são dependentes da presença de populações naturais autossustentáveis (MEFFE; CARROLL, 1997).

A perpetuidade de sucessivas gerações dentro de uma população pode ser assegurado através da sua regeneração (ZEGEYE; TEKETAY; KELBESSA, 2011), um processo complexo do ecossistema que envolve reprodução assexuada e sexuada, dispersão e estabelecimento em relação a fatores ambientais (PARROTTA; TURNBULL; JONES, 1997; BARNES et al., 1998; FAN et al., 2018). A regeneração de espécies de plantas compreende a produção e dispersão de sementes ou esporos, sua germinação e posterior crescimento das fases juvenis até atingirem a maturidade e começarem a se reproduzir sexualmente. Assim, o sucesso da regeneração pode ser previsto com base no crescimento individual e fecundidade (GUEDJE et al., 2003) e através da estrutura de suas populações, podendo ser caracterizada pela presença de indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento (POKHRIYAL et al., 2010).

De uma forma geral, a regeneração natural das plantas é um processo que inclui algumas conexões importantes da história da vida, como nascimento, transições entre as fases do ciclo de vida e morte dos indivíduos, aspectos que regem a dinâmica populacional (CASWELL, 2001). As abordagens acerca da dinâmica populacional têm como objetivo entender as mudanças em uma determinada população ao longo do tempo e do espaço (GIBSON, 2002) e permitem projetar as consequências a longo prazo através das tendências populacionais atuais em termos de estrutura e crescimento populacional (CASWELL, 2001).

Estudos ecológicos acerca das características estruturais e demográficas das populações vegetais se encontram no centro da ecologia de populações de plantas (CHAPMAN; REISS, 2001; GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009). Entender os fatores que impulsionam a dinâmica populacional e que estruturam as populações nos habitats é especialmente importante em áreas marcadas pela intensa fragmentação da vegetação. Um dos principais efeitos da fragmentação é a dramática alteração das condições abióticas (GEHLHAUSEN; SCHWARTZ; AUGSPURGER, 2000), resultando na redução da qualidade e quantidade de habitats adequados para a manutenção de populações vegetais (HODGSON et al., 2011). Nos trópicos, florestas anteriormente contínuas foram reduzidas a manchas florestais espacialmente segregadas, resultando em mudanças na qualidade e quantidade de habitats adequados para a manutenção de populações vegetais (FAHRIG, 2003).

A Floresta Atlântica é a segunda maior floresta tropical do continente americano, estendendo-se quase continuamente ao longo da costa brasileira, interior sul e leste do Paraguai e nordeste da Argentina (TABARELLI et al., 2005). Considerada um dos mais importantes hotspot de biodiversidade (MYERS et al., 2000), a Floresta Atlântica localizada no Brasil teve sua cobertura vegetal reduzida a fragmentos florestais isolados em uma matriz de monocultura, fazendas de gado e áreas urbanas, que compreende apenas entre 11,4% e 16% de sua área original (RIBEIRO et al., 2009). A porção norte deste domínio está atualmente reduzida a uma pequena fração de sua extensão original pré-colombiana, com altos níveis de fragmentação florestal que remontam ao século XVI (GALINDO-LEAL; CAMARA, 2003). Neste sentido, informações sobre os aspectos de suas populações podem contribuir no desenvolvimento de planos de conservação para espécies funcionalmente importantes na regeneração da vegetação, como as espécies de samambaias arborescentes.

As samambaias arborescentes formam um clado bem estabelecido dentro das samambaias leptosporangiadas que dominam a ordem Cyatheales (KORALL et al., 2006; CHRISTENHUSZ; ZHANG; SCHNEIDER, 2011). Nos neotrópicos, a maioria das espécies de samambaias arbóreas pertence a Cyatheaceae ou Dicksoniaceae (Pteridophyte Phylogeny Group 1, 2016). Cyatheaceae é a família com maior riqueza, englobando aproximadamente 640 espécies em todo o mundo (LARGE; BRAGGINS, 2004; KORALL et al., 2006; SMITH et al., 2006). A maioria de suas espécies apresentam estruturas semelhantes a troncos, denominados de cáudice compreendendo uma base colunar e um manto de raízes adventícias, e uma região superior de estipes mortos (ROBERTS; DALTON; JORDAN, 2005). As características únicas

de seus cáudices aumentam a área disponível para a germinação e o estabelecimento de espécies epífitas e hemiepífitas que seriam incapazes de se estabelecer em serrapilheira profunda, além de fornecerem vantagens acima do solo da floresta para as plântulas, onde podem ser protegidas de herbivoria, baixos níveis de luz e baixa fertilidade do solo (COOMES et al., 2005; WARDLE et al., 2006; GAXIOLA; BURROWS; COOMES, 2008).

No Brasil, Cyatheaceae é representada por 59 espécies, com 15 endêmicas para o país, estas últimas restritas à Floresta Atlântica brasileira (PIETROBOM et al., 2020). Nas florestas tropicais brasileiras, a maioria dos trabalhos com Cyatheaceae apenas apresentam dados sucintos sobre a ecologia de suas espécies (e.g. AMBRÓSIO; BARROS, 1997; PIETROBOM; BARROS, 2006; KOZERA; RODRIGUES; DITTRICH, 2009; PEREIRA et al., 2013; ATHAYDE FILHO; FELIZARDO, 2010; GONZATTI et al., 2014; MACEDO; GOÉS-NETO; NONATO, 2012; PACIENCIA; PRADO, 2005; SCHWARTSBURD; LABIAK, 2007; HIRAI; PRADO, 2014; OLIVEIRA et al., 2019). Os estudos populacionais que abordam especificamente os aspectos ecológicos dos representantes dessa família se concentram nas regiões sul e sudeste do país, abordando, principalmente, a caracterização estrutural de suas populações (SCHMITT; WINDISCH, 2001; 2005; 2007; 2012; LEHN; RESENDE; 2007; LEHN; LEUCHTENBERGER, 2008; SCHMITT; SCHNEIDER; WINDISCH, 2009). Nas formações florestais de Floresta Atlântica situadas na região nordeste, estes estudos abordaram apenas as características fenológicas e estruturais de uma única espécie (SILVA et al., 2017; 2018). De uma forma geral, as relações entre variáveis ambientais e a estrutura populacional de samambaias foram investigadas por Tuomisto, Donink e Ruokolainen (2019) na Amazônia. No entanto, os autores não descreveram exclusivamente sobre as samambaias arborescentes, descrevendo a influência do microhabitat sobre as espécies de samambaias como um todo.

A taxa de desaparecimento de indivíduos e populações nas florestas tropicais é alarmante e, em muitos casos, com dados quantitativos limitados ou inexistentes para apoiar ações de conservação (MANDUJANO et al., 2015). Diante deste contexto, o presente trabalho envolve estudos de populações de samambaias arborescentes da família Cyatheaceae ocorrentes na Floresta Atlântica na porção localizada ao norte do Rio São Francisco. O primeiro capítulo investigou o status de regeneração das populações e a influência dos fatores microambientais sobre os aspectos populacionais densidade, tamanho e estrutura populacional de cinco espécies. O segundo capítulo tem como objetivo analisar a dinâmica populacional de duas populações de Cyatheaceae pertencentes a duas espécies endêmicas da Floresta Atlântica brasileira.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 ESTRUTURA DAS POPULAÇÕES VEGETAIS E FATORES MICROAMBIENTAIS

Nas últimas décadas, os padrões estruturais de espécies vegetais, principalmente aquelas sob risco de extinção, vem sendo evidenciadas em numerosos estudos (e.g. WILLEMS; MELSER, 1998; HEGLAND; LEEUWEN; OOSTERMEIJER, 2001; WONG; TICKTIN, 2014). As estruturas das populações vegetais são descritas de acordo com alguns critérios relacionados à proporção, frequência, densidade ou número de indivíduos em determinadas classes de tamanho, ontogenéticas, diamétricas ou etárias (RICKLEFS, 2003; GUREVITCH; SCHEINER; FOX, 2009). A distribuição dos indivíduos em classes de tamanho tem sido frequentemente usada nos estudos com plantas vasculares, uma vez que as diferenças no tamanho dos indivíduos podem ser causadas diretamente ou por diferenças nas taxas de crescimento devido a diferenças de idade, variação genética, heterogeneidade de recursos, herbivoria ou competição (WEINER, 1985), ou porque a sobrevivência e a fecundidade parecem ser principalmente determinados pelo tamanho e estágio de desenvolvimento, ao invés da idade dos indivíduos dentro de uma população de plantas (WERNER; CASWELL, 1977; SILVERTOWN; CHARLESWORTH, 2001; GALAL, 2011).

Gatsuk et al. (1980) usaram o termo “estados de idade” para classificar os indivíduos em uma base ontogenética ou de desenvolvimento. Eles criaram um esquema de classificação que usa critérios biológicos para indicar o estado de desenvolvimento de uma planta (por exemplo, sementes, mudas, juvenis e adultos). Segundo esses autores, o estado de idade de um indivíduo pode ser definido por um complexo de características quantitativas e qualitativas, comumente caracterizado pelo aparecimento de estruturas ausentes em estágios iniciais de desenvolvimento. No entanto, conforme discutido por Wellington e Noble (1985), o uso do termo “idade” não é muito adequado, pois, conforme Gatsuk *et al.* (1980) apontaram, muitas vezes não há relação entre o “estado de idade” biológico de uma planta e sua idade propriamente dita.

Por ter um significado maior do que a distribuição por tamanho ou idade dos indivíduos, alguns estudos, principalmente com plantas perenes, distribuem os indivíduos de uma população em estágios do ciclo de vida na caracterização da estrutura de suas populações (e.g. BHARALI; PAUL; KHAN, 2013; KIENBERG; BECKER, 2017; LESTARI; ASIH, 2017; VELASCO-GARCÍA et al., 2017; SA; SCARIOT; FERREIRA, 2020). Esta forma de caracterizar a estrutura populacional pode elucidar períodos de reprodução bem-sucedida, de

alta ou baixa sobrevivência e se a população está em declínio ou em expansão (MOLLES, 2008). Por exemplo, a estrutura populacional caracterizada por um menor número de indivíduos juvenis em comparação com indivíduos maduros sugere que a regeneração é insuficiente para a manutenção da população, enquanto a ausência desta fase representa que a população não está regenerando (RAHMAN et al., 2011). Por outro lado, a presença abundante de indivíduos juvenis sustenta o debate sobre a persistência de populações, fundamentado na premissa de que populações autorregenerativas possuem estruturas com declínio monotônico (LEAK, 1965; CONDIT et al., 1998). Uma população com estrutura em declínio monotônico é caracterizada por uma maior frequência de indivíduos juvenis e um decréscimo gradual de indivíduos nos estágios subsequentes, uma estrutura que se encaixa na forma de uma distribuição log-normal (SILVERTOWN; CHARLESWORTH, 2001, SOLIS-MONTERO; FLORES-PALACIOS; CRUZ-ANGON, 2005), também conhecida como distribuição de tamanho/estágio em forma de J-reverso (LEAK, 1965). Essa distribuição dos estágios de desenvolvimento resulta do equilíbrio entre recrutamento contínuo e transição contínua para as classes subsequentes, determinadas pelo crescimento e mortalidade aproximadamente constante ao longo da distribuição de tamanho (WIEGAND et al., 2000), uma premissa nem sempre preenchida em populações naturais (WRIGHT et al., 2003). Assim, investigar a estrutura de populações naturais representa a maneira mais rápida de avaliar o status de regeneração de uma população em um determinado local (PETERS, 1994).

Nas últimas décadas, uma considerável atenção foi dedicada na caracterização da estrutura das populações para identificar as preferências ecológicas das espécies e suas relações com o microhabitat (e.g. COLLING; MATTHIES; RECKINGER, 2002; BRANCALION et al., 2012; MUNCACIU et al., 2010; MAURICE et al., 2012; LESTARI; ASIH, 2017; MARDARI et al., 2019; SA; SCARIOT; FERREIRA, 2020). Estas abordagens se baseiam na teoria da história de vida, que prediz que mudanças no ambiente e respostas adaptativas a essas mudanças influenciam os processos populacionais e tendem a variar a densidade e a estrutura de uma população (RICKLEFS, 2003). As alterações na estrutura microambiental, quando ultrapassam a tolerância fisiológica das espécies, podem inviabilizar o recrutamento de espécies de plantas vasculares, seja pela sensibilidade dos indivíduos mais jovens ou pela escassez de locais adequados para a germinação e o estabelecimento de novos indivíduos (BENITEZ-MALVIDO, 1998; BACH; KELLY; HAZLETT, 2005). Neste sentido, as previsões de persistência da população requerem uma compreensão de como os aspectos populacionais, como a estrutura,

variam dependendo da heterogeneidade do microhabitat (RUBIO-SALCEDO, MERINERO; MARTÍNEZ, 2015).

Nos trópicos, a relação entre aspectos ambientais e os padrões estruturais das populações vegetais se concentraram em caracterizar a estrutura populacional em habitats distintos, analisando a variação dos estágios de desenvolvimento/tamanho nos ambientes (e.g. SOUZA; MARTINS; MATOS, 2000; PIECHOWSKI; GOTTSBERGER 2008; MOREL et al., 2014; IRALU; PAO; UPADHAYA, 2020). Esses estudos indicaram um impacto relativo do tipo de habitat em determinadas classes estruturais das populações, mas não apresentam um sinal claro da real influência de diferentes componentes do habitat nos diferentes estágios de desenvolvimento. A maioria dos estudos existentes trataram de plantas produtoras de sementes e consideravelmente menos se sabe sobre esses tipos de interações em populações de samambaias. Nas florestas tropicais brasileiras, o conhecimento do padrão estrutural da maioria das espécies de samambaias, bem como dos fatores que as influenciam, ainda é pouco estudado, o que gera diversas lacunas de conhecimento sobre o assunto (MALLMANN; ROCHA; SCHMITT, 2013).

2.2 DINÂMICA POPULACIONAL DE ESPÉCIES VEGETAIS

A extinção de espécies é um tema de debate de diversos estudos ecológicos, cujas abordagens buscam elucidar os requisitos para persistência de suas populações (SHAFFER, 1990). O destino de uma espécie em um determinado local pode ser expresso em termos da variação nas taxas vitais de suas populações constituintes, que envolvem aspectos chaves como recrutamento, crescimento dos indivíduos e mortalidade (WATKINSON; POWEL, 1997). Tais aspectos descrevem a dinâmica de uma população, que tenta fornecer uma explicação para as variações ao longo do tempo no tamanho e estrutura observados nas populações biológicas (CASWELL, 2001; MENGES, 2000; MORRIS; DOAK, 2002). Nessa perspectiva, considerável atenção empírica se concentrou em caracterizar a dinâmica de diversas populações vegetais, principalmente de espécies endêmicas e ameaçadas.

As análises demográficas, que incluem a dinâmica populacional, surgiram durante o século 19, com o trabalho de Verhulst (1838) apontado como o primeiro tratamento matemático utilizado nas estatísticas populacionais. Acredita-se que a contribuição de Verhulst tenha sido a primeira explicação do que hoje se considera o modelo de equação logística ou a curva em forma de S (VOGELS et al., 1975). No século seguinte, alguns outros métodos de modelagem populacional foram incorporadas nos estudos demográficos, incluindo equações de diferenças (e.g. MAY, 1975), modelos baseados em indivíduos (e.g. van WINKLE; ROSE; CHAMBERS, 1993) e modelos matriciais (e.g. LESLIE, 1945; LEFKOVITCH, 1965). Os modelos de matriz populacional foram introduzidos com a ideia de projetar um tamanho populacional estruturado (modelos baseados em idade) em etapas distintas no futuro (LEWIS, 1942). Atualmente, tais modelos permitem categorizar uma população em diferentes estágios de desenvolvimento, onde os indivíduos podem avançar, permanecer no mesmo estágio, crescer, reproduzir ou regredir um estágio em cada intervalo de tempo (TOWNSEND, BEGON; HARPER, 2010). A taxa de crescimento populacional (λ) é um índice de como uma população é projetada para crescer ($\lambda > 1$), declinar ($\lambda < 1$) ou permanecer estável ($\lambda = 1$), se as condições abióticas sob as quais a população foi estudada não mudarem (CASWELL, 2001). A taxa de crescimento populacional, que integra os efeitos combinados de fatores extrínsecos e intrínsecos em uma única medida de aptidão populacional (SIBLY; HONE, 2002), é uma das métricas demográficas mais utilizadas para avaliar o desempenho populacional e o risco de extinção (TULJAPURKAR; ORZACK 1980; CASWELL, 2001; RAMULA et al., 2008; BUCKLEY et al., 2010; CRONE et al., 2011).

O aumento total no tamanho populacional é representado pela soma das contribuições de cada indivíduo durante certo intervalo de tempo (TOWNSEND, BEGON; HARPER, 2010). A importância relativa das transições demográficas de permanência (sobrevivência), progressão e retrocesso, bem como as contribuições per capita da fecundidade, para o λ são obtidas através das análises de elasticidade (de KROON et al. 1986). Essa métrica é utilizada principalmente para avaliar e comparar as contribuições relativas de parâmetros populacionais como sobrevivência, crescimento e fecundidade para as taxas de crescimento populacional em estágios específicos da história de vida da população (de KROON; van GROENENDAEL; EHRLÉN, 2000; HEPPELL; PFISTER; de KROON, 2000). Após a taxa de crescimento populacional, é a métrica demográfica mais comumente utilizada em estudos populacionais de plantas (FRANCO; SILVERTOWN, 2004; RAMULA et al., 2008).

Os modelos matriciais foram utilizadas primeiramente para o estudo de populações humanas (LEWIS, 1942), mas foi transformada por um número impressionante de melhorias e modificações, tornando-se uma ferramenta moderna indispensável para análises ecológicas. Lefkovitch (1965) ampliou o uso desses modelos adicionando a ideia de agrupar indivíduos em estágios de desenvolvimento. O modelo de matriz populacional de Lefkovitch assume que um indivíduo em um determinado estágio pode morrer, permanecer no mesmo estágio ou crescer e se reproduzir a cada intervalo de tempo, com probabilidades fixas para cada classe (CASWELL, 2001). Este modelo permite a projeção do crescimento populacional sob diferentes cenários teóricos, avaliando a contribuição dos diferentes processos demográficos que ocorrem ao longo do ciclo de vida (SILVERTOWN et al., 1993).

O modelo matricial de Lefkovitch tem sido o mais amplamente utilizado na modelagem de populações naturais em espécies de plantas, principalmente em estudos com espécies de angiospermas herbáceas (e.g. COLLING; MATTHIES, 2006; DICKINSON et al., 2007; SULIS et al., 2018; COGONI et al., 2019) e arbóreas (e.g. SHEN et al., 2008; BALDAUF et al., 2015; ROSA; SAMPAIO; MARTINS, 2019; YANG et al., 2021), assim como de gimnospermas (e.g. RIGG et al., 2010; SOUSA et al., 2017; CASTILLO-LARA; OCTAVIO-AGUILAR; DE-NOVA, 2018; BERNARDI et al., 2019). Até o presente momento, apenas o estudo de Bucharová et al. (2010) aplicou este modelo em espécies de samambaias. De uma forma geral, poucos estudos demográficos foram realizados para samambaias (BREMER, 2004; BREMER; JONGEJANS, 2010; ROE-ANDERSEN; SOUTHWORTH, 2017), tornando limitada a comparação acerca dos aspectos que regem a dinâmica das populações deste grupo.

As samambaias apresentam uma alternância de gerações durante seu ciclo de vida, existindo duas fases heteromórficas: o gametófito e o esporófito. Os gametófitos são geralmente imperceptível na natureza e diferem em requisitos ecológicos da fase esporofítica (FARRAR, 1967; PECK; PECK; FARRAR, 1990). Estas características provavelmente impediram avaliações detalhadas da dinâmica populacional em alguns estudos e, em particular, podem ter limitado o uso de modelos de matriz de transição em populações de samambaias. Problemas semelhantes podem ser encontrados em plantas com sementes, cujas sementes germinam em locais inacessíveis, como rochas nuas ou fendas rochosas (DINNÉTZ; NILSSON, 2002; FORBIS; DOAK, 2004; GARCÍA, 2008). Nesses casos, tais estudos demográficos ignoram a germinação e os estágios iniciais do ciclo de vida nos modelos e utilizam apenas os indivíduos juvenis e suas transições até a fase madura.

Embora as comparações sejam imprecisas, há algumas conclusões gerais extraídas dos estudos demográficos com populações de samambaias que se comparam com dados obtidos em análises de grupos de plantas vasculares de vida-longa. Dentre eles, se destaca a fecundidade como o processo demográfico que menos contribui para o crescimento populacional (e.g. *Asplenium adulterinum* e *A. cuneifolium*, BUCHAROVÁ; MÜNZBERGOVÁ; TÁJEK, 2010; *Pterocereus gaumeri*, MÉNDEZ *et al.*, 2004; *Liatris ohlingerae*, TYE *et al.*, 2016). A maioria das mudanças proporcionais na taxa de crescimento populacional em espécies de vida longa é causada pela permanência dos indivíduos em um mesmo estágio (e.g. MÉNDEZ *et al.*, 2004; KOOP; HORVITZ, 2005; COGONI *et al.*, 2019). Neste sentido, a sobrevivência e a transição entre os estágios de desenvolvimento podem ser os processos demográficos com maior contribuição para as taxas de crescimento populacional de espécies de samambaias. Observações distintas sobre diversos aspectos da história de vida estão disponíveis para várias espécies de samambaias (e.g. estabelecimento de esporófito, BROCK *et al.*, 2019; fenologia, MÜLLER *et al.*, 2019), mas estudos demográficos baseados em modelagens são necessários antes que possamos categorizar ainda mais seus padrões populacionais.

2.3 CYATHEACEAE

As samambaias arborescentes (Cyatheales), com seu hábito arbóreo característico e folhas grandes e compostas, compõem a segunda maior ordem de samambaias (ca. 660 espécies; SMITH et al., 2008). Suas espécies são consideradas os elementos mais conspícuos das florestas tropicais e subtropicais, representando 5,6% do total de espécies de samambaias existentes conhecidas (LARGE; BRAGGINS, 2004; SHARPE; MEHLTRETER, 2010). Oito famílias são consideradas dentro de Cyatheales e todas estão distribuídas no Novo Mundo (Cibotiaceae, Culcitaceae, Cyatheaceae, Dicksoniaceae, Loxomataceae, Metaxyaceae, Plagiogyriaceae e Thyrsopteridaceae; SMITH et al., 2008). Cyatheaceae Kaulf. se apresenta como a família com maior diversidade dentre as samambaias arborescentes, com aproximadamente 640 espécies em todo o mundo (LARGE; BRAGGINS, 2004; KORALL et al., 2006; SMITH et al., 2006). A análise filogenética sugere que Cyatheaceae pode ser dividida em quatro linhagens no nível de gênero: *Cyathea*, *Sphaeropteris*, *Alsophila*, *Gymnosphaeris* (KORALL; PRYER, 2014).

