

DINÂMICA POPULACIONAL E DISTRIBUIÇÃO HORIZONTAL DE
Androtrichum trígynum (Spreng.) Pfeiffer (CYPERACEAE)
EM BREJOS E DUNAS COSTEIRAS DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL.

COSTA, C.S.B.*; SEELIGER, U.* e CORDAZZO, C.V.*

RESUMO

Androtrichum trígynum, espécie perene endêmica da costa entre Argentina e o sul do Brasil, e dominante dos brejos periodicamente alagados, foi estudada durante um ano em dois quadrados permanentes, respectivamente, em um brejo e sobre uma duna seca. As variações da densidade e altura das hastes com e sem flores, biomassa aérea, taxas de natalidade e mortalidade foram analisadas mensalmente. A biomassa aérea do *Androtrichum* ao longo de uma transversal perpendicular à praia foi estimada pela coleta parcialmente aleatória de 170 quadrados de 0.5 x 0.5 m, e relacionada com as médias anuais da movimentação de areia, altura do lençol freático e sua concentração de sódio, bem como principais espécies associadas.

A distribuição espacial da biomassa aérea do *Androtrichum* demonstrou-se positivamente correlacionada ($P < 0.01$) com a altura do lençol freático, e ausente em lo

* Departamento de Oceanografia - FURG

cais com médias anuais abaixo de 2 m da superfície, bem como nas dunas frontais sujeitas a uma grande movimentação de areia. No brejo, o *Androtrichum* demonstrou aumento de densidade de hastes durante o alagamento de inverno, além de maior abundância, vigor de crescimento e produção de estruturas reprodutivas durante o ano. A ocupação espacial eficiente do brejo pelo *Androtrichum* parece estar relacionada à sua tolerância ao alagamento, bem como à utilização dos nutrientes disponíveis durante a drenagem, para aumento de sua biomassa aérea no início da primavera. As hastes do *Androtrichum* são estruturas monocárpicas, que morrem após florescerem, induzindo diferentes modelos de mortalidade populacional, dependendo da alocação reprodutiva. No brejo, as hastes demonstram alta taxa de mortalidade após o florescimento. Na duna seca, onde poucas hastes florescem, a mortalidade é aproximadamente constante durante o ano. Análise de Agrupamento (Cluster Analysis) das características populacionais indicou mecanismos densidade-dependentes de limitação da natalidade. No brejo, altas correlações negativas da natalidade com características relacionadas a densidade, sugerem um maior grau de interação intra e/ou interespecífica, e a monocarpia da população pode induzir um antagonismo entre natalidade e mortalidade. O sincronismo entre natalidade e mortalidade na duna seca foi relacionado com a densidade-dependência de ambas taxas.

ABSTRACT - POPULATION DYNAMICS AND HORIZONTAL DISTRIBUTION OF *Androtrichum trigynum* (Spreng.) Pfeiffer (CYPERACEAE), IN COASTAL SLACKS AND DUNES OF RIO GRANDE DO SUL.

Androtrichum trigynum, a perennial Cyperaceae endemic to the coasts of northern Argentina and southern Brazil and dominant in seasonally flooded slacks, was studied during one year in two permanent plots placed in a slack and

on a dry dune. Variations in density and height of shoots (ramets) with and without flowers, aerial biomass, and mortality and natality rates were determined monthly. Additionally the aerial biomass of the species was measured along a transect between front and back dunes by partially random sampling of 170 0.5 x 0.5 m quadrats and evaluated in relation to: mean annual sand movement; height and sodium concentration of the groundwater; and principal associated species.

The horizontal distribution of aerial biomass was positively correlated ($P < 0.01$) with height of the water table, plants being absent from areas with annual mean groundwater levels below 2 m from the surface, as well as from frontal dunes with high sand movement. In the slack, *Andropogon* showed highest abundance, growth vigor and production of reproductive structures with highest shoot density during winter flooding. The efficient occupation of the slacks might be related to the species tolerance for inundation and its utilization of available nutrients during drainage of the slack in spring for increase of aerial biomass. The monocarpic shoots, which die after flowering, cause different models of population mortality as a result of different reproductive allocations. In slacks, high numbers of flowering shoots resulted in high population mortality after flowering, while in dry dunes with few flowering shoots mortality rates are approximately constant during the year. Cluster analysis of different population characteristics indicates density-dependent mechanisms of natality limitation. High negative correlation of natality with density-related characteristics suggests a greater degree of intra- and extraspecific interactions in the slack where monocarpy of the population could induce an antagonism between natality and mortality. Synchronism between natality and mortality in dry dunes is related to density-dependence of the rates of both.

INTRODUÇÃO

Os brejos costeiros, depressões periodicamente alagadas em épocas de maior precipitação, constituem os habitats de maior complexidade ambiental e diversidade biológica dos ecossistemas de dunas costeiras (RANWELL, 1972). Podem ser caracterizados dentro da classificação de sistemas alagados de COWARDIN et al. (1979) como:

Sistema - Palustre

Classe - Terras Alagadas Emergentes

Sub-classe - Cobertura Vegetal Permanente

Regime de Águas - Sazonalmente Alagado

Os brejos ("slacks" "sensu" RANWELL, 1972) e as dunas costeiras estabilizadas ("backdunes" "sensu" van der VALK, 1975) são dominadas por plantas perenes ruderais, que se propagam principalmente através do crescimento vegetativo (van der VALK, 1975; SCHAT, 1984). A vegetação se distribui sobre estes habitats formando um complexo mosaico, intimamente ligado à distância do lençol freático (WILLIS et al., 1959; RANWELL, 1972; PFADENHAUER, 1978; CORDAZZO, 1985). No entanto, muito pouco se conhece sobre seus principais fatores controladores e ecologia de seus componentes (CARMO & LACERDA, 1984). O estudo de campo das espécies perenes dominantes do ecossistema de dunas costeiras, nas circunstâncias particulares que predominam nos diferentes habitats ocupados por suas populações, possibilita um melhor conhecimento das estratégias de ocupação e mecanismos de regulação utilizados.

Androtrichum trigynum (Spreng) Pfeiffer é uma Cyperaceae perene rizomatosa, de um gênero monotípico de distribuição endêmica na costa da Argentina, Uruguai e sul do Brasil (CABRERA, 1968; CORDAZZO, 1985). É uma espécie característica das dunas estabilizadas influenciadas pelo lençol freático e dominante dos brejos periodicamente alagados,

principalmente durante o inverno, e que permanecem úmidos durante a seca do verão (PFADENHAUER, 1980; CORDAZZO, 1985).

Este estudo tem como objetivo analisar os mecanismos que controlam a distribuição espacial e sazonal da densidade populacional do *Androtrichum trigynum*, durante um ciclo anual desta planta em dunas e brejos costeiros, através da quantificação de diversos parâmetros e taxas populacionais e dos principais fatores abióticos locais.

MATERIAL E MÉTODOS

Unidade demográfica

O *Androtrichum* caracteriza-se por um rizoma cilíndrico globuloso, de onde partem feixes de raízes fasciculadas e hastas verticais cilíndricas verdes, que são as únicas estruturas fotossintetizadoras. Cada haste, durante a época de florescimento pode produzir uma inflorescência apical com invólucro de brácteas glumáceas (CABRERA, 1968; PFADENHAUER & RAMOS, 1979; CORDAZZO, 1985). Apesar de produzir uma grande quantidade de pequenas sementes, estas têm uma maior importância como unidades de dispersão, sendo esta população de *Androtrichum* mantida principalmente através da propagação vegetativa, como outras populações de plantas rizomatosas perenes (SARUKHÂN & HARPER, 1973; WATKINSON et al., 1979; SILVERTOWN, 1982). Estas características permitem definir as hastas do *Androtrichum* como unidades demográficas ("indivíduos"), ou, como unidades funcionais da propagação vegetativa da espécie ("Ramets" "sensu" SARUKHÂN & HARPER, 1973).

