

Cadernos de Botânica n.º 5



ECOLOGIA DAS FLORESTAS DE JUNIPERUS DOS AÇORES

RUI BENTO ELIAS
EDUARDO DIAS

Angra do Heroísmo
2008

EDIÇÃO

AUTORES

Rui Bento Elias

Eduardo Dias

FOTOGRAFIAS

Base de imagens ATLÂNTIDA: Rui Bento Elias (RE), Eduardo Dias (ED), Fernando Pereira (FP).

IMAGENS DIGITALIZADAS

Laboratório de Botânica, Herbário da Universidade dos Açores (AZU).

DESING, PAGINAÇÃO E REVISÃO

Eduardo Dias e Rui Elias.

EDIÇÃO

HERBÁRIO DA UNIVERSIDADE DOS AÇORES (AZU)

Departamento de Ciências Agrárias, Terra-chã, 9700 Angra do Heroísmo, Açores, Portugal.

I S B N : 978-989-630-978-7

Depósito Legal: 275850/08

FINANCIAMENTO

Investigação e trabalhos de campo:

Projectos LIFE (2B4 - 3200/96/540)

Direcção Regional dos Recursos Florestais

Universidade dos Açores

Financiamento da Edição

Direcção Regional da Ciência e Tecnologia



Governo dos Açores

Impressão: AZU, 750 exemplares

Cadernos de Botânica n.º 5

Estudos científicos realizados no âmbito da implementação da Rede NATURA 2000 nos Açores
EDITOR: Eduardo Dias

ECOLOGIA DAS FLORESTAS DE JUNIPERUS DOS AÇORES

RUI BENTO ELIAS
EDUARDO DIAS



Edição
Herbário da Universidade dos Açores
Angra do Heroísmo
2008



Bosque de cedros com turfeira. Formações de montanha encharcadas, onde a estrutura de copas emergentes, por entre os nevoeiros permanentes, de *Juniperus brevifolia* confere uma imagem única, só possível nos planaltos mais abrigados (ED).

Capa:

Ramo de *Juniperus brevifolia*, onde se evidencia a características de folhas breves (curtas), atípicas neste género, e uma possível adaptação aos ventos quase permanentes dos Açores.

Capa interior:

A extraordinária adaptação do *Juniperus brevifolia* aos ventos, também na elasticidade dos ramos e estrutura da copa permite-lhe colonizar áreas de ventos intensos onde toma, então, aspectos dramáticos.



*Parece-nos claro que *J. brevifolia* é de facto uma espécie-chave das comunidades florestais de montanha dos Açores. O seu declínio teria consequências graves nos ecossistemas naturais, na qualidade e quantidade dos recursos hídricos, nos solos e na flora e fauna insulares. A conservação e ampliação das florestas naturais de *Juniperus* constituem certamente uma aposta, não apenas na melhoria da qualidade dos ecossistemas naturais, mas também da qualidade de vida de todos os que vivem e visitam os Açores.*



Ecologia das florestas de *Juniperus* dos Açores

Rui Bento Elias & Eduardo Dias

Departamento de Ciências Agrárias, Universidade dos Açores

Centro de Investigação em Tecnologias Agrárias dos Açores (CITA-A), Centro do Clima Meteorologia e Mudanças Globais (C-CMMG), Gabinete de Ecologia Vegetal e Aplicada (GEVA)

RESUMO

O presente trabalho pretende responder a várias questões relativas à ecologia das florestas de *Juniperus* dos Açores: Quais são as condições e recursos ambientais limitantes da distribuição e abundância de *Juniperus brevifolia*? Que adaptações morfológicas possui à variabilidade espacial e temporal das condições e recursos ambientais, na área de distribuição? Quais são as estratégias de regeneração das espécies arbóreas destas florestas? Qual é o papel dos distúrbios na regeneração das florestas de *Juniperus-Laurus*, das florestas de *Juniperus-Ilex* e dos bosques de *Juniperus-Sphagnum*? Como estão organizadas espacialmente as espécies arbóreas nas florestas de *Juniperus*? As respostas a estas questões visam clarificar duas dúvidas principais: (1) As florestas de *Juniperus* possuem elevada estabilidade, sendo a competição uma importante força estruturadora ou, pelo contrário, nestas comunidades os distúrbios desempenham um papel importante, diminuindo a força das interações competitivas? (2) Qual a importância de *J. brevifolia* na vegetação natural dos Açores?

J. brevifolia distribui-se actualmente por todas as ilhas dos Açores, com excepção da Graciosa. No entanto, em Santa Maria a espécie está à beira da extinção e nas restantes ilhas a sua distribuição actual é certamente muito menor do que a distribuição potencial, particularmente em São Miguel, no Faial e no Corvo. No Pico e São Jorge, em grande parte da área de ocorrência, as comunidades de *J. brevifolia* estão extremamente fragmentadas devido à implantação de pastagens. Nas ilhas Terceira e Flores encontram-se as últimas grandes áreas naturais ocupadas por comunidades dominadas por esta espécie, principalmente acima dos 500 m de altitude. *J. brevifolia* atinge a sua máxima expressão entre os 500 e 1000 m de altitude e a sua distribuição geográfica potencial é limitada apenas acima dos 1500 m, na ilha do Pico, provavelmente devido às baixas temperaturas associadas à queda de neve frequente no Inverno. Por outro lado, entre os 1100 e 1500 m e entre os 100 e 400 m de altitude as condições e recursos ambientais e as interferências competitivas, respectivamente, poderão estar na origem da limitação na abundância da espécie. A elevada variabilidade morfológica de *J. brevifolia* é indicadora do seu grau de adaptação às condições e recursos ambientais dos Açores. As populações costeiras exibem características xeromórficas, como resultado das elevadas temperaturas e reduzida precipitação das zonas próximas do mar. As populações de montanha apresentam indivíduos com adaptações à elevada exposição e precipitação, temperaturas baixas e deficiência de nutrientes. As características das populações de meia altitude são claramente mesofíticas e expressam condições ambientais mais propícias ao desenvolvimento e boa disponibilidade de recursos.

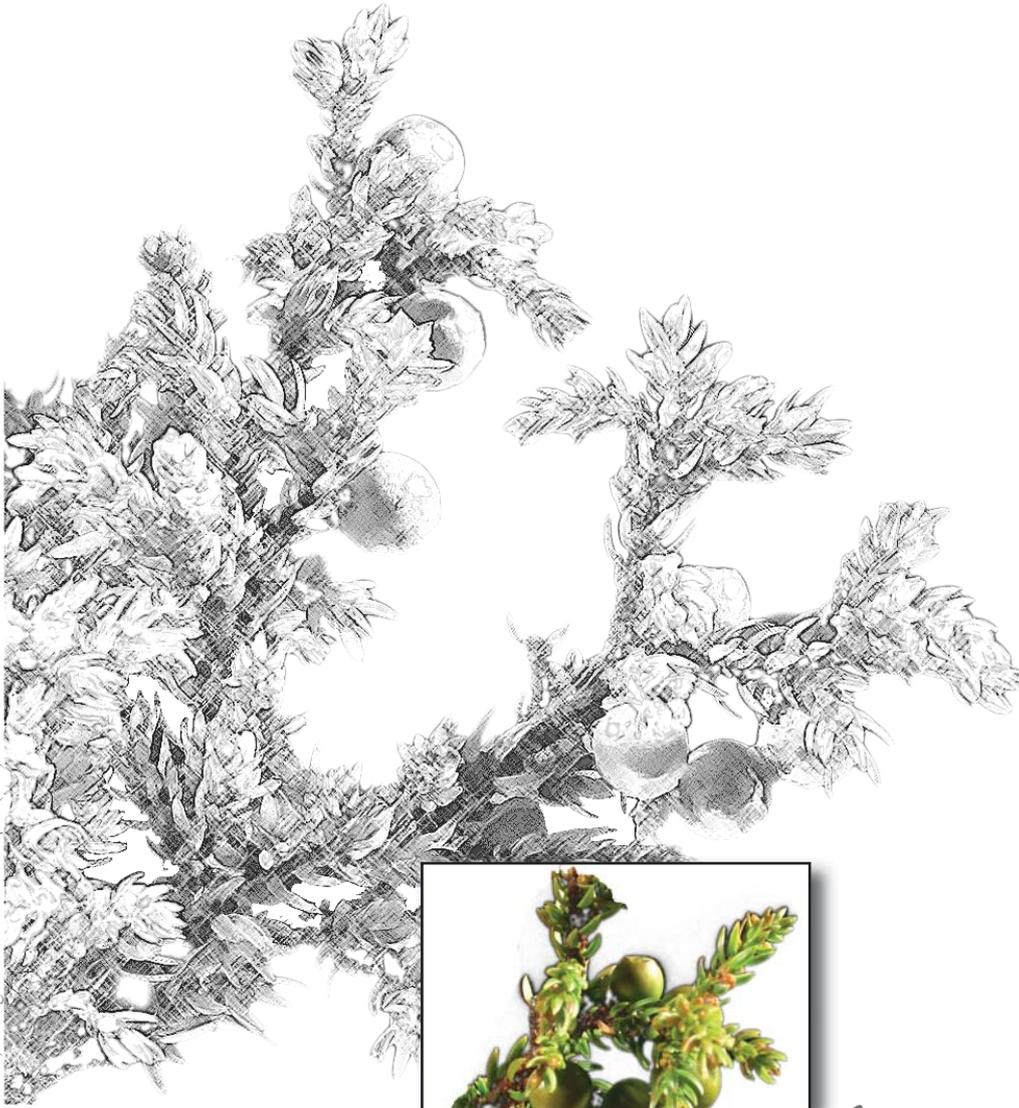
As florestas de *Juniperus-Laurus* possuem uma dinâmica de clareira associada à existên-

cia de distúrbios de pequena dimensão, que originam a formação de clareiras. Estas aberturas no copado constituem um importante factor de manutenção da diversidade arbórea. As cinco espécies arbóreas destas florestas possuem distintas estratégias de regeneração: Pioneira (*Erica azorica*); Pioneira persistente (*J. brevifolia*); Madura (*Ilex azorica*); Primária (*Frangula azorica*); Primária facultativa (*Laurus azorica*). As florestas de *Juniperus-Ilex* possuem uma dinâmica cíclica de clareira (dinâmica de mosaico ou ciclo florestal) com origem na senescência e morte de indivíduos da mesma *cohort* de *J. brevifolia*. A diversidade, estrutural e florística, observada nestas florestas corresponde a um mosaico composto por diferentes fases do ciclo florestal: Clareira; Construtiva; Madura; Degenerativa inicial; Degenerativa final. Nas populações de *J. brevifolia* a dinâmica de mosaico tem origem na senescência e morte das *cohorts*. Nas populações de *I. azorica* esta dinâmica parece ser imposta pela morte das *cohorts* de *J. brevifolia*. Nos bosques de *Juniperus-Sphagnum* ocorrem distúrbios de grande dimensão, sob a forma de deslizamentos de terra. Após a ocorrência de um deslizamento iniciam-se sucessões primárias, nos topos, e secundárias, nas vertentes e bases. As sucessões primárias são compostas por quatro fases: Pioneira; Inovação; Construtiva; Madura. Os dois processos successionais (primário e secundário), no que respeita à estrutura das populações de *J. brevifolia*, são semelhantes. No entanto, ao nível florístico existem algumas diferenças principalmente na fase pioneira das bases dos deslizamentos. A consequência mais imediata dos deslizamentos de terra é catastrófica, devido à eliminação de toda a biomassa vegetal. No entanto, estes distúrbios naturais possibilitam uma regeneração massiva de *J. brevifolia* e aumentam a diversidade florística, estrutural e da paisagem.

Com excepção de *L. azorica*, os juvenis das espécies arbóreas possuem uma distribuição maioritariamente agregada, como resultado da influência de vários factores, como a dependência de clareiras para a germinação e recrutamento de novos indivíduos, a heterogeneidade ambiental, o tipo de dispersão e chuva de sementes e a formação de bancos de imaturos. Pelo contrário, com excepção de *E. azorica*, os adultos das espécies arbóreas demonstram uma distribuição predominantemente aleatória. *E. azorica* é a única espécie cujos adultos não possuem qualquer associação positiva forte com os juvenis das outras espécies. Existe um padrão de aumento do número de fortes associações positivas com o aumento da escala analisada. A organização espacial das espécies é, em grande medida, independente do tipo de comunidade, no entanto, factores locais relacionados com distúrbios e heterogeneidade ambiental podem modificar os padrões espaciais observados.

O efeito da insularidade, as exigências ambientais das espécies e a competição têm um papel importante na forma como são estruturadas as florestas de *Juniperus*. No entanto, as comunidades de montanha estão sujeitas a vários tipos de distúrbio, bióticos e/ou abióticos, de pequena, média ou grande dimensão, que constituem fontes permanentes de instabilidade. De facto, todas as comunidades estudadas possuem, em diferentes graus, dinâmicas associadas a distúrbios. A principal consequência da acção dos distúrbios diz respeito à alteração dos parâmetros ambientais e diminuição da força das interacções competitivas, favorecendo a regeneração daquelas espécies arbóreas que necessitam da libertação de recursos providenciada pela abertura de clareiras (exs. *J. brevifolia*, *E. azorica*, *L. azorica* e *F. azorica*). Parece-nos claro que *J. brevifolia* é de facto uma espécie-chave das comunidades florestais de montanha dos Açores. O seu declínio teria consequências graves nos ecossistemas naturais, na qualidade e quantidade dos recursos hídricos, nos solos e na flora e fauna insulares. A conservação e ampliação das florestas naturais de *Juniperus* constituem certamente uma aposta, não apenas na melhoria da qualidade dos ecossistemas naturais, mas também da qualidade de vida de todos os que vivem e visitam os Açores.

Ramo de *Juniperus brevifolia* de um indivíduo fêmea, com gábulas em maturação (ED).



Índice

Índice

Introdução geral 3

Estrutura das comunidades	4
Equilíbrio vs não equilíbrio	5
Nicho de regeneração	5
Distúrbios	6
Enquadramento e objectivos	8
Referências bibliográficas	9

Distribuição e abundância de *Juniperus brevifolia* (Seub.) Antoine 11

Introdução	13
Distribuição de <i>Juniperus brevifolia</i>	14
Abundância e frequência de <i>Juniperus brevifolia</i> em função da altitude	17
Referências bibliográficas	19

Amplitude ecológica de *Juniperus brevifolia* (Seub.) Antoine 21

Introdução	23
Métodos	24
Áreas de estudo	24
Recolha de dados	26
Análise dos dados	28
Resultados	30
Condições e recursos ambientais limitantes	30
Variabilidade morfológica	32
Discussão	35
Condições e recursos ambientais limitantes	35
Variabilidade morfológica	37
Conclusões	38

Referências bibliográficas	39
Anexo	41

Dinâmica de clareira e estratégias de regeneração nas florestas de *Juniperus-Laurus* 45

Introdução	47
Métodos	48
<i>Área de estudo</i>	48
<i>Recolha de dados</i>	49
<i>Análise dos dados</i>	51
Resultados	52
Discussão	55
Conclusões	58
Referências bibliográficas	60

O Ciclo Florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex* 63

Introdução	65
Métodos	66
<i>Área de estudo</i>	66
<i>O Ciclo florestal</i>	67
<i>Recolha de dados</i>	68
<i>Análise dos dados</i>	70
Resultados	71
Discussão	74
<i>Um modelo do ciclo florestal nas florestas de Juniperus-Ilex</i>	74
Conclusões	80
Referências bibliográficas	81

Impacte de deslizamentos de terra nos bosques de *Juniperus-Sphagnum* 85

Introdução	87
Métodos	89

<i>Área de estudo</i>	89
<i>Recolha de dados</i>	89
<i>Análise dos dados</i>	91
Resultados	92
<i>Sucessão primária</i>	92
Discussão	95
<i>Sucessão primária</i>	95
<i>Sucessão primária vs sucessão secundária</i>	98
<i>Impacte dos deslizamentos de terra</i>	99
Conclusões	101
Referências bibliográficas	102

Organização espacial das espécies arbóreas nas florestas de *Juniperus* 105

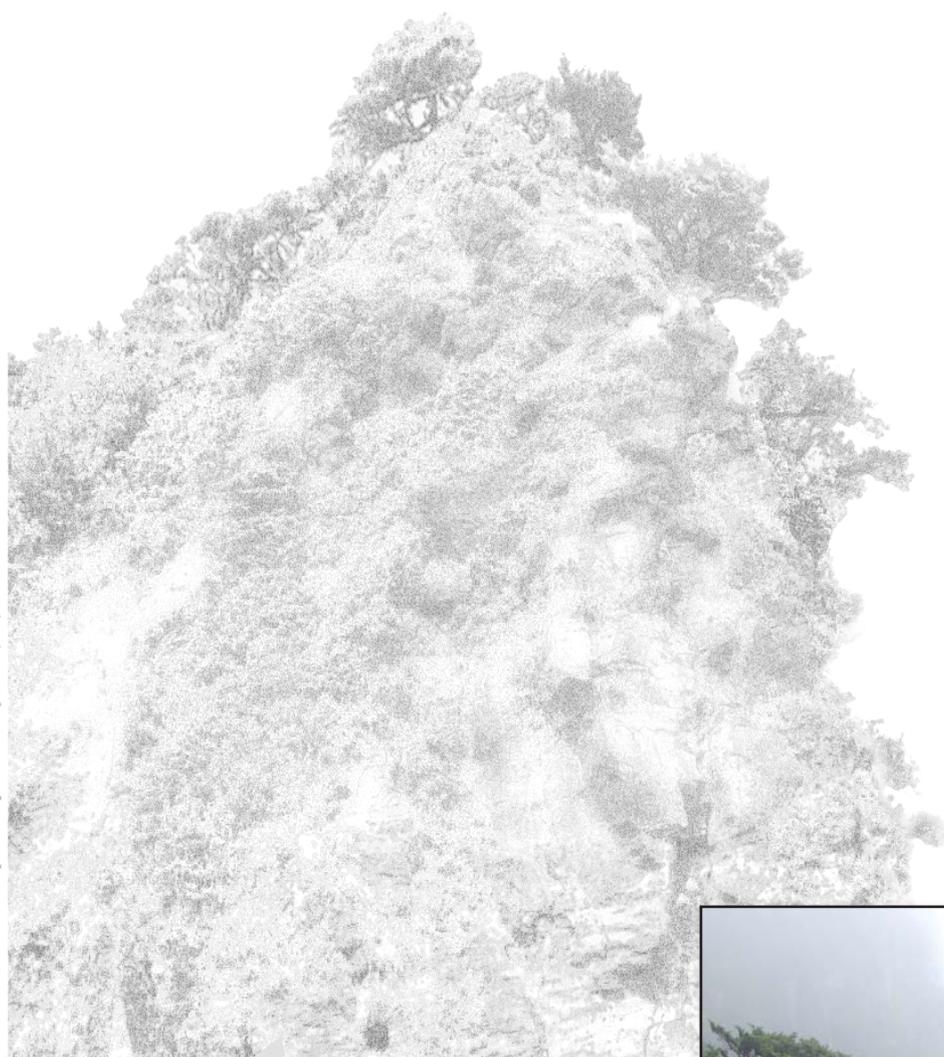
Introdução	107
Métodos	108
<i>Áreas de estudo</i>	108
<i>Recolha de dados</i>	108
<i>Análise dos dados</i>	109
Resultados	110
<i>Distribuição espacial</i>	111
<i>Relações espaciais</i>	111
Discussão	113
<i>Distribuição espacial</i>	115
<i>Relações espaciais</i>	117
Conclusões	118
Referências bibliográficas	118

Conclusões finais 121

<i>Estrutura das comunidades</i>	123
<i>Importância de <i>Juniperus brevifolia</i> na vegetação natural dos Açores</i>	125

A n e x o : CARTAS 127

Habitat de Falésias de interior, dominado por *Juniperus brevifolia* (ED).



CAPÍTULO 1

Introdução geral

2 - Rui B. Elias & Eduardo Dias

Bosques de *Juniperus* nos planaltos montanhosos dos Açores, em ambientes forrados de neveiros, ventos intensos e altos valores de precipitação expressam ainda a paisagem pristina (ED).



Introdução geral

Krebs (1972), forneceu aquela que é uma das definições clássicas de Ecologia: «o estudo científico das interações que determinam a distribuição e abundância dos organismos». Este estudo pode ser realizado a três níveis: indivíduo, população ou comunidade. O primeiro lida com a forma como os indivíduos são afectados pelo (e como afectam) o seu ambiente biótico e abiótico. Ao nível das populações a ecologia lida com a presença ou ausência de determinadas espécies, com a sua abundância ou raridade e com as tendências e flutuações dos seus efectivos. Por último, o estudo da composição, estrutura e transferências de energia e nutrientes, são do âmbito da ecologia das comunidades (Begon et al. 1996a).

Na sua área de distribuição, as espécies possuem muitas vezes uma distribuição unimodal da abundância, ao longo de um gradiente ecológico. Se tomarmos como exemplo a distribuição de uma espécie ao longo de um gradiente altitudinal, em que os factores ambientais limitantes variam de forma contínua, a abundância será maior nos locais mais favoráveis, perto

do centro da área de distribuição, diminuindo gradualmente nos limites, inferior e superior. Existem no entanto excepções a este padrão, por exemplo, quando a variação de um dado factor limitante é descontínua ou multimodal. Alterações abruptas de um factor abiótico podem significar que o ambiente deixa rapidamente de ser favorável, para passar a ser totalmente desfavorável. Por outro lado, a variação multimodal de um ou mais factores ambientais pode causar vários máximos e mínimos de abundância ao longo do gradiente ecológico (Brown 1995).

Para compreendermos a distribuição e abundância das espécies necessitamos de saber, entre outras coisas, (1) os recursos que necessitam, (2) os efeitos das condições ambientais e (3) quais as interações que possuem com indivíduos da mesma e outras espécies. Segundo Begon et al. (1996a), as condições ambientais dizem respeito aos factores abióticos que podem ser modificados pela presença de organismos (ex. temperatura, humidade e pH do solo podem ser alterados debaixo do copado das florestas) mas, ao contrário dos

recursos ambientais, não são consumidos ou usados. A ocorrência de eventos causadores de distúrbios (exs. tempestades, erupções vulcânicas ou furacões) faz parte também do conjunto das condições ambientais. Os recursos ambientais dizem respeito principalmente a tudo o que é necessário para a formação de biomassa corporal e para as actividades metabólicas das espécies (ex. nutrientes minerais e luz, nas plantas), assim como aos locais ou espaços nos quais desenvolvem a suas actividades relacionadas com o ciclo de vida (ex. locais de nidificação, para as aves).

As interacções entre espécies constituem também factores limitantes da distribuição e abundância dos organismos, sendo importantes forças estruturadoras das comunidades. De facto, os organismos vivos podem alterar as condições, adicionar ou subtrair recursos ambientais (ex. a presença de árvores diminui a disponibilidade de luz ao nível do solo). Neste aspecto assume particular importância, para além da predação e herbivoria, a competição, que pode resultar na redução da fecundidade, sobrevivência ou crescimento, como resultado da exploração de um recurso ou da interferência por parte de indivíduos da mesma ou outras espécies. No entanto, as interacções competitivas podem ser modificadas pela acção dos distúrbios, que geralmente alteram as condições e recursos ambientais (Begon et al. 1996a).

Estrutura das comunidades

A descoberta das regras segundo as quais as comunidades são construídas, a partir das populações, constitui um dos muitos desafios da ecologia actual. As exigências ambientais das espécies, a competição, a predação/herbivoria, as flutuações das condições ambientais, os distúrbios, a dimensão e isolamento dos habitats são normalmente considerados como os principais factores estruturadores das comunidades (Begon et al. 1996a, 1996b; Putman 1994). A composição em espécies de uma determinada comunidade é determinada por dois aspectos básicos: (1) que espécies estão disponíveis para inclusão na comunidade e (2) que espécies são seleccionadas a partir daquela pool inicial de candidatos (Putman 1994):

Espécies disponíveis: depende em primeiro lugar das condições e recursos ambientais relativamente aos limites de tolerância específicos e em segundo

lugar da capacidade de atingir o local. De facto, as necessidades ambientais determinam à partida que espécies podem, ou não, fazer parte de uma dada comunidade. Por outro lado, a capacidade de dispersão depende das características da espécie (nomeadamente do tipo de semente e modo de dispersão, nas plantas), da escala das barreiras biogeográficas e da disponibilidade de fontes de propágulos;

Seleccção de espécies: do manancial de propágulos e potenciais colonizadores que chegam a uma comunidade, alguns serão fisiologicamente inapropriados perante as condições ambientais no local e tempo de chegada (apesar de as condições poderem ser alteradas, pela acção das espécies já presentes, tornando-se, posteriormente, mais apropriadas). Entre aqueles que são potencialmente capazes de suportar as condições ambientais, estando disponíveis todos os recursos necessários, alguns serão incapazes de estabelecer populações viáveis devido à presença de predadores, herbívoros ou competidores.

O papel da competição na estruturação das comunidades florestais tem sido destacado por vários autores (exs. Gratzler & Rai 2004; McDonald et al. 2003). A competição inter específica pode desempenhar um papel central, principalmente em situações de maior equilíbrio/estabilidade. Entre as plantas, a competição é um processo cujas consequências dependem da susceptibilidade da planta à interferência aérea e subterrânea, por parte de outras espécies, e dos seus requisitos de luz, temperatura, água, nutrientes e outros recursos (Barnes et al. 1998). No entanto, a importância da competição na estruturação das comunidades pode ser grandemente enfraquecida pela acção dos distúrbios. Por exemplo, Dias (1996) reconhece que os distúrbios, muito frequentes temporal e espacialmente, exercem uma influência determinante na ecologia das comunidades vegetais dos Açores.

Como distúrbio pode ser considerado qualquer acontecimento que remove organismos ou perturba a comunidade, influenciando a disponibilidade de recursos (exs. espaço ou alimento), ou modificando o ambiente físico. Uma consequência geral é provavelmente o aumento de recursos disponíveis que podem ser aproveitados por novos indivíduos (como acontece quando um distúrbio abre uma clareira na floresta que aumenta a disponibilidade de luz) (Begon et al. 1996a). Nos sistemas em equilíbrio a estrutura é ordenada principalmente pelas interacções bióticas (particularmente

a competição) e pela co-evolução entre competidores, mutualistas, predadores e presas. Nos sistemas instáveis a organização depende primariamente das interações das espécies com as condições e recursos ambientais (Putman 1994).

Equilíbrio vs não equilíbrio

O equilíbrio constitui uma questão central na explicação do modo de estruturação das comunidades. De facto, será que as comunidades alguma vez

atingem o equilíbrio na sua composição, estrutura e dinâmica (o culminar da sua evolução e desenvolvimento) ou o processo gradual de interações bióticas e ajustamento contínuo, a caminho de um estado final estável, é sempre interrompido antes de tal equilíbrio ser atingido? Qual a importância de eventos aleatórios e perturbações ambientais periódicas? Grande parte da teoria ecológica dos anos 60 e 70 do século passado baseou-se na suposição de que as comunidades tendiam para o equilíbrio. No entanto, se os eventos que impedem esse equilíbrio são mais comuns do que podíamos pensar então (1) as comunidades estudadas, a partir das quais se retiraram princípios gerais da estrutura e dinâmica, podiam elas próprias não estar em equilíbrio ou, (2) se uma boa parte dos actuais sistemas nunca atingem o equilíbrio então, mesmo que fosse possível enunciar determinadas regras de organização de sistemas estáveis, essas regras não teriam uma aplicação muito generalizada (Putman 1994).

Provavelmente será errado justificar a estrutura das comunidades à luz de um ou outro modelo (equilíbrio/competição, não equilíbrio/distúrbios). A maior parte das comunidades são provavelmente organizadas por uma mistura de forças: competição, predação/herbivoria, distúrbio e recrutamento. A importância relativa destas forças pode variar, com a proeminência da competição e predação/herbivoria em comunidades com elevados níveis de recrutamento e em ambientes menos sujeitos a distúrbios (Begon et al. 1996a). Por outro lado, temos ainda de considerar



Foto 1.1. Vulcão dos capelinhos (ilha do Faial) (RE)

o efeito da insularidade: ilhas isoladas têm geralmente menos espécies do que habitats com a mesma área em continentes (Brown 1995; Putman 1994). Os efeitos da insularidade reflectem-se (principalmente em ilhas oceânicas extremamente isoladas) na pobreza e desarmonia da flora natural e na diminuição da competição inter específica (Dias 1996; Drake & Mueller-Dombois 1993; Elias & Dias 2004; Kitayama et al. 1995). Deste facto resulta muitas vezes que as comunidades não estão completamente ocupadas, o que diminui a intensidade das interações bióticas e origina a presença de muitas espécies com larga amplitude ecológica (Elias & Dias 2004; Putman 1994).

Nicho de regeneração

Igualmente importante para a compreensão da organização das comunidades vegetais, é o conceito de nicho de regeneração, desenvolvido por P. J. Grubb em 1977. Este conceito é consistente com ambas as ideias de partição de recursos (equilíbrio) e heterogeneidade ambiental induzida pelos distúrbios (não equilíbrio). O nicho de regeneração é uma expressão dos requerimentos necessários para uma elevada hipótese de sucesso na substituição de um indivíduo maduro por um novo indivíduo da próxima geração. De acordo com este conceito, em algumas comunidades, diferenças importantes no nicho ecológico de espécies coexistentes apenas se manifestam durante os primeiros estados de



Foto 1.2. Deslizamento de terra na vertente Oriental do Morro Alto (ilha das Flores) (RE).

desenvolvimento. Por outras palavras, as necessidades ao nível da propagação vegetativa, dispersão, germinação, estabelecimento das plântulas e crescimento dos juvenis podem diferir entre espécies que aparentemente possuem as mesmas necessidades (Veblen 1992).

As espécies exibem um modo de regeneração, que diz respeito ao seu comportamento relativamente aos distúrbios. O modo de regeneração refere-se à escala espacial em que ocorre a regeneração, relativamente ao distúrbio, podendo ser inferida a partir da estrutura de idades e padrões espaciais das populações das espécies arbóreas. Podemos distinguir três tipos de regeneração (Veblen 1992):

Modo de regeneração catastrófico: diz respeito ao estabelecimento da maior parte das populações locais num curto espaço de tempo, após um distúrbio catastrófico (deslizamento de terras ou incêndios, por exemplo) e libertação repentina de recursos. A dimensão das áreas afectadas (patches) é geralmente elevada, excedendo muitas vezes um hectare;

Modo de regeneração por clareiras (gap-phase): ocorre quando as espécies arbóreas regeneram em clareiras de pequena e média dimensão (geralmente de 25 a 1000 m²), que resultam da morte de uma árvore ou pequenos grupos de árvores. Enquanto que o modo de regeneração catastrófico está relacionado principalmente com distúrbios exógenos, o modo de regeneração por clareiras é uma resposta à queda/morte endógena de árvores (para a qual podem contribuir também factores

exógenos como, por exemplo, o vento);

Modo de regeneração contínuo: refere-se ao atingir da maturidade na ausência de abertura de clareiras causadas por distúrbios. Em contraste com os outros modos de regeneração, a disponibilidade de recursos necessários para a regeneração destas espécies é muito mais contínua. Este modo de regeneração parece ser raro, quando comparado com os restantes.

Distúrbios

Os distúrbios são processos que perturbam a composição, estrutura e função do ecossistema. Esta definição inclui a perturbação dos componentes dos ecossistemas e dos processos que os ligam. São eventos que limitam a biomassa das plantas (mesmo que seja apenas uma árvore na floresta), causando a sua destruição total ou parcial, e disponibilizam espaço de crescimento e outros recursos para os sobreviventes ou novos colonizadores. Iniciam mudanças nas relações mutualistas e competitivas entre organismos, determinando muitas vezes o rumo e taxa de mudança da vegetação (Barnes et al. 1998). Alguns dos distúrbios mais importantes em ecossistemas florestais são: erupções vulcânicas (exs. Elias & Dias 2004; Kitayama et al. 1995; Tsuyuzaki 1991), deslizamentos de terras (ex. Veblen et al. 1980), fogos (ex. Kneeshaw & Burton 1997), vento (exs. Pontaillet et al. 1997; Ulanova 2000; Yamashita et al. 2002) e insectos ou doenças (ex. Mueller-Dombois 1986) (Fotos 1.1 e 1.2).

Segundo Łaska (2001), o distúrbio expressa-se a vários níveis de organização ecológica (Tabela 1.1). Ao nível da comunidade, por exemplo, afecta a estrutura vertical e horizontal e a composição em espécies, influenciando a disponibilidade dos recursos, a competição e o mutualismo. Dependendo dos factores de origem, os distúrbios são endógenos (bióticos) ou exógenos (abióticos ou antropogénicos). Podem ser de pequena ou grande escala, fracos ou fortes, contínuos ou periódicos, e iniciarem processos de regressão, sucessão, degeneração ou regeneração. A regressão diz respeito a uma simplificação da estrutura horizontal e vertical da comunidade, como resultado, por exemplo, de uma erupção vulcânica ou corte de uma floresta (distúrbios de grande escala). Se não ocorrerem de forma contínua estes distúrbios originam uma sucessão.

A degeneração manifesta-se como uma distorção da estrutura da comunidade e alteração da sua organização e funcionamento, como resultado de distúrbios de pequena escala mas contínuos. Uma vez cessada a influência dos factores de distúrbio, ocorre a regeneração interna da comunidade devido à presença de propágulos (Łaska 2001). Para além da escala, uma diferença fundamental entre sucessão e regeneração, diz respeito ao facto de no primeiro caso poderem surgir, temporariamente, durante o processo, comunidades dominadas por espécies diferentes das originais.

A análise de alguma da literatura disponível acerca dos distúrbios e seus efeitos na vegetação, revela alguma dificuldade na clarificação de conceitos. Watt (1947) identificou pela primeira vez a existência, em algumas comunidades, de uma dinâmica de clareira cíclica («cyclic gap dynamics»), iniciada pela formação de uma clareira e que resultava num «clímax» com uma composição estrutural e florística heterogéneas e áreas («patches») em diferentes fases do ciclo de mudança («shifting-mosaic steady state»). Emborg (1998), designa este ciclo de mudança, em ecossistemas florestais, de «ciclo florestal» («forest cycle»). Mueller-Dombois (1986), na sua teoria de Senescência de Cohorts («Cohort Senescence Theory»), descreve a existência, nas florestas de *Metrosideros polymorpha* do Hawaii, de uma dinâmica de clareira cíclica que é iniciada pela morte de uma cohort inteira da espécie arbórea dominante («stand dieback» ou «canopy dieback»). A morte massiva de indivíduos da espécie arbórea dominante é causada por dois factores: (1) predisposição demográfica, ou seja, idade avançada e conseqüente diminuição da vitalidade («cohort senescence») e (2) distúrbios de origem biótica e/ou abiótica, que despoletam a morte



Foto 1.3. Folhas, ramos e gábulas de uma fêmea de *J. brevifolia* (FP).

da cohort e abertura de uma clareira de grandes dimensões.

A senescência da cohort é entendida como uma fase do ciclo de vida, de diminuição da energia, que sucede a uma fase madura e mais vigorosa, em indivíduos da mesma cohort que crescem juntos na mesma comunidade. Esta debilidade das cohorts mais velhas torna-as mais susceptíveis ao ataque de agentes patogénicos ou à acção do vento, por exemplo (Mueller-Dombois 1986). Este fenómeno corresponde a um modo catastrófico de regeneração, que permite a muitas espécies um estabelecimento massivo de novos indivíduos (Rebertus & Veblen 1993; Veblen 1992). Mais recentemente, Mueller-Dombois (1999), atribuiu o termo «dieback dynamics» ao processo que descreveu

Tabela 1.1. Expressão do distúrbio a vários níveis de organização ecológica (de acordo com Łaska 2001).

Nível	Componentes afectados	
	Estrutural	Funcional
<i>Individual</i>	<i>Biomassa</i>	<i>Fisiologia</i> <i>Comportamento</i>
<i>População</i>	<i>Densidade</i> <i>Estrutura</i>	<i>Biologia reprodutivas</i> <i>Comportamento social</i>
<i>Comunidade</i>	<i>Padrões verticais</i> <i>Padrões horizontais</i> <i>Composição de espécies</i>	<i>Nível de recursos</i> <i>Competição</i> <i>Mutualismo</i>
<i>Ecossistema</i>	<i>Grupos funcionais</i>	<i>Fluxos</i>

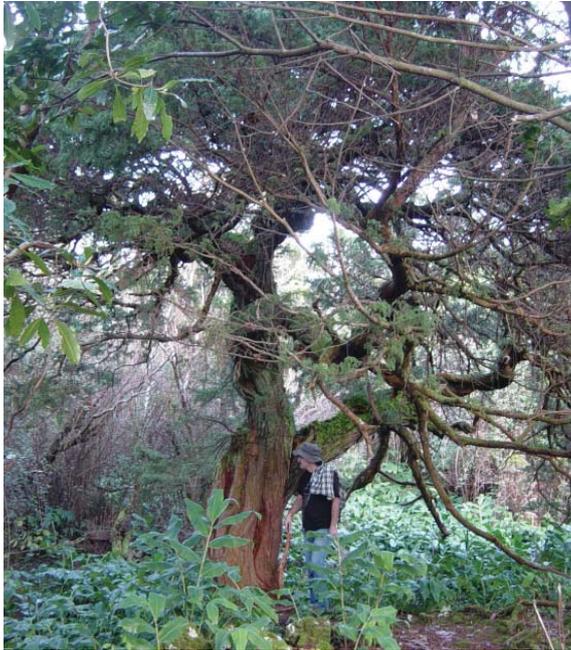


Foto 1.4. Árvore de *J. brevifolia* de grandes dimensões (ilha Terceira) (RE).

em 1986 («Cohort Senescence Theory»), que se refere à morte massiva de indivíduos da espécie arbórea dominante e que se manifesta através da abertura de grandes clareiras, tipicamente em florestas dominadas por uma ou poucas espécies.

Posteriormente, van der Maarel (1988), distinguiu «gap dynamics» e «patch dynamics»: a primeira diz respeito à morte de indivíduos, determinada ontogenicamente e imposta por factores externos, que implica mudanças qualitativas na vegetação e proporciona novas oportunidades de regeneração das espécies; a segunda ocorre quando se dá o desaparecimento de populações locais, tendo como consequência mudanças (que podem ser cíclicas) mais acentuadas e prolongadas, num processo equivalente ao ciclo florestal descrito por Watt (1947). A principal diferença entre «gap dynamics» e «patch dynamics» diz respeito à dimensão da clareira relativamente ao tamanho da comunidade. Ainda segundo van der Maarel (1988), outro tipo de dinâmica da vegetação é a sucessão cíclica («cyclic succession»), que se refere à substituição cíclica da maior parte da comunidade, particularmente quando a população que desaparece é a dominante. Neste tipo de dinâmica, que pode estar relacionado com o processo de «stand dieback» (Mueller-Dombois 1986), as espécies dominantes podem se substituir umas às outras, ou mesmo substituírem-se a elas próprias.

