

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MARCUS VINÍCIUS RIBEIRO FERREIRA DOS SANTOS

**VERIFICAÇÃO DO MODELO ECM01 NA PREVISÃO DE VARIAÇÃO DE  
RIQUEZA DE ESPÉCIES NO PROCESSO SUCESSIONAL VEGETAL DE UMA  
FLORESTA ATLÂNTICA NO LITORAL DO ESTADO DO PARANÁ**

CURITIBA

2016

MARCUS VINÍCIUS RIBEIRO FERREIRA DOS SANTOS

**VERIFICAÇÃO DO MODELO ECM01 NA PREVISÃO DE VARIAÇÃO DE  
RIQUEZA DE ESPÉCIES NO PROCESSO SUCESSIONAL VEGETAL DE UMA  
FLORESTA ATLÂNTICA NO LITORAL DO ESTADO DO PARANÁ**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Ambiental do Setor de Tecnologia da Universidade Federal do Paraná, como requisito à obtenção do título de Mestre em Engenharia Ambiental.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Risso Errera

CURITIBA

2016

---

S237v

Santos, Marcus Vinícius Ribeiro Ferreira dos

Verificação do modelo ECM01 na previsão de variação de riqueza de espécies no processo sucessional vegetal de uma floresta atlântica no litoral do estado do Paraná / Marcus Vinícius Ribeiro Ferreira dos Santos. – Curitiba, 2016.

83 f. : il. color. ; 30 cm.

Dissertação - Universidade Federal do Paraná, Setor de Tecnologia, Programa de Pós-Graduação em Engenharia Ambiental, 2016.

Orientador: Marcelo Risso Errera.

Bibliografia: p. 68-75.

1. Engenharia ambiental. 2. Biodiversidade vegetal. 2. Classificação vegetal. 3. Modelo de Lotka-Volterra. 4. Método de Runge-Kutta. 5. Método de Monte Carlo. I. Universidade Federal do Paraná. II. Errera, Marcelo Risso. III. Título.

CDD: 635.98

---



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
Setor TECNOLOGIA  
Programa de Pós Graduação em ENGENHARIA AMBIENTAL  
Código CAPES: 40001016075P3

### TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ENGENHARIA AMBIENTAL da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado de **MARCUS VINICIUS RIBEIRO FERREIRA DOS SANTOS**, intitulada: **"Verificação do Modelo ECM01 na Previsão de Variação de Riqueza de Espécies no Processo Sucessional Vegetal de uma Floresta Atlântica no Litoral do Estado do Paraná."**, após terem inquirido o aluno e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua aprovação.

Curitiba, 01 de Dezembro de 2016.

MARCELO RIZZO ERRERA  
Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

EMÍLIO GRACILIANO FERREIRA MERCURI  
Avaliador Interno (UFPR)

JEAN RICARDO SIMÕES VITULE  
Avaliador Interno (UFPR)

MARCIA CRISTINA MENDES MARQUES  
Avaliador Externo (UFPR)

Dedico esta dissertação aos meus pais, Conceição e Adilson, e à minha companheira, Lizandra, por todo o apoio e compreensão dedicados a mim ao longo deste período em que não consegui lhes dar a devida atenção. Dedico-a também a meu orientador, Prof. Dr. Marcelo Errera, pela inspiração e incentivo ao longo dos últimos anos.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente, à minha família, pelo apoio e amor incondicionais. Especificamente, a minha mãe, Conceição, por todo o esforço e paciência empenhados em minha formação como pessoa e como cidadão. Ao meu pai, Adilson, pelo esforço empenhado para me garantir uma boa formação educacional e pelo apoio financeiro nos momentos em que precisei. Aos meus irmãos, Marco e Mateus, e minha madrasta, Luciana, por todo o incentivo e compreensão nos momentos em que estive ausente. A minha amiga, companheira e psicóloga informal, Lizandra, por todo o amor e apoio dedicados a mim e por estar sempre disposta a me confortar nos momentos de grande estresse.

Aos meus colegas de graduação e grandes amigos, Angelo, Denis, Lucas, Thiago e Tomás, pelos excelentes anos de convivência e amizade, a serem cada dias mais intensificados.

Aos professores e professoras com quem convivi ao longo dos últimos nove anos na Universidade Federal do Paraná, desde o início de minha graduação e até este momento. Com todas as experiências negativas e positivas, estas muito maiores que aquelas, os aprendizados e as inspirações foram fundamentais para que eu me tornasse quem sou hoje, e fizeram com que eu ampliasse meus horizontes e sonhos. Agradeço, especificamente, a meu orientador, Marcelo Errera, com quem convivi por cinco anos, desde minha iniciação científica. Todas as conversas informais e orientações sempre me ajudaram a enxergar além e me incentivaram a intensificar meus estudos.

Aos professores Jean Vitule, Emílio Mercuri e Márcia Marques, pelas importantes e necessárias contribuições para o desenvolvimento deste trabalho e disponibilidade para composição da banca. Agradeço também à Pós-Doutoranda do PPGEA UFPR Marina Wosniack pelas correções, alterações sugeridas e contribuições.

Por fim, agradeço ao Programa de Pós Graduação em Engenharia Ambiental (PPGEA) da UFPR pela oportunidade de concluir mais esta etapa de formação, e também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo auxílio financeiro concedido.

## RESUMO

Processos de restauração de áreas vegetais degradadas tem sido foco de grande atenção ao longo das últimas décadas no mundo todo. Através do estudo de fatores e mecanismos que explicam a sucessão vegetal em diferentes áreas, pesquisadores buscam otimizar os investimentos realizados em projetos que visam estas restaurações. Este trabalho propôs e criticou um modelo que simula uma sucessão vegetal em andamento na Reserva Natural do Rio Cachoeira, no município de Antonina – PR. Trata-se do modelo ECM01 – uma adaptação do modelo de Lotka-Volterra para simular interações de facilitação, inibição e tolerância em uma comunidade. O estudo de caso contou com 171 espécies vegetais agrupadas em quatro grupos funcionais. Foram analisadas oito áreas em diferentes estágios de desenvolvimento, que formam uma cronossequência de 120 anos. Os parâmetros do modelo – populações iniciais, taxas de crescimento, capacidades de suporte e índices de interação interespecífica – foram obtidos a partir de dados de campo, análises teóricas e calibrações. Verificou-se a utilização do modelo ECM01 na previsão do comportamento de comunidades vegetais em sucessões através da variação da riqueza de espécies. Foi analisada a relação entre erros amostrais e variações nas curvas de riqueza. Verificou-se também o impacto da inclusão ou retirada de grupos funcionais e da consideração de fatores estocásticos externos na variação da riqueza ao longo do tempo. Os resultados mostram que o modelo pode ser útil para a previsão da riqueza de espécies, sendo capaz de captar comportamentos observados em campo e indicando faixas de valores futuros para a riqueza de espécies da comunidade.

**Palavras-chave:** Sucessão vegetal. Modelagem. Cronossequência. Modelo de Lotka-Volterra. Métodos de Runge-Kutta. Método de Monte Carlo.

## ABSTRACT

Restoration processes on degraded areas have been the focus of great attention over the past few decades all over the world. Through the study of factors and mechanisms that explain vegetal succession in different areas, researchers seek to optimize project investments aimed at these restorations. This dissertation proposed a model that simulates vegetal succession that is currently ongoing in the Rio Cachoeira Natural Reserve, in the city of Antonina, state of Paraná, Brazil. We use the ECM01 model – an adaptation of the Lotka-Volterra model to simulate interactions of facilitation, inhibition and tolerance in a community. The case study counted on 171 plant species grouped into four functional groups. Eight areas at different developmental stages were analyzed, adding up to a 120 years long chronossequence. The model parameters – initial populations, growth rates, carrying capacities and interspecific interaction coefficients – were obtained from field data, theoretical analysis, and calibrations. It was verified the use of the ECM01 model in predicting the behavior of vegetal communities in succession through the variation of species richness. Was analyzed the relationship between sampling errors and variations in richness curves. It was also verified the impact of inclusion or removal of functional groups and the consideration of external stochastic factors on the variation of richness over time. The results showed that the model may be useful for the prediction of species richness, being able to capture behaviors observed in field and indicating future band values for the community richness.

**Keywords:** Vegetal succession. Modelling. Chronossequence. Lotka-Volterra model. Runge-Kutta methods. Monte Carlo method.

## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - MAPA MENTAL DO TRABALHO.....	16
FIGURA 2 - REMANESCENTES DE MATA ATLÂNTICA NO ESTADO DO PARANÁ: 2012/2013.....	18
FIGURA 3 - FLORESTA ATLÂNTICA NA REGIÃO DE ANTONINA-PR.....	19
FIGURA 4 - LOCALIZAÇÃO E ACESSOS À RESERVA NATURAL DO RIO CACHOEIRA.....	20
FIGURA 5 - ESQUEMA GRÁFICO DAS SIMULAÇÕES DE ANÁLISE DE SENSIBILIDADE .....	43
FIGURA 6 - MASE CALCULADO PARA TODAS AS COMBINAÇÕES DE PARAMETROS .....	47
FIGURA 7 – COMPARAÇÃO ENTRE A COMPOSIÇÃO DA RIQUEZA DE ESPÉCIES CALCULADA PELO MODELO ECM01 COM O <i>SOLVER</i> ODE45 E COM O <i>SOLVER</i> ODE23.....	48
FIGURA 8 - ÍNDICES DE SIMILARIDADE DE JACCARD - COMPARAÇÃO ENTRE COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES RESULTANTE DO MODELO COM A OBSERVADA EM CAMPO.....	49
FIGURA 9 - ESTABILIZAÇÃO DO MÉTODO DE MONTE CARLO.....	50
FIGURA 10 - RIQUEZAS DE ESPÉCIES OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM $N_0$ .....	51
FIGURA 11 - AMPLITUDE RELATIVA DAS RIQUEZAS OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM $N_0$ .....	51
FIGURA 12 - RIQUEZAS DE ESPÉCIES OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM $r_f$ .....	52
FIGURA 13 - AMPLITUDE RELATIVA DAS RIQUEZAS OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM $r_f$ .....	53
FIGURA 14 - RIQUEZAS DE ESPÉCIES OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM $K_d$ .....	54
FIGURA 15 - AMPLITUDE RELATIVA DAS RIQUEZAS OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM $K_d$ .....	54
FIGURA 16 - RIQUEZAS DE ESPÉCIES OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM $\alpha_{ij}$ .....	55
FIGURA 17 - AMPLITUDE RELATIVA DAS RIQUEZAS OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM $\alpha_{ij}$ .....	56
FIGURA 18 - RIQUEZAS DE ESPÉCIES OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM TODOS OS PARÂMETROS.....	57
FIGURA 19 - AMPLITUDE RELATIVA DAS RIQUEZAS OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM TODOS OS PARÂMETROS .....	57
FIGURA 20 - COMPOSIÇÃO DA RIQUEZA DE ESPÉCIES CALCULADA PELO MODELO ECM01 COM A INTRODUÇÃO DE UMA ESPÉCIE DO GÊNERO <i>UROCHLOA</i> .....	59
FIGURA 21 - PERTURBAÇÕES POSITIVAS ANUAIS .....	60
FIGURA 22 - PERTURBAÇÕES NEGATIVAS ANUAIS .....	61
FIGURA 23 - PERTURBAÇÕES ALEATÓRIAS ANUAIS.....	62

## LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - VALORES $r_{0,i}$ CALCULADOS PARA OITO ESPÉCIES A PARTIR DA EQUAÇÃO (3) .....	38
TABELA 2 – VALORES $K_d$ e $K_w$ CALCULADOS PARA OITO ESPÉCIES .....	39
TABELA 3 - COEFICIENTES DE INTERAÇÃO INTERESPECÍFICA – PROPOSTA 1 ( $A_1$ ) .....	39
TABELA 4 – PROPOSTA DE ESCALA DE INTERAÇÕES INTERESPECÍFICAS .....	40
TABELA 5 - COEFICIENTES DE INTERAÇÃO INTERESPECÍFICA – PROPOSTA 2 ( $A_2$ ) .....	41
TABELA 6 - COEFICIENTES DE INTERAÇÃO INTERESPECÍFICA COM <i>UROCHLOA</i> .....	45

## LISTA DE SIGLAS

CERENA	– Comissão de Estudos dos Recursos Naturais Renováveis do Estado do Paraná
CRAD	– Centro de Restauração de Áreas Degradadas
ECM01	– Modelo Errera-Castilho-Marques 01
FG	– Functional Groups (grupos funcionais)
IBGE	– Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
INPE	– Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais
LS	– <i>Late Shrubs</i> (arbustos não pioneiros)
LT	– <i>Late Trees</i> (árvores não pioneiras)
MAPE	– <i>Mean Absolute Percentage Error</i> (Erro Médio Absoluto Percentual)
MASE	– <i>Mean Absolute Scaled Error</i> (Erro Médio Absoluto Escalonado)
MMA	– Ministério do Meio Ambiente
PR	– Estado do Paraná
PS	– <i>Pioneer Shrubs</i> (arbustos pioneiros)
PT	– <i>Pioneer Trees</i> (árvores pioneiras)
PVI	– Problema de Valor Inicial
RK	– Runge-Kutta
RK2	– Runge-Kutta de segunda ordem
RK3	– Runge-Kutta de terceira ordem
RK4	– Runge-Kutta de quarta ordem
RK5	– Runge-Kutta de quinta ordem
RNRC	– Reserva Natural do Rio Cachoeira
SPVS	– Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>13</b>
1.1. ESTRUTURA DO TRABALHO .....	14
1.2. OBJETIVOS .....	15
<b>2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....</b>	<b>17</b>
2.1. HISTÓRICO DE EXPLORAÇÃO DA MATA ATLÂNTICA .....	17
2.2. CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO.....	18
2.3. MODELAGEM EM ECOLOGIA .....	21
2.4. DINÂMICAS DA SUCESSÃO VEGETAL .....	23
2.5. SUCESSÃO VEGETAL: HISTÓRIA E CLASSIFICAÇÕES .....	26
2.6. MODELOS MATEMÁTICOS DE CRESCIMENTO POPULACIONAL .....	28
2.7.1. Modelo de Crescimento Exponencial .....	28
2.7.2. Modelo de Crescimento Logístico.....	29
2.7.3. Modelo de Competição interespecífica de Lotka-Volterra .....	30
2.7. MÉTODOS DE RUNGE-KUTTA.....	30
2.8. O MÉTODO DE MONTE CARLO .....	33
2.9. TRABALHOS ANTERIORES .....	34
<b>3. MATERIAIS E MÉTODOS.....</b>	<b>35</b>
3.1. MODELO ECM01 DE FACILITAÇÃO-INIBIÇÃO .....	35
3.2. CRONOSSEQUÊNCIA E DADOS UTILIZADOS .....	36
3.3. HEURÍSTICAS PARA DETERMINAÇÃO DOS PARÂMETROS .....	37
3.4. VALIDAÇÃO DOS PARÂMETROS OBTIDOS .....	41
3.5. ANÁLISE DE SENSIBILIDADE .....	42
3.6. INTRODUÇÃO E REMOÇÃO DE GRUPOS FUNCIONAIS .....	44
3.7. PERTURBAÇÕES EXTERNAS À COMUNIDADE .....	46
<b>4. RESULTADOS.....</b>	<b>47</b>
4.1. VALIDAÇÃO DO MODELO .....	47
4.2. ANÁLISES DE SENSIBILIDADE.....	50
4.2.1. Populações iniciais .....	50
4.2.2. Taxas de crescimento .....	52
4.2.3. Capacidades de suporte.....	53
4.2.4. Coeficientes de interação interespecífica .....	55
4.2.5. Variações em todos os parâmetros.....	56
4.3. REMOÇÃO E INTRODUÇÃO DE GRUPOS FUNCIONAIS .....	58
4.4. PERTURBAÇÕES EXTERNAS À COMUNIDADE .....	60
<b>5. DISCUSSÃO .....</b>	<b>64</b>
<b>6. CONCLUSÃO .....</b>	<b>66</b>
<b>7. CONSIDERAÇÕES FINAIS E ESTUDOS FUTUROS.....</b>	<b>67</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>69</b>
<b>ANEXO 1 – DADOS E PARÂMETROS UTILIZADOS .....</b>	<b>77</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Tida como um dos biomas mais biodiversificados do planeta, a Mata Atlântica brasileira se encontra principalmente na região costeira, desde o Rio Grande do Sul até o Rio Grande do Norte, cobrindo atualmente 12,5% ( $1,3 \cdot 10^6 \text{km}^2$ ) do território nacional. Hoje é classificada como o segundo bioma mais ameaçado de extinção no mundo: apenas 8% do espaço relativo à sua cobertura original apresentam área superior a 100ha, o que evidencia o quadro crítico de ameaça a sua biodiversidade (MMA, 2010; INPE, 2014).

A importância da Mata Atlântica no cenário de preservação do meio ambiente é global. Classificada como um *hotspot*, possui também diversas espécies animais e vegetais endêmicas, como 73 espécies de mamíferos, 53,5% das árvores, 64% das palmeiras e 74,4% das bromélias encontradas neste bioma (MYERS et al., 2000; MMA, 2010). Justamente devido ao endemismo, muitas destas espécies estão ameaçadas de extinção (LINO; SIMÕES, 2002; MYERS et al., 2000). Outro dado que evidencia ainda mais sua importância e cuidado necessário é o de que aproximadamente 70% da população brasileira vive, trabalha e/ou se diverte em regiões que ainda são ou já foram ocupadas por esta vegetação (MMA, 2010).

A possibilidade de previsão do comportamento e desenvolvimento de comunidades ao longo da sucessão vegetal é de grande interesse da comunidade científica, e abordagens preditivas necessitam ser mais exploradas, pois podem possibilitar grande economia de recursos investidos na preservação de remanescentes e/ou na restauração, recuperação ou reabilitação de áreas degradadas. Ao longo das últimas décadas, pesquisadores têm estudado interações e mecanismos existentes em processos sucessionais em busca do desenvolvimento de modelos e protocolos que auxiliem projetos de regeneração vegetal em todo o mundo, tornando-os mais efetivos em termos de recuperação de biomassa e de funções ecossistêmicas (e.g. AIDE et al., 1995; ZIMMERMAN et al., 2000; HOOPER et al., 2005; ZWIENER et al., 2013; YAO et al., 2016).

Em um estudo comparativo entre trabalhos de Ecologia que se baseiam em competição e trabalhos de que se baseiam em facilitação, Lortie & Callaway (2009) mostraram que estes eram, na época, muito mais escassos que aqueles. Concluíram que artigos que citavam as duas interações eram mais citados que artigos que citavam somente uma das interações, indicando a necessidade de aumento no número de estudos que façam estas abordagens em conjunto, enriquecendo o campo da pesquisa em ecologia.

Com base no modelo presa-predador de Lotka-Volterra, Castilho (2008) propôs um modelo baseado em mecanismos de facilitação e de inibição que previsse o desenvolvimento

de espécies vegetais na Reserva Natural do Rio Cachoeira (RNRC), no estado do Paraná, e propôs alternativas de manejo para a área. Nos anos seguintes, Grochocki (2010) e Ribeiro (2013) deram continuidade ao seu trabalho, investigando a sensibilidade do modelo em relação a seus parâmetros e analisando o comportamento da riqueza de espécies ao longo da sucessão vegetal.

Em sequência aos trabalhos apresentados por Castilho (2008), Grochocki (2010) e Ribeiro (2013), este trabalho tem o objetivo de verificar a utilização do modelo Errera-Castilho-Marques 01 (ECM01<sup>1</sup>), proposto inicialmente por Castilho (2008), na previsão do processo sucessional de comunidades vegetais. Como estudo de caso, foi analisada a sucessão em andamento na RNRC. Foi verificado como o modelo reage a variações aleatórias nos parâmetros iniciais e perturbações positivas e negativas nas populações, e como ele descreve o desenvolvimento da comunidade vegetal.

Para minimizar erros provenientes do método numérico e otimizar a rotina de cálculos, foram utilizados métodos de Runge-Kutta, ainda não utilizados em trabalhos anteriores. As simulações foram realizadas com base no método de Monte Carlo, forçando a variabilidade dos parâmetros utilizados no modelo e possibilitando a simulação e estudo de diversos cenários para o desenvolvimento da comunidade.

Buscou-se, desta forma, identificar a quais parâmetros populacionais e grupos funcionais a riqueza de espécies obtida com o modelo ECM01 é mais sensível, além de verificar a aplicabilidade do mesmo na previsão do processo sucessional. Tais medidas podem auxiliar na tomada de decisões de manejo da área, como plantio de espécies que facilitem o processo sucessional ou remoção de espécies que o atrasem, no intuito de acelerar o processo de regeneração da área.

## 1.1. ESTRUTURA DO TRABALHO

Após esta primeira seção de introdução, na segunda seção do trabalho serão descritas as principais definições e dinâmicas de sucessões vegetais. Serão apresentados também o desenvolvimento do modelo de Lotka-Volterra e os métodos de Runge-Kutta e Monte Carlo, utilizados para as simulações realizadas. A terceira seção apresenta o modelo ECM01<sup>1</sup> e

---

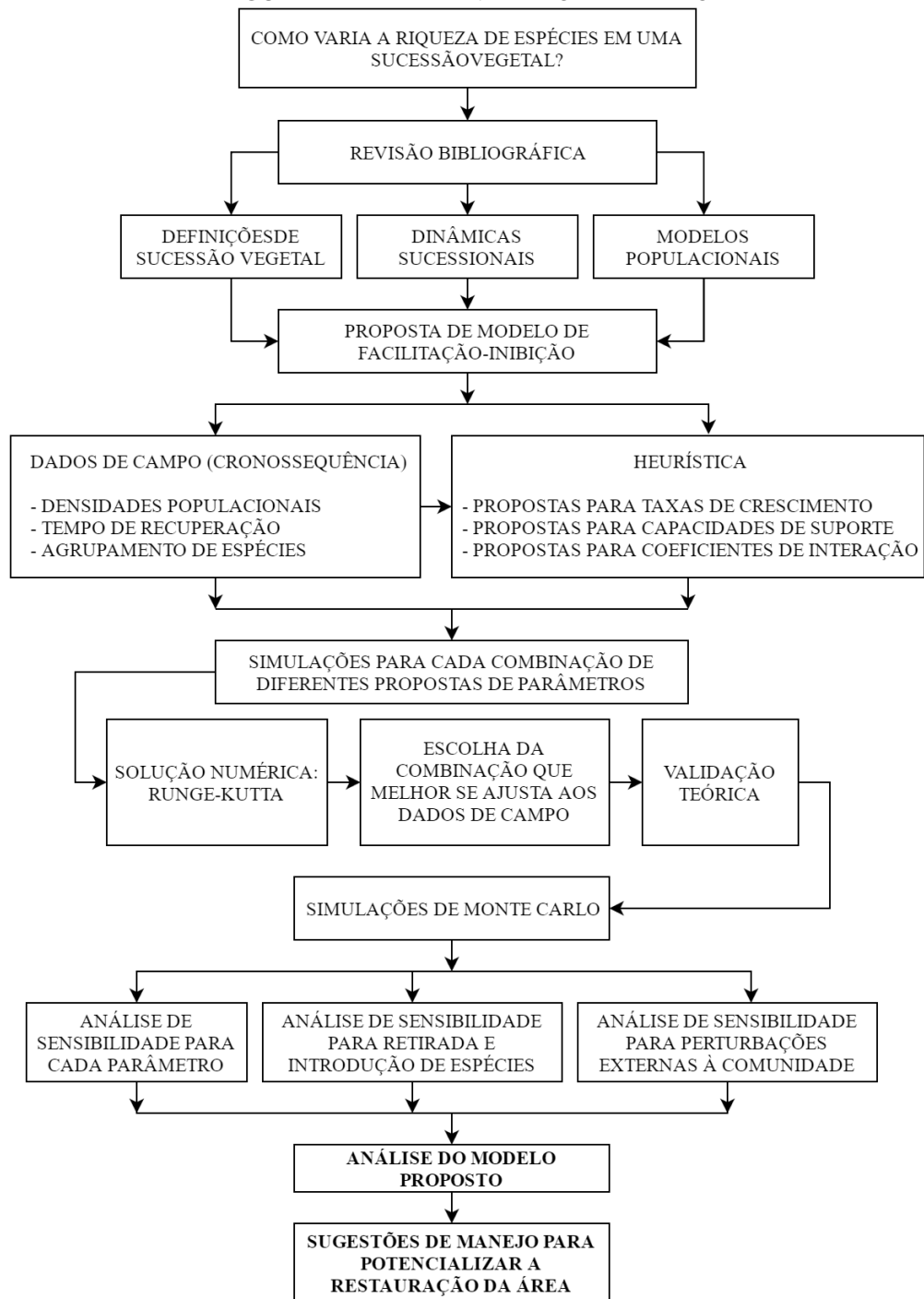
<sup>1</sup> O modelo ECM01 é uma adaptação do modelo de competição de Lotka-Volterra. A nomenclatura adotada é de uso interno do grupo de pesquisa, para fins de facilitação na identificação entre outros modelos utilizados pelo grupo.

explica as heurísticas utilizadas para determinação dos parâmetros utilizados, o procedimento de validação do modelo e apresenta os cenários e roteiro de simulações. Na quarta e na quinta seção serão apresentados e discutidos, respectivamente, os resultados obtidos. A sexta seção apresenta conclusões e análises sobre a aplicabilidade do modelo ECM01 na previsão de processos sucessionais vegetais, além de sugestões para trabalhos futuros.