Métodos e análises estatísticas

A área estudada está localizada a 70 km ao sul da

cidade de Rio Grande (RS), próxima a reserva ecológica do Banhado do Taim (32°32' S e 52°24' W), no sistema de dunas caracterizado por COSTA et al. (1984), CORDAZZO (1985) e CORDAZZO & SEELIGER (1987). A movimentação de areia (acumulação e erosão) foi estimada de abril de 1982 a março de 1983, através da observação quinzenal de 24 estacas de madeira graduadas, colocadas transversalmente às dunas estudadas. As variações mensais do nível do lençol freático foram estimadas em 5 pontos das dunas, através de tubos de PVC de 10 cm de diâmetro, colocados na areia (CORDAZZO, 1985). As concentrações de sódio no lençol freático foram determinadas bimensalmente na água coletada nos tubos de PVC, através de espectrofotometria de absorção atômica.

O *Androtrichum* foi estudado em dois quadrados permanentes de 0.5 x 0.5 m, respectivamente, sobre uma duna permanentemente seca e um brejo, de abril de 1982 a março de 1983. Mensalmente, em cada quadrado, foi medido o número e alturas das hastes vivas, com flores, e das que morreram. Esta última medida foi possível, pela remoção das hastes mortas entre cada observação dos quadrados, já que as hastes do *Androtrichum* permanecem fixas aos rizomas após sua morte (= haste totalmente marrom). Tais medidas possibilitaram a estimativa das taxas instantâneas de natalidade (b) e mortalidade (d) por "indivíduo" entre cada observação (ODUM, 1971):

$$b = \frac{\Delta N_b}{\Delta t \cdot N} \quad e \quad d = \frac{\Delta N_d}{\Delta t \cdot N}$$

onde ΔN_b e ΔN_d representam, respectivamente, o número de hastes vivas adicionadas e que morreram no intervalo $\Delta t \cdot N$ é o número de hastes vivas no início do intervalo Δt . Praticamente todas hastes foram originadas de botões germinativos dos rizomas, sendo que as hastes de cada quadrado eram originadas de mais de uma semente (zigoto) original ("genet" "sensu" SARUKHÁN & HARPER, 1973). A taxa de incremento natu

ral (r) pode ser também estimada pela diferença entre as taxas instantâneas de natalidade e mortalidade (ODUM, 1971; PIANKA, 1982), para os diferentes intervalos Δt :

$$r = b - d$$

A interpretação subjetiva de trocas apreciáveis de freqüências de altura dentro de populações de plantas é possível através do cálculo de sua assimetria (HUTCHINGS, 1975). O valor do coeficiente de momento de assimetria foi calculado para as distribuições de freqüência de altura das hastes em ambos quadrados permanentes durante o ano. A diferença da assimetria zero (distribuição simétrica), foi testada a 5% de significância segundo SOKAL & ROLHF (1969).

A variação mensal da biomassa aérea viva do *Andropogon* nos quadrados permanentes foi estimada indiretamente, a partir de regressão Peso Seco x Somatório das Alturas das Hastes Vivas (HAY et al., 1982; COSTA et al., 1982; COSTA et al., 1984), obtida para nove quadrados de 0.5 x 0.5 m coletados aleatoriamente em cada habitat durante o ano. O melhor ajuste obtido para a relação foi o potencial, sendo que as retas de cada habitat não demonstraram diferenças significativas (ANACOVA $P > 0.05$, SNEDECOR & COCHRAN, 1979). Com a utilização de todos os dados foi obtida a equação global:

$$\text{BIOMASSA AÉREA} = 1.54 \times 10^{-5} (\text{SOMATÓRIO DA ALTURA})^{1.319}$$

$$(r = 0.893, P < 0.001)$$

e o intervalo de confiança (95%) foi calculado para cada estimativa pontual (WONNACOTT & WONNACOTT, 1980).

Análise de regressão múltipla (SNEDECOR & COCHRAN, 1979) foi utilizada para avaliar as contribuições da altura média e da densidade de hastes do *Andropogon* para sua biomassa aérea, nos mesmos 18 quadrados de 0.5 x 0.5 m acima citados.

Diferenças entre duas ou mais médias foram testadas, respectivamente, ao nível de 5% de significância, utilizando teste "t" (BROWER & ZAR, 1977) e Análise de Variância unidirecional e bidirecional, seguidas por teste "a posteriori" de comparações múltiplas de Scheffé (WONNACOTT & WONNACOTT, 1980). Os dados foram normalizados quando necessário (SOKAL & ROLHF, 1969).

A análise de agrupamento (Cluster Analysis) pode ser utilizada na pesquisa de possíveis relacionamentos entre variáveis (ROMESBURG, 1984). Neste sentido tem sido aplicada na caracterização e comparação de caracteres morfológicos ou taxas de diferentes populações de plantas (GRANT & ANTONOVICS, 1978). A análise de agrupamento de diversas características, como densidade, biomassa aérea, percentagem de hastes com flores, altura e peso médio, moda de altura das hastes de *Androtrichum*, além das taxas de natalidade e mortalidade de hastes, foi efetuada para cada habitat. Foram utilizados como atributos para agrupamento, os valores das características no início de cada intervalo mensal (Δt) e das taxas entre cada Δt . Os atributos foram padronizados na forma de desvios padrões das médias anuais, de maneira a contribuírem igualmente no agrupamento. A análise de agrupamento foi efetuada segundo a técnica WPGMA (média aritmética como peso para o agrupamento dos pares), utilizando o coeficiente de correlação de Pearson (ROMESBURG, 1984).

A distribuição da biomassa aérea viva do *Androtrichum* foi estimada em agosto de 1985, através de coletas parcialmente aleatórias, numa transversal de 340 m de comprimento e 10 m de largura, disposta no sentido mar-continente, no sistema de dunas estudado. Em agosto, os 340 m foram subdivididos em 17 áreas de 20 x 10 m, e em cada área foram lançados 10 quadrados de 0.5 x 0.5 m aleatoriamente, sendo a biomassa aérea viva do *Androtrichum* estimada após lavagem para remoção da areia e secagem em estufa a 105°C por 24 horas. A biomassa aérea viva do *Androtrichum* foi correlaciona

da através do coeficiente não-paramétrico de Spearman (SIEGEL, 1975) com os valores médios anuais de movimentação de areia, altura e concentração de sódio no lençol freático, para cada área onde havia pares de estimativas

RESULTADOS

As médias anuais da concentração de sódio no lençol freático (Fig. 1a) e de movimentação de areia (Fig. 1b) das dunas frontais foram significativamente maiores do que das demais dunas (respectivamente, $F = 105.1$, $P < 0.001$ e $F = 11.5$, $P < 0.001$). A média anual da altura do lençol freático (Fig. 1c) atingiu profundidades superiores a 3 m para os pontos mais elevados das dunas frontais, enquanto não ultrapassou a 2 m abaixo da superfície nas dunas estabilizadas mais afastadas da praia, aflorando nos brejos durante os meses de junho a outubro de 1982 e fevereiro de 1983, devido à grande quantidade de chuvas. A biomassa aérea viva do *Andropogon* variou significativamente ao longo da transversal ($F = 3.90$, $P < 0.001$), ocorrendo maiores biomassas nos brejos (Fig. 1d). Esta distribuição demonstrou-se significativamente correlacionada, respectivamente de maneira positiva e negativa, com as médias anuais da altura ($P < 0.01$) e concentração de sódio ($P < 0.10$) no lençol freático (Tab. 1).

A análise através de regressão múltipla das variáveis que contribuíram para a biomassa aérea do *Andropogon*, demonstrou que a densidade das hastes apresentou uma maior contribuição à variação da biomassa, com 51% da variação total, enquanto a altura média das hastes contribuiu com 36% da variação total (Tab. 2).

A biomassa aérea viva do *Andropogon* demonstrou uma variação sazonal significativa apenas no quadrado permanente do brejo, onde ocorreu um pico de biomassa entre novembro de 1982 e janeiro de 1983 (Fig. 2).