Enquadramento e objectivos

O presente trabalho tem como objecto central *Juniperus brevifolia* (Seub.) Antoine (Cedro-do-mato) espécie endémica dos Açores. As razões para esta escolha baseiam-se essencialmente no reconhecimento de que esta espécie é dominante ou co-dominante em vários tipos de comunidades endémicas (Bettencourt 1996; Dias 1996; Dias et al. 2004; Elias 2001; Elias & Dias 2004; Vagueiro, 1999). O carácter dominante de *J. brevifolia* é particularmente evidente nas florestas situadas acima dos 500 m de altitude, que podemos designar de florestas de montanha ou, de acordo com Haggard (1988), florestas das nuvens. De facto, a maioria das florestas de montanha são dominadas por esta espécie, razão pela qual grande parte deste estudo incide particularmente sobre comunidades florestais. Por outro lado, nos Açores, em florestas de montanha, podemos encontrar os melhores exemplos de comunidades vegetais pouco ou nada alteradas pelo homem, que permitem o estudo dos processos relacionados com a dinâmica natural da vegetação. Acresce ainda que as florestas naturais são comunidades endémicas, onde a quase totalidade das espécies são igualmente únicas dos Açores. Estas comunidades têm também uma enorme importância na intercepção de nevoeiros (aumentando a recarga dos aquíferos) e na estabilização e formação do solo (Dias 1996; Rodrigues 2002a; Rodrigues 2002b). Por outro lado, as florestas são fontes importantes de biodiversidade, quer vegetal, quer animal, sendo, por exemplo, fundamentais para a avifauna (Melo 1998).

Contribuir para o conhecimento da ecologia das comunidades florestais de montanha dos Açores, dominadas por *J. brevifolia*, constitui o principal objectivo. O presente trabalho pretende, nomeadamente, clarificar duas questões principais: (1) As florestas de *Juniperus* possuem elevada estabilidade, sendo a competição uma importante força estruturadora, ou, pelo contrário, nestas comunidades os distúrbios desempenham um papel importante, diminuindo a força das interações competitivas? (2) Qual a importância de *J. brevifolia* na vegetação natural dos Açores? Para responder a estas questões começamos por determinar a distribuição geográfica da espécie dominante, tentando explicá-la, não apenas à luz dos factores antropogénicos (Capítulo 2), mas principalmente através da caracterização da sua amplitude ecológica (Capítulo 3). Nos capítulos seguintes analisamos a influência dos distúrbios natu-

rais em florestas de montanha dominadas por *Juniperus* (Capítulos 4, 5 e 6).

O conhecimento da ecologia das comunidades de *J. brevifolia* é essencial, não apenas para fins puramente científicos, mas também para aplicações práticas no âmbito da conservação dos ecossistemas naturais. Numa altura em que está elaborado o plano de gestão da Rede NATURA 2000 nos Açores, que implicará necessariamente acções de conservação, das áreas melhor preservadas, e de restauro, nas áreas degradadas, assume cada vez maior importância a capacidade de conhecer, por um lado, a ecologia das espécies chave das nossas formações vegetais e, por outro, a dinâmica das comunidades florestais de montanha.

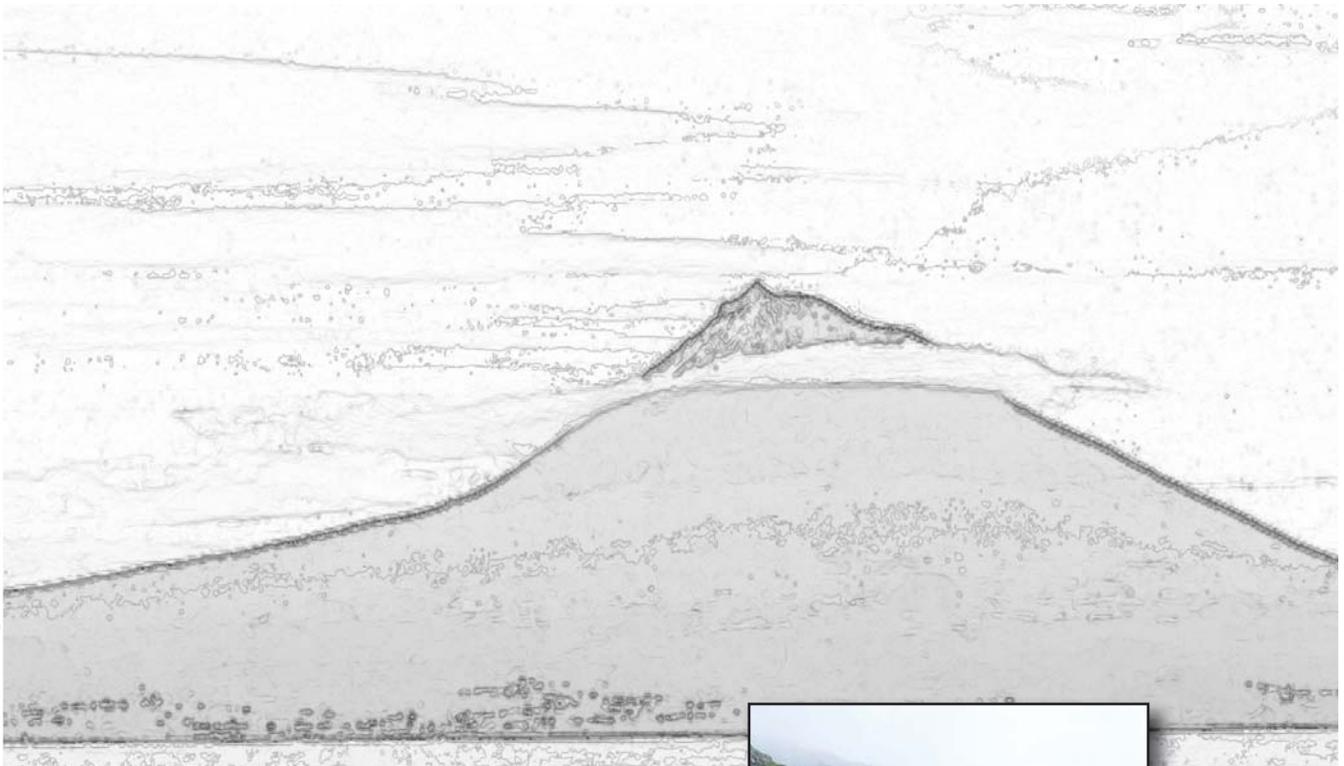
Referências bibliográficas

- Barnes B. V., Zak D. R., Denton S. R. & Spurr S. H. 1998. *Forest ecology*, 4ª edição. John Wiley & Sons. New York. EUA.
- Begon M., Harper L. & Townsend C. R. 1996a. *Ecology*, 3ª edição. Blackwell Science Ltd. Oxford. Reino Unido.
- Begon M., Mortimer M. & Thompson D. J. 1996b. *Population ecology*, 3ª edição. Blackwell Science Ltd. Oxford. Reino Unido.
- Bettencourt M. J. 1996. Contributo para a avaliação e caracterização ecológicas das reservas florestais naturais da ilha do Pico. Relatório de estágio em Engenharia Agrícola. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Brown J. H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press. Chicago. EUA.
- Dias E. 1996. *Vegetação natural dos Açores. Ecologia e sintaxonomia das florestas naturais*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Dias E., Elias R. B. & Nunes V. 2004. *Vegetation mapping and nature conservation: a case study in Terceira Island (Azores)*. *Biodiversity and Conservation* 13: 1519-1539.
- Drake D. R. & Mueller-Dombois D. 1993. *Population development of rain forest trees on a chronosequence of Hawaiian lava flows*. *Ecology* 74 (4): 1012-1019.
- Elias R. B. 2001. *Sucessão primária em domas traquíticas*. Dissertação de Mestrado em Ecologia Insular e Evolução. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Elias R. B. & Dias E. 2004. *Primary succession on lava domes on Terceira (Azores)*. *Journal of Vegetation Science* 15: 331-338.
- Emborg J. 1998. *Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark*. *Forest Ecology and Management* 106: 83-95.
- Gratzer G. & Rai P. B. 2004. *Density-dependent mortality versus spatial segregation in early life stages of *Abies densa* and *Rhododendron hodgsonii* in Central Bhutan*. *Forest Ecology and Management* 192: 143-159.
- Haggard J. P. 1988. *The structure, composition and status of the cloud forests of Pico Island in the Azores*. *Biological Conservation* 46: 7-22.
- Kitayama K., Mueller-Dombois D. & Vitousek P. M. 1995. *Primary succession of Hawaiian montane rain forest on a chronosequence of eight lava flows*. *Journal of Vegetation Science*, 6: 211-222.
- Kneeshaw D. D. & Burton P. J. 1997. *Canopy and age structures of some old sub-boreal *Picea* stands in*



Foto 1.5. Nos locais montanhosos muito expostos ao vento os indivíduos de *J. brevifolia* assumem um porte arbustivo (RE).

- British Columbia. *Journal of Vegetation Science* 8: 615-626.
- Krebs C. J. 1972. *Ecology*. Harper & Row. New York. EUA.
- Laska G. 2001. The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology* 157: 77-99.
- McDonald R. I., Peet R. K. & Urban D. L. 2003. Spatial pattern of *Quercus* regeneration limitation and *Acer rubrum* invasion in a Piedmont forest. *Journal of Vegetation Science* 14: 441-450.
- Melo C. 1998. Estudo da comunidade de aves da ilha do Pico e a sua relação com a estrutura da vegetação. Relatório de estágio em Biologia Aplicada aos Recursos Animais - Ramo Terrestre. Universidade de Lisboa. Faculdade de Ciências. Lisboa. Portugal.
- Mueller-Dombois D. 1986. Perspectives for an etiology of stand-level dieback. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 221-243.
- Mueller-Dombois D. 1999. Biodiversity and environmental gradients across the Tropical Pacific Islands: a new strategy for research and conservation. *Naturwissenschaften* 86: 253-261.
- Pontailleur J., Faille A. & Lemée G. 1997. Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *Forest Ecology and Management* 98: 1-15.
- Putman R. J. 1994. *Community ecology*. Chapman & Hall. Londres. Reino Unido.
- Rebertus A. J. & Veblen T. T. 1993. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 4: 641-654.
- Rodrigues F. C. 2002a. Hidrogeologia da ilha Terceira (Açores - Portugal). Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Terceira. Açores. Portugal.
- Rodrigues M. C. S. M. 2002b. Recursos hídricos e património natural: aplicação de uma metodologia de suporte ao ordenamento do Sítio de Interesse Comunitário da zona do complexo central da ilha Terceira. Dissertação de Mestrado em Gestão e Conservação da Natureza. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Tsuyuzaki S. 1991. Species turnover and diversity during early stages of vegetation recovery on the volcano Usu, northern Japan. *Journal of Vegetation Science* 2: 301-306.
- Ulanova N. G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* 135: 155-167.
- Vagueiro P. C. S. 1999. Contributo para a caracterização ecológica e ordenamento da Reserva Florestal Natural do Biscoito da Ferraria. Relatório de Estágio. Departamento de Ciências Agrárias, Universidade dos Açores. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- van der Maarel 1988. Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio* 77: 7-19.
- van der Meer P. J., Bongers F., Chatrou L. & Riéra B. 1994. Defining canopy gaps in a tropical rain forest: effects on gap size and turnover time. *Acta Oecologica* 15 (6): 701-714.
- Veblen T. T. 1992. Regeneration dynamics. In: Glenn-Lewin D. C., Peet R. K. & Veblen T. T. (eds.), *Plant succession: theory and prediction*, pp. 152-187. Chapman & Hall. Londres. Reino Unido.
- Veblen T. T., Schlegel F. M. & Escobar B. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the Valdivian Andes, Chile. *Journal of Ecology* 68: 1-31.
- Watt A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22.
- Yamashita A., Sano J. & Yamamoto S. 2002. Impact of a strong typhoon on the structure and dynamics of an old-growth Beech (*Fagus crenata*) forest, southwestern Japan. *Folia Geobotanica* 37: 5-16.



Montanha da ilha do Pico, ponto mais alto da distribuição do *Juniperus brevifolia* (ED).



CAPÍTULO 2

Distribuição e abundância de *Juniperus brevifolia* (Seub.) Antoine

Foto 2.1. O último sobrevivente de uma floresta de Cedro-do-mato (*J. brevifolia*), destruída e substituída por pastagem (ilha do Pico) (RE).



Distribuição e abundância de *Juniperus brevifolia* (Seub.) Antoine

Introdução

Sendo constituídos por nove ilhas divididas em três grupos, os Açores localizam-se entre as Latitudes 36° e 40° Norte e as Longitudes 24° e 32° Oeste. Santa Maria é a ilha mais antiga, com 8,12 milhões de anos (Ma) de idade máxima (Foto 2.1), seguida por ordem decrescente por São Miguel (4,01 Ma), Terceira (3,52 Ma), Graciosa (2,5 Ma), Flores (2,16 Ma), Faial (0,73 Ma), Corvo (0,71), São Jorge (0,55 Ma) e Pico (0,25 Ma) (França *et al.* 2003). Sendo ilhas vulcânicas, os Açores têm sofrido vários eventos vulcânicos e sísmicos, desde a sua formação, tendo a última erupção, em terra, ocorrido em 1957, no Faial (França *et al.* 2003). São Miguel, Pico e Terceira são as ilhas de maior dimensão (com 745, 445 e 400 Km², respectivamente). As altitudes mais elevadas (2350 e 1105 m) ocorrem, respectivamente, nas ilhas do Pico e São Miguel (Forjaz

2004) (Foto 2.3). A variabilidade na génese, natureza e idade do substrato geológico, localização geográfica e altitude das ilhas reflecte-se num leque variado de condições abióticas, com consequências ao nível das comunidades vegetais.

Com 67 espécies, várias variedades e formas (num total de 100 *taxa*), o género *Juniperus* (Filo Pinophyta, Classe Pinopsida, Ordem Pinales, Família Cupressaceae) constitui o segundo género mais diversificado das coníferas. Encontra-se dividido em três Secções: *Caryocedrus*, com apenas uma espécie (*J. drupacea*); *Juniperus*, com 11 espécies; *Sabina*, com 55 espécies. Com excepção de *J. procera*, que ocorre ao longo das montanhas do *rift* Africano, todos os *taxa* de *Juniperus* ocorrem no Hemisfério Norte, sugerindo que este género já existia aquando da separação da



Foto 2.2. Vista da costa Norte e ilhéu das Lagoínhas na ilha de Santa Maria. Com mais de 8 milhões de anos, esta é a ilha mais antiga dos Açores (RE).

Laurasia (há 65 MA) (Adams 2004).

A secção *Juniperus* pode ser dividida em dois grupos: um grupo, circumboreal, composto pelas várias variedades de *J. communis*, com gálbulos maduros azuis ou azuis-escuros e uma banda estomática na face adaxial da folha; e um grupo com dez espécies distribuídas pelas ilhas Atlânticas, Europa Mediterrânica (incluindo Portugal) e extremo Oriente, com gálbulos maduros vermelhos a vermelho-acastanhados e duas bandas estomáticas na face adaxial das folhas. Em Portugal ocorrem seis espécies de *Juniperus* pertencentes, com excepção de *J. phoenicea* (Secção *Sabina*), à Secção *Juniperus*: *J. oxycedrus*, *J. phoenicea*, *J. communis*, *J. cedrus*, *J. navicularis* e *J. brevifolia*. Entre estas, destacam-se *J. navicularis*, endémico de zonas costeiras do Oeste de Portugal Continental e *J. brevifolia* (Cedro-do-mato), endémico dos Açores (Adams 2004). Análises realizadas por Adams (2000) mostraram a proximidade genética entre *J. brevifolia* e *J. cedrus* (endémico da Madeira e Canárias) e o seu distanciamento relativamente às restantes espécies da secção *Juniperus*.

A base de dados ATLÂNTIDA (Catarino *et al.* 2001) contém o registo de várias centenas de inventários realizados nas diferentes ilhas dos Açores, entre 1992 e 2005, durante os trabalhos de campo da equipa de investigação do Grupo de Ecologia Vegetal

e Aplicada (GEVA). Nesta base de dados encontramos os registos, para cada inventário, das espécies presentes e do respectivo valor de cobertura (em percentagem), assim como da altitude e localização, obtidas com auxílio do GPS. Recorrendo ao SIG, o registo da localização permite a visualização, em mapas, dos locais onde uma determinada espécie foi inventariada. A partir de 578 inventários fitosociológicos com áreas de 25 m² (onde foi registada a ocorrência de *J. brevifolia* e o respectivo valor de cobertura absoluta), realizados em áreas de vegetação natural (maioritariamente)

ou seminatural em recuperação, em diferentes ilhas, e de informação obtida no âmbito deste trabalho, elaboraram-se os Mapas 1 a 8, onde se mostram os locais de ocorrência de *J. brevifolia* nos Açores, em quadrículas UTM de 1 x 1 Km.

Estes inventários foram realizados no âmbito, por exemplo, de dois projectos LIFE, financiados pela Comunidade Europeia, da elaboração do Plano de Gestão da Rede NATURA nos Açores e de várias teses (Ázera 2000; Bettencourt 1996; Dias 1996; Dias *et al.* 2004; Elias 2001; Elias 2003; Mendes 1998; Pereira 2003; Vagueiro 1999). Adicionalmente, durante os anos de 2003 e 2004, no âmbito deste trabalho, realizámos uma prospecção, em várias ilhas, dos locais de ocorrência *J. brevifolia*, de forma a preencher possíveis lacunas na informação da base de dados. Desta forma, a distribuição aqui apresentada é considerada muito próxima da realidade, e constitui certamente a informação mais completa acerca da distribuição de *J. brevifolia* nos Açores.

Distribuição de *Juniperus brevifolia*

A partir da análise da Figura 2.1, verificamos que esta espécie distribui-se actualmente por todas

as ilhas dos Açores, com excepção da Graciosa. No entanto, a análise mais detalhada da distribuição em cada ilha (Mapas 1 a 8) revela que em Santa Maria a espécie está à beira da extinção. Aliás, de uma forma geral *J. brevifolia* sofreu um acentuado declínio desde o povoamento das ilhas Açoreanas e a sua distribuição actual é certamente muito menor do que a distribuição potencial, particularmente, para além das ilhas já citadas, em São Miguel, no Faial e no Corvo. No Pico, apesar de a situação aparentar ser boa, o facto é que em grande parte da área de ocorrência as comunidades de *J.*



Foto 2.3. Encosta Norte da montanha do Pico. Com 2350 m de altitude máxima esta é a montanha mais alta de Portugal (RE).

brevifolia estão extremamente fragmentadas devido à implantação de pastagens, particularmente no Planalto da Achada, a Este da montanha (Foto 2.3). Situação semelhante acontece em São Jorge, na zona do Topo. No entanto, é na ilha do Pico que podem ser encontrados os melhores exemplos de populações costeiras de *J. brevifolia*, principalmente no extremo Leste e entre o Cachorro e o Cais do Mourato, na zona Noroeste. Nas ilhas Terceira e Flores encontram-se as últimas grandes áreas naturais ocupadas por comunidades dominadas por esta espécie, principalmente acima dos 500 m de altitude.

As primeiras descrições da vegetação natural dos Açores, na altura do descobrimento, revelam de uma forma geral ilhas cobertas por densas florestas. Em Santa Maria existiam «*espessos arvoredos de cedros, louros, ginjas e faias*» de tal forma densos que dificultavam a progressão em terra. São Miguel estava «*cheia de alto, fresco e grosso arvoredo de cedros, louros, ginjas, sanguinho, faias, pau branco e outras sortes de árvores*». Na ilha Terceira relataram-se «*grandíssimos arvoredos, de todo o género de madeira, cedros, paus brancos, sanguinhos, ginjas, louros, folhados e outras árvores, tão espessos que às vezes algumas pessoas se perdiam neles*». Adicionalmente, a estatura de algumas

destas florestas deveria ser considerável, de tal forma que algumas árvores seriam utilizadas para mastros de navios (Costa 1950; Frutuoso 1981). Facto comum à maioria das descrições é a presença de *J. brevifolia*, existindo desde o povoamento referência a cobertos vegetais dominados apenas por cedros, em zonas de montanha. Desta forma, parece-nos seguro admitir que esta espécie teria uma distribuição substancialmente maior aquando do descobrimento das ilhas dos Açores.

A alteração antropogénica dos cobertos vegetais começou mesmo antes do povoamento, devido à introdução de todo o tipo de gado doméstico (ovelhas, cabras, porcos, cavalos e vacas) pelos navegadores. Em muitos casos este gado multiplicou-se de tal forma que quando chegaram os primeiros povoadores existiam mesmo grandes manadas. Com o povoamento veio a exploração directa dos recursos naturais, que rapidamente alterou os cobertos vegetais, principalmente em São Miguel e Santa Maria. De facto, naquelas ilhas ocorreu uma exploração muito mais intensiva, enquanto que noutras, como o Pico, esteve muito mais presente uma postura de sobrevivência, isto é, de exploração sustentada dos recursos (Dias 1996). Quando os Açores se tornaram o eixo central das

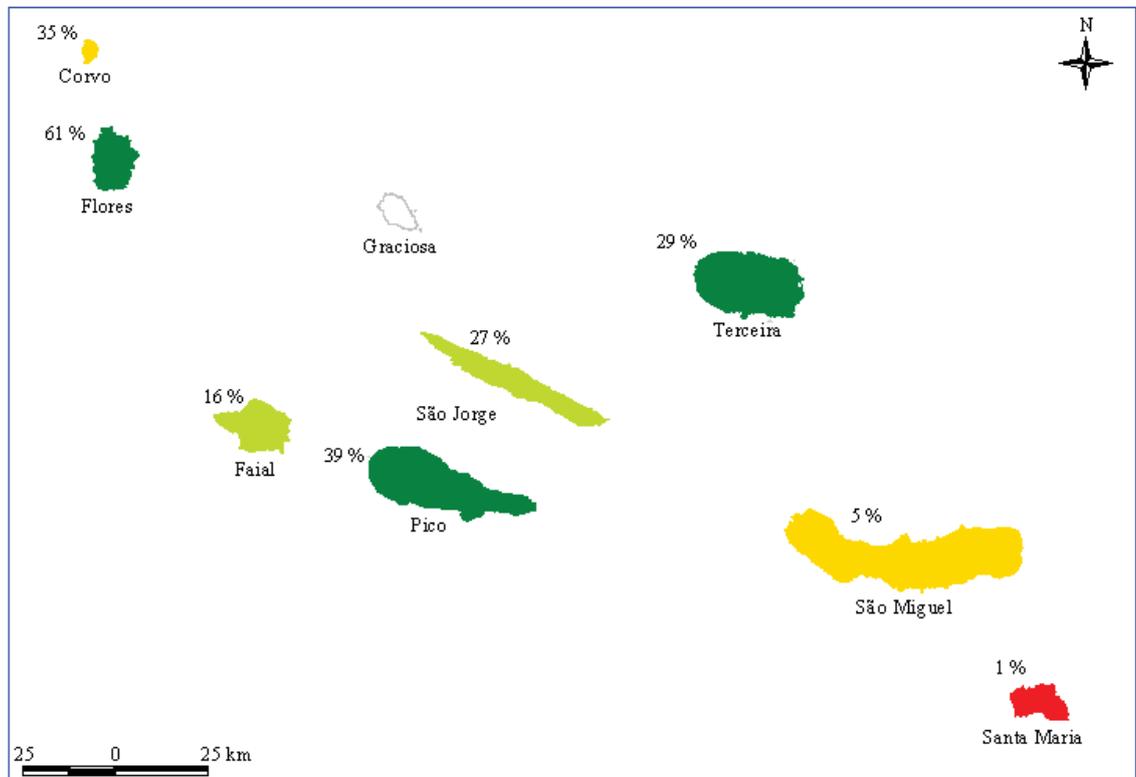


Figura 2.1. Distribuição de *Juniperus brevifolia* nos Açores. Os valores dizem respeito à percentagem de cada ilha onde o Cedro-do-mato está presente (área de ocorrência relativamente à área total de cada ilha). As cores indicam o estado de conservação da espécie: em perigo crítico (vermelho), em perigo (amarelo), vulnerável (amarelo esverdeado) ou pouco ameaçada (verde).

viagens atlânticas, ocorreu uma intensa destruição da floresta natural para fomentar a produção cerealífera e fornecer madeira para reparar e construir barcos. Neste aspecto, algumas ilhas foram particularmente afectadas, como são exemplo Santa Maria e Graciosa (que no século XIX já não possuía «mata indígena»), assim como o Pico e Flores que exportavam madeira em grandes quantidades (Costa 1950; Frutuoso 1978; Narciso 1940).

A exploração dos recursos florestais diversificou-se e incluía: o uso da baga do Louro (*Laurus azorica*) para fabrico de óleo com fins medicinais e de iluminação, o fabrico de carvão vegetal a partir, principalmente, da madeira de Faia (*Myrica faya*), Urze (*Erica azorica*) e Cedro (*Juniperus brevifolia*), mas também de Louro, a exploração das plantas tintureiras como o Dragoeiro (*Dracaena dracco*) e a utilização dos frutos de Faia e Uva-da-Serra (*Vaccinium cylindraceum*) para fabrico de compotas. *J. brevifolia* terá sido provavelmente uma das espécies arbóreas mais exploradas, uma vez que, para além do fabrico de carvão vegetal, esta espécie era usada

para fins variados, de que são exemplo o fabrico de galochas, medidas para cereais, colheres, fechaduras e principalmente mobiliário civil e arte sacra. As florestas naturais foram também destruídas para implantação de cana do açúcar e de pastagens. De facto, desde o período do pré-povoamento que a floresta natural serviu de alimento para o gado, mas com o povoamento, esta exploração dos recursos florestais aumentou, devido não apenas à actividade directa de herbivoria mas também através da recolha de folhagem. Entre as espécies afectadas encontravam-se, por exemplo, o Pau-Branco (*Picconia azorica*), o Sanguinho (*Frangula azorica*) e principalmente o Azevinho (*Ilex azorica*) (Costa 1950; Dias 1996; Frutuoso 1978, 1987). No entanto, a destruição das florestas naturais para implantação de pastagens assumiu maior dimensão apenas no século XX, particularmente nas zonas de maior altitude.

Nos últimos cinco séculos, vários factores tiveram influência na diminuição das populações e comunidades de *J. brevifolia* nas diversas ilhas: data de descobrimento e início do povoamento, área da ilha, diversidade geomorfológica e dificuldade de acesso às

zonas interiores, densidade populacional humana, introdução de espécies exóticas e a recente actividade agropecuária intensiva. A pequena dimensão, as facilidades de acesso e o povoamento desde meados do século XV, contribuíram certamente para a extinção e quase extinção da espécie na Graciosa e em Santa Maria, respectivamente. Em São Miguel (povoada desde 1444), a elevada densidade populacional (a maior dos Açores), a introdução de inúmeras espécies exóticas, algumas das quais se tornaram invasoras (exs. *Pittosporum undulatum* e *Clethra arborea*), e uma ac-

tividade agropecuária muito intensa, resultaram numa enorme diminuição das áreas cobertas por *J. brevifolia* (Foto 2.4) No Faial, ilha de média dimensão mas com a terceira maior densidade populacional dos Açores, e uma importante actividade agropecuária, as melhores populações desta espécie são hoje encontradas apenas no interior da cratera do vulcão da Caldeira. Também em São Jorge, a actividade agropecuária recente teve uma influência determinante na destruição ou fragmentação das comunidades de Cedro da Serra do Topo. No Corvo, o pequeno número de habitantes e o povoamento tardio (já no século XVI) contribuíram certamente para que existam ainda alguns indivíduos desta espécie.

Apesar da actividade agropecuária atingir proporções consideráveis na ilha do Pico, a sua grande dimensão, associada à pequena densidade populacional e à dificuldade de acesso a algumas zonas montanhosas, permitiu que ainda se encontrem importantes áreas ocupadas por comunidades de *J. brevifolia* em bom estado de conservação. Entre estas salientam-se as florestas de *Juniperus-Ilex* do Caveiro, as comunidades pioneiras do Mistério da Prainha, alguns matos de montanha e as comunidades costeiras do extremo Leste da Ilha e da zona Noroeste, entre o Cachorro e o Cais do Mourato. Na ilha Terceira, apesar da elevada



Foto 2.4. Planalto da Achada (a Leste da montanha do Pico) com as florestas naturais fragmentadas devido à implantação de pastagens. Nesta paisagem, a árvores sobreviventes formam linhas sinuosas verde-escuras no meio do verde-claro dos pastos (RE).

densidade populacional e do povoamento desde meados do século XV, podemos ainda encontrar várias centenas de hectares de florestas dominadas por esta espécie, particularmente em zonas de muito difícil acesso dos maciços vulcânicos de Santa Bárbara e Pico Alto (Foto 2.5). Naquelas zonas montanhosas ocorrem várias comunidades florestais, entre as quais se destacam, por exemplo, as florestas de *Juniperus-Laurus* do Pico Alto e os Bosques de *Juniperus* da Serra de Santa Bárbara. Situação semelhante ocorre na ilha das Flores, onde existem também extensas áreas cobertas por *J. brevifolia*, provavelmente devido à baixa densidade populacional, ao povoamento tardio e à dificuldade de acesso às zonas centrais da ilha. De facto, é nas Flores que o Cedro regista a maior área de ocorrência, relativamente à área total da ilha, sendo possível encontrá-lo desde a costa até às zonas de maior altitude (Morro Alto), onde assumem particular relevância os bosques de *Juniperus-Sphagnum*.

Abundância e frequência de *Juniperus brevifolia* em função da altitude

Os inventários utilizados nesta análise foram realizados exclusivamente em áreas naturais (a maio-



Foto 2.5. Lagoínha da Serreta (na vertente Ocidental da Serra de Santa Bárbara – ilha Terceira) rodeada por bosques de *Juniperus* em bom estado de conservação (RE).

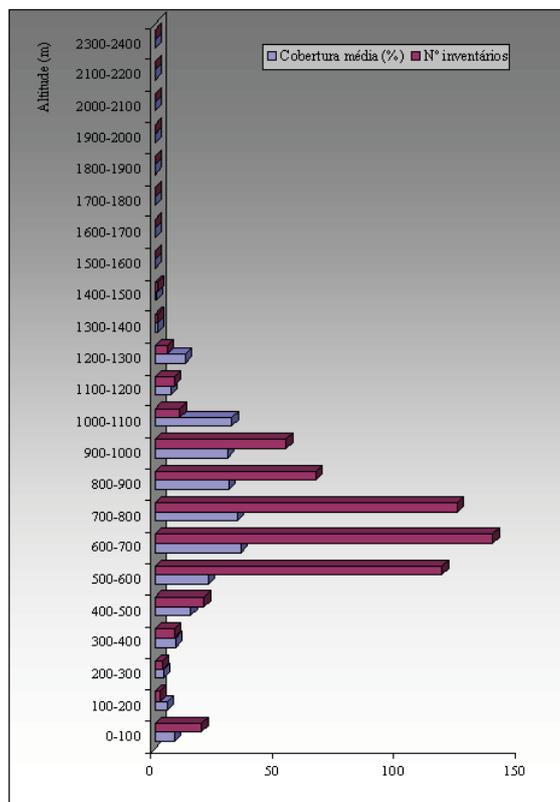


Figura 2.2. Variação altitudinal da percentagem de cobertura média (abundância) e do número de inventários realizados onde foi registada a ocorrência de *Juniperus brevifolia* (frequência) (com base em 578 inventários realizados nas ilhas do Corvo, Flores, Terceira, Faial, Pico, São Jorge, São Miguel e Santa Maria, em vários tipos de comunidades).

onde se registou a ocorrência da espécie, em cada intervalo de altitude, reflecte com alguma exactidão o número real de ocorrências actuais, que resulta dos efeitos combinados dos factores antropogénicos e naturais. De facto, a análise da distribuição e abundância da espécie só pode ser realizada através de uma avaliação conjunta da distribuição altitudinal da percentagem de cobertura média (que reflecte a abundância e acção dos factores naturais) e do número de inventários onde foi encontrada (que reflecte a frequência absoluta e a influência dos factores naturais e antropogénicos) (Figura 2.2).

No que respeita à abundância, a distribuição altitudinal de *J. brevifolia* apresenta uma diminuição abaixo dos 600 m, um mínimo no intervalo 200-300 m e uma ligeira subida abaixo dos 200 m (Figura 2.2). Acima dos 1100 m de altitude existe uma queda abrupta da cobertura média, não existindo populações acima dos 1500 m (com excepção de alguns indivíduos dispersos). Os maiores valores de cobertura ocorrem entre os 600 e os 1100 m de altitude. Por outro lado, através da análise da Figura 2.3, verificamos que *J. brevifolia* ocorre actualmente com maior frequência entre os 500 e os 1000 m de altitude, registando quebras importantes acima dos 800 e 1000 m, e uma diminuição muito acentuada abaixo dos 500 m. No entanto, e ao contrário do que acontece nas altitudes mais elevadas, existe um novo aumento do número de ocorrências, na faixa costeira (0-100 m).

Analisando os dois gráficos em conjunto, podemos identificar uma faixa de altitude, entre os 500 e 800 m, onde *J. brevifolia* atinge a sua máxima expressão, ocorrendo com muita frequência e com níveis elevados de abundância. Entre os 800 e os 1000 m de altitude os níveis de cobertura mantêm-se elevados mas a frequência diminui acentuadamente, devido, principalmente, ao facto de estas altitudes ocorrerem apenas em zonas montanhosas, em São Miguel, Terceira, Pico, Faial e, em parte, nas Flores (com altitude máxima de 911 m) e São Jorge (onde apenas uma pequena parte da área de ocorrência da espécie, na zona do Topo, se situa acima dos 800 m) (Foto 2.6). Na faixa compreendida entre os 1000 e 1100 m de altitude ocorre uma situação particular em que correm níveis elevados de abundância, mas o número de ocorrências é muito reduzido. Esta situação deve-se também, pelo menos em grande parte, ao facto de com o aumento da altitude diminuir

a área terrestre disponível. Com efeito, apenas nas ilhas de São Miguel e, principalmente, do Pico existem altitudes superiores a 1000 m (Faial, São Jorge e Terceira têm altitudes máximas inferiores, ou próximas, a 1050 m) diminuindo o número de ocorrências possíveis da espécie (uma vez que estamos a lidar com a frequência absoluta).

Acima dos 1100 m, altitude que ocorre apenas na ilha do Pico, mantêm-se baixos níveis de ocorrências, mas a abundância regista uma diminuição acentuada, provavelmente devido a limitações ao nível das condições e recursos ambientais. Apesar de tudo, os factores antropogénicos que alteraram o coberto vegetal, relacionados, por exemplo na ilha do Pico, com a actividade agropecuária que decorre na vertente Oeste da montanha até aos 1200 m de altitude, poderão ter também alguma influência na diminuição do número de ocorrências registadas acima dos 1000 m. Abaixo dos 500 m verifica-se uma forte diminuição da frequência de *J. brevifolia*, ao mesmo tempo que se regista uma diminuição gradual da abundância até aos 200 m de altitude. Se a diminuição do número de ocorrências poderia constituir o resultado de mais de cinco séculos de povoamento, que se reflectiu principalmente nestas altitudes, a diminuição também registada da abundância indica que estarão a operar aqui essencialmente factores naturais. Esta possibilidade é reforçada pelo aumento registado, quer de abundância quer de frequência, na faixa costeira (0-100 m de altitude). Nos capítulos seguintes tentaremos determinar com maior exactidão os factores naturais que condicionam a distribuição e abundância desta espécie e a estrutura das comunidades por si dominadas.

Referências bibliográficas

Adams R. P. 2000. Systematics of *Juniperus* section *Juniperus* based on leaf essential oils and random amplified polymorphic DNA's (RAPDs). *Biochemi-*



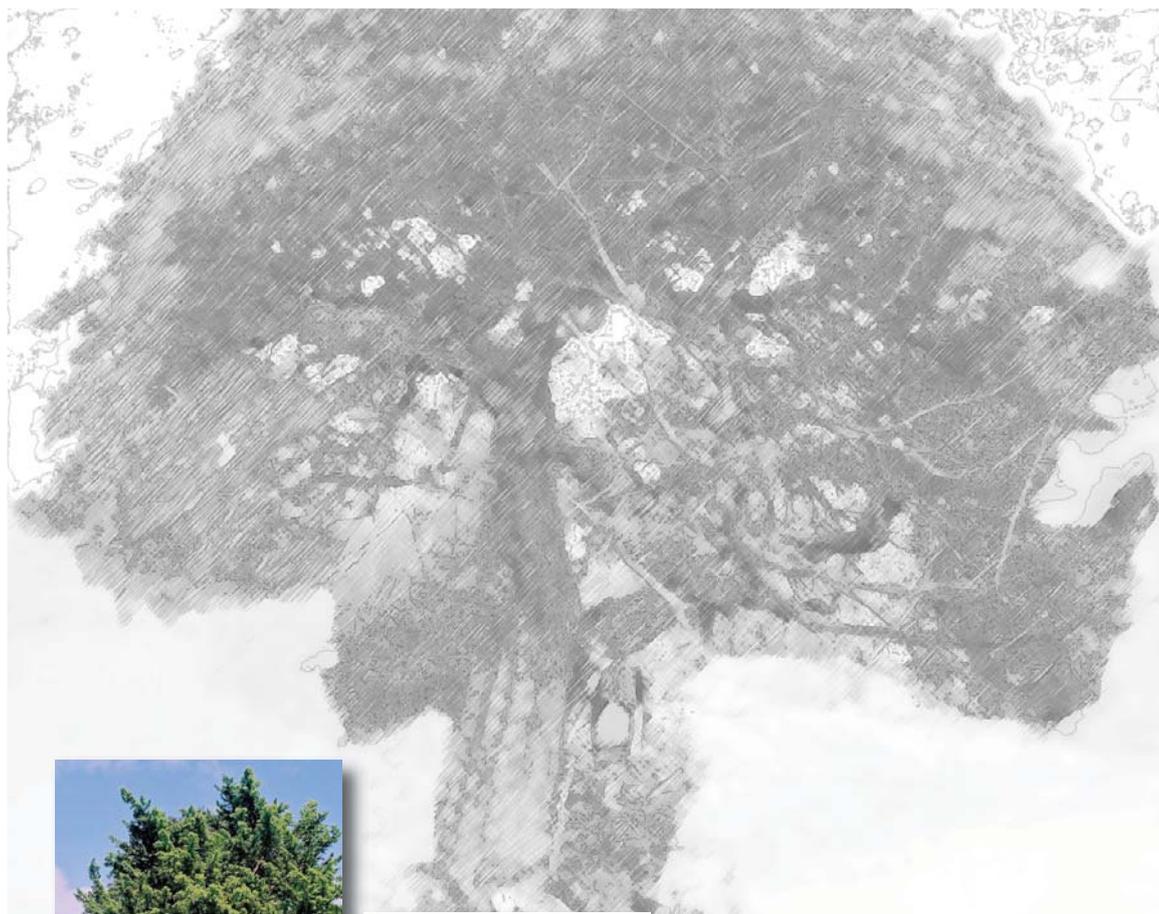
Foto 2.6. O Cedro-do-mato (*J. brevifolia*) ocorre com maior abundância e frequência entre os 500 e os 1000 m de altitude. Na imagem podemos observar extensas áreas ocupadas por florestas de *Juniperus* na vertente oriental da Serra de Santa Bárbara (ilha Terceira) (RE).