A origem de Cyatheaceae remonta ao final do Jurássico (PRYER et al., 2004; KORALL; PRYER, 2014), com os nós mais profundos divergindo no Cretáceo (JANSSEN et al., 2008). Evidências recentes apontam para o isolamento histórico como um importante mecanismo de diferenciação de suas espécies, mostrando que os padrões de distribuição global dessa família são consistentes com a fragmentação de Gondwana (KORALL; PRYER, 2014). Atualmente, suas espécies estão distribuídas nos trópicos úmidos e no hemisfério sul temperado (LEHNERT, 2009), regiões em que as temperaturas mínimas raramente caem abaixo de zero e as chuvas são abundantes e uniformemente distribuídas ao longo do ano (WATKINS; MACK; MULKEY, 2007; BYSTRIAKOVA; SCHNEIDER; COOMES, 2011). As florestas nubladas da América tropical abrigam a maioria das espécies de Cyatheaceae, principalmente na Mesoamérica, norte dos Andes, sudeste do Brasil e Antilhas (ARENS; BARACALDO, 1998; ARENS, 2001; KLUGE; KESSLER, 2001; RAMÍREZ-BARAHONA; LUNA-VEJA; TEJERO-DÍEZ, 2011).

Viana et al. (2020) indicaram que o clado monofilético de Cyatheaceae pode diferir em requisitos ecológicos de seus parentes herbáceos. Temperatura e precipitação estão correlacionados com a distribuição de seus representantes em escala global (BYSTRIAKOVA; SCHNEIDER; COOMES, 2011). Em escala local, uma variedade de condições hidrológicas e químicas do solo, declividade do terreno e incidência de luz são relacionados à ocorrência de

esporófitos de Cyatheaceae (e.g. ARENS, 2001; JONES et al., 2007; BROCK; PERRY; BURNS, 2016; HO et al., 2016). Apesar deste conjunto de informações acerca dos requisitos microambientais associado a estas samambaias arborescentes, ainda há uma carência de estudos sobre a influência dos fatores microambientais nos parâmetros populacionais de suas espécies (i.e. PÉREZ-PAREDES; SÁNCHEZ-GONZÁLES; TEJERO-DÍEZ, 2014)

Os representantes de Cyatheaceae atuam na dinâmica dos ecossistemas através da sua influência na regeneração de espécies lenhosas e ciclagem de nutrientes (BROCK; PERRY; BURNS, 2016). Além disso, contribuem para o processo de sucessão ecológica (ARENS; BARACALDO, 2000) e para o estoque de biomassa em florestas tropicais, respondendo por mais de 6% da biomassa aérea total em locais com grande densidade de indivíduos (MEDEIROS; AIDAR, 2011). Suas espécies apresentam geralmente um tronco longo e ereto, muitas vezes rígido e espinhoso, e coberto por um manto de raízes adventícias (LARGE; BRAGGINS, 2004). Devido a este manto radicular, Cyatheaceae desempenha um papel importante em seus habitats, particularmente por fornecer microhabitat adequado para muitas espécies de epífitas vasculares, algumas delas ocorrendo exclusivamente em seus cáudices (WAGNER; MENDIETA-LEIVA; ZOTZ, 2015), e abrigo para espécies de invertebrados, briófitas, líquens e fungos (e.g. MORAN; KLIMAS; CARLSEN, 2003; SCHMITT; WINDISCH 2005; 2010; FRAGA; SILVA; SCHMITT, 2008).

As espécies de Cyatheaceae são elementos abundantes nas florestas tropicais e subtropicais (RANIL et al., 2011; BROCK; PERRY; BURNS, 2016) e por vezes estabelecem florestas monodominantes (GASPER et al., 2011). Nas florestas subtropicais brasileiras, suas espécies figuram entre as espécies arborescentes mais abundantes sob o dossel florestal (e.g. LINGNER; SCHORN; VIBRANS, 2013; SCHWARTZ; GASPER, 2020). No entanto, a intensa fragmentação de seus habitats aliado à exploração para fins comerciais acarretaram no esgotamento de algumas populações naturais (WINDISCH, 2002). Na unidade biogeográfica do Nordeste da Floresta Atlântica, região mais fragmentada e perturbada deste domínio (RANTA et al., 1998; SILVA; TABARELLI, 2000), são registradas 11 espécies, representando a única família de samambaias arborescentes, com sete endêmicas da Floresta Atlântica (PIETROBOM et al., 2020). Suas espécies figuram com poucos registros em inventários florísticos quando comparadas a outras espécies de samambaias (e.g. AMBRÓSIO; BARROS, 1997; PIETROBOM; BARROS, 2006; KOZERA; RODRIGUES; DITTRICH, 2009; PEREIRA et al., 2013; ATHAYDE FILHO; FELIZARDO, 2010; GONZATTI et al., 2014;

MACEDO; GOÉS-NETO; NONATO, 2012; PACIENCIA; PRADO, 2005; SCHWARTSBURD; LABIAK, 2007; HIRAI; PRADO, 2014) e não se tem conhecimento sobre o atual status de suas populações. Os estudos referentes às características populacionais das espécies de Cyatheaceae da Floresta Atlântica Nordestina são importantes ferramentas para a implementação de planos de conservação de suas populações naturais, sendo essenciais para avaliar a futura sobrevivência destas espécies.

3 EFEITO DA ESTRUTURA DO MICROHABITAT NOS PADRÕES POPULACIONAIS DE CYATHEACEAE EM REMANESCENTES DA FLORESTA ATLÂNTICA BRASILEIRA (*)

Mayara M. Silva⁽¹⁾ & Iva C. L. Barros⁽¹⁾

(*) Artigo a ser enviado ao periódico Folia Geobotanica. Formatação realizada segundo as normas do periódico.

⁽¹⁾ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, 50560 901, Recife, Pernambuco, Brasil.

Resumo

Compreender como os fatores ambientais locais afetam os parâmetros das populações vegetais são cruciais para a conservação da biodiversidade, especialmente em ambientes severamente antropizados. No presente estudo, foi analisado o status de regeneração e os efeitos das condições microambientais na estrutura, densidade e tamanho de populações de Cyatheaceae na Floresta Atlântica, nordeste do Brasil. Os parâmetros populacionais e microambientais foram obtidas de 14 populações de cinco espécies de Cyatheaceae em cinco remanescentes florestais. Para identificar a relação entre os estágios de desenvolvimento, tamanho e densidade das populações com os fatores ambientais locais, foram utilizados inferências de modelos lineares generalizados mistos (GLMM). De uma forma geral, as populações apresentaram proporção de juvenis superando a proporção de maduros na maioria das populações com regeneração variando entre ‘moderada’ ou ‘boa’ na maioria das populações. Foi observado que a estrutura das populações e o status de regeneração podem ser explicados pela variação na estrutura microambiental. Estes resultados indicam que os locais apresentam condições favoráveis a persistência das populações e destacam um papel proeminente da filtragem ambiental na regulação dos parâmetros populacionais de Cyatheaceae na Floresta Atlântica.

Palavras-chave: conservação; populações de plantas; demografia; florestas tropicais; reservas ecológicas.

Introdução

A organização das comunidades e a manutenção da diversidade podem ser discutidas a partir de avaliações populacionais (Matthies et al. 1995). A regeneração de populações naturais possibilita a continuidade de uma floresta tanto no espaço quanto no tempo (Getachew et al. 2010). Sabe-se que fatores ambientais influenciam principalmente a estrutura populacional de plantas e que dados referentes à densidade e tamanho das populações podem evidenciar as

características demográficas de uma população no tempo ou ao longo de gradientes ambientais (e.g. Lestari e Asih 2017; Mardari et al. 2019). Desta forma, previsões sobre a persistência de populações de plantas requerem uma compreensão de como a estrutura e o desempenho da população variam dependendo dos fatores microambientais. Em regiões cada vez mais caracterizadas pela degradação ambiental, vincular os aspectos populacionais com as características do habitat se torna essencial para avaliar a futura sobrevivência das espécies.

O comportamento de regeneração de espécies vegetais pode ser revelado a partir da estrutura populacional (Tiwari et al. 2018). Por abranger aspectos-chave dos processos que moldam as populações, como recrutamento, crescimento individual, reprodução e mortalidade (Clark 1994), a caracterização estrutural de populações vegetais permite identificar o tipo de habitat que oferece melhores condições para a sobrevivência da espécie e as relações dos diferentes estágios de desenvolvimento com os fatores ambientais (Hegland et al. 2001; Kienberg e Becker 2017). Consequentemente, a estrutura populacional tem sido utilizada para identificar os efeitos das condições do habitat na persistência de populações (Hegland et al. 2001, Endels et al. 2004, Sa et al. 2020). Na maioria dos estudos anteriores, populações consideradas viáveis são aquelas que apresentam reprodução e recrutamento contínuos e são caracterizadas por uma maior proporção de indivíduos em estágios iniciais, menos em estágios intermediários e poucos indivíduos maduros (e.g. Primack 1995; Elzinga et al. 2001), uma estrutura que se assemelha à forma de uma distribuição log-normal, também denominada de J-inverso (Silvertown e Charlesworth 2001; Solis-Montero et al. 2005). Em contraste, a presença de poucos ou nenhum indivíduo nos estágios juvenis podem servir como indicadores de alerta precoce de problemas com a persistência das populações (Silvertown 1987; Dhyan et al. 2017).

Nas samambaias, estudos ecológicos que investigam a influência do microambiente em suas espécies se concentram em entender o papel dos fatores ambientais na estruturação, distribuição, diversidade e composição de suas comunidades, fornecendo poucas informações a nível populacional. Estes estudos indicaram que a maior parte das variações observadas nas assembleias de samambaias em escala local são atribuídas principalmente às propriedades físicas (i.e. concentração de silte e argila: Silva et al. 2013, Zuquim et al. 2012) e químicas do solo (i.e. pH e teor de bases trocáveis: Costa et al. 2019, concentração de cátions: Zuquim et al. 2012; Tuomisto et al. 2014), incidência de luz (e.g. Viana et al. 2020), declividade do terreno e umidade do solo (e.g. Karst et al. 2005). No entanto, a resposta espécies de samambaias aos fatores microambientais podem depender da filogenia neste grupo. Viana et al. (2020)

indicaram que o clado monofilético de Cyatheaceae, que inclui as samambaias arbóreas, podem diferir em requisitos ecológicos de seus parentes herbáceos. Estudos realizados sobre ecologia dos representantes de Cyatheaceae revelaram que a especialização do habitat é crucial para seu desenvolvimento. Jones et al. (2007) relataram sobre a importância das variáveis químicas do solo na ocorrência de algumas destas espécies. Em escala local, outros fatores ambientais, além das características químicas do solo, foram atribuídos ao crescimento dos esporófitos de Cyatheaceae, incluindo a incidência de luz e drenagem do solo (e.g. Arens 2001; Brock et al. 2016; Ho et al. 2016). Apesar deste conjunto de informações acerca dos requisitos microambientais associado a estas samambaias arborescentes, há uma carência de estudos sobre a influência dos fatores microambientais nos parâmetros populacionais de suas espécies (i.e. Pérez-Paredes et al. 2014), principalmente para as espécies distribuídas na porção norte da região da Floresta Atlântica brasileira, região mais fragmentada e menos conservada deste domínio (Trindade et al. 2008).

Cyatheaceae constitui um componente conspícuo das florestas tropicais (Brock et al. 2016; Ranil et al. 2011) e por vezes formam densas populações (Gasper et al. 2011). A relevância ecológica destas samambaias arbóreas tem sido documentada em várias regiões do mundo, particularmente no sub-bosque, atuando na ciclagem de nutrientes e como um filtro ecológico diferencial nos processos de regeneração de espécies lenhosas (Coomes et al. 2005; Wardle et al. 2006; Gaxiola et al. 2008). Diante da importância ecológica dos representantes desta família e da escassez de estudos que abordem a influência dos fatores microambientais em suas populações, o objetivo do presente estudo foi compreender a influência dos fatores microambientais no tamanho, densidade e estrutura de populações de espécies de Cyatheaceae em remanescentes da Floresta Atlântica Nordeste. Neste estudo foi testada a seguinte hipótese: variações em escala fina nas condições e recursos ambientais resultam em mudanças importantes nos parâmetros populacionais de espécies de Cyatheaceae em escala local.

Materiais e métodos

Áreas de estudo

Para a realização deste estudo, foram realizadas buscas sistemáticas a populações de Cyatheaceae em cinco remanescentes de Floresta Atlântica (Tab. 1). Os remanescentes foram escolhidos considerando o estado de conservação do local de estudo (populações em área natural protegida e ausência de pressão antrópica direta) e com registros de espécies desta família na plataforma de dados de herbários SpeciesLink. O levantamento de dados ocorreu

entre os anos de 2018 e 2019, durante a estação chuvosa de cada região onde se localizavam os remanescentes florestais. Os fragmentos, situados entre os estados de Pernambuco e Alagoas, nordeste do Brasil, se distribuem ao longo de um gradiente altitudinal, resultando em diferenças nas médias de pluviosidade e temperatura anuais, e apresentam clima variando entre tropical com chuvas de inverno (AS) e clima quente de monção (Am) (Fig. 1).

Tabela 1 Populações de Cyatheaceae encontradas em cinco remanestes florestais localizados na Floresta Atlântica, nordeste do Brasil.

Localidade	Características da área	Populações	Abrev.	Tamanho populacional
	Vegetação		CAB	36
RPPN Pedra D'Anta	Floresta Ombrófila Densa Submontana	<i>Cyathea abbreviata</i>		
(8°41'38.4"S 35°51'22.5"W)	Altitude máxima ca. 800 m	<i>Cyathea microdonta</i>	CMI1	76
	Tamanho do fragmento ca. 325 ha	<i>Cyathea microdonta</i>	CMI2	367
		<i>Cyathea phalerata</i>	CPH1	98
		<i>Cyathea praecincta</i>	CPR1	114
	Vegetação		CPR2	74
RPPN Trapiche	Floresta Ombrófila Densa de Terras baixas	<i>Cyathea praecincta</i>		
(8°34'10.7"S 35°10'11.9"W)	Altitude máxima ca. 85 m			
	Tamanho do fragmento ca. 280 ha			
	Vegetação		CMI3	43
REBIO Pedra Talhada	Floresta Ombrófila Densa Submontana	<i>*Cyathea microdonta</i>		
(9°15'33.1"S 36°25'50.3"W)	Altitude máxima ca. 900 m	<i>Cyathea phalerata</i>	CPH3	80
	Tamanho do fragmento ca. 3800 ha	<i>*Cyathea pungens</i>	CPU	12
	Vegetação		CMI4	26
Usina Serra Grande	Ombrófila Aberta	<i>Cyathea microdonta</i>		
(9°00'28.1"S 35°51'41.0"W)	Altitude máxima ca. 900m	<i>Cyathea phalerata</i>	CPH2	35

	Tamanho do fragmento ca. 3000ha	<i>Cyathea praecincta</i>	CPR3	17
	Vegetação		CPH4	14
RVS Gurjaú	Floresta Ombrófila Densa de Terras baixas	<i>Cyathea phalerata</i>		
(8°13'48.2"S 35°03'38.7"W)	Altitude máxima ca. 85 m	<i>Cyathea phalerata</i>	CPH5	19
	Tamanho do fragmento ca. 378 ha			

Nota. * Populações encontradas no mesmo habitat.

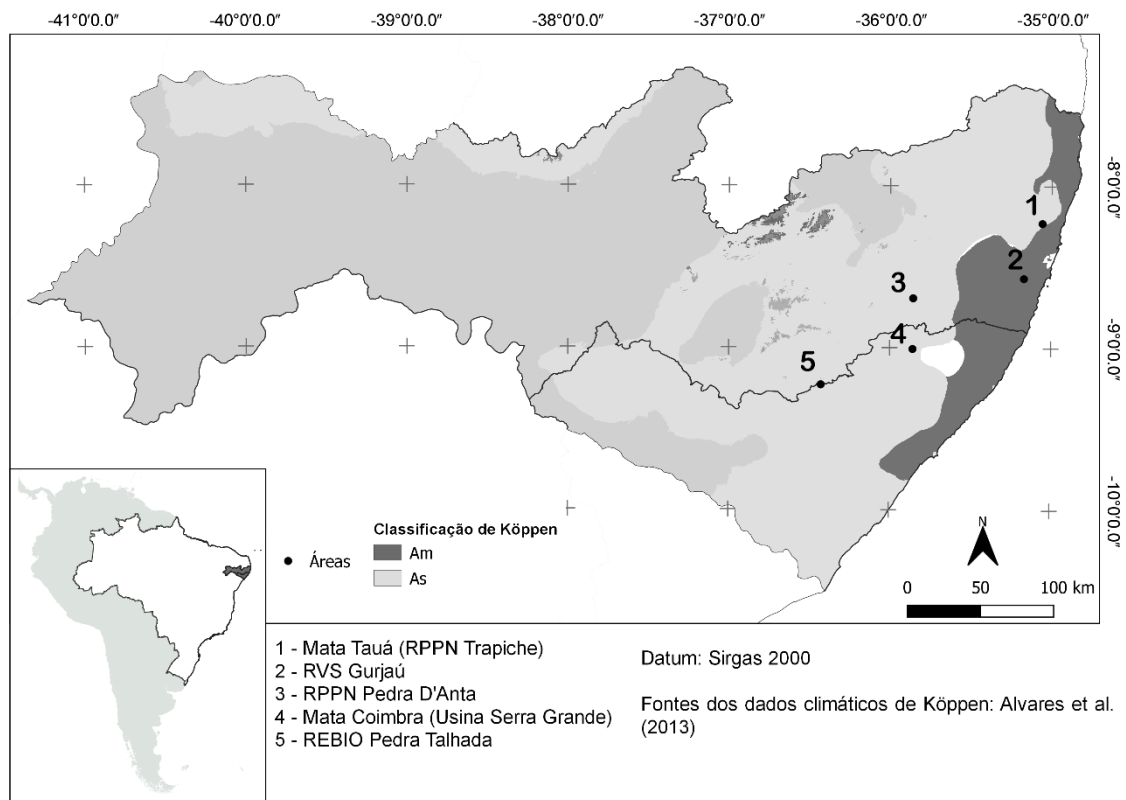


Fig. 1 Localizações geográficas das áreas de estudo na Floresta Atlântica, estados de Alagoas e Pernambuco, nordeste do Brasil.

Desenho amostral e descrição das espécies no campo

O critério escolhido para definir uma população foi baseado na presença de ao menos 10 indivíduos ocorrendo dentro de uma unidade amostral de 800 m² (20 x 40 m), demarcada no local de maior concentração de indivíduos. Unidades amostrais com uma área mínima de 400 m² são consideradas adequadas para caracterização da estrutura populacional em espécies de

samambaias arborescentes (Schmitt et al. 2009; Alfonso-Moreno et al. 2011; Pérez-Paredes et al. 2014). No entanto, utilizamos o equivalente a duas unidades amostrais contíguas para uma melhor caracterização das populações grandes ou com indivíduos distribuídos em uma área estreita.

No total, foram encontradas 14 populações de cinco espécies de Cyatheaceae nas áreas de estudo: *Cyathea abbreviata* I. Fern. (uma população), *C. microdonta* (Desv.) Domin (quatro populações), *C. phalerata* Mart. (cinco populações), *C. praecincta* (Kunze) Domin (três populações) e *C. pungens* (Willd.) Domin (uma população). Em cada área de estudo, foram encontradas diferentes espécies de Cyatheaceae formando populações isoladas em habitats distintos, com exceção de uma população de *C. microdonta* e da única população de *C. pungens*, encontradas no mesmo habitat (Tab. 1). Segundo Lellinger (1987), *Cyathea* difere dos demais gêneros de Cyatheaceae pelas escamas do pecíolo sem seta apical nigrescente e sem espinhos negros com lâmina foliar geralmente 2-pinado-pinatífida. Para a Floresta Atlântica Nordeste são citadas 11 espécies distribuídas entre os estados de Pernambuco e Alagoas (Windisch e Santiago 2020). *C. abbreviata* caracteriza-se pelas pínulas com ápices que se tornam abreviados e obtusos na porção apical das folhas e pinas e pelos pecíolos castanhos-escuros com espinhos diminutos e delicados. *C. microdonta* apresentou morfologia variável entre algumas populações, com plantas menores e apresentando espinhos diminutos e escassos nas regiões de interior florestal. Independente da forma, *C. microdonta* caracteriza-se pelos espinhos que se distribuem desde a base do pecíolo até a raquíola e pela presença de escamas monocromáticas castanhas-amareladas na base do pecíolo, com alguns indivíduos apresentando escamas com coloração mais clara nas margens. *C. phalerata* é uma espécie que apresenta espinhos diminutos e escamas douradas com ápice longamente acuminado, ambos concentrados na base do pecíolo. Os soros ocorrem entre a venação média das pínulas férteis e a borda da lâmina, geralmente próximos à costa. *C. praecincta* distingue-se das demais espécies de Cyatheaceae encontradas nas áreas pelas escamas da base do pecíolo grandes e alvas e pelos soros próximos à margem da pínula. *C. pungens* é caracterizada por possuir pecíolo e espinhos castanhos e escamas na base bicolores (castanho-escuro no centro e margem castanho-clara). Raque com espinhos apenas na porção proximal e soros supramedianos, sobre a bifurcação das nervuras. A caracterização das espécies foi realizada segundo literatura especializada para a família Cyatheaceae (Tryon e Tryon 1982; Fernandes 2003; Weigand e Lehnert 2016).

Parâmetros populacionais

Em cada unidade amostral, foram contabilizados todos os indivíduos das espécies estudadas e registradas a presença de folhas férteis e estéreis, o comprimento do cáudice desde o nível do solo até a inserção das folhas e o comprimento da maior folha de cada indivíduo. Neste estudo, cada coroa de folhas apresentando um cáudice foi reconhecido como um indivíduo e não foram consideradas as conexões subterrâneas entre os cáudices, adotando o sistema de amostragem utilizado em outros estudos populacionais com samambaias arborescentes (Schmitt e Windisch 2005; Lehn e Rezende 2007; Silva et al. 2017; Santos-Silva et al. 2019). A partir destes dados, a estrutura das populações foi caracterizada através da proporção de indivíduos em quatro estágios de desenvolvimento, definidos da seguinte forma: juvenil (estágio 1), indivíduos sem folhas férteis, cáudice $\leq 0,1$ m; imaturas (estágio 2), indivíduos sem folhas férteis, cáudice $> 0,1$ m; maduras iniciais (estágio 3), indivíduos com folhas férteis e estéreis; madura (estágio 4), indivíduos apresentando apenas folhas férteis (Fig. 2). Indivíduos com comprimento foliar muito acima da média encontrada para cada estágio em cada população foram colocados em estágios subsequentes, obedecendo o critério de presença e ausência de folhas férteis. Este critério foi adotado devido a ocorrência de indivíduos cujos cáudices foram soterrados. A densidade populacional foi determinada com base no número médio de indivíduos por 100m^2 em cada unidade amostral, de acordo com os critérios empregados por Schmitt e Windisch (2005).