## 1.2. OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho foi verificar a utilização do modelo ECM01 na previsão de sucessões vegetais, analisando a sucessão em andamento na RNRC. Foi verificada a sensibilidade da riqueza de espécies calculada pelo modelo em relação a variações nos parâmetros que o alimentam: populações iniciais, taxas intrínsecas de crescimento, capacidades de suporte e coeficientes de interação interespecífica. Além disso, verificou-se como perturbações positivas e negativas externas à comunidade e a inclusão ou exclusão de grupos funcionais podem alterar o desenvolvimento da comunidade de acordo com o modelo. O fluxograma abaixo ilustra as fases descritas na introdução deste trabalho, de forma a facilitar a visualização do desenvolvimento do mesmo.

FIGURA 1 - MAPA MENTAL DO TRABALHO



## 2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

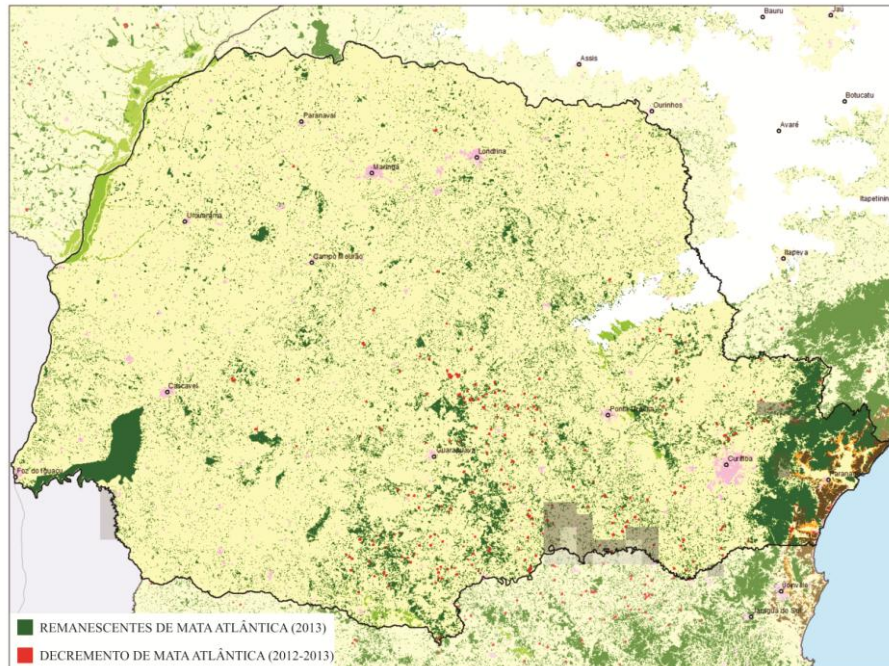
### 2.1. HISTÓRICO DE EXPLORAÇÃO DA MATA ATLÂNTICA

A exploração econômica predatória do bioma data da época do Brasil-colônia, com a extração desordenada e desenfreada do Pau-Brasil e da erva-mate, por exemplo. Em seguida, pôde-se observar a evolução do desmatamento com os ciclos econômicos da cana de açúcar no Nordeste e do café no Sudeste. Com a utilização do solo fértil para plantio, estabeleceram-se os grandes centros comerciais nas regiões costeiras do Brasil. Desta forma, o desmatamento passou a ser causado também pela expansão urbana. Mais recentemente, o desmatamento tem sido realizado em virtude das plantações de soja, fumo, extração de palmito e outros plantios comerciais (LINO; SIMÕES, 2002; BRITZ; MARQUES, 2005; MMA, 2010).

No estado do Paraná a degradação da Mata Atlântica coincide com a política de exploração geográfica e colonização do estado no final do século XVI e até meados do século XVII, tendo início na região leste, entre o litoral e a região de Curitiba, com atividades de mineração em rios, antes mesmo do início do ciclo do ouro no Brasil. Em seguida, relata-se a ocupação e exploração no interior do estado a partir do Primeiro Planalto por explorações de bandeirantes (século XVII e meados de XVIII) e tropas militares (segunda metade do século XVIII e até meados do século XIX), que tinham o objetivo de explorar geograficamente e cientificamente a região. No final do século XIX as expedições passaram a ter o objetivo de colonização e ocupação do estado, favorecidas pelo estabelecimento da indústria madeireira e pelas atividades agropecuárias (CERENA, 1966; MAACK, 1968; LICCARDO et al., 2004).

No litoral houve dificuldade de estabelecimento da agricultura e exploração da madeira devido à arenosidade e à declividade do terreno nas proximidades com a Serra do Mar, fatores que dificultavam os manuseios necessários para tal. Devido a isso, os remanescentes principais deste bioma no Paraná, em verde escuro na Figura (2), encontram-se ainda na região costeira, que também foi muito desmatada e utilizada para pastagem de animais pesados, como búfalos entre 1970 e 1980 (RODRIGUES et al., 2002; BORSATTO et al., 2007; MMA, 2010).

FIGURA 2 - REMANESCENTES DE MATA ATLÂNTICA NO ESTADO DO PARANÁ: 2012/2013



FONTE: Adaptada de SOS MATA ATLÂNTICA (2014)

LEGENDA: Mapa de remanescentes de Mata Atlântica no estado do Paraná. Análise realizada entre 2012 e 2013, com diversos focos de decréscimo espalhados pelo estado. Remanescentes naturais encontram-se principalmente na região litorânea e no sudoeste.

## 2.2. CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

Em função das variações de latitude, longitude e altitude (GUEDES et al., 2005), devido à grande extensão territorial que ocupa, a Mata Atlântica é influenciada por diferentes microclimas, além de diferentes realidades socioeconômicas (SILVA; CASTELETI, 2005), o que justifica a grande diversidade de espécies que possui. Seu isolamento geográfico em relação a outros biomas semelhantes, como a Floresta Amazônica e a Floresta Andina, acaba por favorecer também o desenvolvimento de muitas espécies endêmicas (RIZZINI, 1997).

Também conhecida como Floresta Pluvial Tropical e Floresta Ombrófila Densa, a Mata Atlântica é encontrada caracteristicamente em regiões de temperatura média elevada, em torno de 25°C. A precipitação nestas regiões é bem distribuída ao longo do ano, com média de 2535mm, com até 60 dias sem chuva, sem possuir período biologicamente seco. No sul do Brasil este período sem chuvas pode aumentar para aproximadamente 90 dias, o que não diminui, ainda assim, a característica úmida do bioma. Possui vegetação composta por meso e macrofanerófitos (caules lenhosos a partir de 2m de altura) e lianas lenhosas e epífitas

(IBGE, 2012). A Figura (3) mostra exemplos de Mata Atlântica em diferentes estágios de desenvolvimento no litoral do estado do Paraná.

FIGURA 3 - FLORESTA ATLÂNTICA NA REGIÃO DE ANTONINA-PR



FONTE: CARDOSO (2014)

LEGENDA: Exemplos de Mata Atlântica em diferentes estágios de desenvolvimento no litoral do estado do Paraná. A – Mata Atlântica com 4 anos de idade. B – Mata Atlântica com 15-25 anos de idade. C – Mata Atlântica com mais de 80 anos de idade.

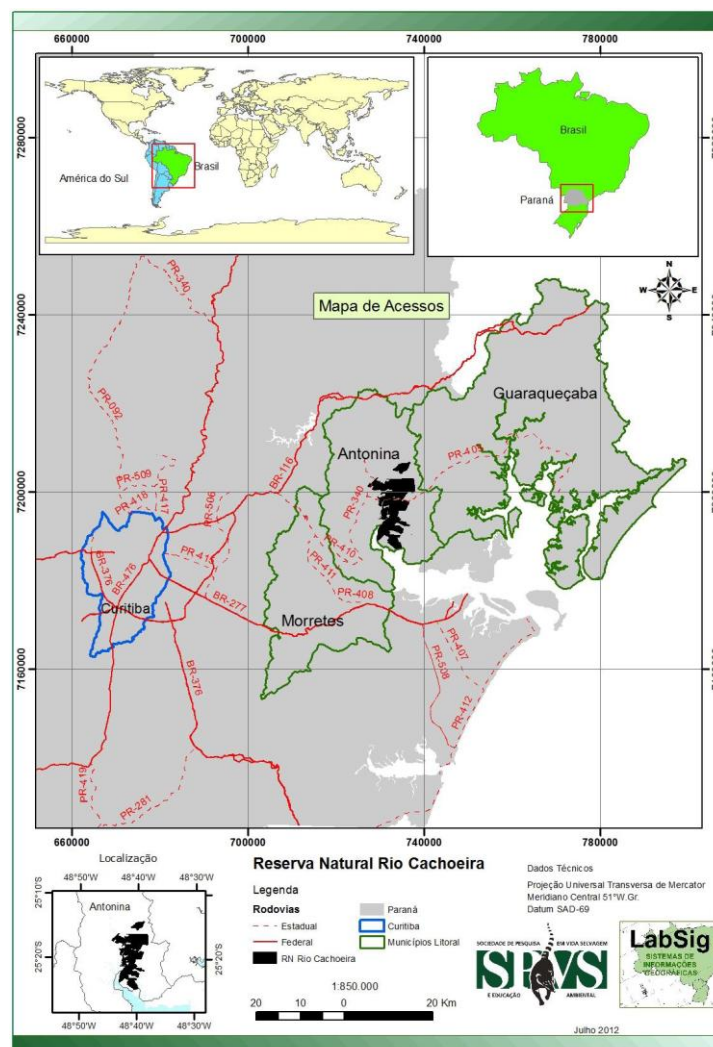
Este bioma ocupa caracteristicamente solos do tipo argissolo, latossolo, cambissolo e neossolo litólico, que possuem grande quantidade de matéria orgânica em decomposição. A ciclagem rápida de nutrientes, que ficam adsorvidos no húmus, é um aspecto fundamental para a manutenção da floresta (GUEDES et al., 2005).

Em 2002 foi criado, pelo Ministério do Meio Ambiente, o Corredor Sul da Mata Atlântica, maior remanescente contínuo de Mata Atlântica do Brasil, onde se localiza a Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba. Nesta encontram-se as Reservas Naturais do Itaquí,

Morro da Mina e do Rio Cachoeira, que contabilizam aproximadamente 18000ha de áreas protegidas, mantidas pela Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS) e pela *The Nature Conservancy*, com apoio da *American Electric Power*, da *General Motors* e da *Chevron* (SPVS, 2012).

Com aproximadamente 8600ha de área com extremos em 25°24' e 25°41' sul e 48°64' e 48°74' oeste, no município de Antonina-PR (Figura (4)), a Reserva Natural do Rio Cachoeira (RNRC) foi escolhida para o estudo. Criada no ano de 2000 para a realização do Projeto de Restauração da Mata Atlântica para fixação de carbono, a reserva é palco de diversas pesquisas e projetos de educação ambiental (SPVS, 2012).

FIGURA 4 - LOCALIZAÇÃO E ACESSOS À RESERVA NATURAL DO RIO CACHOEIRA



FONTE: SPVS (2012)

LEGENDA: A Reserva Natural do Rio Cachoeira fica localizada dentro da Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba, no município de Antonina-PR, e é mantida pela SPVS.

Cabe conceituar o termo *Restauração*, definido como o restabelecimento de características florísticas e funcionais de uma comunidade, sendo elas idênticas às encontradas antes de uma perturbação (CHAZDON et al., 2016). O termo *Recuperação* pode ser entendido como o restabelecimento de condições florísticas e funcionais *próximas* às encontradas em uma comunidade antes de uma perturbação, e o termo *Reabilitação* como o desenvolvimento de atividade alternativa não relacionada à reconstrução vegetal de uma área perturbada, mas adequada ao uso humano, como Sistemas Agroecológicos (PIOLLI et al., 2004).

O clima predominante na região da reserva é o subtropical úmido mesotérmico, com média de 3106mm de precipitação anual e temperatura média anual de 21°C, segundo dados meteorológicos analisados entre 1999 e 2008 (CARDOSO et al., 2012), e com aproximadamente 40% do período chuvoso ocorrendo no verão (FERRETTI; BRITZ, 2006).

A área de estudo ainda hoje sofre com a extração de palmito, com a poluição de rios que possuem parte do curso na reserva, devido ao uso de defensivos agrícolas em regiões próximas e externas a ela, com a caça e captura de animais silvestres e com a presença de espécies exóticas invasoras, além da ameaça constante da bubalinocultura realizada em duas fazendas vizinhas. Eventualmente estes animais escapam das fazendas e causam danos à vegetação na reserva (SPVS, 2012). Devido ao fato de a porosidade do solo diminuir em função das pressões exercidas pelos animais, dificultando a troca gasosa e de nutrientes e a circulação da água (IMHOFF et al., 2000), o uso do solo para pastagem dificulta o processo de sucessão vegetal (RODRIGUES et al., 2002).

### 2.3. MODELAGEM EM ECOLOGIA

Um modelo pode ser entendido como uma abstração de um sistema real e complexo, com a qual busca-se representar e compreender comportamentos do mesmo com informações possíveis de serem obtidas (WAINWRIGHT; MULLIGAN, 2004). Segundo Götmark (2013), modelos auxiliam na compreensão de sistemas ecológicos e podem auxiliar no desenvolvimento de protocolos de manejo e na identificação de fatores que afetam majoritariamente determinados processos. Ainda que não representem adequadamente o mundo real, ou demonstrem diversos ajustes a serem realizados, os modelos ainda podem indicar a necessidade de atenção especial a diversos parâmetros e discussões científicas (ODUM; BARRET, 2007).

Pesquisas com dados ecológicos utilizam métodos numéricos e estatísticos, que permitem descrever e interpretar dados coletados e estabelecer relações entre eles. Pode-se também analisar problemas de ecologia de maneira preditiva, através da modelagem ecológica. Nesta é necessário estabelecer uma estrutura causal entre efeitos causados em variáveis resposta por alterações em fatores de entrada. Tal estrutura, baseada em literatura, necessita passar por um processo de validação (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998).

As diferentes respostas ou caminhos que uma comunidade ou sistema ecológico podem apresentar em seu desenvolvimento podem ser justificados pelo fato de que estes são afetados por diversos fatores ambientais, nem sempre diretamente disponíveis ao pesquisador. Além disso, as respostas apresentadas por cada indivíduo de um sistema dependem das respostas de outros indivíduos, o que também pode justificar um comportamento possivelmente imprevisível ou complexo no desenvolvimento do mesmo (GILLMAN; HAILS, 1997; FERREIRA, 2009).

Análises numéricas em ecologia têm por objetivo identificar fatores ambientais ou populacionais que influenciam majoritariamente as respostas de determinado sistema ecológico, permitindo uma análise mais detalhada do problema. Sendo assim, análises numéricas e modelos preditivos em ecologia são complementares (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998).

Pode-se classificar os modelos matemáticos como determinísticos ou estocásticos, discretos ou contínuos. Os do primeiro tipo remetem à causalidade entre os fatores que os alimentam e as dinâmicas explicadas por eles. Os modelos estocásticos são caracterizados pela aleatoriedade na ocorrência de eventos que modificam as dinâmicas explicadas, e os fatores utilizados, por eles. Modelos discretos assumem intervalos de tempo indivisíveis, podendo ser utilizados para análises de populações que possuem reprodução sincronizada e em períodos específicos. Por fim, os modelos contínuos assumem intervalos de tempo diferenciais, utilizados caracteristicamente para análises de populações que possuem reprodução contínua e não necessariamente sincronizada (GILLMAN; HAILS, 1997).

Em ecologia, a utilização de modelos estocásticos foi amplamente difundida, em detrimento dos modelos determinísticos, pois mesmo em condições estritamente determinísticas, como a equação de crescimento logístico de uma população, é possível demonstrar a existência de dinâmicas caóticas (MAY, 1974; FERREIRA, 2009). De fato, sistemas ecológicos são caracteristicamente estocásticos, pois sempre há algum evento externo ao sistema que não pode ser previsto, e que pode afetar o desenvolvimento do mesmo (GILLMAN; HAILS, 1997).

Ainda que sejam diferentes, é possível utilizar as abordagens determinísticas e estocásticas conjuntamente. Através da aplicação de modelos simples, que auxiliem na compreensão da dinâmica de desenvolvimento de um sistema, podem-se inserir as estocasticidades próprias ou externas a ele a partir de variações nas variáveis de entrada e em forçantes externas que afetem diretamente os indivíduos e populações envolvidas (GILLMAN; HAILS, 1997).

#### 2.4. DINÂMICAS DA SUCESSÃO VEGETAL

A sucessão vegetal pode ser definida como um processo contínuo de extinção local e colonização de populações de espécies vegetais (BEGON et al., 2006). O processo pode ser dividido em sucessão primária e a secundária. A sucessão primária é caracterizada pelo estabelecimento de vegetação em um solo anteriormente sem cobertura vegetal, podendo ocorrer, por exemplo, em crateras de meteoros, substratos expostos pelo retraimento de geleiras e dunas recém formadas. A sucessão secundária pode ser entendida como uma regeneração natural da vegetação após alguma perturbação negativa. O solo continua desenvolvido e a comunidade vegetal que ali se encontrava continua estabelecida, ainda que na forma de propágulos e banco de sementes, mas sofre um processo de regeneração, geralmente verificado em áreas que sofreram impactos devido à atividade humana, como queimadas e cortes de árvores (CLEMENTS, 1916; GRUBB, 1977; CONNELL; SLATYER, 1977). A classificação quanto ao tipo de sucessão a que uma área está sujeita depende do grau de degeneração a que o solo foi exposto (CHAZDON, 2003).

Pode-se classificar a sucessão vegetal ainda como progressiva ou retrogressiva e autogênica ou alogênica. Uma sucessão progressiva é conceituada como o desenvolvimento de uma comunidade com grande instabilidade e baixa riqueza de espécies até uma com grande estabilidade e riqueza, e uma retrogressiva como um processo de deterioração da comunidade, diminuindo seus níveis de nutrientes e riqueza, gerando instabilidade (CLEMENTS, 1916; TANSLEY, 1935). Uma sucessão autogênica é condicionada por fatores internos da comunidade, e uma alogênica é condicionada por fatores externos (CHAZDON, 2013). Ainda que Clements (1916) não concordasse, na época, com a existência de sucessões retrogressivas, dando sentido ao termo “sucessão” somente para casos progressivos, Tansley (1935) e Whittaker (1953) analisaram os estágios da sucessão como ora progressivos e ora retrogressivos, dependendo da instabilidade de alguns critérios de maturidade da comunidade.

De acordo com os conceitos expostos, uma derrubada de árvores para utilização do solo para pastagem pode ser classificada como uma sucessão retrogressiva alogênica, por exemplo. Já a supressão de espécies e indivíduos devido à competição por recursos pode ser classificada como uma sucessão retrogressiva autogênica. O plantio para reflorestamento em uma área degradada pode ser considerado como uma sucessão progressiva alogênica, e a regeneração natural deste como uma sucessão progressiva autogênica. Da mesma forma como descrito por Whittaker (1953), estes processos podem ser reclassificados ao longo do tempo.

A dificuldade temporal de obter medições de acompanhamento de uma mesma área em processo de sucessão vegetal impõe a utilização conjunta de áreas próximas e similares, porém em diferentes estágios sucessionais, para a obtenção de uma cronosequência, que possibilita um olhar temporalmente mais amplo sobre a área em regeneração. As cronosequências devem ser avaliadas e utilizadas com cautela, pois exigem detalhamento de histórico de uso da área e tempo de abandono pós-perturbação, mas têm sido de grande utilidade para estudos sobre o tema (CHAZDON, 2012).

O início de um processo de sucessão vegetal é caracterizado pela presença majoritária de espécies pioneiras, i.e., espécies que se adaptam melhor às condições desfavoráveis do meio, promovendo a fixação de nutrientes no solo e facilitando a introdução de espécies tardias. Possuem rápida dispersão, porte pequeno, alta fecundidade e crescimento rápido quando os recursos são abundantes, e, caso contrário, tendem a ter diminuídas suas taxas de reprodução e sobrevivência, devido à presença de espécies que competem melhor por recursos. Em geral também são intolerantes, ou pouco tolerantes, à sombra causada por espécies de maior porte (CONNELL; SLATYER, 1977; REES et al., 2001; CHAZDON, 2012).

As espécies não-pioneiras, ou tardias, são características de estágios mais avançados da sucessão, após o estabelecimento de espécies pioneiras, e são boas competidoras quando os recursos são escassos, mas necessitam que o solo possua nutrientes e condições físicas favoráveis para seu crescimento. Neste caso, possuem dispersão lenta, baixa fecundidade e crescimento lento. Uma vez estabelecidas, tendem a ter uma alta taxa de sobrevivência, e tendem a excluir, por competição, espécies pioneiras. Ainda assim, algumas espécies pioneiras podem ser encontradas em fases mais avançadas da sucessão vegetal, devido à eventual ocupação de locais recém perturbados ou exclusão antecipada de espécies tardias (CONNELL; SLATYER, 1977; REES et al., 2001, CHAZDON, 2012).

Connell & Slatyer (1977) descreveram a dinâmica da sucessão vegetal através de três modelos, que podem ser utilizados em conjunto para descrever o desenvolvimento de uma

comunidade. O processo iniciado pelas espécies pioneiras é classificado como um processo de *facilitação* direta, pois a fixação de nutrientes no solo permite o estabelecimento futuro de outros indivíduos e espécies. Outro modelo é denominado *inibição*, que ocorre quando há a exclusão de espécies, tardias ou pioneiras, devido à competição por recursos. O modelo de *tolerância* prevê que as espécies, independentemente de serem pioneiras ou não pioneiras, conseguem se especializar em explorar diferentes tipos ou quantidades de recursos, diminuindo a intensidade de competição e permitindo seus desenvolvimentos conjuntos.