- cal Systematics and Ecology* 28: 515-528.
- Adams R. P. 2004. *Junipers of the world: the genus Juniperus*. Trafford Publishing Co. Vancouver. Canada.
- Ázera S. 2000. *Ecologia das Plantas Espontâneas nas Pastagens da Zona Nordeste da Ilha Terceira*. Relatório de estágio em Engenharia Agrícola. Universidade dos Açores. Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Bettencourt M. J. 1996. *Contributo para a avaliação e caracterização ecológicas das reservas florestais naturais da ilha do Pico*. Relatório de estágio em Engenharia Agrícola. Universidade dos Açores. Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Catarino F. M., Carvalho J., Dias E., Draper D., Fernandes F., Fontinha S., Jardim R. & Rosselló-Garell A. 2001. Acções de Conservação da Flora em Portugal. In: Campo C. G. (Ed.), *Conservación de especies vegetales amenazadas en la región mediterránea occidental*, pp: 63-92. Fundación Ramón Areces. Madrid. Espanha.
- Costa C. 1950. Arvoredos dos Açores, algumas ahegas para a sua história. *Comissão Reguladora dos Cereais do Arquipélago dos Açores* 11: 45-60.
- Dias E. 1996. *Vegetação natural dos Açores. Ecologia e sintaxonomia das florestas naturais*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores.

- Portugal.
- Dias E., Elias R. B. & Nunes V. 2004. Vegetation mapping and nature conservation: a case study in Terceira Island (Azores). *Biodiversity and Conservation* 13: 1519-1539.
- Elias R. B. 2001. *Sucessão primária em domas traquíticos*. Dissertação de Mestrado em Ecologia Insular e Evolução. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Elias S. V. S. 2003. *Elementos estruturais e funcionais de sucessões antropogénicas em turfeiras de Sphagnum sp.* Relatório de estágio em Engenharia do Ambiente. Universidade dos Açores. Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- França Z., Cruz J. V., Nunes J. C. & Forjaz V. H. 2003. Geologia dos Açores: uma perspectiva actual. *Açoreana* 10 (1): 11-140.
- Forjaz V. H. 2004 (Ed.). *Atlas básico dos Açores*. Observatório Vulcanológico e Geotérmico dos Açores. Ponta Delgada. Açores. Portugal.
- Frutuoso G. 1978. *Livro sexto das saudades da terra* (1589). Instituto Cultural de Ponta Delgada. Ponta Delgada. Açores. Portugal.
- Frutuoso G. 1981. *Livro quarto das saudades da terra* (1589), Vol. II. Instituto Cultural de Ponta Delgada. Ponta Delgada. Açores. Portugal.
- Frutuoso G. 1987. *Livro quarto das saudades da terra* (1589), Vol. III. Instituto Cultural de Ponta Delgada. Ponta Delgada. Açores. Portugal.
- Mendes, C. M. F. 1998. *Contributo para a caracterização de turfeiras de Sphagnum spp. na ilha Terceira*. Relatório de Estágio. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Narciso A. 1940. Ensaio sobre a geografia humana dos Açores. In: *Livro do Primeiro Congresso Açoreano*. Casa dos Açores. Lisboa. Portugal.
- Pereira D. M. T. 2003. *Modelo espacial da distribuição das florestas dos Açores*. Relatório de estágio em Engenharia do Ambiente. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Vagueiro P. C. S. 1999. *Contributo para a caracterização ecológica e ordenamento da Reserva Florestal Natural do Biscoito da Ferraria*. Relatório de Estágio. Departamento de Ciências Agrárias, Universidade dos Açores. Angra do Heroísmo.

Açores. Portugal.

Múltiplos hábitos do *Juniperus brevifolia* desde o porte arbóreo ao arbusto prostrado (ED).



CAPITULO 3

Amplitude ecológica de *Juniperus brevifolia* (Seub.) Antoine



Amplitude ecológica de *Juniperus brevifolia* (Seub.) Antoine

Introdução

Para compreendermos a distribuição e abundância de uma espécie necessitamos de perceber, entre outras coisas, as suas necessidades em termos de condições e recursos ambientais, que constituem duas dimensões do nicho e definem em grande medida, juntamente com o resultado das interações bióticas (principalmente a herbivoria/predação e competição), o nicho ecológico realizado de uma espécie (Begon *et al.* 1996; Hoffmann 1998). A performance das plantas com ampla distribuição geográfica é limitada, em primeiro lugar, pela variação geográfica dos factores climáticos. Têm sido propostos vários padrões de resposta com valor adaptativo, quando a variação nas condições abióticas é pronunciada: as espécies podem possuir uma grande plasticidade fenotípica como resultado de uma elevada tolerância à variação das condições ambientais; por outro lado, podem existir genótipos

localmente adaptados, responsáveis por características fenotípicas apropriadas apenas para um conjunto restrito de condições ambientais (Hoffmann 1998; Pilon & Santamaria 2002).

De facto, a plasticidade fenotípica pode permitir que uma dada planta cresça e se reproduza em condições ambientais espacialmente e temporalmente variáveis (Dorken & Barrett 2004; Gratani *et al.* 2003). *Quercus ilex* constitui um bom exemplo de uma espécie com larga distribuição geográfica e elevada plasticidade fenotípica, que pode ser considerada como indicadora da sua adaptabilidade (Gratani *et al.* 2000; Gratani *et al.* 2003). No entanto, e segundo Grime *et al.* (1988), a amplitude ecológica é determinada não apenas pela variabilidade genética e plasticidade fenotípica, mas também pela flexibilidade regenerativa. De facto, a existência de uma dada espécie num determinado local



Foto 3.1. Mato de montanha de *Juniperus-Sphagnum* no Morro Alto (ilha das Flores) (RE).

está igualmente dependente das necessidades ambientais dos imaturos, que possuem usualmente limites de tolerância mais estreitos do que os adultos (Odum 1971). Neste aspecto, assume particular relevância a existência ou não de condições propícias à germinação das plântulas e posterior recrutamento de novos indivíduos. Vários autores salientaram a importância da luz, do substrato e da disponibilidade de micro habitats favoráveis, para o sucesso do recrutamento (Chambers 2001; Espelta *et al.* 1995; Hastwell & Facelli 2000; Kuuluvainen & Juntunen 1998; Prach *et al.* 1996; Simard *et al.* 1998).

Exceptuando o trabalho de Dias (1996), pouco se sabe acerca da amplitude ecológica de *Juniperus brevifolia* e dos limites ambientais à sua distribuição e abundância. Este é o primeiro estudo onde se efectua uma caracterização da variabilidade morfológica, relacionando-a com a diversidade de factores ambientais. Desta forma, com o objectivo de caracterizar a amplitude ecológica de *J. brevifolia* e compreender a distribuição e abundância da espécie, colocámos as seguintes questões:

1) Quais as condições e recursos ambientais

limitantes da distribuição e abundância de *Juniperus brevifolia*?

2) Que adaptações morfológicas possui à variabilidade espacial e temporal das condições e recursos ambientais na área de distribuição?

3) Qual o grau de variabilidade morfológica?

Métodos

Áreas de estudo

Foram seleccionadas 12 populações em quatro ilhas, dos três grupos que constituem o arquipélago Açoriano (Tabela 3.1). A selecção foi realizada de modo a incluir populações costeiras, de meia altitude e de montanha, em ilhas dos grupos Ocidental, Central e Oriental, sempre que possível com elevado grau de naturalidade. Estando as populações costeiras quase extintas em São Miguel, a amostragem, nesta ilha, limitou-se às populações de meia altitude e montanha. No grupo Central amostrámos populações das ilhas do Pico e Terceira, por estas possuírem as maiores áreas com comunidades de *Juniperus* em estado natural. No grupo Ocidental o estudo incidiu sobre populações da ilha das Flores por esta ser a ilha de maior dimensão e com maiores áreas de vegetação natural. As áreas de estudo apresentam uma grande variedade de substratos geológicos e pedológicos, diferentes tipos de vegetação e distintas características climáticas:

Fajãzinha (Faj) – situa-se na costa Oeste da ilha das Flores, na plataforma de sopé adjacente à escarpa da Fajãzinha. A população seleccionada é composta por algumas árvores dispersas em pastagens, implantadas sobre um substrato basáltico. Os indivíduos amostrados são os sobreviventes de uma população maior, que foi muito afectada pela actividade humana;

Ribeira do Ferreiro (RF) – localiza-se na metade Ocidental da ilha das Flores, nomeadamente no Maciço Central, sobre uma zona plana que corresponde à base de uma antiga caldeira (França *et al.* 2003). Esta área possui elevado encharcamento, pelo que são abundantes as ribeiras, charcos, lagoas e turfeiras de *Sphagnum*. A população amostrada corresponde a um bosque de *Juniperus* que se desenvolve sobre um substrato basáltico;

Morro Alto (MA) – situa-se no topo do cone

vulcânico do Morro Alto (a zona mais alta da ilha das Flores). A população corresponde a um mato de *Juniperus-Sphagnum* que ocorre sobre um substrato piroclástico (Foto 3.1);

Quatro Ribeiras (QR) – localiza-se na costa Norte da ilha Terceira, sobre uma escoada lávica traquítica originada no centro vulcânico do Pico Alto, que é parte constituinte do maciço vulcânico de Guilherme Moniz-Pico Alto (Rodrigues 2002). Ao atingir a costa, este derrame formou uma arriba viva que atinge, em alguns locais, cerca de 50 m de altura. A população amostrada é constituída maioritariamente por imaturos e pequenos adultos, existindo apenas quatro indivíduos adultos de grande porte. Esta área foi muito alterada no passado devido à implantação de vinhas, que foram posteriormente abandonadas. Actualmente, o coberto vegetal é composto por um mato de *Erica-Myrica* (*Erica azorica* e *Myrica faya*) (Foto 3.2);

Cão Morto (CM) – localizada na vertente Norte do estratovulcão de Santa Bárbara, na zona Ocidental da ilha Terceira, esta área corresponde a um derrame traquítico próximo do Pico Rachado, coberto por um Bosque de *Juniperus-Erica*, que sofreu alguma intervenção humana no passado;

Sanguinhal (San) – situada no centro vulcânico do Pico Alto, no interior na ilha Terceira, esta área encontra-se coberta por florestas de *Juniperus-Laurus*, que se desenvolvem sobre domas traquítico.

Santa Bárbara (SB) – situa-se no topo do bordo Sul da caldeira do vulcão de Santa Bárbara, numa área com espessos depósitos pomíticos de queda. A vegetação corresponde a um mato de montanha de *Juniperus-Calluna* (Foto 3.3);

Manhenha (Man) – localiza-se no extremo Leste da ilha do Pico, perto do Farol da Manhenha sobre uma escoada lávica basáltica. Os indivíduos amostrados são parte constituinte de um mato de *Erica-Myrica-Juniperus*;

Cabecinhos (Cab) – situada no Planalto da Achada, a Leste da



Foto 3.2. Mato costeiro de *Erica-Myrica* nas Quatro-Ribeiras (ilha Terceira) (RE).

montanha do Pico e perto do Pico da Urze, numa zona igualmente basáltica, esta área foi muito alterada devido à actividade agropecuária. Os indivíduos amostrados encontram-se numa pequena «ilha» de vegetação arbórea no meio de uma pastagem;

Montanha (Mon) – localiza-se na montanha do Pico, perto do início do trilho de acesso ao pico do Pico. A vegetação corresponde a um mato de montanha de *Erica-Calluna*;

Tronqueira (Tro) – situa-se numa zona montanhosa profundamente erosionada designada de Serra da Tronqueira, no extremo Oriental da ilha de São Miguel.

Tabela 3.1. Lista de populações amostradas com as respectivas altitudes e localizações. Depois do nome de cada população indicam-se as iniciais que as identificam (entre parêntesis) e que serão usadas ao longo do texto.

Grupo de Ilhas	Ilha	Populações	Altitude (m)	Localização
Ocidental	Flores	Fajãzinha (Faj)	23	39° 26' 06.1" N 31° 15' 19.8" W
		Ribeira do Ferreiro (RF)	537	39° 26' 12.8" N 31° 13' 37.9" W
		Morro Alto (MA)	914	39° 27' 44.5" N 31° 12' 59.3" W
Central	Terceira	Quatro Ribeiras (QR)	47	38° 47' 37.9" N 27° 11' 36.9" W
		Cão Morto (CM)	518	38° 45' 50.1" N 27° 19' 02.0" W
		Sanguinhal (San)	650	38° 44' 06.9" N 27° 12' 59.7" W
		Santa Bárbara (SB)	986	38° 43' 51.8" N 27° 19' 42.8" W
	Pico	Manhenha (Man)	15	38° 24' 45.1" N 28° 01' 54.9" W
		Cabecinhos (Cab)	505	38° 26' 34.2" N 28° 19' 03.9" W
		Montanha (Mon)	1232	38° 28' 18.2" N 28° 25' 32.4" W
Oriental	São Miguel	Tronqueira (Tro)	789	37° 47' 46.4" N 25° 11' 04.2" W
		Graminhais (Gra)	986	37° 48' 06.5" N 25° 14' 36.6" W



Foto 3.3. Mato de montanha de *Juniperus-Calluna* na Serra de Santa Bárbara (ilha Terceira) (RE).

Nesta área, coberta no passado por extensas florestas de *Juniperus-Laurus-Ilex*, a vegetação foi bastante alterada pela acção humana, possuindo actualmente uma cobertura elevada da invasora *Clethra arborea*. No que respeita à geologia, a Tronqueira encontra-se na parte mais antiga da ilha, que possui uma predominância de escoadas lávicas muito antigas, cobertas em muitas áreas por materiais piroclásticos traquíticos mais recentes (França *et al.* 2003);

Graminhais (Gra) – localiza-se na unidade geomorfológica designada de Planalto Litoral Norte (França *et al.* 2003), nomeadamente no Planalto dos Graminhais. A vegetação corresponde a um mato de montanha de *Juniperus-Sphagnum*, que se desenvolve sobre depósitos pomíticos de queda.

Recolha de dados

Condições e recursos ambientais limitantes

Nas várias populações registou-se a altitude e localização, com auxílio do GPS, a inclinação do terreno e a percentagem de exposição aos quadrantes Norte, Sul, Este e Oeste. Recolheu-se igualmente uma amostra de solo em cada população. A partir das coordenadas geográficas das várias populações e recorrendo ao Modelo CIELO, obtivemos os re-

spectivos dados climáticos. O Modelo CIELO - modelação do clima insular à escala local - foi desenvolvido, calibrado e validado por Azevedo (1996) (ver também Azevedo *et al.* 1999) e aplicado posteriormente em diversos estudos (ex. Borges *et al.* 2006). Este modelo foi construído de forma a equacionar o conhecimento existente acerca dos processos que governam a variação espacial das variáveis climáticas à escala local, usando os dados disponíveis a partir das estações meteorológicas costeiras sinópticas.

Para avaliar a existência de limitações na capacidade regenerativa de *J. brevifolia* realizaram-se, em Julho de 2003 (nas populações da ilha

Terceira) e Junho de 2004 (nas populações da ilha do Pico), 180 inventários de 1m² (1x1 m), divididos por 6 populações: Quatro Ribeiras, Manhenha, Sanguinhal (1 e 2), Santa Bárbara e Montanha. A selecção foi efectuada de modo a incluir comunidades arbustivas e arbóreas, com diferentes níveis de luz no solo, nomeadamente matos fechados costeiros, florestas de meia altitude e matos abertos de montanha. As medições do nível de luz foram realizadas em cada quadrado, acima da vegetação e ao nível do solo (de forma a determinar a percentagem de luz que atingia o solo), com auxílio de um luxímetro. Em cada população foram colocados 30 quadrados de forma linear, registando-se de seguida todas as plântulas e juvenis de *J. brevifolia*, o quadrado onde ocorriam e os substratos pedológico e biológico do local onde se encontravam. Nos inventários realizados na floresta registaram-se igualmente o número de plântulas e juvenis das restantes espécies arbóreas e os respectivos substratos de germinação.

De forma a determinar a percentagem de mortalidade de duas *cohorts* consecutivas de plântulas de *J. brevifolia*, em cada um dos três tipos de populações (costeiro, meia altitude e montanha), identificámos (através da marcação com uma etiqueta) as plântulas



Foto 3.4. Pormenor de um estróbilo feminino de *J. brevifolia* (com cerca de 1 mm) onde se pode observar a gota polinizadora (RE).

germinadas em 2003 (apenas nos inventários realizados na ilha Terceira de forma a possibilitar o seu acompanhamento nos dois anos seguintes). Em Março, Maio e Julho de 2004, estes quadrados foram novamente observados com o objectivo de registar novas plântulas e

determinar a percentagem de mortalidade das plântulas da *cohort* de 2003. Em Março, Maio e Julho de 2005, realizaram-se novas observações para determinar a percentagem de mortalidade da *cohort* de 2004.

Variabilidade morfológica

Em cada uma das 12 populações, seleccionaram-se, aleatoriamente, dez indivíduos adultos de *J. brevifolia* (com excepção das Quatro Ribeiras, onde foram amostrados apenas os quatro adultos de grandes dimensões existentes). Naqueles indivíduos, para além dos dados obtidos *in loco* (altura máxima, altura e largura da copa, número de raminhos por centímetro e inclinação dos raminhos), recolheram-se 50 raminhos com folhas e 30 gábulos, por população, a partir dos quais se analisaram os restantes parâmetros morfológicos vegetativos e reprodutivos (Tabela 3.2) (Fotos 3.4 e 3.5). Os parâmetros relativos aos estróbilos masculinos foram analisados apenas em populações da ilha Terceira, uma vez que o curto período de maturação

Tabela 3.2. Parâmetros morfológicos vegetativos e reprodutivos analisados nas doze populações estudadas. (*) Com excepção da população das Quatro Ribeiras. (**) - Tipo de inclinação das folhas e dos raminhos: erecta (60-90°); erectopatente (30-70°); patente (10-40°); horizontal (- 20_20°); decumbente (- 50_0°); pendente (- 90_- 40°) (Stoutjesdijk & Barkman 1992).

Parâmetro	Nº amostras por população	Nº total de amostras
Altura máxima (distância compreendida entre a base do tronco e o ponto mais alto da copa de cada indivíduo)	10*	114
Altura da copa (distância compreendida entre a base e o ponto mais alto da copa de cada indivíduo)	10*	114
Largura da copa (distância, perpendicular à anterior, compreendida entre os extremos mais afastados da copa de cada indivíduo)	10*	114
Nº de raminhos/cm (número de raminhos existentes em porções de 1 cm de comprimento dos ramos terminais)	50	600
Inclinação dos raminhos (ângulo do raminho com o plano horizontal)**	50	600
Nº de folhas/cm (número de folhas existentes em porções de 1 cm de comprimento dos raminhos)	50	600
Sobreposição das folhas (percentagem do comprimento de uma folha que se encontra coberta pela folha imediatamente anterior)	50	600
Inclinação das folhas (ângulo da folha com o plano horizontal)**	50	600
Comprimento da folha (distância compreendida entre a base e o ápice da folha)	50	600
Largura máxima da folha	50	600
Distância da nervura-ápice (distância compreendida entre o extremo apical da nervura central e o ápice da folha)	50	600
Diâmetro dos gábulos	30	360
Peso dos gábulos	30	360
Nº de sementes por gábulos	30	360
Comprimento das sementes	60	720
Largura máxima das sementes	60	720
Peso das sementes	60	720



Foto 3.5. Após a polinização os estróbilos femininos transformam-se em gábulos onde se desenvolvem as sementes. Nesta foto pode-se observar a evolução do tamanho e forma dos gábulos de *J. brevifolia* (a distância entre cada traço da régua corresponde a 1 mm) (RE).

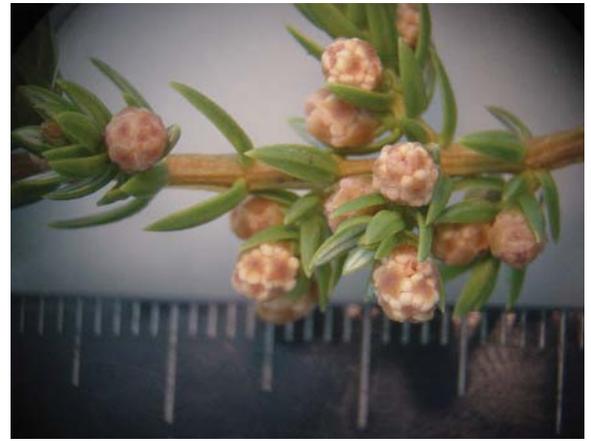


Foto 3.6. Raminho de *J. brevifolia* com vários estróbilos masculinos (a distância entre cada pequeno traço da régua corresponde a 1 mm) (RE).

dos mesmos e as limitações logísticas impossibilitavam a deslocação para outras ilhas.

Nas Quatro Ribeiras, Sanguinhal e Santa Bárbara recolheram-se, por população, 30 estróbilos masculinos maduros e analisaram-se os seguintes parâmetros: Comprimento total (distância compreendida entre o ápice e a zona de inserção no raminho) e largura máxima dos estróbilos (30 amostras por população); Número total de microsporófilos (30 amostras por população); altura (distância compreendida entre o ápice e a base) e largura (distância, perpendicular à anterior) dos microsporófilos (90 amostras por população); Comprimento do eixo maior e comprimento do eixo menor dos sacos de pólen (90 amostras por população) (Fotos 3.6 e 3.7).

Realizou-se ainda uma análise histológica das folhas de 3 populações da ilha Terceira (Quatro Ribeiras, Sanguinhal e Santa Bárbara), representativas das três situações seleccionadas (costa, meia altitude e montanha). Este estudo foi limitado à ilha Terceira de forma a garantir o bom estado dos tecidos, pelo que após a recolha as folhas foram imediatamente analisadas. Recolheram-se 30 folhas, por população, para determinar: espessura máxima (distância compreendida entre as faces adaxial e abaxial da folha na zona do ducto resinífero) e espessura mínima (distância compreendida entre as faces adaxial e abaxial da folha na zona dos sulcos estomáticos) da folha; espessura da epiderme abaxial; espessura da hipoderme abaxial; espessura do parênquima em paliçada.

Análise dos dados

Condições e recursos ambientais limitantes

A partir do modelo CIELO, obtivemos os valores mensais da temperatura média, mínima e máxima, humidade relativa, precipitação e velocidade média do vento. Com a percentagem de exposição aos quadrantes Norte, Sul, Este e Oeste, calculou-se a percentagem média de exposição de cada população. Este parâmetro constitui, juntamente com a velocidade média anual do vento, uma medida do grau de exposição das populações aos efeitos da acção do vento (Dias 1996). A análise das amostras de solo foi realizada no Laboratório de Solos do Departamento de Ciências Agrárias da Universidade dos Açores, com o objectivo de determinar o seu pH e o conteúdo em matéria orgânica (%), azoto total (%), fósforo (ppm) e potássio (ppm).

Realizámos uma análise de ordenação para determinar a relação existente entre as populações e as 10 variáveis abióticas e 17 parâmetros morfológicos analisados. Inicialmente os dados foram analisados através de uma DCCA (*Detrended Canonical Correspondence Analysis*) de forma a determinar se as espécies respondiam linearmente a gradientes ou se tinham a sua melhor performance em volta de um óptimo ambiental (resposta unimodal). Segundo ter Braak & Šmilauer (1998), se a DCCA demonstra que o máximo comprimento de gradiente excede 4 SD (unidades de desvio padrão) então as espécies evidenciam uma forte resposta unimodal e os dados devem ser analisados através de uma CCA (*Canonical Cor-*



Foto 3.7. Estróbilo masculino maduro de *J. brevifolia* de onde foram destacados dois microsporófilos. Nos microsporófilos podem-se observar os sacos de pólen: cinco no microsporófilo superior e quatro no inferior (a distância entre cada traço da régua corresponde a 1 mm) (RE).

response Analysis). Se o máximo comprimento de gradiente for inferior a 4 SD a resposta das espécies é linear e o método de análise de gradiente a aplicar é a RDA (*Redundancy Analysis*).

No nosso caso, a DCCA realizada revelou um máximo comprimento de gradiente inferior a 4 SD, pelo que foi aplicada uma RDA (*Redundancy Analysis*). Os dados foram transformados logaritmicamente (base 10). Para realizar a ordenação, utilizou-se o programa CANOCO (ter Braak & Šmilauer 1998). A significância da correlação entre o número de imaturos nos três tipos de comunidades e os respectivos níveis médios de luz no solo foi avaliada através do coeficiente de correlação de Pearson. Para averiguar se os imaturos de *J. brevifolia* (e das restantes espécies), ocorriam em números semelhantes nos vários tipos de substrato, ou se, pelo contrário, existiam ocorrências significativamente maiores ou menores sobre determinados substratos, utilizámos o teste do Qui-quadrado (χ^2) (Zar 1996). A partir do acompanhamento dos quadrados de 1 m², entre 2003 e 2005, determinou-se a percentagem de mortalidade das plântulas das *cohorts* de 2003 e 2004.

Variabilidade morfológica

A partir dos parâmetros descritos na Tabela 3.2 determinaram-se outros parâmetros relativos às várias populações, nomeadamente:

- Biovolume da copa (Dias 1996): aplicando a fórmula de cálculo do volume de um cilindro:

$$B = (\pi \times r^2) \times h,$$

onde B_v é o biovolume, r e h são, respectivamente, o raio e a altura da copa de cada indivíduo. O biovolume individual corresponde ao volume médio da copa dos indivíduos de uma espécie e o biovolume total diz respeito à soma dos volumes das copas de todos os indivíduos de uma espécie;

- Área da folha: a partir da fórmula de cálculo da área de uma elipse;

- Índice de forma da folha: dado pela razão comprimento da folha/ largura da folha;

- Índice de forma da semente: dado pela razão comprimento da semente/ largura da semente;

- Percentagem de parte carnuda dos gábulos: dada pela razão peso da parte carnuda (diferença entre o peso total do gábulos e o peso total das suas sementes) / peso total do gábulos, multiplicada por 100.

A consistência das folhas (esclerofilia ou suculência) foi determinada a partir de três amostras de 30 folhas cada, provenientes das populações da Terceira (QR, San e SB). Cada folha foi pesada após ter sido colocada entre papel húmido e deixada a saturar durante 24 horas a 18°C (peso saturado da folha). De seguida, as mesmas folhas foram secas a 100°C, durante 24 horas, e novamente pesadas, de forma a determinar o peso seco da folha (Bongers & Popma 1990). O nível de esclerofilia foi determinado a partir do ratio peso seco da folha/área da folha. O grau de suculência foi obtido a partir do ratio volume da folha/superfície da folha (Stoutjesdijk & Barkman 1992).

Para averiguar as semelhanças morfológicas entre populações, realizámos uma análise classificativa hierárquica (análise de *cluster*), que permite criar classes por afinidade, existindo uma hierarquia entre as classes obtidas (Fernández-Palacios & Santos 1996). Para a realização da análise classificativa utilizámos 17 parâmetros morfológicos vegetativos e reprodutivos, obtidos em todas as populações, nas várias ilhas, excluindo aqueles que foram obtidos apenas nas populações da ilha Terceira. Optámos por uma classificação aglomerativa (ascendente), utilizando a distância euclídeana como coeficiente de similaridade e o *average linkage* como método para formação de grupos. Para esta análise, utilizou-se o programa CAP (Henderson & Seaby 1999). A análise de ordenação (RDA) foi

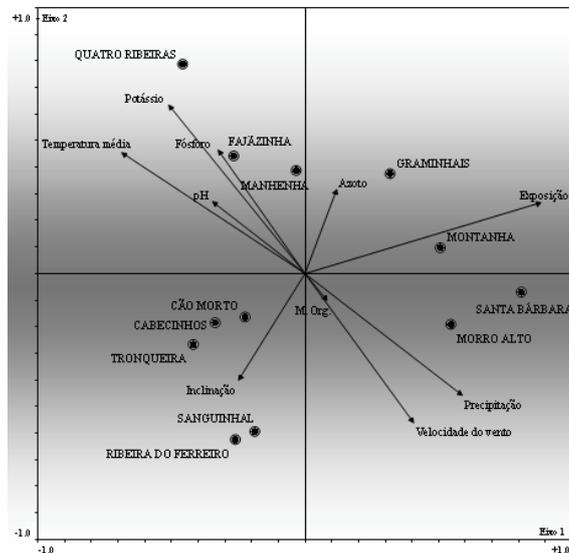


Figura 3.1. Diagrama «biplot» de ordenação RDA, por correlação da matriz de 12 populações e 10 variáveis abióticas (ver Tabela 3.3). Legenda: M. Org. – Matéria orgânica.

utilizada também para avaliar a relação existente entre as populações e os 17 parâmetros morfológicos. A significância das diferenças nos valores dos vários parâmetros morfológicos, entre populações, foi testada através da aplicação do teste U de Mann-Whitney, que constitui uma alternativa não paramétrica ao teste *t* (Zar 1996).

Resultados

Condições e recursos ambientais limitantes

Os dois primeiros eixos da análise de ordenação (RDA) (Figura 3.1) explicam 92,6 % da variância dos dados (*eigenvalues* de 0,75 e 0,16, respectivamente). As populações de montanha (MA, SB, Mon e Gra) ocupam o sector positivo do eixo 1. As restantes populações, situadas no sector negativo do eixo 1, formam dois grupos separados ao longo do eixo 2: um grupo, no sector positivo, formado pelas populações costeiras (Faj, QR e Man) e outro grupo, no sector negativo, composto pelas populações de meia altitude (RF, CM, San, Cab e Tro).

As variáveis abióticas exposição e precipitação são aquelas que apresentam uma correlação positiva mais elevada com o eixo 1 da ordenação (0,88 e 0,59 respectivamente). Pelo contrário, este mesmo eixo encontra-se negativamente correlacionado com a temperatura média e com a concentração de potássio no solo (-0,68 e -0,51, respectivamente). Desta forma, uma vez que estão no sector positivo do eixo 1, as populações de montanha estão sujeitas a condições de baixas temperaturas, elevada exposição e precipitação. As restantes populações estão associadas a situações de baixa exposição, menor precipitação e temperaturas mais elevadas. Por outro lado, o eixo 2 está correlacionado principalmente com a concentração de potássio (0,63) e a velocidade média do vento (-0,55). Assim,

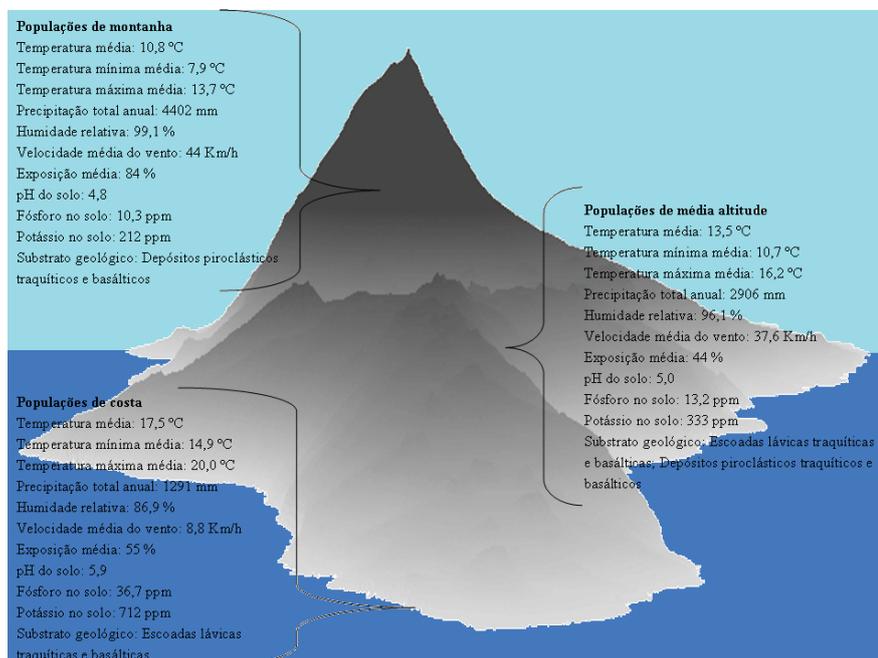


Figura 3.2. Caracterização das condições e recursos ambientais das áreas ocupadas pelos três tipos de populações (de acordo com a análise de ordenação), com base nas médias dos valores obtidos nos habitats costeiros (QR, Faj e Man), de média altitude (San, CM, RF, Cab e Tro) e montanha (SB, MA, Mon e Gra).

as populações costeiras ocorrem em locais com ventos menos intensos e maior disponibilidade de nutrientes (principalmente de potássio).

Na Tabela 3.4 (em anexo a este capítulo) encontram-se os valores dos parâmetros ambientais das várias populações. Analisando as condições e recursos ambientais nas áreas ocupadas pelos três tipos de populações (de acordo com a análise de ordenação), verificamos que as populações costeiras suportam os valores mais elevados de temperatura (Figura 3.2), existindo mesmo períodos de algum *stress* hídrico (por defeito) durante os meses de Julho e Agosto, nas populações da Manhêna e Quatro Ribeiras. Na Fajãzinha (ilha das Flores) tal não se verifica, pelo que quando analisamos os valores médios das populações costeiras (Figura 3.3) apenas no mês de Julho existe algum *stress* hídrico. Por outro lado, estas populações estão sujeitas aos valores mais baixos de precipitação total anual, humidade relativa e velocidade média anual do vento.

As populações de montanha, pelo contrário, encontram-se sob condições de baixas temperaturas e elevada precipitação, humidade relativa e exposição ao vento (Figuras 3.2 e 3.5). Estas populações possuem níveis elevadíssimos de precipitação, particularmente nos meses de Outono e Inverno, criando condições de elevado encharcamento do solo. Durante os meses de Inverno as temperaturas nocturnas atingem muitas vezes valores negativos, provocando um *stress* térmico (por defeito) acentuado. Relativamente ao pH do solo verifica-se uma diminuição com a altitude, acompanhada pela diminuição do fósforo e potássio assimiláveis, indicando uma diminuição da disponibilidade de nutrientes.

No que respeita às condições de germinação, verificamos que a percentagem de luz solar que atinge o solo está relacionada com o tipo de comunidade. Nos matos costeiros a percentagem de luz no solo é de 42,8 %, ao passo que nas

florestas essa percentagem é de apenas 5,7 % e nos matos abertos de montanha é de 75,2 %. O número de imaturos é maior nos matos de montanha e menor nas

Tabela 3.3. Variabilidade morfológica de *Juniperus brevifolia* com base nas médias dos valores obtidos nas populações costeiras (QR, Faj e Man), de meia altitude (San, CM, RF, Cab e Tro) e montanha (SB, MA, Mon e Gra).

Parâmetro	Populações costeiras	Populações de meia altitude	Populações de montanha
Indivíduos:			
Altura média (cm)	230,00	318,00	63,90
Raminhos:			
Número de raminhos/cm	3,00	2,00	3,00
Inclinação dos raminhos (°)	32,50	25,60	40,60
Folhas:			
Comprimento da folha (mm)	6,50	5,70	5,60
Largura da folha (mm)	1,60	1,30	1,30
Área da folha (mm ²)	8,50	5,80	5,90
Índice de forma da folha	4,10	4,50	4,40
Espessura média da folha (mm)	0,60	0,30	0,50
Número de folhas/cm	15,00	13,00	18,00
Sobreposição das folhas (%)	59,70	32,10	65,40
Inclinação das folhas (°)	30,40	16,00	38,20
Esclerofilia da folha	0,21	0,15	0,27
Suculência da folha	0,29	0,17	0,23
Gálbulos:			
Diâmetro dos gálbulos (mm)	8,70	7,80	7,80
Peso dos gálbulos (mg)	355,30	298,90	291,20
Número de sementes por gábululo	2,00	3,00	2,00
Parte carnuda dos gálbulos (%)	73,90	86,70	88,80
Sementes:			
Comprimento das sementes (mm)	5,60	4,50	4,70
Largura das sementes (mm)	4,30	2,70	3,10
Índice de forma das sementes	1,30	1,70	1,60
Peso das sementes (mg)	45,20	15,80	18,90
Estróbilos masculinos:			
Comprimento dos estróbilos (mm)	4,60	4,30	3,20
Largura dos estróbilos (mm)	3,00	2,90	2,20
Número de microsporófilos	12,00	12,00	9,00
Altura dos microsporófilos (mm)	1,80	1,50	1,20
Largura dos microsporófilos (mm)	1,70	1,50	1,30
Eixo maior dos sacos de pólen (mm)	0,90	0,80	0,70
Eixo menor dos sacos de pólen (mm)	0,70	0,70	0,60
Histologia das folhas (µm):			
Espessura da epiderme	19,20	18,10	20,30
Espessura da hipoderme	22,60	19,20	19,20
Espessura parênquima paliçada	86,90	50,90	60,00

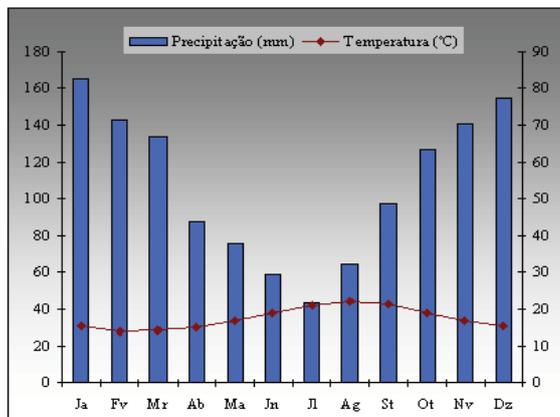


Figura 3.3. Gráfico termo-pluviométrico das áreas costeiras (com base nas médias dos valores obtidos para QR, Faj e Man). Legenda: Ja- Janeiro; Fv- Fevereiro; Mr- Março; Ab- Abril; Ma- Maio; Jn- Junho; Jl- Julho; Ag- Agosto; St- Setembro; Ot- Outubro; Nv- Novembro; Dz- Dezembro.

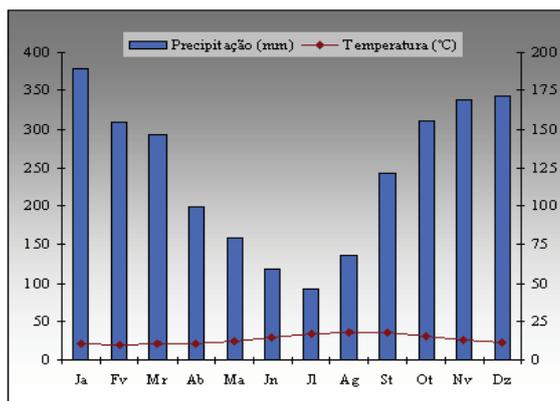


Figura 3.4. Gráfico termo-pluviométrico das áreas de média altitude (com base nas médias dos valores obtidos para San, CM, RF, Cab e Tro). Legenda: Ja- Janeiro; Fv- Fevereiro; Mr- Março; Ab- Abril; Ma- Maio; Jn- Junho; Jl- Julho; Ag- Agosto; St- Setembro; Ot- Outubro; Nv- Novembro; Dz- Dezembro.

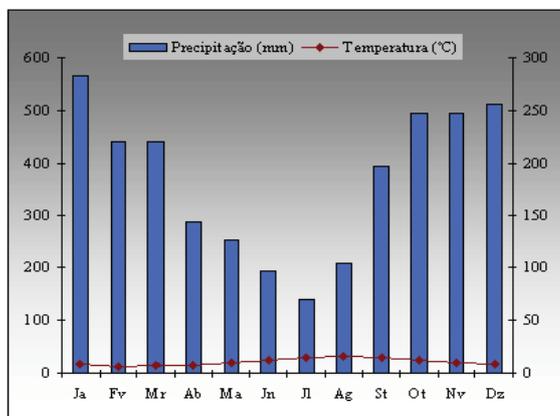


Figura 3.5. Gráfico termo-pluviométrico das áreas de montanha (com base nas médias dos valores obtidos para SB, MA, Mon e Gra). Legenda: Ja- Janeiro; Fv- Fevereiro; Mr- Março; Ab- Abril; Ma- Maio; Jn- Junho; Jl- Julho; Ag- Agosto; St- Setembro; Ot- Outubro; Nv- Novembro; Dz- Dezembro.

florestas, estando positivamente correlacionado com o nível de luz no solo ($r = 1$, $P < 0,05$). As plântulas das populações costeiras germinam em solos litólicos, cobertos de folhada, principalmente de *Erica azorica* ou da própria espécie (Figura 3.6) (Qui-quadrado; $P < 0,05$).