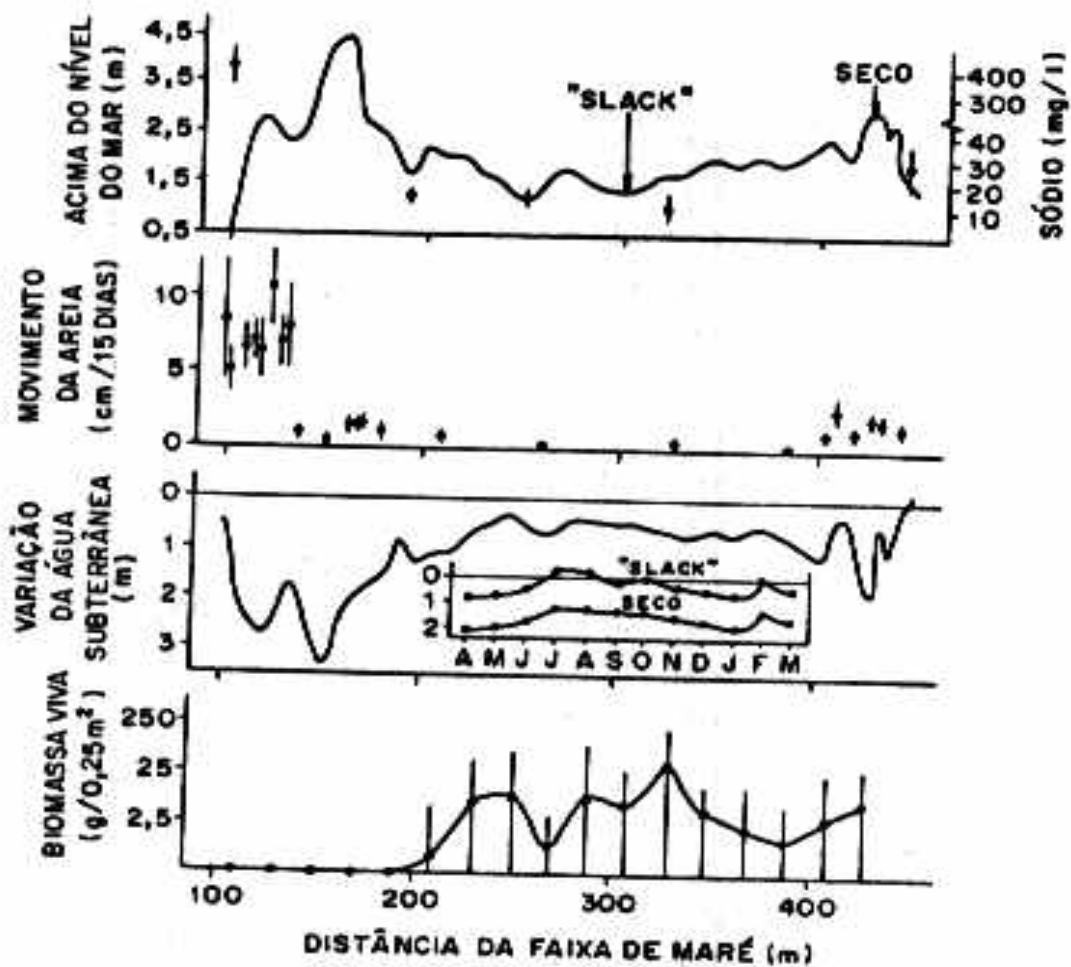


Figura 1 - (A) topografia, posicionamento dos quadrados permanentes de *Androtrichum* e concentrações médias anuais de sódio no lençol freático em 5 pontos; (B) médias anuais da movimentação de areia; (C) nível médio anual estimado do lençol freático; (D) médias e amplitude de variação da biomassa aérea viva do *Androtrichum* ao longo das dunas estudadas.

Tabela 1 - Coeficientes de correlação não-paramétrico de Spearman (r) entre a biomassa aérea viva do *Androtrichum* e as médias anuais de alguns fatores abióticos ao longo de uma transversal (SIG. = nível de significância; N = número de pares correlacionados).

Variável	r	SIG.	N
Altura do lençol freático	0.846	0.001	17
Concentração de Sódio	-0.718	0.086	5
Novimentação de areia	-0.280	0.189	12

Tabela 2 - Regressão múltipla entre a biomassa aérea do *Androtrichum*, altura média e número de hastes de 18 quadrados de 0.25 m² (b = declividade da reta; r = coeficiente de determinação).

Variável	b	r ² parcial	Estatísticas
Número de hastes	0.478*	0.506	r ² = 0.861
Altura média das hastes (cm)	0.117*	0.355	F = 46.5
Constante	-56.9		N = 18

* significativa ao nível de P < 0.001

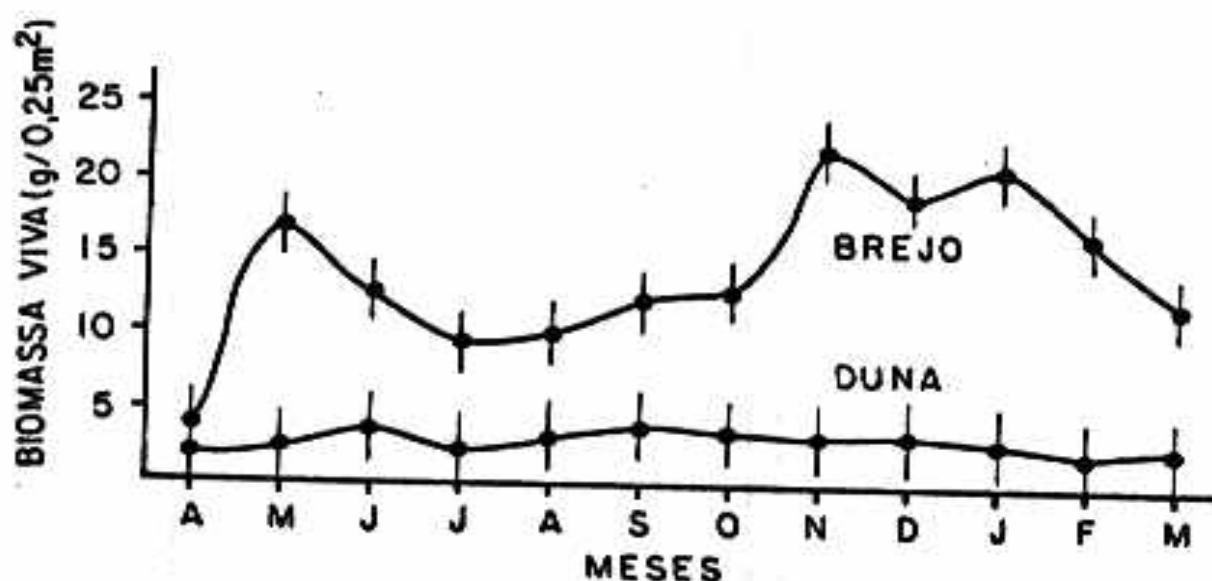


Figura 2 - Biomassa aérea viva de *Androtrichum* estimada para os quadrados permanentes no brejo e duna seca (\pm intervalos de confiança 95%).

Ocorreu uma marcada flutuação sazonal do crescimento das hastes do *Androtrichum*, que foi mais lento durante o inverno, como pode ser observado pelo deslocamento das modas da distribuição de altura durante o ano (Fig. 3). A distribuição de alturas das hastes vivas com e sem flores, demonstrou uma nítida substituição das classes durante o ano. No brejo, o rápido crescimento (até 300 mm/mês) das hastes e uma alta taxa de renovação acarretou contínuas mudanças na estrutura de alturas, sendo a população continuamente rejuvenescida e simétrica (Fig. 3). Nas dunas seca, o crescimento mais lento (até 150 mm/mês) permitiu caracterizar durante a maior parte do ano a presença de uma bimodalidade das classes de freqüência de altura. No entanto, cada moda era composta por diferentes indivíduos a cada época do ano. As hastes maiores que 350 mm, por exemplo, presentes no final do verão de 1983, nasceram em sua maioria entre setembro e outubro de 1982 (Fig. 3). A presença de assimetrias negativas na maior parte do ano, significativamente diferen