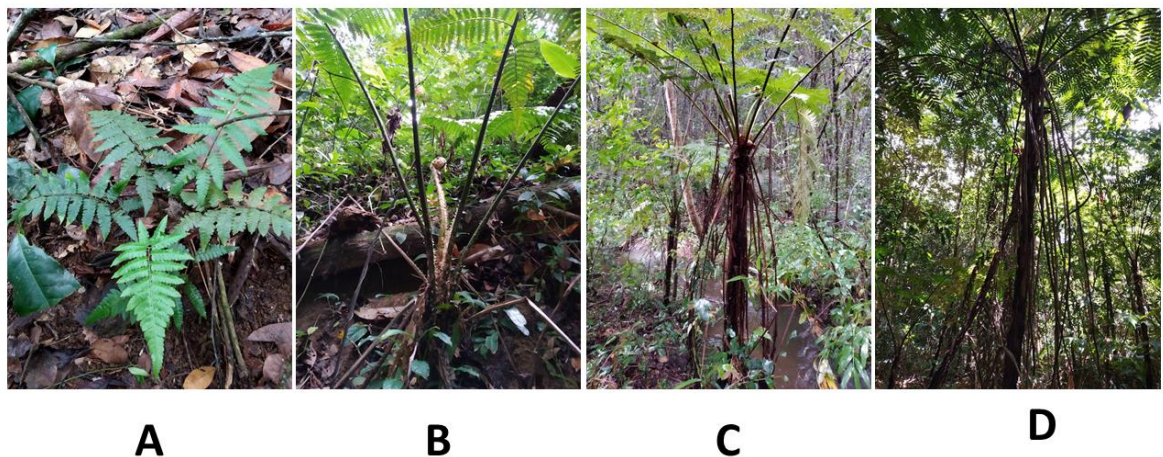


Fig. 2 Estágios de desenvolvimento de Cyatheaceae em remanescentes de Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. A = estágio juvenil; B = estágio imaturo; C = estágio maduro inicial; D = estágio maduro.

O status de regeneração das populações foi determinado com base na proporção de indivíduos em cada estágio de desenvolvimento (Khan et al. 1987, com adaptações): (i) boa regeneração, se juvenis > estágios sintermediários > maduros; (ii) regeneração moderada, se juvenis > imaturos $\leq$ maduros iniciais/maduros ou juvenis > maduros, quando ausente indivíduos nos estágios intermediários; (iii) regeneração insuficiente, juvenis $\leq$ estágios intermediários $\leq$ maduros; (iv) não regenerante, se nas populações estiverem ausentes indivíduos juvenis e imaturos e presença de indivíduos maduros iniciais e/ou maduros; e (v) nova, se as populações forem compostas apenas de juvenis.

Fatores microambientais

A caracterização microambiental de cada população foi definida através de um conjunto de variáveis edáficas, topográficas e de cobertura do dossel florestal coletadas de pontos distribuídos dentro de cada unidade amostral. A cobertura do dossel foi calculada através da média entre os Índices de cobertura do dossel (CD) (sensu Gonsamo et al. 2013), obtidos através de três fotos hemisféricas retiradas em locais distintos das unidades amostrais, calculado através do software ‘GLAMA’ (Gap Light Analysis Mobile Application). O software foi executado usando o sistema operacional Android (Tichý 2014; Tichý 2016). A declividade do terreno (DC) foi determinada através da média obtida entre 10 pontos distribuídos dentro das unidades amostrais com o auxílio de um inclinômetro.

As propriedades físico-químicas do solo foram obtidas através de amostras de solo superficial (0–20 cm de profundidade) coletadas em 10 pontos das unidades amostrais, com auxílio de uma pá pequena, e misturadas em uma única amostra (500 g) e posteriormente levadas para serem analisadas no laboratório de análises ambientais Agrolab (Recife, Pernambuco, Brasil). O conjunto de variáveis edáficas consistiu: a) pH, calculado em solução aquosa com pHmetro; b) teor de areia grossa e fina, argila e silte, determinado de acordo com o método de pipeta (Fontana et al. 2017); c) relação entre silte e argila (SA), calculada dividindo-se os teores de silte pelos de argila obtidos da análise granulométrica; d) concentrações de Ca, Mg, K, Na, Al, H, C orgânico, N e P foram obtidas por métodos distintos. Concentrações disponíveis de Ca e Mg, foram extraídas pelo método de complexometria com etilenodiaminotetracético, K e Na obtidos através da técnica de fotometria de chama, Al e H obtidas pelo método de extração com KCl 1 mol/L e determinação pelo espectrofotômetro de absorção atômica, C orgânico pela oxidação via úmida com dicromato de potássio, N pelo método Kjeldahl de destilação a vapor e P extraídas pelo método de extração Mehlich 1, com

determinação por espectrofotometria; e) capacidade efetiva de troca catiônica (CTC), com base na soma das concentrações de K, Ca, Mg e Al do solo; f) saturação por bases (SB), calculada da seguinte forma: $m(\%) = 100 \times \text{Al}^{3+}/t$, onde m é a saturação por bases e t é a capacidade efetiva de troca catiônica do solo; g) saturação por alumínio (SAI), que foi determinada pela fórmula $V(\%) = 100 \times \text{SB}/T$, onde V é a saturação de alumínio do solo, SB é a saturação por bases do solo e T é a capacidade efetiva de troca de cátions do solo em pH 7,0; h) saturação por sódio (SNa) que foi determinada pela fórmula $\text{NaS}(\%) = 100 \times \text{Na}^+/T$, onde SNa é a saturação de sódio do solo, Na^+ é a concentração de sódio trocável no solo e T é a capacidade efetiva de troca de cátions do solo em pH 7,0; i) relação entre carbono e nitrogênio (CN), obtida através da proporção de carbono contida no solo em relação ao nitrogênio; j) soma de bases trocáveis (SoB) determinada pela soma dos teores de cátions permutáveis (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ e Na^+); e k) teor de matéria orgânica (MO), quantificado pela diferença entre a massa do solo seco em estufa e a massa do resíduo obtido após a incineração em mufla.

Análise de dados

Para avaliar as diferenças nas densidades e proporções dos estágios de desenvolvimento entre as populações, foi utilizado uma tabela de contingência com teste do qui-quadrado. Posteriormente, em razão da elevada quantidade de variáveis ambientais e para minimizar o efeito da multicolinearidade, foi utilizado um procedimento de redução de variáveis consistindo em uma análise de componente principal (PCA) e uma análise de correlação simples (coeficientes de correlação de Pearson) com a função PCA no pacote 'FactoMineR' e a função *cor*, respectivamente, no ambiente R (versão 4.1.1, R Core Team, 2020). A primeira etapa consistiu na seleção das variáveis com coeficiente de correlação superior a 0,5 com qualquer um dos dois primeiros eixos da PCA (Jagadamma et al. 2008) (Tab. 2; Fig. S1). Na segunda etapa foi testada a colinearidade entre as variáveis ambientais selecionadas na PCA com a matriz de correlação de Pearson. Variáveis colineares ($r < 0,7$) e fracamente correlacionadas com qualquer um dos dois primeiros eixos da PCA ($r < 0,4$) foram excluídas (Pacheco et al. 2013). Para os pares de variáveis colineares, ficou retida aquela que explica a maior parte da variação entre os dois primeiros eixos da PCA. No entanto, variáveis com diferentes implicações ecológicas foram mantidas, apesar de sua colinearidade. Por exemplo, apesar de haver uma correlação estatística forte e positiva entre soma de bases e saturação por alumínio (Tab. S1), ambas as variáveis foram mantidas uma vez que fornecem informações ecológicas diferentes (em resumo, a soma de bases está relacionada ao conteúdo

de cátions essenciais, enquanto que a saturação por alumínio está relacionada à toxicidade do solo). Posteriormente, foi executado uma segunda PCA com todas as variáveis retidas (ou seja, DC, SA, SAl e P) com o objetivo de analisar a estrutura ambiental em relação ao status de regeneração das populações.

Tabela 2 Fatores ambientais e suas correlações com os dois primeiros eixos (PCs) da Análise de Componentes Principais de 14 populações de Cyatheaceae na Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil.

Fatores ambientais	Componentes principais				
	Média	Min	Max	PC1	PC2
Índice de abertura do dossel (%)	43.58±9.03	34.49	45.44	-0.26	0.44
Umidade do solo (%)	26.75±9.22	20.25	57.83	0.89	-0.11
Declividade do terreno (°) *	24.14±13.70	5	50	-0.60	-0.11
Areia grossa (g.kg ⁻¹)	379.57±139.86	185	653	0.33	0.06
Areia fina (g.kg ⁻¹)	209.93±67.62	105	325	0.42	0.37
Silte (g.kg ⁻¹)	158.21±76.15	55	288	-0.49	0.10
Argila (g.kg ⁻¹)	252.28±79.79	158	398	-0.47	-0.52
Relação Silte/Argila (g.kg ⁻¹) *	0.64±0.31	0.35	1.27	-0.31	0.52
pH do solo	4.32±0.31	3.9	4.7	0.22	0.91
Cálcio (cmol c.kg ⁻¹)	0.92±0.40	0.6	1.9	0.38	0.80
Magnésio (cmol c.kg ⁻¹)	0.71±0.36	0.2	1.3	0.35	0.79
Potássio (cmol c.kg ⁻¹)	0.18±0.10	0.07	0.25	0.26	0.85
Sódio (cmol c.kg ⁻¹)	0.06±0.04	0.007	0.18	0.71	0.09
Soma de Bases (cmol c.kg ⁻¹) *	1.88±0.82	0.71	3.68	0.41	0.85
Hidrogênio (cmol c.kg ⁻¹)	6.92±3.93	0.68	18.21	0.83	-0.35
Alumínio (cmol c.kg ⁻¹)	1.34±0.68	0.09	2.58	0.36	-0.81
Capacidade de troca catiônica (cmol c.kg ⁻¹)	10.14±4.48	4.45	23.68	0.86	-0.27
Saturação por bases (%)	22.28±18.45	8	83	-0.18	0.90
Saturação por alumínio (%) *	42.44±20.18	2.39	71.83	-0.07	-0.94
Saturação por sódio (%)	0.73±0.31	0.32	1.35	-0.17	0.47
Carbono (g.kg ⁻¹)	26.79±9.69	18.9	55.2	0.90	-0.22
Nitrogênio (g.kg ⁻¹)	2.01±0.72	1.3	4.3	0.90	-0.24
Relação Carbono/Nitrogênio (g.kg ⁻¹)	13.34±1.12	11.2	15.71	0.13	-0.24
Matéria orgânica (g.kg ⁻¹)	46.17±17.72	29.65	95.16	0.90	-0.22
Fósforo assimilável (mg.kg ⁻¹) *	5.43±3.15	4	15	0.92	0.16
Proporção da variância explicada (%)				31,5	28,9

Nota. Valores em negrito foram considerados altos ($r > 0,5$). * Variáveis selecionadas para a construção dos modelos lineares generalizados

Para avaliar os efeitos dos fatores ambientais nos parâmetros populacionais (proporção de indivíduos em cada classe de desenvolvimento, densidade e tamanho das populações), assim como as relações da densidade e tamanho populacional com proporção de plantas em diferentes

estágios de desenvolvimento, foi conduzido modelos lineares generalizados mistos (GLMM) com a função `glmer.nb` no pacote 'lme4' do R. As distribuições para as variáveis respostas foram assumidas como binomial negativa devido a superdispersão dos resíduos (Zuur et al. 2009). Cada aspecto populacional foi utilizado como a variável resposta em modelos separados e as variáveis ambientais retidas para o segundo PCA e a estrutura populacional foram os efeitos fixos. A área de cada fragmento foi adicionada a cada modelo como um efeito aleatório com o objetivo de controlar a potencial autocorrelação espacial. Os modelos com melhor suporte foram selecionados de acordo com o critério de informação de Akaike corrigido para amostra pequena (AICc) (Burnham e Anderson 2002). Modelos completos (incluindo todas as combinações de variáveis ambientais) foram construídos, mas apenas aqueles com $\Delta AICc < 2$ foram selecionados (função `dredge` do pacote 'MuMIn' do R).

Resultados

Parâmetros populacionais e status de regeneração

A proporção relativa de juvenis, imaturas, maduras iniciais e maduras variou entre as populações ($\chi^2 = 356.6$, $df = 3$, $p < 0.001$). Os indivíduos juvenis foram os mais frequentes na maioria das populações, representando 43,38% da proporção total de indivíduos. A menor proporção de indivíduos foi registrada para os maduros (13,92%), seguido de imaturos (14,43%) e maduros iniciais (28,27%). As populações de *Cyatheaceae* diferiram significativamente quanto a sua densidade ($\chi^2 = 187,87$, $df = 13$, $p < 0.001$), apresentando em média $6,56 (\pm 7,63)$ indivíduos por 100 m^2 . Populações com tamanhos maiores e mais densas apresentaram uma proporção menor de indivíduos adultos (Tab.3). A probabilidade prevista de uma planta ser um indivíduo adulto foi 0,3 vezes menor nas populações maiores e menos densas (Tab.3).

Tabela 3 Modelos lineares generalizados mistos da relação entre densidade e tamanho populacional e proporção de indivíduos por classes de desenvolvimento de populações de *Cyatheaceae* na Floresta Atlântica, nordeste do Brasil. Estimativas, erros padrão e direções (+, positivo, -, negativo) dos efeitos de cada variável são fornecidos apenas para os fatores ambientais com influência significativa. ** $p < 0,01$, n.s.: não significativo

Classes de desenvolvimento	Estimativas dos modelos globais	
	Densidade	Tamanho
Jovem	n.s.	n.s.
Imaturas	n.s.	n.s.
Pré-adulto	n.s.	n.s.
Adulto	$-0.0311 \pm 0.0118^{**}$	$-0.0363 \pm 0.0111^{**}$

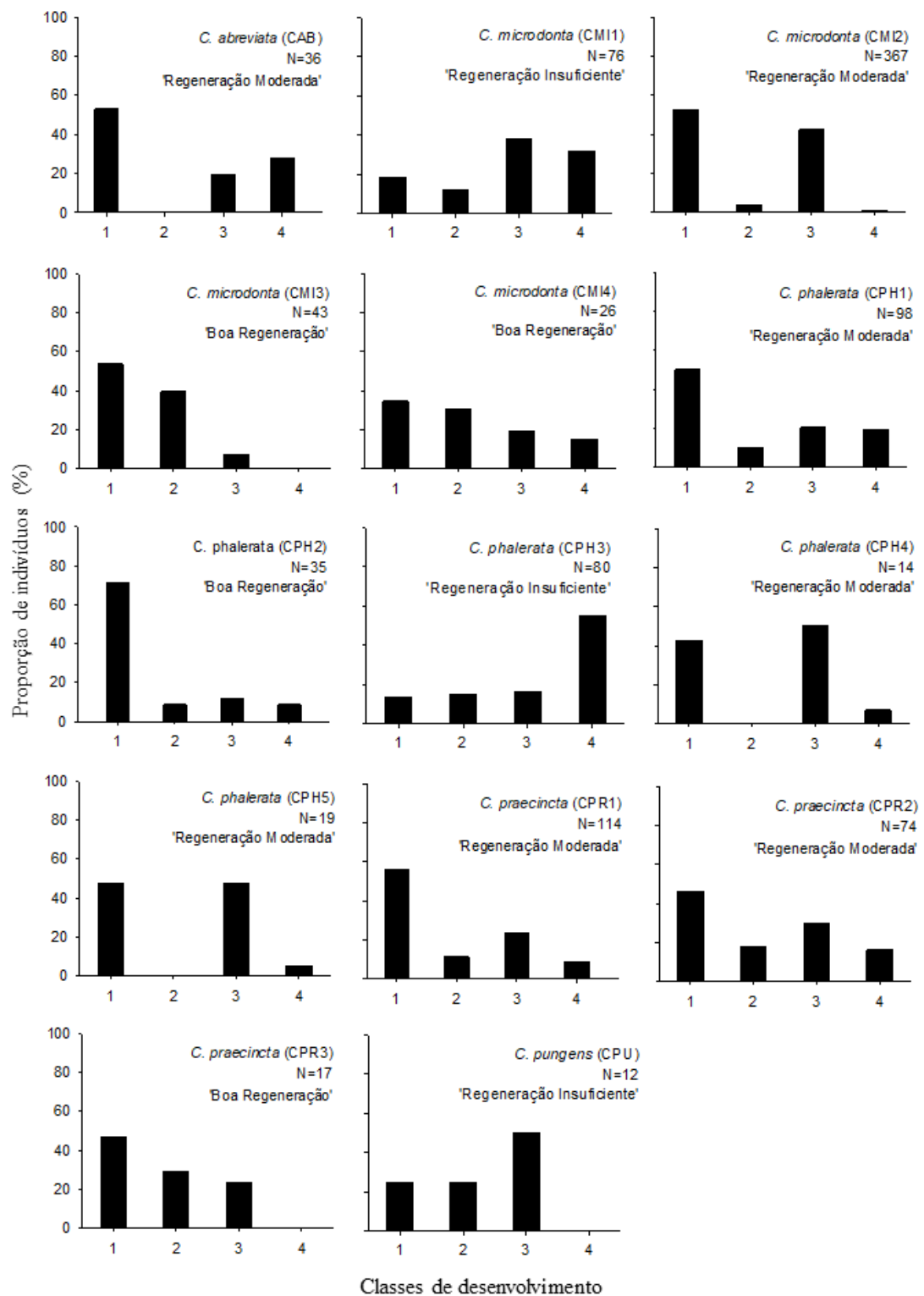


Fig. 3 Diagrama biplot da Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando as relações entre as variáveis ambientais e suas contribuições (%) para os dois primeiros eixos, bem como a distribuição dos microhabitats em relação à regeneração no espaço ambiental multivariado para as 14 populações de Cyatheaceae em remanescentes de Floresta Atlântica Atlântica, nordeste do Brasil.

A estrutura populacional das espécies analisadas, em termos da distribuição de indivíduos em cada estágio de desenvolvimento, exibiu tanto distribuições descontínuas, caracterizada pela ausência de indivíduos em algumas das classes de desenvolvimento, quanto distribuições contínuas (Fig. 3). As populações apresentaram status de regeneração variando de ‘boa’ a ‘insuficiente, não apresentando populações ‘não regenerantes’ ou ‘novas’ (Fig. 3). Das 14 populações, oito apresentaram regeneração ‘moderada’, seguida de ‘boa’ regeneração (quatro populações) e regeneração ‘insuficiente’ (duas populações). Indivíduos imaturos estavam ausentes em três populações com regeneração ‘moderada’, enquanto que indivíduos maduros estavam ausentes em uma população com ‘boa’ regeneração e em uma com regeneração ‘insuficiente’. Indivíduos juvenis e maduros iniciais ocorreram em todas as populações (Fig. 3).

Parâmetros populacionais e ambientais e suas relações

A PCA realizada com as variáveis ambientais retidas explicou 47,49% e 30,89% da variabilidade dos dados nos dois primeiros eixos, respectivamente (Fig. 4; Tab. 3). O primeiro eixo apresentou uma elevada correlação positiva com SoB ($r = 0,90$; contribuição = 33,95%) e negativa com SAI ($r = -0,82$; 28,37%). Apenas a SA apresentou uma forte correlação com o segundo eixo da PCA ($r = 0,71$; 32,66%). Em relação ao status de regeneração, populações com regeneração ‘insuficiente’ formaram um grupo próximo, enquanto populações com regeneração ‘boa’ e ‘moderada’ formaram grupos distintos que se distribuíam em uma ampla faixa ao longo de ambos os eixos (Fig. 4). Populações com regeneração ‘insuficiente’ foram associadas a menores valores de P e menores DC. Populações com ‘boa’ regeneração foram encontradas principalmente em locais com maiores SoB e SA e menor SAI. Dentre as populações com regeneração ‘moderada’, *C. praecincta* e *C. abbreviata* foram associadas a locais com maior SoB e SA e a uma menor SAI, enquanto que *C. microdonta* e *C. phalerata* foram associadas a diferentes locais.

Os fatores ambientais utilizados para a construção dos modelos globais mostraram diferenças em suas importâncias relativas nos aspectos populacionais. A declividade foi a variável com maior importância relativa nos modelos mais ajustados, enquanto que a SAI apresentou uma menor importância nas variações dos parâmetros populacionais (Tab.4). Os locais com maior inclinação apresentaram menor proporção de plantas imaturas e uma tendência de aumento na densidade e tamanho das populações, mas essa relação foi mais significativa para a proporção de indivíduos maduros (Tab.4). No melhor modelo para a

proporção de maduros iniciais, a SA foi a variável explicativa mais significativa e apresentou correlação negativa com este estágio. A maior proporção de juvenis foi associada a um aumento no SoB e uma diminuição no teor de P entre as unidades amostrais (Tab.4).

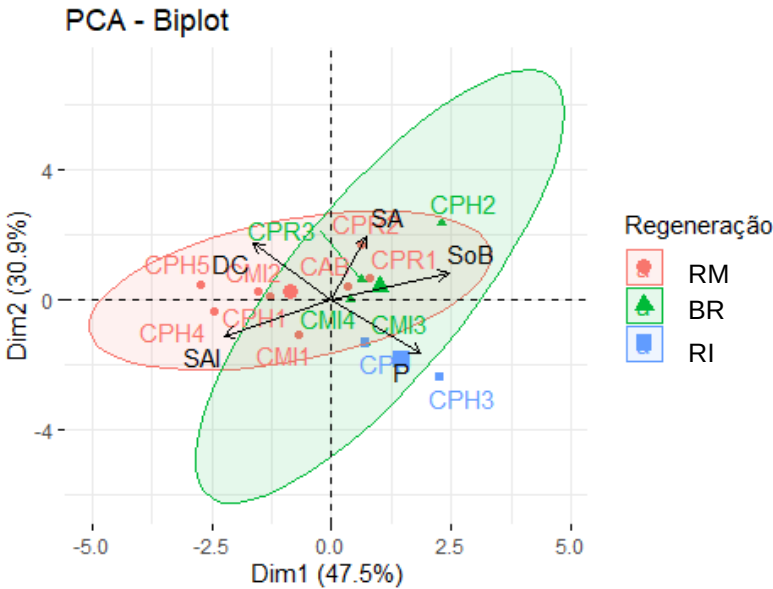


Fig. 4 Diagrama biplot da Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando as relações entre as vriáveis ambientais e suas contribuições (%) para os dois primeiros eixos, bem como a distribuição dos microhabitats em relação à regeneraçonono espaço ambiental multivariado para as 14 populações de Cyatheaceae em remanescentes de Floresta Atlântica Atlântica, nordeste do Brasil. RM = regeneração moderada; BR = boa regeneração; RI = regeneração insuficiente.

Tabela 4 Modelos lineares generalizados mistos mais bem classificados ($\Delta AICc < 2$) da relação entre os aspectos populacionais e fatores ambientais de populações de Cyatheaceae na Floresta Atlântica, nordeste do Brasil. Estimativas padronizadas médias (β), direções (+, positivo, -, negativo) e importância relativa (RVI) dos efeitos de cada variável são fornecidos apenas para os fatores ambientais com influência nos melhores modelos de acordo com os Critérios de Informação de Akaike (AICc).

	Modelo	AICc	$\Delta AICc_i$	w_i		β	RVI
Densidade	DC	97.3	0.00	0.374	DC	0.03072	0.6
					SA		
					SoB		
					SAI		
					P		
Tamanho	Intercepto	153.5	0.00	0.352	DC	0.0263	0.4
	DC	154.0	0.50	0.274	SA		
					SoB		
					SAI		
					P		
Juvenis	P + SoB	126.5	0.00	0.516	DC	0.262	0.7
					SA		
					SoB		
					SAI		

Imaturas					P	-0.108	0.8
	Intercepto	108.4	0.00	0.288	DC	-0.0475	0.3
	DC	109.2	0.87	0.186	SA		
	SAI	109.9	1.56	0.132	SoB		
					SAI	-0.0271	0.2
Maduros iniciais					P		
	SA	123.1	0.00	0.265	DC		
	SA + SoB	123.4	0.32	0.226	SA	-0.8289	0.7
	SA + SAI + SoB	124.3	1.23	0.143	SoB	-0.2543	0.4
	SoB	125.0	1.95	0.100	SAI	0.0096	0.2
Maduros					P		
	DC	115.0	0.00	0.585	DC	-0.0520	0.8
					SA		
					SoB		
					SAI		

Nota. Valores em negrito indicam influência significativa (RVI >0.7). DC: declividade do terreno, SA: relação silte/argila, SoB: soma de bases, SAI: saturação por alumínio, P: teor de fósforo assimilável.