Pelo contrário, a maior parte das plântulas das populações de meia altitude germinam em *hummocks* biológicos (Qui-quadrado; $P < 0,05$). Estes *hummocks* constituem zonas mais elevadas relativamente ao nível médio do solo e são formados principalmente pelas raízes das árvores de *J. brevifolia* ou *Laurus azorica* ou pelo crescimento clonal de fetos e briófitos, com destaque para *Culcita macrocarpa* e *Thuidium tamariscinum*. As plântulas, destas populações, que surgem sobre solo litólico fazem-no de preferência em *hummocks* geológicos. No que respeita às populações de montanha, verifica-se que germinam sempre em zonas com solo, nomeadamente andossolos ferruginosos e solos litólicos, em metade dos casos sem substrato biológico ou em zonas cobertas por *Campylopus* sp.

Por outro lado, nas florestas as restantes espécies arbóreas possuem diferentes preferências em termos de substrato de germinação (Figura 3.7). De facto, ao contrário de *J. brevifolia*, *Ilex azorica*, *Laurus azorica* e *Frangula azorica* germinam preferencialmente em zonas com solo sobre *hummocks* geológicos (Qui-quadrado; $P < 0,05$). As populações de meia altitude de *J. brevifolia* apresentaram o menor número de imaturos e uma mortalidade muito elevada das *cohorts* de plântulas de 2003 e 2004 (82 e 83 %, respectivamente). No que respeita às populações costeiras, registou-se um maior número de imaturos e uma percentagem de mortalidade muito diferente entre as duas *cohorts*. Nas populações de montanha ocorreu o maior número de imaturos e os níveis mais baixos de mortalidade, principalmente na *cohort* de 2004 (Figura 3.8).

Variabilidade morfológica

A partir da análise do dendograma da Figura 3.9 verifica-se que as populações foram agrupadas de acordo com a altitude, independentemente da ilha onde se situam, confirmando os agrupamentos que resultaram da análise de ordenação. De facto, as populações estão separadas em três grupos, com afinidades morfológicas: as populações costeiras (QR, Man e Faj), as

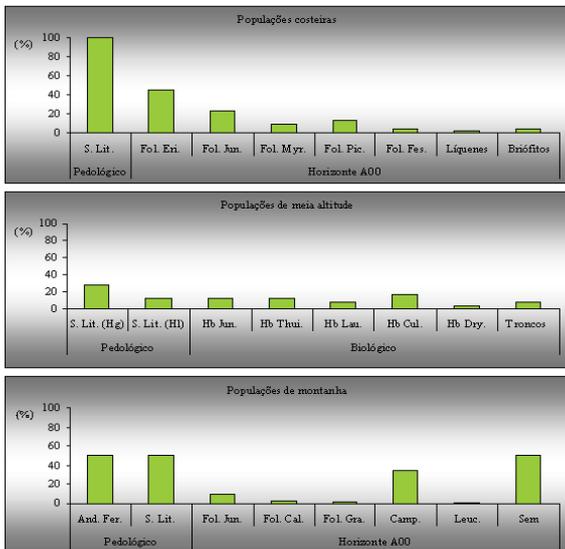


Figura 3.6. Percentagem de ocorrência das plântulas de *Juniperus brevifolia*, relativamente ao tipo de substrato pedológico e biológico e ao tipo de folhada, nas populações costeiras (mato costeiro), de meia altitude (floresta) e montanha (mato de montanha). Legenda: S. Lit. (Hg): Solo lítico sobre *hummocks* geológicos; S. Lit. (HI): Solo lítico sobre *hollows* geológicos; And. Fer.: Andosolo ferruginoso; Hb: *Hummock* biológico; Fol.: Folhada; Eri.: *Erica azorica*; Jun.: *Juniperus brevifolia*; Myr.: *Myrica faya*; Pic.: *Picconia azorica*; Fes.: *Festuca petraea*; Thui.: *Thuidium tamariscinum*; Lau.: *Laurus azorica*; Cul.: *Culcita macrocarpa*; Dry.: *Dryopteris azorica*; Cal.: *Calluna vulgaris*; Gra.: Gramíneas; Camp.: *Campylopus* sp.; Leuc.: *Leucobryum* sp.; Troncos: Troncos vivos e mortos de *Juniperus brevifolia*.

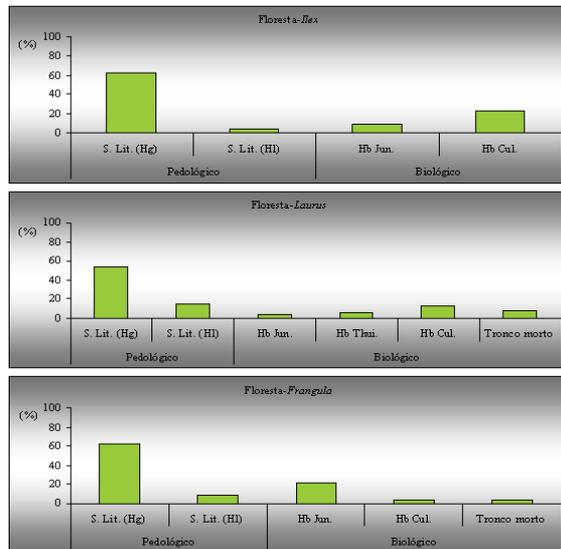


Figura 3.7. Percentagem de ocorrência das plântulas de *Ilex azorica*, *Laurus azorica* e *Frangula azorica* relativamente ao tipo de substrato pedológico e biológico, na comunidade de floresta de meia altitude. Legenda: S. Lit. (Hg): Solo lítico sobre *hummocks* geológicos; S. Lit. (HI): Solo lítico sobre *hollows* geológicos; Hb: *Hummock* biológico; Jun.: *Juniperus brevifolia*; Cul.: *Culcita macrocarpa*; Thui.: *Thuidium tamariscinum*.

populações de altitudes intermédias (San, CM, Cab, Tro e RF) e as populações de montanha (SB, Mon, MA e Gra). Por outro lado, as populações costeiras apresentam maior similaridade morfológica com as de altitude intermédia, estando as populações de montanha mais afastadas das restantes.

A análise de ordenação (RDA) indica que as populações costeiras são caracterizadas por indivíduos de dimensão apreciável, com folhas, gábulos e sementes de grandes dimensões. Por outro lado, os indivíduos das populações de altitudes intermédias possuem árvores de grande porte, quer em biovolume, quer em altura, apresentando gábulos com maior número de sementes. No sector positivo do eixo 1, encontramos as populações de montanha que, apesar de apresentarem alguma separação ao longo do eixo 2, podem ser caracterizadas por possuírem o maior número de folhas por centímetro, as maiores inclinações das folhas e raminhos e a maior percentagem de sobreposição das folhas (Figura 3.10).

As características morfológicas (vegetativas e reprodutivas) e histológicas dos três grupos de populações encontram-se resumidas na Tabela 3.3. Na tabela 3.5 (em anexo a este capítulo) estão os valores médios

de cada uma das 12 populações estudadas e nas tabelas 3.6 a 3.14 encontram-se os resultados da análise estatística realizada através do teste U de *Mann-Whitney*. As populações costeiras apresentam folhas de grandes dimensões e de espessura elevada, como resultado da grande espessura do parênquima em paliçada, e a maior suculência dos três tipos de populações. Estas populações possuem igualmente os maiores gábulos e sementes, mas a percentagem de parte carnuda dos gábulos é a menor. Da mesma forma, estas populações apresentam igualmente os estróbilos masculinos de maiores dimensões.

Nas populações de montanha encontramos as maiores inclinações dos raminhos e folhas, assim como o maior número de folhas por centímetro. Estas folhas apresentam também a maior percentagem

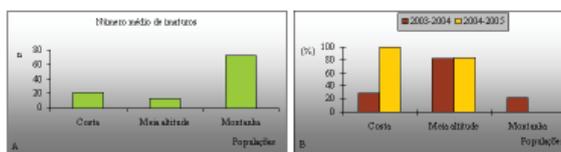


Figura 3.8. Número médio de imaturos (A) e percentagem de mortalidade das *cohorts* de plântulas de 2003 e 2004 (B) nas populações costeiras (mato costeiro), de meia altitude (floresta) e montanha (mato de montanha).

de sobreposição, sendo as mais esclerófitas. Pelo

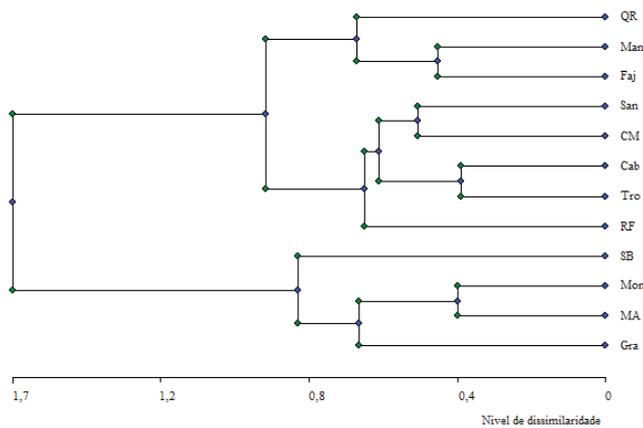


Figura 3.9. Análise classificativa hierárquica das populações estudadas, a partir de uma matriz de 12 populações e 17 parâmetros morfológicos vegetativos e reprodutivos (abreviaturas: ver Tabela 3.1).

contrário, estas populações apresentam os estróbilos, microsporófilos e sacos de pólen de menor dimensão. Nas populações de meia altitude encontramos os indivíduos com menor número de folhas e raminhos por centímetro, menor percentagem de sobreposição das folhas e menor inclinação dos raminhos e folhas. As folhas são as menos espessas, esclerófitas e suculentas, o mesmo acontecendo com as dimensões das sementes e espessura do parênquima em paliçada. Pelo contrário, estas são as populações que apresentam maior número de sementes por gábulos.

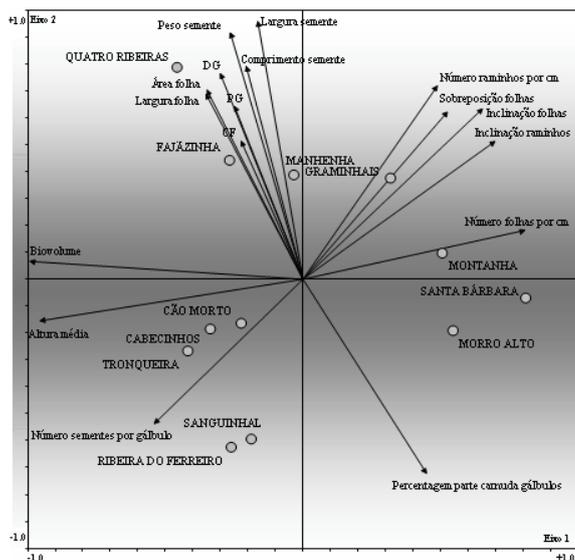


Figura 3.10. Diagrama «biplot» de ordenação RDA, por correlação da matriz de 12 populações e 17 parâmetros morfológicos vegetativos e reprodutivos. Legenda: CF – Comprimento das folhas; DG – Diâmetro dos gábulos; PG – Peso dos gábulos.

As distribuições de classes de área da folha apresentam uma forma próxima da normal. No entanto, a curva de distribuição das populações costeiras está claramente deslocada para a direita, relativamente às restantes, com a maior parte das folhas a possuírem entre 7,50 e 10,50 mm² de área. Por outro lado, as curvas de distribuição das populações de meia altitude e montanha apresentam longas caudas para a direita (Figura 3.11A). No que respeita à espessura da folha, as diferenças são evidentes, com a curva de distribuição das populações de meia altitude centrada entre os 0,30 e 0,40 mm, ao passo que as curvas das populações de montanha e de costa estão centradas, respectivamente, entre 0,40 e 0,55 mm, e entre 0,50 e 0,65 mm (Figura 3.11B).

No que se refere às sementes, verificamos curvas de distribuição, das classes de peso, diferentes entre as populações costeiras e as restantes. As populações de meia altitude e montanha possuem curvas com formas intermédias entre unimodal e J-invertido, com a maioria das sementes a pesarem entre 0 e 30 mg. Pelo contrário, nas populações costeiras a curva de distribuição é unimodal, com uma longa cauda para a direita, e com a maior parte das sementes a pesarem entre 20 e 60 mg (Figura 3.12).



Foto 3.8. Folhas de *J. brevifolia* de indivíduos de montanha, meia altitude e costa (RE).

Relativamente à inclinação das folhas, as diferenças são igualmente evidentes, com a curva de distribuição das populações de montanha centrada entre os 30 e 60°, ao passo que a das populações de meia altitude (que apresenta, ao contrário das restantes, uma forma intermédia entre unimodal e J-invertido) apresenta-se deslocada para as classes mais baixas de inclinação (Figura 3.13A). As populações costeiras estão numa situação intermédia, com as suas folhas a apresentarem maioritariamente ângulos de inclinação situados entre 20 e 50°. No que respeita à inclinação dos raminhos, a principal diferença verifica-se entre as populações de montanha e as restantes (Figura 3.13B).

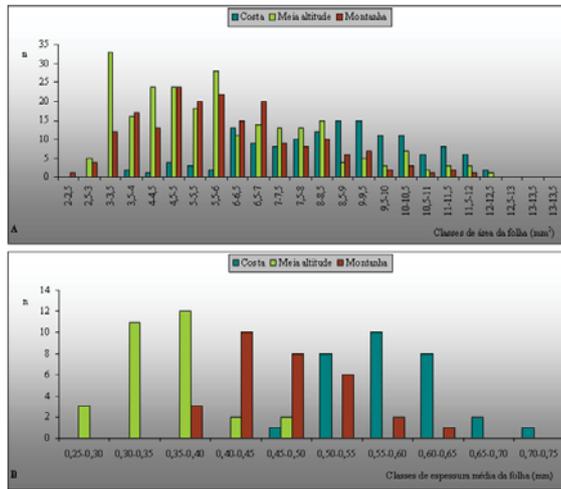


Figura 3.11. Distribuição de classes de área (A) e de espessura (B) da folha das populações costeiras, de meia altitude e montanha.

Discussão

Condições e recursos ambientais limitantes

No capítulo 2 vimos que existem poucas limitações ambientais à distribuição de *J. brevifolia* nos Açores. No entanto, existe um claro limite altitudinal superior, uma vez que não se regista a ocorrência, para além de alguns indivíduos isolados e em locais abrigados, de populações acima dos 1500 m. Este limite altitudinal coincide com a zona onde ocorre, durante o Inverno, queda frequente de neve (Cruz 1997), e está muito provavelmente associado, tal como acontece com outras espécies (ex. Sykes 2001), às baixas temperaturas registadas, principalmente em Janeiro e Fevereiro. Segundo Barnes *et al.* (1998), a distribuição das plantas é limitada em grande medida pelas baixas temperaturas, devido ao efeito que têm não apenas nos órgãos vegetativos, mas também sobre as gemas florais, frutos imaturos, sementes em germinação e plântulas (que possuem normalmente menor tolerância ao frio).

As baixas temperaturas, principalmente as temperaturas negativas, podem causar danos por frio (*chilling*) ou congelamento (*freezing*). Os efeitos do frio provocam alterações na permeabilidade das membranas celulares, ao passo que o congelamento (e formação de gelo nos tecidos da planta) afecta a osmoregulação devido à saída de água das células, como consequência da formação de gelo extracelular, causando efeitos que são, no essencial, semelhantes aos da seca e salinidade (Begon *et al.* 1996). Estes efeitos do frio poderão estar

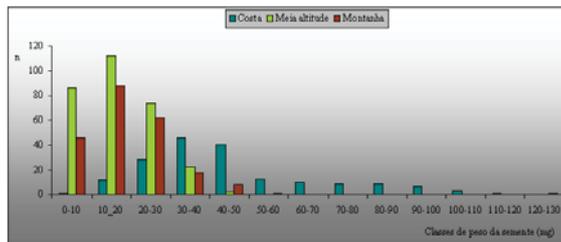


Figura 3.12. Distribuição de classes de peso das sementes das populações costeiras, de meia altitude e montanha.

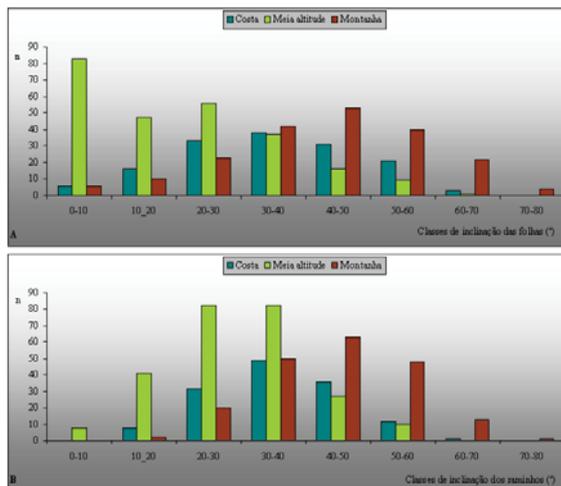


Figura 3.13. Distribuição de classes de inclinação das folhas (A) e dos raminhos (B) das populações costeiras, de meia altitude e montanha.

na origem, juntamente com o aumento da exposição, da limitação altitudinal de *J. brevifolia*. No entanto, estas altitudes são registadas apenas na ilha do Pico (que possui uma altitude máxima de 2350 m), pelo que nas restantes ilhas não existem, aparentemente, condições ambientais que limitem a sua distribuição.

Por outro lado, verifica-se que esta espécie ocorre com maior frequência e abundância entre os 500 e 1000 m de altitude. A diminuição da abundância acima dos 1100 m poderá estar relacionada com a diminuição da temperatura, aumento da exposição ao vento e limitação de nutrientes. Como podemos verificar, o aumento da altitude é acompanhado pela diminuição do pH e das concentrações de fósforo e potássio assimiláveis. Nestas altitudes verificam-se condições de elevada precipitação associadas a substratos geológicos formados por depósitos piroclásticos de queda, que possuem frequentemente um horizonte, denominado de plácico, definido por uma intensa acumulação de sesquióxido de ferro, que constitui uma massa densa, contínua e impermeável (Madruga 1995).

A elevada precipitação, associada à impermeabilização do solo, origina condições de encharcamento acentuado que constitui um problema para o desenvolvimento das plantas, devido à fraca disponibilidade de oxigénio e baixo pH, que provocam uma mineralização deficiente da matéria orgânica e aumento da toxicidade do solo (Crawford 1983; Dias 1996). Segundo Begon *et al.* (1996), quando o pH é inferior a 4,5, os solos contêm concentrações tão elevadas de alumínio que se tornam severamente tóxicos para a maioria das plantas. Por outro lado, a elevada exposição ao vento pode provocar dois efeitos negativos paralelos e muitas vezes simultâneos: (1) uma destruição permanente das condições micro-ambientais de saturação do ar na face adaxial das folhas, aumentando a transpiração e o risco de murchidão, principalmente se o vento for seco (efeito fisiológico); (2) a desfoliação ou quebra de ramos jovens (efeito físico) (Larcher 1980; Rieley & Page 1990).

Outro factor importante na compreensão da distribuição e abundância da espécie diz respeito à sua capacidade regenerativa. No que respeita ao substrato, parecem existir poucas limitações à germinação das plântulas, uma vez que estas são capazes, como vimos, de germinar numa enorme variedade de substratos geológicos, pedológicos e biológicos. No entanto, parece existir uma limitação ao recrutamento de novos indivíduos nas populações de meia altitude. De facto, estas populações, para além de apresentarem o menor número de imaturos, registam igualmente níveis de mortalidade das plântulas muito elevados. A mortalidade não parece estar relacionada com a competição com plântulas de outras espécies arbóreas, uma vez que

as plântulas de *J. brevifolia* germinam, ao contrário das restantes, preferencialmente em substratos biológicos. Neste aspecto, há que destacar que as plântulas de todas as espécies arbóreas exibiram preferência por zonas sobrelevadas (*hummocks* biológicos no caso de *J. brevifolia* e *hummocks* geológicos nas restantes espécies), o que está de acordo com os resultados de Dias (1996). Segundo aquele autor, as depressões (*hollows*) constituem zonas de elevado encharcamento e erosão, pelo que as plântulas ocorrem preferencialmente em zonas sobrelevadas.

Simard *et al.* (1998) salientam igualmente a presença de substratos específicos no solo da floresta, nomeadamente troncos apodrecidos, como um factor muito importante para o recrutamento de coníferas. Prach *et al.* (1996), por exemplo, identificam a cobertura densa de herbáceas e uma folhada densa como factores inibidores do estabelecimento de espécies arbóreas. Hunziker & Brang (2005), demonstraram a existência de uma correlação positiva entre as plântulas de *Picea abies* e a presença de briófitos. Por outro lado, Hofgaard (1993) refere que o recrutamento de *Picea abies*, no Norte da Suécia, está dependente do substrato de germinação e negativamente correlacionado com a densidade do estrato arbóreo. De facto, o aumento da mortalidade das plântulas parece estar relacionado com a diminuição da luz disponível no solo, devido à interferência competitiva com adultos da mesma e outras espécies (ensombreamento causado pelas árvores), sendo as populações de meia altitude, que ocupam florestas, as que possuem menor número de plântulas e a maior percentagem de mortalidade.

Com efeito, Dias (1996) registou uma total ausência de plântulas desta espécie em todos os inventários realizados em bosques de *Juniperus*. Deste modo, a diminuição da abundância e frequência de *Juniperus* abaixo dos 500 m e a sua quase ausência entre os 100 e 400 m, pode ser explicada pelas dificuldades de regeneração. Segundo Dias (1996) as florestas laurifólias méticas (dominadas por *Laurus azorica* e *Myrica faya*) possuem um elevado porte e encontram-se em locais, geralmente de baixo declive, com baixa exposição ao vento, pelo que a abertura de clareiras é pouco frequente. No passado, quando a área ocupada por estas formações era substancialmente superior, o número de clareiras existentes (devido a quedas de árvores) seria igualmente maior. No entanto, pensamos que mesmo nessa altura a presença de *J. brevifolia* seria

limitada pela baixa abundância ou ausência de adultos e pela sua dependência de luz para a regeneração, associadas à presença de espécies dominantes capazes de se manterem na floresta por propagação vegetativa. De facto, nas florestas laurifólias méxicas remanescentes, *J. brevifolia* é encontrado principalmente no limite altitudinal superior destas comunidades (entre 500 e 600 m) e com coberturas inferiores a 10 % (Dias 1996).

Apesar de as florestas laurifólias méxicas possuírem como limite inferior de distribuição a zona costeira (pelo menos em áreas com maior abrigo da acção do mar), em muitos casos eram gradualmente substituídas (a baixas altitudes) por bosques de *Myrica faya-Picconia azorica* (Dias 1996), extremamente fechados, que limitariam igualmente a regeneração de *J. brevifolia*. Já muito próximo do mar, estes bosques assumem um porte arbustivo, dando lugar a matos de *Myrica-Picconia*, ou são substituídos por matos de *Erica azorica-Myrica faya*, onde voltamos a encontrar *J. brevifolia* com mais frequência e abundância. Os espaços abertos permitirão a germinação e recrutamento de novos indivíduos, embora possam ocorrer, pontualmente, elevados níveis de mortalidade, que pensamos estarem relacionados com a acção do *spray* marinho, particularmente durante tempestades. De facto, pontualmente, ocorrem tempestades com ventos fortes que transportam sal marinho várias centenas de metros para o interior da ilha. Numa ocasião observámos, na ilha Terceira, folhas queimadas em locais distanciados 2 km do mar e nessa mesma ocasião os efeitos na vegetação costeira foram acentuados, com alguns arbustos a perderem, na população das Quatro Ribeiras, metade da sua copa. Segundo Shalhevet (1993), para além dos efeitos ao nível fisiológico (exs. danificação das membranas celulares e alteração da osmoregulação) os sais danificam os tecidos provocando redução da superfície fotossintética.

Se, por um lado, o elevado ensombramento pode ajudar a explicar a reduzida abundância e frequência de *J. brevifolia* principalmente nas florestas de *Laurus-Myrica* e nos bosques de *Myrica-Picconia* de baixa-média altitude, é absolutamente contraditório, por outro lado, com a elevada cobertura desta espécie nas florestas de *Juniperus-Laurus* e *Juniperus-Ilex* e nos bosques de *Juniperus* e *Juniperus-Sphagnum* de montanha. A dominância desta espécie naquelas formações, que ocupam ainda extensas áreas principalmente nas ilhas do Pico, Flores e Terceira, levanta questões

acerca das estratégias de regeneração de *J. brevifolia*, e das restantes espécies arbóreas, e do papel dos distúrbios de pequena e grande escala na regeneração destas comunidades. De facto, os distúrbios podem influenciar a disponibilidade de recursos (espaço, nutrientes ou luz, por exemplo) e alterar as condições ambientais (ex. temperatura, humidade e velocidade do vento) na comunidade, sendo muitas vezes uma poderosa força geradora de diversidade específica (Begon *et al.* 1996).

Variabilidade morfológica

A análise das características morfológicas revela um elevado grau de variabilidade fenotípica, que pode explicar a ampla distribuição geográfica da espécie. Esta ampla distribuição implica que suporta extremos ecológicos, de forma semelhante, por exemplo, ao que acontece com *Pinus contorta*, nativo do Oeste da América do Norte, que possui uma subespécie costeira (*contorta*) e uma subespécie do interior (*latifolia*) (Ledgard 2001; Sykes 2001). A fraca disponibilidade de água e grande exposição ao sal marinho, provocam o desenvolvimento de características xeromórficas. As plantas perenes que possuem tolerância à seca ou que habitam locais sujeitos ao sal do mar, exibem adaptações ao nível das folhas para evitar a perda de água por evapotranspiração. Entre essas adaptações salienta-se a orientação das folhas verticalmente, para minimizar a radiação que recebem, a elevada succulência da folha, o forte desenvolvimento do parênquima em paliçada e, muitas vezes, um maior desenvolvimento da hipoderme (Crawley 1997; Esau 1960; Fahn 1974). Segundo Stoutjesdijk & Barkman (1992), a succulência é encontrada principalmente em climas secos e quentes e a inclinação da folha tem uma forte influência na radiação solar recebida, na temperatura e na transpiração. Folhas horizontais captam muita luz e predominam em locais ensombrados. Em locais com muita luz as folhas são predominantemente erectas ou erecto-patentes.

As populações costeiras exibem claras adaptações à menor pluviosidade e maior temperatura das zonas costeiras açorianas apresentando, nomeadamente, folhas mais succulentas, mais espessas e com parênquima em paliçada e hipoderme mais desenvolvidos. Estes resultados são semelhantes aos de Gratani *et al.* (2003), que registou maior espessura da folha e do parênquima

em paliçada, em *Quercus ilex* provenientes do Sul de Itália, relativamente aqueles provenientes do Norte e Centro. Por outro lado, o facto de estas populações exibirem sementes de grande dimensão pode constituir uma forma de garantir que as plântulas possuem maior capacidade de resistir às condições de secura (que são mais sentidas pelos indivíduos imaturos, que entre outras razões, possuem menor desenvolvimento radicular e portanto menor capacidade de captar água subterrânea) e exposição ao sal marinho. De facto, segundo Crawley (1997) sementes grandes originam plântulas mais competitivas e mais resistentes, por exemplo, à desfoliação (à custa de menor capacidade de dispersão e maior risco de predação).

As populações de montanha estão sujeitas a condições de elevada exposição ao vento, encharcamento e temperaturas baixas, principalmente no Inverno. Desta forma, os indivíduos são todos de pequenas dimensões e prostrados, tendência típica de plantas que habitam locais expostos (Crawley 1997), apresentado folhas erectopatentes, com elevado grau de sobreposição, o que pode constituir também uma forma de protecção contra a exposição, uma vez que este arranjo fornece maior abrigo às folhas, contra a acção negativa (fisiológica e física) do vento. Estas populações exibem também a maior esclerofilia, característica que, segundo Stoutjesdijk & Barkman (1992), está muitas vezes relacionada com condições de montanha, nomeadamente de baixas temperaturas. Segundo Salleo & Nardini (2000), a esclerofilia pode também reflectir deficiência de nutrientes, o que é consentâneo com a diminuição registada de fósforo e potássio, com a altitude.

Por outro lado, segundo Esau (1960), a exposição ao frio e a deficiência de nutrientes provocam igualmente o desenvolvimento de algumas características xeromórficas. De facto, as populações de montanha são as que apresentam algumas características, ao nível da espessura da folha, do parênquima em paliçada e da suculência da folha, mais próximas das populações costeiras. Pelo contrário, estes mesmos indivíduos apresentam folhas verde-escuras (contrariamente às folhas verde-claras das populações costeiras), o que pode constituir uma forma de absorver mais radiação solar, aquecendo mais rapidamente (Crawley 1997). As condições pouco propícias ao desenvolvimento estão igualmente expressas no facto de estas populações possuírem estróbilos de pequenas dimensões.

As populações de meia altitude apresentam indivíduos de maiores dimensões, não exibindo nenhuma característica xeromórfica. As folhas são as mais finas, menos suculentas e esclerófitas e inserem-se horizontalmente nos raminhos, o que constitui, segundo (Stoutjesdijk & Barkman 1992) uma forma de captar mais luz no ambiente ensombrado da floresta. O menor peso das sementes, que ao mesmo tempo ocorrem em maior número, pode constituir uma aposta na dispersão (à custa da capacidade competitiva e da resistência das plântulas). Estas características são claramente mesofíticas e expressam condições ambientais mais propícias ao desenvolvimento e boa disponibilidade de recursos.

Conclusões

Condições e recursos ambientais limitantes

No que respeita às condições ambientais, a distribuição geográfica de *J. brevifolia* nos Açores é limitada apenas acima dos 1500 m de altitude, na ilha do Pico, provavelmente devido às baixas temperaturas associadas à queda frequente de neve (em Janeiro e Fevereiro).

Entre os 1100 e 1500 m de altitude o aumento da exposição e a diminuição da temperatura, juntamente com a deficiência de nutrientes associada à elevada precipitação e baixo pH, poderão estar na origem da limitação na abundância da espécie.

A disponibilidade de luz ao nível do solo, condicionada pela interferência competitiva dos adultos da mesma e de outras espécies, parece constituir uma limitação ao recrutamento de novos indivíduos, o que pode justificar os níveis muito baixos de cobertura desta espécie entre os 100 e os 400 m de altitude e a diminuição da abundância abaixo dos 500 m.

Variabilidade morfológica

A elevada variabilidade morfológica de *J. brevifolia* é indicadora do seu grau de adaptação às condições e recursos ambientais do arquipélago dos Açores.

As populações costeiras exibem características xeromórficas, como resultado das elevadas temperaturas e reduzida precipitação das zonas costeiras.

As populações de montanha apresentam indi-

víduos de pequenas dimensões, prostrados, com folhas mais esclerófitas, escuras, erectopatentes e com elevado grau de sobreposição, possivelmente como resposta à elevada exposição e precipitação, temperaturas baixas e deficiência de nutrientes.

As características das populações de meia altitude são claramente mesofíticas e expressam condições ambientais mais propícias ao desenvolvimento e boa disponibilidade de recursos.

Referências bibliográficas

- Azevedo E. B. 1996. *Modelação do clima insular à escala local – Modelo CIELO aplicado à ilha Terceira*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Azevedo E. B., Pereira L. S. & Itier B. 1999. Modelling the local climate in island environments: water balance applications. *Agricultural Water Management* 40: 393-403.
- Barnes B. V., Zak D. R., Denton S. R. & Spurr S. H. 1998. *Forest ecology*, 4ª edição. John Wiley & Sons. New York. EUA.
- Begon M., Harper L. & Townsend C. R. 1996. *Ecology*, 3ª edição. Blackwell Science Ltd. Oxford. Reino Unido.
- Bongers F. & Popma J. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette* 151:354-365.
- Borges P. A. V., Lobo J. M., Azevedo E. B., Gaspar C. S., Melo C. & Nunes L. V. 2006. Invasibility and species richness of island endemic arthropods: a general model of endemic vs. exotic species. *Journal of Biogeography* 33: 169-187.
- Chambers J. C. 2001. *Pinus monophylla* establishment in expanding *Pinus-Juniperus* woodland: environmental conditions, facilitation and interacting factors. *Journal of Vegetation Science* 12: 27-40.
- Crawford R. M. 1983. Root survival in flooded soils. In: Gore A. J. (ed.), *Ecosystems of the world. Mires, 4A: swamp, bog, fen and moor*, pp. 257-283. Elsevier. Amesterdão. Holanda.
- Crawley M. J. 1997. Life history and environment. In: Crawley M. J. (ed.), *Plant ecology*, 2ª edição, pp. 73-131. Blackwell Publishing Co. Oxford. Reino Unido.
- Cruz J.V. 1997. *Estudo hidrogeológico da ilha do Pico (Açores – Portugal)*. Tese Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Geociências. Ponta Delgada. Açores. Portugal.
- Dias E. 1996. *Vegetação natural dos Açores. Ecologia e sintaxonomia das florestas naturais*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Dorken M. E. & Barrett S. C. H. 2004. Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): a clonal aquatic plant. *Journal of Ecology* 92: 32-44.
- Esau K. 1960. *Anatomy of seed plants*. John Wiley & Sons, Inc. New York. EUA.
- Espelta J. M., Riba M. & Retana J. 1995. Patterns of seedling recruitment in West-Mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science* 6: 465-472.
- Fahn A. 1974. *Plant anatomy*, 2ª edição. Pergamon Press Ltd. Oxford. Reino Unido.
- Fernández-Palacios J. M. & Santos A. 1996. *Ecologia de las islas Canarias - Muestreo y análisis de poblaciones y comunidades*. Sociedad La Cosmológica. Santa Cruz de La Palma. Canárias. Espanha.
- França Z., Cruz J. V., Nunes J. C. & Forjaz V. H. 2003. Geologia dos Açores: uma perspectiva actual. *Açoreana* 10 (1): 11-140.
- Gratani L., Crescente M. F. & Petrucci M. 2000. Relationship between leaf-span and photosynthetic activity of *Quercus ilex* L. in polluted urban areas (Rome). *Environmental Pollution* 110: 19-28.
- Gratani L., Meneghini M., Pesoli P. & Crescente M. F. 2003. Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees* 17: 515-521.
- Grime, J.P., Hodgson J. G. & Hunt R. 1988. *Comparative plant ecology - a functional approach to common British species*. Unwin Hyman. Londres. Reino Unido.
- Hastwell G. T. & Facelli J. M. 2000. Effects of leaf litter on woody seedlings in xeric successional communities. *Plant Ecology* 148: 225-231.
- Henderson P. A. & Seaby R. M. H. 1999. *Community analysis package (version 1.41)*. Pisces Conservation. Lymington, Reino Unido.
- Hoffmann M. H. 1998. Ecogeographical differentiation patterns in *Adonis* sect. *Consiligo* (Ranunculaceae). *Plant Systematics and Evolution* 211: 43-56.
- Hofgaard A. 1993. Structure and regeneration pat-

- terns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science* 4: 601-608.
- Hunziker U. & Brang P. 2005. Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management* 210: 67-79.
- Kuuluvainen T. & Juntunen P. 1998. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest. *Journal of Vegetation Science* 9: 551-562.
- Larcher W. 1980. *Physiological plant ecology*, 2ª edição. Springer-Verlag, New York. EUA.
- Ledgard N. 2001. The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Doug.) in New Zeland. *Forest Ecology and Management* 141: 43-57.
- Madruça J. S. 1995. *Caracterização e génese do horizonte plácico em solos vulcânicos do arquipélago dos Açores*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Odum E. P. 1971. *Fundamentals of ecology*. W. B. Saunders Company. Filadélfia. EUA.
- Pilon J & Santamaria L. 2002. Clonal variation in morphological and physiological responses to irradiance and photoperiod for the aquatic angiosperm *Potamogeton pectinatus*. *Journal of Ecology* 90 (5): 859-870.
- Prach K., Lepš J. & Michálek J. 1996. Establishment of *Picea abies* seedlings in a central European mountain grassland: an experimental study. *Journal of Vegetation Science* 7: 681-684.
- Rieley J. O. & Page S. E. 1990. *Ecology of plant communities*. Longman Science & Technology. Londres. Reino Unido.
- Rivas-Martínez S., Díaz T., Fernández-González F., Izco J., Loidi J., Lousã M. & Penas A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001. Part II. *Itinera Geobotanica* 15(2): 433-922.
- Rodrigues F. C. 2002. *Hidrogeologia da ilha Terceira (Açores - Portugal)*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Terceira. Açores. Portugal.
- Salleo S. & Nardini A. 2000. Sclerophylly: Evolutionary advantage or mere epiphenomenon? *Plant Biosystems* 134 (3): 247-259.
- Shalhevet J. 1993. Plants under salt and water stress. In: Fowden L., Mansfield T. & Stoddart J. (eds.), *Plant adaptation to environmental stress*, pp. 133-154. Chapman & Hall. London. Reino Unido.
- Simard M., Bergeron Y. & Sirois L. 1998. Conifer seedling establishment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation Science* 9: 575-582.
- Stoutjesdijk P. H. & Barkman J. J. 1992. *Microclimate: vegetation and fauna*. Opulus Press. Uppsala. Suécia.
- Sykes M. T. 2001. Modelling the potential distribution and community dynamics of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl. ex. Loud.) in Scandinavia. *Forest Ecology and Management* 141: 69-84.
- ter Braak C. J. F. & Šmilauer P. 1998. *CANOCO Reference manual and user's guide to CanoCo for Windows. Software for canonical community ordination (version 4.0)*. Microcomputer Power. Ithaca. New York. EUA.
- Zar J. 1996. *Biostatistical analysis*, 3ª edição. Prentice Hall. New Jersey. EUA.

Anexo

Tabela 3.4. Caracterização das condições e recursos ambientais das áreas ocupadas pelas 12 populações estudadas, nas ilhas Terceira, Pico, Flores e São Miguel.