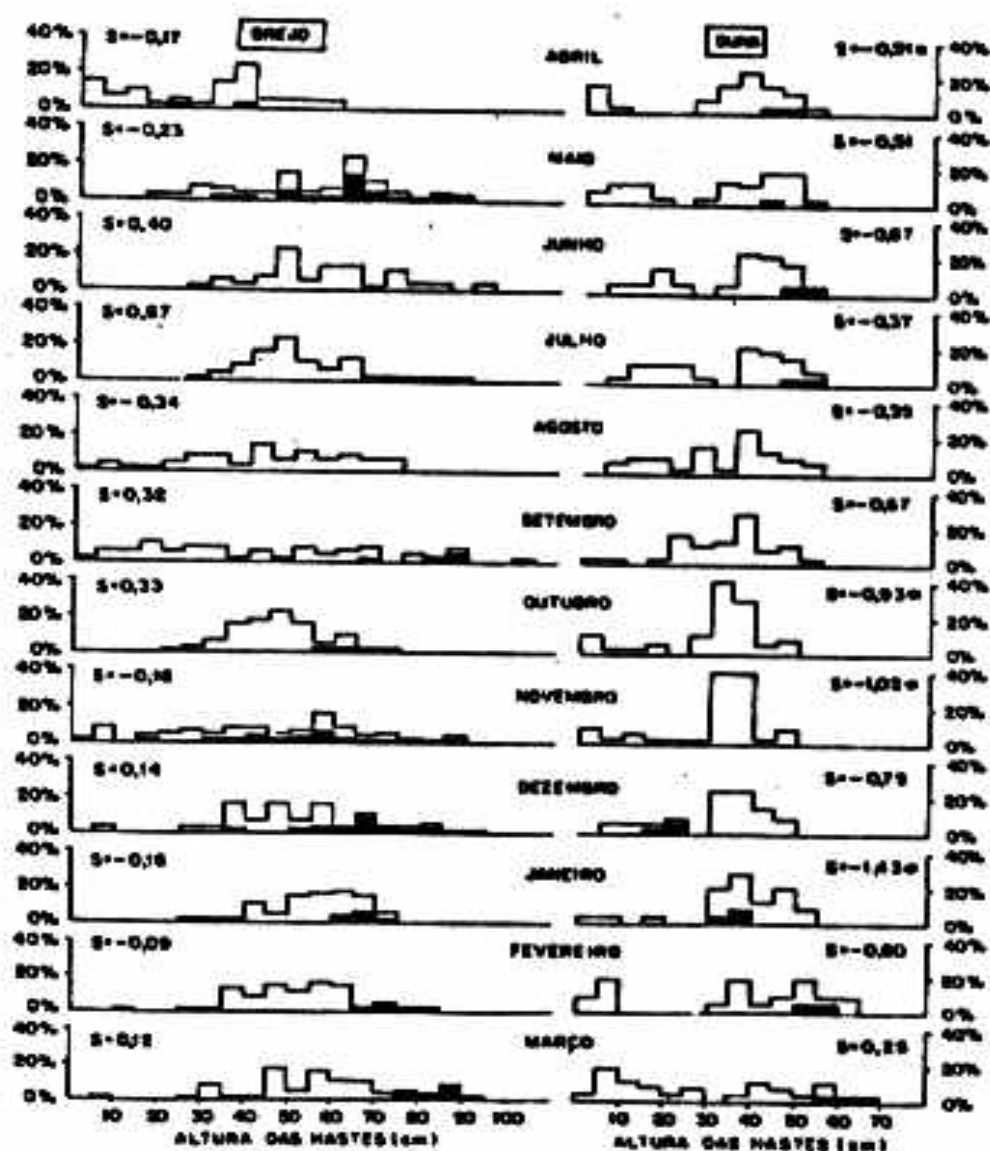


Figura 3 - Distribuições de freqüência das alturas das hastes de *Androtrichum* em quadrados permanentes de brejo e duna seca. Áreas escuras indicam hastes com flores. O número acima e cada distribuição indica seu Momento de Assimetria (* = significante diferente de zero a $P < 0.05$).

tes de zero em abril de 1982 e primavera-início de verão de 1982/83, caracterizou respectivamente, a dominância de classes de altura maiores e nascimentos de novas hastes nestes períodos, sobre a duna seca (Fig. 3). Análise de variância bidirecional da altura das hastes de *Androtrichum*, demonstrou que as hastes do brejo apresentaram uma altura média anual significativamente maior, além de uma variação significativa durante o ano, considerando os dois habitats em conjunto. Entretanto, a interação entre meses e habitats indicou o não paralelismo das variações mensais das alturas das hastes (Tab. 3). Análise de variância unidirecional entre os meses, para cada habitat, demonstrou uma diferença significativa da altura das hastes apenas no brejo, entre abril de 1982 e os demais meses ($F = 14.3, P < 0.01$).

Tabela 3 - Análise de variância bidirecional (TWO-WAY ANOVA) da altura das hastes do *Androtrichum* entre meses do ano e habitats, considerando-se como covariável a presença ou ausência de estruturas reprodutivas.

Fonte de Variação	GL	Quadrado Médio §
COVARIÁVEL		
Presença de flores	1	2.241*
EFEITO PRINCIPAL		
Mês (M)	11	0.629*
Habitats (H)	1	9.421*
INTERAÇÃO M X H	11	0.278*
EXPLICADA	24	0.924*
RESIDUAL	1100	0.063

* Significante ao nível de $P < 0.01$.

§ Análise efetuada após transformação $LG(X)$.

O quadrado permanente de observação do *Androtrichum* no brejo, demonstrou médias de percentagem de hastes vivas com flores ($\bar{X} = 18.4 \pm 3.4\%$) significativamente maior durante o período de floração, do que o quadrado posicionado sobre a duna seca ($X = 9.3 \pm 0.7\%$; $gl = 15$, $t = 6.7$, $P < 0.001$).

As hastes vivas com flores estavam presentes quase durante todo ano, no entanto, a produção de flores não ocorreu durante o inverno. A altura das hastes do *Androtrichum* foi significativamente relacionada à presença de flores (Tab. 3), e as flores só ocorreram em hastes maiores do que 150 mm, sendo que o crescimento basal das hastes possibilita a continuação do crescimento após a floração (Fig. 3). A floração de uma haste de *Androtrichum* constitui um período crítico da vida desta planta. Após a produção de sementes a haste morre. Considerando as taxas de mortalidade, foram estimadas as curvas de "sobrevivência" das plantas originais dos quadrados permanentes (Fig. 4). Estas demonstraram que o tempo de vida das hastes foi muito menor no brejo e a morte em julho de 1982, após o florescimento (Fig. 3). Na duna seca, onde muito poucas hastes floresceram, a sobrevivência se prolonga, com um decaimento praticamente linear no gráfico semi-logarítmico, até a próxima estação de florescimento (Fig. 4).

A Tab. 4 demonstra como a magnitude de variação das densidades das hastes de *Androtrichum* de um ano para o outro foi muito pequena em relação a magnitude total de mortes e nascimentos nos dois habitats, além da maior taxa de renovação no brejo.

As hastes do *Androtrichum* demonstraram uma grande flutuação mensal das taxas de natalidade e mortalidade nos dois quadrados permanentes. No brejo, foram observados os maiores valores e flutuações destas taxas. Apesar de uma relativa estabilidade da densidade populacional, a taxa de mortalidade atingiu um pico entre junho e julho no brejo, após o florescimento. Este pico foi seguido por um período de altas taxas de natalidade e uma taxa de incremento natural po