Discussão

Parâmetros populacionais e status de regeneração

O número médio de indivíduos por população foi relativamente semelhante aos valores obtidos para outras espécies de samambaias arborescentes nas florestas tropicais, como *C. spinulosa* Wall. ex Hook. (4,07 indivíduos /100 m²) (Nagano e Suzuki 2007), *Alsophila firma* (Baker) DS Conant (8,1 indivíduos /100 m²) e *C. fulva* (M. Martens & Galeotti) Fée (4,4/100 m²) (Pérez-Paredes et al. 2014). No Brasil, densidades superiores a 10 indivíduos por 100 m² foram registradas para *C. delgadii* Sternb. (11,5 indivíduos /100 m², Schmitt e Windisch 2007; e 42 indivíduos /100 m², Oliveira et al. 2019) e *A. setosa* Kaulf. (Schmitt e Windisch 2005) na Floresta Atlântica do sul/sudeste, e 12,9 indivíduos por 100 m² para *C. delgadii* no Cerrado (Lehn e Resende 2007). A variação na densidade populacional em samambaias arborescentes tem sido associada à cobertura vegetal (*Dicksonia sellowiana* Hook., Reyes-Ortiz et al. 2019; *A. firma*, Pérez-Paredes et al. 2014), inclinação do terreno (*A. firma*, Pérez-Paredes et al. 2014) e intensidade da luz que atinge o sub-bosque (*C. fulva*, Pérez-Paredes et al. 2014; *D. sellowiana*, Weber et al. 2015). A inclinação do terreno foi a variável que melhor explicou as diferenças nos valores de densidade populacional das populações do presente estudo. A declividade é um dos fatores que controlam os processos de infiltração das águas superficiais no subsolo (Morbidelli et al. 2018). Huat et al. (2006) e Neris et al. (2013) relataram que a infiltração de água diminuiu com o aumento da inclinação do terreno. Resultados obtidos por Ho et al. (2016)

para populações de *C. lepifera* (J. Sm. ex Hook.) Copel., indicaram que encostas íngremes curtas e encostas íngremes moderadas (entre 15°– 40° de inclinação) foram áreas associadas à uma ampla distribuição das populações, uma vez que a água pode ser retida nessas áreas. Ambientes úmidos são essenciais para a germinação e crescimento de esporos de samambaias (Sharpe e Mehltreter 2010) e, como observado neste presente estudo, para o desenvolvimento bem-sucedido de populações de Cyatheaceae na Floresta Atlântica Nordeste.

Populações mais densas e maiores foram caracterizadas por menores proporções de indivíduos maduros, contudo a densidade e o tamanho parecem não influenciar no recrutamento de juvenis. Isto sugere que as populações se encontram em habitats relativamente estáveis e que a presença de poucos indivíduos maduros não é um fator limitante para o crescimento destas populações. A maioria das populações pequenas e menos densas (< 20 indivíduos) apresentaram indivíduos juvenis e uma maior proporção da classe de indivíduos maduros iniciais, que incluiu indivíduos que apresentam folhas férteis e que contribuem para a produção de propágulos. Neste sentido, um grande tamanho populacional pode ser um indicador de condições relativamente estáveis para populações vegetais, mas populações pequenas também podem ter taxas de recrutamento consideravelmente altas (Kienberg e Becker 2017).

A análise da estrutura geral das populações de Cyatheaceae indicou uma maior proporção de indivíduos juvenis, seguida por maduros iniciais, imaturos e maduros. Uma maior contribuição de indivíduos na primeira classe de desenvolvimento, composta principalmente por indivíduos regenerantes, para a população total também foi relatada para outras espécies de plantas vasculares (e.g. Khumbongmayum et al. 2006; Sa et al. 2020; Iralu et al. 2020), sendo considerado como um indicador de populações que se auto-substituem (Condit et al. 1998). A presença de indivíduos maduros iniciais, que incluiu indivíduos férteis, em todas as populações indicam que as populações estudadas são autorregenerativas e que conseguem persistir sob o dossel florestal, uma vez que a presença de indivíduos maduros é vital para a manutenção de uma população viável na natureza e também para a recuperação futura (Iralu et al. 2020).

Embora as populações apresentassem indivíduos jovens, a proporção relativa dessa classe em relação as demais diferiu entre as populações. A maioria das populações de Cyatheaceae apresentaram uma maior proporção de juvenis em comparação aos indivíduos férteis (maduros iniciais e maduros). Estas populações exibiram uma regeneração variando entre ‘boa’ e ‘moderada’ que, de uma perspectiva geral, indica estabilidade ou expansão populacional (e.g. Sahu et al. 2012; Condit et al. 1998). A presença de juvenis em uma maior

proporção pode ser considerada como um indicador de que as condições ambientais são adequadas para germinação de esporos, formação de gametófitos, reprodução sexuada e estabelecimento de esporófito, como mencionado para espécies de samambaias arborescentes (Large e Braggins 2004; Sharpe e Mehltreter 2010). A ausência de indivíduos imaturos em algumas destas populações sugere eventos de perturbação moderada, sejam naturais ou causados por atividades humanas, que frequentemente ocasiona períodos de falha no recrutamento em samambaias arborescentes (Pérez-Paredes et al. 2014).

Parâmetros populacionais e ambientais e suas relações

Os fatores microambientais mostraram uma influência significativa nos parâmetros populacionais das espécies de Cyatheaceae. Esses resultados corroboram com estudos anteriores que destacaram o papel proeminente da disponibilidade de nutrientes do solo e inclinação do terreno na estruturação de plantas vasculares (e.g., Kienberg e Becker 2017; Mardari et al. 2019; Sa et al. 2020). No presente estudo, foi observado que o status de regeneração das populações pode ser explicado pela variação na estrutura microambiental. Populações com regeneração ‘insuficiente’ e ‘boa’ formaram grupos distintos em relação aos fatores ambientais, enquanto populações com regeneração ‘moderada’ se distribuíram ao longo de uma ampla faixa ambiental. Estas variações podem ser parcialmente atribuídas a estrutura heterogênea da Floresta Atlântica, que oferece sítios com características ambientais distintas que afetam a germinação e/ou a conversão bem-sucedida de gametófito em esporófito.

A declividade foi um importante fator que influenciou as populações de Cyatheaceae em relação ao tamanho, densidade e proporção de indivíduos maduros. As espécies de Cyatheaceae na Floresta Atlântica ao norte do rio São Francisco apresentam preferência por ambientes inclinados, como barrancos e encostas (e.g., Pietrobon e Barros 2006; Santiago et al. 2004; Pietrobon e Barros 2007). No entanto, resultados contrastantes foram encontrados para espécies de Cyatheaceae em formações florestais na Nova Zelândia (*C. dealbata*, Burns e Smale 1990), na Costa Rica (*C. multiflora* e *C. ursina*, Jones et al. 2007) e México (*C. costaricensis*, Olvera-Vargas et al. 2021), com as espécies apresentando preferência por locais menos íngremes. A relação positiva entre o tamanho e densidade populacional com a declividade pode ser interpretada como um efeito indireto da quantidade de serrapilheira no local. Áreas mais íngremes podem favorecer o deslocamento da serrapilheira, criando assim manchas de solo nu, que podem ser melhores microsítios para a germinação de esporos de samambaias (Watkins et al. 2007; Rodrigues e Costa 2012), facilitando o recrutamento de novos

indivíduos e consequente aumento na densidade e tamanho populacional. Ambientes mais íngremes parecem desfavoráveis para os indivíduos maduros, uma vez que foi observado uma diminuição na proporção deste estágio em locais mais inclinados. Estes locais apresentam desníveis mais frequentes e maiores ocorrências de deslizamentos de terra e queda de árvores (Ferry et al. 2009), acarretando em queda ou quebra dos indivíduos maduros, que, no geral, foram os mais altos das populações.

Os modelos que melhor explicaram as proporções de jovens, imaturos e maduros iniciais demonstraram influências distintas do microhabitat nestas classes de desenvolvimento. A concentração de P foi associado negativamente apenas à proporção de jovens, enquanto que a soma de bases foi associado positivamente com este estágio e negativamente com os indivíduos maduros iniciais, assim como a saturação por alumínio, que influenciou negativamente a proporção de indivíduos imaturos e positivamente os indivíduos maduros iniciais. Essas diferenças nas exigências nutricionais podem reduzir a transição bem-sucedida entre os estágios de desenvolvimento (Barot et al. 1999; Sa et al. 2020), destacando o microambiente como fator chave da presença de diferentes padrões estruturais das samambaias arborescentes.

A relação entre a concentração de P e a proporção de indivíduos juvenis indica que esse estágio de desenvolvimento pode ser favorecido em ambientes estressantes. Reis Moura et al. (2012) sugerem que o fósforo é importante para o desenvolvimento de gametófitos e produção de esporófitos. No entanto, as baixas concentrações de P parece não limitar o desenvolvimento de esporófitos das populações estudadas. Neste sentido, a maior frequência de indivíduos jovens em solos pobres em fósforo pode ser, em parte, uma consequência de adaptações especializadas desse estágio de desenvolvimento. Em compensação, o aumento na proporção destes indivíduos entre as populações foi associado positivamente com a soma de bases intercambiáveis que estão diretamente ligadas à disponibilidade de nutrientes do solo (Bedford et al. 1999). A concentração de cátions no solo parecem ser fatores importantes para a germinação de esporos e estabelecimento de plântulas das espécies estudadas.

Em relação aos indivíduos imaturos, o modelo mais plausível não relacionou a proporção desse estágio com os fatores abióticos. Além disso, foram observadas ligações fracas entre a proporção de indivíduos imaturos e as características microambientais medidas. A amostragem do presente estudo não detectou possíveis associações provavelmente porque indivíduos imaturos ocorrem em manchas que são adequadas para o estágio de vida anterior,

com habitat heterogêneo causando diferentes padrões de mortalidade dentro das populações (Barot et al. 1999).

Os resultados obtidos neste estudo destacam a importância no microhabitat nos aspectos populacionais de Cyatheaceae, acrescentando informações relevantes sobre o status das populações de samambaias na Floresta Atlântica brasileira. Tais resultados trazem novas questões para a conservação das samambaias arborescentes nesta unidade biogeográfica da Floresta Atlântica brasileira, principalmente quando considerado a intensa atividade antrópica nesta região (Silva e Tabarelli 2000). Isso é especialmente relevante, uma vez que a maioria das atividades antrópicas afetam as características microambientais, particularmente a disponibilidade de nutrientes (Borrelli et al. 2017), resultando em modificações no recrutamento e persistência destas populações. Neste sentido, sugerimos que estudos com monitoramentos a longo prazo destas populações em habitats distintos seja realizados, com o objetivo de entender como o crescimento dessas populações são influenciadas pelo microambiente.

Referências

- Alfonso-Moreno RA, Cadena-Vargas CE, Morales G, Peña N, Pérez B (2011) Conservación Integral de *Dicksonia sellowiana* Hook., en Bogotá y su área de influencia. *Rev Acad Colomb Cienc Exact Fis Nat* 35:79–96.
- Arens NC, Baracaldo PS (2001) Variation in tree fern stipe length with canopy height: tracking preferred habitat through morphological change. *Am Fern J* 90:1–15.
- Barot S, Gignoux J, Menaut JC (1999) Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80:1987–2005.
- Bedford BL, Walbridge MR, Aldous A (1999) Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate North American wetlands. *Ecology* 80(7): 2151–2169.
- Borrelli P, Robinson DA, Fleischer LR, Lugato E, Ballabio C, Alewell C, Meusburger K, Modugno S, Schütt B, Ferro V, Bagarello V, Van Oost K, Montanarella L, Panagos P (2017) An assessment of the global impact of 21st century land use change on soil erosion. *Nat Commun* 8:2013.
- Brock JMR, Perry GLW, Burns BR (2016) Tree fern ecology in New Zealand: A model for southern temperate Rainforests. *For Ecol Manage* 375:112–126.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Springer Science & Business Media, New York. 488p.

- Burns BR, Smale MC (1990) Changes in structure and composition over fifteen years in a secondary kauri (*Agathis australis*) - tanekaha (*Phyllocladus trichomanoides*) forest stand, Coromandel Peninsula, New Zealand. *N Z J Bot* 28:141–158.
- Clark DA 1994. Plant Demography. In Lucinda A, Macdade I, Bawa KS, Hespenheide HA, Hartshorn GS (eds) *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rainforest*. University of Chicago Press, Chicago, p. 90–105.
- Condit R, Sukumar R, Hubbell SP, Foster RB (1998) Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *Am Nat* 152: 495–509.
- Coomes DA, Allen RB, Bentley WA, Burrows LE, Canham CD, Fagan L, Forsyth DM, Gaxiola-Alcantar A, Parfitt RL, Ruscoe WA, Wardle DA, Wilson DJ, Wright EF (2005) The hare, the tortoise and the crocodile: the ecology of angiosperm dominance, conifer persistence and fern filtering. *J Ecol* 93(5):918–935.
- Costa LEN, Arnan X, Farias RP, Barros ICL (2019) Community responses to fine-scale environmental conditions: Ferns alpha and beta diversity along Brazilian Atlantic forest remnants. *Acta Oecol* 101:103475.
- Dhyani A, Nautiyal BP, Nautiyala MC (2017) Distribution, status and conservation of *Lilium polyphyllum* (Liliaceae), a critically endangered medicinal plant from India. *Plant Biosyst* 152:608–611.
- Elzinga CL, Salzer DW, Willoughby JW, Gibbs JP (2001) *Monitoring Plant and Animal Populations: A Handbook for Field Biologists*. Blackwell Science, Hoboken, NJ. 372 p.
- Fontana A, Viana JHM, Donagemma GK, Almeida BG, Correa JCO, Oliveira EM (2017) Preparo de amostras e separação de terra fina, cascalho e calhaus. In Teixeira PC, Donagemma GK, Fontana A, Teixeira WC (eds) *Manual de métodos de análise de solos*. Embrapa, Brasília, pp 21–27.
- Endels P, Adriaens D, Verheyen K, Hermy M (2004) Population structure and adult plant performance of forest herbs in three contrasting habitats. *Ecography* 27:225–241.
- Fernandes I (2003) Taxonomia dos representantes de Cyatheaceae do Nordeste Oriental do Brasil. *Pesqui, Bot* 53:7–53.
- Ferry B, Morneau F, Bontemps J, Blanc L, Freyon V (2010) Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *J Ecol* 98:106–116.

- Gasper AL, Sevegnani L, Vibrans AC, Uhlmann A, Lingner DV, Verdi M, Dreveck S, Stival-Santos A, Brogni, Schmitt R, Klemz G (2011) Inventory of *Dicksonia sellowiana* Hook. in Santa Catarina. *Acta Bot Bras* 25:776–784.
- Getachew T, Demel T, Masresha F, Erwin B (2010) Regeneration of seven indigenous tree species in a dry Afromontane forest, Southern Ethiopia. *Flora* 205(2):135–143.
- Gaxiola A, Burrows LE, Coomes DA (2008) Tree fern trunks facilitate seedling regeneration in a productive lowland temperate rain forest. *Oecologia* 155:325–335.
- Gonsamo A, Odorico PD, Pellikka P (2013) Measuring fractional canopy element cover and openness – definitions and methodologies revisited. *Oikos* 122:1283–1291.
- Hegland SJ, Leeuwen MV, Oostermeijer JGB (2001) Population structure of *Salvia pratensis* in relation to vegetation and management of Dutch dry floodplain grasslands. *J Appl Ecol* 38:1277–1289.
- Huat BBK, Ali FH, Low TH (2006) Water infiltration characteristics of unsaturated soil slope and its effect on suction and stability. *Geotech GeolEng* 24(5):1293–1306.
- Ho YW, Huang YL, Chen JC, Chen CT (2016) Habitat environment data and potential habitat interpolation of *Cyathea lepifera* at the Tajen Experimental Forest Station in Taiwan. *Trop Conserv Sci* 9(1):153–166.
- Iralu V, Pao NT, Upadhaya K (2020) An assessment of population structure and regeneration status of *Magnolia punduana* Hk. f. & Th. (Magnoliaceae) in fragmented forests of northeast India. *J For Res* 31:937–943.
- Jagadamma S, Lal R, Hoeft RG, Nafziger ED, Adey EA (2008) Nitrogen fertilization and cropping system impacts on soil properties and their relationship to crop yield in the central Corn Belt, USA. *Soil Tillage Res* 98: 120–129.
- Jones MM, Rojas PO, Tuomisto H, Clark DB (2007) Environmental and neighbourhood effects on tree fern distributions in a neotropical lowland rain forest. *J Veg Sci* 18:13–24.
- Karst J, Gilbert B, Lechowicz MJ (2005) Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology* 86(9):473–2486.
- Khan ML, Rai JPN, Tripathi S (1987) Population structure of some tree species in disturbed and protected sub-tropical forests of north-east India. *Acta Oecol.* 8:247–255.
- Khumbongmayum AD, Khan ML, Tripathi RS (2006) Biodiversity conservation in sacred groves of Manipur, northeast India: population structure and regeneration status of woody species. *Biodivers Conserv* 15:2439–2456.

- Kienberg O, Becker T (2017) Differences in population structure require habitat-specific conservation strategies in the threatened steppe grassland plant *Astragalus exscapus*. *Biol Conserv* 211:56–66.
- Large MF, Braggins JE (2004) Tree Ferns. Timber Press Portland, Cambridge. 360pp.
- Lehn CR, Resende UM (2007) Estrutura populacional e padrão de distribuição espacial de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) em uma Floresta Estacional Semidecidual no Brasil Central. *Rev Biociên* 13(3-4):188–195.
- Lellinger DB (1987) The disposition of *Trichopteris* (Cyatheaceae). *Amer Fern J* 77: 90–94.
- Lestari D, Asih NP (2017) Population structure, distribution pattern and microhabitat characteristics of *Aglaonema simplex* in Pasatan Protected Forest, Jembrana, Bali, Indonesia. *Biodiversitas* 18:1663–1668.
- Matthies P, Schmid B, Schmid-Hempel P (1995) The importance of population process for the maintenance of biological diversity. *Gaia* 4(4):199–209.
- Mardari C, Bîrsan C, Ștefanache C, Șchiopu R, Grigoraș V, Balaeș T, Dănilă D, Tănase C (2019) Population structure and habitat characteristics of *Arnica montana* L. in the NE Carpathians (Romania). *Tuexenia* 39:401–421.
- Morbidelli R, Saltalippi C, Flammini A, Govindarajub RS (2018) Role of slope on infiltration: A review. *J Hydrol* 557:878–886.
- Nagano T, Suzuki E (2007) Leaf demography and growth pattern of the tree fern *Cyathea spinulosa* in Yakushima Island. *Tropics* 16(1):47–57.
- Neris J, Tejedor M, Rodríguez M, Fuentes J, Jiménez C (2013) Effect of forest floor characteristics on water repellency, infiltration, run off and soil loss in Andisols of Tenerife (Canary Islands, Spain). *Catena* 108:50–57.
- Oliveira FB, Mauhs J, Käffer MI, Schmitt JL (2019) Distribuição espacial e epífitos vasculares de *Cyathea delgadii* Sternb. em um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual no sul do Brasil. *Pesqui, Bot* :165–182.
- Olvera-Vargas MO, Figueroa-Rangel BL, Robles CS (2021) Floristic composition, structure and environmental characterization of *Cyathea costaricensis* population in a remnant cloud forest in Mexico. *Rev Biol Trop* 69(3):1079–1097.
- Pacheco J, Casado S, Porras S (2013) Exact methods for variable selection in principal component analysis: guide functions and pre-selection. *Comput Stat Data Anal* 57:95–111.

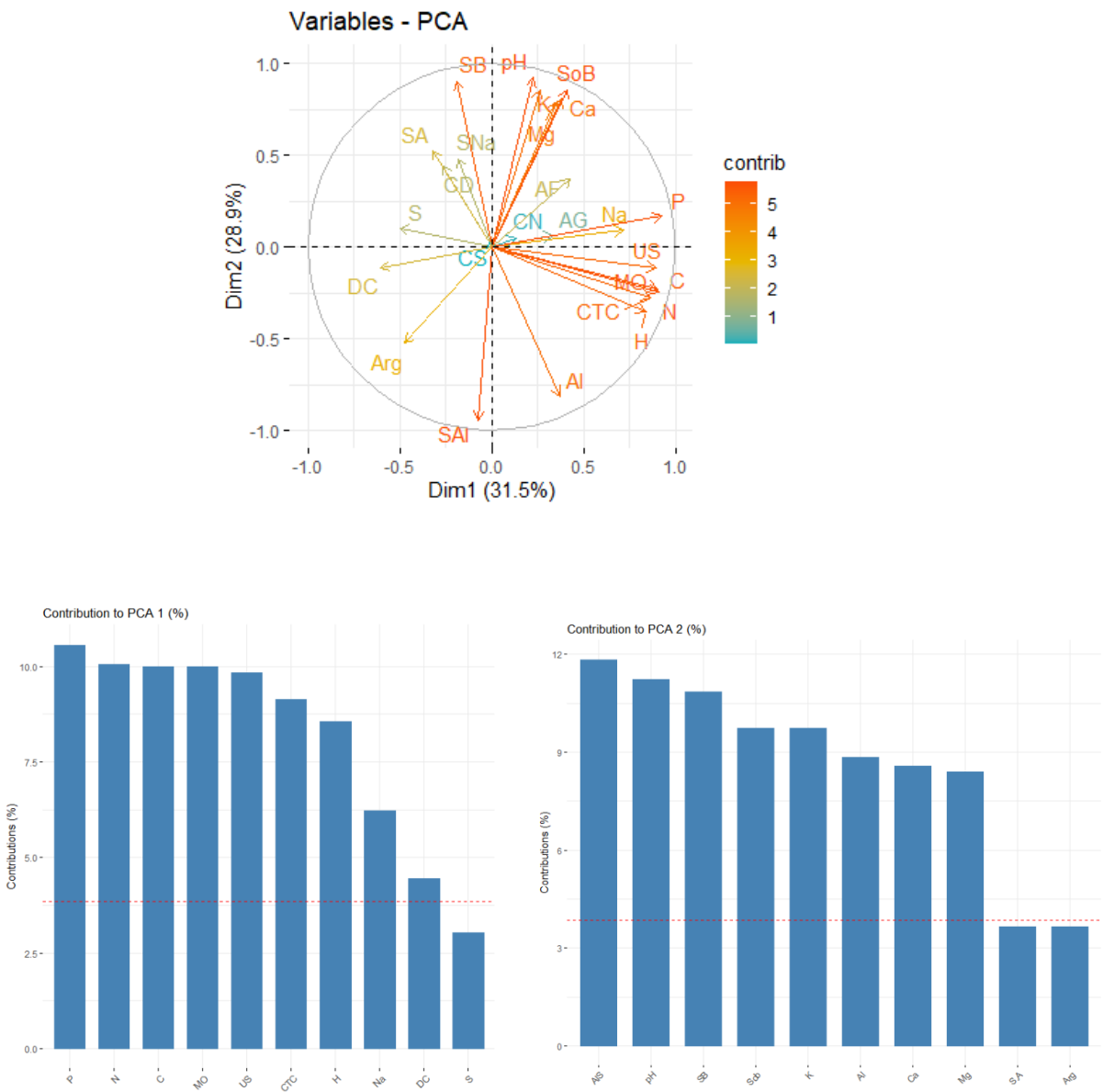
- Pérez-Paredes MG, Sánchez-González A, Tejero-Déz JD (2014) Estructura poblacional y características del hábitat de dos especies de Cyatheaceae del estado de Hidalgo, México. *Bot Sci* 92 (2):259–271.
- Pietrobon MR, Barros ICL (2006) Pteridófitas da Mata do Estado, Município de São Vicente Férrer, Estado de Pernambuco, Brasil: Cyatheaceae, Dennstaedtiaceae. *Rev Biol Trop* 3(2):109–124.
- Pietrobon MR, Barros ICL (2007) Pteridoflora o Engenho Água Azul, município de Timbaúba, Pernambuco, Brasil. *Rodriguésia* 58 (1):085–094.
- Primack RB (1995) A Primer of Conservation Biology. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 227 pp.
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Ranil RHG, Pushpakumara DKN, Janssen T, Fraser-Jenkins CR, Wijesundara DAS (2011) Conservation Priorities for Tree Ferns (Cyatheaceae) in Sri Lanka. *Taiwania*, 56(3): 201–209.
- Reis Moura I, Simões-Costa MC, Garcia J, Silva MJ, Duarte MC (2012) In vitro culture of tree fern spores from Cyatheaceae and Dicksoniaceae families. *Acta Horticult* 937: 455–461.
- Reyes-Ortiz JL, Sánchez-González A, Octavio-Aguilar P, López-Mata L (2019) Population Structure and Habitat Characteristics of *Dicksonia sellowiana* Hook. in the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Am Fern J* 109(1):26–43.
- Rodrigues FR, Costa FRC (2012) Litter as a filter of emergence for herbaceous seedlings and sporophytes in central Amazonia. *J Trop Ecol* 28:445–452.
- Sa D, Scariot A, Ferreira JB (2020) Effects of ecological and anthropogenic factors on population demography of the harvested *Butia capitata* palm in the Brazilian Cerrado. *Biodivers Conserv* 29:1571–1588.
- Sahu SC, Dhal NK, Mohanty RC (2012) Tree species diversity, distribution and population structure in a tropical dry deciduous forest of Malyagiri hill ranges, Eastern Ghats, Indian *Trop Ecol* 53(2):163–168.
- Santiago ACP, Barros ICL, Sylvestre LS (2004) Pteridófitas ocorrentes em três fragmentos florestais de um brejo de altitude (Bonito, Pernambuco, Brasil). *Acta Bot Bras* 18(4): 781–792.