	QR	San	CM	SB	Man	Cab	Mon	Faj	RF	MA	Tro	Gra
Altitude (m)	47	650	518	986	15	505	1232	23	537	914	789	986
Inclinação (°)	10,0	36,0	17,0	5,0	0,0	15,0	26,0	0,0	0,0	0,0	30,0	0,0
Temperatura (°C)												
média anual	17,1	13,1	13,6	11,1	17,8	14,3	10,1	17,6	13,6	11,0	12,9	10,8
mínima média anual	14,4	10,4	10,9	8,3	15,2	11,7	7,5	14,9	10,8	8,2	9,7	7,5
máxima média anual	19,7	15,8	16,3	13,9	20,2	16,8	13,0	20,3	16,3	13,8	16,0	14,0
Hum. Relativa (%)	87,7	97,2	97,1	99,1	86,5	94,8	97,7	86,5	96,4	100,0	95,2	99,8
Precipitação (mm)	1015	2387	2485	3078	1076	2339	5704	1782	4750	5633	2570	3194
Vel. do vento (km/h)	15,1	31,7	30,6	34,3	7,0	50,1	59,3	4,5	42,7	47,5	32,9	35,1
Exposição média (%)	55,0	42,5	52,5	90,0	70,0	46,3	73,8	40,0	42,5	95,0	37,5	95
Análise do solo												
Mat. Orgânica (%)	58,6	59,9	40,6	71,5	91,0	86,6	77,4	51,6	95,6	47,8	31,3	49,4
Azoto (%)	1,7	1,1	1,2	1,6	2,3	1,9	1,1	0,6	0,6	1,4	0,8	1,1
Fósforo (ppm)	30,0	23,0	10,0	14,0	13,0	25,0	6,0	67,0	4,0	7,0	4,0	14,0
Potássio (ppm)	909,0	190,0	282,0	196,0	459,0	859,0	220,0	768,0	129,0	146,0	203,0	286,0
pH	5,7	4,8	4,8	4,5	6,4	5,2	5,3	5,8	6,0	5,0	4,5	4,3
Razão C/N	20,0	30,0	19,0	27,0	23,0	27,0	42,0	53,0	88,0	20,0	24,0	26,0

Tabela 3.5. Características morfológicas e histológicas dos indivíduos de *Juniperus brevifolia* nas 12 populações estudadas, nas ilhas Terceira, Pico, Flores e São Miguel.

	TERCEIRA				PICO			FLORES			SÃO MIGUEL	
	QR	San	CM	SB	Man	Cab	Mon	Faj	RF	MA	Tron	Gra
Indivíduos												
Altura média (cm)	220,5	240,5	347,0	31,9	180,5	347,0	81,0	289,0	249,0	73,5	407,0	69,0
Biovolume (m ³)	55,9	13,5	11,1	0,3	10,7	26,8	1,1	23,7	24,0	1,1	40,8	3,5
Folhas												
Comprimento da folha (mm)	6,0	4,3	6,4	5,4	6,5	6,1	5,9	7,2	5,3	5,9	6,3	5,3
Largura da folha (mm)	1,8	1,2	1,4	1,1	1,5	1,1	1,2	1,6	1,2	1,4	1,5	1,6
Área da folha (mm ²)	8,4	4,2	7,2	4,7	7,7	5,3	5,6	9,3	5,3	6,8	7,3	6,5
Índice de forma da folha	3,4	3,6	4,7	5,0	4,5	5,7	5,1	4,4	4,3	4,1	4,4	3,5
Número de folhas/cm	13	14	12	18	16	14	18	16	15	17	12	17
Sobreposição das folhas (%)	56,2	22,6	22,3	56,9	60,3	45,8	69,4	62,7	41,0	66,2	28,6	69,0
Inclinação das folhas (°)	24,0	11,4	20,1	34,0	32,6	14,8	33,4	34,6	17,8	35,7	15,8	49,7
Raminhos												
Número de raminhos/cm	4	2	2	3	3	2	3	2	2	3	2	3
Inclinação dos raminhos (°)	37,1	22,9	29,8	39,0	33,6	21,8	35,9	26,9	25,9	43,0	27,4	44,3
Gálbulos												
Diâmetro dos gálbulos (mm)	9,6	7,6	8,3	7,8	8,1	8,5	7,9	8,3	6,9	7,7	7,8	7,9
Peso dos gálbulos (mg)	430,0	251,3	377,3	279,3	286,3	393,0	317,0	349,7	195,7	275,3	277,0	293,0
Nº de sementes por gábulos	2	3	3	2	2	3	2	3	2	2	2	1
Percentagem parte carnuda (%)	76,1	86,9	86,4	89,9	74,3	85,8	85,4	71,3	91,6	93,6	82,7	86,5
Sementes												
Comprimento das sementes (mm)	5,9	4,3	4,7	4,7	5,6	5,2	5,1	5,3	3,5	3,9	5,1	5,0
Largura das sementes (mm)	4,6	2,5	3,0	2,9	4,3	3,0	3,1	4,1	2,2	2,8	3,0	3,7
Índice de forma da semente	1,3	1,7	1,6	1,7	1,3	1,8	1,7	1,3	1,7	1,4	1,7	1,4
Peso das sementes (mg)	60,4	12,0	17,0	16,2	36,3	22,0	21,3	39,1	6,8	9,9	21,2	28,3

Tabela 3.6. Significância das diferenças observadas entre os valores de altura (canto superior direito) e biovolume (canto inferior esquerdo) dos indivíduos das 12 populações estudadas, de acordo com o teste U de *Mann-Whitney*. Legenda: n.s.: diferença não significativa; (*): diferença significativa ($P < 0,05$).

	QR	San	CM	SB	Man	Cab	Mon	Faj	RF	MA	Tron	Gra
QR	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
San	*	-	*	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*	*	*
CM	*	n.s.	-	*	*	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.	*
SB	*	*	*	-	*	*	*	*	*	*	*	*
Man	*	n.s.	n.s.	*	-	*	*	*	*	*	*	*
Cab	*	n.s.	n.s.	*	*	-	*	*	*	*	n.s.	*
Mon	*	*	*	*	*	*	-	*	*	n.s.	*	n.s.
Faj	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	-	*	*	*	*
RF	*	n.s.	*	*	*	n.s.	*	n.s.	-	*	*	*
MA	*	*	*	*	*	*	n.s.	*	*	-	*	n.s.
Tron	*	*	*	*	*	*	*	n.s.	*	*	-	*
Gra	*	*	*	*	n.s.	*	*	*	*	*	*	-

Tabela 3.7. Significância das diferenças observadas entre os valores de comprimento (canto superior direito) e largura (canto inferior esquerdo) da folha dos indivíduos das 12 populações estudadas, de acordo com o teste U de *Mann-Whitney*. Legenda: n.s.: diferença não significativa; (*): diferença significativa ($P < 0,05$).

	QR	San	CM	SB	Man	Cab	Mon	Faj	RF	MA	Tron	Gra
QR	-	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*
San	*	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CM	*	*	-	*	n.s.	n.s.	*	*	*	*	n.s.	*
SB	*	*	*	-	*	*	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.
Man	*	*	n.s.	*	-	n.s.	*	*	*	*	n.s.	*
Cab	*	*	*	n.s.	*	-	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	*
Mon	*	n.s.	*	*	*	*	-	*	n.s.	*	n.s.	*
Faj	*	*	*	*	*	*	*	-	*	*	*	*
RF	*	n.s.	*	*	*	*	n.s.	*	-	*	*	n.s.
MA	*	*	n.s.	*	n.s.	*	*	*	*	-	n.s.	*
Tron	*	*	n.s.	*	n.s.	*	*	*	*	n.s.	-	*
Gra	*	*	*	*	n.s.	*	*	*	*	*	n.s.	-

Tabela 3.8. Significância das diferenças observadas entre os valores de área da folha (canto superior direito) e número de folhas por centímetro (canto inferior esquerdo) dos indivíduos das 12 populações estudadas, de acordo com o teste U de *Mann-Whitney*. Legenda: n.s.: diferença não significativa; (*): diferença significativa ($P < 0,05$).

	QR	San	CM	SB	Man	Cab	Mon	Faj	RF	MA	Tron	Gra
QR	-	*	*	*	n.s.	*	*	*	*	*	*	*
San	n.s.	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CM	*	*	-	*	n.s.	*	*	*	*	n.s.	n.s.	n.s.
SB	*	*	*	-	*	n.s.	*	*	n.s.	*	*	*
Man	*	n.s.	*	*	-	*	*	*	*	*	n.s.	*
Cab	n.s.	n.s.	*	*	*	-	n.s.	*	n.s.	*	*	*
Mon	*	*	*	n.s.	*	*	-	*	n.s.	*	*	*
Faj	*	*	*	*	n.s.	*	*	-	*	*	*	*
RF	*	n.s.	*	*	n.s.	*	*	n.s.	-	*	*	*
MA	*	*	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	-	n.s.	n.s.
Tron	*	*	n.s.	*	*	*	*	*	*	*	-	n.s.
Gra	*	*	*	n.s.	*	*	n.s.	*	*	n.s.	*	-

Tabela 3.9. Significância das diferenças observadas entre os valores de percentagem de sobreposição (canto superior direito) e ângulo de inclinação (canto inferior esquerdo) das folhas dos indivíduos das 12 populações estudadas, de acordo com o teste U de *Mann-Whitney*.

Legenda: n.s.: diferença não significativa; (*): diferença significativa ($P < 0,05$)

	QR	San	CM	SB	Man	Cab	Mon	Faj	RF	MA	Tron	Gra
QR	-	*	*	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	*	*	*	*
San	*	-	n.s.	*	*	*	*	*	*	*	n.s.	*
CM	n.s.	*	-	*	*	*	*	*	*	*	n.s.	*
SB	*	*	*	-	n.s.	*	*	n.s.	*	n.s.	*	*
Man	*	*	*	n.s.	-	*	*	n.s.	*	n.s.	*	*
Cab	*	n.s.	n.s.	*	*	-	*	*	n.s.	*	*	*
Mon	*	*	*	n.s.	n.s.	*	-	n.s.	*	n.s.	*	n.s.
Faj	*	*	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	-	*	n.s.	*	n.s.
RF	*	*	n.s.	*	*	n.s.	*	*	-	*	*	*
MA	*	*	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	-	*	n.s.
Tron	*	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	*	*	n.s.	*	-	*
Gra	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	-

Tabela 3.10. Significância das diferenças observadas entre os valores do número de raminhos por centímetro (canto superior direito) e ângulo de inclinação dos raminhos (canto inferior esquerdo) dos indivíduos das 12 populações estudadas, de acordo com o teste U de *Mann-Whitney*. Legenda: n.s.: diferença não significativa; (*): diferença significativa ($P < 0,05$).

	QR	San	CM	SB	Man	Cab	Mon	Faj	RF	MA	Tron	Gra
QR	-	*	*	*	n.s.	*	n.s.	*	*	*	*	n.s.
San	*	-	n.s.	n.s.	*	*	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	*
CM	*	*	-	*	*	n.s.	*	*	n.s.	*	n.s.	*
SB	n.s.	*	*	-	n.s.	*	*	n.s.	*	n.s.	*	*
Man	n.s.	*	n.s.	*	-	*	n.s.	*	*	n.s.	*	n.s.
Cab	*	n.s.	*	*	*	-	*	*	n.s.	*	n.s.	*
Mon	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*	-	*	*	*	*	n.s.
Faj	*	*	n.s.	*	*	*	*	-	*	*	n.s.	*
RF	*	n.s.	n.s.	*	*	*	*	n.s.	-	*	n.s.	*
MA	*	*	*	n.s.	*	*	*	*	*	-	*	*
Tron	*	*	n.s.	*	*	*	*	n.s.	n.s.	*	-	*
Gra	*	*	*	*	*	*	*	*	*	n.s.	*	-

Tabela 3.11. Significância das diferenças observadas entre os valores de diâmetro (canto superior direito) e peso (canto inferior esquerdo) dos gálbulos dos indivíduos das 12 populações estudadas, de acordo com o teste U de *Mann-Whitney*. Legenda: n.s.: diferença não significativa; (*): diferença significativa ($p < 0,05$).

	QR	San	CM	SB	Man	Cab	Mon	Faj	RF	MA	Tron	Gra
QR	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
San	*	-	*	n.s.	*	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.
CM	*	*	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.
SB	*	n.s.	*	-	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.
Man	*	n.s.	*	n.s.	-	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.
Cab	n.s.	*	n.s.	*	*	-	*	n.s.	*	*	*	*
Mon	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	*	-	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.
Faj	*	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	-	*	*	*	*
RF	*	*	*	*	*	*	*	*	-	*	*	*
MA	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	*	-	n.s.	n.s.
Tron	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.	-	n.s.
Gra	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	-

Tabela 3.12. Significância das diferenças observadas entre os valores de número de sementes por gábulos (canto superior direito) e comprimento das sementes (canto inferior esquerdo) dos indivíduos das 12 populações estudadas, de acordo com o teste U de *Mann-Whitney*. Legenda: n.s.: diferença não significativa; (*): diferença significativa ($P < 0,05$).

	QR	San	CM	SB	Man	Cab	Mon	Faj	RF	MA	Tron	Gra
QR	-	*	*	n.s.	n.s.	*	*	*	*	n.s.	*	n.s.
San	*	-	n.s.	*	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	*	*
CM	*	*	-	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*
SB	*	*	n.s.	-	n.s.	*	n.s.	*	*	n.s.	*	n.s.
Man	*	*	*	*	-	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	*
Cab	*	*	*	*	*	-	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	*
Mon	*	*	*	*	*	n.s.	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*
Faj	*	*	*	*	*	n.s.	n.s.	-	n.s.	*	n.s.	*
RF	*	*	*	*	*	*	*	*	-	*	n.s.	*
MA	*	*	*	*	*	*	*	*	*	-	*	n.s.
Tron	*	*	*	*	*	n.s.	n.s.	*	*	*	-	*
Gra	*	*	*	*	*	n.s.	n.s.	*	*	*	n.s.	-

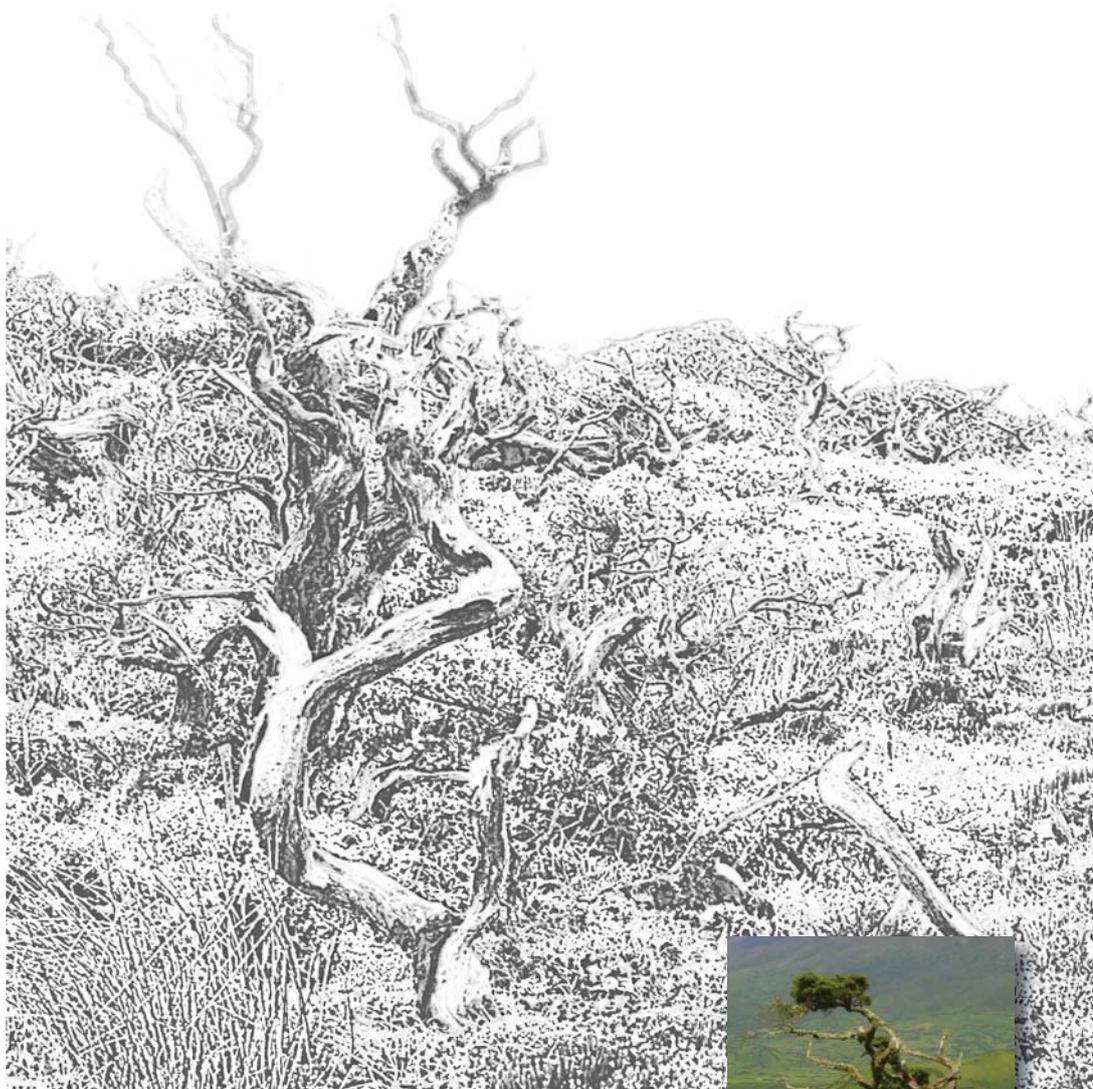
Tabela 3.13. Significância das diferenças observadas entre os valores de largura (canto superior direito) e peso (canto inferior esquerdo) das sementes dos indivíduos das 12 populações estudadas, de acordo com o teste U de *Mann-Whitney*. Legenda: n.s.: diferença não significativa; (*): diferença significativa ($P < 0,05$).

	QR	San	CM	SB	Man	Cab	Mon	Faj	RF	MA	Tron	Gra
QR	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
San	*	-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CM	*	*	-	n.s.	*	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*
SB	*	*	*	-	*	n.s.	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*
Man	*	*	*	*	-	*	*	n.s.	*	*	*	*
Cab	*	*	*	*	*	-	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	*
Mon	*	*	*	*	*	n.s.	-	*	*	n.s.	n.s.	*
Faj	*	*	*	*	*	*	*	-	*	*	*	*
RF	*	*	*	*	*	*	*	*	-	*	*	*
MA	*	*	*	*	*	*	*	*	*	-	*	*
Tron	*	*	*	*	*	n.s.	n.s.	*	*	*	-	*
Gra	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	-

Tabela 3.14. Significância das diferenças observadas entre os valores de comprimento (1-canto superior direito) e largura (1-canto inferior esquerdo) dos estróbilos, altura (2-canto superior direito) e largura (2-canto inferior esquerdo) dos microsporófilos, comprimento do eixo maior (3-canto superior direito) e menor (3-canto inferior esquerdo) dos sacos de pólen, e espessuras da epiderme (4-canto superior direito), hipoderme (4-canto inferior esquerdo) e parênquima em paliçada (5-canto superior direito), dos indivíduos das 12 populações estudadas, de acordo com o teste U de *Mann-Whitney*. Legenda: n.s.: diferença não significativa; (*): diferença significativa ($P < 0,05$).

1	QR	San	SB	2	QR	San	SB	3	QR	San	SB
QR	-	*	*	QR	-	*	*	QR	-	*	*
San	n.s.	-	*	San	*	-	*	San	n.s.	-	*
SB	*	*	-	SB	*	*	-	SB	*	*	-
4	QR	San	SB	5	QR	San	SB				
QR	-	n.s.	n.s.	QR	-	*	*				
San	*	-	*	San		-	*				
SB	*	n.s.	-	SB			-				

Clareira em bosque de *Juniperus* (gravura).



CAPÍTULO 4

Dinâmica de clareira e estratégias de regeneração nas florestas de *Juniperus-Laurus*



Dinâmica de clareira

Dinâmica de clareira e estratégias de regeneração nas florestas de *Juniperus-Laurus*

Introdução

Em muitos ecossistemas florestais os distúrbios naturais desempenham um papel central na definição da estrutura da floresta, variando espacial e temporalmente, desde distúrbios de larga escala até perturbações de pequena escala, que operam ao nível de uma árvore ou grupo de árvores (Attiwill 1994; Ulanova 2000). De facto, os distúrbios no copado têm influência importante na estrutura e organização das comunidades florestais. As clareiras formadas por acção de um distúrbio influenciam grandemente a germinação, crescimento e sobrevivência das plântulas das espécies arbóreas. A resposta das árvores ao distúrbio depende do tipo de regeneração das espécies e das características da clareira (dimensão, idade, morfologia, modo e frequência de formação) (Abe *et al.* 1995; van der

Meer *et al.* 1998).

A dinâmica de clareira tem sido descrita em florestas tropicais (Carvalho *et al.* 2000; van der Meer 1997; van der Meer & Bongers 1996; van der Meer *et al.* 1998), temperadas (Abe *et al.* 1995; Arrieta & Suárez 2005; Choi *et al.* 2001; Coates 2000; Gagnon *et al.* 2004; Ott & Juday 2002; Yamamoto 1996) e boreais (Drobyshev 1999; Drobyshev 2001; Kneeshaw & Burton 1997; Kuuluvainen *et al.* 1998), sendo considerada um processo importante, capaz de moldar a estrutura da comunidade vegetal, porque expande a heterogeneidade ambiental, no espaço e no tempo, originando uma diversidade de oportunidades de estabelecimento e crescimento das espécies arbóreas. As diferenças nos níveis de tolerância à sombra, das várias espécies, po-



Foto 4.1. Clareira aberta numa floresta de *Juniperus-Laurus* devido à morte de uma árvore de *J. brevifolia* (RE).

dem determinar a capacidade dos indivíduos imaturos crescerem e sobreviverem nas clareiras de diferentes tamanhos (Carvalho *et al.* 2000).

As florestas de *Juniperus-Laurus* são comunidades endémicas dos Açores, ocorrendo principalmente na Ilha terceira. As espécies arbóreas dominantes são *Juniperus brevifolia*, *Laurus azorica* e *Ilex azorica* (adiante designadas, respectivamente, de *Juniperus*, *Laurus* e *Ilex*). *Juniperus* é claramente dominante, tanto em biomassa como na fisionomia da floresta, seguido por *Laurus* e *Ilex*. *Frangula azorica* e *Erica azorica* (adiante designadas de *Frangula* e *Erica*) completam, embora com uma biomassa muito inferior, o conjunto de espécies que compõem o copado desta floresta (ocasionalmente são também encontrados indivíduos de *Picconia azorica*).

Estas florestas ocorrem tipicamente sobre domas e derrames traquíticos na zona Central e Oeste da ilha Terceira, entre os 600 e 750 m de altitude. Em trabalhos anteriores detectámos a existência de alguma heterogeneidade espacial nesta comunidade, relacionados essencialmente com a geomorfologia. Desta heterogeneidade resultou a atribuição de várias classificações às variantes detectadas: florestas de *Juniperus-Ilex* em derrames traquíticos e florestas de *Juniperus* em domas

traquíticos (designadas por *Juniperus-Ilex forests* e *Juniperus forests*, respectivamente) (Dias *et al.* 2004). Neste último caso (domas traquíticos), identificámos ainda florestas de *Juniperus-Ilex*, matos encharcados de *Juniperus* e florestas de *Juniperus-Ilex-Laurus* (designadas por *Juniperus-Ilex forests*, *Juniperus wet scrubs* e *Juniperus-Ilex-Laurus forests*, respectivamente) (Elias & Dias 2004). Comum a todas estas formações é a dominância de *Juniperus*, acompanhado (embora com biomassas menores) por *Ilex* e *Laurus*, que variam em abundância relativa, consoante os casos. Desta forma, neste trabalho utilizaremos a designação de floresta de *Juniperus-Laurus* (espécies dominantes nas florestas maduras), que abrange toda a variação observada. Alguns aspectos da ecologia e mecanismos successionais desta comunidade foram recentemente descritos (Dias *et al.* 2004; Elias 2001; Elias & Dias 2004; Elias & Martins 2006). No entanto, muito pouco se sabe acerca da dinâmica destas florestas, associada aos distúrbios naturais, e das estratégias de regeneração das espécies arbóreas.

Desta forma, colocámos as seguintes questões relativas à dinâmica de clareira e estratégias de regeneração nas florestas de *Juniperus-Laurus*:

- 1) Que tipo de distúrbios naturais afectam as florestas de *Juniperus-Laurus*?
- 2) Qual o papel das clareiras na regeneração das espécies arbóreas?
- 3) Quais são as estratégias de regeneração das espécies arbóreas?
- 4) De que forma a dinâmica de clareira influencia a composição futura do copado?

Métodos

Área de estudo

Localizada na zona central da ilha Terceira (38°44' N; 27°12' W) a área de estudo situa-se no centro vulcânico do Pico Alto, a uma altitude que varia entre os 550 e 808 m, e possui uma idade máxima de 100.000 anos, tendo o vulcanismo mais recente ocorrido à cerca de 1000 anos (Self 1976). É uma zona composta maioritariamente por uma alternância de produtos piroclásticos e escoadas lávicas, de natureza traquítica, sendo a morfologia dominada por domas e derrames lávicos traquíticos de idade inferior a 19.000 anos (França *et*

al. 2003). De acordo com valores obtidos a partir do Modelo CIELO - modelação do clima insular à escala local (Azevedo 1996; Azevedo *et al.* 1999) - a temperatura média anual (a 650 m de altitude) ronda os 13°C, com a média das temperaturas mínimas e máximas a atingir os 10 e 16°C, respectivamente. A pluviosidade total é de cerca de 2400 mm/ano e a humidade relativa média anual é de 97%. A velocidade média anual do vento ronda os 32 km/hora.

No que respeita ao coberto vegetal, o centro vulcânico do Pico Alto (parte integrante do Sítio de Interesse Comunitário de Santa Bárbara-Pico Alto) apresenta extensas áreas de vegetação natural, maioritariamente compostas por florestas, assim como algumas zonas semi-naturais, sujeitas a pastoreio de gado bravo. Em alguns locais ocorreu a plantação de *Cryptomeria japonica* e *Eucalyptus globulus*, para fins comerciais. As comunidades vegetais naturais presentes são maioritariamente endémicas dos Açores, dominando as florestas, turfeiras, matos sucessionais e matos de montanha. Entre as florestas predominam as comunidades dominadas por *Juniperus*, ricas em espécies endémicas, principalmente as florestas de *Juniperus-Laurus*.

Estas florestas possuem um estrato arbóreo composto por *Juniperus*, *Laurus*, *Ilex*, *Frangula* e *Erica*. No estrato arbustivo encontramos *Myrsine retusa* e *Vaccinium cylindraceum*, sendo o estrato herbáceo alto dominado por *Culcita macrocarpa* e *Dryopteris azorica*. A estes juntam-se ainda um estrato herbáceo baixo/muscicular de *Luzula purpureosplendens*, *Blechnum spicant*, *Sphagnum* sp. e *Thuidium tamariscinum* e um estrato epífito de *Hymenophyllum tunbrigense* e *Elaphoglossum semicylindricum*.

Recolha de dados

Definimos como clareira qualquer abertura no copado que se prolongasse, atravessando os vários estratos da floresta, até uma altura média de 2 m acima do solo (de acordo com van der Meer *et al.* 1994). Associado à definição de clareira surge frequentemente

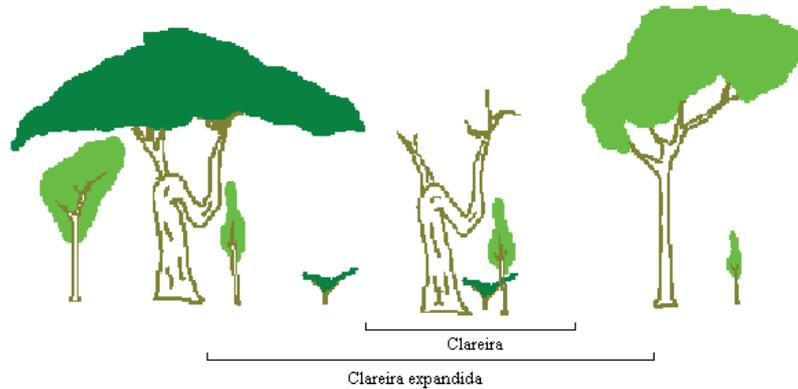


Figura 4.1. Esquema ilustrativo da diferença entre clareira e clareira expandida.

o conceito de clareira expandida (exs. Arévalo 1998; van der Meer *et al.* 1994), que se refere à área sob uma abertura do copado que se estende até à base dos troncos das árvores da floresta, com mais de 10 a 20 m de altura (dependendo dos autores), que rodeiam a clareira. No entanto, no presente trabalho a clareira expandida foi definida como a área da clareira circunscrita pelas bases dos troncos das árvores com mais de 2 m de altura (Figura 4.1). A área situada entre o limite da clareira e da clareira expandida é chamada de zona de transição (por corresponder à zona de transição da clareira para a floresta).

A diferença no tamanho mínimo das árvores, na definição de clareira expandida, deve-se ao facto de as florestas de *Juniperus-Laurus* (tal como acontece com a maioria das florestas de montanha dos Açores) normalmente não ultrapassarem os 5 m de altura (Dias *et al.* 2004; Elias & Dias 2004). Estes valores são muito inferiores aos da grande maioria das florestas conhecidas, que atingem entre os 15 e os 40 m de altura (exs. Abe *et al.* 1995; Kuuluvainen *et al.* 1998; van der Meer *et al.* 1994; van der Meer *et al.* 1998), sendo igualmente inferiores à altura do copado da Laurisilva de Tenerife, que atinge 10-20 m (Arévalo & Fernández-Palacios 2003). Esta diferença de alturas levou-nos também a considerar 1 m² como área mínima das clareiras a incluir no estudo.

A baixa estatura das florestas de montanha dos Açores deve-se a um conjunto de factores relacionados com o substrato (irregularidade geomorfológica e fraco desenvolvimento edáfico) e o clima (principalmente o encharcamento e a exposição). No entanto, apesar do reduzido porte, estas comunidades possuem vários



Foto 4.2. Juvenil de *J. brevifolia* numa clareira da floresta (RE).

estratos verticais (arbóreo, arbustivo, herbáceo alto, herbáceo baixo/muscular e epífita) e um copado fechado de espécies arbóreas que controla o ambiente no sub-copado, no qual se encontram espécies típicas de floresta (nomeadamente fetos) capazes de suportar o ensombreamento (Dias *et al.* 2004; Elias & Dias 2004). Haggard (1988), reconheceu igualmente que, apesar da sua reduzida estatura, as florestas de montanha dos Açores são de facto florestas.

Para estimar a área e o número de clareiras da floresta foram implementados 3 quadrados com 15 x 15 m (225 m²). Em cada quadrado procedeu-se à contabilização e medição da área das clareiras presentes. Adicionalmente, seleccionámos de forma aleatória 30 clareiras e em cada uma distinguimos a *clareira* da *clareira expandida*. Para determinar a área de cada clareira medimos, em 8 direcções (com 45° de intervalo), a distância entre o centro da clareira e a projecção vertical da primeira vegetação com mais de 2 m de altura. Para determinar a área da clareira expandida efectuámos 8 medições (com 45° de intervalo) da distância entre o centro da clareira e a base do tronco da árvore mais próxima com mais de 2 m de altura (de forma semelhante a van der Meer & Bongers 1996). A forma e dimensões das clareiras foram desenhadas, à escala, e as áreas foram posteriormente determinadas com auxílio de um SIG (Sistema de Informação Geográfica).

Em cada clareira foi colocado um quadrado que abrangia a clareira e a clareira expandida. Nesse

quadrado registámos (na clareira e clareira expandida) o número de plântulas, juvenis, rebentos vegetativos e adultos das espécies arbóreas e medimos a altura e largura da copa dos indivíduos adultos. Sempre que possível identificámos o *gap-maker* (árvore que com a sua morte, quebra de ramos ou queda provocou a abertura da clareira), registando-o como «morto na vertical», «desenraizado» ou «tronco quebrado». Próximo de cada clareira, foi delimitado um quadrado controlo, na floresta, para avaliar as diferenças na regeneração e estrutura de tamanhos das espécies arbóreas. A área de cada quadrado dependeu da área do quadrado delimitado na clareira e variou entre 2,25 e 36 m². Em cada quadrado delimitado na floresta registámos também o número de plântulas, juvenis, rebentos vegetativos e adultos das espécies arbóreas e a altura e largura da copa dos indivíduos adultos.

Definimos como plântulas todos os indivíduos que possuíam cotilédones verdes, como juvenis todos os indivíduos sem cotilédones, ou que apresentavam cotilédones secos, e com menos de 50 cm de altura, não apresentando estruturas reprodutivas, como adultos todos os indivíduos com mais de 50 cm de altura e/ou que apresentavam estruturas reprodutivas e como rebentos vegetativos todos os rebentos com origem na propagação vegetativa, com menos de 50 cm. Estas medidas foram estabelecidas de acordo com a nossa experiência de campo em trabalhos anteriores (Dias *et al.* 2004; Elias 2001; Elias & Dias 2004) e após análise de trabalhos semelhantes realizados nas ilhas Canárias (Arévalo & Fernández-Palacios 2000; Arévalo & Fernández-Palacios 2003).

Para determinar a composição qualitativa e quantitativa do banco de sementes foram recolhidas, aleatoriamente, em cada quadrado de 225 m², várias amostras (com um peso húmido total de 4 Kg por quadrado) dos primeiros 5 cm de solo, em diversos locais. Optámos por esta abordagem de forma a englobar o máximo possível da heterogeneidade edáfica da floresta, que apresenta um substrato muito irregular. Por outro lado, a recolha de várias pequenas amostras permitiria diminuir os efeitos de uma eventual distribuição agregada das sementes, como consequência do tipo de dispersão. A recolha foi realizada em Julho de 2003. As amostras foram colocadas em estufa e, ao longo de dois anos, as plântulas germinadas foram contabilizadas quinzenalmente (retirando cada plântula após a respectiva identificação).

Análise dos dados

A significância das diferenças entre o número de plântulas, juvenis, rebentos vegetativos e adultos, presentes nas clareiras expandidas e na floresta, foi avaliada através do teste não paramétrico de *Mann-Whitney (U)* (Zar, 1996). Entre clareiras e zonas de transição não foi possível averiguar a existência de diferenças significativas uma vez que as áreas ocupadas pelas duas zonas, em cada quadrado, eram diferentes e não foram determinadas. A estrutura de tamanhos dos adultos, nas clareiras e na floresta, foram comparadas através da análise de histogramas da distribuição de classes de largura da copa das espécies arbóreas. Esta análise fornece-nos uma indicação da estrutura de tamanhos da população, que reflecte o tipo de regeneração da espécie. A avaliação da estrutura de tamanhos é largamente utilizada para conhecer a estrutura e regeneração de comunidades florestais, recorrendo-se para tal ao diâmetro à altura do peito (*DBH*) (exs. Lusk 1996; Miyadokoro *et al.* 2003; Tanouchi & Yamamoto 1995; Taylor & Halpern 1991; Yamashita *et al.* 2002). No entanto, a experiência de trabalhos anteriores (Dias 1996; Dias *et al.* 2004; Elias 2001; Elias & Dias 2004) mostrou que nas florestas de montanha dos Açores o uso desse parâmetro não era possível.

De facto, a maior parte das árvores não possuem um crescimento estritamente vertical e o tronco principal apresenta normalmente uma ramificação muito próxima da base (principalmente no caso do *Juniperus*). Isto significa que raramente o tronco principal atinge a altura do peito sem apresentar ramificações. Deparando-se com esta mesma dificuldade, e para colmatá-la, Haggard (1988) mediu a circunferência basal do tronco a 20 cm de altura. No entanto, muitas vezes, os troncos dividem-se mesmo abaixo dos 20 cm e estão parcial ou totalmente cobertos pelo substrato ou por briófitos, dificultando ou impossibilitando a medição da circunferência basal. Desta forma, decidimos usar a largura da copa como melhor aproximação à medida do tamanho dos indivíduos, tendo o cuidado de analisar o estado de conservação da mesma, por forma a garantir que estava completa, não apresentando sinais de perda de vigor ou destruição de parte dos ramos e folhas.

No que respeita aos indivíduos adultos determinámos o biovolume da copa, que corresponde ao volume da copa da árvore, assumindo que a copa tem uma forma cilíndrica (Dias 1996). Desta forma, com as medidas da altura e do diâmetro (largura) da copa,



Foto 4.3. Indivíduo juvenil de *Ilex azorica* (RE).

podemos obter o biovolume da copa, aplicando a fórmula de cálculo do volume de um cilindro:

$$B = (\pi \times r^2) \times h,$$

onde Bv é o biovolume, r e h são, respectivamente, o raio e a altura da copa. O biovolume individual corresponde ao volume médio da copa dos indivíduos de uma espécie e o biovolume total diz respeito à soma dos volumes das copas de todos os indivíduos de uma espécie.

Adicionalmente, determinámos o *Skew* e *Kurtosis* da distribuição de classes de largura da copa. Estes parâmetros são normalmente utilizados para medir a desigualdade de tamanhos em populações de plantas (exs. Hutchings 1997; Takahashi *et al.* 2001; Tanouchi & Yamamoto 1995). O *skew* indica-nos se a distribuição apresenta longas «caudas» para a esquerda ($skew < 0$), para a direita ($skew > 0$), ou se a distribuição é simétrica (forma de sino) ($skew = 0$). *Kurtosis* mede até que ponto o topo da curva de distribuição é mais leptocúrtico (aguçado) ou platicúrtico (achatado) do que acontece com uma distribuição normal (Hutchings 1997). Por exemplo, a distribuição de larguras de copa de espécies que possuam muitos indivíduos jovens possui uma forma de J invertido e o valor de *skew* é elevado (Manabe *et al.* 2000).

Para avaliar a influência das clareiras na composição futura do copado comparou-se a composição

Foto 4.4. Indivíduo juvenil de *Laurus azorica* (RE).Foto 4.5. Indivíduo juvenil de *Frangula azorica* (RE).

actual com a composição prevista na geração seguinte, a partir do número de juvenis encontrados na floresta e nas clareiras e do número de juvenis e rebentos vegetativos da floresta, através do método da projecção do copado (Hubbell & Foster 1987). Para determinar qual das três previsões (juvenis floresta, juvenis e rebentos vegetativos floresta e juvenis clareiras) se encontrava mais próxima da composição actual do copado da floresta, efectuámos uma análise classificativa hierárquica (análise de *cluster*). Optámos por uma classificação aglomerativa (ascendente), utilizando a distância euclidiana como coeficiente de similaridade e o *average linkage* como método para formação de grupos. Para esta análise, utilizou-se o programa CAP (Henderson & Seaby 1999).

Resultados

Nos 675 m² amostrados as clareiras ocupavam 14 % da área da floresta. Com base no número de clareiras observados nesta área de amostragem estimamos que existirão cerca 178 clareiras por hectare. As dimensões médias são 8 e 25 m², para clareiras e clareiras expandidas, respectivamente. As clareiras são formadas, em média, pela morte de 2 árvores, na sua maioria de *Juniperus* (Tabela 4.1). Mais de metade das clareiras possuem 4 a 9 m², enquanto que a dimensão das zonas de transição se situa maioritariamente entre

os 4 e os 16 m². Mais de metade das clareiras expandidas medem entre 16 e 36 m² (Figura 4.2).

As clareiras expandidas são dominadas, em biovolume, por *Juniperus* e *Laurus*, espécies que apresentam igualmente os maiores indivíduos adultos (Tabela 4.2). Estas duas espécies são igualmente dominantes na floresta, seguidas por *Ilex*, ao contrário do que acontece nas clareiras expandidas, onde esta

Tabela 4.1. Regime de distúrbio da floresta de *Juniperus-Laurus*, com base em 30 clareiras estudadas. A área relativa e a densidade das clareiras foram obtidas a partir da amostragem de 675 m² de floresta.