Um exemplo em que estes modelos se aplicam pode ser verificado na pesquisa de Aide et al. (1995), em um estudo realizado em uma cronossequência na Floresta Experimental de Luquillo (LEF). Os autores mostraram que no início do processo sucessional na área as espécies herbáceas dificultaram a germinação de sementes de outras espécies, impedindo-as de chegar ao solo. Foi possível observar um aumento de biomassa não lenhosa a partir do início do processo sucessional da área, que atingiu um pico aos sete anos de desenvolvimento e decaiu conforme espécies lenhosas cresciam. As espécies lenhosas, não presentes nos primeiros sete anos da sucessão, inibiram as espécies não lenhosas devido ao sombreamento que causaram ao fecharem o dossel.

Outro exemplo pode ser verificado no estudo realizado no Centro de Restauração de Áreas Degradadas (CRAD), próximo a Petrolina-PE, em que Paterno et al. (2016) buscaram identificar como as espécies pioneiras modulam o estabelecimento de tardias e como a intensidade e direção desta interação mudam ao longo da sucessão. Os resultados obtidos mostraram que a presença de espécies pioneiras na região tem um efeito fortemente positivo na germinação e estabelecimento de espécies tardias, sem possuir efeito estatístico na perda de sementes. Apesar disso, mostraram também que, com o passar do tempo, as espécies pioneiras poderiam interferir neutra ou negativamente no desenvolvimento de algumas espécies tardias, a depender da sobreposição de nichos.

Bertness & Callaway (1994) apontaram a necessidade de utilização de interações interespecíficas positivas, como a *facilitação*, em modelos de dinâmicas de comunidades. Destacaram ainda que o mecanismo de *facilitação* seria mais comumente observado em comunidades que sofriam com stress intenso do ambiente físico e grande pressão de consumidores, e sendo menos comum em comunidades com características ambientais físicas amenas e sem grandes pressões de consumidores.

Bruno et al. (2003) contrapuseram a ideia de que relações interespecíficas são predominantemente de competição e *inibição*, e apresentam diversos exemplos de espécies que quando interagem com outras espécies ocupam um nicho ou espaço físico *maior* do que o

observado em seu desenvolvimento isolado. Além disso, indicaram que comunidades que experimentam relações negativas em suas interações em um determinado estágio de desenvolvimento podem experimentar relações positivas futuramente, e vice-versa. Desta forma, consideraram que estas alternâncias de relações poderiam explicar a tolerância entre espécies.

Em uma exploração matemática, Zhang (2003), utilizando o modelo de Lotka-Volterra, indicou que interações positivas interespecíficas podem ser incorporadas nas capacidades de suporte e habilidades competitivas das espécies, aumentando-as. O autor ainda contrapôs a regra de Gause, segundo a qual duas espécies que utilizam os mesmos recursos não podem coexistir, ao propor que a tolerância e coexistência podem ocorrer, desde que as espécies diminuam suas habilidades competitivas.

## 2.5. SUCESSÃO VEGETAL: HISTÓRIA E CLASSIFICAÇÕES

Clements (1916) classificava a sucessão vegetal como um processo previsível e convergente, em que diversas áreas menores de um ambiente (*seres*) desenvolviam-se conjuntamente em busca de um único fim. Tal desenvolvimento, segundo Clements, era baseado em quatro processos principais: a iniciação, quando inicia-se a colonização de uma determinada área por espécies colonizadoras; a seleção, quando o ambiente e a comunidade selecionam as espécies ideais para seus desenvolvimentos; a continuação e a finalização, que seriam o desenvolvimento e o alcance de um único clímax – estado de estabilização do processo sucessional. Afirmava ainda que o desenvolvimento das comunidades vegetais dependia somente da natureza do clímax climático (estágio final) que a área ocupada possuía, afirmando que o processo inicial da sucessão era o menos importante para o estabelecimento e desenvolvimento de uma comunidade vegetal (CLEMENTS, 1916).

Gleason (1917) classificou este processo como a substituição de uma associação de espécies por outra, promovida por uma mudança suficientemente grande na composição das espécies ou número de indivíduos. Considerava este processo como estocástico, no qual cada indivíduo tinha sua própria contribuição e influência sobre a comunidade e o ambiente, considerando o clímax como um estágio em que mudanças abruptas e significativas deixavam de ocorrer, mas não impedindo que o processo fosse retomado futuramente por eventual distúrbio.

Egler (1947) expôs a preocupação de que o termo sucessão desse a impressão de que as comunidades mutam passo a passo, ordenada e direcionalmente, de uma associação a outra, discordando deste mecanismo. Em 1942 o autor estudou a sucessão de plantas em Oahu, no arquipélago do Havaí, sugerindo que o processo era frequentemente induzido por alterações no solo promovidas por espécies invasoras, que se tornavam dominantes e favoreciam o estabelecimento de espécies mais exigentes em relação às condições do solo, dando início a novas invasões, e assim por diante. Desta forma, o autor sugeria que algumas espécies nativas só encontrariam condições necessárias para seu estabelecimento após a modificação das condições do solo por espécies invasoras. Em 1954 o autor sugeriu que a composição florística inicial de uma comunidade poderia ser um fator significativo no desenvolvimento de áreas de sucessão. Sugeriu, ainda, o uso do termo “desenvolvimento vegetal” ao invés de “sucessão vegetal”, pois este sugeriria um processo ordenado e discreto (EGLER, 1954).

Connell & Slatyer (1977) descreveram a sucessão como um processo de mudanças observadas em uma comunidade recém perturbada, que possuía espaços livres para novos desenvolvimentos, descrevendo as dinâmicas de facilitação, inibição e tolerância entre as espécies. Esta abordagem tem como base a análise de que as mudanças observadas na comunidade vegetal são influenciadas pelas interações entre as espécies e mudanças na distribuição de recursos. Esta vertente do pensamento em teorias de sucessão substituiu os paradigmas em teorias de equilíbrio e tem sido amplamente abordada atualmente (CHAZDON, 2008).

Chazdon (2003) considera que todas as florestas tropicais já sofreram, em algum momento, algum nível de distúrbio, e que devido a isso todas elas estão em diversos processos de regeneração em diferentes escalas temporais e espaciais, aumentando a complexidade do conceito de clímax. Para a autora, o processo sucessional é definido como uma progressão de estágios em que as florestas gradualmente apresentam um enriquecimento de espécies e aumento de complexidade estrutural e funcional (CHAZDON, 2012).

Odum & Barret (2007) reforçaram a teoria de Clements (1916) e definiram a sucessão vegetal como um processo direcional e previsível de mudanças na repartição de energia, estrutura e processos das comunidades vegetais, quando estas não são afetadas por forçantes externas. Indicaram que tais mudanças eram controladas pelas comunidades, mas limitadas e direcionadas pelas características físicas do meio. Consideraram o clímax como um estágio de equilíbrio entre a comunidade e o meio físico, que se autoperpetuaria na ausência de grandes perturbações.

Sob uma ótica evolutiva, podemos afirmar, ainda, que a sobrevivência e esforço reprodutivo de indivíduos de diversas espécies dependem de muitos condicionantes ambientais e populacionais (KREBS, 1996), como, por exemplo, a disponibilidade de recursos, presença ou ausência de competidores e/ou predadores, presença ou ausência de dispersores de sementes e diversos outros fatores que alteram as comunidades e são alterados por elas (e.g. RELVA; NUÑEZ, 2009; PRACH et al., 2014; CREWS et al., 2016). Chazdon (2008) afirma que o caminho mais direto para se estudar um processo sucessional seria o de acompanhar as mudanças estruturais e de composição de uma comunidade ao longo do tempo, reforçando ainda mais, desta forma, o caráter complexo dele.

## 2.6. MODELOS MATEMÁTICOS DE CRESCIMENTO POPULACIONAL

### 2.7.1. Modelo de Crescimento Exponencial

Uma pequena população, em um ambiente favorável, pode crescer de forma exponencial, com taxas de reprodução maiores que as necessárias para suprir a morte de indivíduos mais velhos (BERNSTEIN, 2003). Este crescimento é caracterizado pelo efeito desprezível que a competição intra-específica exerce sobre a população neste momento (BEGON et al., 2006). O modelo descrito nas equações (1) e (2), é utilizado para populações com crescimento contínuo, em que mortes e nascimentos ocorrem ao mesmo tempo (BERNSTEIN, 2003).

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (1)$$

$$N = N_0 e^{r(t-t_0)} \quad (2)$$

Nas Equações (1) e (2)  $N_0$  é o número de indivíduos da população no tempo inicial  $t_0$ , e  $N$  é o número de indivíduos no tempo  $t$ . A taxa intrínseca de crescimento é expressa em  $r$ , sendo constante e podendo ser obtida a partir Equação (2), conforme o expresso na Equação (3).

$$r = \frac{\ln\left(\frac{N}{N_0}\right)}{t - t_0} \quad (3)$$

Quando  $r > 0$ , a função exponencial é crescente e a população cresce. Quando  $r = 0$ , a função exponencial é constante e igual a 1, e a população mantém-se constante. Quando  $r < 0$ , função exponencial é decrescente e a população diminui.

### 2.7.2. Modelo de Crescimento Logístico

Neste modelo, assume-se que o crescimento de uma população é limitado de acordo com sua densidade, uma vez que o habitat não é capaz de suportar a população a partir de determinado tamanho. A esta capacidade do meio de suportar indivíduos dá-se o nome de *capacidade de suporte*, expressa por  $K$ . Esta limitação é inserida no modelo de crescimento exponencial alterando a taxa de crescimento de constante para variável, a depender da densidade populacional, de acordo com a Equação (4), em que a taxa decresce linearmente com o aumento da população (BERNSTEIN, 2003).

$$r = r_0 \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (4)$$

Substituindo a Equação (4) na Equação (1), tem-se a Equação (5).

$$\frac{dN}{dt} = r_0 N - \frac{r_0 N^2}{K} \quad (5)$$

Na Equação (5) o primeiro termo após a igualdade representa justamente o crescimento exponencial. O segundo termo representa o desconto devido à competição intraespecífica. Resolvendo-a, para  $r_0$  e  $K$  constantes, tem-se a Equação (6).

$$N = \frac{KN_0}{[(K - N_0)e^{-r_0(t-t_0)}] + N_0} \quad (6)$$

### 2.7.3. Modelo de Competição interespecífica de Lotka-Volterra

Para populações que interagem em meios que possuem recursos limitados, Lotka e Volterra propuseram um modelo que simulasse a competição por estes recursos, através de *coeficientes de competição interespecífica*, expressos por  $\alpha_{ij}$ , que representam o quanto uma espécie interfere na exploração dos recursos de outra. No modelo logístico, a inclusão de um termo que represente esta interação pode ser obtido pelo acréscimo destes coeficientes  $\alpha_{ij}$  em mais um termo na Equação (5) (BERNSTEIN, 2003). A Equação (7) mostra o acréscimo deste termo e a equação para duas espécies.

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_{0,1}N_1 - \frac{r_{0,1}N_1^2}{K_1} - \left[ \frac{r_{0,1}N_1(\alpha_{12}N_2)}{K_1} \right] \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_{0,2}N_2 - \frac{r_{0,2}N_2^2}{K_2} - \left[ \frac{r_{0,2}N_2(\alpha_{21}N_1)}{K_2} \right] \\ 0 &\leq \alpha_{ij} \leq 1\end{aligned}\quad (7)$$

Da forma descrita na Equação (7),  $\alpha_{ij}$  é então uma proporção de quanto um indivíduo da espécie  $j$  representa um indivíduo da espécie  $i$ . Desta forma, o módulo máximo de  $\alpha_{ij}$  é igual a 1, representando um indivíduo da mesma espécie, que compete pelos mesmos recursos e possui as mesmas características comportamentais (BERNSTEIN, 2003). Os termos entre chaves representam uma reprodução do termo de competição intraespecífica da Equação (5). O índice  $\alpha_{ij}$  funciona como uma transformação do número de indivíduos da espécie  $j$  em indivíduos da espécie  $i$ , reproduzindo novamente, desta forma, uma competição intraespecífica. Com  $\alpha_{ij}$  considerado sempre positivo, a espécie  $j$  interfere de maneira negativa para o crescimento da espécie  $i$ .

## 2.7. MÉTODOS DE RUNGE-KUTTA

Desenvolvidos inicialmente por Carl Runge, e aprimorados por Karl Heun e Martin W. Kutta, os métodos de Runge-Kutta (RK) são métodos numéricos desenvolvidos para

solucionar equações diferenciais ordinárias, tendo sido originados a partir de aprimoramentos do método de Euler, descrito na Equação (8) (BUTCHER, 1996).

$$y_{n+1} = y_n + hf(x_n, y_n) \quad (8)$$

O método de Euler consiste em encontrar a cada passo de tempo  $h = (x_{n+1} - x_n)$  a solução aproximada  $y_{n+1}$  do Problema de Valor Inicial (PVI)  $y' = f(x, y)$ , com  $y(a) = b$ . Para tal, utilizam-se os valores  $y_n$  e  $x_n$  imediatamente anteriores à aproximação, calculando-se o valor da função  $f$ . Desta forma, o valor da solução aproximada é igual ao valor atual mais um incremento obtido a partir da inclinação da reta tangente à solução exata (GREENBERG, 1998).

A ordem do erro acumulado da solução pelo método de Euler é da mesma ordem do passo  $h$ . Sendo assim, o método de Euler necessita que  $h$  seja muito pequeno para que haja uma diminuição do erro acumulado, aumentando o número de cálculos necessários para tal. Além disso, erros de truncamento e arredondamento tendem a aumentar conforme o número de cálculos na solução numérica aumenta (GREENBERG, 1998).

Enquanto o método de Euler utiliza a inclinação da reta tangente à solução somente no ponto  $x_n$  para determinar a solução  $y_n$ , as soluções dos métodos RK são obtidas a partir da utilização da média entre as inclinações de pontos subseqüentes a  $x_n$ , aumentando a acurácia da solução em cada ponto. Existem métodos RK de diversas ordens, que remetem à ordem do erro acumulado, e os desenvolvimentos de cada um, até a quarta ordem, podem ser encontrados em Butcher (1996) e Greenberg (1998). O método RK de quarta ordem (RK4) é o mais difundido, e é apresentado abaixo.

Dado o PVI:

$$N' = f(t, N), \text{ com } N(t = 0) = N_0 \quad (9)$$

Tem-se o método RK4:

$$N_{n+1} = N_n + \frac{1}{6}(k_1 + 2k_2 + 2k_3 + k_4) \quad (10)$$

$$n = 1, 2, 3, \dots$$

$$k_1 = hf(t_n, N_n) \quad (10.a)$$

$$k_2 = hf\left(t_n + \frac{h}{2}, N_n + \frac{k_1}{2}\right) \quad (10.b)$$

$$k_3 = hf\left(t_n + \frac{h}{2}, N_n + \frac{k_2}{2}\right) \quad (10.c)$$

$$k_4 = hf(t_n + h, N_n + k_3) \quad (10.d)$$

$$t_{n+1} = t_n + h \quad (10.e)$$

O método RK4 reduz a ordem do erro acumulado para a ordem de  $h^4$  e é numericamente estável. Possui as vantagens de não necessitar de nenhum procedimento inicial, como exigem outros métodos numéricos, e utilizar o mesmo procedimento a cada iteração, além de demandar pouca memória de armazenamento (KREYSZIG, 2006). Mesmo que métodos RK de ordem superior promovam uma maior acurácia, o número de operações necessárias para atingir estas ordens também é maior, sendo computacionalmente mais vantajosa a utilização do de quarta ordem (CELLIER; KOFMAN, 2006).

O software Matlab possui a rotina do método RK4 incorporada no *solver ode45*. Este *solver* é baseado em um aprimoramento do método RK4 para que o passo do método seja variável, buscando diminuir o número de iterações. Desenvolvido por Dormand & Prince (1980), este método compara a solução obtida com um método RK de quinta ordem (RK5) com a obtida pelo método RK4, calculando o erro  $e$  entre os dois e o comparando com um valor de tolerância  $tol$  estipulado pelo programador. Caso  $e < tol$ , o passo  $h$  do método é aumentado e a próxima iteração é calculada. Caso  $e > tol$ ,  $h$  é diminuído, a iteração é calculada novamente e este procedimento se repete até que  $e < tol$ . Caso  $e = tol$ ,  $h$  é mantido e a próxima iteração é calculada (GREENBERG, 1998).

De forma semelhante ao *solver ode45*, o *solver ode23* resolve o PVI através de comparações entre as soluções obtidas por outro par de métodos de Runge-Kutta: o de segunda ordem (RK2) e o de terceira ordem (RK3), objetivando também variar o passo das soluções. Este método foi proposto por Bogacki & Shampine (1989), que justificaram a escolha deste par devido a suas fórmulas serem mais simplificadas, diminuindo o esforço

necessário por iteração para o cálculo do erro. Para soluções obtidas com o método RK2 o erro acumulado é da ordem de  $h^2$ , e para as obtidas com o método RK3 o erro acumulado é da ordem de  $h^3$ . Tal método passa a ser mais eficiente do que o método proposto por Dormand & Prince (1980) quando a acurácia demandada para a solução é menos rigorosa (BOGACKI & SHAMPINE, 1989).

## 2.8. O MÉTODO DE MONTE CARLO

Muito utilizado para simulação de comportamentos de sistemas de natureza probabilística, o *Método de Monte Carlo*, proposto originalmente por Metropolis & Ulam (1949), faz referência à cidade de Monte Carlo, no principado de Mônaco, famosa pelos jogos de azar (SOBOL, 1983).

Metropolis & Ulam (1949) indicaram que as abordagens da mecânica clássica, que envolve a análise de poucas partículas através de equações diferenciais, e da mecânica estatística, que envolve a análise de conjuntos de partículas, não eram muito práticas para a análise de sistemas com um número moderado de partes.

Os autores exemplificaram esta indicação através do famoso jogo de cartas “Paciência”, considerando que habilidades neste jogo não importam, mas apenas os fatores estocásticos da disposição de cartas. Afirmaram que o cálculo de probabilidade de sucesso de término do referido jogo seria uma tarefa intangível, sendo necessário produzir um grande número de exemplos do jogo para então determinar sua proporção de sucesso, sendo esta então a essência do método (METROPOLIS; ULAM, 1949).

Devido ao grande número de exemplos e amostras necessárias, Metropolis e Ulam (1949) já indicavam na época a necessidade de uso de computadores para a aplicação do Método de Monte Carlo. Devido a isso, somente posteriormente, com os avanços tecnológicos, o método foi amplamente difundido, e continua sendo muito utilizado até hoje.

Neste trabalho, a utilização do método de Monte Carlo ocorre através da realização de um grande número de simulações que geram diferentes resultados, variando aleatoriamente os parâmetros de entrada do modelo proposto a cada simulação e permitindo análises de sensibilidade dos resultados em relação aos parâmetros utilizados.

## 2.9. TRABALHOS ANTERIORES

Castilho (2008) propôs, com base no modelo presa-predador de Lotka-Volterra, um modelo que previsse o desenvolvimento da riqueza de espécies vegetais na Reserva Natural do Rio Cachoeira e propôs alternativas de manejo para a área, como a introdução de espécies pioneiras no início da sucessão vegetal e a introdução de espécies não pioneiras em estágios mais avançados do processo. A primeira alternativa mostrou-se mais vantajosa, em relação à segunda alternativa e à restauração natural, para o alcance de patamares maiores de riqueza de espécies.

Grochocki (2010) utilizou o modelo de Castilho (2008) e realizou diversas simulações computacionais com o objetivo de analisar a sensibilidade da riqueza de espécies em relação a variações nos parâmetros iniciais, indicando como resultado que tal grandeza, quando obtida a partir de diversas simulações, possui, até determinados níveis de incerteza, um desvio menor dos que os desvios dos parâmetros. Além disso, testou a resiliência da comunidade, ao introduzir forçantes externas positivas e negativas, indicando uma possível capacidade do sistema de assimilar imprevisibilidades e atingir patamares similares de riqueza observados sem as perturbações.

Ribeiro (2013) rediscutiu as heurísticas apresentadas nestes dois trabalhos e dedicou-se, seguindo indicações de Grochocki (2010), a analisar as interações interespecíficas, propondo alterações nos coeficientes de competição entre as espécies e concluindo, principalmente, que espécies arbustivas não pioneiras são muito sensíveis à presença de espécies arbóreas não pioneiras, indicando necessidade de estudo mais detalhando nesta interação.

Este trabalho verificou a utilização do modelo utilizado por Castilho (2008), Grochocki (2010) e Ribeiro (2013) na previsão de processos de sucessão vegetal, tomando como estudo de caso a RNRC. Além disso, verificou como variações aleatórias nos parâmetros do mesmo alteram o desenvolvimento da comunidade vegetal. Foi verificado também como o modelo prevê o comportamento da comunidade em relação à introdução e retirada de grupos funcionais e perturbações positivas e negativas externas a ela.

As possibilidades ainda não verificadas nos trabalhos anteriores foram verificadas neste trabalho. Foram realizadas simulações com variações também nos coeficientes de interação interespecíficas e simulações com variações em todos os parâmetros conjuntamente. O modelo foi solucionado por Métodos de Runge-Kutta, e as simulações realizadas pelo método de Monte Carlo.

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.1. MODELO ECM01 DE FACILITAÇÃO-INIBIÇÃO

Para a inclusão de mecanismos de facilitação, é possível adaptar o modelo de Lotka-Volterra alterando o sinal do terceiro termo da Equação (7). Os valores positivos de  $\alpha_{ij}$  passam então a representar mecanismos de facilitação, os negativos de inibição e os nulos interações não significativas ou de tolerância entre as espécies. O resultado das alterações está descrito na Equação (11), com uma generalização para interações entre  $n$  espécies, conforme o desenvolvimento abaixo.

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_{0,1}N_1 - \frac{r_{0,1}N_1^2}{K_1} - \left[ \frac{r_{0,1}N_1(\alpha_{12}N_2)}{K_1} \right] \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_{0,2}N_2 - \frac{r_{0,2}N_2^2}{K_2} - \left[ \frac{r_{0,2}N_2(\alpha_{21}N_1)}{K_2} \right] \\ &0 \leq \alpha_{ij} \leq 1\end{aligned}\tag{7}$$

$$\frac{dN_1}{dt} = r_{0,1}N_1 - \frac{r_{0,1}N_1^2}{K_1} + \left[ \frac{r_{0,1}N_1(N_1\alpha_{1,1})}{K_1} \right] + \left[ \frac{r_{0,1}N_1(N_2\alpha_{1,2})}{K_1} \right] + \dots + \left[ \frac{r_{0,1}N_1(N_n\alpha_{1,n})}{K_1} \right]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_{0,2}N_2 - \frac{r_{0,2}N_2^2}{K_2} + \left[ \frac{r_{0,2}N_2(N_1\alpha_{2,1})}{K_2} \right] + \left[ \frac{r_{0,2}N_2(N_2\alpha_{2,2})}{K_2} \right] + \dots + \left[ \frac{r_{0,2}N_2(N_n\alpha_{2,n})}{K_2} \right]$$

⋮

$$\frac{dN_i}{dt} = r_{0,i}N_i - \frac{r_{0,i}N_i^2}{K_i} + \left( \frac{r_{0,i}N_i}{K_i} \sum_j N_j \alpha_{ij} \right)\tag{11}$$

$$-1 \leq \alpha_{ij} \leq 1 \quad ; \quad i = 1, 2, 3, \dots, n \quad ; \quad j = 1, 2, 3, \dots, n \quad \text{e} \quad N(t=0) = N_0$$

Podemos escrever a Equação (11) na forma vetorial, o que facilita a visualização das operações, conforme a Equação (12).

$$\overline{\left(\frac{dN}{dt}\right)} = [\vec{r}_0 \cdot \vec{N}] - [(\vec{r}_0 \cdot \vec{K}^{-1}) \cdot (\vec{N} \cdot \vec{N})] + \{[(\vec{r}_0 \cdot \vec{K}^{-1}) \cdot \vec{N}] \cdot [\mathbf{A} \cdot \vec{N}]\} \quad (12)$$

O vetor  $\vec{K}^{-1}$  representa o vetor com os  $n$  valores de  $K_i^{-1}$ . A matriz  $\mathbf{A}$ , de tamanho  $n \times n$ , representa uma matriz com os coeficientes de interação interespecífica  $\alpha_{ij}$ , com  $-1 \leq \alpha_{ij} \leq 1$ , para todas as espécies. A Equação (11) não possui solução analítica, mas pode ser resolvida através de métodos numéricos. Soluções preliminares foram obtidas pelos Métodos de Runge-Kutta descritos na Seção (2.8), através dos *solvers ode45* e *ode23*. Foi realizada uma análise para definição de qual par de métodos RK melhor se adequa ao problema para a realização das demais simulações.