- Santos-Silva DL, Gomes GS, Silva GS, Araujo MFV, Conceição GM (2019) Structure and spatial distribution pattern of *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) in two Cerrado areas, in the Northeast of Brazil. *Int J Adv Eng Res Sci* 6(6):580–586.
- Schmitt JL, Schneider PH, Windisch PG (2009) Crescimento do cáudice e fenologia de *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae) no sul do Brasil. *Acta Bot Bras.* 23(1): 282–291.
- Schmitt JL, Windisch PG (2007) Estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporofítica de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae, Monilophyta) no sul do Brasil. *Acta Bot Brasil* 21:731–740.
- Schmitt JL, Windisch PG (2005) Aspectos ecológicos de *Alsophila setosa* Kaulf. (Cyatheaceae, Pteridophyta) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Bot Bras* 19(4): 859–865.
- Sharpe JM, Mehltreter K (2010) Ecological insights from fern population dynamics. In Mehltreter K, Walker LR, Sharpe JM (eds) *Fern Ecology*. Cambridge University Press, New York, pp. 61–110.
- Silva JMC, Tabarelli M (2000) Tree species impoverishment and the future flora of the atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72–74.
- Silva MM, Farias RP, Costa LEN, Barros ICL (2017) Population structure of the endangered tree fern *Cyathea praecincta* (Cyatheaceae), endemic of the Brazilian Atlantic Forest. *Iheringia Ser Bot* 2(3):420–423.
- Silva VL, Rocha LD, Coelho OGW, Schmitt JL (2013) Heterogeneidade florística e edáfica de duas assembleias de samambaias na Floresta Atlântica do estado do Rio Grande do Sul. *Pesqui, Bot* 64:285–296.
- Silvertown JW (1987) *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman Scientific & Technical, England, UK. 229 pp.
- Silvertown JW, Charlesworth D (2001) *Introduction to plant population biology*. 4ed. Blackwell Scientific Publications, London. 368 pp.
- Solis-Montero L, Flores-Palacios A, Cruz-Angon A (2005) Shade-coffee plantations as refuges for tropical wild orchids in central Veracruz, Mexico. *Conserv Biol* 19:908–916.
- Tichý L (2014) GLAMA-Gap Light Analysis Mobile Application. Department of Botany and Zoology, Brno. 13 pp.
- Tichý L (2016) Field test of canopy cover estimation by hemispherical photographs taken with a smartphone. *J Veg Sci* 27:427–435.

- Tiwari OP, Rana YS, Krishan R, Sharma CM, Bhandari BS (2018) Regeneration dynamics, population structure, and forest composition in some ridge forests of the Western Himalaya, India. *For Sci Technol* 14(2):66–75.
- Trindade M, Lins-e-Silva ACB, Silva HP, Figueira SB, Schessl M (2008) Fragmentation of the Atlantic Rainforest in the northern coastal region of Pernambuco, Brazil: recent changes and implications for conservation. *Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability* 2:5–13.
- Tuomisto H, Zuquim G, Cárdenas G (2014) Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography* 37:1034–1046.
- Tryon RM, Tryon AF (1982) Ferns and allied plants – with special reference to Tropical América. Springer-Verlag, New York. 201 pp.
- Viana JL, Turner BL, Dalling JW (2020) Compositional variation in understorey fern and palm communities along a soil fertility and rainfall gradient in a lower montane tropical forest. *J Veg Sci* 00:1–14.
- Wardle DA, Yeates GW, Barker GM, Bonner KI (2006) The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biol Biochem* 38:1052–1062.
- Watkins JE Jr, Mack MC, Sinclair TR, Mulkey SS (2007) Ecological and evolutionary consequences of desiccation tolerance in tropical fern gametophytes. *New Phytol* 176: 708–717.
- Weber FS, Lisboa GS, Uberti GM, Longhi SJ, Stepka TF, Kervald LA, Miranda DLC (2015) Dinâmica e estrutura da espécie *Dicksonia sellowiana* Hook. em remanescente de floresta ombrófila mista. *Nativa, Sinop* 3(3):171–178.
- Weigand A, Lehnert M (2016) The scaly tree ferns (Cyatheaceae-Polypodiopsida) of Brazil. *Acta Bot Bras* 30(3):1–15.
- Windisch PG, Santiago ACP (2020) ‘Cyatheaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil.’ (Jardim Botânico do: Rio de Janeiro, Brazil).
- Zuquim G, Tuomisto H, Costa FRC, Prado J, Magnusson WE, Pimentel T, Braga-Neto E, Figueiredo FOG (2012) Broad Scale Distribution of Ferns and Lycophytes along Environmental Gradients in Central and Northern Amazonia, Brazil. *Biotropica* 0(0): 1–11.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer, New York.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Fig. S1: Diagrama de Análise de Componentes Principais (PCA) mostrando relações entre os fatores ambientais e suas contribuições para os dois primeiros eixos para as 14 populações de Cyatheaceae ao longo das áreas de Floresta Atlântica, nordeste do Brasil. A linha tracejada indica a contribuição média esperada com base na distribuição das espécies ao longo dos componentes principais. Variáveis com uma contribuição acima da linha tracejada podem ser consideradas importantes na contribuição para o componente.



Tab. S1: Coeficiente de correlação de Pearson das relações entre as variáveis ambientais e entre os dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais e as variáveis ambientais. CD: estimativa da cobertura do dossel; US: umidade do solo; DC: declividade; AG: areia grossa; AF: areia fina; S: silte; Arg: argila; SA: relação silte/argila; CS: classificação do solo; SoB: soma de bases; CTC: capacidade efetiva de troca catiônica; SB: saturação de base; ALS: saturação de alumínio; SNa: saturação de sódio; CN: relação carbono/nitrogênio; MO: matéria orgânica.

	CD	US	DC	AG	AF	S	Arg	SA	CS	pH	Ca	Mg	K	Na	SoB	H	Al	CTC	SB	ALS	SNa	C	N	CN	MO	P	PCA 1	PCA 2
CD	-	-0.21	0.22	-0.00	-0.10	0.21	-0.09	0.36	-0.20	0.39	0.16	0.37	0.32	-0.14	0.27	-0.26	-0.43	-0.24	0.29	-0.44	0.00	-0.30	-0.31	-0.02	-0.30	-0.28	0.86	-2.60
US	-0.21	-	-0.24	0.19	0.41	-0.47	-0.25	-0.37	-0.07	0.04	0.26	0.18	0.25	0.08	0.27	0.74	0.51	0.78	-0.22	0.09	0.03	0.08	0.88	-0.03	0.83	0.80	-9.83	0.17
DC	0.22	-0.24	-	-0.51	-0.27	0.43	0.73	0.11	-0.07	-0.37	-0.20	-0.21	-0.17	-0.08	-0.22	-0.54	0.03	-0.51	0.13	0.21	0.44	-0.39	-0.37	-0.11	-0.39	-0.69	-4.45	-0.16
AG	-0.00	0.19	-0.51	-	-0.30	-0.84	-0.68	-0.51	-0.12	0.36	-0.10	0.19	0.08	-0.14	0.03	0.05	-0.23	0.02	-0.04	-0.19	-0.44	0.23	0.22	0.11	0.23	0.38	1.37	0.05
AF	-0.10	0.41	-0.27	-0.30	-	0.02	-0.34	0.31	-0.24	0.31	0.52	0.20	0.56	0.46	0.44	0.31	-0.00	0.35	0.22	-0.26	0.41	0.20	0.20	0.05	0.20	0.53	2.23	1.83
S	0.21	-0.47	0.43	-0.84	0.02	-	0.51	0.77	0.42	-0.13	0.11	-0.08	-0.05	0.01	0.01	-0.19	0.01	-0.16	0.16	0.04	0.34	-0.43	-0.44	-0.10	-0.43	-0.48	3.03	-0.14
Arg	-0.09	-0.25	0.73	-0.68	-0.34	0.51	-	-0.10	0.02	-0.77	-0.37	-0.43	-0.58	-0.15	-0.45	-0.17	0.39	-0.17	-0.26	0.53	0.10	-0.16	-0.15	-0.14	-0.16	-0.65	-2.75	-3.65
S/A	0.36	-0.37	0.11	-0.51	0.31	0.77	-0.10	-	0.38	0.40	0.35	0.16	0.39	0.10	0.30	-0.22	-0.32	-0.19	0.42	-0.32	0.43	-0.45	-0.46	-0.04	-0.45	-0.14	1.24	-3.66
CS	-0.20	-0.07	-0.07	-0.12	-0.24	0.42	0.02	0.38	-	0.08	0.11	-0.01	0.01	0.32	0.05	0.11	0.11	0.13	0.02	0.02	0.18	-0.09	0.01	-0.45	-0.09	0.13	0.04	0.02
pH	0.39	0.04	-0.37	0.36	0.31	-0.13	-0.77	0.40	0.08	-	0.73	0.78	0.83	0.13	0.81	-0.15	-0.72	-0.10	0.74	-0.88	0.26	-0.03	-0.03	0.04	-0.03	0.40	0.62	11.22
Ca	0.16	0.26	-0.20	-0.10	0.52	0.11	-0.37	0.35	0.11	0.73	-	0.81	0.74	0.43	0.96	0.10	-0.41	0.20	0.74	-0.78	0.35	0.19	0.17	0.10	0.19	0.43	1.80	8.58
Mg	0.37	0.18	-0.21	0.19	0.20	-0.08	-0.43	0.16	-0.01	0.78	0.81	-	0.63	0.27	0.93	-0.01	-0.60	0.06	0.65	-0.88	0.18	0.27	0.20	0.30	0.27	0.33	1.55	8.39
K	0.32	0.25	-0.17	0.08	0.56	-0.05	-0.58	0.39	0.01	0.83	0.74	0.63	-	0.36	0.78	-0.07	-0.49	0.00	0.76	-0.72	0.57	-0.02	0.02	-0.15	-0.02	0.41	0.84	9.72
Na	-0.14	0.80	-0.08	-0.14	0.46	0.01	-0.15	0.10	0.32	0.13	0.43	0.27	0.36	-	0.42	0.64	0.40	0.70	-0.05	-0.04	0.32	0.60	0.64	-0.06	0.60	0.68	6.22	0.11
SoB	0.27	0.27	-0.22	0.03	0.44	0.01	-0.45	0.30	0.05	0.81	0.96	0.93	0.78	0.42	-	0.06	-0.51	0.16	0.74	-0.86	0.34	0.24	0.21	0.15	0.24	0.44	2.08	9.72
H	-0.26	0.74	-0.54	0.05	0.31	-0.19	-0.17	-0.22	0.11	-0.15	0.10	-0.01	-0.07	0.64	0.06	-	0.69	0.99	-0.54	0.28	-0.38	0.78	0.79	0.06	0.78	0.71	-8.56	-1.68
Al	-0.43	0.51	0.03	-0.23	-0.00	0.01	0.39	-0.32	0.11	-0.72	-0.41	-0.60	-0.49	0.40	-0.51	0.69	-	0.66	-0.75	0.85	-0.25	0.49	0.55	-0.15	0.49	0.20	-1.64	8.84
CTC	-0.24	0.78	-0.51	0.02	0.35	-0.16	-0.17	-0.19	0.13	-0.10	0.20	0.06	0.00	0.70	0.16	0.99	0.66	-	-0.45	0.22	-0.31	0.80	0.81	0.06	0.80	0.73	-9.13	-1.03
SB	0.29	-0.22	0.13	-0.04	0.22	0.16	-0.26	0.42	0.02	0.74	0.74	0.65	0.76	-0.05	0.74	-0.54	-0.75	-0.45	-	-0.80	0.56	-0.33	-0.34	-0.00	-0.33	-0.06	0.42	-
ALS	-0.44	0.09	0.21	-0.19	-0.26	0.04	0.53	-0.32	0.02	-0.88	-0.78	-0.88	-0.72	-0.04	-0.86	0.28	0.85	0.22	-0.80	-	-0.27	0.12	0.16	-0.15	0.12	-0.19	-0.07	-
NaS	0.00	0.03	0.44	-0.44	0.41	0.34	0.10	0.43	0.18	0.26	0.35	0.18	0.57	0.32	0.34	-0.38	-0.25	-0.31	0.56	-0.27	-	-0.26	-0.17	-0.38	-0.26	-0.02	0.39	-3.06

C	-0.30	0.83	-0.39	0.23	0.20	-0.43	-0.16	-0.45	-0.09	-0.03	0.19	0.27	-0.02	0.60	0.24	0.78	0.49	0.80	-0.33	0.12	-0.26	-	0.96	0.26	0.99	0.72	-9.99	0.69
N	-0.31	0.88	-0.37	0.22	0.20	-0.44	-0.15	-0.46	0.01	-0.03	0.17	0.20	0.02	0.64	0.21	0.79	0.55	0.81	-0.34	0.16	-0.17	0.96	-	0.01	0.96	0.76	-1.00	0.82
C/N	-0.02	-0.03	-0.11	0.11	0.05	-0.10	-0.14	-0.04	-0.45	0.04	0.10	0.30	-0.15	-0.06	0.15	0.06	-0.15	0.06	-0.00	-0.15	-0.38	0.26	0.01	-	0.26	-0.02	0.01	0.03
MO	-0.30	0.83	-0.39	0.23	0.20	-0.43	-0.16	-0.45	-0.09	-0.03	0.19	0.27	-0.02	0.60	0.24	0.78	0.49	0.80	-0.33	0.12	-0.26	0.99	0.96	0.26	-	0.72	-9.99	0.69
P	-0.28	0.80	-0.69	0.38	0.53	-0.48	-0.65	-0.14	0.13	0.40	0.43	0.33	0.41	0.68	0.44	0.71	0.20	0.73	-0.06	-0.19	-0.02	0.72	0.76	-0.02	0.72	-	1.05	0.35

4 DINÂMICA POPULACIONAL DAS ESPÉCIES ENDÊMICAS *CYATHEA ABREVIATA* E *CYATHEA PRAECINCTA* EM UMA FLORESTA TROPICAL SUBMONTANA, BRASIL (*)

Mayara M. Silva⁽¹⁾ & Iva C. L. Barros⁽¹⁾

(*) Artigo a ser enviado ao periódico Journal of Tropical Ecology. Formatação realizada segundo as normas do periódico.

⁽¹⁾ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, 50560 901, Recife, Pernambuco, Brasil.

Resumo

Estabelecer os padrões populacionais que estão relacionados à persistência de espécies endêmicas são essenciais para o estabelecimento de estratégias efetivas de conservação. Neste estudo, foi realizado uma investigação da dinâmica populacional de duas populações de *Cyathea abbreviata* e *Cyathea praecincta* (Cyatheaceae) com o objetivo de determinar quais aspectos demográficos estão envolvidos na persistência destas populações. A permanência e transição dos indivíduos nos estágios de desenvolvimento (juvenil, imaturo e reprodutivo), assim como a fecundidade e crescimento da população foram analisados com o uso de modelos matriciais para avaliar a dinâmica das populações. Os modelos matriciais mostraram uma taxa de crescimento finita (λ) menor que um, indicando declínio populacional nas duas populações. Os valores de elasticidade indicaram que a permanência dos indivíduos reprodutivos na população de *C. praecincta* e dos juvenis em *C. abbreviata* são os estágios com maior impacto na persistência das populações. Simulações nas entradas da matriz revelaram que a transição entre o estágio juvenil para o estágio subsequente parecem favorecer o crescimento no tamanho dessas populações. Os resultados obtidos evidenciaram que o crescimento das populações não está severamente limitada e fornecem informações pioneiras nos estudos demográficos de samambaias arborescentes.

Palavras-chave: conservação; populações de plantas; demografia; florestas tropicais; reservas ecológicas.

Introdução

Durante as últimas décadas, diversos estudos ecológicos debateram acerca dos mecanismos envolvidos na persistência de populações em seus habitats, com implicações importantes na conservação de espécies endêmicas (e.g. García 2003, Gross & Mackay 2014; Shefferson *et al.* 2020). A persistência de uma população está relacionada, entre outros fatores, a sua capacidade de crescer ou diminuir ao longo tempo e envolve aspectos chave como regeneração, sobrevivência e crescimento de indivíduos (Nicolè *et al.* 2005, Tang *et al.* 2013). Estes aspectos populacionais são utilizados como indicadores de alerta precoce tanto de problemas com a manutenção das populações quanto de deterioração do habitat (Botzat *et al.* 2015, Volis 2019) e vem se tornando cada vez mais relevante devido ao atual cenário de estresse antropogênico e seu impacto na biodiversidade.

Abordagens que envolvem o crescimento e/ou regeneração populacional de espécies vegetais têm sido utilizados em espécies com diferentes histórias de vida (i.e. espécies de vida longa e de vida curta; Gross & Mackay, 2014) e inseridas em contextos ambientais particulares com dimensionamentos geográficos distintos (i.e. escalas locais e regionais; Watkinson *et al.* 2000). Em escala local, as questões relacionadas a persistência das populações de plantas incluem questões estruturais, descritas de acordo com alguns critérios relacionados à proporção, frequência, densidade ou número de indivíduos em determinadas classes de idade, tamanho ou estágio de desenvolvimento (Oostermeijer *et al.*, 1994) e demográficas, relacionadas às variações ao longo do tempo no tamanho e estrutura das populações biológicas (Caswell 2001). As informações extraídas dessas análises permitem inferir o status de regeneração atual e passada das populações, fazer previsões futuras a partir das tendências populacionais atuais e revelar os estágios mais vulneráveis do ciclo de vida (Harper 1977, Caswell 2001).

Devido às mudanças dos fatores bióticos e abióticos e seus efeitos negativos nas taxas vitais, considerável atenção empírica se concentrou em documentar os parâmetros demográficos de populações de espécies endêmicas em paisagens fragmentadas (Neal *et al.* 2010, Tang *et al.* 2011, Prada-Ríos & García 2020, Yang *et al.* 2021). Nestes ambientes, a persistência a longo prazo é geralmente associado ao equilíbrio entre recrutamento contínuo, transição para os estágios de desenvolvimento subsequentes e à elevada taxa de sobrevivência de indivíduos em estágios reprodutivos (e.g. Octavio-Aguilar *et al.* 2017, Yang *et al.* 2021). No entanto, relativamente poucos estudos investigando o conjunto de processos demográficos que contribuem para o crescimento ou declínio populacional foram realizados em comunidades de

plantas tropicais (Bruna *et al.* 2009). Nas florestas tropicais brasileiras, onde grande parte da vegetação natural foi convertida em culturas agrícolas e pastagens, a maioria desses estudos focou em espécies dominantes, abundantes ou comuns (Matos *et al.* 1999, Muler *et al.* 2014, Souza *et al.* 2018, Bernardi *et al.* 2019) e pouco é conhecido sobre os processos demográficos de populações de espécies endêmicas. Essa escassez é ainda mais pronunciada quando se considera as espécies endêmicas de samambaias, cujos estudos demográficos são praticamente ausentes.

A família Cyatheaceae se destaca entre as samambaias por apresentar um elevado número de taxons endêmicos, sendo reportadas 51 espécies para o Brasil, com 17 endêmicas para o país (Weigand & Lehnert 2016). Na unidade biogeográfica do Nordeste da Floresta Atlântica brasileira são encontradas quatro das nove espécies endêmicas da Floresta Atlântica brasileira, sendo a única família de samambaias arborescentes encontrada nessa região (Windisch & Santiago 2020). A Floresta Atlântica Nordestina (FAN) tem um histórico de intensa perturbação antropogênica de maneira que a maioria dos remanescentes florestais são pequenos e isolados (Ribeiro *et al.* 2009, Rezende *et al.* 2018). Diante deste contexto, o objetivo deste estudo foi determinar quais aspectos da história de vida de *Cyathea abbreviata* I. Fern. e *Cyathea praecincta* (Kunze) Domin (Cyatheaceae) permitem a persistência destas espécies em um remanescente de Floresta Atlântica no nordeste do Brasil através de análises da dinâmica de suas populações. Foram abordadas as seguintes questões: (i) Qual o crescimento geral das populações? (ii) Qual importância de cada parâmetro demográfico para o crescimento da população? (iii) Quais são os estágios de vida mais críticos no ciclo de vida e quais características vitais contribuem para a taxa de crescimento populacional?

Materiais e métodos

Área de estudo

O estudo foi conduzido na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Pedra D'Anta (8°41'37.3''S – 35°51'22.4''W), inserida no complexo florestal da Serra do Urubu, dentro dos municípios da Lagoa dos Gatos, São Benedito do Sul e Jaqueira no Estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil. A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Submontana com base nos tipos de vegetação propostos por Veloso (1992).