Clareiras	
Área relativa (%)	14
Densidade (nº clareiras/ha)	178
Dimensão média (m ²)	
Clareira	8
Clareira expandida	25
Dimensão máxima (m ²)	
Clareira	23
Clareira expandida	53
Gap-maker	
Densidade (nº indivíduos/clareira)	2
Densidade (nº indivíduos/ha)	356
Estado (%)	
Morto na vertical	66
Desenraizado	14
Tronco quebrado	20
Espécie (%)	
<i>Juniperus</i>	62
<i>Laurus</i>	21
<i>Frangula</i>	3
Não identificados	14

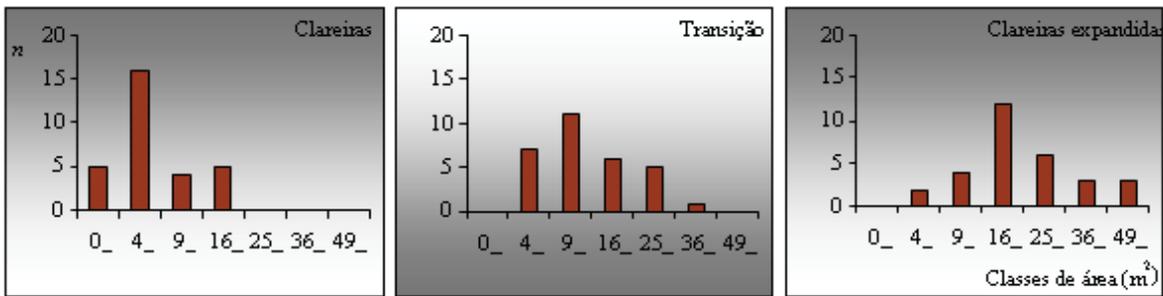


Figura 4.2. Distribuição de classes de área das clareiras, zonas de transição e clareiras expandidas da floresta de *Juniperus-Laurus*, com base em 30 clareiras estudadas. Legenda: n: número de clareiras.

última espécie apresenta o menor biovolume total. O facto dos indivíduos adultos encontrados nas clareiras expandidas serem todos jovens e de pequena dimensão, quando comparados com as grandes árvores que ocorrem na floresta, resulta nas diferenças evidentes entre os biovolumes individual e total de todas as espécies. Por outro lado, a floresta possui um número significativamente superior de adultos e rebentos vegetativos, mas a maior parte dos juvenis são encontrados nas clareiras expandidas (Tabela 4.3). Dentro das clareiras expandidas, os adultos encontram-se maioritariamente nas clareiras e as plântulas nas zonas de transição.

Nas clareiras expandidas, os adultos e juvenis de *Juniperus* encontram-se maioritariamente nas clareiras. Pelo contrário, as plântulas e juvenis de *Ilex* exibem claramente uma preferência pelas zonas de transição, sendo o número de adultos extremamente baixo. Com excepção das plântulas, o número de indivíduos, dos vários estados de desenvolvimento, de *Laurus* encontrados nas clareiras e zonas de transição é semelhante. No que respeita à *Frangula*, os adultos foram encontrados em maior número nas clareiras. Todos os estados de desenvolvimento de *Erica* apresentaram maior número de indivíduos nas clareiras

(Tabela 4.4).

As plântulas e juvenis de *Juniperus* e *Erica* encontram-se preferencialmente nas clareiras expandidas. No entanto, o número de imaturos de *Laurus* e *Frangula*, nas clareiras expandidas e na floresta, não é significativamente diferente. Pelo contrário, *Ilex* regenera preferencialmente na floresta. Os adultos são encontrados em número significativamente maior, com excepção da *Erica* e da *Frangula*, na floresta. No que respeita ao *Ilex*, apesar de apresentar um elevado número de imaturos nas clareiras expandidas, o número de adultos é muito reduzido. O número de rebentos vegetativos de *Laurus* é claramente superior na floresta (Tabela 4.5).

Quanto à distribuição de classes de largura de copa, *Juniperus* possui uma distribuição assimétrica nas clareiras, sendo a maior parte dos adultos de pequena dimensão. Na floresta a distribuição de tamanhos de *Juniperus* é quase unimodal, não existindo indivíduos com menos de 150 cm de largura de copa, mas com números significativos de indivíduos em várias classes, entre os 150 e 600 cm de largura (Figura 4.3; Tabela 4.6).

Ao contrário do *Juniperus*, *Laurus* possui

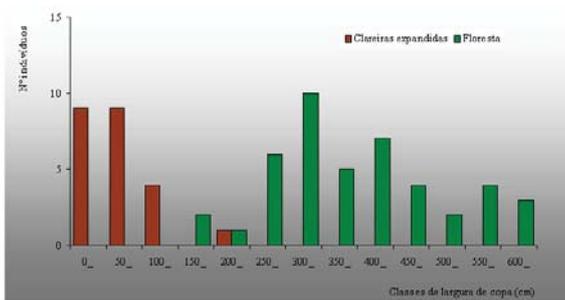


Figura 4.3. Distribuição de classes de largura de copa dos adultos de *Juniperus*, nas clareiras expandidas e na floresta.

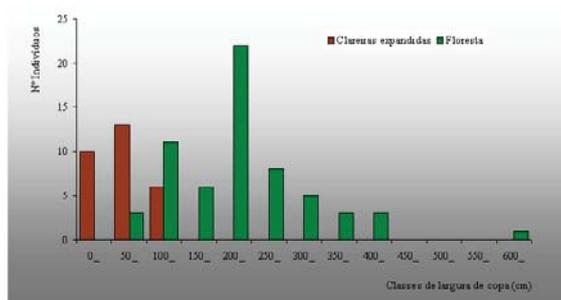


Figura 4.4. Distribuição de classes de largura de copa dos adultos de *Laurus*, nas clareiras expandidas e na floresta.

Tabela 4.2. Biovolume individual ($\text{m}^3/\text{ind.}$) e total ($\text{m}^3/462 \text{ m}^2$) das espécies arbóreas nas clareiras expandidas e na floresta, obtidos a partir da análise de 60 quadrados (30 em clareiras expandidas e 30 em floresta) com uma área total de 924 m^2 (462 m^2 em clareiras expandidas e 462 m^2 em floresta).

	Clareiras expandidas		Floresta	
	Biovolume individual	Biovolume total	Biovolume individual	Biovolume total
<i>Juniperus</i>	0,32	7,29	17,50	768,50
<i>Laurus</i>	0,25	7,22	7,40	461,60
<i>Ilex</i>	0,06	0,19	5,30	221,20
<i>Frangula</i>	0,09	1,23	3,40	20,60
<i>Erica</i>	0,07	1,35	6,80	20,30

Tabela 4.3. Análise comparativa da estrutura demográfica (em número de indivíduos) entre clareiras e zonas de transição e entre clareiras expandidas e floresta, obtidos a partir da análise de 60 quadrados (30 em clareiras expandidas e 30 em floresta) com uma área total de 924 m^2 . Números significativamente diferentes (*Mann-Whitney*; $P < 0,05$) estão em negrito (*bold*).

	Clareiras	Zonas de transição	Clareiras expandidas	Floresta
Plântulas	44	81	125	151
Juvenis	261	269	530	389
Rebentos vegetativos	8	2	10	130
Adultos	57	31	88	158

Tabela 4.4. Análise comparativa da estrutura demográfica (em número de indivíduos) das espécies arbóreas nas clareiras e zonas de transição, obtidos a partir da análise de 30 quadrados com uma área total de 462 m^2 . Legenda: R. veg. - Rebentos vegetativos; Z. Transi.- Zona de transição.

	Plântulas		Juvenis		R. veg.		Adultos	
	Clareiras	Z. transi.						
<i>Juniperus</i>	10	5	77	34	0	0	16	6
<i>Laurus</i>	3	19	57	69	8	2	17	12
<i>Ilex</i>	6	29	23	83	0	0	0	3
<i>Frangula</i>	15	22	65	54	0	0	11	2
<i>Erica</i>	10	6	39	29	0	0	12	8

Tabela 4.5. Análise comparativa da estrutura demográfica (em número de indivíduos) das espécies arbóreas nas clareiras expandidas e floresta, obtidos a partir da análise de 60 quadrados (30 em clareiras expandidas e 30 em floresta) com uma área total de 924 m^2 . Números significativamente diferentes (*Mann-Whitney*; $P < 0,05$) estão em negrito (*bold*). Legenda: R. veg. - Rebentos vegetativos; Cla. exp.- Clareiras expandidas.

	Plântulas		Juvenis		R. Veg.		Adultos	
	Cla. exp.	Floresta						
<i>Juniperus</i>	15	3	111	6	0	0	22	44
<i>Laurus</i>	22	30	126	111	10	130	29	62
<i>Ilex</i>	35	89	106	205	0	0	3	41
<i>Frangula</i>	37	29	119	65	0	0	13	6
<i>Erica</i>	16	0	68	2	0	0	20	3

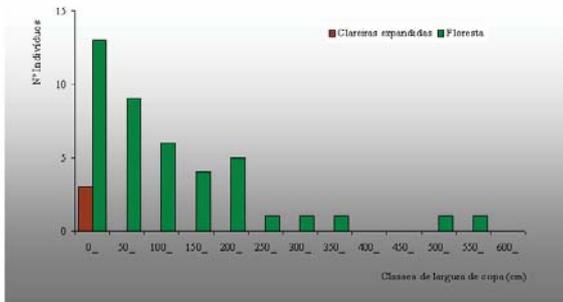


Figura 4.5. Distribuição de classes de largura de copa dos adultos de *Ilex*, nas clareiras expandidas e na floresta.

uma distribuição mais simétrica nas clareiras expandidas. Na floresta apresenta indivíduos de quase todas as classes de largura de copa (até aos 450 cm), com excepção da mais pequena, apresentando máximos entre as classes 100-150 e 200-250 cm. Nas clareiras existem apenas indivíduos com largura inferior a 150 cm (Figura 4.4; Tabela 4.6).

Ilex apresenta na floresta uma distribuição de tamanhos em forma de J-invertido, com elevada assimetria. O número de pequenos adultos (0-150 cm) representa mais de metade do efectivo total, enquanto que nas clareiras existem apenas 3 adultos (Figura 4.5; Tabela 4.6). *Frangula* apresenta o mesmo tipo de distribuição (J-invertido) nas clareiras, ao contrário da floresta onde a distribuição de tamanhos é muito mais simétrica e o número de indivíduos substancialmente mais reduzido (Figura 4.6; Tabela 4.6). Apesar de apresentar um número significativo de adultos de pequenas dimensões nas clareiras, *Erica* está quase ausente na floresta (Figura 4.7).

A estimativa da composição futura do copado que mais se aproxima da actual composição da floresta é a que se baseia no número de juvenis presentes nas clareiras (Figura 4.8). As estimativas com base no número de imaturos da floresta (só juvenis e juvenis mais rebentos vegetativos) possuem maior similaridade entre si do que com a actual composição da floresta. A estimativa baseada nos juvenis da floresta prevê uma redução acentuada de *Juniperus* e um grande aumento de *Frangula* e *Ilex* (Figura 4.9A). Pelo contrário, a maior redução prevista, com base nos juvenis das clareiras, é a de *Laurus*. *Erica* e *Frangula* são as espécies com maior aumento previsto, enquanto que *Ilex* e *Juniperus* sofrem apenas uma ligeira redução (Figura 4.9B). Se incluirmos os rebentos vegetativos de *Laurus* na previsão, com base nos imaturos da

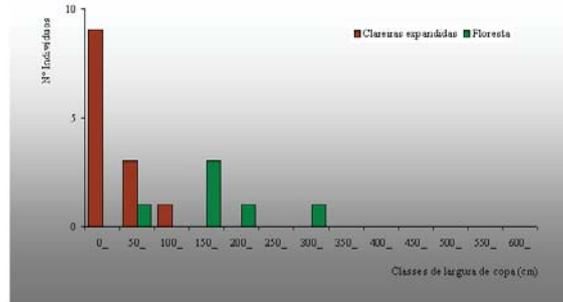


Figura 4.6. Distribuição de classes de largura de copa dos adultos de *Frangula*, nas clareiras expandidas e na floresta.

floresta, obtemos dados que não são muito diferentes daqueles apresentados na Figura 4.9A, com excepção para o facto de *Laurus* passar a aumentar também a sua abundância relativa, na próxima geração.

Finalmente, na análise do banco de sementes, obtivemos a germinação de 20 espécies e 683 plântulas. *Sibthorpia europaea* e *Eleocharis* sp. representaram cerca de 50 % das plântulas germinadas. Cerca de 34 % das plântulas pertenciam às famílias JUNCACEAE e CYPERACEAE e os fetos representaram 4,5 % das germinações obtidas. Entre as espécies arbóreas verificámos a germinação de *Erica* (com 4 % das germinações, o que a classifica como a 7ª espécie com maior percentagem de germinação) e *Juniperus* (com 2 plântulas).

Discussão

As florestas de *Juniperus-Laurus* estão sujeitas a distúrbios de pequena dimensão, que causam a morte de algumas árvores e originam a abertura de pequenas clareiras. Este tipo de dinâmica de clareira, originada por distúrbios de pequena escala é comum em várias florestas do globo (exs. Coates 2000; Kuuluvainen *et al.* 1998; Ott & Juday 2002; Yamashita *et al.* 2002). A maior parte das árvores que estão na origem da clareira são de *Juniperus*, provavelmente porque esta espécie é aquela que possui indivíduos de maiores dimensões e de idades mais avançadas, sendo igualmente a mais abundante. Este facto indicia um elevado grau de auto-substituição e uma boa adaptação ao actual regime de distúrbio, fenómeno que se verifica também com *Picea abies*, por exemplo, nas florestas de *Sphagnum-Myrtillus* da Rússia (Drobyshev 1999).

Tabela 4.6. *Skew* e *Kurtosis* da distribuição de classes de largura de copa das espécies arbóreas, nas clareiras expandidas e na floresta.

	Skew		Kurtosis	
	Clareiras expandidas	Floresta	Clareiras expandidas	Floresta
<i>Juniperus</i>	1,48	0,32	3,52	-0,75
<i>Laurus</i>	0,45	1,13	-0,70	2,84
<i>Ilex</i>	-1,46	1,86	-	3,75
<i>Frangula</i>	2,23	0,40	5,46	1,92
<i>Erica</i>	0,33	-1,36	-0,32	-

A percentagem de clareiras nas florestas de *Juniperus-Laurus* é semelhante, por exemplo, à que ocorre nas florestas temperadas do Japão. Esta percentagem é, no entanto, duas vezes superior à das florestas sub-alpinas do Japão e das florestas costeiras do Sudoeste do Alaska nos Estados Unidos (Ott & Juday 2002; Yamamoto 1996).

Os processos associados a distúrbios de pequena escala incluem a formação de uma clareira, aumento da disponibilidade de luz e nutrientes e adição de troncos mortos como novo substrato de regeneração (Busing & Fujimori 2002; Pontaville *et al.* 1997). De acordo com Carvalho *et al.* (2000), a elevada disponibilidade de luz nas clareiras promove a germinação de plântulas e o crescimento de juvenis e plântulas já estabelecidos. Por outro lado, segundo Drobyshev (2001) as pequenas clareiras podem mesmo favorecer a germinação por possuírem uma cobertura herbácea menos densa. Embora a área individual das clareiras, nas florestas de *Juniperus-Laurus*, seja mais reduzida do que na maior parte das florestas de outras zonas do globo (exs. Abe *et al.* 1995; Busing & Fujimori 2002; Gagnon *et al.* 2004; van der Meer 1997), a existência destas aberturas tem uma influência clara na estrutura demográfica e na regeneração das espécies. Apesar de pequenas, as clareiras permitem um aumento acentuado do nível de luz que atinge o solo, devido à baixa estatura destas comunidades. De facto, segundo os nossos dados os níveis de luz nas clareiras podem ser 20 vezes superiores aos da floresta.

Nas florestas de *Juniperus-Laurus*, ao contrário do que acontece na Laurissilva de Tenerife (Arévalo 1998), mas de forma semelhante a outras florestas do globo (exs. Carvalho *et al.* 2000; Kneeshaw & Burton 1997; Kubota 2000; Kuuluvainen *et al.* 1998; Yamamoto 1996) as clareiras desempenham um papel importante na manutenção da diversidade arbórea. De facto, as clareiras são locais onde predomina a re-

produção sexuada, com elevado número de juvenis de várias espécies. Na floresta domina a propagação vegetativa (de *Laurus*) e a fase adulta. Yamamoto (1996) reconhece três tipos de comportamento de regeneração relativamente às clareiras. As espécies que regeneram em clareiras a partir de plântulas ou juvenis recrutados antes da formação da clareira são designadas de espécies primárias. Pelo contrário, as espécies pioneiras regeneram em clareiras, a partir de imaturos recrutados após a formação da clareira.

As plântulas e juvenis de *Juniperus* estão quase ausentes da floresta e grande parte dos adultos existentes são de grandes dimensões (com larguras de copa superiores a 250 cm). Por outro lado, como vimos no capítulo 3, as poucas plântulas que germinam na floresta têm uma elevada percentagem de mortalidade. Nas clareiras ocorrem apenas adultos de pequena dimensão, que estão ausentes na floresta. Adicionalmente, os adultos presentes na floresta apresentam uma distribuição unimodal das classes de largura de copa, que é típica de espécies pioneiras (Manabe *et al.* 2000; Takahashi *et al.* 2001). Estes dados indicam que *Juniperus* depende de clareiras para a germinação das plântulas e recrutamento de novos adultos. De facto, *Juniperus* enquadra-se na definição de espécie pioneira dada por Yamamoto (1996). Segundo aquele autor estas espécies possuem, na floresta, menor abundância de plântulas e juvenis relativamente à dos adultos. *Juniperus* forma muito provavelmente um banco de sementes (foi uma das duas espécies arbóreas que germinou na análise do banco de sementes), mas este será mais localizado do que o da *Erica*, facto que poderá estar relacionado com o tipo de semente (pesada e grande) e dispersão (endozoocórica).

No entanto, apesar de regenerar apenas em clareiras, esta espécie é claramente dominante em biovolume e é aquela que apresenta o segundo maior número de indivíduos adultos na floresta. O facto de

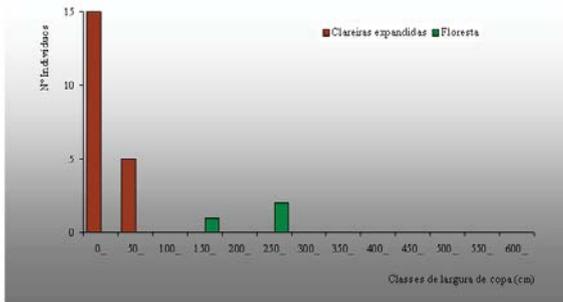


Figura 4.7. Distribuição de classes de largura de copa dos adultos de *Erica*, nas clareiras expandidas e na floresta.

mais de metade dos adultos possuir copas com larguras superiores a 350 cm, atingindo mesmo os 600 cm, e de existirem indicações de que esta é uma espécie de vida longa (Haggard 1988), sugerem que *Juniperus* poderá compensar a descontinuidade do recrutamento (que depende de clareiras) com a sua grande longevidade. Este tipo de estratégia ocorre também, por exemplo, com *Sequoia sempervirens*, na Califórnia, que se mantém dominante na floresta através da sua grande longevidade e das clareiras causadas por distúrbios que promovem a sua regeneração (Busing & Fujimori 2002). Por outro lado, o facto de existirem números significativos de indivíduos em várias classes de tamanho (de 150 até 600 cm de largura) reflecte provavelmente vários episódios de recrutamento, relacionados com a abertura de clareiras. Estas características permitem classificar *Juniperus* como uma espécie pioneira persistente.

Laurus e *Frangula* apresentam elevado número de imaturos tanto nas clareiras expandidas como na floresta (não existindo diferenças significativas entre as duas situações), o que sugere a existência de bancos de plântulas e juvenis. De acordo com Abe *et al.* 1995, os bancos de imaturos são de extrema importância para a manutenção de muitas populações de espécies arbóreas, por exemplo nas florestas temperadas caducifólias em Ogawa (Japão). No que se refere a *Laurus*, grande parte dos pequenos adultos encontram-se nas clareiras. Estes dados indicam um recrutamento algo descontínuo dependente daquelas aberturas no copado. No entanto, ao contrário de *Juniperus*, a regeneração acontece a partir de plântulas e juvenis recrutados antes da formação das clareiras e a manutenção dos adultos na floresta dá-se essencialmente por propagação vegetativa, dado o número elevadíssimo de rebentos vegetativos encon-

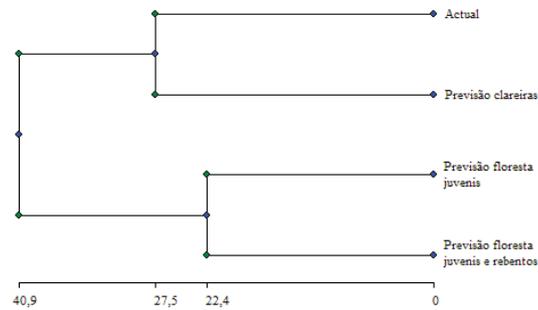


Figura 4.8. Análise classificativa hierárquica das previsões da composição futura e da composição actual do copado. As previsões foram realizadas com base na proporção de juvenis nas clareiras, na proporção de juvenis na floresta e na proporção de juvenis e rebentos vegetativos na floresta.

trados na floresta. *Frangula* depende também de clareiras para o desenvolvimento das plântulas e juvenis, que estão igualmente presentes aquando da formação das aberturas no copado mas, ao contrário de *Laurus*, não possui propagação vegetativa, facto que ajuda a explicar o baixo número de adultos na floresta.

Desta forma, *Laurus* e *Frangula* enquadram-se no grupo de espécies primárias (segundo Yamamoto 1996): espécies que regeneram em clareiras a partir de juvenis recrutados antes da formação da clareira, apresentando, na floresta, maior abundância de plântulas e juvenis relativamente aos adultos. No entanto, embora necessite de clareiras para o recrutamento de novos adultos, a partir do banco de plântulas e juvenis, *Laurus* possui a capacidade de se manter na floresta por propagação vegetativa, pelo que a designaremos de espécie primária facultativa. *Frangula* possui igualmente um banco de plântulas e juvenis, mas não possui propagação vegetativa, o que implica que está dependente de clareiras para a sua manutenção na floresta. Desta forma, *Frangula* pode ser designada de espécie primária.

Espécies com uma distribuição de tamanhos em forma de J-invertido, com elevada assimetria, exibem boa reprodução e recrutamento contínuo de novos indivíduos na floresta, sendo tolerantes à sombra (Manabe *et al.* 2000; Miyadokoro *et al.* 2003; Takahashi *et al.* 2001; Tanouchi & Yamamoto 1995). Estas espécies possuem normalmente elevada densidade, principalmente de juvenis e pequenos adultos e uma distribuição espacial aleatória ou formando agregados de grandes dimensões (Tanouchi & Yamamoto 1995). *Ilex* possui claramente uma distribuição de larguras de copa em forma de J-invertido, com elevado número de pequenos adultos, preferindo a floresta para a regeneração. De

Tabela 4.7. Densidade dos vários estados de desenvolvimento, assimetria de tamanhos e características da regeneração das espécies arbóreas das florestas de *Juniperus-Laurus*. A «assimetria de tamanhos» refere-se à floresta. Legenda: R.: Reprodução; P.: Propagação.

Espécie	Densidade (na floresta)			Assimetria de tamanhos	Regeneração		
	Imaturos	Pequenos adultos	Adultos		Banco	Recrutamento	Manutenção (na floresta)
<i>Erica</i>	Baixa	Baixa	Baixa	-	Sementes	Clareiras	-
<i>Juniperus</i>	Baixa	Baixa	Média	Baixa	Sementes	Clareiras	Longevidade
<i>Ilex</i>	Elevada	Elevada	Média	Elevada	-	Floresta	R. sexuada
<i>Laurus</i>	Média	Baixa	Elevada	Média	Imaturos	Clareiras	P. vegetativa
<i>Frangula</i>	Média	Baixa	Baixa	Baixa	Imaturos	Clareiras	-

facto, apesar de existirem muitas plântulas e juvenis nas clareiras expandidas, o número de imaturos é significativamente maior na floresta e a quase inexistência de adultos nas clareiras significa que os imaturos têm uma elevada taxa de mortalidade em espaços abertos. Uma vez que apresenta recrutamento contínuo de novos indivíduos na floresta, e dado que o conceito de espécie primária implica modos de regeneração relacionados com clareiras, designaremos *Ilex* de espécie madura.

Erica é uma espécie pioneira, muito comum em sucessões primárias e secundárias (Dias *et al.* 2004; Elias & Dias 2004; Elias & Martins *in press*; Sousa 2002). Qualquer das fases de desenvolvimento desta espécie ocorre quase exclusivamente em clareiras, o que significa que a *Erica* é uma boa colonizadora das clareiras, mas acaba por ser substituída, principalmente por *Juniperus* e *Laurus* (espécies pioneira persistente e primária facultativa, respectivamente). O facto desta ter sido a espécie arbórea que apresentou maior percentagem de germinação significa, muito provavelmente, que forma um banco de sementes na floresta (ajudada pela dispersão anemocórica das suas sementes leves).

Analisando os resultados obtidos, nenhuma das estimativas da composição futura do copado oferece dados realistas. A estimativa baseada nos juvenis da floresta tende a sobrevalorizar as espécies cujo recrutamento se dá apenas na floresta (*Ilex*) e as espécies que formam bancos de imaturos, mas que apenas atingem a maturidade após a abertura de clareiras (ex. *Frangula*). Por outro lado, subvaloriza as espécies que apenas germinam em clareiras (ex. *Juniperus*). Pelo contrário, a estimativa baseada nos juvenis das clareiras tende a sobrevalorizar aquelas espécies que apenas germinam em clareiras (ex. *Erica*), subvalorizando as espécies cujo recrutamento se dá apenas na floresta. O método utilizado assume que a probabilidade de uma espécie

atingir o copado é independente do tipo de espécie e que as espécies possuem longevidades semelhantes. Este segundo aspecto é particularmente importante uma vez que a longevidade pode desempenhar um papel fundamental na dinâmica da floresta (White *et al.* 1985).

Analisando os resultados parece seguro admitir um futuro aumento do número de indivíduos de *Ilex*, dada a sua capacidade de regenerar na floresta. *Laurus* deverá também aumentar a sua importância relativa, devido à sua capacidade de se manter na floresta por propagação vegetativa, ao mesmo tempo que recruta novos adultos nas clareiras. Apesar de não regenerar na floresta, a existência de clareiras garante a permanência futura de *Juniperus*. Embora seja previsível a diminuição do número de indivíduos, a sua grande longevidade e uma biomassa individual muito superior à das restantes espécies deverão permitir que *Juniperus* se mantenha com uma elevada biomassa. Desta forma, é previsível que a floresta mantenha uma composição semelhante à actual, embora com alguma diminuição da importância relativa de *Juniperus*.

Conclusões

As florestas de *Juniperus-Laurus* possuem uma dinâmica de clareira associada à existência de distúrbios de pequena dimensão, que provocam a morte de algumas árvores, principalmente de *Juniperus*. O número de clareiras da floresta é relativamente elevado mas uma vez que estas são de pequena dimensão, a percentagem de floresta com clareiras é semelhante à registada em outras florestas do globo.

As estruturas demográficas das clareiras e da floresta são significativamente diferentes, dominando a reprodução sexuada nas primeiras e a propagação

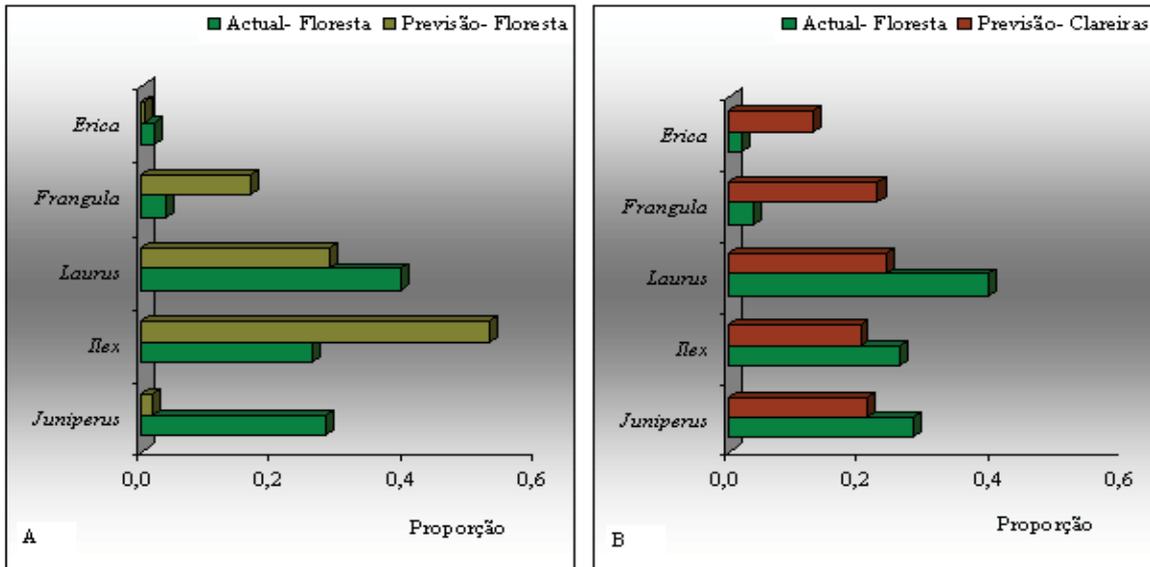


Figura 4.9. (A) Análise comparativa da proporção actual de espécies na floresta e da estimativa da composição futura, com base no número de juvenis presentes na floresta; (B) Análise comparativa da proporção actual de espécies na floresta e da estimativa da composição futura, com base no número de juvenis presentes nas clareiras.

vegetativa e fase adulta na segunda. As clareiras constituem um importante factor de manutenção da diversidade arbórea, uma vez que são fundamentais para a regeneração de todas as espécies, com excepção de *Ilex*.

As cinco espécies arbóreas destas florestas possuem distintas estratégias de regeneração:

Pioneira (*Erica*): Em floresta fechada possui baixa densidade de todos os estados de desenvolvimento. Forma um banco de sementes bem distribuído na floresta, uma vez que possui dispersão pelo vento, mas as sementes germinam apenas em clareiras, locais onde se dá o recrutamento. À medida que a clareira se fecha é substituída por outras espécies (Tabela 4.7);

Pioneira persistente (*Juniperus*): Possui baixa densidade de imaturos e pequenos adultos na floresta, mas a densidade de adultos de médio e grande porte é considerável. Forma um banco de sementes mais localizado e as sementes germinam maioritariamente em clareiras. O recrutamento dá-se em clareiras a partir de plântulas germinadas após a formação da clareira. A grande longevidade possibilita a sua manutenção na floresta após o fecho da clareira;

Primária (*Frangula*): Apresenta baixa densidade de adultos na floresta, mas a densidade de imaturos é claramente superior à das espécies pioneiras. Forma um banco de imaturos a partir dos quais recruta novos

adultos, em clareiras. O facto de não possuir propagação vegetativa, nem longevidade acentuada, dificulta a sua manutenção na floresta;

Primária facultativa (*Laurus*): Possui o maior número de adultos entre as espécies arbóreas e uma grande densidade de imaturos. Forma um banco de plântulas e juvenis, mas o recrutamento dá-se apenas em clareiras, a partir dos imaturos já existentes antes da formação da clareira. Mantém-se na floresta por propagação vegetativa;

Madura (*Ilex*): Apresenta a maior densidade de imaturos e jovens adultos na floresta. É a única espécie que regenera de forma contínua, recrutando novos indivíduos por reprodução sexuada.

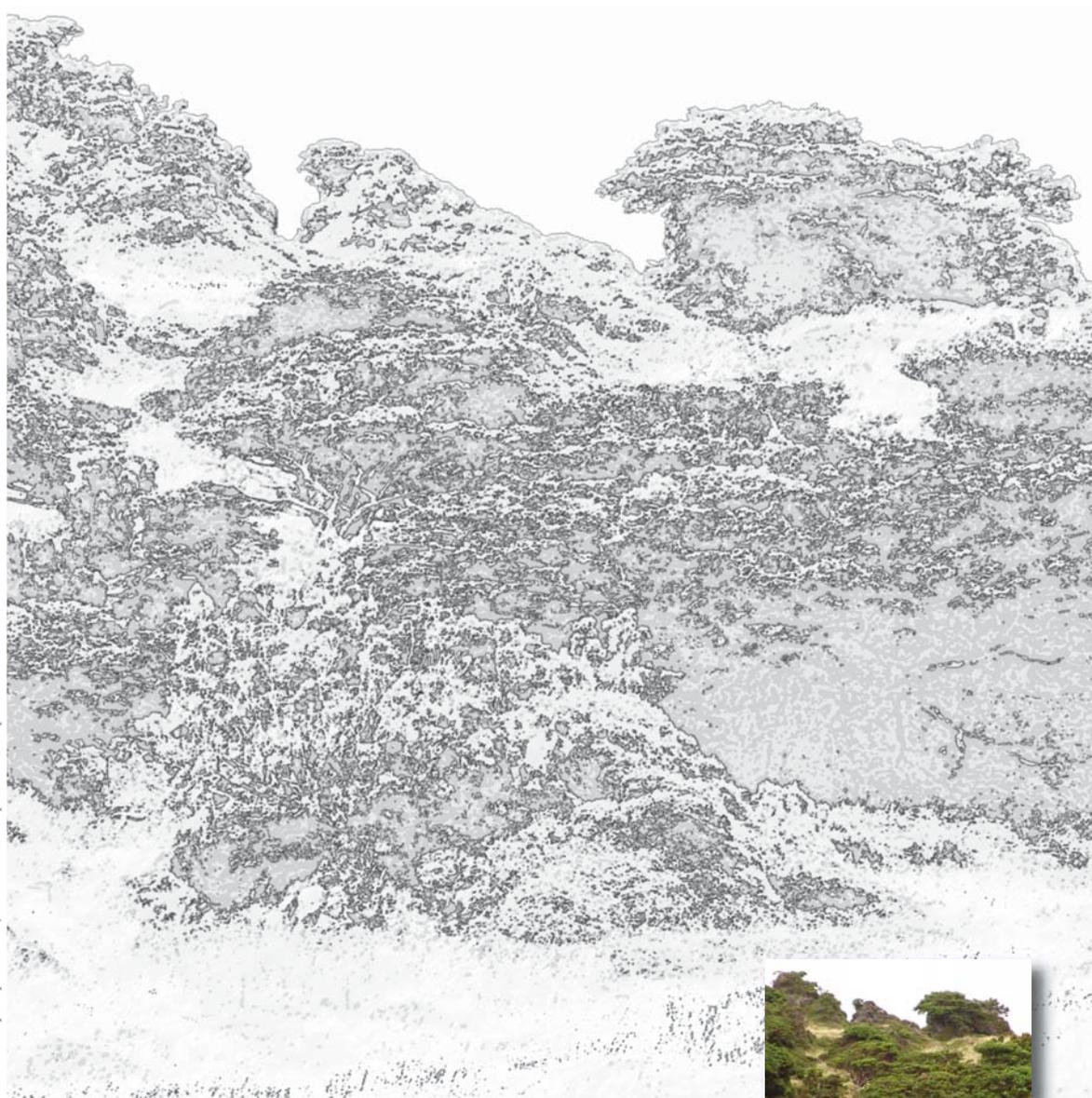
O regime de distúrbio influencia a composição futura do copado por possibilitar a regeneração das espécies pioneiras e o recrutamento de novos adultos das espécies primária e primária facultativa. Entre as espécies dominantes, é previsível um aumento dos efectivos de *Ilex* e *Laurus*, e alguma diminuição de *Juniperus* no futuro copado da floresta. No entanto, em termos de biomassa a redução de *Juniperus* não será muito acentuada, dado o elevado biovolume individual desta espécie, relativamente às restantes. Desta forma, é previsível que a floresta mantenha uma composição semelhante à actual, embora com alguma diminuição da importância relativa de *Juniperus*.