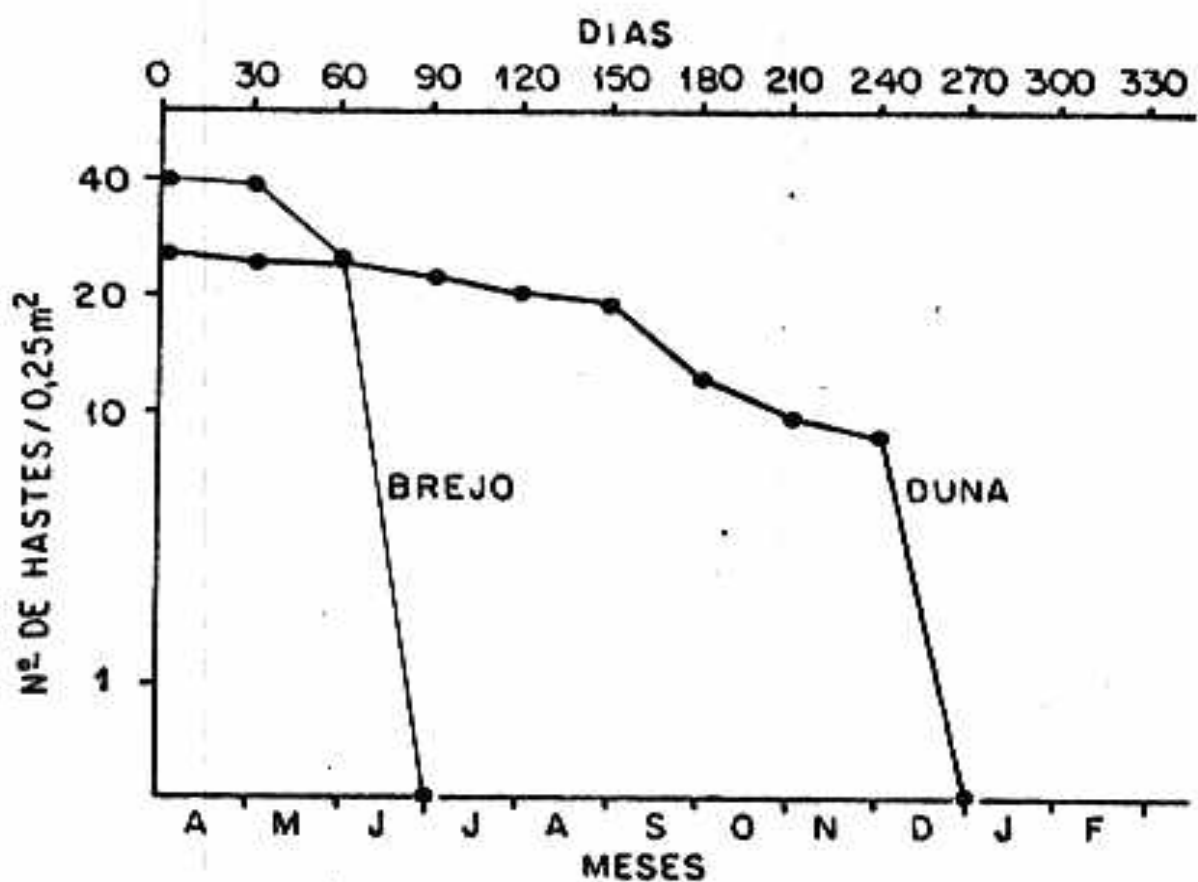


Figura 4 - Curvas de deflexão ("sobrevivência") das hastes originais de *Andropogon* nos quadrados permanentes de brejo e duna seca, durante 1982-1983.

Tabela 4 - Balanço do fluxo de nascimentos e mortes de hastes do *Androtrichum* em quadrados permanentes nos habitats de brejo e de dunas permanentemente secas, no período de 1982-1983.

Variável	Brejo	Duna Seca
(A) Densidade de hastes Abril-82 (N/0.25m ²)	41.0	25.0
(B) Densidade de hastes Março-83 (N/0.25m ²)	55.0	27.0
(C) Diferença (B-A)	+14.0	+ 2.0
(D) Total de nascimentos	150.0	43.0
(E) Total de mortes	136.0	41.0
(F) Média anual da densi- dade (N/0.25m ²)	63.7	29.3
(G) Taxa de renovação (D/F)	2.4	1.5

sitiva, com conseqüente aumento de densidade da população, de julho a novembro (Fig. 5). Na duna seca, a população de *Androtrichum* demonstrou taxas de natalidade e mortalidade mais sincronizadas, ocorrendo um período de taxas de incremento natural positivas no outono, inverno e início da primavera (Fig. 5). Em ambos habitats o período de verão foi caracterizado por taxas de incremento natural negativas e conseqüente diminuição da densidade de hastes (Fig. 5).

A análise de agrupamento dos diferentes caracteres biológicos quantificados para o *Androtrichum*, demonstrou que em ambos habitats: (1) a densidade de hastes e a biomassa aérea correlacionaram-se positivamente ($r > 0.74$), sendo ambas negativamente correlacionadas com a natalidade; (2) a mortalidade e a altura média das hastes foram positivamente

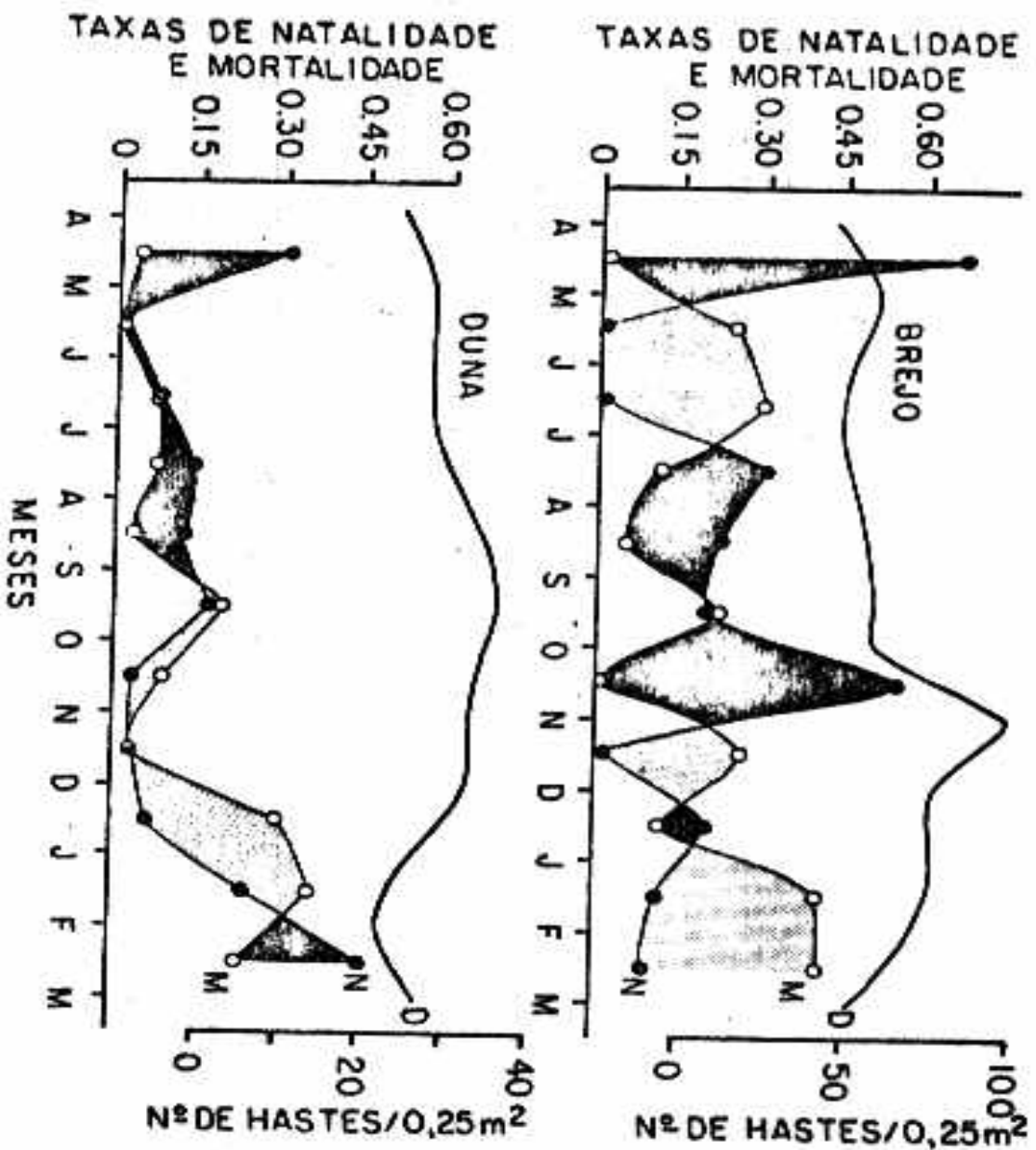


Figura 5 - Variação mensal das taxas de natalidade (ponto cheio) e mortalidade (ponto vazio), e da densidade (linha grossa) de hastes de *Andropogon* nos quadrados permanentes de brejo e duna seca. Áreas escuras indicam taxas positivas de incremento natural das populações.

correlacionadas ($r > 0.62$); (3) a altura (média e moda) correlacionou-se positivamente com a percentagem de hastes com flores ($r > 0.50$). A natalidade apresentou um comportamento distinto em cada habitat, correlacionando-se de maneira positiva com a mortalidade na duna seca ($r = 0.46$), e negativa no brejo ($r = -0.49$). Os parâmetros biológicos demonstraram um maior grau de relacionamento (negativo ou positivo) no habitat de brejo, sendo os agrupamentos, menos discrimináveis na duna seca (Fig. 6).