### 3.2. CRONOSSEQUÊNCIA E DADOS UTILIZADOS

Os dados utilizados neste trabalho foram coletados por Leibsch et al. (2007) e Cheung et al. (2009) e encontram-se detalhados no Anexo 1 deste trabalho. Os estudos foram realizados na Reserva Natural do Rio Cachoeira, com coletas de espécies realizadas em áreas que possuíam diferentes períodos sem perturbação, formando uma cronossequência. As idades destas áreas, nos dois estudos, foram determinadas a partir de registros fotográficos aéreos e entrevistas com moradores, investigando o histórico de perturbações.

Leibsch et al. (2007) examinaram as diferenças estruturais entre três parcelas florestais, com 20 anos, 80 anos e 120 anos sem perturbação. Como resultado, indicaram a existência de diferença florística e estrutural entre as áreas, mas não necessariamente associada à idade da parcela. A riqueza de espécies foi maior aos 80 anos, seguida da observada aos 120 anos, com a observada aos 20 anos sendo a menor. Já a biomassa aumentou, conforme o esperado, de acordo com a idade da floresta.

Cheung et al. (2009) analisaram se espécies herbáceas alteravam negativamente a regeneração da Mata Atlântica na região. As áreas analisadas possuíam 0,6, 1,2, 4, 4,2 e 8 anos de abandono após utilização para pastagem de búfalos. Os pastos eram compostos por espécies do gênero *Urochloa*, e o estudo mostrou uma diminuição rápida da biomassa de espécies herbáceas, com o aumento da biomassa lenhosa, já nos primeiros 4 anos da sucessão, indicando ainda uma influência negativa das espécies herbáceas exóticas no processo de regeneração natural da área. Desta forma, os autores indicaram a necessidade da realização de

controle da população de espécies do gênero *Urochloa* e da aplicação de técnicas de incremento da chegada de sementes na área, de forma a favorecer a restauração no local.

Cheung et al. (2010) analisaram as mudanças estruturais das mesmas áreas analisadas no estudo de 2009, e verificaram um decréscimo da riqueza de espécies arbustivas, junto com o decréscimo da biomassa e abundância destes indivíduos, ao longo dos 8 anos, e um aumento dos mesmos atributos para as espécies arbóreas para o mesmo período. Desta forma, os autores evidenciaram a resiliência da Floresta Atlântica em áreas pouco fragmentadas, que pode ainda ser potencializada em áreas próximas a florestas mais desenvolvidas.

No total, foram amostradas 171 espécies vegetais em 8 áreas em diferentes estágios de sucessão. Foram estimadas as densidades populacionais (ind/ha) de cada espécie, uma vez que estas áreas possuíam tamanhos diferentes. As áreas com 0,6 anos, 1,2 anos, 4 anos, 4,2 anos e 8 anos sem perturbação possuíam 0,12ha de área (CHEUNG et al., 2009). A área com 20 anos possuía 0,1ha de área, e as de 80 anos e 120 anos possuíam área de 0,15ha (LEIBSCH et al., 2007).

As espécies coletadas foram categorizadas de acordo com seus portes e hábitos sucessionais (LIEBSCH et al., 2007; CHEUNG et al., 2009). Foram definidos 4 grupos funcionais (FG – *functional groups*): espécies arbustivas pioneiras (PS – *pioneer shrubs*), arbóreas pioneiras (PT – *pioneer trees*), arbustivas não pioneiras (LS – *late shrubs*) e espécies arbóreas não pioneiras (LT – *late trees*). As espécies arbustivas são caracterizadas pelo porte pequeno, ou seja, necessitam, em sua maioria, de espaços abertos no dossel para que a luz solar chegue até elas. As espécies arbóreas são caracterizadas pelo porte grande, o que faz com que elas impeçam a luz solar de chegar até os estratos inferiores da comunidade.

### 3.3. HEURÍSTICAS PARA DETERMINAÇÃO DOS PARÂMETROS

O modelo ECM01 necessita, além da condição inicial  $N_0$ , da determinação de três parâmetros: as taxas de crescimento de cada espécie ( $r_{0,i}$ ), as capacidades de suporte (K) para cada espécie e os coeficientes de interações interespecíficas ( $\alpha_{ij}$ ). A seguir definiremos métodos que buscam corrigir a obtenção destes parâmetros com base nos dados de campo, de forma a encontrar uma combinação de parâmetros que melhor se ajuste à riqueza de espécies observada na cronossequência.

### Taxas de crescimento

A partir dos dados de campo, com populações contadas em estágios temporais diferentes, a Equação (3) pode ser utilizada para a determinação deste parâmetro. A Tabela (1) mostra exemplos de valores calculados para 8 espécies.

$$r = \frac{\ln\left(\frac{N}{N_0}\right)}{t - t_0} \quad (3)$$

TABELA 1 - VALORES  $r_{0,i}$  CALCULADOS PARA OITO ESPÉCIES A PARTIR DA EQUAÇÃO (3)

FG	ESPÉCIE	$r_{0,i}$ (ano <sup>-1</sup> )
PS	<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schltld.	9,73
PS	<i>Solanum aspero-lanatum</i> Ruiz & Pav.	8,60
PT	<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	5,07
PT	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	2,17
LS	<i>Leandra dasytricha</i> (A. Gray) Cogn.	0,27
LS	<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltld.) Wawra	0,03
LT	<i>Marlierea obscura</i> O. Berg	0,16
LT	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	0,13

LEGENDA: Taxas de crescimento calculadas com base na Equação (3) para oito espécies encontradas na área de estudo, com dois exemplos de espécies para cada grupo funcional. FG = *Functional Groups*. PS = *Pioneer Shrubs*. PT = *Pioneer Trees*. LS = *Late Shrubs*. LT = *Late Trees*.  $r_{0,i}$  = Taxa de crescimento populacional para a espécie i.

A partir dos valores encontrados pela Equação (3), foi aplicado um fator único de correção  $f$  para todos os valores  $r_{0,i}$ , com  $f$  variando desde 0,1 até 1,9, com espaçamento de 0,1 entre eles. Desta forma, foi realizada uma ampla varredura numérica para estas correções, multiplicando-se os valores  $r_{0,i}$  por  $f$  e gerando os valores corrigidos  $r_f$ . Obteve-se, portanto, 19 propostas para os valores de  $r_f$ .

### Capacidades de suporte

A primeira proposta para os valores de K foi definida como a maior densidade  $K_d$  de indivíduos encontrada para a espécie i em toda a cronossequência. A segunda proposta foi tomada como sendo uma correção  $K_w = wK_d$  da maior densidade de indivíduos encontrada na cronossequência. Esta correção se deve ao fato de que há a diminuição da capacidade de suporte de espécies que coexistem, devido à competição por recursos (ZHANG, 2003).

A metodologia de correção das capacidades de suporte proposta neste trabalho está baseada no número de espécies que compõem a área em que se encontra a maior densidade

populacional da espécie. Para as áreas em que constem até 15 espécies, o valor de  $K_d$  foi mantido ( $w = 1$ ). Para áreas com mais de 15 e menos de 30 espécies, foi multiplicado o valor  $w = 2$  para a correção  $K_w$  do valor de  $K_d$ . Para áreas com mais de 30 e até 45 espécies,  $w = 3$ , e para áreas com mais de 45 espécies,  $w = 4$ . A Tabela (2) mostra os valores de  $K_d$  e  $K_w$  para as mesmas oito espécies da Tabela (1).

TABELA 2 – VALORES  $K_d$  e  $K_w$  CALCULADOS PARA OITO ESPÉCIES

FG	ESPÉCIE	$K_d$ (ind/ha)	$K_w$ (ind/ha)
PS	<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schtdl.	816,67	2450
PS	<i>Solanum aspero-lanatum</i> Ruiz & Pav.	1125	3375
PT	<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	175	525
PT	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	450	1350
LS	<i>Leandra dasytricha</i> (A. Gray) Cogn.	25	100
LS	<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schtdl.) Wawra	246,67	986,67
LT	<i>Marlierea obscura</i> O. Berg	80	320
LT	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	41,67	166,67

LEGENDA: Capacidades de suporte propostas para oito espécies vegetais encontradas na área de estudo, com dois exemplos de espécies para cada grupo funcional. FG = *Functional Groups*. PS = *Pioneer Shrubs*. PT = *Pioneer Trees*. LS = *Late Shrubs*. LT = *Late Trees*.  $K_d$  = Capacidade de suporte da espécie *i*.  $K_w$  = Capacidade de suporte corrigida para a espécie *i*.

### Coeficientes de interação interespecífica

Devido à grande quantidade de espécies existentes nas amostras, e pela dificuldade de quantificar as interações entre elas, observadas em pares, os valores dos coeficientes de interação interespecífica foram propostos com base em discussões teóricas, que levaram em conta o grupo ecológico a que as espécies pertencem e seus portes, além de ajustes que permitiram diferenciá-las em termos de intensidade. A primeira proposta ( $A_1$ ) para estes valores foi apresentada por Castilho (2008), de acordo com a Tabela (3).

TABELA 3 - COEFICIENTES DE INTERAÇÃO INTERESPECÍFICA – PROPOSTA 1 ( $A_1$ )

FG	PS	PT	LS	LT
PS	0	-0,7	0,0	-0,8
PT	0,0	0	0,0	-0,5
LS	0,0	0,1	0	0,2
LT	0,0	0,4	0,0	0

FONTE: Castilho (2008).

LEGENDA: Proposta teórica para valores de coeficientes de interação interespecífica, apresentada por Castilho (2008). FG = *Functional Groups*. PS = *Pioneer Shrubs*. PT = *Pioneer Trees*. LS = *Late Shrubs*. LT = *Late Trees*.

A estimativa de Castilho (2008) foi baseada no valor inicial de -0,5, referente à inibição que espécies arbóreas não pioneiras causariam em espécies arbóreas pioneiras, devido a estas possuírem habilidades competitivas menores que aquelas. Já as espécies arbóreas não pioneiras seriam facilitadas de maneira significativa somente pelas espécies arbóreas pioneiras. Segundo o autor, espécies arbustivas seriam afetadas de maneira significativa apenas por espécies arbóreas, com as arbustivas pioneiras sendo prejudicadas mais pelas arbóreas não pioneiras do que as pioneiras. As espécies arbustivas não pioneiras seriam beneficiadas pela presença de espécies arbóreas (CASTILHO, 2008).

A segunda proposta ( $A_2$ ) para determinar teoricamente estes valores foi baseada em três fatores observados em cada grupo funcional: tolerância à sombra, tolerância a escassez de nutrientes e efeitos periféricos. Foi considerado que o efeito líquido do sombreamento em espécies arbustivas pioneiras é inibitório, enquanto que para as espécies não pioneiras e arbóreas isso não seria um fator significativo. Em relação à escassez de nutrientes, considerou-se que espécies pioneiras sofrem inibição por parte das espécies tardias, que são melhores competidoras, e que as espécies pioneiras facilitariam o estabelecimento das tardias por serem fixadoras de nutrientes. Os efeitos periféricos de facilitação englobam fatores não captados pelo modelo, como, por exemplo, o fato de árvores isoladas serem um importante fator para a dispersão zoocórica de sementes (ZWIENER *et al.*, 2013).

Os grupos funcionais idênticos possuem valores  $\alpha_{ii} = 0$ , considerando que espécies semelhantes competem por recursos semelhantes (ZHANG, 2003) e que esta competição já é considerada no termo logístico da Equação (10). O resumo destas discussões encontra-se na escala de interações descrita na Tabela (4). Os valores estimados encontram-se na tabela (5).

TABELA 4 – PROPOSTA DE ESCALA DE INTERAÇÕES INTERESPECÍFICAS

<b>INTENSIDADE DE INTERAÇÃO</b>	<b>EXPLICAÇÃO</b>
++	Facilitação por fixação de nutrientes e por efeitos periféricos
+	Facilitação por fixação de nutrientes ou por efeitos periféricos
0	Sem interação significativa
-	Inibição por sombra ou por melhor exploração de recursos
--	Inibição por sombra e por melhor exploração de recursos

LEGENDA: Proposta teórica de intensidade de interações entre espécies vegetais. Em uma escala de -1 a 1 distribuída uniformemente, propõem-se os valores: ++ = 0,7; + = 0,3; - = -0,3; -- = -0,7.

TABELA 5 - COEFICIENTES DE INTERAÇÃO INTERESPECÍFICA – PROPOSTA 2 (A<sub>2</sub>)

FG	PS	PT	LS	LT
PS	0	-0,3	-0,3	-0,7
PT	0,3	0	-0,3	-0,3
LS	0,3	0,3	0	-0,3
LT	0,3	0,3	0,3	0

LEGENDA: Proposta teórica para valores de coeficientes de interação interespecífica, baseadas em uma escala de intensidade de interações entre espécies. FG = *Functional Groups*. PS = *Pioneer Shrubs*. PT = *Pioneer Trees*. LS = *Late Shrubs*. LT = *Late Trees*.

### 3.4. VALIDAÇÃO DOS PARÂMETROS OBTIDOS

Com 19 propostas para os valores das taxas de crescimento, 2 propostas para as capacidades de suporte e 2 propostas para os coeficientes de interação interespecífica, foi possível realizar 76 combinações diferentes de parâmetros, sendo este o número total de simulações prévias realizadas.

Para cada combinação de parâmetros foi calculado o Erro Médio Absoluto Dimensionado (*Mean Absolute Scaled Error* - MASE), proposto por Hyndman & Koehler (2006), descrito na Equação (13).

$$\text{MASE} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left( \frac{|(F_i - O_i)|}{\frac{1}{n-1} \sum_{j=2}^n |(O_j - O_{j-1})|} \right) \quad (13)$$

O numerador da equação representa o módulo do desvio entre cada valor  $F_i$  calculado pelo modelo ECM01 e o valor observado  $O_i$  na cronossequência para um mesmo instante. No denominador consta o termo normalizador do MASE, que consiste na média das diferenças entre cada valor observado  $O_j$  e o seu anterior  $O_{j-1}$ . Quanto mais próximo de zero o valor do MASE, melhor é a combinação dos parâmetros para utilização no modelo. Para valores maiores ou iguais a um, o MASE indica que a combinação de parâmetros não gera boas previsões e pode ser descartada (HYNDMAN; KOEHLER, 2006).

A escolha do MASE como medida de comparação entre as combinações de parâmetros e a riqueza da cronossequência se deve ao fato de que tal medida é menos sensível a *outliers* do que outras medidas comumente utilizadas, como o Erro Médio Absoluto Percentual (*Mean Absolute Percentage Error* - MAPE). Além disso, esta medida é simétrica,

ou seja, calcula com o mesmo peso os erros que se encontram acima ou abaixo do valor observado, o que não ocorre no MAPE (HYNDMAN; KOEHLER, 2006).

Além do cálculo do MASE, espera-se que haja uma substituição de espécies pioneiras por espécies tardias ao longo da sucessão vegetal (CHEUNG et al., 2010; CHAZDON, 2012). Para tal verificação, após a escolha da melhor combinação de parâmetros foi analisado o gráfico de composição da riqueza de espécies para uma validação teórica.

### 3.5. ANÁLISE DE SENSIBILIDADE

Após a validação dos parâmetros, que determinou a combinação de parâmetros que melhor se ajusta à riqueza da cronossequência, foram realizadas simulações pelo método de Monte Carlo para verificar a sensibilidade do modelo ECM01 em relação a cada parâmetro utilizado e, posteriormente, a todos conjuntamente.

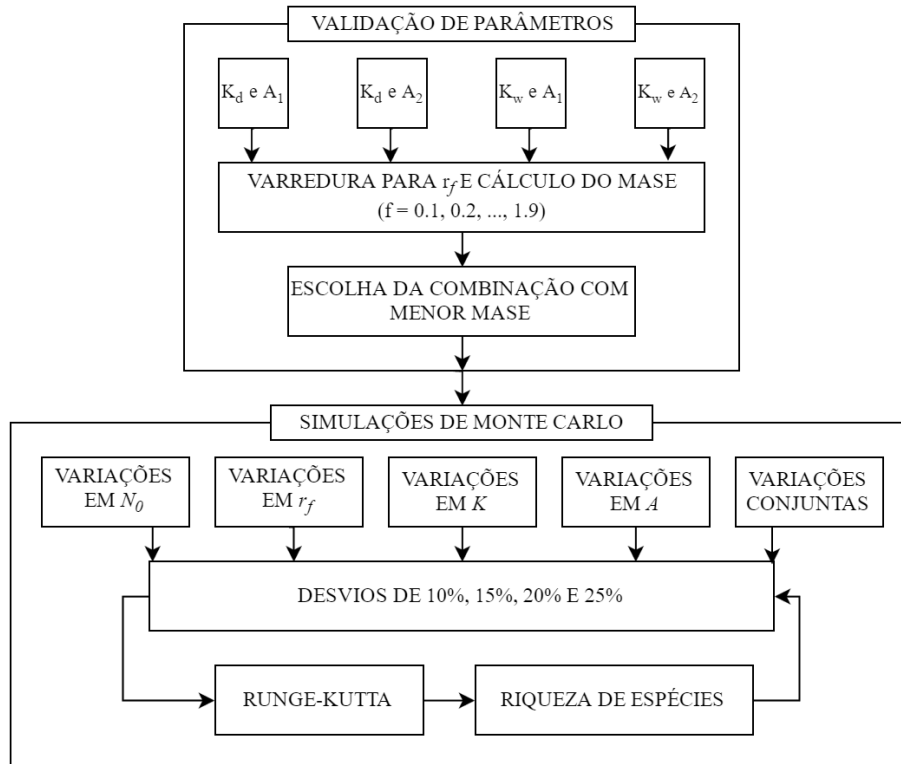
A cada simulação de Monte Carlo foram gerados valores aleatórios dos parâmetros para cada espécie no instante inicial, seguindo uma distribuição normal com média  $\mu$  e desvio padrão  $\sigma$ . Para efeito de simplificação, os mesmos valores de  $\sigma$  foram utilizados para todos os parâmetros. Foram simulados os valores  $\sigma = 10\%$ ,  $\sigma = 15\%$ ,  $\sigma = 20\%$  e  $\sigma = 25\%$ , totalizando quatro ensaios diferentes de Monte Carlo, fazendo com que, de acordo com uma distribuição normal, 99,7% das respectivas variações ocorressem no intervalo de  $\mu \pm 3\sigma$  nos valores dos parâmetros.

Para as condições iniciais  $N_0$ , os valores aleatórios tiveram uma média de  $\mu = 5\text{ind/ha}$  para espécies pioneiras e  $\mu = 2,5\text{ind/ha}$  para espécies não pioneiras, levando em consideração que a densidade mínima observada na cronossequência era de  $6\text{ind/ha}$ , correspondente a 1 indivíduo nas áreas com  $0,15\text{ha}$ , e que espécies pioneiras são mais abundantes no início da sucessão do que espécies não pioneiras (CONNELL; SLATYER, 1977; CHAZDON, 2012). Desta forma, considerou-se que todas as espécies possuem algum propágulo nas áreas analisadas, possuindo condições mínimas de se desenvolverem. Para os demais parâmetros, as médias foram consideradas como sendo os respectivos valores da combinação de parâmetros que melhor se ajustou às riquezas observadas na cronossequência.

De forma a analisar somente os efeitos das interações entre as espécies, independentemente de seus recrutamentos, cada espécie deveria contar com pelo menos  $10\text{ind/ha}$  para incremento na contagem da riqueza de espécies, considerando este um patamar

mínimo para que a espécie tenha condições de permanecer na comunidade. Além disso, considerou-se que para riquezas abaixo de 10ind/ha a espécie teria grandes chances de não ser contabilizada na amostragem. Portanto, níveis de riqueza abaixo deste patamar não significam necessariamente que a espécie não esteja presente na comunidade, mas sim que ela pode não ter sido amostrada. O plano de simulações pode ser resumido no fluxograma da Figura (5).

FIGURA 5 - ESQUEMA GRÁFICO DAS SIMULAÇÕES DE ANÁLISE DE SENSIBILIDADE



Para analisar a sensibilidade do modelo em relação às variações propostas, foi calculada uma amplitude relativa percentual das riquezas calculadas a cada ano, para mensurar as dispersões das simulações. A amplitude relativa percentual  $A_r^t$  no tempo  $t$  é dada pela Equação (14), sendo a razão entre a diferença  $A^t$  entre o valor máximo e o valor mínimo de riqueza  $R$  e a média das riquezas calculadas, ambas no tempo  $t$ , para  $n_{mc}$  simulações de Monte Carlo.

$$A_r^t = 100 \times \frac{A^t}{\frac{1}{n_{mc}} \sum_1^{n_{mc}} R} \quad (14)$$

Valores de  $A_r^t$  próximos a zero significam uma grande convergência de valores de riqueza no instante  $t$ , e valores próximos ou maiores que 100 significam grande dispersão e maior sensibilidade no instante  $t$ . Desta forma foi possível observar a faixa de variação da riqueza de espécies para cada nível de desvio  $\sigma$  proposto nas simulações.

Para definir o número de simulações de Monte Carlo, foi analisado o número mínimo de repetições necessárias para que o método seja estabilizado, de forma a otimizar o tempo e a memória computacional para o restante das simulações. Foi verificado, portanto, a partir de quantas simulações  $n_{mc}$  de Monte Carlo os valores médios das riquezas observadas em 120 anos passariam a ser os mesmos para variações conjuntas nos parâmetros, observando-se todos os desvios padrão propostos.

### 3.6. INTRODUÇÃO E REMOÇÃO DE GRUPOS FUNCIONAIS

Para analisar como o modelo prevê o comportamento da comunidade em relação à retirada ou reforço de grupos funcionais, foram realizadas simulações que variassem as populações das espécies arbustivas pioneiras, arbóreas pioneiras, arbustivas não pioneiras e arbóreas não pioneiras.

Foram simuladas a retirada e a introdução gradual de grupos funcionais em relação a suas populações em três períodos específicos da sucessão: no tempo inicial, no período de um ano e no período de 20 anos. Desta forma, torna-se possível observar a resposta da comunidade em relação ao esforço de retirada ou introdução de espécies em períodos diferentes de maturidade da mesma. Para tal, foram utilizados valores percentuais entre 0% e 200% para a retirada e introdução das espécies de cada grupo funcional, utilizando como valores de referência (100%) as populações observadas nos respectivos instantes de tempo.

Para facilitar a compreensão destes ensaios, exemplifica-se o ensaio que propõe variações nas populações do grupo de espécies arbustivas pioneiras. No período inicial, de acordo com o descrito na Seção (3.5), têm-se populações de referência com 5ind/ha para as espécies deste grupo, sendo este 100% do valor de referência. Propõe-se desde a remoção total de todas estas espécies, utilizando 0% do valor de referência, até a duplicação da densidade de indivíduos destas espécies, utilizando 200% do valor de referência. Desta forma, as populações iniciais deste grupo variariam de 0ind/ha até 10ind/ha no início da sucessão. Os

valores de referência utilizados para os períodos de 1 ano e 20 anos foram os valores simulados pelo modelo ECM01 até 1 ano e até 20 anos, respectivamente.