Referências bibliográficas

- Abe S., Masaki T. & Nakashizuka T. 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 120: 21-32.
- Arévalo J. R. 1998. *Organización espacial y temporal de la Laurissilva de Anaga – Tenerife, Islas Canarias*. Tese de doutoramento. Universidade de La Laguna, Departamento de Parasitologia, Ecología e Genética. La Laguna. Canárias. Espanha.
- Arévalo J. R. & Fernández-Palacios J. M. 2000. Spatial distribution and regeneration of *Laurus azorica* in a Laurel forest on Tenerife. *Proceedings IAVS Symposium*, pp: 87-89.
- Arévalo J. R. & Fernández-Palacios J. M. 2003. Spatial patterns of trees and juveniles in a Laurel forest of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology* 165: 1-10.
- Arrieta S. & Suárez F. 2005. Spatial patterns of seedling emergence and survival as a critical phase in holly (*Ilex aquifolium* L.) woodland recruitment in Central Spain. *Forest Ecology and Management* 205: 267-282.
- Attwill P. M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63: 247-300.
- Azevedo E. B. 1996. *Modelação do clima insular à escala local – Modelo CIELO aplicado à ilha Terceira*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Azevedo E. B., Pereira L. S. & Itier B. 1999. Modelling the local climate in island environments: water balance applications. *Agricultural Water Management* 40: 393-403.
- Busing R. T. & Fujimori T. 2002. Dynamics of composition and structure in an old *Sequoia sempervirens* forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 785-792.
- Carvalho L. M. T., Fontes M. A. L. & Oliveira-Filho A. T. 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca Range, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 149: 9-22.
- Choi J., Lorimer C. G., Vanderwerker J., Cole W. G. & Martin G. L. 2001. A crown model for simulating long-term stand and gap dynamics in northern hardwood forests. *Forest Ecology and Management* 152: 235-258.
- Coates K. D. 2000. Conifer seedling response to northern temperate forest gaps. *Forest Ecology and Management* 127: 249-269.
- Dias E. 1996. *Vegetação natural dos Açores. Ecologia e sintaxonomia das florestas naturais*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Dias E., Elias R. B. & Nunes V. 2004. Vegetation mapping and nature conservation: a case study in Terceira Island (Azores). *Biodiversity and Conservation* 13: 1519-1539.
- Drobyshev I. V. 1999. Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in *Sphagnum-Myrtillus* old-growth forests. *Forest Ecology and Management* 115: 71-83.
- Drobyshev I. V. 2001. Effect of natural disturbances on the abundance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) regeneration in nemoral forests of the southern boreal zone. *Forest Ecology and Management* 140: 151-161.
- Elias R. B. 2001. *Sucessão primária em domas traquíticos*. Dissertação de Mestrado em Ecologia Insular e Evolução. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Elias R. B. & Dias E. 2004. Primary succession on lava domes on Terceira (Azores). *Journal of Vegetation Science* 15: 331-338.
- Elias R. B. & Martins V. 2006. Anthropogenic succession of *Juniperus brevifolia* forests in Terceira Island (Azores). *Proceedings of the 5th international symposium on the fauna and flora of Atlantic Islands. Occasional Publication of the Irish Biogeographical Society* 9: 111-120.
- França Z., Cruz J. V., Nunes J. C. & Forjaz V. H. 2003. Geologia dos Açores: uma perspectiva actual. *Açoreana* 10 (1): 11-140.
- Gagnon J. L., Jokela E. J., Moser W. K. & Huber D. A. 2004. Characteristics of gaps and natural regeneration in mature longleaf pine flatwoods ecosystems. *Forest Ecology and Management* 187: 373-380.
- Haggard J. P. 1988. The structure, composition and status of the cloud forests of Pico Island in the Azores. *Biological Conservation* 46: 7-22.
- Henderson P. A. & Seaby R. M. H. 1999. *Community analysis package (version 1.41)*. Pisces Conservation. Lymington, Reino Unido.
- Hubbell S. P., & Foster R. B. 1987. The spatial context

- of regeneration in a neotropical forest. In: Gray J., Crawley M. J. & Edwards P. J. (eds.), *Colonization, succession and stability*, pp. 196-211. Blackwell Scientific Publications. Oxford. Reino Unido.
- Hutchings M. J. 1997. The structure of plant populations. In: Crawley M. J. (ed.), *Plant Ecology*, 2ª edição, pp. 325-358. Blackwell Science Ltd. Oxford, Reino Unido.
- Kneeshaw D. D. & Burton P. J. 1997. Canopy and age structures of some old sub-boreal *Picea* stands in British Columbia. *Journal of Vegetation Science* 8: 615-626.
- Kubota Y. 2000. Spatial dynamics of regeneration in a conifer/broad-leaved forest in northern Japan. *Journal of Vegetation Science* 11: 633-640.
- Kuuluvainen T., Syrjänen K. & Kalliola R. 1998. Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *Journal of Vegetation Science* 9: 563-574.
- Lusk C. H. 1996. Stand dynamics of the shade-tolerant conifers *Podocarpus nubigena* and *Saxegothaea conspicua* in Chilean temperate rain forest. *Journal of Vegetation Science* 7: 549-558.
- Manabe T., Nishimura N., Miura M. & Yamamoto S. 2000. Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology* 151: 181-197.
- Miyadokoro T., Nishimura N. & Yamamoto S. 2003. Population structure and spatial patterns of major trees in a subalpine old-growth coniferous forest, central Japan. *Forest Ecology and Management* 182: 259-272.
- Ott R. A. & Juday G. P. 2002. Canopy gap characteristics and their implications for management in the temperate rainforest of southeast Alaska. *Forest Ecology and Management* 159: 271-291.
- Pontailleur J., Faille A. & Lemée G. 1997. Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *Forest Ecology and Management* 98: 1-15.
- Rivas-Martínez S., Díaz T., Fernández-González F., Izco J., Loidi J., Lousã M. & Penas A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001. Part II. *Itinera Geobotanica* 15(2): 433-922.
- Self S. 1976. The recent volcanology of Terceira, Azores. *Journal of the Geological Society of London* 132: 645-666.
- Sousa S. R. 2002. *A importância da Erica azorica no planeamento Ambiental Regional*. Tese de Licenciatura. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Terceira. Açores. Portugal.
- Takahashi K., Homma K., Vetrova V. P., Florenzev S. & Hara T. 2001. Stand structure and regeneration in a Kamchatka mixed boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 12: 627-634.
- Tanouchi H. & Yamamoto S. 1995. Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district, southwestern Japan. *Vegetatio* 117: 51-60.
- Taylor A. H. & Halpern C. B. 1991. The structure and dynamics of *Abies magnifica* forests in the southern Cascade Range, USA. *Journal of Vegetation Science* 2: 189-200.
- Ulanova N. G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* 135: 155-167.
- van der Meer P. J. 1997. Vegetation development in canopy gaps in a tropical rain forest in French Guiana. *Selbyana* 18(1): 38-50.
- van der Meer P. J., Bongers F., Chatrou L. & Riéra B. 1994. Defining canopy gaps in a tropical rain forest: effects on gap size and turnover time. *Acta Oecologica* 15 (6): 701-714.
- van der Meer P. J. & Bongers F. 1996. Formation and closure of canopy gaps in the rain forest at Nouragues, French Guiana. *Vegetatio* 126: 167-179.
- van der Meer P. J., Sterck F. J. & Bongers F. 1998. Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical rain forest at Nouragues, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 14: 119-137.
- Yamamoto S. 1996. Gap regeneration of major tree species in different forest types of Japan. *Vegetatio* 127: 203-213.
- Yamashita A., Sano J. & Yamamoto S. 2002. Impact of a strong typhoon on the structure and dynamics of an old-growth Beech (*Fagus crenata*) forest, southwestern Japan. *Folia Geobotanica* 37: 5-16.
- White P. S., McKenzie M. D. & Busing R. T. 1985. A critique on overstory/understory comparisons based on transition probability analysis of an old growth Spruce-Fir stand in the Appalachians. *Vegetatio* 64: 37-45.
- Zar J. 1996. *Biostatistical analysis*, 3ª edição. Prentice Hall. New Jersey. EUA.

Mosaicos por perturbações num bosque de *Juniperus*



CAPÍTULO 5

O Ciclo Florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex*



O ciclo florestal

O Ciclo Florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex*

Introdução

Watt (1947) examinou a dinâmica cíclica de clareira numa variedade de habitats, dos matos de *Calluna* às florestas de Faia, desenvolvendo o conceito de «ciclo de mudança» («*cycle of change*») em florestas, ou «Ciclo Florestal» («*forest cycle*», *sensu* Emborg 1998), que correspondia a uma dinâmica de clareira cíclica, que ocorre em qualquer local da floresta, mas de forma assíncrona de local para local. A consequência desta dinâmica é a formação de um mosaico composto pelas fases constituintes do ciclo florestal: clareira, construtiva, madura, degenerativa, clareira, etc. Neste processo, a clareira despoleta a regeneração e inicia uma nova volta do ciclo (Figura 5.1). O ciclo florestal constitui um tipo de dinâmica de mosaico («*patch dynamics*», *sensu* van der Maarel 1988) que ocorre

devido ao desaparecimento de populações locais e tem como consequência mudanças mais acentuadas e prolongadas, quando comparada com a dinâmica de clareira («*gap dynamics*» *sensu* van der Maarel 1988) (que ocorre, por exemplo, nas florestas de *Juniperus-Laurus*).

Segundo Watt (1947), o ciclo florestal pode ser dividido em duas séries: série de melhoramento («*Upgrade series*»), que é marcada pela mudança contínua na idade, taxa de crescimento e densidade das árvores dominantes, acompanhadas pelo aumento da produtividade primária e da biomassa vegetal, e série de declínio («*Downgrade series*»), associada ao aumento de árvores mortas e a morrer, à ocorrência de espécies típicas de clareiras e à diminuição da

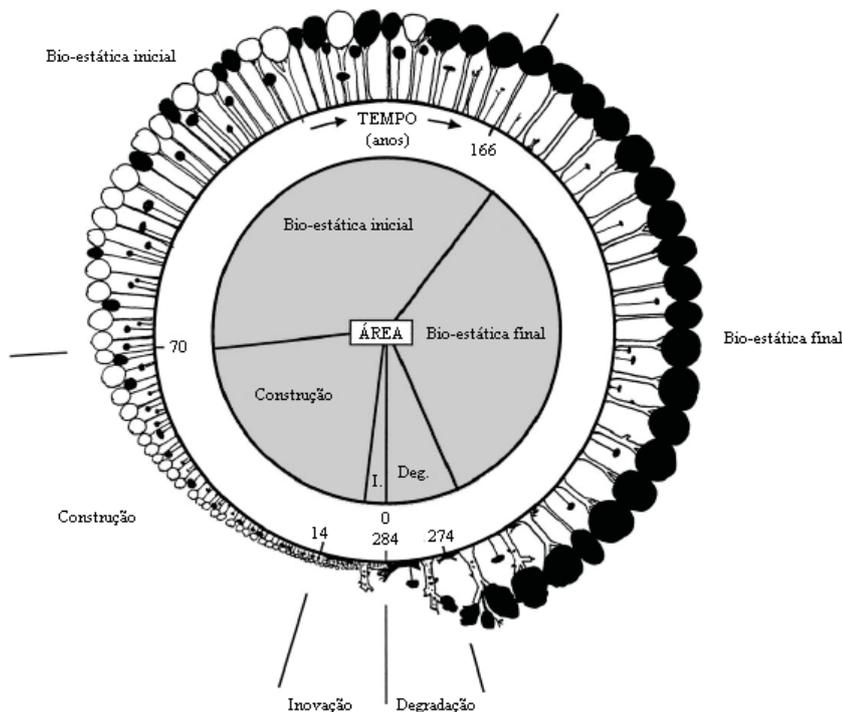


Figura 5.1. O ciclo florestal nas florestas caducifólias de *Fagus sylvatica* e *Fraxinus excelsior* da Dinamarca (adaptado de Emborg *et al.* 2000).

produtividade. Estas séries, por sua vez, compreendem, consoante as comunidades, várias fases com diferentes denominações. No entanto, quatro fases principais são normalmente identificadas: clareira, construtiva, madura e degenerativa.

O modelo do ciclo florestal é muitas vezes aceite como uma descrição básica da dinâmica natural de algumas florestas temperadas (exs. Christensen & Emborg 1996; Koop & Hilgen 1987; Liu *et al.* 2005) e tropicais (exs. Fonseca & Fonseca 2004; Zang *et al.* 2005). Associado à dinâmica do ciclo florestal está o termo «equilíbrio de fases» («*phasic equilibrium*», *sensu* Watt 1947) ou «estado estacionário composto de um mosaico em alteração» («*shifting-mosaic steady state*»), que diz respeito a um «clímax» de composição estrutural e florística heterogéneas, com a presença de espécies pioneiras e clímax e áreas em diferentes fases do ciclo florestal, por oposição ao «clímax» clássico composto exclusivamente por espécies das fases maduras e estruturalmente homogéneo (Emborg *et al.* 2000; Liu *et al.* 2005) (Figura 5.2).

As florestas de *Juniperus-Ilex* são comunidades

endémicas dos Açores, ocorrendo actualmente na sua máxima expressão na Ilha do Pico. As espécies arbóreas dominantes são *Juniperus brevifolia* e *Ilex azorica* (adiante designadas, respectivamente, *Juniperus* e *Ilex*). *Laurus azorica* (adiante designada de *Laurus*) completa o leque de espécies arbóreas, embora com uma biomassa bastante inferior. No Pico, estas florestas ocorrem no Caveiro, na zona Oriental da Ilha, principalmente entre os 800 e 950 m de altitude. Dias (1996), detectou clareiras de dimensões apreciáveis, nestas florestas, onde eram encontrados várias árvores mortas, na sua maioria de *Juniperus*, e levantou a

hipótese destas comunidades possuírem uma dinâmica de mosaico. Até à realização do presente trabalho, aquela hipótese nunca tinha sido testada, pelo que esta constitui a primeira tentativa de comprovar a existência do ciclo florestal nestas florestas açorianas.

Desta forma, colocámos as seguintes questões relativas à dinâmica estrutural das florestas de *Juniperus-Ilex*:

1) A diversidade, estrutural e florística, observada nas florestas de *Juniperus-Ilex* corresponde a um mosaico composto por diferentes fases do ciclo florestal?

2) É possível desenvolver um modelo do ciclo florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex*, definindo as suas várias fases?

Métodos

Área de estudo

Localizada na zona Oriental da ilha do Pico (38°26' N; 28°12' W) a área de estudo situa-se no planalto da Achada, nomeadamente no Caveiro, a uma

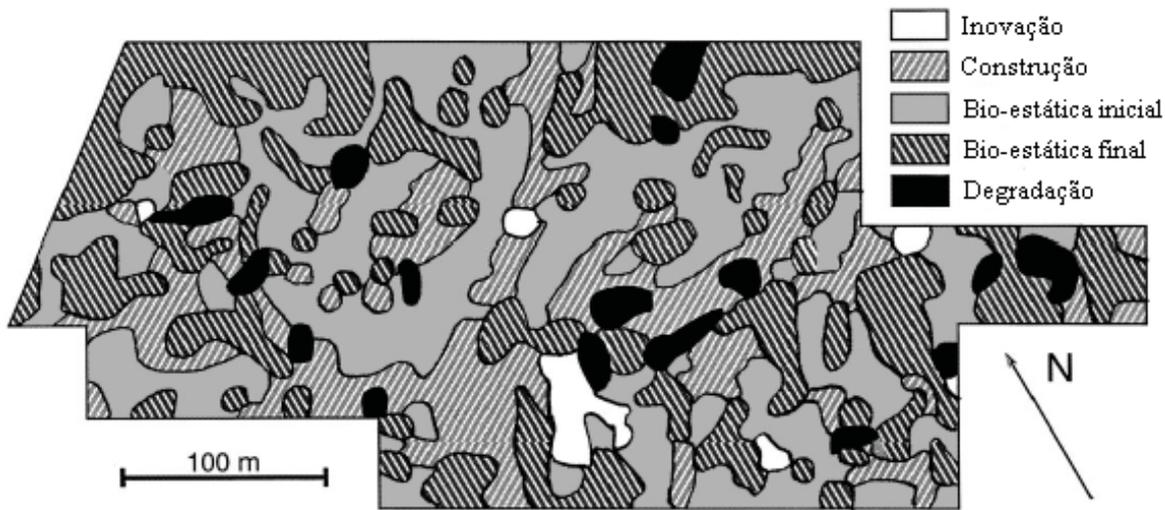


Figura 5.2. Ilustração representativa da estrutura espacial das florestas caducifólias de *Fagus sylvatica* e *Fraxinus excelsior* da Dinamarca: nestas florestas existe um «clímax» de composição estrutural e florística heterogéneas, com a presença de espécies pioneiras e clímax e áreas em diferentes fases do ciclo florestal («equilíbrio de fases» ou «estado estacionário composto de um mosaico em alteração») (adaptado de Emborg *et al.* 2000).

altitude que varia entre os 900 e 1000 m, fazendo parte da Reserva Florestal Natural do Caveiro e do Sítio de Interesse Comunitário da Montanha, Prainha e Caveiro. Nesta zona predominam os basaltos e a geomorfologia é dominada por cones de escória e escoadas lávicas, existindo em algumas áreas espessas coberturas de piroclastos basálticos, por vezes muito alterados, que impermeabilizam o solo permitindo a retenção de água em depressões do terreno. A área de estudo pertence ao complexo vulcânico São Roque - Piedade que possui uma idade máxima a rondar os 230000 anos e cuja erupção mais recente (Mistério da Prainha) data de 1562/1564 DC (França *et al.* 2003). De acordo com valores obtidos a partir do Modelo CIELO (Azevedo 1996; Azevedo *et al.* 1999) para o Mistério da Prainha (localizado próximo do Caveiro), a temperatura média anual (a 780 m de altitude) ronda os 13°C, com a média das temperaturas mínimas e máximas a atingir os 10 e 15,5°C, respectivamente. A precipitação total é de cerca de 4175 mm/ano e a humidade relativa média anual é de 96%. A velocidade média anual do vento ronda os 54 km/hora.

No que respeita ao coberto vegetal, a zona do Caveiro apresenta áreas consideráveis de vegetação natural, em grande parte compostas por florestas. As comunidades vegetais naturais são maioritariamente endémicas dos Açores, dominando as florestas, turfeiras e matos. Entre as florestas predominam as florestas de *Juniperus-Ilex*, que, em estado natural, ocupam uma

área muito aquém da área de ocorrência potencial, facto que levou à protecção legal desta zona (Foto 5.1). Na paisagem são visíveis diversas zonas com diferentes coberturas do estrato arbóreo, que formam um mosaico estruturalmente heterogéneo. Um traço comum a todas estas zonas é a presença de árvores de *Juniperus* vivas e/ou mortas, aumentando o número de indivíduos mortos à medida que diminui a cobertura do estrato arbóreo. Nestas florestas, o estrato arbóreo é dominado por *Juniperus* e *Ilex*. O estrato arbustivo é composto por *Myrsine retusa* e *Vaccinium cylindraceum* e o herbáceo alto por *Calcitula macrocarpa*, *Dryopteris azorica* e, em algumas áreas, *Lactuca watsoniana*. A estes juntam-se ainda um estrato herbáceo baixo/muscicular dominado por *Luzula purpureo-splendens* e um estrato epífito de *Hymenophyllum tunbrigense* e *Elaphoglossum semi-cylindricum*.

O Ciclo florestal

O ciclo florestal foi descrito em várias comunidades, de que são exemplo as florestas caducifólias da Dinamarca (Emborg 1998; Emborg *et al.* 2000) e da Polónia (Bobiec *et al.* 2000), as florestas de coníferas dos Alpes Italianos (Grassi *et al.* 2003) e as florestas semi-caducifólias do estado de São Paulo, no Brasil (Fonseca & Rodrigues 2000; Fonseca & Fonseca 2004). No entanto as fases do ciclo variam consoante os casos estudados. Zang *et al.* (2005), por exemplo,



Foto 5.1. Floresta de *Juniperus-Ilex* do Caveiro (ilha do Pico) (RE).

identificou quatro fases, em florestas da ilha de Hainan (China): clareira, construtiva, madura e degenerativa. Nesta sequência, a fase de clareira é caracterizada pela presença de árvores mortas, juntamente com novos indivíduos, cuja altura não excede metade da altura média da floresta. Na fase de construção deixam de existir evidências dos *gap makers* e a altura média dos indivíduos ultrapassa metade da altura média da floresta. Na fase madura os indivíduos atingem a altura da floresta circundante, sendo as árvores muito maiores do que na fase anterior. A fase degenerativa é marcada pela diminuição evidente da vitalidade das árvores, muitas das quais apresentam orifícios e pontos necróticos nos ramos, assim como ramos quebrados e folhagem esparsa.

Desta forma, se a diversidade estrutural e florística da floresta de *Juniperus-Ilex* corresponde a um mosaico composto por fases do ciclo florestal terão de se verificar alguns pressupostos:

- A fase de clareira deverá ser caracterizada pela presença de árvores mortas e de indivíduos adultos com menos de metade da altura da floresta madura, juntamente com elevado número de imaturos de *Juniperus* (espécie pioneira persistente que apenas regenera em clareiras);

- Na fase construtiva as evidências da *cohort* anterior deverão diminuir, ao mesmo tempo que a altura média da nova *cohort* deverá ultrapassar metade da altura média da fase madura. O aumento do ensombramento será responsável pela diminuição ou mesmo pelo fim da regeneração de *Juniperus*;

- Na fase madura as árvores atingirão a sua altura máxima, devendo esta fase ser marcada pela presença de indivíduos de grandes dimensões;

- A fase degenerativa deverá ser marcada pelo aparecimento de árvores a morrer, podendo inclusive já ser encontradas pequenas clareiras.

Recolha de dados

O ciclo florestal implica uma dinâmica cíclica de clareira que resulta na formação de um mosaico composto por fases dinâmicas, espacialmente rotativas e temporalmente sequenciais. Desta forma, o ciclo florestal pode ser estudado através de observações durante um determinado período de tempo ou através da análise comparativa das diferentes áreas que compõem o mosaico (Veblen 1992; Zang *et al.* 2005). Por outro lado, as alterações no coberto vegetal, como resultado desta dinâmica, ficam muitas vezes «registadas» no terreno através dos vestígios das plantas (ex. indivíduos mortos), principalmente se as espécies dominantes são lenhosas, constituindo prova da relação dinâmica entre espécies e entre áreas do mosaico. Uma comunidade sujeita a este fenómeno cíclico consiste de áreas (*patches*), de dimensão limitada, diferenciadas pela estrutura, composição florística, idade das espécies dominantes e habitat (Watt 1947).

Com base nos pressupostos enunciados, foram colocadas 8 áreas de amostragem (inventários) de 100 m² (10x10 m), cobrindo um total de 800 m², em zonas que apresentavam diferenças estruturais e florísticas, mas que tinham em comum a presença de indivíduos vivos e/ou mortos de *Juniperus*, espécie arbórea dominante. Os inventários, denominados Caveiro 1 a 8, foram implementados de forma a cobrir o máximo possível da diversidade estrutural e florística da área de estudo. A dimensão dos inventários foi estabelecida após a análise dos trabalhos de Bobiec *et al.* (2000) e Fonseca & Fonseca (2004). Em cada quadrado registámos o número de plântulas, juvenis e adultos, a altura e largura da copa e a altura máxima dos indivíduos adultos (registados como «vivos») de *Juniperus* e *Ilex*. Os indivíduos adultos foram identificados como «vivos», «a morrer» e «mortos», com base no estado de conservação da copa, da seguinte forma: «vivos» - indivíduos com a copa verde e completa; «a morrer» - indivíduos que apresentavam até 50 % da copa seca ou sem folhas verdes; «mortos» - indivíduos que apre-

Tabela 5.1. Dados florísticos dos oito inventários realizados (Cav 1-8) agrupados de acordo com a análise multivariada.

Espécies	CAV 3, 8	CAV 5	CAV 1	CAV 6, 7	CAV 2, 4
	Cobertura (%)				
<i>Juniperus brevifolia</i>	68	90	75	45	40
<i>Ilex azorica</i>	10	30	40	68	43
<i>Laurus azorica</i>	1	1	5	8	5
<i>Vaccinium cylindraceum</i>	20	10	30	23	23
<i>Myrsine retusa</i>	8	15	15	23	15
<i>Culcita macrocarpa</i>	13	20	50	38	18
<i>Dryopteris azorica</i>	5	20	6	33	3
<i>Lysimachia azorica</i>	10	3	10	3	2
<i>Blechnum spicant</i>	10	10	5	10	8
<i>Polytrichum</i> spp.	20	80	15	7	25
<i>Luzula purpureosplendens</i>	20	20	40	28	25
<i>Hymenophyllum tunbrigense</i>	2	30	8	25	4
<i>Elaphoglossum semicylindricum</i>	1	1	10	9	3
<i>Arceuthobium azoricum</i>	4	3	1	3	1
<i>Rubia agostinhoi</i>	1	3	0	5	3
<i>Sphagnum</i> spp.	13	0	10	8	0
<i>Sibthorpia europaea</i>	3	5	1	2	0
<i>Dryopteris aemula</i>	0	1	3	3	0
<i>Platanthera micrantha</i>	2	0	0	1	1
<i>Agrostis</i> sp.	10	0	0	0	0
<i>Tolpis azorica</i>	0	0	0	0	5
<i>Juncus effusus</i>	7	0	0	0	1
<i>Potentilla anglica</i>	1	5	0	0	0
<i>Holcus rigidus</i>	1	0	0	0	1
<i>Lactuca watsoniana</i>	0	0	25	0	0
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	4	0	0	0	0
<i>Frangula azorica</i>	0	0	0	5	1
<i>Juncus bulbosus</i>	5	0	0	0	0
<i>Carex</i> sp.	2	0	0	0	0
<i>Smilax canariensis</i>	0	0	0	3	0
<i>Selaginella kraussiana</i>	0	0	3	0	0
<i>Huperzia selago</i>	1	0	0	0	1
<i>Angelica lignescens</i>	1	0	0	0	0
<i>Eleocharis multicaulis</i>	1	0	0	0	0
<i>Plantago lanceolata</i>	0	0	0	0	1
<i>Smilax</i> sp.	0	1	0	0	0
<i>Trichomanes speciosum</i>	0	0	1	0	0
<i>Lotus pedunculatus</i>	1	0	0	0	0
<i>Hypochaeris radicata</i>	1	0	0	0	0
<i>Prunella vulgaris</i>	1	0	0	0	0

sentavam a copa totalmente seca, desprovida de folhas, ou mesmo que já não possuíam quaisquer ramos para além dos troncos principais. Nesta análise procurámos igualmente identificar outras evidências de diminuição da vitalidade. Apenas a copa dos indivíduos «vivos» foi medida e contabilizada para determinação da estrutura de tamanhos.

Definimos como plântulas todos os indivíduos que possuíam cotilédones verdes; como juvenis todos os indivíduos sem cotilédones, ou que apresentavam cotilédones secos, e com menos de 50 cm de altura, não apresentando estruturas reprodutivas; como adultos todos os indivíduos com mais de 50 cm de altura e/ou que apresentavam estruturas reprodutivas. Estas

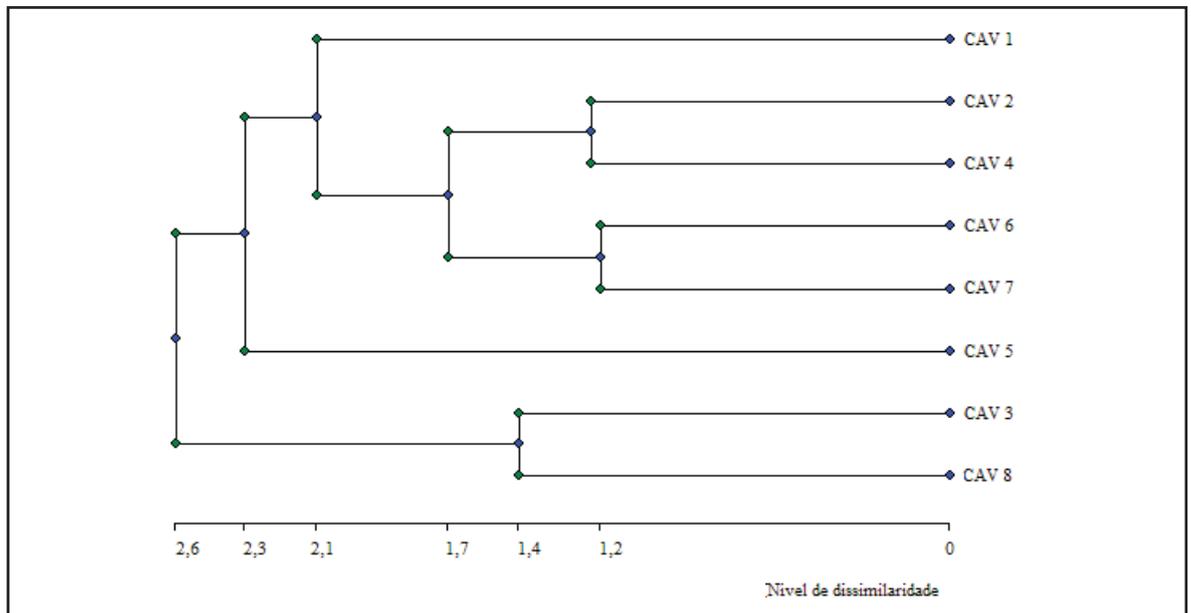


Figura 5.3. Análise classificativa hierárquica dos inventários realizados, a partir de uma matriz de 18 variáveis e 8 inventários (CAV 1 a 8: Caveiro 1 a 8).

medidas foram estabelecidas de acordo com a nossa experiência de campo em trabalhos anteriores (Dias *et al.* 2004; Elias 2001; Elias & Dias 2004) e após análise de trabalhos semelhantes realizados nas ilhas Canárias (Arévalo & Fernández-Palacios 2000; Arévalo & Fernández-Palacios 2003). Foi realizado um inventário fitossociológico com uma área de 25 m², seguindo a metodologia braunblanquiana (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), num dos cantos de cada quadrado de 100 m², seleccionado aleatoriamente, com o objectivo de conhecer a composição florística de cada área de amostragem.

Análise dos dados

Existem vários parâmetros mesuráveis extremamente importantes na identificação das várias fases: número de imaturos, altura e idade dos indivíduos adultos, cobertura do estrato arbóreo, número de indivíduos mortos e a morrer, e estrutura de tamanhos dos adultos. Neste trabalho foram medidos 18 parâmetros relativos a *Juniperus* e *Ilex* (espécies arbóreas dominantes): número de plântulas, juvenis e adultos, número de adultos a morrer e mortos, altura máxima e média dos adultos «vivos», biovolume individual e total. O biovolume individual corresponde ao volume médio da copa dos indivíduos de uma espécie e o biovolume total diz respeito à soma dos volumes das copas de todos os indivíduos de uma espécie. No cálculo do biovolume,

altura máxima e média, estrutura de tamanhos e número de adultos foram incluídos apenas os adultos «vivos». A estrutura de tamanhos dos adultos de *Juniperus* foi comparada através da análise de histogramas da distribuição de classes de largura da copa. Esta análise, fornece-nos uma indicação da estrutura de idades da população, sendo importante para ajudar a determinar o posicionamento relativo dos inventários no ciclo florestal.

Realizámos uma análise multivariada como primeira abordagem à determinação da existência de um ciclo florestal e identificação das fases desse ciclo, de forma semelhante a Fonseca & Fonseca (2004) e Bobiec *et al.* (2000). O primeiro passo na análise consistiu em averiguar as semelhanças entre inventários, através da realização de uma análise classificativa hierárquica (análise de *cluster*). Para a realização da análise classificativa utilizámos 18 variáveis estruturais e demográficas relativas a *Juniperus* e *Ilex*. Optámos por uma classificação aglomerativa (ascendente), utilizando a distância euclideana como coeficiente de similaridade e o *average linkage* como método para formação de grupos. Os dados foram transformados logaritmicamente (base 10). Para esta análise, utilizou-se o programa CAP (Henderson & Seaby 1999).

Em segundo lugar, realizámos uma análise de ordenação para determinar a relação existente entre os inventários e os 18 parâmetros analisados, permitindo uma ordenação dos inventários em função da sua

posição no processo de regeneração da floresta. Inicialmente analisámos os dados através de uma DCA (*Detrended Correspondence Analysis*) de forma a determinar se as espécies respondiam linearmente a gradientes ou se tinham a sua melhor performance em volta de um óptimo ambiental (resposta unimodal) (ter Braak & Šmilauer 1998). Tendo a DCA revelado um máximo comprimento de gradiente de 0,382 SD, aplicámos uma PCA ou ACP (Análise de Componentes Principais). Para realizar a ordenação, utilizou-se o programa CANOCO (ter Braak & Šmilauer 1998).

A significância das diferenças entre os valores de biovolume individual e altura de *Juniperus* e *Ilex*, entre pares de inventários, foi testada através da aplicação do teste U de Mann-Whitney, que constitui uma alternativa não paramétrica ao teste *t* (Zar 1996). Para averiguar se os adultos e imaturos das duas espécies ocorriam em números semelhantes nos vários inventários ou grupo de inventários (determinados de acordo com a análise multivariada), ou se, pelo contrário, existiam ocorrências significativamente maiores ou menores em determinados inventários/grupos de inventários, utilizámos o teste do Qui-quadrado (χ^2).

Resultados

Da análise classificativa hierárquica resultou a divisão dos inventários em quatro grupos (Figura 5.3): os inventários Caveiro 2, 4, 6 e 7 formam um grupo (composto por dois subgrupos), próximo do qual encontramos, isolado, o Caveiro 1. Num grau decrescente de similaridade segue-se o Caveiro 5, que está igualmente isolado, e um grupo formado por Caveiro 3 e 8. No que respeita à análise de componentes principais (Figura 5.4), os dois primeiros eixos explicam 78,5 % da variância dos dados (*eigenvalues* de 0,54 e 0,25, respectivamente).

Os inventários do maior grupo identificado na análise classificativa encontram-se todos no sector negativo do eixo 2, associado à presença de elevado número de juvenis de *Juniperus*, adultos de *Ilex* e *Juniperus* a morrer. Os seus subgrupos estão separados ao longo do eixo 1, com Caveiro 6 e 7 relacionados

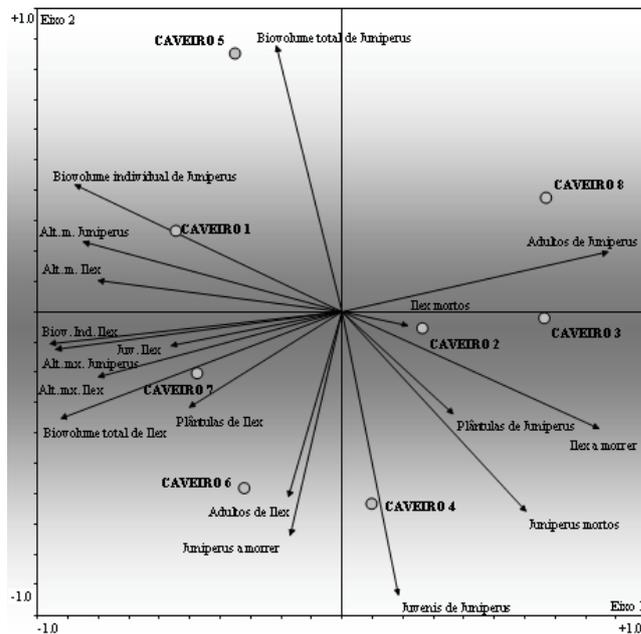


Figura 5.4. Diagrama «biplot» de ordenação ACP, por correlação da matriz de 8 inventários (Caveiro 1 a 8) e 18 variáveis. Legenda: Alt. m. *Juniperus*- Altura média de *Juniperus*; Alt. m. *Ilex*- Altura média de *Ilex*; Biov. Ind. *Ilex*- Biovolume individual de *Ilex*; Juv. *Ilex*- Juvenis de *Ilex*; Alt. mx. *Juniperus*- Altura máxima de *Juniperus*; Alt. mx. *Ilex*- Altura máxima de *Ilex*

com elevados biovolumes de *Ilex* e alturas máximas elevadas, de ambas as espécies (sector negativo) e Caveiro 2 e 4, no lado oposto, associados a um elevado número de *Juniperus* mortos e *Ilex* a morrer.

Caveiro 1 e 5 ocorrem no mesmo quadrante, o que indica que têm maior afinidade entre si do que com os restantes. Estes inventários estão associados à presença de indivíduos, de ambas as espécies, com alturas médias elevadas, adultos de *Juniperus* de grande porte e elevado biovolume total de *Juniperus* (principalmente o Caveiro 5). O eixo 1, como vimos, está positivamente correlacionado com a predominância de adultos de pequenas dimensões, de ambas as espécies, e com elevado número de adultos de *Juniperus*. Estas são algumas das características associadas ao grupo formado pelos inventários Caveiro 3 e 8, que se encontram no extremo positivo deste eixo.

Com base na análise multivariada agrupámos os inventários da seguinte forma: Caveiro 3 e 8, Caveiro 5, Caveiro 1, Caveiro 6 e 7 e Caveiro 2 e 4. A ordem em que estes grupos/inventários são apresentados resulta igualmente da análise dos inventários fitossociológicos realizados em áreas de 25 m², dentro de cada área de amostragem de 100 m² (Tabela 5.1). Desta forma, a

Tabela 5.2. Biovolume individual e total, altura máxima e média de *Juniperus* e biovolume global (biovolume total de *Juniperus* mais o biovolume individual de *Ilex*) nos inventários realizados (Cav 1 a 8), agrupados de acordo com a análise multivariada. Valores na mesma linha seguidos da mesma letra não são significativamente diferentes (*Mann-Whitney*; $P > 0,05$) (biovolume individual e altura média).

	Cav 3, 8	Cav 5	Cav 1	Cav 6, 7	Cav 2, 4
Biovolume individual (m ³ /ind)	0,6 ^a	6,5 ^b	11,2 ^b	3,1 ^{ab}	0,6 ^a
Altura média (cm)	88 ^a	195 ^b	307 ^c	151 ^{bc}	107 ^a
Altura máxima (cm)	155	280	320	330	185
Altura máxima - altura média (cm)	67	85	13	179	78
Biovolume total (<i>Juniperus</i>) (m ³ /100 m ²)	23,8	110,3	33,6	18,8	16,9
Biovolume global (<i>Juniperus</i> + <i>Ilex</i>) (m ³ /100 m ²)	25,7	136,8	86,5	95,4	41,2

Tabela 5.3. Biovolume individual e total e altura máxima e média de *Ilex* nos inventários realizados (Cav 1 a 8), agrupados de acordo com a análise multivariada. Valores na mesma linha seguidos da mesma letra não são significativamente diferentes (*Mann-Whitney*; $P > 0,05$) (biovolume individual e altura média).

	Cav 3, 8	Cav 5	Cav 1	Cav 6, 7	Cav 2, 4
Biovolume individual (m ³ /ind)	0,1 ^a	0,7 ^a	3,8 ^c	2,1 ^{bc}	0,5 ^b
Altura média (cm)	98 ^a	140 ^b	360 ^c	175 ^b	129 ^{ab}
Altura máxima (cm)	220	270	440	410	290
Altura máxima - altura média (cm)	122	130	80	235	161
Biovolume total (m ³ /100 m ²)	2	26,5	52,9	76,6	24,3

análise estrutural e florística das áreas de amostragem será realizada de acordo com aqueles agrupamentos. Nos casos em que dois inventários se encontram agrupados, os valores apresentados resultam da média dos valores registados em cada um.

A análise da composição florística dos inventários fitossociológicos revela que o grupo formado pelos inventários 3 e 8 apresenta a menor cobertura total das espécies dominantes, *Juniperus* e *Ilex* (78 %), e a maior riqueza específica (33 espécies). Caveiro 5 apresenta, pelo contrário, a maior cobertura total, verificando-se uma diminuição gradual no Caveiro 1 e no Caveiro 6, 7. O grupo formado pelos inventários 2 e 4 possuem a segunda menor cobertura de *Juniperus* e *Ilex*. A riqueza específica diminui drasticamente no inventário 5 (19 espécies), aumentando de forma pouco acentuada até atingir 22 espécies no grupo formado por Caveiro 2 e 4. Por outro lado, verifica-se que a dominância relativa de *Juniperus* e *Ilex* não se mantém constante. De facto, *Juniperus* atinge a maior dominância, relativamente a *Ilex*, no primeiro grupo (Caveiro 3, 8) e no Caveiro 5. No entanto, *Ilex* aumenta de importância nas situações seguintes, chegando mesmo a ser a espécie dominante em Caveiro 6, 7. No grupo de inventários 2 e 4 estas espécies possuem praticamente os mesmos valores de cobertura.

As tendências observadas na análise dos inventários fitossociológicos são confirmadas pela análise da variação do biovolume total de ambas as espécies

(Tabelas 5.2 e 5.3). De facto, inicialmente (Caveiro 3, 8 e Caveiro 5) o biovolume total da comunidade é claramente dominado por *Juniperus*. No entanto, no Caveiro 1 e no Caveiro 6, 7, a situação inverte-se e no último grupo de inventários o biovolume de ambas as espécies aproxima-se. Caveiro 1 apresenta os maiores indivíduos de *Juniperus* e *Ilex*, uma vez que aqui se encontram os maiores valores de biovolume individual e altura média. Pelo contrário, os menores valores destes parâmetros são atingidos no grupo Caveiro 3, 8.

A evolução das diferenças entre altura máxima e média dos indivíduos de ambas as espécies é semelhante. As diferenças mínimas ocorrem em Caveiro 1, significando que se encontra aqui uma vegetação de porte relativamente homogéneo, com indivíduos de alturas semelhantes, principalmente no caso de *Juniperus*. Pelo contrário, no grupo seguinte de inventários a vegetação muda drasticamente, com a altura média das duas populações a diminuir de forma acentuada, apesar de a altura máxima se manter elevada. No grupo Caveiro 3, 8 as alturas médias atingem os valores mais baixos e as diferenças entre altura máxima e altura média são reduzidas, o que revela uma nova homogeneização do porte da vegetação mas, ao contrário do Caveiro 1, com indivíduos de pequena dimensão. Por último, a soma dos biovolumes totais de *Juniperus* e *Ilex* (biovolume global), que representa uma medida da biomassa das espécies arbóreas dominantes, atinge o valor máximo no Caveiro 5, principalmente devido

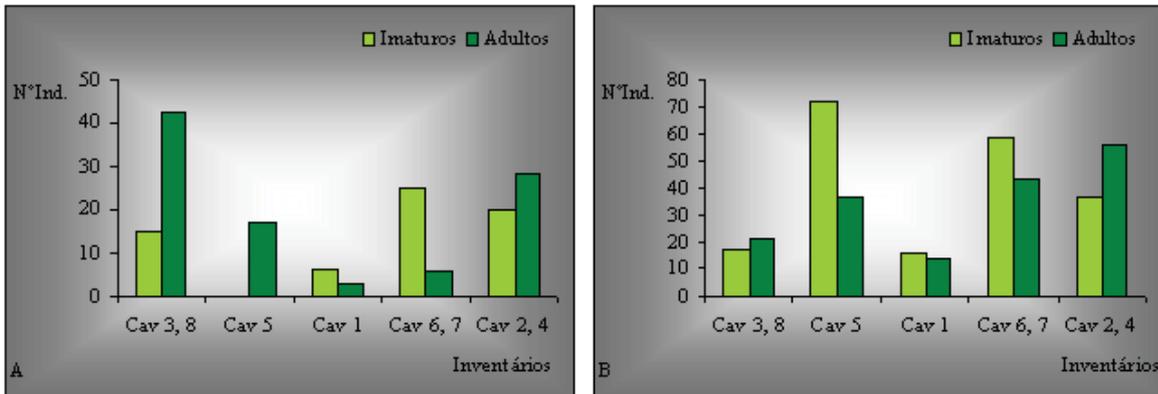


Figura 5.5. Número de indivíduos (Nº Ind.) imaturos e adultos de *Juniperus* (A) e *Ilex* (B) nos inventários realizados (Cav 1 a 8), agrupados de acordo com a análise multivariada.