A área apresenta aproximadamente 325 hectares com relevo fortemente acidentado, apresentando fundos de vales, encostas íngremes e topos planos. De acordo com Peel *et al.*

(2007), o clima é considerado tropical úmido e seco (Aw), com quatro a cinco meses de estação seca entre outubro e fevereiro e a estação chuvosa se estendendo de março a setembro (Agência Pernambucana de Águas e Clima, APAC). A região recebe precipitação média anual de aproximadamente 1300 mm e temperaturas que variam de 18° C a 30° C (LAMEPE / ITEP).

Espécies estudadas e desenho amostral

Cyathea abbreviata e *Cyathea praecincta* são espécies de samambaias arbóreas de vida longa endêmicas da Floresta Atlântica brasileira (Windisch & Santiago 2020). *C. abbreviata* apresenta distribuição restrita ao Nordeste do Brasil (Windisch & Santiago 2020) e raramente foi registrada em inventários florísticos (e.g. Santiago *et al.* 2004, Pietrobon & Barros 2007, Pereira *et al.* 2013). Até o presente momento, não há informações sobre seu status de vulnerabilidade, ecologia assim como sobre seu uso por populações locais ou em atividades econômicas. Em *C. abbreviata* as folhas são monomórficas e mantêm as bases dos pecíolos fixos a seu cáudice. No presente estudo, a população apresentou cáudice variando entre 1 e 36 cm de comprimento e até cinco folhas vivas por indivíduo. *C. praecincta* ocorre naturalmente da região nordeste à região sul do Brasil, sendo classificada como vulnerável de acordo com os critérios da IUCN (Weigand & Lehnert 2016). A espécie é monomórfica, apresentou cáudice de 1 a 170 cm e até 10 folhas vivas por indivíduo, mantendo as bases dos pecíolos antigos.

As espécies foram encontradas formando apenas duas populações distintas em toda área de estudo. Uma análise prévia da distribuição espacial de cada população foi realizada para auxiliar no estabelecimento de uma unidade amostral de 20 m x 20 m (400 m²) no local de maior concentração de indivíduos (Fig. S1). Todos os indivíduos encontrados dentro da unidade amostral foram identificados com uma etiqueta numerada e mapeados usando coordenadas cartesianas (x e y, em metros) em setembro de 2018. Neste estudo, cada cáudice ereto com uma coroa de folhas foi reconhecido como um indivíduo e as conexões subterrâneas entre os cáudices foram desconsideradas. A presença de folhas férteis, o comprimento do cáudice desde o nível do solo até a inserção das folhas e o comprimento da maior folha de cada indivíduo foram usados para classificar cada indivíduo em três estágios de desenvolvimento: juvenil (plantas sem folhas férteis, cáudice $\leq 0,1$ m), imaturo (plantas sem folhas férteis, cáudice $> 0,1$ m), e reprodutivos (plantas com folhas férteis). Indivíduos com comprimento foliar muito acima da média encontrada para cada estágio de desenvolvimento em cada população foram colocados em estágios subsequentes, obedecendo o critério de presença e ausência de folhas férteis. Este

critério foi adotado devido a ocorrência de indivíduos cujos cáudices foram soterrados. As taxas de crescimento médio anual dos estágios de desenvolvimento foram calculadas através da média do comprimento dos cáudices.

Os indivíduos mapeados na unidade amostral foram reamostrados em setembro de 2019 e todos os novos indivíduos encontrados foram considerados como plantas recrutadas na população. Devido a forma de vida rizomantosa e ao padrão agregado das populações (Fig. S1), plantas recrutadas em até 20 metros de distância dos limites das unidades amostrais foram incluídas em análises posteriores.

Dinâmica populacional

A taxa de crescimento populacional foi estimada usando o modelo de matriz populacional de Lefkovitch, que analisa a contribuição de cada indivíduo para o crescimento populacional de acordo com as diferentes fases dos seus ciclos de vida (Lefkovitch, 1965) (Figura 1A). Este modelo assume que cada estágio de desenvolvimento difere das demais classes; um indivíduo em um determinado estágio pode morrer, permanecer no mesmo estágio ou crescer e se reproduzir a cada intervalo de tempo; todos os indivíduos se comportam da mesma forma dentro de cada classe; as taxas permanecem constantes ao longo do tempo; a população está em um estágio de distribuição estável; e as mudanças ambientais ao longo do tempo são desconsideradas (Caswell 2001).

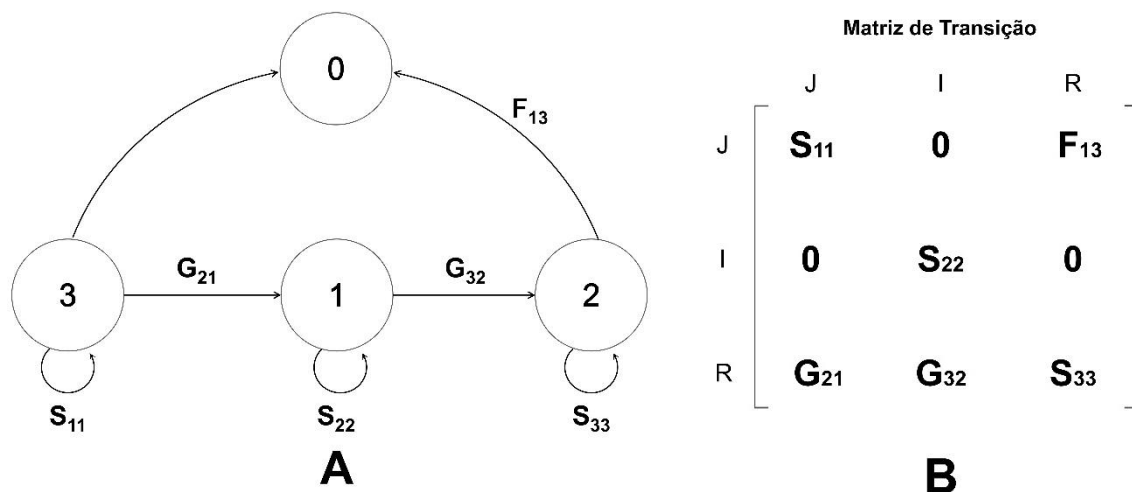


Fig.1. (A) Ciclo de vida de *Cyathea abbreviata* e *C. praecincta*. Os números representam diferentes estágios de desenvolvimento: recrutados (0), juvenis (1), imaturos (2) e reprodutivos (3). As setas representam transições possíveis entre os três estágios (G), incluindo permanência (S) e fecundidade (F). (B) Elementos de transição da matriz A que representam fecundidade (F), sobrevivência (S) e crescimento (G). J=Juvenis, I=Imaturos e R=Reprodutivos.

As principais características demográficas estimadas para cada estágio foram: i) M_x , taxa de mortalidade; ii) S_x , sobreviventes que permaneceram na mesma classe; e iii) G_x , indivíduos que passaram para a próxima classe. A fecundidade (F) foi calculada como o número de plantas recrutadas entre o intervalo de tempo t (2018) e $t + 1$ (2019) dividido pelo número de indivíduos adultos em t . A matriz de transição foi construída considerando os estágios de desenvolvimento das espécies no tempo t e sua classe de estágio em $t + 1$, que resumiu o comportamento demográfico em um intervalo de tempo e os diferentes atributos que descrevem uma população com base em características demográficas temporais. A matriz de transição (Figura 1B) incluiu as probabilidades de transição e contribuições dos indivíduos em diferentes estágios durante um intervalo de tempo unitário, neste caso um ano.

A matriz de transição foi analisada seguindo os procedimentos padrão de análise de matrizes (Caswell 2001, Keyfitz & Caswell 2005). Em qualquer momento ($t+1$), o número de indivíduos em qualquer classe de tamanho é uma função do número de indivíduos no tempo t e da fertilidade, crescimento, mortalidade e recrutamento de uma classe de tamanho para outra durante esse período de tempo. Usando a notação matricial:

$$N_{t+1} = AN_t,$$

onde A (Figura 1B) é uma matriz de transição quadrada em um determinado tempo e N_t e N_{t+1} são os vetores coluna para estágios em pontos sucessivos no tempo. A matriz A foi usada para calcular a taxa de crescimento da população (λ), a elasticidade e a distribuição de estágio estável (Caswell 2001). Taxa de crescimento populacional finita (λ) menor que um ($\lambda < 1$) indica que a população está diminuindo, maior que um ($\lambda > 1$) indica crescimento da população e igual a um ($\lambda = 1$) estabilidade no tamanho populacional (Caswell 2001). Análises de elasticidade foram realizadas para caracterizar a contribuição relativa de cada elemento da matriz para as taxas de crescimento populacional (Caswell 2001, Kroon *et al.* 2000). Todas as análises de população de matriz padrão foram realizadas com o software R 4.0.5 (R Development Core Team, 2012) usando o pacote 'popbio' (Stubben & Milligan 2007).

Para explorar o efeito de mudanças na sobrevivência, crescimento ou fecundidade das plantas na taxa finita de crescimento populacional, foi utilizado uma análise transitória da dinâmica populacional (Groenendijk *et al.* 2011). As entradas da matriz A (matriz contendo o atual cenário das populações) que apresentaram altos valores de elasticidade foram alteradas para explorar a contribuição de cada entrada para a taxa de crescimento populacional e

determinar o valor onde encontramos o aumento (ou seja, $\lambda > 1$) ou diminuição (ou seja, $\lambda < 1$) da população. A primeira simulação alterou os elementos correspondentes à sobrevivência, o que equivaleria a aumentar ou diminuir o recrutamento (S_{11} , Figura 1B) e a sobrevivência nas duas classes de desenvolvimento (S_{22} e S_{33} , Figura 1B). A segunda simulação teve como objetivo explorar o efeito da passagem dos indivíduos para os estágios subsequentes (G_{21} e G_{32} , Figura 1B).

Resultados

Crescimento dos estágios de desenvolvimento

C. abbreviata apresentou taxa média de crescimento absoluto igual a $7,4 (\pm 6,9) \text{ cm ano}^{-1}$ e *C. praecincta* de $9,3 (\pm 9,8) \text{ cm ano}^{-1}$. Indivíduos imaturos de *C. abbreviata* apresentaram a maior taxa de crescimento ($16,66 \pm 5,77 \text{ cm ano}^{-1}$) entre as duas populações, seguidos pelos reprodutivos ($7,85 \pm 5,78 \text{ cm ano}^{-1}$) e juvenis ($5,51 \pm 6,15 \text{ cm ano}^{-1}$). Na população de *C. praecincta* foram os indivíduos reprodutivos que apresentaram as maiores taxas de crescimento ($10 \pm 7,38 \text{ cm ano}^{-1}$), seguidos pelos imaturos ($8,57 \pm 8,32 \text{ cm ano}^{-1}$) e juvenis ($7 \pm 7,81 \text{ cm ano}^{-1}$).

Elementos da matriz

A taxa de permanência de indivíduos no mesmo estágio foi elevada para todas as classes de desenvolvimento e ultrapassou 81% para os juvenis, 60% para imaturos e 86% para reprodutivos em *C. abbreviata* e 95%, 66% e 93%, respectivamente, em *C. praecincta*. Para ambas as espécies, as taxas de transição entre os estágios de desenvolvimento foi maior de juvenis para imaturos em relação a imaturos para reprodutivos (Tabela 1). As taxas de fecundidade para ambas as espécies foram baixas ($F = 1,3$ para *C. abbreviata* e $F = 1,1$ para *C. praecincta*), com poucos indivíduos sendo recrutados (Tabela 1).

Crescimento populacional (λ), distribuição do estágio estável (w) e elasticidade

A taxa de crescimento populacional assintótica foi menor que um para ambas as populações (Tabela 1), indicando diminuição no tamanho populacional. A distribuição estável dos estágios de desenvolvimento apresentou diferenças entre as duas populações. De acordo com a matriz, a distribuição de estágio de desenvolvimento esperada no equilíbrio para *C. abbreviata* incluiria 100% da população no estágio juvenil, enquanto a população de *C. praecincta* seria composta por 83% no estágio juvenil, 7,4% no estágio imaturos e 9,6% no

estágio reprodutivo (Tabela 1). O maior valor de elasticidade foi atribuído à sobrevivência dos indivíduos juvenis em *C. abbreviata* e sobrevivência de indivíduos reprodutivos em *C.*

Tabela 1. Matrizes de projeção e matrizes de elasticidade para as transições anuais de 2018 a 2019 e a matriz média para as populações de *Cyathea abbreviata* e *Cyathea praecincta* e sua distribuição de estágios estáveis.

Matriz Demográfica				w	Matriz de elasticidade		
<i>Cyathea abbreviata</i> ($\lambda = 0.95$)							
Estágio de desenvolvimento	J	I	R		J	I	R
J	0.95	0.00	1.33	1.000	1.00	0.00	0.00
I	0.00	0.66	0.00	0.000	0.00	0.00	0.00
R	0.00	0.33	0.93	0.000	0.00	0.00	0.00
<i>Cyathea praecincta</i> ($\lambda = 0.93$)							
Estágio de desenvolvimento	J	I	R		J	I	R
J	0.81	0.00	1.1	0.83	0.28	0.00	0.04
I	0.00	0.6	0.00	0.07	0.04	0.079	0.00
R	0.03	0.1	0.86	0.095	0.00	0.04	0.5

Nota. J = Juvenil, I = Imaturo, R = Reprodutivo. w = distribuição de estágio estável *praecincta* (Tabela 1).

Simulações numéricas

As entradas da matriz A foram modificadas para determinar o valor onde ocorresse um aumento na taxa de crescimento populacional, uma vez que ambas as populações apresentaram $\lambda < 1$. As simulações resultantes de modificações na sobrevivência dos estágios de desenvolvimento, que incluiu aumento indireto no recrutamento e fecundidade, não resultou em aumento no crescimento das populações. Alterar a permanência de indivíduos no último estágio de desenvolvimento (equivalente a reduzir a mortalidade de indivíduos reprodutivos) não aumentou significativamente o crescimento populacional. No entanto, quando as entradas de crescimento do estágio juvenil (i.e. relacionado à passagem desses indivíduos para o estágio subsequente) foram aumentadas, as mudanças resultantes em λ foram mais perceptíveis, atingindo um valor estável (ou seja, $\lambda = 1$) para *C. praecincta* quando o crescimento foi 20%

maior que o valor original e um valor crescente (ou seja, $\lambda > 1$) para *C. abbreviata* quando o crescimento foi apenas 5% maior.

Discussão

Os resultados deste estudo mostraram que as populações de *C. abbreviata* e *C. praecincta* apresentaram semelhanças em seus aspectos demográficos. A literatura descreve as espécies de Cyatheaceae como plantas com crescimento do cáudice tipicamente abaixo 10 cm ano⁻¹, assim como observado no presente estudo (Tabela 2). *C. abbreviata* e *C. praecincta* são plantas de sub-bosque, de modo que as árvores que compoem o dossel florestal parece influenciar no aumento em altura dos seus indivíduos (e.g. *Arisaema heterophyllum*; Muraoka *et al.* 1997, *Eucalyptus globulus*; Becerra *et al.* 2017, *Austrocedrus chilensis* e *Nothofagus dombeyi*; Casellia *et al.* 2021). Indivíduos juvenis cresceram mais lentamente quando comparados aos indivíduos nos demais estágios de desenvolvimento, um padrão conhecido em certas monocotiledôneas arborescentes sem crescimento secundário, como *Butia purpurascens* Glassman (Ressela & Guilherme 2022) e *Lodoicea maldivica* (J.F. Gmel.) Pers. (Rist *et al.* 2010). Nestas espécies, ocorre um processo chamado de “crescimento de estabelecimento”, que corresponde a um conjunto de mudanças no nível morfológico e fisiológico, essencial para o estabelecimento do eixo primário (Tomlinson, 1990). O “crescimento de estabelecimento” é necessariamente um processo gradual em que o diâmetro dos sucessivos entrenós aumenta à medida que a planta cresce em altura (Tomlinson & Esler 1973). Assim como nas monocotiledôneas, Prugnolle *et al.* (2000) relataram que a fase juvenil de populações de *Cyathea muricata* Willd. foi caracterizada por um aumento do diâmetro do cáudice, que foi de 0 a 11 cm, enquanto a altura do eixo do cáudice permaneceu baixa (de 0 a 30 cm de altura). O espessamento do cáudice, principalmente em sua base, desempenha um papel importante na manutenção da samambaia em uma posição vertical (Hallé 1966).

Tabela 2. Taxas anuais de crescimento do cáudice de espécies de Cyatheaceae nos neotropicos.

Espécies	Local	Crescimento	Referencia
		anual do cáudice (cm ano ⁻¹)	
<i>Cyathea caracasana</i>	Colombia	16.80	Arens (2001)
<i>Cyathea praecincta</i>	Brasil	9.31	Presente estudo
<i>Cyathea abbreviata</i>	Brasil	7.42	Presente estudo

<i>Cyathea pubescens</i>	Jamaica	6.66	Tanner (1983); Shreve (1914)
<i>Cyathea corcovadensis</i>	Brasil	6.63*	Neumann <i>et al.</i> (2014)
<i>Alsophila setosa</i>	Brasil	6.32	Schmitt & Windisch (2006)
<i>Cyathea delgadii</i>	Brasil	4.65	Schmitt & Windisch (2007)
<i>Cyathea atrovirens</i>	Brasil	1.73**	Schmitt & Windisch (2012)

*Média de 3 anos; **Média de 5 anos

Os resultados das análises matriciais indicaram que as taxas de crescimento populacional de *C. abbreviata* e *C. praecincta* tenderam a um declínio, considerado como resultado do baixo recrutamento e transição entre classes em número insuficiente para compensar para as altas taxas de mortalidade (Paludo *et al.* 2016). As populações do presente estudo estão inseridas em uma Unidade de Conservação, sem ocorrência de perturbação antrópica severa ou incidências de fogo, e localizadas no interior florestal, região onde foi observado mortes de muitos indivíduos das populações analisadas devido a quebra de seus cáudices em decorrência de quedas de grandes galhos e árvores. Ash (1987) observou que o cáudice e folhas de samambaias arborescentes são frequentemente danificadas pela queda de galhos e esse dano pode ocasionalmente matar o indivíduo. Neste sentido, os valores obtidos para a taxa de crescimento populacional pode ser um reflexo de uma flutuação típica na dinâmica populacional das espécies, sujeitas a períodos intercalados de aumento e declínio devido a eventos de perturbações naturais moderadas durante o período de estudo.

As análises de elasticidade indicaram que o processo demográfico com maior contribuição para as taxas de crescimento populacional foi a permanência dos indivíduos em seu estágio de desenvolvimento atual (“estase”), com baixos valores para fecundidade e transição entre os estágios de desenvolvimento. A maioria das mudanças proporcionais na taxa de crescimento populacional em espécies de vida longa é causada por mudanças na “estase” (i.e. Méndez *et al.* 2004, Koop & Horvitz 2005, Cogoni *et al.* 2019). Os valores de elasticidade para a população de *C. praecincta* mostraram que entre todos os elementos da matriz de projeção as taxas de “estase” de indivíduos reprodutivos têm o maior impacto relativo no crescimento populacional. Isso ressalta a importância da manutenção de indivíduos adultos na população, fator que tem sido reconhecido nos esforços de conservação de espécies de endêmicas (e.g. Neal *et al.* 2010, Ferrer-Cervantes *et al.* 2012, Cogoni *et al.* 2019, Yang *et al.* 2021). Na população de *C. abbreviata* os valores de elasticidade foram atribuídos unicamente à “estase” dos juvenis e espera-se que a manutenção de indivíduos juvenis e o aumento da

reprodução em adultos possam ser caminhos potenciais para aumentar a taxa global do tamanho da população. As distribuições de tamanho estáveis projetadas também atribuíram aos indivíduos juvenis um papel importante na manutenção do equilíbrio das populações a longo prazo. As projeções indicaram que, sob condições determinísticas, as populações analisadas são dominadas principalmente pelo estágio juvenil. Do ponto de vista ecológico, a elevada proporção de indivíduos nesse estágio de desenvolvimento em Cyatheaaceae indicam habitats adequados para o estabelecimento e desenvolvimento inicial do esporófito (Schmitt & Windisch 2007).

O recrutamento de novos indivíduos para as populações não foi considerado como uma taxa vital que impulsionaria o crescimento das populações analisadas, uma vez que os modelos simulados de mudanças nessa taxa demográfica não projetaram efeitos positivos sobre a taxa de crescimento populacional de maneira significativa. Resultados contrastantes foram observados por Contreras & Valverde (2002) para uma população de *Mammillaria crucigera* Martius, um cacto raro endêmico de uma pequena região no México Central, e Prada-Ríos & García (2020), para populações de *Attalea nucifera* H. Karst., uma espécie de palmeira endêmica da Colômbia. Os autores observaram que simulações de matrizes indicaram que apenas aumentos significativos na sobrevivência de estágios juvenis resultaram em valores de λ positivos. Pequenas variações de temperatura e chuvas intensas interferem no crescimento ou em outros processos de desenvolvimento das plantas arborescentes (Larcher 2000). Nesse sentido, períodos climáticos que favoreçam o crescimento dos indivíduos jovens e sua consequente passagem para estágios subsequentes pode favorecer o crescimento no tamanho dessas populações.

Os resultados obtidos destacam que a permanência futura das populações analisadas depende principalmente dos estágios juvenis e adultos, que foram considerados como elementos chaves para aumentar a taxa de crescimento populacional. Considerando o estado de conservação do local de estudo (populações em área natural protegida e ausência de pressão antrópica direta), sugerem que a capacidade de crescimento populacional não está severamente limitada. No entanto, se faz necessário estudos que avaliem as necessidades fisiológicas e restrições das espécies durante os estágios iniciais de desenvolvimento, padrões de distribuição das populações e locais colonizáveis dentro da área de estudo, bem como da estrutura genética das populações que, juntamente com nossos dados demográficos, ofereceriam uma visão mais detalhada da probabilidade de persistência destas populações.

Referências

- Arens NC and Baracaldo PS (2001)** Variation in tree fern stipe length with canopy height: tracking preferred habitat through morphological change. *American Fern Journal* **90**, 1–15.
- Ash J (1987)** Demography of *Cyathea hornei* (Cyatheaceae), a Tropical Tree-fern in Fiji. *Australian Journal of Botany* **35**, 331–342.
- Becerra PI, Catford JA, Inderjit, McLeod ML, Andonian K, Aschehoug ET, Montesinos D and Callaway RM (2017)** Inhibitory effects of *Eucalyptus globulus* on understorey plant growth and species richness are greater in non-native regions. *Global Ecology and Biogeography* **27**(1), 68–76.
- Bernardi AP, Lauterjung MB, Montagna T, Candido-Ribeiro R, Hoeltgebaum MP, Mantovani A and Reis MS (2019)** Population dynamics of *Podocarpus lambertii* in Southern Brazilian forest–grassland mosaics. *Can. Journal of Forestry Research* **49**, 884–891.
- Botzat A, Fischer L and Farwig N (2015)** Regeneration potential in South African forest fragments: extinction debt paid off or hampered by contemporary matrix modification? *Plant Ecology* **216**, 535–551.
- Bruna EM, Fiske IJ and Trager MD (2009)** Habitat fragmentation and plant populations: is what we know demographically irrelevant? *Journal of Vegetation Science* **20**, 569–576.
- Casellia M, Urretavizcaya MF, Loguercioa GA, Contardia L, Gianolinia S and Defossé GE (2021)** Effects of canopy cover and neighboring vegetation on the early development of planted *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* in north Patagonian degraded forests. *Forest Ecology and Management* **479**, 118543.
- Caswell H (2001)** *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Cogoni D, Sulis E, Bacchetta G and Fenu G (2019)** The unpredictable fate of the single population of a threatened narrow endemic Mediterranean plant. *Biodiversity Conservation* **28**, 1799–1813.
- Contreras C and Valverde T (2002)** Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* **51**, 89–102.