Foi analisado se o tempo necessário para que a riqueza da comunidade atinja o seu valor final, observado aos 120 anos de sucessão, aumentou, diminuiu ou manteve-se constante com a variação de cada grupo funcional. Da mesma forma, foi analisado se a riqueza final, aos 120 anos de sucessão, aumentou, diminuiu ou manteve-se constante com o ensaio. Buscou-se um cenário ideal em que o tempo necessário para atingir o patamar final de riqueza da comunidade diminuiria, sendo este patamar final o maior possível.

Para verificar se o modelo ECM01 seria capaz de captar o efeito negativo que as espécies do gênero *Urochloa* têm sobre o desenvolvimento da comunidade, conforme descrito por Cheung et al. (2009), foi realizado um ensaio que previa a introdução de uma espécie deste gênero na comunidade no início da sucessão. Foi considerado que a espécie deste gênero possuía características semelhantes às das espécies arbustivas pioneiras, devido ao porte e ao período em que surgem na comunidade. No estudo de Grochocki (2010), foram propostos novos valores para coeficientes de interação interespecífica para espécies deste gênero, conforme mostra a Tabela (6).

TABELA 6 - COEFICIENTES DE INTERAÇÃO INTERESPECÍFICA COM *UROCHLOA*

<b>FG</b>	<b>PS</b>	<b>PT</b>	<b>LS</b>	<b>LT</b>	<b>U</b>
<b>PS</b>	0	-0,3	-0,3	-0,7	-0,8
<b>PT</b>	0,3	0	-0,3	-0,3	-0,5
<b>LS</b>	0,3	0,3	0	-0,3	-0,8
<b>LT</b>	0,3	0,3	0,3	0	-0,6
<b>U</b>	-0,1	-0,45	-0,1	-0,7	0

LEGENDA: Proposta teórica para valores de coeficientes de interação interespecífica, com a inclusão de espécies do gênero *Urochloa*. FG = *Functional Groups*. PS = *Pioneer Shrubs*. PT = *Pioneer Trees*. LS = *Late Shrubs*. LT = *Late Trees*. U = *Urochloa*.

Na Tabela (6), os valores utilizados para as interações entre os grupos funcionais poderiam ser alterados, de acordo com o resultado obtido para as simulações descritas na Seção (3.4). Os valores utilizados para as espécies do gênero *Urochloa* foram definidos com base nas premissas de que as espécies deste gênero inibem o estabelecimento de diversas espécies, podendo atrasar o desenvolvimento da comunidade, mas que, por serem espécies de pioneiras e de pequeno porte, são inibidas por todos os outros grupos funcionais, principalmente devido ao sombreamento (CHEUNG et al., 2009).

Para este ensaio, a população inicial da espécie do gênero *Urochloa* foi estabelecida como 100ind/ha, considerando que a espécie tenha se estabelecido e se reproduzido

rapidamente na área de estudo. Os parâmetros taxa de crescimento e capacidade de suporte foram considerados como valores próximos aos das espécies arbustivas pioneiras, sendo calculados como a média dos respectivos valores das espécies deste grupo. Desta forma, a espécie possuía uma taxa de crescimento de  $5,85\text{ano}^{-1}$  e capacidade de suporte de  $567,7\text{ind/ha}$ .

### 3.7. PERTURBAÇÕES EXTERNAS À COMUNIDADE

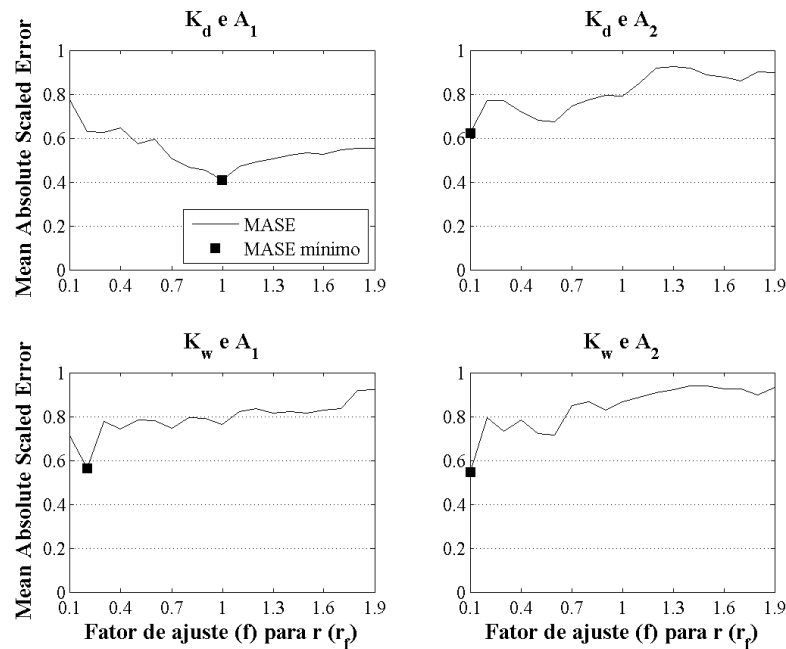
Por fim, foram simulados impactos aleatórios, negativos ou positivos na comunidade vegetal, relativos a eventos externos a ela, como queimadas e cortes ou plantios. Estes cenários foram analisados para perturbações anuais que afetariam simultaneamente toda a comunidade, com magnitudes de 1%, 10% e 25% do número de indivíduos de cada população. Buscou-se verificar o comportamento da comunidade em relação a perturbações, analisando as diferenças de recuperação ou crescimento com impactos gerados em períodos em que a comunidade apresenta diferentes composições florísticas e maturidades.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. VALIDAÇÃO DO MODELO

Após a realização de todas as simulações previstas na Seção (3.4), o menor MASE foi observado para o fator de ajuste  $f = 1$  para o valor  $r_f$ , com utilização dos valores  $K_d$  e  $A_1$  (MASE = 0,41). A Figura (6) mostra os erros calculados para todas as simulações.

FIGURA 6 - MASE CALCULADO PARA TODAS AS COMBINAÇÕES DE PARAMETROS

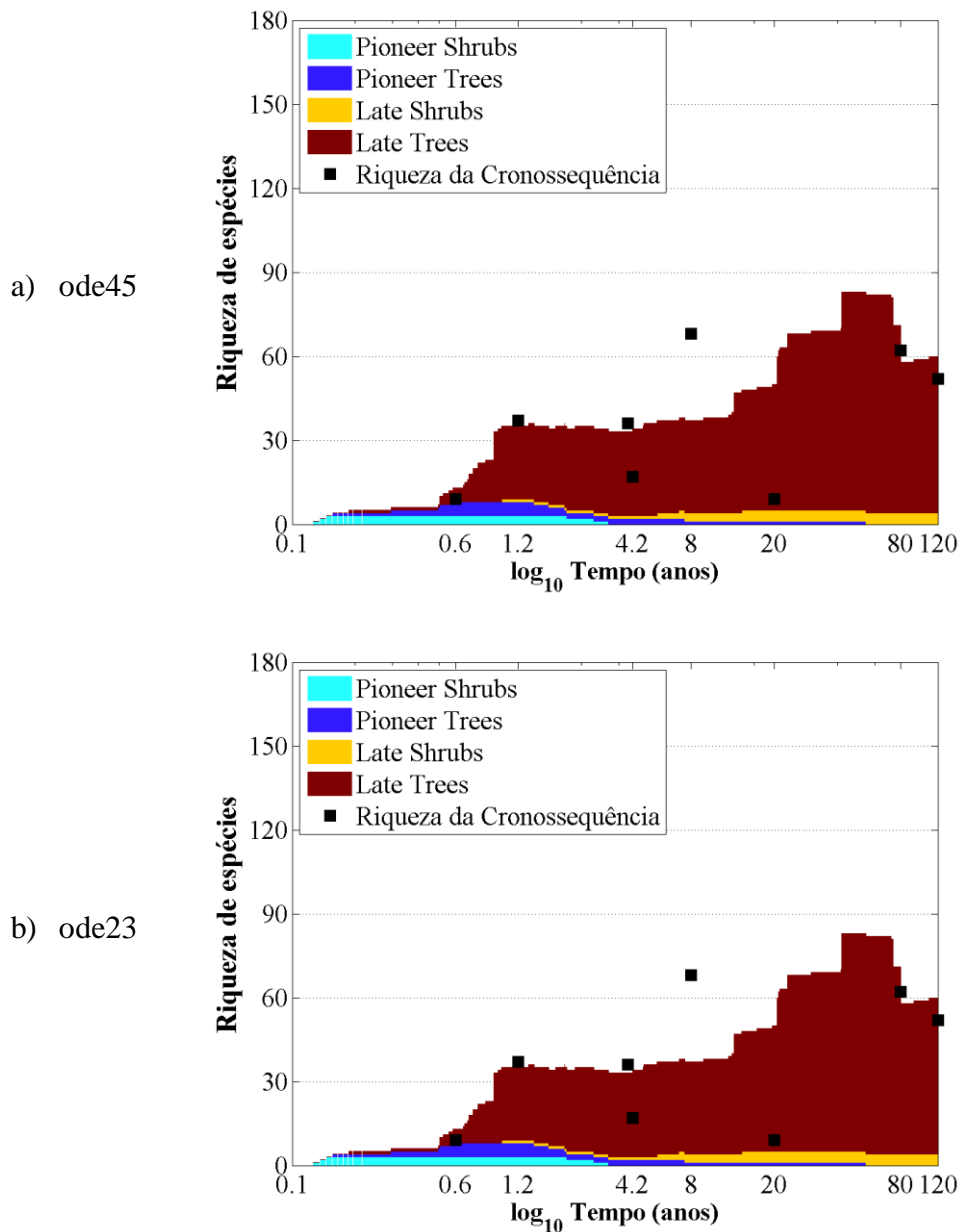


LEGENDA: Valores do MASE (*Mean Absolute Scaled Error*) calculados para quatro combinações entre capacidades de suporte e coeficientes de interação interespecífica, para uma varredura entre 0.1 e 1.9 dos valores de correção  $f$  para os valores das taxas de crescimento populacional.

Ao realizar simulações com os *solvers* descritos na Seção (2.8), pôde-se notar uma grande semelhança nas soluções encontradas pelo ode45 e pelo ode23, mas com grande diferença no tempo utilizado para a conclusão das mesmas. Em diversas iterações calculadas pelo *solver* ode45 a solução pelo método RK5 foi descartada, o que aumentou o número de cálculos e atrasou a finalização do processo. Enquanto isso, as iterações calculadas pelo *solver* ode23 utilizaram todas as soluções obtidas pelo método RK3, finalizando as simulações muito mais rapidamente e com resultado satisfatório. Tais observações levaram à utilização do

*solver* ode23 para as demais simulações realizadas neste trabalho. A Figura (7) mostra as soluções obtidas pelos *solvers* ode45 e ode23, com a utilização dos parâmetros selecionados.

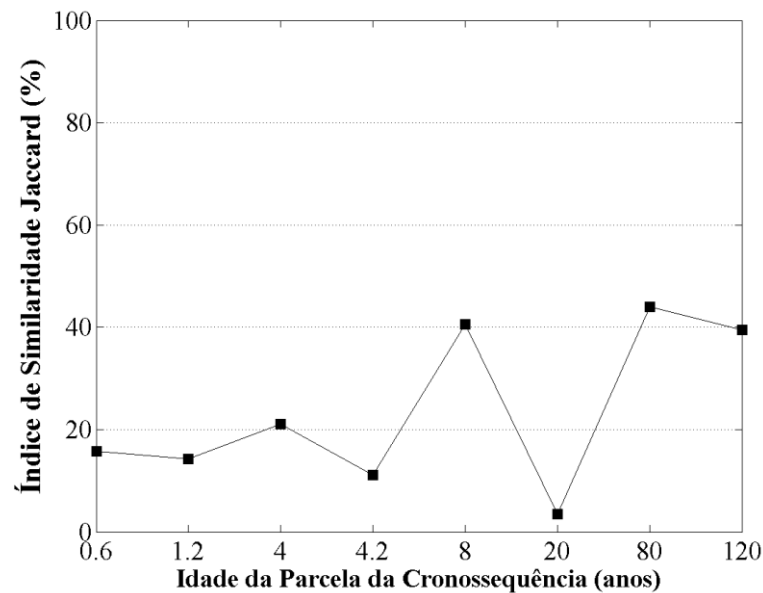
FIGURA 7 – COMPARAÇÃO ENTRE A COMPOSIÇÃO DA RIQUEZA DE ESPÉCIES CALCULADA PELO MODELO ECM01 COM O *SOLVER* ODE45 E COM O *SOLVER* ODE23



LEGENDA: Composição da riqueza de espécies calculada pelo modelo ECM01 para 120 anos com os parâmetros selecionados, comparada com a riqueza de espécies observada na cronossequência. ode45: Solução obtida pelo *solver* ode45 do software MatLab, com 22176 passos utilizados e 1444 tentativas de variação do passo fracassadas. ode23: Solução obtida pelo *solver* ode23, com 12004 passos utilizados e sem tentativas fracassadas.

Nas duas soluções da Figura (7) pode-se observar o crescimento e estabelecimento de espécies tardias, em detrimento das espécies pioneiras, com uma substituição quase completa ocorrendo já nos primeiros 4 anos de sucessão, conforme o descrito por Cheung et al. (2009, 2010). Para comparação com a composição de espécies observada em campo, foi calculado o Índice de Similaridade de Jaccard para cada uma das oito áreas do estudo, de acordo com a Seção 3.2, conforme mostra a Figura (8). Observa-se uma tendência de que a comunidade resultante do modelo ECM01 seja mais parecida com a observada em campo principalmente nas parcelas mais antigas.

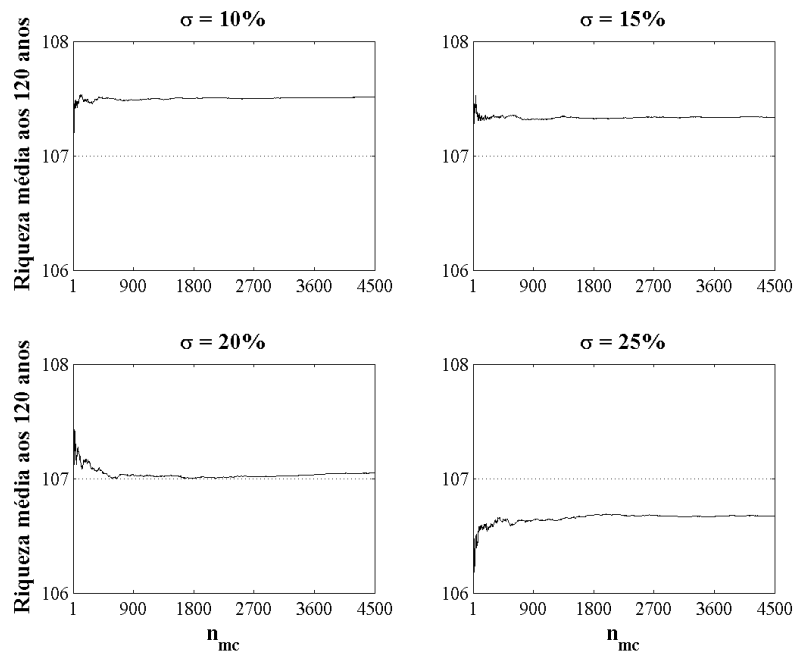
FIGURA 8 - ÍNDICES DE SIMILARIDADE DE JACCARD - COMPARAÇÃO ENTRE COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES RESULTANTE DO MODELO COM A OBSERVADA EM CAMPO



LEGENDA: Similaridade calculada entre a comunidade resultante do modelo ECM01 e a observada em campo, com base nas espécies presentes na comunidade.

Definida a combinação de parâmetros que melhor se ajusta à riqueza de espécies observada na cronossequência e o *solver* a ser utilizado, estimou-se qual seria o número  $n_{mc}$  mínimo necessário de simulações de Monte Carlo a serem realizadas. Foi estipulado o número inicial de 4500 simulações para variações aleatórias em todos os parâmetros do modelo ECM01, sendo calculada a cada simulação a média da riqueza observada aos 120 anos de sucessão. A Figura (9) mostra a evolução da média e sua estabilização de acordo com o aumento de  $n_{mc}$ .

FIGURA 9 - ESTABILIZAÇÃO DO MÉTODO DE MONTE CARLO



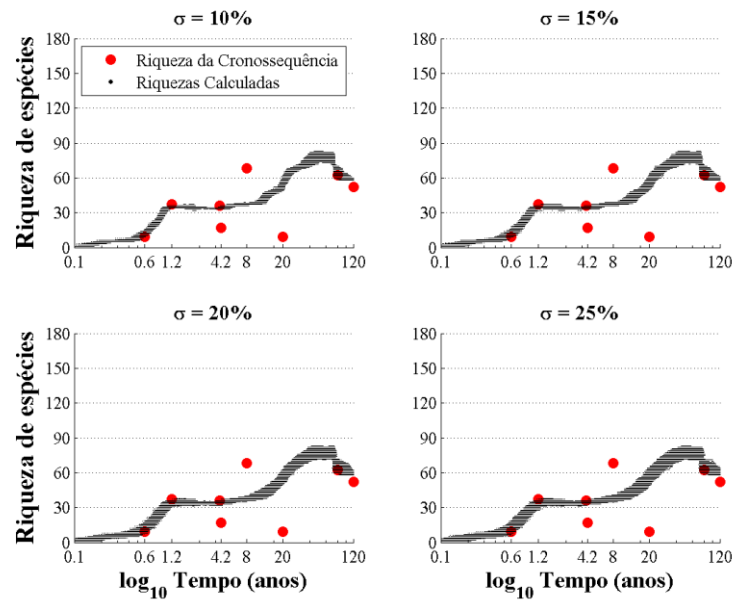
LEGENDA: 4500 simulações realizadas para a variação conjunta de todos os parâmetros do modelo ECM01, com desvios de 10%, 15%, 20% e 25%. Cada ponto da curva representa a média da riqueza de espécies observada aos 120 anos para  $n_{mc}$  simulações de Monte Carlo.

Pode-se observar que para  $n_{mc}$  próximo a 2000 simulações as médias das riquezas calculadas pelo modelo ECM01 aos 120 anos de sucessão tornam-se muito próximas. Isto significa que com 2000 simulações é possível extrair as informações necessárias sobre o comportamento da grandeza observada. Desta forma, foram realizadas 2000 simulações de Monte Carlo para os demais ensaios.

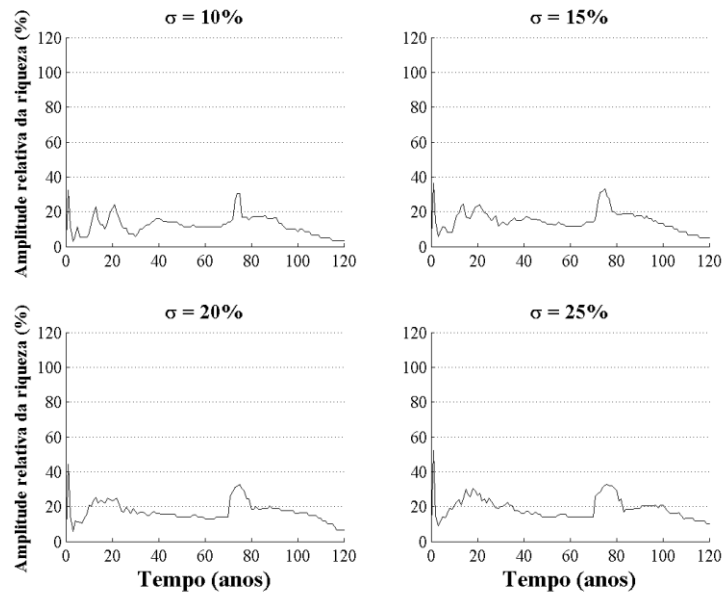
## 4.2. ANÁLISES DE SENSIBILIDADE

### 4.2.1. Populações iniciais

As Figuras (10) e (11) mostram as 2000 curvas de riqueza, e suas amplitudes relativas, obtidas para as variações nas populações iniciais  $N_0$  para quatro desvios padrão.

FIGURA 10 - RIQUEZAS DE ESPÉCIES OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM  $N_0$ 

LEGENDA: Quatro desvios padrão utilizados para variações nas populações iniciais, com 2000 curvas de riqueza geradas para cada um e comparadas com as riquezas de espécies observadas na cronossequência.

FIGURA 11 - AMPLITUDE RELATIVA DAS RIQUEZAS OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM  $N_0$ 

LEGENDA: Amplitudes relativas das riquezas calculadas pelo modelo ECM01 para quatro desvios padrão, com 2000 variações nas populações iniciais para cada um.

Pode-se observar que as variações forçadas nas populações iniciais não geram grande impacto nas riquezas calculadas pelo modelo ECM01. As curvas geradas possuem grande

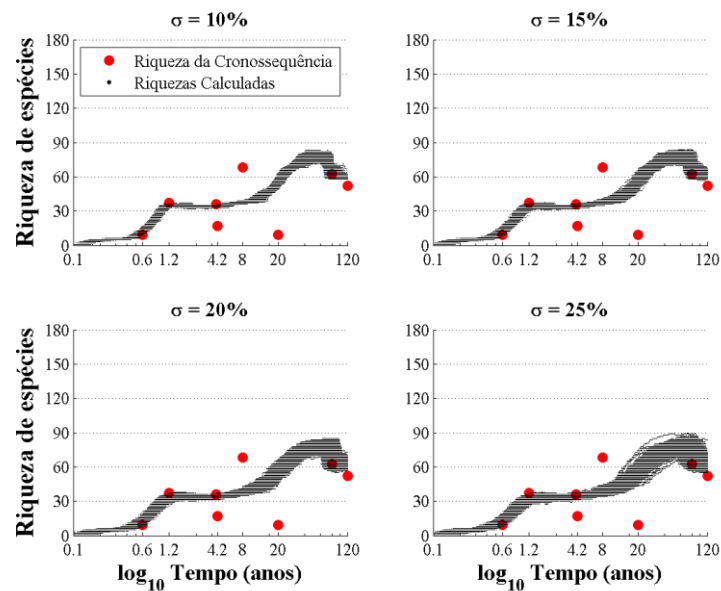
proximidade entre si, demonstrando que os resultados obtidos pelo modelo são pouco sensíveis a alterações neste parâmetro.

Observam-se picos de afastamento entre as curvas de riqueza, observados caracteristicamente nos períodos próximos a 1, 20 e 80 anos de sucessão. Pode-se notar que as amplitudes relativas das riquezas calculadas encontram-se majoritariamente abaixo dos 20%, com a amplitude de resultados tendendo a ser maior conforme o aumento do desvio utilizado. Nota-se também a convergência de resultados ao final do período de 120 anos para todos os desvios utilizados, sendo este o período em que as mínimas amplitudes são observadas, todas menores que os respectivos desvios padrão utilizados.