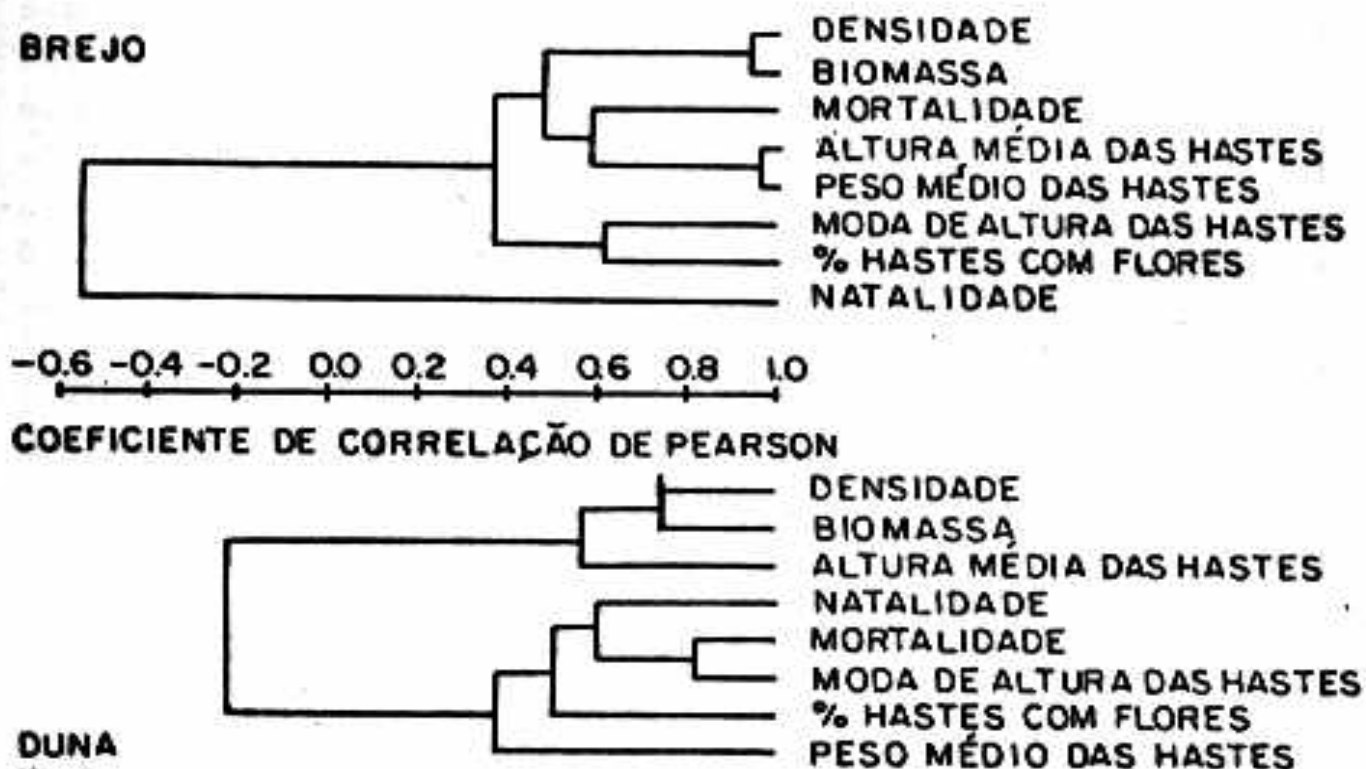


Figura 6 - Análise de Agrupamento através do coeficiente de correlação de Pearson de algumas características morfológicas e taxas populacionais do *Andropogon*, quantificadas durante 1982-1983, no brejo e duna seca.

DISCUSSÃO

O *Androtrichum tryginum* é uma espécie indicadora de umidade (PFADENHAUER & RAMOS, 1979). A correlação positiva significativa da biomassa aérea viva do *Androtrichum* com a altura do lençol freático e a maior abundância, vigor de crescimento e produção de estruturas reprodutivas no brejo, demonstram o ótimo ecológico desta espécie neste habitat. A movimentação de areia e o "spray" marinho representam também importantes fatores que influenciam na distribuição das plantas sobre as dunas costeiras (WILLIS et al., 1959; van der VALK, 1975). O *Androtrichum* é uma planta limitadamente resistente à acumulação de areia, ocorrendo uma resposta de crescimento apical do rizoma frente à acumulação de areia (PFADENHAUER & RAMOS, 1979). Provavelmente, tal resposta é limitada pela altura do lençol freático, pois o *Androtrichum* não ocorre em locais onde o lençol freático atinge uma distância média anual maior do que 2 m da superfície. A ausência do *Androtrichum* nas dunas frontais parece estar relacionada às condições de solo apreciavelmente salino, exposto a salsurges e ao fluxo de areias novas chegadas a praia (WILLIS et al., 1959; COSTA et al., 1984), que possibilitam condições ótimas ao crescimento da gramínea *Panicum racemosum* Spreng, que fixa e acumula areia sobre suas folhas e rizomas com uma magnitude que impossibilita a ocupação desta faixa por outras plantas (COSTA et al., 1984; CORDAZZO, 1985). Tal hipótese é apoiada pela presença do *Androtrichum* em dunas frontais do litoral norte do Rio Grande do Sul, onde o *Panicum racemosum* é encontrado em muito menor abundância (SOARES, 1984).

O *Androtrichum* não sofre grande mortalidade relacionada ao alagamento do brejo. Ocorrendo taxas de incremento natural positivas, com o aumento da densidade de hastes, durante o alagamento de inverno. O sistema de aerênquima muito desenvolvido nas hastes, rizomas e raízes do *Androtrichum*, parece ser a principal adaptação morfológica aos alagamen-

tos periódicos do brejo, possibilitando que a planta mantenha as trocas gasosas e o metabolismo aeróbico das raízes, mesmo sobre condições de virtual eliminação da difusão gasosa ar-sedimento, com o alagamento (DACEY, 1981; DREW, 1983; SCHAT, 1984). O ciclo hidrológico de alagamentos e drenagens do brejo induz alterações nas concentrações de nutrientes disponíveis à planta (DREW, 1983; CARMO & LACERDA, 1984). Durante o alagamento ocorre diluição dos íons e instalação de condições redutoras no sedimento, com a dissolução de cátions como Fe^{+2} , Ca^{+2} e Mg^{+2} . Com a drenagem ocorre a concentração destes cátions, e posteriormente a instalação de condições aeróbicas possibilita a decomposição acelerada do "litter" e a liberação de nutrientes incorporados (CARMO & LACERDA, 1984). O *Androtrichum* apresenta-se bem adaptado a este ciclo hidrológico, explorando a riqueza "momentânea" pós-drenagem para investimento em biomassa aérea. A resistência do *Androtrichum* ao alagamento possibilita a ocupação espacial eficiente durante o inverno e início de primavera, quando possivelmente ocorre um alívio da competição interespecífica com outras espécies perenes de semelhante distribuição no sistema de dunas, porém mais sensíveis ao alagamento, como é o caso do *Hydrocotyle bonariensis* Lam. (COSTA & SEELIGER, no prelo), ou mesmo as várias espécies anuais, cujo estabelecimento é limitado ao final da primavera no brejo, quando as águas já foram drenadas (RANWELL, 1972; CORDAZZO, 1985). A ocupação espacial do brejo garante ao *Androtrichum* acesso à água e nutrientes no verão. Nas dunas secas, as taxas de incremento natural negativas durante o final da primavera e verão refletem o stress hídrico destes períodos, quando o lençol freático atinge seu nível mínimo e ocorrem altas taxas de evapotranspiração (COSTA et al., 1984; CORDAZZO, 1985).