- Ferrer-Cervantes ME, Méndez-González ME, Quintana-Ascencio PF, Dorantes A, Dzib G and Durán R** (2012) Population dynamics of the cactus *Mammillaria gaumeri*: an integral projection model approach. *Population Ecology* **54**, 321–334.
- García MB** (2003) Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Borderea chouardii*. *Conservation Biology* **17**, 1672–1680.
- Groenendijk P, Eshete A, Sterck FJ, Zuidema PA and Bongers F** (2011) Limitations to sustainable frankincense production: blocked regeneration, high adult mortality and declining populations. *Journal of Applied Ecology* **49**(1), 164–173.
- Gross CL and Mackay D** (2014) Two decades of demography reveals that seed and seedling transitions limit population persistence in a translocated shrub. *Annals of Botany* **114**, 85–96.
- Halle F** (1966) Etude de la ramification du tronc chez quelques fougères arborescentes. *Adansonia* **6**, 405–424.
- Harper JL** (1977). *Population Biology of Plants*. New York: Academic Press.
- Keyfitz N and Caswell H** (2005) *Applied mathematical demography* (3rd Edition). New York: Springer Science and Business Media Inc.
- Koop AL and Horvitz CC** (2005) Projection matrix analysis of the demography of an invasive, nonnative shrub (*Ardisia elliptica*). *Ecology* **86**(10), 2661–2672.
- Kroon H, Groenendaal J and Eherlen J** (2000) Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* **81**(3), 607–618.
- Larcher W** (2000) Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems* **134**(3), 279–295.
- Lefkovitch LP** (1965) The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* **21**, 1–18.
- Matos DMS, Freckleton RP and Watkinson AR** (1999) The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* **80**(8), 2635–2650.
- Méndez M, Durán R, Olmsted I and Oyama K** (2004) Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *Biotropica* **36**(4), 492–504.
- Muler AE, Rother DC, Brancalion OS, Naves RP, Rodrigues RR and Pizo MA** (2014) Can overharvesting of a non-timber-forest-product change the regeneration dynamics of a tropical rainforest? The case study of *Euterpe edulis*. *Forest Ecology and Management* **324**, 117–125.

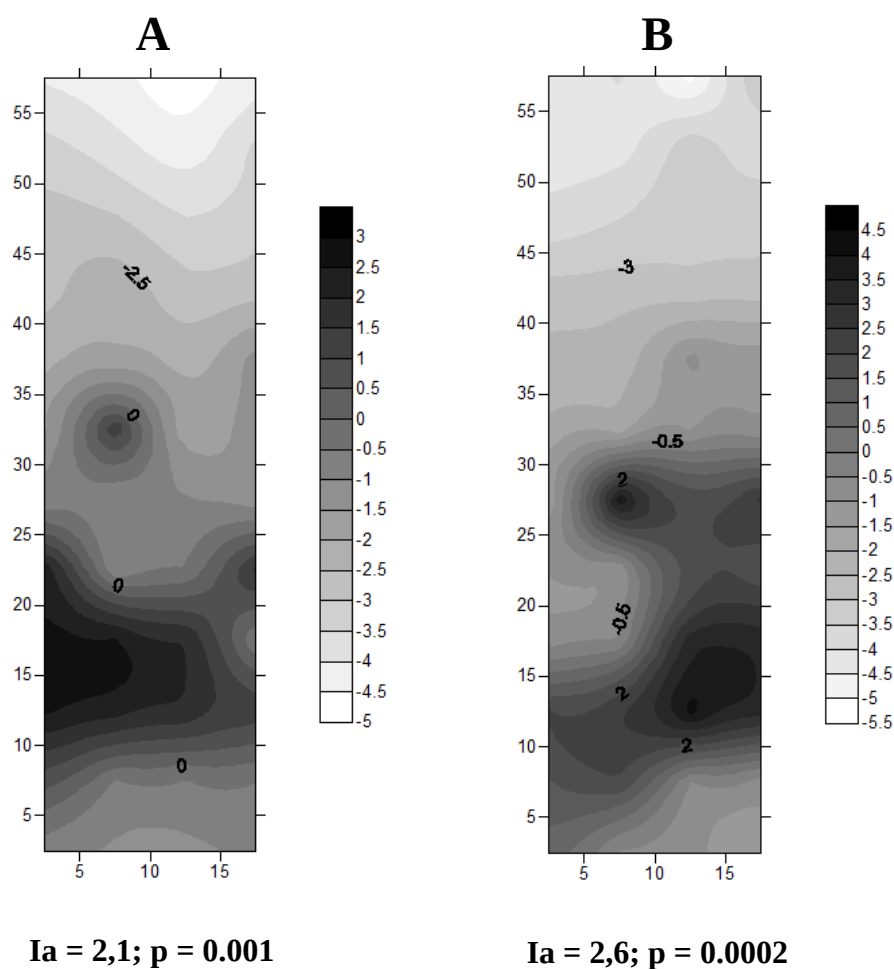
- Muraoka H, Tang Y, Koizumi H and Washitani I** (1997) Combined effects of light and water availability on photosynthesis and growth of *Arisaema heterophyllum* in the forest understory and an open site. *Oecologia* **112**, 26–34
- Neal JM, Hardner CM. and Gross CL** (2010) Population demography and fecundity do not decline with habitat fragmentation in the rainforest tree *Macadamia integrifolia* (Proteaceae). *Biological Conservation* **143**, 2591–2600.
- Neumann MK, Schneider PH, Schmitt JL** (2014) Phenology, caudex growth and age estimation of *Cyathea corcovadensis* (Raddi) Domin (Cyatheaceae) in a subtropical forest in southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* **28**(2), 274–280.
- Nicolè F, Brzosko E, and Till-Bottraud I** (2005) Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: longevity, stability and persistence. *Journal of Ecology* **93**, 716–726.
- Octavio-Aguilar P, Rivera-Fernández A, Iglesias-Andreu LG, Vovides PA and Cáceres-González FFN** (2017) Extinction risk of *Zamia inermis*: a demographic study in its single natural population. *Biodiversity Conservation* **26**, 787–800.
- Oostermeijer JGB, Van't Veer, R. and Den Nijs JCM** (1994) Population structure of rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology* **31**, 428–438.
- Paludo GF, Lauterjung MB, dos Reis MS and Mantovani A** (2016) Inferring population trends of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) using a transition matrix model in an old-growth forest. *Southern Forests* **78**, 137–143.
- Peel MC, Finlayson BL and MacMahon TA** (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* **11**, 1633–1644.
- Pereira AFN, Silva IAA, Santiago ACP and Barros ICL** (2013) Richness, geographic distribution and ecological aspects of the fern community within the Murici Ecological Station in the state of Alagoas, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* **27**(4), 788–800.
- Pietrobom MR and Barros ICL** (2007) Pteridoflora do Engenho Água Azul, município de Timbaúba, Pernambuco, Brasil. *Rodriguésia* **58**(1), 85–94.
- Prada-Ríos J and García N** (2020) Demography of *Attalea nucifera*: sustainable management and conservation of a threatened species of Colombia. *Caldasia* **42**(2), 313–325.

- Prugnolle F, Rousteau A and Belin-Depoux M (2000)** Occupation spatiale de *Cyathea muricata* Willd. (Cyatheaceae) en forêt dense humide guadeloupéenne. I-À l'échelle de l'individu. *Acta Botanica Gallica*, **147(4)**, 361–374.
- R Development Core Team (2014)** *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Australia. URL: <http://www.R-project.org>.
- Ressela K and Guilherme FAG (2022)** Ten years from propagule to mature plant of *Butia purpurascens* Glassman (Arecaceae): an endemic and endangered palm of the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Biology* **82**, e233941.
- Rezende CL, Scarano FR, Assad ED, Joly CA, Metzger JP, Strassburg BBN, Tabarelli M, Fonseca GA and Mittermeier RA (2018)** From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation* **16**, 208–214.
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ and Hirota MM (2009)** The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* **142**, 114–1153.
- Rist L, Kaiser-Bunbury CN, Fleischer-Dogley F, Edwards P, Bunbury N and Ghazoul J (2010)** Sustainable harvesting of coco de mer, *Lodoicea maldivica*, in the Vallée de Mai, Seychelles. *Forest Ecology and Management* **260(12)**, 2224–2231.
- Santiago ACP, Barros ICL and Sylvestre LS (2004)** Pteridófitas ocorrentes em três fragmentos florestais de um brejo de altitude (Bonito, Pernambuco, Brasil). *Acta Botanica Brasilica* **18(4)**, 781–792.
- Schmitt JL and Windisch PG (2006)** Phenological aspects of frond production in *Alsophila setosa* Kaulf. (Cyatheaceae: Pteridophyta) in southern Brazil. *Fern Gazette* **17(5)**, 263–270.
- Schmitt JL and Windisch PG (2007)** Estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporofítica de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae, Monilophyta) no sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **21(3)**, 731–740.
- Schmitt JL and Windisch PG (2012)** Caudex growth and phenology of *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) in secondary forest, southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **72(2)**, 397–405.
- Shefferson RP, Jacquemyn H, Kull T and Hutchings MJ (2020)** The demography of terrestrial orchids: life history, population dynamics and conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society* **192**, 315–332.

- Shreve F** (1914) *A Montane Rain-Forest: A contribution to the physiological plant geography of Jamaica*. Washington: Carnegie Institution of Washington.
- Souza SCPM, Santos FAM, Rodrigues RR and Joly CA** (2018) Dinâmica populacional de doze espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Submontana. *Scientia Plena* **14**(5), 052401.
- Stubben CJ and Milligan BG** (2007) Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *J Stat Softw* **22**: 1–22.
- Tang CQ, Long-Yuan H, Zherui G, Zhao X, Sun W and Ohsawa M** (2011) Habitat Fragmentation, Degradation, and Population Status of Endangered *Michelia coriacea* in Southeastern Yunnan, China. *MRD* **31**(4), 343–350.
- Tang CQ, Peng MC, He LY, Ohsawa M, Wang CY, Xie TH, Li WS, Li JP, Zhang HY, Li Y, Yang XM and Li GS** (2013) Population persistence of a Tertiary relict tree *Tetracentron sinense* on the Ailao Mountains, Yunnan, China. *Journal of Plant Research* **126**, 651–659.
- Tanner EVJ** (1983) Leaf demography and growth of the tree-fern *Cyathea pubescens* Mett. ex Kuhn in Jamaica. *Botanical Journal of the Linnean Society* **87**, 213–227.
- Tomlinson PB and Esler AE** (1973) Establishment growth in woody monocotyledons native to New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* **11**(4), 627–644.
- Tomlinson PB** (1990) *The structural biology of palms*. Oxford: Clarendon Press.
- Veloso HP** (1992) *Sistema fitogeográfico*. In IBGE, *Manual técnico da vegetação brasileira*. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, pp. 9–38.
- Volis S** (2019) Conservation-oriented restoration—a two for one method to restore both threatened species and their habitats. *Plant Diversity* **41**, 50–58.
- Watkinson AR, Freckleton RP and Forrester L** (2000) Population dynamics of *Vulpia ciliata*: regional, patch and local dynamics. *Journal of Ecology* **88**, 1012–1029.
- Windisch PG and Santiago ACP** (2020) *Cyatheaceae*. In *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Weigand A and Lehnert M** (2016) The scaly tree ferns (Cyatheaceae-Polypodiopsida) of Brazil. *Acta Botanica Brasilica* **30**(3), 1–15.
- Yang G, Wu T, Geng Y, Li X, Hao J and Yuan C** (2021) Effects of habitat fragmentation on population structure and dynamics of the endangered plant *Pterospermum kingtungense*. *Biodiversity Science* **29**, 449–455.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Fig S1. Distribuição espacial de *Cyathea praecincta* e *C. abbreviata* em um fragmento de Floresta Atlântica no Nordeste do Brasil. **A.** Distribuição espacial de *C. abbreviata* em 1200m²; **B.** Distribuição espacial de *C. praecincta* em 1200m²; Ia= Índice de agregação (Ia > 1, indica distribuição agrupada dos indivíduos); o local de maior concentração de indivíduos é representado pelas manchas mais escuras.



5 CONCLUSÕES

As contribuições apresentadas nessa tese atualizam o estado da arte das pesquisas envolvendo samambaias arborescentes ocorrentes nas florestas tropicais brasileiras e fornecem subsídios teóricos, outrora não realizados com essas espécies, que permitem realizações de futuros estudos. Os resultados aqui obtidos reforçam a importância da compreensão acerca das variações microambientais e demográficas na persistência de espécies de Cyatheaceae na Floresta Atlântica Nordestina, região mais degradada deste domínio, menos conservada e que resguarda uma flora endêmica rara, na maioria das vezes localizadas fora de Unidades de Conservação.

Observamos mudanças significativas na estrutura populacional em relação ao microhabitat das espécies, mesmo em gradientes ambientais curtos, enfatizando os fatores edáficos e topográficos como elementos estruturadores dos estágios do ciclo de vida da fase esporofítica de Cyatheaceae. Considerando o atual cenário de distúrbios ambientais causados pela fragmentação da Floresta Atlântica Nordestina, este resultado é especialmente relevante, uma vez que a maioria das atividades antrópicas afeta as características do solo, principalmente a disponibilidade de nutrientes. Até mesmo pequenas mudanças têm o potencial de ter efeitos significativos na estrutura das populações de Cyatheaceae nesta região e, consequentemente, na função destas samambaias no ecossistema.

De uma forma geral, fornecemos informações pioneiras acerca da dinâmica populacional de samambaias arborescentes através de modelos de matriz de transição, avaliando a viabilidade e estabilidade das populações e identificando estágios críticos do ciclo de vida. Nos estudos demográficos não foi verificada uma situação de elevada vulnerabilidade das duas populações analisadas, no entanto, a redução nas taxas de crescimento atrelado ao crescente processo de fragmentação da Floresta Atlântica Nordestina, região que apresenta remanescentes florestais menores que o fragmento estudado, é esperado que as demais populações de espécies endêmicas de Cyatheaceae possam estar passando por um processo de redução do seu tamanho populacional e possíveis extinções locais.

Os dados acerca do tamanho, estrutura e dinâmica das populações analisadas não suportam a afirmação de que as populações de Cyatheaceae na Floresta Atlântica Nordestina estão ameaçadas. No entanto, poucas populações foram encontradas nas áreas de estudos, refletindo uma condição das espécies desta família na região. Reduzir os distúrbios antropogênicos sensibilizando os moradores de comunidades próximas aos fragmentos sobre a

importância dos representantes de Cyatheaceae e fornecer incentivos para a conservação dos fragmentos existentes seriam ações importantes para a conservação destas espécies. Uma vez que as espécies se comportam como típicas plantas de vida-longa, com crescimento lento e longa permanência nos estágios de desenvolvimento, estabelecer um programa de monitoramento a longo prazo, centrado nos principais dados detectados nas análises abordadas nesta tese, permitirá a implementação de estratégias de conservação, principalmente das suas espécies ameaçadas.

REFERÊNCIAS

- AMBRÓSIO, S. A.; BARROS, I. C. L. Pteridófitas de uma área remanescente de Floresta Atlântica do estado de Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** v. 11, n. 2, p.105–113, 1997.
- ARENS, N. C. Variation in performance of the tree fern *Cyathea caracasana* (Cyatheaceae) across a successional mosaic in an Andean cloud forest. **American Journal of Botany**, v. 88, p. 545–551, 2001.
- ARENS, N. C.; BARACALDO, P. S. Distribution of Tree Ferns (Cyatheaceae) across the successional Mosaic in an Andean Cloud Forest, Nariño, Colombia. **American Fern Journal**, v. 88, p. 60–71, 1998.
- ARENS, N. C.; BARACALDO, P. S. Variation in tree fern stipe length with canopy height: tracking preferred habitat through morphological change. **American Fern Journal**, v. 90, p. 1–15, 2000.
- ATHAYDE FILHO, F. P.; FELIZARDO, M. P. P. Análise florística e ecológica das samambaias e licófitas da principal nascente do Rio Pindaíba, Mato Grosso. **Pesquisas Botânicas** v. 61, p. 229–244, 2010.
- BACH, C.E.; KELLY, D.; HAZLETT, B.A. Forest edges benefit adults, but not seedlings, of the mistletoe *Alepis flavida* (Loranthaceae). **Journal of Ecology**, v. 93, p. 79– 86, 2005.
- BALDAUF, C. et al. Assessing the effects of natural and anthropogenic drivers on the demography of *Himatanthus drasticus* (Apocynaceae): Implications for sustainable management. **Forest Ecology and Management**, v. 354, p. 177–184, 2015.
- BARNES, D. K. A.; CORRIE, A.; WHITTINGTON, M.; CARVELHO, M. A.; GELL, F. Coastal shellfish resource use in the Quirimba Archipelago, Mozambique. **Journal of Shellfish Research**. v.17, p. 51–58, 1998.
- BERNARDI, A. P. et al. Population dynamics of *Podocarpus lambertii* in Southern Brazilian forest–grassland mosaics. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 49, p. 884–891, 2019.
- BENITEZ-MALVIDO, J. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. **Conservation Biology**, v. 12, p. 380– 389, 1998.
- BHARALI, S.; PAUL, A.; KHAN, M. L. Population status of *Rhododendron mechucae* – a newly recorded endemic species from Eastern Himalaya, India. **Journal of Biodiversity Management & Forestry**, v. 2, p. 3, 2013.
- BRANCALION, P. H. S. et al. Soil-mediated effects on potential *Euterpe edulis* (Arecaceae) fruit and palm heart sustainable management in the Brazilian Atlantic Forest. **Forest Ecology and Management**, v. 284, p. 78–85, 2012.

- BREMER, P. On the ecology and demography of a terrestrial population of *Asplenium trichomanes* (aspleniaceae: pteridophyta) in the Netherlands. **Fern Gazette**, v. 17, n. 2, p. 85–96, 2004.
- BREMER, P.; JONGEJANS, E. Frost and forest stand effects on the population dynamics of *Asplenium scolopendrium*. **Population Ecology**, v.52, p. 211–222, 2010.
- BROCK, J. M. R.; PERRY, G. L. W.; BURNS, B. R. Tree fern ecology in New Zealand: A model for southern temperate Rainforests. **Forest Ecology and Management**, v. 375, p. 112–126, 2016.
- BROCK, J. M. R. et al. Gametophyte niche differences among sympatric tree ferns. **Biology Letters**, v. 15, p. 20180659, 2019.
- BUCHAROVÁ, A.; MÜNZBERGOVÁ, Z.; TÁJEK, P. Population biology of two rare fern species: long life and long-lasting stability. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 8, p. 1260–1271, 2010.
- BUCKLEY, Y.M. et al. Causes and consequences of variation in plant population growth rate: a synthesis of matrix population models in a phylogenetic context. **Ecology Letters**, v. 13, p. 1182–1197, 2010.
- BYSTRIAKOVA N.; SCHNEIDER H.; COOMES D. Evolution of the climatic niche in scaly tree ferns (Cyatheaceae, Polypodiopsida). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 165, p. 1–19, 2011.
- CASTILLO-LARA, P.; OCTAVIO-AGUILAR, P.; DE-NOVA, J. A. *Ceratozamia zaragozae* Medellín-Leal (Zamiaceae), an endangered Mexican cycad: New information on population structure and spatial distribution. **Brittonia**, v. 70, n. 2, p. 155–165, 2018.
- CASWELL, H. **Matrix Population Models - Construction, Analysis and Interpretation**. Massachusetts: Sinauer Associates, 2001.
- CHAPMAN, J. L.; REISS, M. J. **Ecology: Principles and Application**. 2. ed. Beijing: Cambridge University Press, 2001.
- CHRISTENHUSZ, M. J. M.; ZHANG, X. C.; SCHNEIDER, H. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. **Phytotaxa**, v. 19, p. 7–54, 2011.
- COGONI, D. et al. The unpredictable fate of the single population of a threatened narrow endemic Mediterranean plant. **Biodiversity and Conservation**, v. 28, p. 1799–1813, 2019.
- COLLING, G.; MATTHIES, D.; RECKINGER, C. Population structure and establishment of the threatened long-lived perennial *Scorzonera humilis* in relation to environment. **Journal of Applied Ecology**, v. 39, p. 310–320, 2002.
- COLLING, G.; MATTHIES, D. Effects of habitat deterioration on population dynamics and extinction risk of an endangered, long-lived perennial herb (*Scorzonera humilis*). **Journal of Ecology**, v. 94, p. 959–972, 2006.

CONDIT, R., et al. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. **The American Naturalist**, v. 152, p. 495–509, 1998.

COOMES, D. A. et al. The hare, the tortoise and the crocodile: the ecology of angiosperm dominance, conifer persistence and fern filtering. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 918–935, 2005.

CRONE, E.E. et al. How do plant ecologists use matrix population models? **Ecology Letters**, v. 14, p. 1–8. 2011.

DICKINSON, K. J. M. et al. What limits a rare alpine plant species? Comparative demography of three endemic species of *Myosotis* (Boraginaceae). **Austral Ecology**, v. 32, p. 155–168, 2007.

DINNÉTZ, P.; NILSSON, T. Population viability analysis of *Saxifraga cotyledon*, a perennial plant with semelparous rosettes. **Plant Ecology**, 159: 61–71, 2002.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 487–515, 2003.

FAN, B. et al. Factors influencing the natural regeneration of the pioneering shrub *Calligonum mongolicum* in sand dune stabilization plantations in arid deserts of northwest China. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 5, p. 2975–2984. 2018.

FARRAR, D. R. Gametophytes of four tropical fern genera reproducing independently of their sporophytes in the southern Appalachians. **Science**, v. 155, p. 1266–1267, 1967.

FORBIS, T. A.; DOAK, D. F. Seedling establishment and life history trade-offs in alpine plants. **American Journal of Botany**, v. 91, p. 1147–1153, 2004.

FRAGA, L. L.; SILVA, L. B.; SCHMITT, J. L. Composicao e distribuicao vertical de pteridofitas epifiticas sobre *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae), em floresta ombrofila mista no sul do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 8, p. 123–129, 2008.

FRANCO, M.; SILVERTOWN, J. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. **Ecology**, v. 85, p. 531–538, 2004.

GALAL, T. M. Size structure and dynamics of some woody perennials along elevation gradient in Wadi Gimal, Red Sea coast of Egypt. **Flora**, v. 206, n. 638–645, 2011.

GALINDO-LEAL, C.; CAMARA, I. G. Atlantic forest hotspots status: an overview. Washington: Center for Applied Biodiversity Science e Island Press, 2003.

GARCÍA, M. B. Life history and population size variability in a relict plant: different routes towards long-term persistence. **Diversity & Distributions**, v. 14, p. 106–113, 2008.

GASPER, A. L. et al. Inventory of *Dicksonia sellowiana* Hook. in Santa Catarina. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, p. 776–784, 2011.

GATSUK, L. E. et al. Age states of plants of various growth forms: a review. **Journal of Ecology**, v. 68, p. 675–696, 1980.

GAXIOLA, A.; BURROWS, L. E.; COOMES, D. A. Tree fern trunks facilitate seedling regeneration in a productive lowland temperate rain forest. **Oecologia**, v. 155, p. 325–335, 2008.