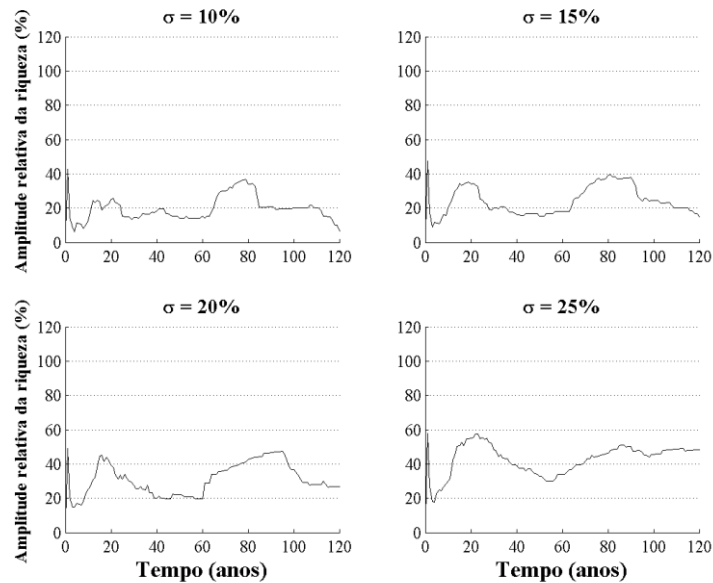
#### 4.2.2. Taxas de crescimento

As curvas de riqueza e as amplitudes relativas calculadas para as variações nas taxas de crescimento  $r_f$  podem ser observadas nas Figuras (12) e (13), respectivamente.

FIGURA 12 - RIQUEZAS DE ESPÉCIES OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM  $r_f$



LEGENDA: Quatro desvios padrão utilizados para variações nas taxas de crescimento, com 2000 curvas de riqueza geradas para cada um e comparadas com as riquezas de espécies observadas na cronossequência.

FIGURA 13 - AMPLITUDE RELATIVA DAS RIQUEZAS OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM  $r_f$ 

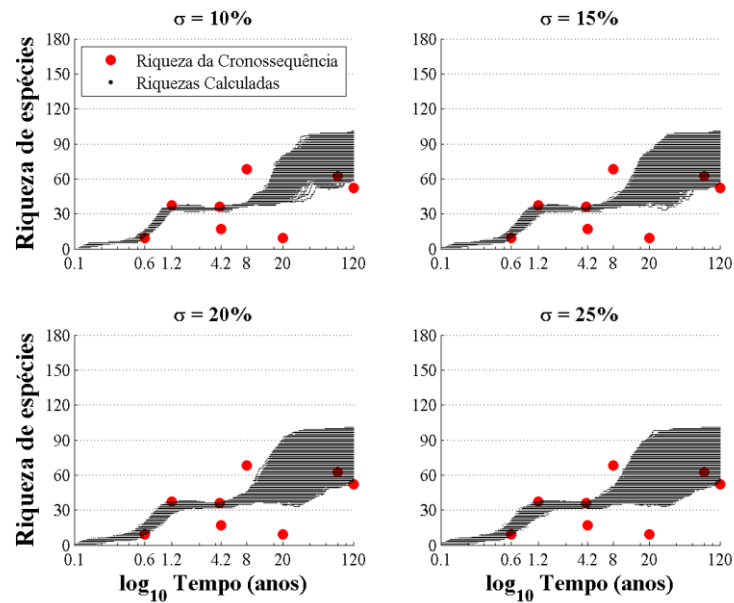
LEGENDA: Amplitudes relativas das riquezas calculadas pelo modelo ECM01 para quatro desvios padrão, com 2000 variações nas taxas de crescimento para cada um.

Pode-se notar que os resultados obtidos pelo modelo ECM01 são mais sensíveis às variações nas taxas de crescimento das populações do que às populações iniciais. Comparando as Figuras (10) e (11) com as Figuras (12) e (13), respectivamente, em todos os desvios padrão utilizados a faixa de variação da riqueza de espécies foi maior para este parâmetro. Os mesmos picos observados nos períodos próximos a 1, 20 e 80 anos de sucessão nas variações das populações iniciais podem ser observados nas variações nas taxas de crescimento.

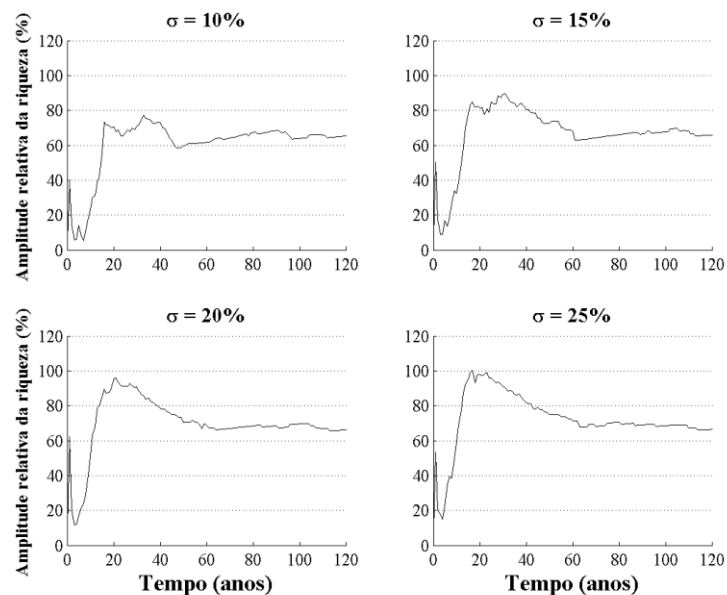
No período final observado, aos 120 anos de sucessão, as variações nas taxas de crescimento para um desvio padrão de 25% geram uma grande amplitude de valores possíveis. Excetuando-se o desvio padrão de 10%, as variações obtidas com todos os demais desvios utilizados geram uma amplitude aos 120 anos maior do que os respectivos desvios. Isto indica uma propagação e amplificação da incerteza gerada na determinação deste parâmetro, ampliando as possibilidades de resultado final nas simulações.

#### 4.2.3. Capacidades de suporte

As Figuras (14) e (15) mostram as curvas de riqueza calculadas, a suas amplitudes relativas, para variações nas capacidades de suporte.

FIGURA 14 - RIQUEZAS DE ESPÉCIES OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM  $K_d$ 

LEGENDA: Quatro desvios padrão utilizados para variações nas capacidades de suporte, com 2000 curvas de riqueza geradas para cada um e comparadas com as riquezas de espécies observadas na cronossequência.

FIGURA 15 - AMPLITUDE RELATIVA DAS RIQUEZAS OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM  $K_d$ 

LEGENDA: Amplitudes relativas das riquezas calculadas pelo modelo ECM01 para quatro desvios padrão, com 2000 variações nas capacidades de suporte para cada um.

As amplitudes dos valores de riqueza calculadas com as variações nas capacidades de suporte mostram uma grande sensibilidade dos resultados obtidos pelo modelo ECM01 em relação à determinação deste parâmetro. Pode-se observar que para todos os desvios padrão utilizados as amplitudes relativas são muito maiores que os respectivos desvios. Desta forma,

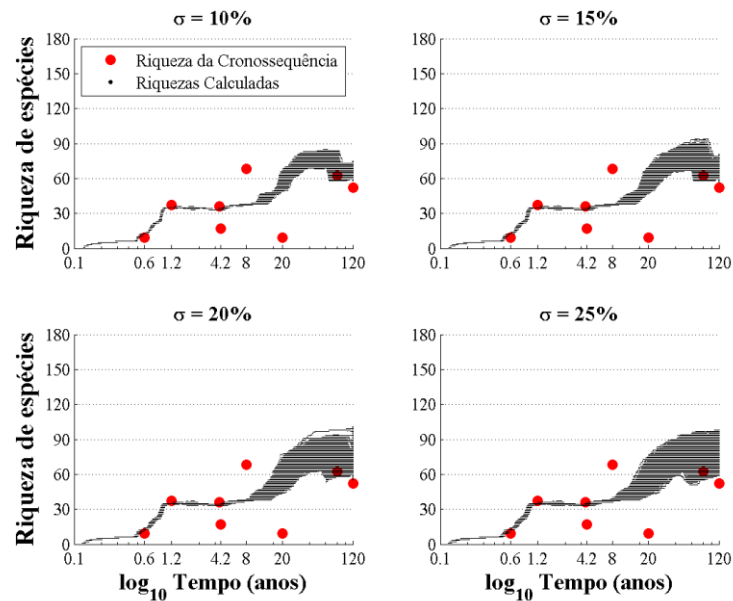
torna-se necessário cautela na determinação deste parâmetro, com uso de metodologias que aumentem a acurácia do mesmo, para utilização do modelo ECM01.

Os picos de amplitude observados nos períodos próximos a 1 e 20 anos de sucessão mantêm-se semelhantes ao observado para as variações em  $N_0$  e em  $r_f$ . O pico anteriormente observado no período próximo aos 80 anos acaba sendo incorporado pela grande amplitude já observada em períodos anteriores e posteriores a este, podendo indicar uma saturação da amplitude no período próximo aos 80 anos.

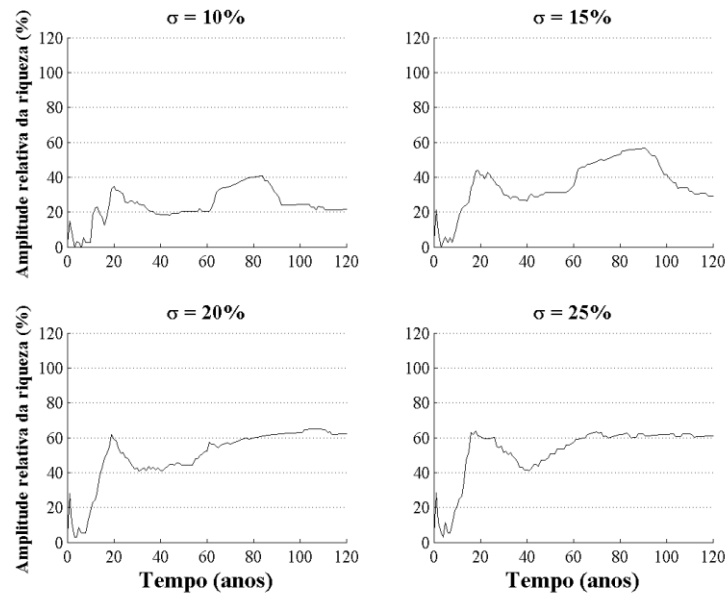
#### 4.2.4. Coeficientes de interação interespecífica

A análise de sensibilidade da riqueza calculada pelo modelo ECM01 em relação às variações nos coeficientes de interação interespecífica pode ser observada nas Figuras (16) e (17).

FIGURA 16 - RIQUEZAS DE ESPÉCIES OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM  $\alpha_{ij}$



LEGENDA: Quatro desvios padrão utilizados para variações nos coeficientes de interação interespecífica, com 2000 curvas de riqueza geradas para cada um e comparadas com as riquezas de espécies observadas na cronossequência.

FIGURA 17 - AMPLITUDE RELATIVA DAS RIQUEZAS OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM  $\alpha_{ij}$ 

LEGENDA: Amplitudes relativas das riquezas calculadas pelo modelo ECM01 para quatro desvios padrão, com 2000 variações nos coeficientes de interação interespecíficas para cada um.

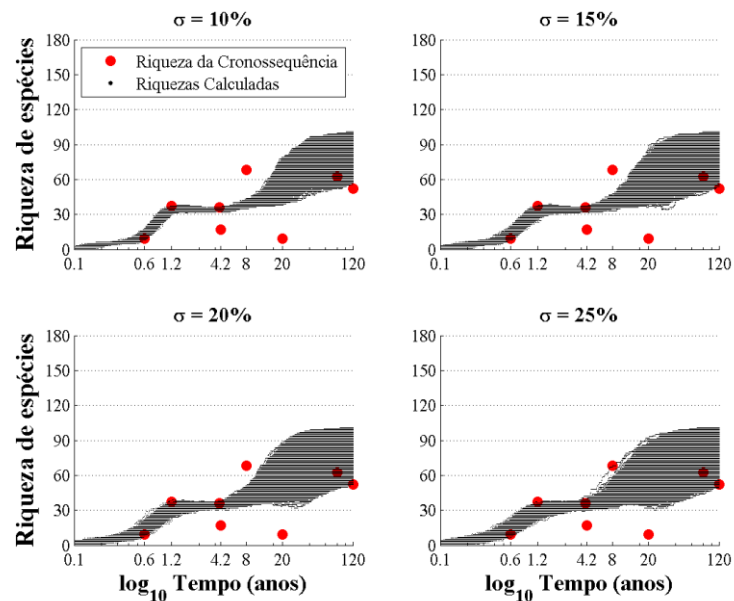
Nota-se uma grande sensibilidade da riqueza de espécies calculada pelo modelo ECM01 em relação aos coeficientes de interação interespecífica, semelhantemente às capacidades de suporte, mas com amplitudes de valores menores. Após o oitavo ano de sucessão, as amplitudes calculadas para todos os desvios encontram-se muito acima dos respectivos desvios utilizados, indicando também a necessidade de utilização de metodologias que aumentem a acurácia na obtenção dos valores deste parâmetro.

Observa-se, de maneira semelhante à análise das capacidades de suporte, que os picos observados no período próximo aos 80 anos de sucessão são incorporados pela grande amplitude observada nos períodos anteriores e posteriores. Neste período, a amplitude também atinge valores próximos a 60%, reforçando o indicativo de que há uma saturação da amplitude para períodos próximos a 80 anos de sucessão.

#### 4.2.5. Variações em todos os parâmetros

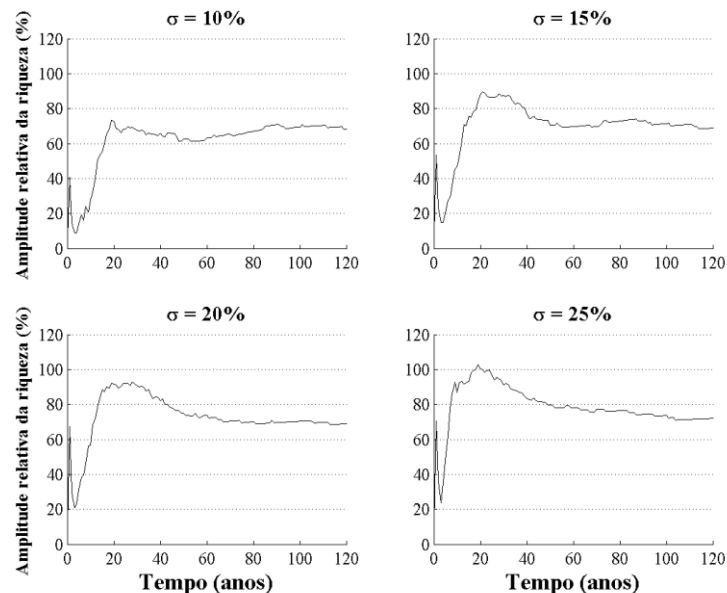
Como última análise de sensibilidade, foram realizadas 2000 simulações com variações em todos os parâmetros conjuntamente. Os resultados são mostrados nas Figuras (18) e (19), para as riquezas de espécies e amplitudes relativas percentuais.

FIGURA 18 - RIQUEZAS DE ESPÉCIES OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM TODOS OS PARÂMETROS



LEGENDA: Quatro desvios padrão utilizados para variações em todos os parâmetros, com 2000 curvas de riqueza geradas para cada um e comparadas com as riquezas de espécies observadas na cronossequência.

FIGURA 19 - AMPLITUDE RELATIVA DAS RIQUEZAS OBTIDAS COM 2000 VARIAÇÕES EM TODOS OS PARÂMETROS



LEGENDA: Amplitudes relativas das riquezas calculadas pelo modelo ECM01 para quatro desvios padrão, com 2000 variações nos coeficientes de interação interespecíficas para cada um.

As variações realizadas em todos os parâmetros mostram amplitudes de valores semelhantes às observadas nas variações realizadas nas capacidades de suporte. Os picos

observados nos períodos próximos a 1 ano e 20 anos também são observados, e uma possível saturação da amplitude aos 80 anos também, apresentando-se entre 60% e 80%.

#### 4.3. REMOÇÃO E INTRODUÇÃO DE GRUPOS FUNCIONAIS

Para verificar como o modelo ECM01 prevê o comportamento da comunidade em relação à remoção e à introdução de cada grupo funcional, foram realizadas simulações que variassem as populações de cada grupo desde uma remoção total até a duplicação do número de indivíduos. Para cada variação, foi indicada a variação da riqueza final da comunidade, atingida aos 120 anos de sucessão, e o tempo necessário para que a comunidade atingisse este patamar. Foram simuladas a remoção e introdução de espécies arbustivas pioneiras, arbóreas pioneiras, arbustivas não pioneiras e arbóreas não pioneiras.

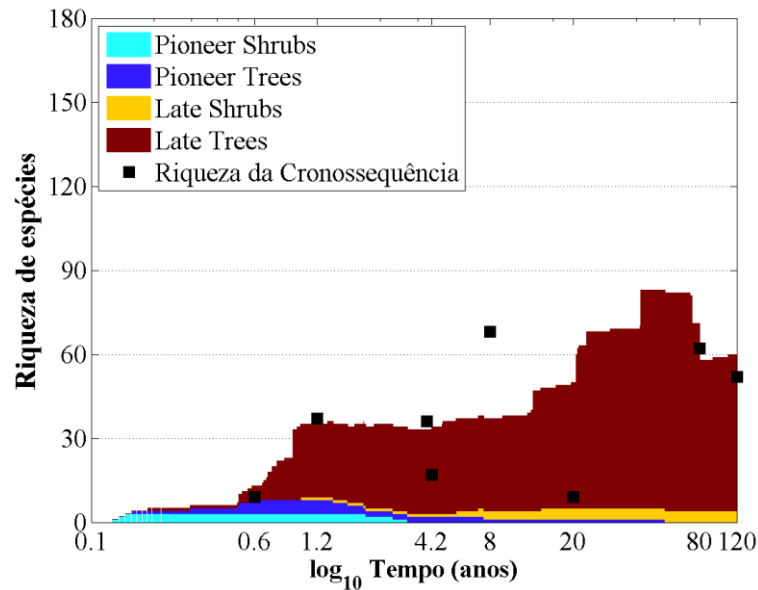
Após a realização das simulações, pôde-se verificar que o modelo ECM01 não capta efeitos na sucessão causados pela remoção ou introdução de espécies arbustivas, pioneiras e não pioneiras. Tal observação pode ser justificada pela pequena quantidade de espécies destes grupos que compõem a comunidade – apenas sete e quatro, respectivamente.

O modelo ECM01 mostrou também que tanto o aumento de até 100% ou a remoção de até aproximadamente 95% da população inicial de espécies arbóreas pioneiras não surte efeito na antecipação do alcance da riqueza final observada aos 120 anos, e também não surte efeito no aumento ou decréscimo deste patamar. Este fato pode ser considerado como uma inconsistência do modelo, uma vez que a comunidade conta com 64 espécies neste grupo, representando aproximadamente 37% do total de espécies. Conforme mostrou a Figura (7 b), as espécies arbóreas pioneiras permanecem na comunidade até aproximadamente os 80 anos de sucessão. Desta forma, tanto o decréscimo quanto o acréscimo de indivíduos das espécies deste grupo deveriam surtir efeito ou no tempo necessário para atingir o patamar final de riqueza ou no próprio patamar de riqueza, o que não ocorre.

A introdução e remoção de espécies arbóreas não pioneiras geraram oscilações na antecipação do patamar final de riqueza, fortalecendo o indício de existência de inconsistências do modelo ECM01, que não foi capaz de captar de maneira realista a introdução de espécies deste grupo funcional.

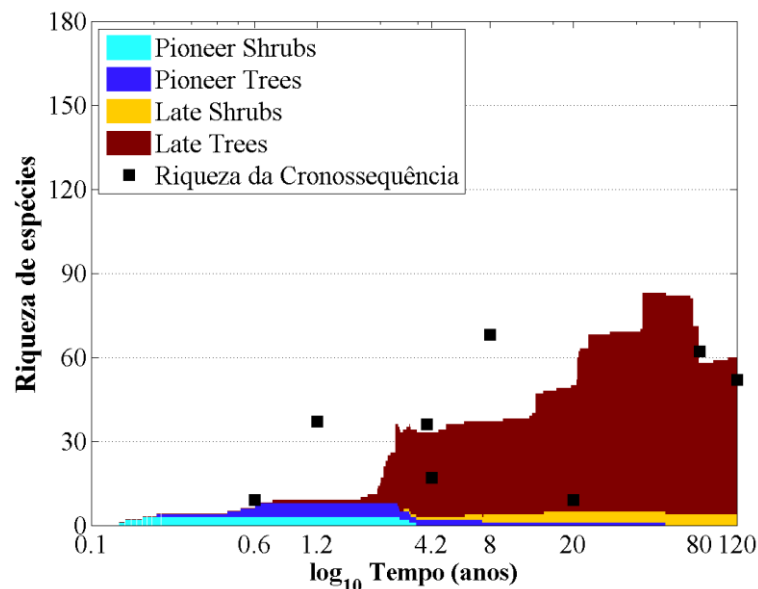
O efeito causado na comunidade pela introdução de uma espécie do gênero *Urochloa* é mostrada na Figura (20). A Figura (7 b) é reapresentada abaixo para comparação.

FIGURA 7 b – COMPOSIÇÃO DA RIQUEZA DE ESPÉCIES CALCULADA PELO MODELO ECM01 COM A UTILIZAÇÃO DO *SOLVER* ODE23



LEGENDA: Composição da riqueza de espécies calculada pelo modelo ECM01 para 120 anos comparada com a riqueza de espécies observada na cronossequência. Solução obtida pelo *solver* ode23.

FIGURA 20 - COMPOSIÇÃO DA RIQUEZA DE ESPÉCIES CALCULADA PELO MODELO ECM01 COM A INTRODUÇÃO DE UMA ESPÉCIE DO GÊNERO *UROCHLOA*



LEGENDA: Composição da riqueza de espécies calculada pelo modelo ECM01 para 120 anos com a introdução de uma espécie do gênero *Urochloa*. Comparação com a riqueza de espécies observada na cronossequência.

O modelo ECM01 mostra que a introdução de uma espécie do gênero *Urochloa* de fato atrasa a recuperação da riqueza de espécies na comunidade analisada, conforme o

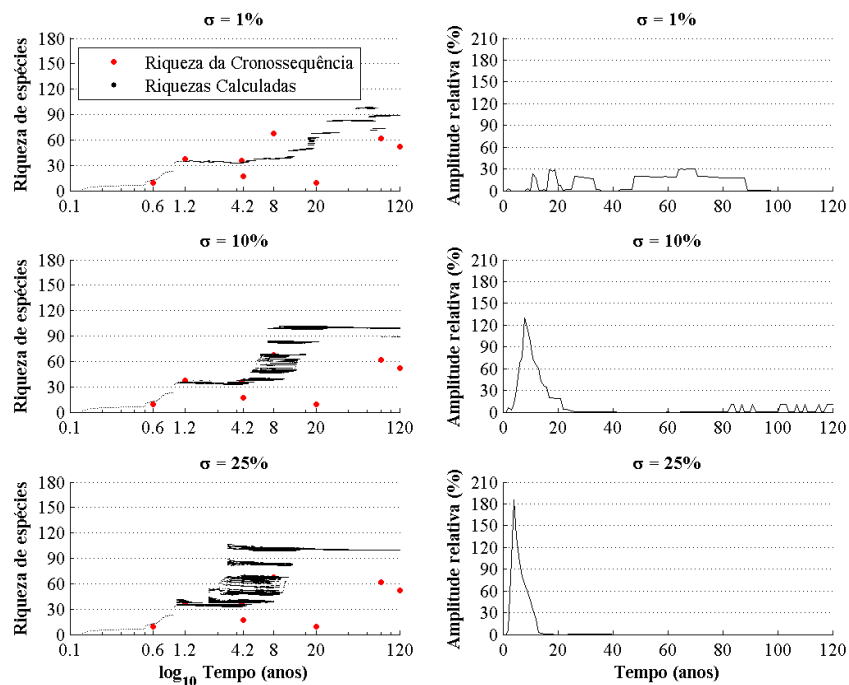
descrito por Cheung et al. (2009). Apesar disso, nota-se que a composição final da riqueza de espécies permanece semelhante ao observado na ausência desta espécie, indicando uma resiliência da comunidade a perturbações causadas no início da sucessão, sendo capaz de alcançar, no longo prazo, patamares de riqueza previstos sem estas perturbações.