O florescimento das hastes do *Androtrichum* demonstrou-se correlacionado com a altura das hastes. Correlações entre tamanho de partes aéreas e o florescimento têm sido apontadas para diversas plantas herbáceas anuais (SILVERTOWN,

1982), bianuais (HIROSE & KACHI, 1982) e perenes (BASKIN & BASKIN, 1979; BRADBURY, 1981; GRACE & WETZEL, 1981; STEWART & THOMPSON, 1982). Para a maioria das plantas a existência de um tamanho crítico para o florescimento está relacionada ao aumento do tamanho das raízes ou outras estruturas de armazenamento de recursos (Carbohidratos e nutrientes), que podem ser utilizados no desenvolvimento e maturação das sementes (BASKIN & BASKIN, 1979; GRACE & WETZEL, 1981; HIROSE & KACHI, 1982). No entanto, o *Androtrichum* é uma planta rizomatosa, cuja integridade entre as hastes é mantida durante suas vidas e o aumento do tamanho da haste não está diretamente relacionado ao aumento da raiz ou rizoma. Um tamanho mínimo para o florescimento do *Androtrichum*, provavelmente, está mais relacionado ao crescimento basal das hastes e fisiologia do desenvolvimento do meristema dos tecidos reprodutivos. Apesar do *Androtrichum* ser uma planta perene e seus rizomas viverem vários anos, as hastes constituem estruturas monocárpicas, isto é, morrem após florescerem (SILVERTOWN, 1982). Este aspecto do ciclo de vida do *Androtrichum*, induz a diferentes modelos de mortalidade as suas populações, dependendo da maior ou menor alocação reprodutiva. No brejo, as melhores condições ecofisiológicas ao desenvolvimento do *Androtrichum* possibilitam um maior vigor de crescimento, e que uma maior fração da população de hastes floresça. Neste habitat, as hastes presentes no início do estudo demonstraram uma curva de deflexão ("sobrevivência") convexa ou de assimetria negativa (tipo I das curvas de DEEVEY, 1947), que reflete uma alta taxa de mortalidade nos estágios finais da vida. Este tipo de curva é característico de plantas anuais (HARPER, 1977; SILVERTOWN, 1982) e/ou monocárpicas (BASKIN & BASKIN, 1979), que também morrem após florescerem e frutificarem. Nas dunas secas, considerando que a maioria das hastes presentes no final do verão nasceram na primavera do ano anterior, podemos estimar que as hastes de *Androtrichum* vivem até 12 meses. O ajuste da curva de deflexão é próximo de uma reta (Curva do tipo II), o que indica que as hastes

são susceptíveis a igual intensidade de mortalidade ao longo de seu ciclo de vida ou forças seletivas concentradas no estágio central da vida (HARPER, 1977; BASKIN & BASKIN, 1979). Este decaimento segundo uma curva exponencial negativa, tem sido atribuído a hastes de espécies rizomatosas (SARUKHÂN & HARPER, 1973; NOBLE et al., 1979). Este tipo de curva de mortalidade nas dunas secas é certamente o resultado do baixo risco de morte das hastes nos seus estágios iniciais de vida (SARUKHÂN & HARPER, 1973) e da pequena fração de hastes do *Androtrichum* que florescem.

O hábito perene apresenta-se dentro de um contínuo com dois extremos, isto é, onde a evolução tem por pressão de seleção o ganho em altura, ou onde a evolução é dominada por pressões de seleção para expansão lateral, para limites vazios de água e reservas de nutrientes (HARPER, 1977; NOBLE et al., 1979). A utilização pelo *Androtrichum* do aumento da densidade de hastes mais do que do aumento da altura média das hastes para obtenção de maior biomassa aérea (com conseqüente aumento do "fitness"), parece caracterizar a dominância ambiental da pressão de seleção para expansão lateral. Tal hábito de crescimento é comum nas dunas costeiras (NOBLE et al., 1979; CORDAZZO, 1985; BERNARDI et al., no prelo), ambiente pobre em nutrientes, principalmente N P K (WILLIS et al., 1959; RANWELL, 1972; van der VALK, 1975). Isto é previsível no caso do *Androtrichum*, devido a inexistência de uma espécie que o suplante na altura de suas partes aéreas, e que poderia competir por luz nos habitats do sistema de dunas estudado.

O relacionamento negativo em ambos habitats entre densidade-biomassa e taxa de natalidade, demonstrado na análise de agrupamento, sugere a existência de um mecanismo densidade-dependente de limitação dos nascimentos. O maior grau de associação negativa da natalidade com diversos fatores aparentemente densidade-dependentes, no brejo, é provavelmente devido ao maior nível de interações intraespecíficas, com o maior vigor de crescimento das hastes em seu habitat

central ou típico ("sensu" GRANT & ANTONONOVIS, 1978), e/ou interespecíficas, com a maior diversidade e biomassa de espécies associadas no brejo e conseqüente participação dos recursos. Muitas evidências recentemente acumuladas, sugerem que a competição intraespecífica entre hastes de uma mesma genet ou de genets diferentes vizinhos, em plantas herbáceas clonais de expansão lateral, ocorre em baixo nível (HUTCHINGS, 1983). No entanto, a curta distância (de 2 a 4 cm) entre hastes originadas de botões germinativos dos rizomas do *Andropogon* (PFADENHAUER & RAMOS, 1979), poderia resultar numa maior interação entre as hastes (BULOW-OLSEN et al., 1984) e o aumento da densidade poderia limitar o número de nascimentos, através da redução da produção (ERICKSSON, 1985; BISHOP & DAVY, 1985) e/ou crescimento (BULOW-OLSEN et al., 1984) de meristemas apicais dos rizomas.

WATKINSON et al. (1979) sugere para hastes de plantas rizomatosas perenes, que o nascimento de novos indivíduos produz uma demanda de recursos dos indivíduos velhos, que morreriam à medida que estes recursos escasseiam. Tal idéia está intimamente ligada ao conceito de capacidade de suporte do ambiente, e poderia explicar o sincronismo entre taxas de natalidade e mortalidade observado em várias espécies rizomatosas perenes (SARUKHÁN & HARPER, 1973; NOBLE et al., 1979; WATKINSON et al., 1979; SILVERTOWN, 1982). No entanto, a hipótese de WATKINSON et al. (1979) teria como corolário obrigatório a densidade-dependência da mortalidade e da natalidade, o que certamente não é o caso do *Andropogon*, cuja mortalidade como foi apontada anteriormente é mais dependente do amadurecimento das estruturas reprodutivas do que da densidade, como qualquer outra espécie perene monocárpica ou que possua ramets monocárpicos. O sincronismo entre natalidade e mortalidade seria esperado no habitat onde uma menor fração da população da planta monocárpica florescesse, como ocorre com o *Andropogon* na duna seca. No brejo, a grande taxa de mortalidade pós-florescimento das hastes do *Andropogon* acarreta uma redução da demanda mútua de

nutrientes, colocando à disposição dos rizomas uma maior quantidade de recursos por indivíduo. Assim, mesmo que a planta aloque a mesma quantidade de recursos que destinava à reprodução vegetativa, a taxa de natalidade aumentará (GADGIL & SOLBRIG, 1972). Sob estas condições o relacionamento da natalidade e mortalidade não seria necessariamente sincronizado ou mesmo tenderia mais ao antagonismo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BASKIN, J.M. & BASKIN, C.M. Studies on the autoecology and population biology of the weedy monocarpic perennial, *Pastinaca sativa*. *J. Ecol.*, 67: 601-610, 1979.
- BERNARDI, H.; CORDAZZO, C.V.; COSTA, C.S.B. Efeito de resacas sobre *Blutaparon portulacoides* (St. Hill.) Mears, nas dunas costeiras do sul do Brasil. (*Ci. e Cult.* - no prelo).
- BISHOP, G.F. & DAVY, A.J. Density and the commitment of apical meristems to clonal growth and reproduction in *Hieracium pillosella*. *Oecologia*, Berlin, 66: 417-22, 1985.
- BRADBURY, I.K. Dynamics, structure and performance of shoot populations of rhizomatous herb *Solidago canadensis* L. in abandoned pastures. *Oecologia*, Berlin, 61: 383-7, 1981.
- BROWER, J.E. & ZAR, J.H. *Field and laboratory methods for general ecology*. Dubuque, Brown Company Publishers, 1977. 194p.
- BULOW-OLSEN, A.; HAMILTON, N.R.S.; HUTCHINGS, M.J.A. A study of growth form in genets of *Trifolium repens* L. as affected by intra and interplant contacts. *Oecologia*, Berlin, 61: 383-7, 1984.