GEHLHAUSEN, S.M.; SCHWARTZ, M.W.; AUGSPURGER, C.K. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forests fragments. **Plant Ecology**, v. 147, p. 21–35, 2000.

GIBSON, D.J. *Methods in Comparative Plant Population Ecology*. New York: Oxford University Press, 2002.

GONZATTI, F. et al. Florística e aspectos ecológicos de samambaias e licófitas em remanescentes de matas estacionais decíduas da serra gaúcha, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 12, n. 2, p. 90–97, 2014.

GUEDJE, N. M. et al. Population dynamics of *Garcinia lucida* (Clusiaceae) in Cameroonian Atlantic forests. **Forest Ecology and Management** v. 177, p. 231–241, 2003.

GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. **Ecologia vegetal**. 2. ed. Porto Alegre: Artmed. 592 p. 2009.

HEGLAND, S. J.; LEEUWEN, M. V.; OOSTERMEIJER, J. G. B. Population structure of *Salvia pratensis* in relation to vegetation and management of Dutch dry floodplain grasslands. **Journal of Applied Ecology**, v. 38, p. 1277–1289, 2001.

HEPPELL, S. S.; PFISTER, C. A.; de KROON, H. Elasticity analysis in population biology: Methods and applications. **Ecology**, v. 81, p. 605–606, 2000.

HIRAI, R. Y.; PRADO, J. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP, Brasil. Pteridophyta: 3. Cyatheaceae. **Hoehnea**, v. 41, n. 2, p. 173–180, 2014.

HO, Y. et al. Habitat environment data and potential habitat interpolation of *Cyathea lepifera* at the Tajen Experimental Forest Station in Taiwan. *Tropical Conservation Science*, v. 9, n. 1, p. 153–166, 2016.

HODGSON, J.A.; MOILANEN, A.; WINTLE, B. A.; THOMAS, C. D. Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology*, v. 48, p. 148–152, 2011.

IRALU, V.; PAO, N. T.; UPADHAYA, K. An assessment of population structure and regeneration status of *Magnolia punduana* Hk. f. & Th. (Magnoliaceae) in fragmented forests of northeast India. **Journal of Forestry Research**, v. 31, p. 937–943, 2020.

JANSSEN, T. et al. Neoendemism in Madagascan scaly tree ferns results from recent, coincident diversification bursts. **Evolution**, v. 62, p. 1876–1889, 2008.

JOHN, E. **Circle of life**. Burbank: Walt Disney Records, 1994. (4 min).

- JONES, M. M. et al. Environmental and neighbourhood effects on tree fern distributions in a neotropical lowland rain forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 18, p. 13–24, 2007.
- KIENBERG, O.; BECKER, T. Differences in population structure require habitat-specific conservation strategies in the threatened steppe grassland plant *Astragalus exscapus*. **Biological Conservation**, v. 211, p. 56–66, 2017.
- KOOP, A. L.; HORVITZ C. C. Projection matrix analysis of the demography of an invasive, nonnative shrub (*Ardisia elliptica*). **Ecology**, v. 86, n. 10, p. 2661–2672, 2005.
- KORALL, P. et al. Tree ferns: monophyletic groups and their relationships as revealed by four protein-coding plastid loci. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 39, p. 830–845, 2006.
- KORALL, P.; PRYER, K. M. Global biogeography of scaly tree ferns (Cyatheaceae): evidence for Gondwanan vicariance and limited transoceanic dispersal. **Journal of Biogeography**, v. 41, p. 402–413, 2014.
- KOZERA, C.; RODRIGUES, R. R.; DITTRICH, A. O. Composição florística do sub-bosque de uma Floresta Ombrófila Densa Montana, Morrete, PR, Brasil. **Floresta**, v. 39, n. 2, p. 323–334, 2009.
- de KROON, H. et al. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. **Ecology**, v. 67, p. 1427–1431, 1986.
- de KROON H.; van GROENENDAEL, J.; EHRLÉN, J. Elasticities: A review of methods and model limitations. **Ecology**, v. 81, p. 607–618, 2000.
- KLUGE, H.; KESSLER, M. Influence of niche characteristics and forest type on fern species richness, abundance and plant size along an elevational gradient in Costa Rica. **Plant Ecology**, v. 212, p. 1109–1121, 2001.
- LARGE, M. F.; J. E.; BRAGGINS, J. **Tree Ferns**. Timber Press Portland, Cambridge, 2004. 352 p.
- LEAK, W. B. The J-shaped probability distribution. **Forest Science**, v. 11, p. 405–409, 1965.
- LEFKOVITCH, L. P. The study of population growth in organisms grouped by stages. **Biometrics**, v. 21, p. 1–18, 1965.
- LEHN, C. R.; RESENDE, U. M. Estrutura populacional e padrão de distribuição espacial de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) em uma Floresta Estacional Semidecidual no Brasil Central. **Revista Biociências**, v. 13, n. 3–4, p. 188–195, 2007.
- LEHN, C. R.; LEUCHTENBERGER, C. Resistência ao fogo em uma população de *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Biotemas**, v. 21, n. 3, p. 15–21, 2008.
- LEHNERT, M. Three new species of scaly tree ferns (Cyathea-Cyatheaaceae) from the northern Andes. **Phytotaxa**, v. 1, p. 43–56, 2009.

- LESLIE, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. **Biometrika**, v. 33, p. 183–212, 1945.
- LESTARI, D.; ASIH, L. P. Population structure, distribution pattern and microhabitat characteristics of *Aglaonema simplex* in Pasatan Protected Forest, Jembrana, Bali, Indonesia. **Biodiversitas**, v. 18, p. 1663–1668, 2017.
- LEWIS, E. G. On the generation and growth of a population. **Sankhyā: The Indian Journal of Statistics**, v. 6, p. 93–96, 1942.
- LINGNER, D. V.; SCHORN, L. A.; VIBRANS, A. C. Fitossociologia do componente arbóreo/arbustivo da Floresta Ombrófila Mista em Santa Catarina. In: VIBRANS, A. C. et al. **Inventário florístico florestal de Santa Catarina: floresta ombrófila mista**. Blumenau: Edifurb. 2013. p. 157–189.
- MACEDO, T. S.; GOÉS-NETO, A.; NONATO, F. R. Samambaias e licófitas de um fragmento de Mata Atlântica na Serra da Jiboia, Bahia, Brasil. **Sitientibus série Ciências Biológicas**, v. 12, n. 2, p. 269–291, 2012.
- MACIEL, B. A. Mosaicos de Unidades de Conservação: uma estratégia de conservação para a Mata Atlântica. **Dissertação** (Mestrado em Desenvolvimento Sustentável) - Centro de Desenvolvimento Sustentável, Universidade de Brasília, Brasília, 2007. 182 p.
- MALLMANN, I. T.; ROCHA, L. D.; SCHMITT, J. L. Padrão de distribuição espacial de quatro espécies de samambaias em três fragmentos de mata ciliar do rio Cadeia, RS, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 11, p. 139 – 144, 2013.
- MANDUJANO, M. C. et al. The population dynamics of an endemic collectible cactus. **Acta Oecologica**, v. 63, p. 1–7, 2015.
- MARDARI, C. et al. Population structure and habitat characteristics of *Arnica montana* L. in the NE Carpathians (Romania). **Tuexenia** 39: 401–421, 2019.
- MAURICE, T. et al. Habitat characteristics, stage structure and reproduction of colline and montane populations of the threatened species *Arnica montana*. **Plant Ecology**, v. 213, p. 831 – 842, 2012.
- MAY, R. M. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos. **Journal of Theoretical Biology**, v. 51, p. 511–524, 1975.
- MEDEIROS, M. C.; AIDAR, M. P. M. Structural variation and content of aboveground living biomass in an area of Atlantic Forest in the State of São Paulo, Brazil. **Hoehnea**, v. 38, p. 413–428, 2011.
- MEFFE G. K.; CARROLL C. R. **Genetics, conservation of diversity within species**. In: MEFFE G. K.; CARROLL C. R. (eds) *Principles of Conservation Biology*. 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, p. 269–304. 1997.

- MÉNDEZ, M. et al. Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. **Biotropica**, v. 36, n. 4, p. 492–504, 2004.
- MENGES, E. Population viability analysis in plants: challenges and opportunities. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, p. 51–56, 2000.
- MOLLES Jr., M.C. **Ecology: Concepts and Application**. McGraw-Hill, New York. 2008.
- MOREL, J. D. et al. Population structure of *Calyptanthus clussifolia* O. Berg in two patches in the Southern Minas Gerais state. **Bioscience Journal**, v. 2, p. 924 – 937, 2014.
- MORAN, R. C.; KLIMAS, S.; CARLSEN, M. Low-trunk epiphytic fern on tree ferns versus angiosperms in Costa Rica. **Biotropica**, v. 35, p. 48-56, 2003.
- MORRIS, W. F.; DOAK, D. F. **Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis**. Sunderland: Sinauer Associates Inc., 2002.
- MÜLLER, A. et al. Neotropical ferns community phenology: climatic triggers in subtropical climate in Araucaria forest. **International Journal of Biometeorology**, v. 63, p. 1393–1404, 2019.
- MUNCACIU, S. et al. Eco-coenotic conditions and structure of *Trollius europaeus* L. populations in na extrazonal habitat complex (Transylvanian Carpathian foothills). **Flora**, v. 205, p. 711 – 720, 2010.
- MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858, 2000.
- OLIVEIRA, F. B. et al. Distribuição espacial de epífitos vasculares de *Cyathea delgadii* Sternb. em um fragmento de floresta estacional semidecidual no sul do Brasil. **Pesquisas, Botânica**, v. 73, p. 165–182, 2019.
- PACIENCIA, M. L. B.; PRADO, J. Effects of forest fragmentation on pteridophyte diversity in tropical rain forest in Brazil. **Plant Ecology**, v. 180, p. 87–104, 2005.
- PARROTTA, J. A.; TURNBULL, J. W.; JONES, N. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. **Forest Ecology and Management**, v. 99, n. 1,2, p. 1e7. 1997.
- PECK, J. H.; PECK, C. J.; FARRAR, D. R. Influences of life history attributes on formation of local and distant fern populations. **American Fern Journal**, v. 80, p. 126–142, 1990.
- PEREIRA, A. F. N. et al. Richness, geographic distribution and ecological aspects of the fern community within the Murici Ecological Station in the state of Alagoas, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 4, p. 788–800, 2013.
- PÉREZ-PAREDES, M. G.; SÁNCHEZ-GONZÁLES, A.; TEJERO-DÍEZ, J. D. Estructura poblacional y características del hábitat de dos especies de Cyatheaceae del estado de Hidalgo, México. **Botanical Sciences**, v. 92, n.2, p.259–271, 2014.

PETERS, C. M. **Sustainable Harvest of Non-Timber Plant Resources in Tropical Moist Forest: an ecological primer**. Washington: Biodiversity Support Program, 1994. 45 p.

PIECHOWSKI, D.; GOTTSBERGER, G. Edge effects on germination, seedling establishment and population structure of *Parkia pendula* in an Atlantic Forest fragment, NE Brazil. **Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability**, v. 2, p. 56 – 61, 2008.

PIETROBOM, M. R.; BARROS, I. C. L. Pteridófitas da Mata do Estado, Município de São Vicente Férrer, Estado de Pernambuco, Brasil: Cyatheaceae, Dennstaedtiaceae. **Revista de Biologia Neotropical**, v. 3, n. 2, p.109– 124, 2006.

PIETROBOM, M. R. et al. Cyatheaceae in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2020. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 21 de abr. 2022.

POKHRIYAL P. et al. Regeneration status of tree species in forest of Phakot and Pathri Rao watersheds in Garhwal Himalaya. **Current Science** v. 98, p. 171–174, 2010.

PPG I. A community - derived classification for extant lycophytes and ferns. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 54, n. 6, p. 563– 603. 2016.

PRIMACK, R. B. **A primer of conservation biology**. Sunderland: Sinauer Associates, 1995.

PRYER, K. M. et al. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. **American Journal of Botany**, v. 91, p. 1582–1598, 2004.

PULLIAM H. R.; DUNNING J. B. Demographic processes, population dynamics on heterogeneous landscapes. In: MEFFE G. K.; CARROLL C. R. **Principles of Conservation Biology**. 2. ed. Massachusetts: Sinauer Associates, 1997. p. 203–232.

RAHMAN, M. H. et al. Assessment of natural regeneration status and diversity of tree species in the biodiversity conservation areas of Northeastern Bangladesh. **Journal of Forestry Research** v. 22, p. 551–559, 2011.

RAMÍREZ-BARAHONA, S.; LUNA-VEJA, I.; TEJERO-DÍEZ, D. Species richness, endemism, and conservation of American tree ferns (Cyatheales). **Biodiversity and Conservation**, v. 20, p. 59–72, 2011.

RAMULA, S. et al. General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations. **Journal of Applied Ecology**, v. 45, p. 1124–1133, 2008.

RANIL, R. H. G. et al. Conservation priorities for tree ferns (Cyatheaceae) in Sri Lanka. **Taiwania**, v. 56, n. 3, p. 201–209, 2011.

RANTA, P. et al. The fragmented Atlantic rain Forest of Brazil: size, shape and distribution of Forest fragments. **Biodiversity Conservation**, v. 7, p. 385–403, 1998.

- RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for Conservation. **Biological Conservation**, v. 142, p. 1141–1153, 2009.
- RICKLEFS, R. E. A economia da natureza. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003. 503p.
- RIGG, L. S. et al. Contrasting Population Dynamics of the Endemic New Caledonian Conifer *Araucaria laubenfelsii* in Maquis and Rain Forest. **Biotropica**, v. 42, n. 4, p. 479–487, 2010.
- ROBERTS, N. R.; DALTON, P. J.; JORDAN, G. J. Epiphytic ferns and bryophytes of Tasmanian tree-ferns: a comparison of diversity and composition between two host species. **Austral Ecology**, v. 30, p. 146–154, 2005.
- ROE-ANDERSEN, S. M.; SOUTHWORTH, D. Demography of the Rare Fern *Botrychium pumicola* (Pumice Moonwort) at Crater Lake National Park, Oregon. **Northwest Science**, v. 91, n. 4, p. 383–388, 2017.
- ROSA, L. B. G.; SAMPAIO, M. B.; MARTINS, V. F. Local spatial variation in the population dynamics of two tree species in a region of Atlantic Rainforest, SE Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 42, p. 671 – 680, 2019.
- RUBIO-SALCEDO, M.; MERINERO S.; MARTÍNEZ, I. Tree species and microhabitat influence the population structure of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*. **Fungal Ecology**, v. 18, p. 1– 9, 2015.
- SA, D.; SCARIOT, A.; FERREIRA, J. B. Effects of ecological and anthropogenic factors on population demography of the harvested *Butia capitata* palm in the Brazilian Cerrado. **Biodiversity Conservation**, v. 29, p. 1571–1588, 2020.
- SCHMITT, J. L. & WINDISCH P. G. Prejuízos causados pela geada no desenvolvimento de *Alsophila setosa* Kaulf. (Pteridophyta, Cyatheaceae). **Revista de estudos / CentroUniversitário Feevale**, v. 24, p. 79–88, 2001.
- SCHMITT, J. L. & WINDISCH P. G. Aspectos ecologicos de *Alsophila setosa* Kaulf. (Cyatheaceae, Pteridophyta) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, p. 859–865, 2005.
- SCHMITT, J. L.; WINDISCH P. G. Estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporofítica de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae, Monilophyta) no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 3, p. 731–740, 2007.
- SCHMITT, J. L.; WINDISCH P. G. Caudex growth and phenology of *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) in secondary forest, southern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 2, p. 397–405, 2012.
- SCHMITT, J. L.; SCHNEIDER, P. H.; WINDISCH, P. G. Crescimento do cáudice e fenologia de *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae) no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, p. 283–291, 2009.

- SCHMITT, J. L. & WINDISCH P. G. Biodiversity and spatial distribution of epiphytic ferns on *Alsophila setosa* Kaulf. (Cyatheaceae) caudices in Rio Grande do Sul, Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 70, p. 521–528, 2010.
- SCHWARTSBURD, P. B.; LABIAK, P. H. Pteridófitas do Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Hoehnea**, v. 34, n. 2, p. 159–209, 2007.
- SCHWARTZ, C. E.; GASPER, A. L. Environmental factors affect population structure of tree ferns in the brazilian subtropical Atlantic Forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, n. 1, p. 204–213, 2020.
- SHARPE, J. M.; MEHLTRETER, K. Ecological insights from fern population dynamics. In: MEHLTRETER, K.; WALKER, L. R.; SHARPE, J. M. **Fern ecology**. New York: Cambridge. p. 61–110, 2010.
- SHAFFER, M. L. Population viability analysis. **Conservation Biology**, v. 4, p. 39–40, 1990.
- SHEN, S. et al. Structure and dynamics of natural populations of the endangered plant *Euryodendron excelsum* H. T. Chang. **Frontiers of Forestry in China**, v. 4, p.14–20, 2009.
- SIBLY, R. M.; HONE, J. Population growth rate and its determinants: an overview. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v. 357, p. 1153–1170, 2002.
- SILVA, et al. Population structure of the endangered tree fern *Cyathea praecincta* (Cyatheaceae), endemic of the Brazilian Atlantic Forest. **Iheringia-Série Botânica**, v. 72, n. 3, p. 420 – 423, 2017.
- SILVA, et al. Leaf phenological traits of the tree fern *Cyathea praecincta* (Cyatheaceae) in a Brazilian lowland tropical forest. **Australian Journal of Botany**, v. 66, p. 618–627, 2018.
- SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, v. 404, p. 72–74, 2000.
- SILVERTOWN, J. W.; CHARLESWORTH, D. **Introduction to plant population biology**. 4ed. London: Blackwell Scientific Publications, 2001.
- SILVERTOWN, J. W. et al. Comparative plant demography—relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. **Journal of Ecology**, v. 81, p. 465–476, 1993.
- SIMBERLOFF, D. The contribution of population and community biology to conservation science. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 19, p. 473–511. 1988.
- SMITH, A. et al. Fern classification. In: RANKER, T. A.; HAUGLER, H. C. **The biology and evolution of ferns and lycophytes**. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. p. 107–133.
- SMITH, A. R., K. et al. A classification for extant ferns. **Taxon** 55: 705–731, 2006.

SOLIS-MONTERO, L.; FLORES-PALACIOS, A.; CRUZ-ANGON, A. Shade-coffee plantations as refuges for tropical wild orchids in central Veracruz, Mexico. **Conservation Biology**, v. 19, p. 908–916, 2005.

SOUZA, A. F.; MARTINS, F. R.; MATOS, D. M. S. Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. **Canadian Journal of Botany**, v. 78, p. 1227–1237, 2000.

SOUSA, K. et al. Population dynamic and management of *Pinus oocarpa* and *Tabebuia rosea* within silvopastoral systems in Central America. **Agroforestry Systems**, v. 91, p. 1119–1127, 2017.

SULIS, E. et al. Short-term population dynamics of *Helianthemum caput-felis*, a perennial Mediterranean coastal plant: a key element for an effective conservation programme. **Systematics and Biodiversity**, v. 16, p. 774–783, 2018.

TABARELLI, M. et al. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the brazilian atlantic forest. **Conservation Biology**, v. 19, p. 695 – 700, 2005.

TOWNSEND, C. R.; BEGON M.; HARPER J. L. **Fundamentos em ecologia**. São Paulo: Artmed, 2010.

TULJAPURKAR, S.; ORZACK, S.H. Population dynamics in variable environments I. Long-run growth rates and extinction. **Theoretical Population Biology**, v. 18, p. 314–342, 1980.

TUOMISTO H, DONINKI J, RUOKOLAINEN K. Discovering floristic and geoecological gradients across Amazonia. **Journal of Biogeography**, v. 48, p. 1734–1748, 2019.

TYE, M. R. et al. A demographic ménage à trois: interactions between disturbances both amplify and dampen population dynamics of an endemic plant. **Journal of Ecology**, v. 1004, n. 6, p. 1778–1788, 2016.

VELASCO-GARCÍA et al. Atributos dendrométricos, estructura poblacional y diversidad de estadios de *Dioon holmgrenii* (Cycadales: Zamiaceae). **Revista de Biología Tropical**, v. 65, n. 3, p. 1609–1624, 2017.

VERHULST, P.F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. **Correspondes Mathematiques et Physiques**, v. 10, p. 113–121, 1838.

VIANA, J. L.; TURNER, B. L.; DALLING, J. W. Compositional variation in understorey fern and palm communities along a soil fertility and rainfall gradient in a lower montane tropical forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 00, p. 1–14, 2020.

VOGELS, M. et al. Verhulst's “notice sur la loi que la populations suit dans son accroissement” from correspondence mathématique et physique. Ghent, vol. X, 1838. **Journal of Biological Physics**, vol. 3, p. 183–192, 1975.

- WAGNER, K.; MENDIETA-LEIVA, G.; ZOTZ, G. Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. **AoB Plants**, v. 7, p. plu092, 2015.
- WARDLE, D. A. et al. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 38, p. 1052–1062, 2006.
- WATKINS, J. W.; MACK, M. C.; MULKEY, S. S. Gametophyte ecology and demography of epiphytic and terrestrial tropical ferns. **American Journal of Botany**, v. 94, p. 701–708, 2007.
- WATKINSON, A. R.; POWELL, J. C. The life history and population structure of *Cycas armstrongii* in monsoonal northern Australia. **Oecología**, v. 111, p. 341–349, 1997.
- WIEGAND, K. et al. From snapshot information to long-term population dynamics of *Acacias* by a simulation model. **Plant Ecology**, v. 150, p. 97–114, 2000.
- WRIGHT S. J. et al. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. **Ecology** v. 84, p. 3174–3185, 2003.
- WELLINGTON, A. B.; NOBLE, I. R. Post-fire recruitment and mortality in a population of the mallee *Euclyptus incrassata* in semi-arid, south-eastern Australia. **Journal of Ecology**, v. 73, p. 645–656, 1985.
- WEINER, J. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. **Ecology**, v. 66, p. 743–752, 1985.
- WERNER, P. A.; CASWELL, H. Population growth rates and age vs. stage distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). **Ecology**, v. 58, p. 1103–1111, 1977.
- WILLEMS, J. H.; MELSER, C. Population dynamics and life-history of *Coeloglossum viride* (L.) Hartm.: an endangered orchid species in The Netherlands. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 126, p. 83–93, 1998.
- WINDISCH, P. G. Fern Conservation in Brazil. **Fern Gazette**, v. 16, p. 295–300, 2002.
- van WINKLE, W.; ROSE, K. A.; CHAMBERS, R. C. Individual-based approach to fish population dynamics: an overview. **Transactions of the American Fisheries Society**, v. 122, p. 397–403, 1993.
- WONG, T. M.; TICKTIN, T. Using population dynamics modelling to evaluate potential success of restoration: a case study of a Hawaiian vine in a changing climate. **Environmental Conservation**, v. 42, n. 1, p. 20–30, 2014.
- YANG G. et al. Effects of habitat fragmentation on population structure and dynamics of the endangered plant *Pterospermum kingtungense*. **Biodiversity Science**, v. 29, p. 449–455, 2021.

ZEGEYE, H.; TEKETAY, D.; KELBESSA, E. Diversity and regeneration status of woody species in Tara Gedam and Abebaye forests, north-western Ethiopia. **Journal of Forestry Research**, v. 22, p. 315. 2011.