#### 4.4. PERTURBAÇÕES EXTERNAS À COMUNIDADE

Como último ensaio, foram simuladas perturbações anuais externas à comunidade que afetassem diretamente e igualmente as populações de todos os grupos funcionais. Tais simulações têm como objetivo verificar como o modelo ECM01 prevê o comportamento da comunidade em relação a queimadas, cortes, plantios e perturbações aleatórias.

A Figura (21) mostra como o modelo ECM01 prevê o comportamento da comunidade em relação a perturbações anuais positivas. Foram realizadas 2000 simulações com valores aleatórios de perturbações nas magnitudes de 1%, 10% e 25%.

FIGURA 21 - PERTURBAÇÕES POSITIVAS ANUAIS



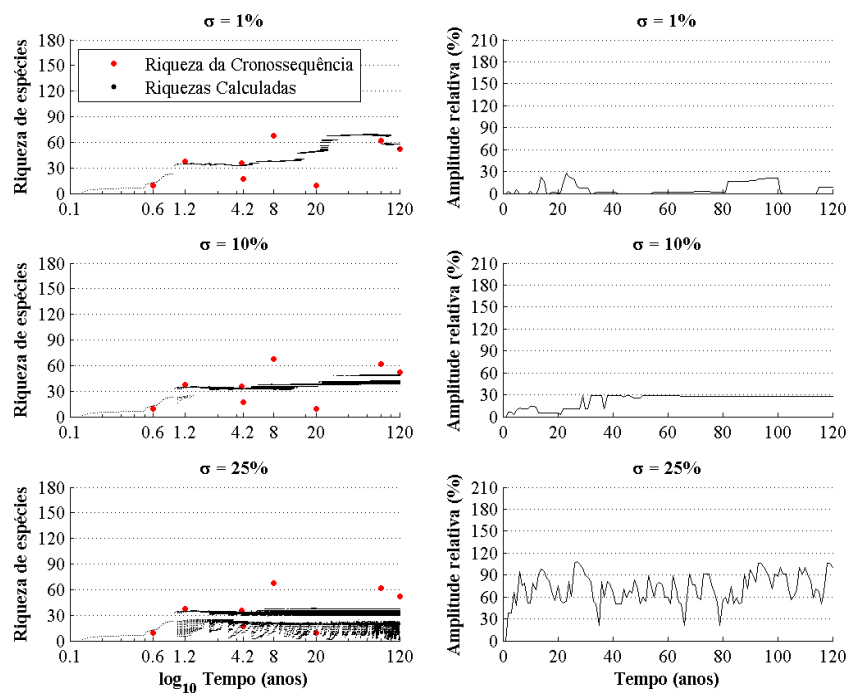
LEGENDA: 2000 simulações de perturbações positivas anuais nas populações de todas as espécies da comunidade. Perturbações de magnitudes de 1%, 10% e 25%, com distribuição normal.

Na Figura (21) pode-se verificar que o modelo ECM01 prevê que com perturbações positivas anuais, a exemplo de plantios que reforcem as populações de todas as espécies da comunidade, a riqueza final da comunidade é elevada e atingida mais rapidamente.

Uma vez que as perturbações afetam igualmente todas as espécies da comunidade, pode-se comparar as amplitudes dos resultados obtidos com a análise de sensibilidade obtida para a variação conjunta de todos os parâmetros, expressa na Figura (18). Para perturbações que afetem positivamente em 10% ou 25% a comunidade, pode-se verificar que o patamar de riqueza atinge 105 espécies, previsto nesta análise de sensibilidade. A diferença entre as intensidades das perturbações é expressa no tempo necessário para que a riqueza da comunidade atinja seu patamar máximo, que diminui conforme a intensidade de perturbação aumenta.

A Figura (22) mostra o cenário de perturbações anuais negativas para a comunidade.

FIGURA 22 - PERTURBAÇÕES NEGATIVAS ANUAIS



LEGENDA: 2000 simulações de perturbações negativas anuais nas populações de todas as espécies da comunidade. Perturbações de magnitudes de 1%, 10% e 25%, com distribuição normal.

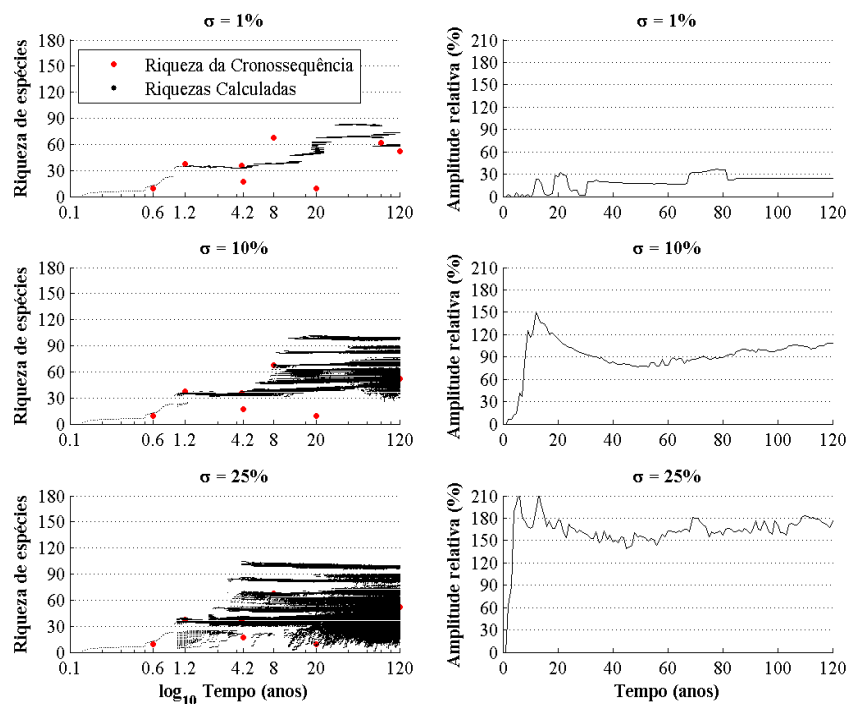
O modelo ECM01 mostra que perturbações negativas anuais levam a um decréscimo do patamar final da riqueza de espécies, que atinge o nível de 30 espécies para perturbações da ordem de 25%. Nota-se que para perturbações pequenas, mesmo que anuais, a comunidade

consegue manter seu patamar de riqueza original, próximo a 60 espécies. Para uma perturbação maior, de 10%, o modelo prevê que a comunidade tem seu patamar máximo de riqueza diminuído, não chegando mais a 60 espécies.

Para perturbações da ordem de 25%, nota-se uma severa diminuição do patamar máximo de riqueza, que não ultrapassa a quantidade de 30 espécies. Observa-se uma separação entre as simulações. Parte delas encontra-se pouco acima do nível de 30 espécies, indicando que a comunidade consegue absorver os impactos negativos anuais, de maneira semelhante às perturbações de 1% e 10%, mas sem ter seu nível de riqueza aumentado. Outra parte das simulações mostra que a comunidade inicia novamente o desenvolvimento da riqueza de espécies, partindo de níveis próximos a zero e atingindo patamares máximos pouco abaixo das 30 espécies. Desta forma, explica-se a grande amplitude de valores observada.

Na Figura (23) é possível observar o grande nível de incerteza gerado a partir de perturbações aleatórias que a comunidade sofre anualmente.

FIGURA 23 - PERTURBAÇÕES ALEATÓRIAS ANUAIS



LEGENDA: 2000 simulações de perturbações aleatórias anuais nas populações de todas as espécies da comunidade. Perturbações de magnitudes de 1%, 10% e 25%, com distribuição normal.

Com perturbações aleatórias, podendo estas ser positivas ou negativas a cada ano, mas iguais para todas as espécies, o modelo ECM01 gera uma grande amplitude de valores

possíveis, indicando uma grande imprevisibilidade do comportamento da comunidade na ausência de controle de perturbações externas a ela. Ainda assim, é possível observar que o patamar máximo de riqueza observado, sempre abaixo de 120 espécies, indicando um possível valor máximo de riqueza que a comunidade pode atingir.

## 5. DISCUSSÃO

Os resultados apresentados assemelham-se às dinâmicas de facilitação, inibição e tolerância descritas por Connell & Slatyer (1977), com as espécies pioneiras facilitando o estabelecimento das tardias e sendo inibidas por estas em seguida, conforme mostra a Figura (7b). O modelo também mostra resultados semelhantes aos comportamentos observados em campo. A riqueza de espécies calculada é maior aos 80 anos de sucessão, seguida da riqueza observada aos 120 anos e 20 anos, nesta ordem, conforme mostram Liebsch et al. (2007). Ocorre também uma rápida dominância de espécies arbóreas, já nos primeiros 8 anos de sucessão, como mostram Cheung et al. (2009, 2010).

A Figura (8) mostra a similaridade entre a composição de espécies calculada pelo modelo e a observada em campo. Observa-se que as composições dos períodos iniciais são menos similares do que as composições observadas nos períodos finais da sucessão. Tal discrepância pode ser justificada pelo fato de que o modelo ECM01 considera que todas as espécies estão presentes no início da sucessão, o que não ocorre em campo. A tendência de haver mais espécies não pioneiras no final da sucessão faz com que a similaridade seja maior nos períodos seguintes, uma vez que o modelo capta este comportamento.

Para as análises de sensibilidade, os picos observados nos períodos próximos a 1 ano, 20 anos e 80 anos podem ser explicados pelo fato de que próximo ao primeiro ano e aos 20 anos de sucessão há um rápido aumento no número de espécies arbóreas não pioneiras, e no período próximo aos 80 anos há a supressão de espécies arbóreas pioneiras, conforme mostra a Figura (7b). Tais aumentos e quedas rápidas na riqueza de espécies potencializam a variação das riquezas calculadas nestes períodos, fazendo com que haja uma maior divergência nos resultados obtidos.

Conforme o observado desde a Figura (10), e em todas as posteriores, os valores da riqueza de espécies até os 8 anos de sucessão encontram-se em faixas de variação pequenas, com as amplitudes relativas sofrendo quedas bruscas após o pico observado no primeiro ano de sucessão e atingindo um mínimo no período próximo aos 4 anos de sucessão. Este mínimo pode ser justificado devido à substituição de espécies observada na área de estudo, indicada por Cheung et al. (2009, 2010). Neste período nota-se que as espécies pioneiras arbustivas são suprimidas da comunidade, e a substituição gradual por espécies tardias (CHAZDON, 2012) pode ser observada no comportamento relativamente linear das riquezas observadas em todas as simulações no período compreendido entre 1,2 anos e 4,2 anos, todas com valores próximos a 30 espécies.

Cabe ressaltar que os desvios padrão utilizados para as análises de sensibilidade, de acordo com as respectivas distribuições normais, geram intervalos de variação de  $\mu \pm 3\sigma$ , ou seja, 60% para  $\sigma = 10\%$ , 90% para  $\sigma = 15\%$ , 120% para  $\sigma = 20\%$  e 150% para  $\sigma = 25\%$ . Desta forma, pode-se verificar que todas as amplitudes, à exceção das observadas nas variações de  $\sigma = 10\%$  para as capacidades de suporte e para todos os parâmetros em conjunto, encontram-se em patamares inferiores a estes intervalos, indicando que as riquezas calculadas pelo modelo ECM01 concentram-se em intervalos de variação menores que os intervalos de variação propostos para seus parâmetros. Tal resultado indica que possíveis erros amostrais ou de mensuração dos parâmetros não são potencializados pelo modelo. Uma vez que os níveis de riqueza observados em campo encontram-se dentro dos intervalos calculados pelo modelo, pode-se considerar que o modelo pode ser útil na determinação de valores futuros da riqueza de espécies da comunidade.

Analisando as três intensidades de perturbações negativas, o modelo indica que a comunidade pode possuir meios de absorver estes impactos, impedindo o decréscimo da riqueza. Para grandes perturbações, nota-se uma possível resiliência da comunidade, que só tem seu patamar de riqueza limitado devido à continuidade das perturbações, ainda que a utilização do solo da área para pastagem tenha afetado negativamente a resiliência da comunidade (CHEUNG, 2006). Nota-se que com perturbações positivas, mesmo em pequenas intensidades, a comunidade tem seu patamar final de riqueza aumentado. Os resultados também mostram uma semelhança com observações de campo em relação à introdução de árvores ao longo da sucessão. Este manejo pode servir como fator inibição de espécies do gênero *Uruchloa*, devido ao sombreamento, e facilitar a chegada de sementes de outras espécies também, aumentando e antecipando a riqueza de espécies final (CHEUNG et al., 2009; ZWIENER et al., 2013).

## 6. CONCLUSÃO

Observando as características da área de estudo, verificou-se que o modelo ECM01 gera resultados que se assemelham com comportamentos observados em campo, como a sobreposição de espécies pioneiras por espécies não pioneiras, indicando uma alteração da composição de espécies já nos primeiros quatro anos da sucessão vegetal (Cheung et al., 2009). Além disso, a riqueza de espécies calculada pelo modelo, com base nos parâmetros propostos e correções, assemelhou-se muito à riqueza de espécies observada em toda a cronosequência.

Apesar de terem sido encontradas grandes variações na riqueza de espécies quando perturbações foram inseridas na comunidade, o modelo indicou patamares máximos de riqueza que esta pode atingir. Uma consideração importante sobre a consistência do modelo é que ele não mostra, em nenhuma simulação, que a riqueza de espécies pode atingir o seu potencial máximo de 171 espécies, indicando que com informações somente populacionais é possível observar comportamentos semelhantes aos observados em campo, que podem ser afetados por fatores não modelados.

Apesar de apresentar resultados que reforçam comportamentos observados em campo, o modelo ainda necessita de ajustes que complementem sua capacidade de captar cenários, principalmente em relação à introdução ou retirada forçada de espécies vegetais e grupos funcionais. Através de estudos deste tipo é possível determinar manejos que facilitem a restauração de áreas florestais com economia de recursos e resultados mais rápidos e satisfatórios. O modelo ECM01 ainda necessita de ajustes que o permitam ser utilizado como uma ferramenta de exploração de cenários de longo prazo, mas os resultados deste trabalho mostram que o mesmo pode ser utilizado para estudos de curto prazo, com devidas precauções em relação a coleta, classificação e organização de dados de campo.

## 7. CONSIDERAÇÕES FINAIS E ESTUDOS FUTUROS

Abordagens determinísticas são limitadas por diversos fatores, como o desconhecimento parcial de parâmetros e condições iniciais, além da estocasticidade intrínseca a processos ambientais. Uma vez que o modelo utiliza somente dados populacionais e análises teóricas sobre grupos funcionais que compõem a comunidade, sua utilização torna-se viável no curto prazo para estudos realizados em cronossequências. Para futuras explorações, sugere-se a utilização de metodologias de cálculo e ajustes dos parâmetros que diminuam os desvios observados nas curvas de riqueza, de tal forma que as previsões de médio e longo prazo sejam mais acuradas.

O modelo mostrou-se não sensível à introdução ou retirada de grupos funcionais que pudessem acelerar ou retardar o processo de sucessão. O número de espécies arbóreas observadas na comunidade amostrada era muito maior que o de espécies arbustivas. Esperava-se, principalmente, que a introdução de espécies arbóreas aumentasse a riqueza de espécies e diminuísse o tempo necessário para que houvesse a restauração da comunidade, o que não ocorreu. Futuros estudos devem considerar formas de ajuste ao modelo para que ele seja mais sensível à introdução e retirada de grupos funcionais. Apenas a partir de uma simulação de introdução de uma espécie do gênero *Urochloa*, com grande densidade de indivíduos, o modelo foi capaz de captar um atraso do desenvolvimento da comunidade, conforme indicado por Cheung et al. (2009).

O ensaio que mostrou melhor eficácia para a aceleração da restauração da área, e até mesmo para o aumento do nível de riqueza de espécies, foi o que simulou perturbações positivas anuais na comunidade. Conforme o aumento da intensidade destas perturbações pôde-se perceber uma maior antecipação da restauração da comunidade. Desta forma, plantios anuais que reforcem as populações das espécies presentes na área podem ser utilizados como uma forma de manejo para aprimorar a restauração em andamento. Faz-se necessário realizar estudos detalhados sobre quais espécies mais favorecem a restauração da área, uma vez que o modelo ECM01 não foi capaz de identificar o comportamento da comunidade com a introdução ou remoção de grupos funcionais.

A abordagem determinística proposta neste trabalho, aliada a ensaios estocásticos, serve como ferramenta para exploração e análises dos limites que a riqueza de espécies pode atingir em diversos cenários na comunidade estudada. É necessário aprimorar o modelo ECM01, para que ele gere previsões mais acuradas e realistas em relação ao comportamento futuro da comunidade. Sugere-se um estudo detalhado para inclusão de parâmetros ambientais

no mesmo, principalmente parâmetros relacionados ao tipo e condição do solo em que a vegetação se encontra, sendo estes fatores fundamentais para o desenvolvimento de comunidades vegetais (CHAZDON, 2003; LEIBSCH et al., 2007). Sugere-se também o acompanhamento e realização de simulações e calibrações baseadas no desenvolvimento de parcelas menores da RNRC, para que seja possível realizar medições e correções mais acuradas em relação aos parâmetros utilizados. Tais propostas podem levar a um melhoramento do modelo ECM01, de forma a torná-lo uma ferramenta bastante útil para previsões de longo prazo na comunidade vegetal.

## REFERÊNCIAS

- AIDE, T., T., et al. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. **Forest Ecology and Management**, v. 77, p. 77-86, 1995.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology: From Individuals to Ecosystems**. 4. ed. Blackwell, 2006.
- BERNSTEIN, R. **Population Ecology: An Introduction to Computer Simulations**. São Francisco, CA: Wiley, 2003.
- BERTNESS, M., D.; CALLAWAY, R. Positive interactions in communities. **Tree**, v. 9, n. 5, p. 191–193, 1994.
- BOGACKI, P.; SHAMPINE, L., F. A 3(2) pair of Ruge – Kutta formulas. **Applied Mathematics Letters**, v. 2, n. 4, p. 321–325, 1989.
- BORGO, M. **Floresta Atlântica do litoral norte do Paraná, Brasil: aspectos florísticos, estruturais e estoque de biomassa ao longo do processo sucessional**. 165 f. Tese de doutorado – Ciências Florestais, Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2010.
- BORSATTO, R. S., et al. Problemas agrários do litoral paranaense: abordagem histórica. **Scientia Agraria**, Curitiba, v. 8, n. 4, p. 421-430, 2007.
- BOY, J., et al. Successional patterns along soil development gradients formed by glacier retreat in the Maritime Antarctic, King George Island. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 89, n. 6, p. 1–17, 2016.
- BRASIL. Ministério da Ciência e Tecnologia. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais; FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA. **Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica: Período 2012-2013**. São Paulo: MCT, 2014. 61 p. Relatório Técnico.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Secretaria de Biodiversidade e Florestas. Mata Atlântica: patrimônio nacional dos brasileiros. **Série Biodiversidade**, Brasília, n. 34, 2010. 408 p.

BRITEZ, R., M.; MARQUES, M., C., M. **História natural e conservação da Ilha do Mel**. Curitiba: UFPR, 2005.

BRUNO, J., F.; STACHOWICZ, J., J.; BERTNESS, M., D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, n. 3, p. 119–125, 2003

BUTCHER, J., C. A history of Runge-Kutta Methods. **Applied Numerical Mathematics**, v. 20, p. 247–260, 1996.

CARDOSO, C., G., C. **A Estruturação de Comunidades Vegetais em Áreas Sucessionais da Floresta Atlântica em Diferentes Tipos de Solo**. 149 f. Tese de doutorado – Ecologia e Conservação, Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2014.

CARDOSO, F., C., et al. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. **Plant Soil**, v. 354, p 269–281, 2012.

CASTILHO, J., A. **Um modelo de Sucessão Ecológica Vegetal para recuperação de áreas degradadas: o caso da Mata Atlântica de Antonina – PR**. 51 p. TCC (Projeto Final 02) – Engenharia Ambiental, Tecnologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2008.

CELLIER, F., E.; KOFMAN, E. **Continuous System Simulation**. Springer, 2006. 643 p.

CHAIR, S., N., et al. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Maintaining Natural Life Support Processes. **Issues in Ecology**, n. 4, p. 2–11, 1999.

CHAZDON, R. L., Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, p. 51–71, 2003.

CHAZDON, R. L., Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. Separata de: CARSON, W., P.; SCHNITZER, S. **Tropical Forest Community**. Blackwell, 2008. p. 384-408.

CHAZDON, R. Regeneração de florestas tropicais. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. **Ciências Naturais**, v. 7, n. 3, p. 195–218, 2012.

CHAZDON, R. Making Tropical Succession and Landscape Reforestation Successful. **Journal of Sustainable Forestry**, v. 32, n. 7, p. 649–658, 2013.

CHAZDON, R., L., et al. When is a forest a forest? Forest concepts and definitions in the era of forest and landscape restoration. **Ambio**, 2016.

CHEUNG, K., C. **Regeneração Natural em Áreas de Floresta Atlântica na Reserva Natural do Rio Cachoeira**. 81 p. Dissertação – Ecologia e Conservação, Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2006.

CHEUNG, K., C.; MARQUES, M., C., M.; LIEBSCH, D. Relação entre a presença de vegetação herbácea e a regeneração natural de espécies lenhosas em pastagens abandonadas na Floresta Ombrófila Densa do Sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 4, p. 1048–1056, 2009.

CHEUNG, K., C.; LIEBSCH, D.; MARQUES, M., C., M. Forest Recovery in Newly Abandoned Pastures in Southern Brazil: Implications for the Atlantic Rain Forest Resilience. **Natureza & Conservação**, v. 8, n. 1, p. 66–70, 2010.

CLEMENTS, F. E. *Plant Succession: An analysis of the development of vegetation*. Washington: **Carnegie Institution of Washington**, 1916.

COMISSÃO DE ESTUDOS DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS DO ESTADO DO PARANÁ (CERENA). **Inventário do pinheiro no Paraná: extrato da Coordenação do Projeto de Recursos Florestais**. Curitiba: CODEPAR, 1966. 36 p.

CONNEL, J. H.; SLATYER, R. O. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1119–1144, 1977.

CREWS, T., E., et al. Going where no grains have gone before: From early to mid-succession. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 223, p. 223–238, 2016.

DE GROOT, R., S.; WILSON, M. A.; BOUMANS, R. M., J. The Dynamics and Value of Ecosystem Services: Integrating Economic and Ecological Perspectives. **Ecological Economics**, v. 41, p. 393–408, 2002.

DORMAND, J., R.; PRINCE, P., J. A family of embedded Runge-Kutta Formulae. **Journal of Computational and Applied Mathematics**, v.6, n. 1, p. 19–26, 1980.

EGLER, F., E. Arid Southeast Oahu Vegetation, Hawaii. **Ecological Monographs**, v. 17, n. 4, p. 383–435, 1947.

EGLER, F., E. Indigene Versus Alien in the Development of Arid Hawaiian Vegetation. **Ecology**, v. 23, n. 1, p. 14–23, 1942.

EGLER, F., E. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development. **Vegetatio**, v. 4, p. 412–417, 1954.

FERREIRA, H. S. Dinâmica caótica em ecologia: avanços teóricos e metodológicos. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 4, n. 3, p. 125-132, 2009.

FERRETTI, A., R.; BRITZ, R., M. Ecological restoration, carbon sequestration and biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. **Journal for Nature Conservation**, v. 14, p. 249–259, 2006.

GLEASON, H. A. The Structure and Development of the Plant Association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 44, n. 10, p. 463–481, 1917.