- CABRERA, A.L. *Androtrichum* Brong. In: _____ *Flora de la provincia de Buenos Aires*. Buenos Aires, INTA, 1968. 548-64.
- CARMO, M.A.M. & LACERDA, L.D. Limnologia de um brejo de dunas em Maricá-RJ. In: LACERDA, L.D.; ARAUJO, D.S.D.; CERQUEIRA, R.; TURQC, B., eds. *Restingas: origem, estrutura, processos*. Niterói, CEUFF, 1984. p. 455-60.
- CORDAZZO, C.V. *Taxonomia e ecologia de vegetação de dunas costeiras ao sul do Cassino (RS)*. Rio Grande, FURGS, 1985. (Dissertação)
- CORDAZZO, C.V. & SEELIGER, U. Composição e distribuição da vegetação nas dunas costeiras ao sul de Rio Grande (RS). *Ci. e Cult.*, 39 (3), 1987.
- COSTA, C.S.B. & SEELIGER, U. Demografia de folhas de *Hydrocotyle bonariensis* Lam., uma planta herbácea rizomatosa perene, nas dunas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. (*Rev. Bras. Bot.* - no prelo)
- COSTA, C.S.B.; SEELIGER, U.; CORDAZZO, C.V. Aspectos da ecologia populacional do *Panicum racemosum* Spreng. nas dunas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. In: LACERDA, L.D.; ARAUJO, D.S.D.; CERQUEIRA, R.; TURQC, B., eds. *Restingas: origem, estrutura, processos*. Niterói, CEUFF, 1984. p. 395-411.
- COWARDIN, L.M.; CARTER, F.C.; COLET, F.C.; LARSE, E.T. Classification of wetlands and deep water habitats of the United States. *US Fish Wildl. Serv. Biol. Serv. Program. FWS/OBS-79/31*, 1979. p. 1-103.
- DACEY, J.W.H. How aquatic plants ventilate. *Oceanus*, 24: 43-51, 1981.
- DEEVEY, E.S. Life tables for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.*, 22: 283-314, 1947.

- DREW, M.C. Plant injury and adaptation to oxygen deficiency in the root environment: a review. *Plant Soil*, 75: 179-99, 1983.
- ERIKSSON, O. Reproduction and clonal growth in *Potentilla anserina* L. (Rosaceae): The relation between growth form and dry weight allocation. *Oecologia*, Berlin, 66: 373-80, 1985.
- GADGIL, M. & SOLBRIG, O.T. The concept of r- and K- selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.*, 106: 14-31, 1972.
- GRACE, J. & WETZEL, R.G. Effects of size and growth rate on vegetative reproduction in *Typha*. *Oecologia*, Berlin, 50: 158-61, 1981.
- GRANT, M.C. & ANTONOVICS, J. Biology of ecologically marginal populations of *Anthoxanthum odoratum* I. Phenetics and dynamics. *Evolution*, 32: 822-38, 1978.
- HARPER, J.L. *Population biology of plants*. London, Academic Press, 1977. 892p.
- HAY, J.D.; HENRIQUES, R.P.B.; COSTA, S.R.A. Uma avaliação preliminar da possibilidade de usar equações de regressão para estimativas da biomassa na restinga. *Rev. Bras. Bot.*, 5: 33-6, 1982.
- HIROSE, T. & KACHI, N. Critical plant size for flowering in biennials with special reference to their distribution in a sand dune system. *Oecologia*, Berlin, 55: 281-4, 1982.
- HUTCHINGS, M.J. Some statistical problems associated with determinations of population parameters for herbaceous plants in the field. *New Phytol.*, 74: 349-63, 1975.
- HUTCHINGS, M.J. Shoot performance and population structure

in pure stand of *Mercurialis perennis* L., a rhizomatous perennial herb. *Oecologia*, Berlin, 58: 260-4, 1983.

NOBLE, J.C.; BELL, A.D.; HARPER, J.L. The population biology of plants with clonal growth I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *J. Ecol.*, 67: 983-1008, 1979.

ODUM, E.P. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia, W.B. Saunders Company, 1971. 574p.

PFADENHAUER, J. Contribuição ao conhecimento da vegetação e de suas condições de crescimento nas dunas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev. Bras. Biol.*, 38: 827-36, 1978.

_____. Die vegetation der kustendunen von Rio Grande do Sul, sul brasiliens. *Phytoecossosose*, 8: 321-64, 1980.

PFADENAHUER, J. & RAMOS, R.F. Um complexo de vegetação entre dunas e pântanos próximos a Tramandaí, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iher. Bot.*, 25: 17-26, 1979.

PIANKA, E.R. *Ecologia evolutiva*. Barcelona, Omega, 1982. 365p.

RANWELL, D.S. *Ecology of salt marshes and sand dunes*. London, Chapman and Hall, 1972. 258p.

ROMESBURG, H.C. *Cluster analysis for researchers*. Belmont, Lifetime Learning Publications, 1984. 334p.

SARUKHÂN, J. & HARPER, J.L. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.*, 61: 675-716, 1973.

SCHAT, H.A. A comparative ecophysiological study on the effects of waterlogging and submergence on dune slack

- plants: growth, survival and mineral nutrition in sand culture experiments. *Oecologia*, Berlin, 62: 279-86, 1984.
- SIEGEL, S. *Estatísticas não paramétricas*. São Paulo, McGraw-Hill do Brasil, 1975. 350p.
- SILVERTOWN, J.W. *Introduction to plant population ecology*. New York, Longman, 1982. 209p.
- SNEDECOR, G.W. & COCHRAN, W.G. *Metodos estadísticos*. Mexico, CECSA, 1979. 703p.
- SOARES, J.J. Levantamento fitossociológico de uma faixa litorânea do Rio Grande do Sul entre Tramandaí e a Praia do Barco. In: LACERDA, L.D.; ARAUJO, D.S.D.; CERQUEIRA, E.; TURCQ, B., eds. *Restingas: origem, estrutura, processos*. Niterói, CEUFF, 1984. p. 381-94.
- SOKAL, R. & ROLFH, F.L. *Biometry*. San Francisco, W.H. Freeman, 1969. 776p.
- STEWART, A.J.A. & THOMPSON, K. Reproductive strategies of six herbaceous perennial species in relation to a successional sequence. *Oecologia*, Berlin, 62: 269-72, 1982.
- van der VALK, A.G. The floristic composition and structure of foredune plant communities of Cape Hatteras National Seashore. *Ches. Sci.*, 16: 115-26, 1975.
- WATKINSON, A.R.; HUISKES, A.H.L.; NOBLE, J.C. The demography of sand dune species with contrasting life cycles. In: JEFFERIES, R.L. & DAVY, A.J., eds. *Ecological processes in coastal environments*. London, Blackwell, 1979. p. 95-112.
- WILLIS, A.J.; FOLKES, B.F.; HOPE-SIMPSON, J.F.; YEMM, E.W. Branton Burrows: The dune systems & its vegetation I.

J. Ecol., 47: 1-24, 1959.

WONNACOTT, T.H. & WONNACOTT, R.J. *Introdução a estatística*.
Porto Alegre, Livros Técnicos e Científicos, 1980. 589p.

ENDEREÇO DOS AUTORES

COSTA, C.S.B.; SEELIGER, U. e CORDAZZO, C.V.
Universidade do Rio Grande
Laboratório de Botânica Marinha
Departamento de Oceanografia
96200 Rio Grande do Sul - RS