GÖTMARK, F. Habitat management alternatives for conservation forests in the temperate zone: Review, synthesis, and implications. **Forest Ecology and Management**, v. 306, p. 292–307, 2013.

GREENBERG, M., D. **Advanced Engineering Mathematics**. 2. ed. Rio de Janeiro: Prentice Hall, 1998.

GROCHOCKI, P., C. **Investigação de Sensibilidade de parâmetros no modelo ECM01 de Sucessão Vegetal em projetos de restauração: o caso da Mata Atlântica de Antonina – Paraná**. 37 p. TCC (Projeto Final 02) - Engenharia Ambiental, Tecnologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2010.

GRUBB, P. J. The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: The Importance of the Regeneration Niche. *Biological Reviews*, v. 52, p. 107–145, 1977.

GUEDES, M. L. S., et al. Breve Incursão sobre a biodiversidade da Mata Atlântica. **Mata Atlântica e Biodiversidade**, v. 293, p. 39-92, 2005.

GUILLMAN, M.; HAILS, R. **An introduction to ecological modeling: putting practice into theory**. Blackwell, 1997.

HYNDMAN, R. J.; KOEHLER, A. B. Another look at measures of forecast accuracy. **International Journal of Forecasting**, v. 22, n. 4, p. 679–688, 2006.

HOOPER, E., LEGENDRE, P., CONDIT, R. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. **Journal of Applied Ecology**, v. 42, p. 1165–1174, 2005.

IMHOFF, S.; SILVA, A. P.; TORMENA, C. A. Aplicações da curva de resistência no controle da qualidade física de um solo sob pastagem. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 7, p. 1493-1500, 2000.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Manual técnico da vegetação brasileira - 2ªed. **Manuais Técnicos de Geociências**, v. 1, Rio de Janeiro: 2012. 271 p.

- KREBS, J., R.; DAVIES, N., B. **Introdução à ecologia comportamental**. São Paulo: Atheneu, 1996.
- KREMEN, C. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? **Ecology Letters**, v. 8, p. 468–479, 2005.
- KREYSZIG, E. **Advanced Engeneering Mathematics**. 9. ed. Columbus: Wiley, 2006.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L., **Numerical Ecology**. 9. ed. Amsterdam: Elsevier, 1998.
- LICCARDO, A.; IL, A. S.; CHODUR, N. L. O Paraná na história da mineração no Brasil do século XVII. **Boletim Paranaense de Geociências**, Curitiba, v. 54, p. 41-49, 2004.
- LIEBSCH, D.; GOLDENBERG, R.; MARQUES, M. C. M. Florística e estrutura de comunidades vegetais em uma cronosequência de Floresta Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 4, p. 983–992, 2007.
- LINO, C. F.; SIMÕES, L. L. **Sustentável Mata Atlântica**: a exploração de seus recursos florestais. São Paulo: SENAC, 2002.
- LORTIE, C., J.; CALLAWAY, R., M. David and Goliath: comparative use of facilitation and competition studies in the plant ecology literature. **Web Ecology**, v. 9, p. 54–57, 2009.
- MAACK, R. **Geografia física do estado do Paraná**. Curitiba: UFPR, 1968
- MAY, R. M. Biological Populations with Nonoverlapping Generations: Stable Points, Stable Cycles, and Chaos. **Science**, v. 186, n. 4164, p. 645–647, 1974.
- METROPOLIS, N.; ULAM, S. The Monte Carlo Method. **Journal of the American Statistical Association**, v. 44, n. 247, p. 335–341, 1949.
- MYERS, N. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.

ODUM, E. P.; BARRET, G. W., **Fundamentos de Ecologia**. São Paulo: Thomson Learning, 2007.

PATERNIO, G., B.; SIQUEIRA FILHO, J., A.; GANADE, G. Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 3, p. 606–615, 2016.

PIOLLI, A. L., CELESTINI, R. M.; MAGNON, R. **Teoria e prática em recuperação de áreas degradadas**. Serra Negra: Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, 2004.

PRACH, K.; JÍROVÁ, A.; DOLEŽAL, J. Pattern of succession in old-field vegetation at a regional scale. **Preslia**, v. 86, p. 119–130, 2014.

REES, M., et al. Long-Term Studies of Vegetation Dynamics. **Science**, v. 293, p. 650-655, 2001.

RELVA, M., A.; NUÑEZ, M., A. Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. **Biol Invasions**, v.12, p. 303–311, 2009.

RIBEIRO, M., V. **Investigação de sensibilidade de parâmetros no modelo ECM01 de Sucessão Vegetal**. 32 p. TCC (Projeto Final 02) - Engenharia Ambiental, Tecnologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2013.

RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições Ltda., 1997.

RODRIGUES, A., et al. É correto pensar a sustentabilidade em nível local? Uma análise metodológica de um estudo de caso em uma Área de Proteção Ambiental no litoral sul do Brasil. **Ambiente & Sociedade**, v. 5, p. 109-127, 2002.

SILVA, J. M. C.; CASTELETI, C. H. M. Estado da biodiversidade da Mata Atlântica brasileira. **Mata Atlântica: Biodiversidade, ameaças e perspectivas**, v. 293, p. 43-59, 2005.

SOBOL, I. **O Método de Monte Carlo**. Tradução de: DROMBROVSKY, M. Moscou: Mir, 1983. *Метод Моhte-КаpЛlo*.

SOCIEDADE DE PESQUISA EM VIDA SELVAGEM E EDUCAÇÃO AMBIENTAL. **Revisão dos Planos de Manejo das Reservas Naturais do Morro da Mina, Rio Cachoeira e Serra Itaqui - Paraná**. Curitiba: SPVS, 2012. Plano de Manejo.

TANSLEY, A., G. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. **Ecology**, v. 16, n. 3, p. 284–307, 1935.

WAINWRIGHT, J.; MULLIGAN, M. **Environmental Modelling: Finding Simplicity in Complexity**. Londres: Wiley, 2004.

WHITTAKER, R., H. A Consideration of Climax Theory: The Climax as a Population and Pattern. **Ecological Monographs**, v. 23, n. 1, p. 41–78, 1953.

YAO, J., et al. The long-term effects of planting and harvesting on secondary forest dynamics under climate change in northeastern China. **Scientific Reports**, v. 6, 2016.

ZHANG, Z. Mutualism or cooperation among competitors promotes coexistence and competitive ability. **Ecological Modelling**, v. 164, p. 271–282, 2003.

ZIMMERMAN, J., K.; PASCARELLA, J. B.; AIDE, T., M. Barriers to Forest Regeneration in an Abandoned Pasture in Puerto Rico. **Society for Ecological Restoration**. v. 8, n. 4, p. 350 – 360, 2000.

ZWIENER, V., P. Disentangling the effects of facilitation on restoration of the Atlantic Forest. **Basic and Applied Ecology**, v. 15, p. 34-41, 2013

## ANEXO 1 – DADOS E PARÂMETROS UTILIZADOS

Os dados utilizados neste trabalho foram coletados por Leibsch et al. (2007) e Cheung et al. (2009). Abaixo encontra-se a lista de espécies e a contagem de indivíduos de cada uma para cada parcela da cronosequência, normalizadas em densidade (ind/ha). Na tabela constam também as taxas de crescimento de cada espécie, calculadas através da Equação (3), e as respectivas capacidades de suporte, identificadas como as maiores densidades encontradas para a espécie em toda a cronosequência.

ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS		DENSIDADE DE CADA ESPÉCIE EM CADA PARCELA DA CRONOSSEQUÊNCIA (ind/ha)								PARÂMETROS UTILIZADOS NO MODELO ECM01	
Espécie	FG	0,6	1,2	2	4,2	8	20	80	120	Taxa de crescimento (ano <sup>-1</sup> )	Capacidade de suporte (ind/ha)
<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schlttdl.	PS	0,00	816,67	8,33	58,33	0,00	0,00	0,00	0,00	9,73	816,67
<i>Indeterminada sp 1</i>	PS	66,67	58,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,09	66,67
<i>Indeterminada sp 2</i>	PS	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,85	8,33
<i>Pavonia SP</i>	PS	33,33	366,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,00	366,67
<i>Solanum aspero-lanatum</i> Ruiz & Pav.	PS	0,00	1125,00	158,33	883,33	0,00	0,00	0,00	0,00	8,60	1125,00
<i>Vernonia beyrichii</i> Less.	PS	1383,33	541,67	16,67	75,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,52	1383,33
<i>Vernonia sp</i>	PS	0,00	200,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,15	200,00
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	PT	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,07	100,00
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	PT	0,00	0,00	33,33	0,00	0,00	0,00	40,00	0,00	0,00	40,00
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	PT	0,00	0,00	0,00	16,67	25,00	0,00	80,00	0,00	0,11	80,00
<i>Andira anthelminthica</i> Benth.	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	0,00	20,00	0,00	0,00	20,00
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	13,33	0,02	13,33
<i>Capsicodendron dinisii</i> (Schwacke) Occhioni	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Cassia silvestris</i> Vell.	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	50,00	0,00	0,00	0,00	0,61	50,00
<i>Cecropia glaziovii</i> Sneathlge	PT	0,00	8,33	91,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,86	91,67

<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	PT	0,00	0,00	183,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,29	183,33
ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS		DENSIDADE DE CADA ESPÉCIE EM CADA PARCELA DA CRONOSSEQUÊNCIA								PARÂMETROS UTILIZADOS NO MODELO ECM01	
Espécie	FG	0,6	1,2	2	4,2	8	20	80	120	Taxa de crescimento	Capacidade de suporte
<i>Cestrum amictum</i> Schtdl.	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	0,00	0,00	0,00	0,32	16,67
<i>Chomelia brasiliiana</i> A. Rich.	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	41,67	0,00	0,00	0,00	0,56	41,67
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	PT	8,33	175,00	0,00	33,33	0,00	10,00	0,00	0,00	5,07	175,00
<i>Citrus limon</i> (L.) Burm. f.	PT	0,00	16,67	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	2,01	16,67
<i>Dahlstedtia pentaphylla</i> (Taub.) Burkart	PT	0,00	8,33	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,37	100,00
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	20,00	0,00	0,00	0,12	20,00
<i>Erythrina speciosa</i> Andrews	PT	0,00	16,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,01	16,67
<i>Erythroxylum</i> sp	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Ficus</i> sp	PT	0,00	16,67	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	2,01	16,67
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	266,67	13,33	0,07	266,67
<i>Indeterminada</i> sp 3	PT	0,00	0,00	16,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	16,67
<i>Indeterminada</i> sp 4	PT	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	8,33
<i>Indeterminada</i> sp 5	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Indeterminada</i> sp 6	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Inga marginata</i> Willd.	PT	0,00	16,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,01	16,67
<i>Inga</i> sp	PT	0,00	0,00	0,00	8,33	208,33	0,00	0,00	0,00	0,85	208,33
<i>Jacaranda</i> sp	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Miconia cinerascens</i> var. <i>robusta</i> Wurdack	PT	0,00	16,67	625,00	8,33	1916,67	100,00	0,00	0,00	1,29	1916,67
<i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) Kuntze	PT	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	8,33
<i>Morus nigra</i> L.	PT	0,00	25,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,68	25,00
<i>Myrcia tenuivenosa</i> Kiaersk.	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	0,00	0,00	0,00	0,32	16,67
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	PT	50,00	183,33	450,00	158,33	258,33	430,00	0,00	0,00	2,17	450,00
<i>Myrtaceae Indeterminada</i> sp 1	PT	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	8,33
<i>Myrtaceae Indeterminada</i> sp 2	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Myrtaceae Indeterminada</i> sp 3	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33

<i>Myrtaceae</i> Indeterminada sp 4	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<b>ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS</b>		<b>DENSIDADE DE CADA ESPÉCIE EM CADA PARCELA DA CRONOSSEQUÊNCIA</b>								<b>PARÂMETROS UTILIZADOS NO MODELO ECM01</b>	
<b>Espécie</b>	<b>FG</b>	<b>0,6</b>	<b>1,2</b>	<b>2</b>	<b>4,2</b>	<b>8</b>	<b>20</b>	<b>80</b>	<b>120</b>	<b>Taxa de crescimento</b>	<b>Capacidade de suporte</b>
<i>Myrtaceae</i> Indeterminada sp 5	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Myrtaceae</i> Indeterminada sp 6	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Myrtaceae</i> Indeterminada sp 7	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	0,00	0,00	0,00	0,32	16,67
<i>Myrtaceae</i> Indeterminada sp 8	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Nectandra leucantha</i> Nees & Mart.	PT	25,00	216,67	0,00	0,00	16,67	0,00	6,67	0,00	3,60	216,67
<i>Nectandra mollis</i> (Kunth) Nees	PT	16,67	83,33	16,67	16,67	25,00	0,00	0,00	0,00	2,68	83,33
<i>Nectandra puberula</i> (Schott) Nees	PT	0,00	25,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	2,68	25,00
<i>Ocotea</i> sp	PT	0,00	16,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,01	16,67
<i>Piper arboreum</i> Aubl.	PT	0,00	33,33	16,67	0,00	25,00	0,00	0,00	0,00	0,10	33,33
<i>Piper caldense</i> C. DC.	PT	0,00	366,67	0,00	0,00	50,00	0,00	0,00	0,00	7,16	366,67
<i>Piper lindbergii</i> DC.	PT	0,00	33,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,16	33,33
<i>Pothomorphe umbellata</i> (L.) Miq.	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	0,00	0,00	0,00	0,32	16,67
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	20,00	0,03	20,00
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Psidium guajava</i> L.	PT	25,00	325,00	0,00	116,67	0,00	0,00	0,00	0,00	4,27	325,00
<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax	PT	8,33	58,33	8,33	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,24	100,00
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	PT	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	6,67	2,55	8,33
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S. Irwin & Barneby	PT	0,00	16,67	1416,67	241,67	33,33	30,00	0,00	0,00	1,59	1416,67
<i>Solanum</i> sp	PT	0,00	8,33	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,85	8,33
<i>Solanum</i> sp1	PT	0,00	0,00	8,33	0,00	25,00	0,00	0,00	0,00	0,27	25,00
<i>Solanum</i> sp2	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	0,00	0,00	0,00	0,32	16,67
<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC.	PT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,00	0,02	13,33
<i>Tibouchina pulchra</i> (Cham.) Cogn.	PT	0,00	0,00	508,33	0,00	633,33	1240,00	13,33	0,00	0,06	1240,00
<i>Tibouchina trichopoda</i> Baill.	PT	0,00	0,00	8,33	0,00	16,67	0,00	0,00	0,00	0,17	16,67

<i>Trema micrantha (L.) Blume</i>	PT	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,85	8,33
ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS		DENSIDADE DE CADA ESPÉCIE EM CADA PARCELA DA CRONOSSEQUÊNCIA								PARÂMETROS UTILIZADOS NO MODELO ECM01	
Espécie	FG	0,6	1,2	2	4,2	8	20	80	120	Taxa de crescimento	Capacidade de suporte
<i>Trichilia sp</i>	PT	0,00	41,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,53	41,67
<i>Vitex sp</i>	PT	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	8,33
<i>Xylopia brasiliensis Spreng.</i>	PT	0,00	175,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5,93	175,00
<i>Leandra dasytricha (A. Gray) Cogn.</i>	LS	0,00	0,00	8,33	0,00	25,00	0,00	0,00	13,33	0,27	25,00
<i>Psychotria nuda (Cham. &amp; Schltdl.) Wawra</i>	LS	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	80,00	246,67	0,03	246,67
<i>Psychotria suterella Müll. Arg.</i>	LS	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	120,00	40,00	0,05	120,00
<i>Rudgea jasminoides (Cham.) Müll. Arg.</i>	LS	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	253,33	53,33	0,07	253,33
<i>Alibertia concolor (Cham.) K. Schum.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Allophylus petiolatus Radlk.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Amaioua guianensis Aubl.</i>	LT	0,00	0,00	8,33	0,00	16,67	0,00	26,67	0,00	0,17	26,67
<i>Astrocaryum aculeatissimum (Schott) Burret</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	33,33	0,00	0,03	33,33
<i>Bactris setosa Mart.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	25,00	0,00	0,00	0,00	0,42	25,00
<i>Bathysa meridionalis L.B. Sm. &amp; Downs</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	533,33	13,33	0,08	533,33
<i>Calycorectes australis D. Legrand</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	6,67	0,13	8,33
<i>Calyptranthes lucida Mart. ex DC.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Calyptranthes strigipes O. Berg</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Campomanesia neriiflora (O. Berg) Nied.</i>	LT	0,00	25,00	0,00	8,33	16,67	0,00	0,00	0,00	0,18	25,00
<i>Campomanesia reitziana D. Legrand</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Cariniana estrellensis (Raddi) Kuntze</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Casearia decandra Jacq.</i>	LT	0,00	16,67	91,67	0,00	283,33	0,00	0,00	0,00	0,61	283,33

<i>Casearia obliqua Spreng.</i>	LT	0,00	0,00	16,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	16,67
ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS		DENSIDADE DE CADA ESPÉCIE EM CADA PARCELA DA CRONOSSEQUÊNCIA								PARÂMETROS UTILIZADOS NO MODELO ECM01	
Espécie	FG	0,6	1,2	2	4,2	8	20	80	120	Taxa de crescimento	Capacidade de suporte
<i>Casearia sylvestris Sw.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	26,67	0,00	0,03	26,67
<i>Chrysophyllum inornatum Mart.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	50,00	0,00	0,00	13,33	0,61	50,00
<i>Chrysophyllum sp</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	26,67	0,00	0,03	26,67
<i>Cupania oblongifolia Mart.</i>	LT	0,00	50,00	0,00	0,00	0,00	10,00	66,67	6,67	0,03	66,67
<i>Cyathea corcovadensis (Raddi) Domin</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	20,00	0,00	0,02	20,00
<i>Cyathea phalerata Mart.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	40,00	40,00	0,03	40,00
<i>Didymopanax morototoni (Aubl.) Decne. &amp; Planch.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	33,33	0,00	0,00	0,00	0,50	33,33
<i>Endlicheria paniculata (Spreng.) J.F. Macbr.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Eugenia burkartiana (D. Legrand) D. Legrand</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Eugenia catharinensis D. Legrand</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Eugenia cf cerasiflora Miq.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	20,00	0,00	0,02	20,00
<i>Eugenia cf magnibracteolata Mattos &amp; D. Legrand</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,02	13,33
<i>Eugenia cf uruguayensis Cambess</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,02	13,33
<i>Eugenia jambos L.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Eugenia melanogyna (D. Legrand) Sobral</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Eugenia prasina O. Berg</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Eugenia sp 01</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Eugenia sp 02</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Eugenia sp 03</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Eugenia sp 04</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,02	13,33
<i>Eugenia stigmatica DC.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,00	0,02	13,33
<i>Euterpe edulis Mart.</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	146,67	146,67	0,06	146,67
<i>Fabaceae Indeterminada</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67

<i>Ficus insipida</i> Willd.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,00	0,02	13,33
ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS		DENSIDADE DE CADA ESPÉCIE EM CADA PARCELA DA CRONOSSEQUÊNCIA								PARÂMETROS UTILIZADOS NO MODELO ECM01	
Espécie	FG	0,6	1,2	2	4,2	8	20	80	120	Taxa de crescimento	Capacidade de suporte
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	108,33	0,00	93,33	60,00	0,81	108,33
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	33,33	0,00	13,33	6,67	0,50	33,33
<i>Gutteria australis</i> A. St.-Hil.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,00	0,02	13,33
<i>Heisteria silviani</i> Schwacke	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	26,67	13,33	0,03	26,67
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	LT	0,00	0,00	1108,33	50,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,93	1108,33
<i>Ilex sp</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,02	13,33
<i>Ilex theazans</i> Mart.	LT	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,00	0,85	13,33
<i>Inga edulis</i> Mart.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,02	13,33
<i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,00	0,02	13,33
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	25,00	0,00	0,00	0,00	0,42	25,00
<i>Magnolia ovata</i> (A. St. Hil.) Spreng.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Maprounea brasiliensis</i> A. St.-Hil.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Marlierea obscura</i> O. Berg	LT	0,00	8,33	0,00	0,00	25,00	0,00	26,67	80,00	0,16	80,00
<i>Marlierea reitzii</i> D. Legrand	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Marlierea sylvatica</i> (Gardner) Kiaersk.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	6,67	0,00	0,13	8,33
<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	75,00	0,00	0,00	300,00	0,01	300,00
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	LT	0,00	0,00	25,00	0,00	41,67	0,00	13,33	0,00	0,13	41,67
<i>Matayba juglandifolia</i> Radlk.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	40,00	0,00	0,03	40,00
<i>Maytenus alaternoides</i> Reissek	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Miconia cabussu</i> Hoehne	LT	0,00	0,00	25,00	0,00	16,67	0,00	26,67	0,00	0,01	26,67
<i>Miconia cinnamomifolia</i> (DC.) Naud.	LT	0,00	0,00	91,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,04	91,67

<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	0,00	40,00	40,00	0,01	40,00
<b>ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS</b>		<b>DENSIDADE DE CADA ESPÉCIE EM CADA PARCELA DA CRONOSSEQUÊNCIA</b>							<b>PARÂMETROS UTILIZADOS NO MODELO ECM01</b>		
<b>Espécie</b>	<b>FG</b>	<b>0,6</b>	<b>1,2</b>	<b>2</b>	<b>4,2</b>	<b>8</b>	<b>20</b>	<b>80</b>	<b>120</b>	<b>Taxa de crescimento</b>	<b>Capacidade de suporte</b>
<i>Mollinedia sp</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Myrceugenia miersiana</i> (Gardner) <i>D. Legrand &amp; Kausel</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) <i>O. Berg</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Myrcia spectabilis</i> DC.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	46,67	0,06	46,67
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Myrtaceae Indeterminada ID</i>	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	53,33	13,33	0,04	53,33
<i>Ocotea catharinensis</i> Mez	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,00	0,00	6,67
<i>Ocotea elegans</i> Mez	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,00	0,02	13,33
<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,02	13,33
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	20,00	0,03	20,00
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	LT	0,00	0,00	33,33	0,00	58,33	30,00	53,33	0,00	0,14	58,33
<i>Picramnia ramiflora</i> Planch.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Pilocarpus pauciflorus</i> A. St.-Hil.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	26,67	0,02	26,67
<i>Piper cernuum</i> Vell.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel	LT	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	8,33
<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	46,67	13,33	0,04	46,67
<i>Pseudopiptadenia warmingii</i> (Benth.) G.P. Lewis & M.P. Lima	LT	0,00	0,00	33,33	0,00	16,67	0,00	6,67	0,00	0,68	33,33
<i>Pterocarpus violaceus</i> Vogel	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	0,00	6,67	0,00	0,32	16,67
<i>Quiina glaziovii</i> Engl.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	6,67	0,00	6,67
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Rollinia emarginata</i> Schlttdl.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Rollinia sericea</i> (R.E. Fr.) R.E. Fr.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	0,00	13,33	13,33	0,32	16,67

<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	420,00	26,67	0,13	420,00
<b>ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS</b>		<b>DENSIDADE DE CADA ESPÉCIE EM CADA PARCELA DA CRONOSSEQUÊNCIA</b>							<b>PARÂMETROS UTILIZADOS NO MODELO ECM01</b>		
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess. Boer	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,13	8,33
<i>Tabebuia serratifolia</i> (Vahl) G. Nicholson	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,33	0,02	13,33
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	26,67	13,33	0,03	26,67
<i>Vernonia puberula</i> Less.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	0,01	6,67
<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.	LT	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	13,33	0,02	13,33
<i>Vochysia bifalcata</i> Warm.	LT	0,00	0,00	16,67	0,00	8,33	0,00	0,00	0,00	0,43	16,67
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	LT	0,00	0,00	25,00	0,00	16,67	0,00	6,67	0,00	0,57	25,00