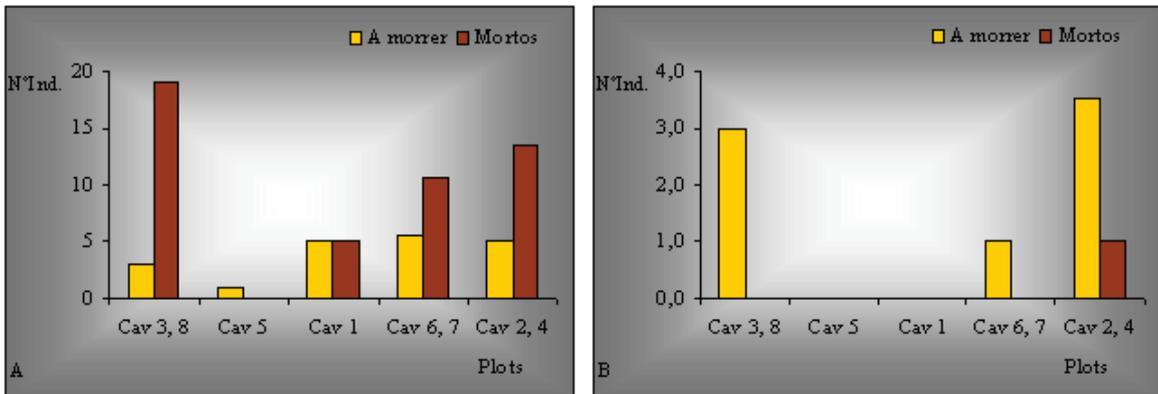


Figura 5.6. Número de indivíduos (Nº Ind.) a morrer e mortos de *Juniperus* (A) e *Ilex* (B) nos inventários realizados (Cav 1 a 8), agrupados de acordo com a análise multivariada.

ao máximo de biomassa de *Juniperus*. Após uma diminuição no Caveiro 1, este parâmetro aumenta novamente, mas agora como consequência do máximo de biomassa de *Ilex*. A menor biomassa total ocorre no grupo Caveiro 3, 8.

Os adultos e imaturos de ambas as espécies ocorrem em números significativamente diferentes nos inventários agrupados de acordo com a análise multivariada (Qui-quadrado; $P < 0,05$). A figura 5.5 apresenta os resultados da análise demográfica das populações de *Juniperus* e *Ilex*. No que respeita a *Juniperus* verifica-se a ausência de imaturos no Caveiro 5 e uma presença muito reduzida no Caveiro 1. Nas restantes situações o número de imaturos é sempre significativo. Os adultos ocorrem em maior número no primeiro grupo de inventários, diminuindo depois até um mínimo no Caveiro 1, após o que se regista um novo aumento. *Ilex* apresenta um máximo de imaturos no Caveiro 5 e no Caveiro 6, 7 e o valor mais reduzido no grupo Caveiro 3, 8 e no Caveiro 1. Por outro lado,

o número de adultos atinge os valores mais elevados nos últimos grupos de inventários.

O número de adultos mortos de *Juniperus* atinge os valores mais elevados no Caveiro 3, 8 e o número mínimo no Caveiro 5 (Figura 5.6). Nas três situações seguintes o número de mortos aumenta gradualmente e o número de indivíduos a morrer atinge os valores mais elevados. No que respeita a *Ilex*, o maior número de indivíduos a morrer ocorre nos grupos Caveiro 2, 4 e Caveiro 3, 8. A análise da estrutura de tamanhos dos adultos de *Juniperus* (Figura 5.7) demonstra que nos grupos Caveiro 3, 8 e Caveiro 2, 4 encontramos apenas indivíduos de pequenas dimensões. No Caveiro 5 dominam os adultos de média dimensão, ao passo que no Caveiro 1 apenas encontramos indivíduos de médio e grande porte. No grupo seguinte, os maiores indivíduos desaparecem, ao mesmo tempo que surgem pequenos adultos. A distribuição de tamanhos de *Ilex* é quase sempre em forma de J-invertido, típica desta espécie madura (Figura 5.8). No entanto, os indivíduos

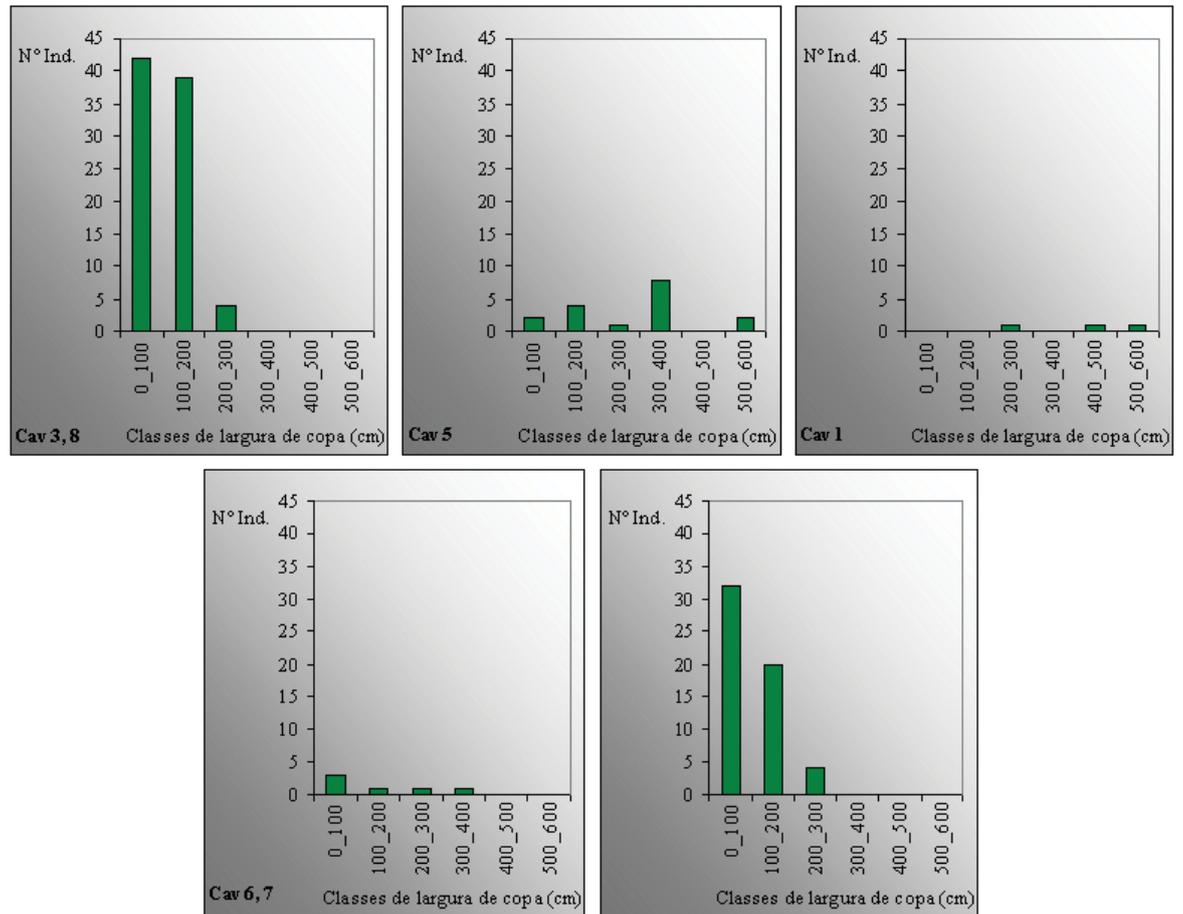


Figura 5.7. Distribuição de classes de largura de copa dos adultos de *Juniperus* nos inventários realizados (Cav 1 a 8), agrupados de acordo com a análise multivariada.

de maior dimensão apenas são encontrados no Caveiro 1 e Caveiro 6, 7, enquanto que o grupo Caveiro 3, 8 possui quase exclusivamente indivíduos da classe de largura de copa mais pequena.

indivíduos a morrer ou mortos em pé, e as indicações da composição futura do copado, sob a forma de indivíduos imaturos e jovens adultos, constituem prova daquela relação. Por outro lado, a análise estrutural e florística dos agrupamentos de inventários formados, de acordo com a análise multivariada, permite a identificação de fases distintas do ciclo florestal.

Discussão

Perante o exposto, torna-se clara a existência de uma relação successional entre os inventários realizados, que representam diferentes fases de uma dinâmica cíclica de clareira e fazem parte de um mosaico estrutural e floristicamente heterogéneo que constitui uma representação espacial do ciclo florestal (Figura 5.9). Os vestígios, num mesmo inventário, das alterações passadas no coberto vegetal, sob a forma de

Um modelo do ciclo florestal nas florestas de Juniperus-Ilex

Fase madura

A floresta madura é constituída por árvores de grandes dimensões e a regeneração de *Juniperus* é inibida devido, provavelmente, ao elevado ensombramento (Foto 5.2). O sub copado é dominado por espécies típicas de floresta, de que são exemplo a *Calcita macrocarpa* ou a *Luzula purpureo-splendens*. Nas etapas finais desta fase alguns indivíduos velhos começam a morrer, abrindo clareiras onde germinam

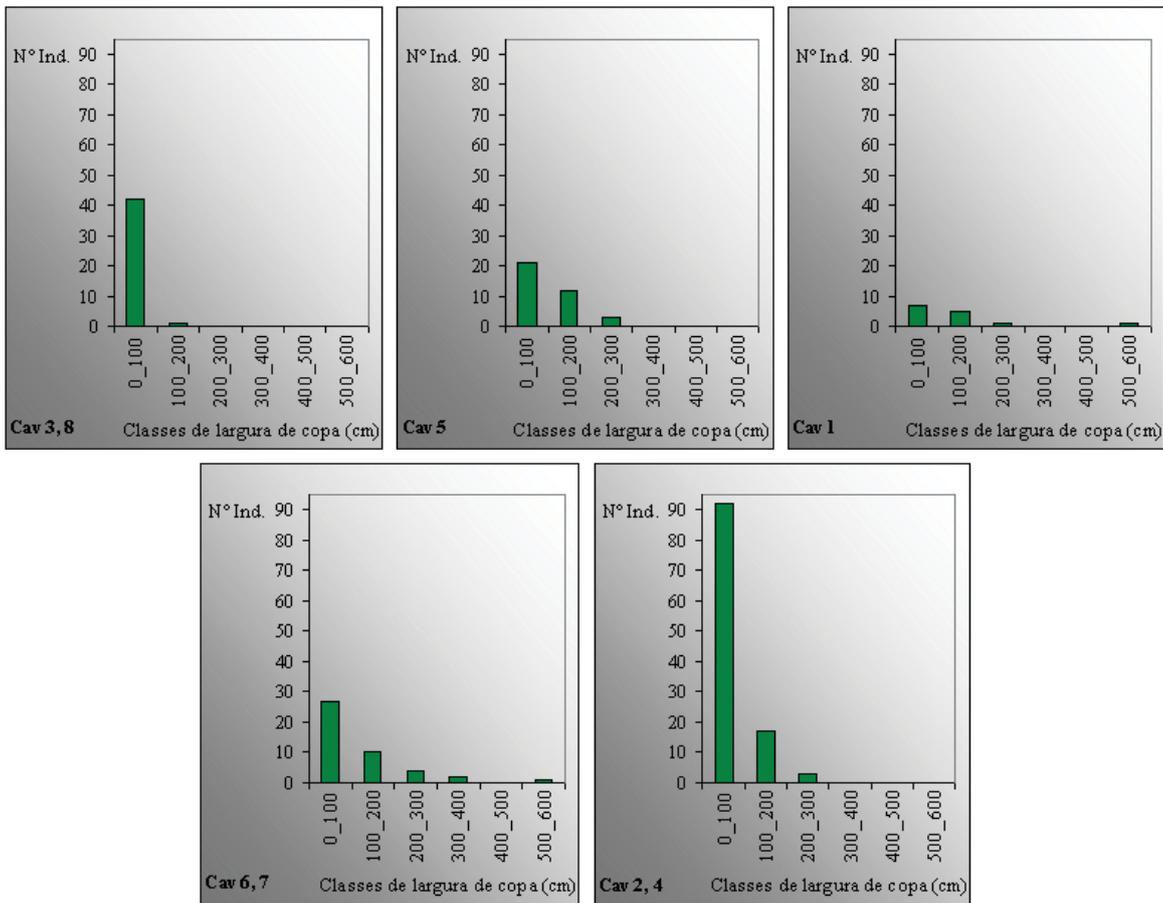


Figura 5.8. Distribuição de classes de largura de copa dos adultos de *Ilex* nos inventários realizados (Cav 1 a 8), agrupados de acordo com a análise multivariada.

as primeiras plântulas de *Juniperus*.

Evidências: Caveiro 1 (Fase madura tardia): a população de *Juniperus* é composta essencialmente por alguns adultos de grande porte, que atingem aqui os máximos de biovolume individual e altura média. A presença de adultos a morrer e mortos abre pequenas clareiras onde surgem já alguns imaturos. *Ilex* possui igualmente poucos adultos e imaturos, sendo os primeiros também de grandes dimensões. A biomassa total é dominada por *Ilex*, apesar de *Juniperus* possuir maior cobertura no copado. Nesta fase, a comunidade corresponde a uma floresta de elevado porte, mas que apresenta já pequenas aberturas no copado. Esta floresta tem um estrato arbóreo dominado por *Juniperus* e *Ilex*, com uma altura média superior a 300 cm.

Fase degenerativa inicial

A predisposição demográfica, devida à diminuição da vitalidade dos adultos de *Juniperus*, possivelmente aliada à acção de factores bióticos e/ou

abióticos, causa a degeneração da população desta espécie, que se reflecte no aumento de indivíduos a morrer e mortos. Entre a população de *Ilex* muitos dos indivíduos de maiores dimensões começam igualmente a morrer, devido à alteração das condições micro climáticas. No entanto, o número de pequenos adultos de *Ilex* aumenta, provavelmente devido à diminuição da competição intra e inter-específica com as árvores de grande dimensão. Nesta fase existem já clareiras com dimensões apreciáveis, mas ao mesmo tempo mantêm-se ainda zonas com elevado ensombramento. Esta condição intermédia de floresta-clareira permite o aumento de imaturos de ambas as espécies. Na população de *Juniperus* aparecem os primeiros pequenos adultos. *Ilex* é agora a espécie dominante tanto no estrato arbustivo como no estrato arbóreo esparso.

Evidências: Caveiro 6 e 7: a população de *Juniperus* é composta essencialmente por imaturos, alguns adultos jovens e ainda algumas árvores da *cohort* anterior. Aumenta o número de adultos mor-



Foto 5.2. Interior de uma floresta de *Juniperus-Ilex* na fase madura (Caveiro, ilha do Pico), onde se destacam vários indivíduos de *Lactuca watsoniana* no estrato herbáceo alto (RE).

tos, surgindo igualmente alguns *Ilex* a morrer, o que origina o aumento da área de clareira. O número de imaturos e adultos de *Ilex* aumenta, sendo a biomassa total e a cobertura no copado claramente dominadas por esta espécie. A altura média de ambas as espécies diminui para metade da altura da floresta madura, mas a altura máxima mantém-se quase inalterada. Nesta fase a comunidade corresponde a uma floresta aberta dominada por *Ilex*. Esta floresta apresenta um estrato arbóreo esparso de *Ilex*, onde se destacam os indivíduos mortos e a morrer de *Juniperus*, e um estrato arbustivo, igualmente dominado por *Ilex*.

Fase degenerativa final

Se a fase degenerativa inicial é marcada pela senescência da população de *Juniperus*, a fase degenerativa final é caracterizada pelo declínio da população de *Ilex*. As alterações microclimáticas (causadas pela abertura de clareiras) serão as responsáveis pelo aumento da mortalidade entre as árvores de *Ilex*, o que, juntamente com o maior número de *Juniperus* mortos, aumenta a dimensão da área de clareira. *Juniperus* continua a regenerar e as espécies típicas de espaços abertos, situações de distúrbio ou zonas de ecótono, são encontradas em maior número. O número de pequenos

adultos de *Ilex* aumenta, provavelmente, como resultado do elevado recrutamento da fase anterior, no entanto este aumento é acompanhado pela diminuição acentuada da biomassa total da espécie, o que reflecte o declínio dos indivíduos de maiores dimensões. Por outro lado, o aumento das clareiras diminui o recrutamento de novos indivíduos de *Ilex*. O estrato arbóreo torna-se cada vez mais esparso e a vegetação assume um porte predominantemente arbustivo (Foto 5.3).

Evidências: Caveiro 2 e 4: as populações de *Juniperus* e *Ilex* são compostas essencialmente por pequenos adultos e imaturos. Os adultos de ambas as espécies da *cohort* anterior estão, na sua maioria, mortos ou a morrer, principalmente entre a população de *Juniperus*. Como resultado do seu declínio a dominância de *Ilex* relativamente a *Juniperus* diminui acentuadamente, apesar do aumento de pequenos adultos. A altura média de ambas as espécies diminui para menos de metade da altura da floresta madura. A altura máxima também diminui, principalmente na população de *Juniperus*. Nesta fase a comunidade corresponde a um mato arborescente, com um estrato arbóreo muito esparso de *Ilex*, juntamente com *Juniperus* mortos, e um estrato arbustivo de *Ilex* e *Juniperus*.

Fase de Clareira

Nesta fase a biomassa total e o valor de cobertura das espécies dominantes atingem o seu valor mais baixo, como resultado do declínio da população de *Ilex* e de uma população de *Juniperus* dominada por pequenos adultos (Foto 5.4). A baixa estatura dos indivíduos de ambas as espécies e a reduzida biomassa total significam que a comunidade, embora dominada também por *Juniperus*, assume um porte arbustivo. A regeneração de *Juniperus* diminui, devido, pro-

vavelmente, aos elevados níveis de cobertura de arbustos, herbáceas e gramíneas, que limitam a germinação das suas plântulas. Esta situação de clareira permite a existência de muitas espécies não típicas da floresta. O recrutamento contínuo de *Juniperus*, desde a fase madura, resulta num elevado número de pequenos adultos nesta fase. Pelo contrário, apesar do aumento de adultos nas duas fases degenerativas, o número de imaturos e adultos de *Ilex* sofre aqui um acentuado declínio, o que pode ser explicado



Foto 5.3. Fase degenerativa final do ciclo florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex* (Caveiro, ilha do Pico) (RE).

pelo agravamento das condições micro climáticas, nomeadamente o aumento da exposição e diminuição acentuada do ensombramento.

Evidências: Caveiro 3 e 8: A população de *Juniperus* é dominada por pequenos adultos, juntamente com muitas árvores mortas e alguns imaturos. Nesta espécie, o aumento de adultos é acompanhado pela diminuição dos imaturos. A população de *Ilex* atinge o valor mais baixo de biomassa (biovolume total) e o número de adultos e imaturos diminui acentuadamente. As alturas médias e máximas de ambas as espécies atingem os valores mais baixos e a riqueza específica aumenta de forma acentuada. Nesta fase a comunidade corresponde a um mato aberto de *Juniperus*, com áreas fortemente dominadas por aquela espécie e outras áreas dominadas por espécies não lenhosas e com elevada riqueza específica. Neste mato destacam-se os inúmeros troncos de *Juniperus* mortos de pé.

Fase construtiva

O crescimento dos adultos de *Juniperus* é acompanhado por uma eliminação gradual das herbáceas e gramíneas da fase de clareira. Por outro lado, o desaparecimento das clareiras impede o recrutamento de novos indivíduos daquela espécie. O aumento da competição intra específica pode ser responsável

pela eliminação de muitos adultos de *Juniperus*. Pelo contrário, o restabelecimento das condições micro climáticas de floresta coincide com um aumento muito acentuado do recrutamento de *Ilex* e o início da regeneração da população desta espécie. Nesta fase, os vestígios da *cohort* anterior desaparecem e a comunidade é novamente uma floresta, inicialmente de reduzido porte, mas que se aproxima gradualmente da altura da floresta madura, à medida que evolui para a fase madura.

Evidências: Caveiro 5: A população de *Juniperus* é constituída apenas por adultos, maioritariamente de médias dimensões. O número de adultos diminui relativamente à fase anterior e os imaturos e adultos mortos desaparecem. Na população de *Ilex* o número de imaturos quadruplica. A altura média de *Juniperus* é superior a metade da altura média da floresta madura, o mesmo não acontecendo com *Ilex*. Nesta fase a comunidade corresponde a um bosque, com um estrato arbóreo de *Juniperus* e um estrato arbustivo esparso de *Ilex*.

Juniperus não regenera na floresta, o que provoca o envelhecimento gradual da população, sem ocorrer a necessária renovação. Esta senescência, ou diminuição da vitalidade, pode constituir uma predisposição demográfica à acção de distúrbios de origem



Foto 5.4. Fase de clareira do ciclo florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex* (Caveiro, ilha do Pico) (RE).

biótica e/ou abiótica, que despoletam a morte de vários indivíduos da mesma *cohort*. Neste processo encontramos muitas semelhanças com a senescência de *cohorts* descrita nas florestas de *Metrosideros polymorpha* do Hawaii ou nas florestas de *Scalesia pedunculata* das Galápagos (Lawesson 1988; Mueller-Dombois 1986, 1987, 1999).

A abertura de clareiras provoca a alteração das condições microclimáticas devido às alterações induzidas, por exemplo, ao nível da exposição ao vento e da temperatura. No Caveiro, o vento atinge uma velocidade média elevada, como consequência da altitude a que esta zona se situa. O vento possui dois efeitos paralelos e por vezes simultâneos: efeito fisiológico, que resulta da destruição das condições micro ambientais de saturação do ar e aumento da transpiração e o efeito físico de desfoliação ou quebra de ramos jovens (Larcher 1980). *Juniperus* consegue suportar condições de elevada exposição e a sua presença poderá servir, nestas florestas, de abrigo às árvores de *Ilex*, que são, segundo Dias (1996), incapazes de suportar ventos intensos. A abertura de uma clareira modifica a altura da vegetação (que passa a ser essencialmente arbustiva) e induz um aumento da turbulência e velocidade do vento, aumentando a sua acção destrutiva nas árvores remanescentes (Barnes *et al.* 1998).

Segundo Emborg *et al.* (2000), a exposição

súbita e/ou danificação de ramos de árvores situadas próximo de uma clareira causa um efeito dominó porque estas árvores ficam mais susceptíveis à acção negativa dos factores bióticos e abióticos. Por outro lado, no que respeita à temperatura, a existência de condições de floresta impede grandes variações da temperatura no sub-copado. Zang *et al.* (2005), demonstraram que as diferenças entre as temperaturas máximas nas clareiras e na floresta podem atingir os

14 °C, verificando-se, ao mesmo tempo, um aumento da amplitude térmica. Para além das alterações micro climáticas, a abertura de clareiras pode provocar também mudanças nas condições do solo. De acordo com Finzi *et al.* (1998), as mudanças na distribuição e abundância de espécies arbóreas podem alterar os padrões espaciais e temporais de acidez e reciclagem de catiões no solo.

Assim sendo, as alterações micro climáticas e, eventualmente, pedológicas serão responsáveis pela morte das árvores de *Ilex*. Para além disso, uma vez que esta espécie regenera na floresta (espécie madura) a abertura de clareiras provoca a diminuição do recrutamento. Esta degeneração da população de *Ilex* não é, no entanto, imediata. Inicialmente (na fase degenerativa inicial) esta espécie parece beneficiar com o declínio da população de *Juniperus*, atingindo o máximo de biomassa, provavelmente devido à diminuição da competição e recrutamento de novos adultos. Para além disso, verifica-se um elevado número de imaturos nesta fase, que contribuirão para o aumento de adultos verificado na fase seguinte. Segundo Emborg *et al.* (2000), as clareiras de pequena dimensão podem fornecer uma vantagem a espécies tolerantes à sombra, na regeneração, face a espécies pioneiras. *Ilex*, apesar de ser tolerante à sombra, pode germinar em números elevados nas zonas de transição das clareiras (como

vimos no capítulo anterior). Este facto, juntamente com a pequena dimensão das aberturas no copado e a existência de abundantes zonas de transição e sombra, na fase degenerativa inicial, poderá ser responsável pelo aumento de adultos na fase seguinte.

No entanto, o elevado número de imaturos e adultos das fases degenerativas é acompanhado pela diminuição gradual da biomassa de *Ilex*, até à fase de clareira. Por outro lado, verificamos também que ao aumento das condições de clareira corresponde uma diminuição gradual de imaturos. Estes factos indiciam o declínio da população de *Ilex* depois da fase degenerativa inicial. A população desta espécie apenas recupera quando *Juniperus* atinge novamente uma estatura arbórea (na fase construtiva). Esta recuperação é marcada pelo novo aumento de biomassa e da regeneração. O decréscimo de adultos da fase construtiva para a fase madura (apesar do número elevado de imaturos na fase construtiva) poder-se-á dever ao elevado porte das árvores, tal como acontece com *Juniperus*, que resulta no aumento da competição e eliminação de alguns indivíduos e até em alguma limitação da regeneração. Num estado mais inicial da fase madura é de esperar um aumento de adultos, até que a competição comece a fazer efeito. No entanto, uma vez que o inventário realizado (Caveiro 1) corresponde ao final desta fase, não é possível confirmar esta hipótese.

Ao contrário do que acontece em outras florestas (exs. Emborg *et al.* 2000; Grassi *et al.* 2003; Watt 1947) a fase de clareira, nas florestas de *Juniperus-Ilex*, é composta não apenas por imaturos, mas também por pequenos adultos das duas espécies arbóreas dominantes. Como vimos, a regeneração da espécie arbórea dominante não se limita à fase de clareira. A fase de regeneração de *Juniperus* inicia-se logo no final fase madura, prolonga-se pelas fases degenerativas até à fase de clareira. De facto, os pequenos adultos presentes na fase degenerativa inicial terão origem nos primeiros imaturos que se instalaram em pequenas clareiras abertas na fase anterior, devido à presença de adultos a morrer. Este tipo de regeneração avançada foi igualmente observado por Bobiec *et al.* (2000), Emborg (1998) e Grassi *et al.* (2003). O contínuo aumento de adultos de pequena dimensão nas fases degenerativa final e clareira tem origem em novos indivíduos presentes nas fases que as antecedem.

O ciclo florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex* é em grande parte controlado pela dinâmica cíclica

das populações de *Juniperus*, da qual está dependente a população de *Ilex*. O ciclo florestal é assim composto por dois processos cíclicos não simultâneos, mas antes sequenciais, e distintos na sua génese. Nas populações de *Juniperus* a dinâmica cíclica de clareira tem origem na senescência e morte de indivíduos da mesma *cohort*, que despoletam a regeneração. A dinâmica cíclica das populações de *Ilex*, que regeneram no interior da floresta, é imposta pela morte das *cohorts* de *Juniperus*. As populações de *Juniperus* controlam o processo, ao passo que *Ilex* reage às mudanças das condições do meio, de forma a se manter na comunidade.

Para além do desfaseamento dos processos cíclicos das duas espécies, a degeneração dos indivíduos velhos, apesar de ocorrer ao mesmo tempo na população, não é absolutamente sincronizada entre os vários indivíduos, resultando no recrutamento algo assíncrono de novos *Juniperus*. Estes dois factores tornam difícil a identificação das séries de melhoramento («*Upgrade series*») e declínio («*Downgrade series*») (*sensu* Watt 1947). Para *Juniperus*, a série de melhoramento (aumento da biomassa) começa na fase degenerativa final e termina na fase madura, ao passo que o mesmo processo decorre, para *Ilex*, entre as fases construtiva e degenerativa inicial. Considerando as duas espécies dominantes, verificamos que a fase de declínio não é marcada pela diminuição gradual da biomassa, mas antes por uma diminuição em dois passos: o primeiro da fase construtiva para a fase madura e o segundo da fase degenerativa inicial para a fase degenerativa final. Entre os dois passos da série de declínio regista-se mesmo um ligeiro aumento da biomassa total, como resultado do máximo de biomassa de *Ilex*. Por outro lado, a série de melhoramento verifica-se da fase de clareira para a construtiva.

Nas florestas caducifólias da Dinamarca, o Freixo é a primeira espécie a instalar-se nas clareiras, seguido da Faia, na fase de inovação (Emborg *et al.* 2000). A fase de construção é dominada por Freixo, que elimina as espécies herbáceas e arbustivas que surgiram aquando da abertura das clareiras. No início da fase madura a comunidade consiste numa floresta dominada por freixo, que no entanto é gradualmente substituído por Faia, que acaba por se tornar dominante. Este processo denomina-se micro-sucessão climática (Forcier 1975). No nosso caso, não existe uma verdadeira micro-sucessão climática, uma vez que a fase madura não é marcada pela substituição de *Juniperus*

por *Ilex*, mas antes pela dominância de *Juniperus*. *Ilex* substitui *Juniperus*, como espécie dominante no copado, apenas na fase degenerativa inicial, numa altura em que a vegetação possui já um estrato arbóreo em declínio.

O ciclo florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex* corresponde a uma dinâmica cíclica de clareira com origem na senescência e morte de indivíduos da mesma *cohort* da espécie arbórea dominante, de certa forma semelhante ao que acontece com outras florestas dominadas por uma ou poucas espécies arbóreas (Lawesson 1988; Mueller-Dombois 1999; Rebertus & Veblen 1993). Como resultado desta dinâmica o chamado «clímax» não consiste de uma comunidade arbórea exclusivamente dominada por espécies primárias ou maduras, mas antes de um mosaico composto pelas fases do ciclo florestal. A floresta de *Juniperus-Ilex* possui assim um «clímax» com uma composição estrutural e florística heterogéneas e áreas em diferentes fases do ciclo florestal, tal como acontece, por exemplo, com várias florestas do continente Europeu (Bobiec *et al.* 2000; Emborg 1998; Emborg *et al.* 2000; Grassi *et al.* 2003; Koop & Hilgen 1987; Rademacher *et al.* 2004).

No entanto, a particularidade do ciclo florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex* ser composto por dois processos cíclicos não simultâneos, mas antes sequenciais, e distintos na sua génese, distingue-o dos exemplos citados. De facto, apenas as populações de *Juniperus* estão dependentes de uma dinâmica cíclica de clareira para regenerarem, ao passo que o benefício que *Ilex* retira deste processo é discutível. Se é um facto que a população entra em declínio, após a senescência de *Juniperus*, também é verdade que desta forma ocorre uma renovação genética muito mais rápida, do que aconteceria se ocorresse a normal renovação no interior da floresta, devido às restrições competitivas impostas pela presença de indivíduos mais velhos.

Para que se possa compreender totalmente o ciclo florestal nesta comunidade é necessário dar continuidade a este trabalho, com o objectivo de descrever com mais detalhe o processo, principalmente nas fases construtiva e madura, determinar a duração de cada fase do ciclo e a dimensão de cada área do mosaico de fases constituintes do ciclo florestal. A existência de lacunas na amostragem das fases construtiva e madura pode ser reveladora da carência de áreas em determinadas fases do ciclo (por exemplo, a fase madura), tal como

acontece nas florestas temperadas da Dinamarca (Christensen & Emborg 1996), devido à intensa intervenção humana de recolha de madeira, que esta área sofreu no passado. Tal pode ser comprovado com a determinação da duração de cada fase e da cartografia do mosaico florestal, para além do alargamento da amostragem para que se possa conhecer mais detalhadamente o processo.

Conclusões

A diversidade estrutural e florística observada nas florestas de *Juniperus-Ilex* correspondem a um mosaico composto por diferentes fases do ciclo florestal.

O ciclo florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex* diz respeito a uma dinâmica cíclica de clareira (ou dinâmica de mosaico) com origem na senescência e morte de indivíduos da mesma *cohort* de *Juniperus*. Neste ciclo foram identificadas cinco fases (Figura 5.9), que podem ser agrupadas numa série de melhoramento (correspondente às duas primeiras fases) e numa série de declínio, descontínua, que decorre entre a fase madura e degenerativa final:

1) Fase de clareira: é caracterizada pela presença de um mato aberto de *Juniperus*, com áreas dominadas por aquela espécie e áreas dominadas por herbáceas e gramíneas, com elevada riqueza específica. Neste mato destacam-se os inúmeros troncos de *Juniperus* mortos de pé. A altura média das populações das duas espécies dominantes atinge o valor mais baixo;

2) Fase construtiva: definida por um bosque, de altura reduzida, composto por um estrato arbóreo muito denso de *Juniperus* e um estrato arbustivo esparso de *Ilex*. A altura média da população de *Juniperus* é superior a metade da altura média da floresta madura e os vestígios da *cohort* anterior são raros ou ausentes;

3) Fase madura: a comunidade corresponde a uma floresta de elevado porte, com um estrato arbóreo de *Juniperus* e *Ilex*. Nos estados mais tardios desta fase, aparecem os primeiros sinais de senescência entre a população de *Juniperus*, que podem originar pequenas aberturas no copado e iniciar a regeneração daquela espécie;

4) Fase degenerativa inicial: definida por uma floresta aberta dominada por *Ilex*. Esta floresta apresenta um estrato arbóreo esparso dominado por

Ilex (onde se destacam os indivíduos de *Juniperus* mortos e a morrer) e um estrato arbustivo, dominado igualmente por aquela espécie. A altura média das espécies arbóreas é cerca de metade da altura média da floresta madura;

5) Fase degenerativa final: caracterizada pela existência de um mato arborescente, com um estrato arbóreo muito esparsos de *Ilex*, juntamente com *Juniperus* mortos, e um estrato arbustivo de *Ilex* e *Juniperus*. A altura média das espécies arbóreas é inferior a metade da altura média da floresta madura.

Nestas florestas não existe uma micro-sucessão climácica, uma vez que a fase madura não é marcada pela substituição de *Juniperus* por *Ilex*. Essa substituição ocorre apenas na fase degenerativa inicial, mas numa altura em que a vegetação possui já um estrato arbóreo em declínio.

O ciclo florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex* é em grande parte controlado pela dinâmica cíclica das populações *Juniperus*, da qual está dependente a população de *Ilex*. O ciclo florestal é assim composto por dois processos cíclicos não simultâneos, mas antes sequenciais, e distintos na sua génese. Nas populações de *Juniperus* a dinâmica de mosaico tem origem na senescência e morte das *cohorts*, que despoletam a regeneração. A dinâmica das populações de *Ilex*, que regeneram no interior da floresta, é imposta pela morte das *cohorts* de *Juniperus*. As populações de *Juniperus* controlam o processo, ao passo que *Ilex* reage às mudanças das condições do meio, de forma a se manter na comunidade.

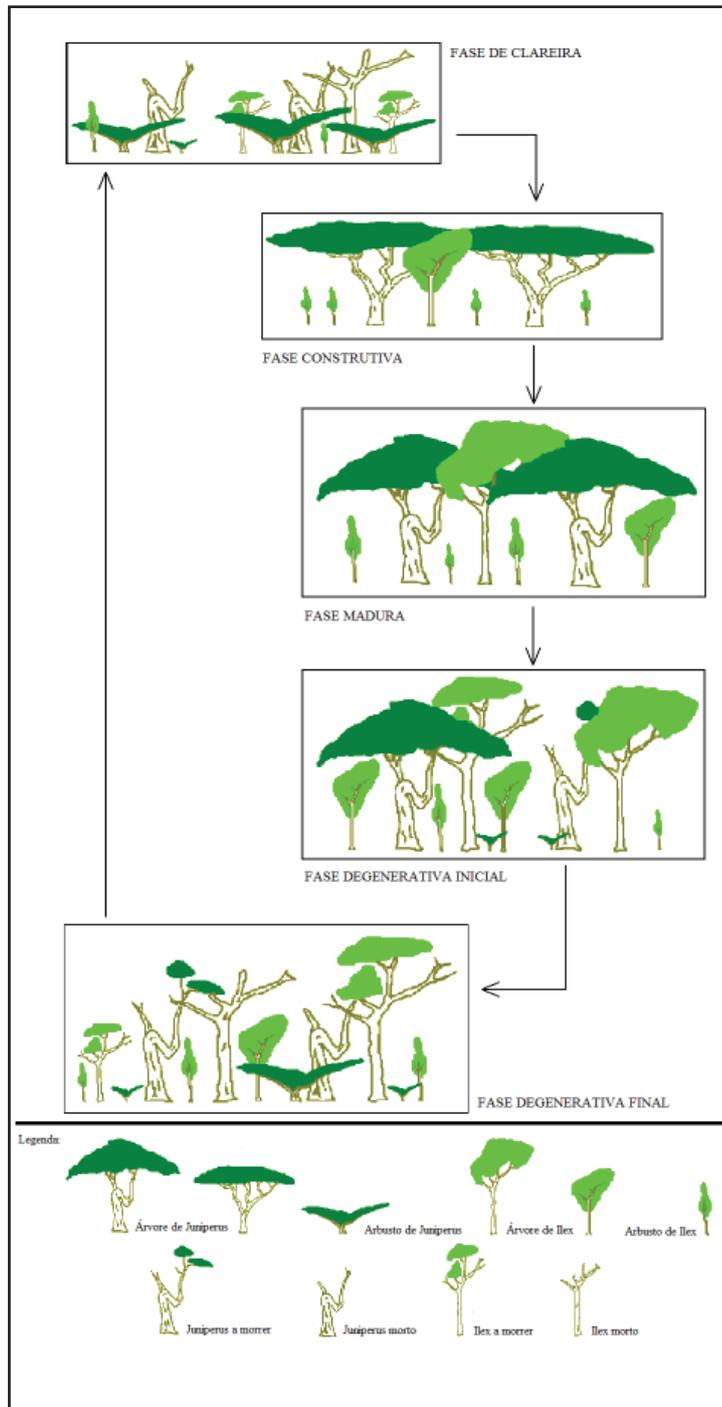


Figura 5.9. Esquema representativo do ciclo florestal nas florestas de *Juniperus-Ilex*.

Referências bibliográficas

Arévalo J. R. & Fernández-Palacios J. M. 2000. Spatial distribution and regeneration of *Laurus azorica* in a Laurel forest on Tenerife. *Proceedings IAVS Symposium*, pp: 87-89.

Arévalo J. R. & Fernández-Palacios J. M. 2003. Spatial

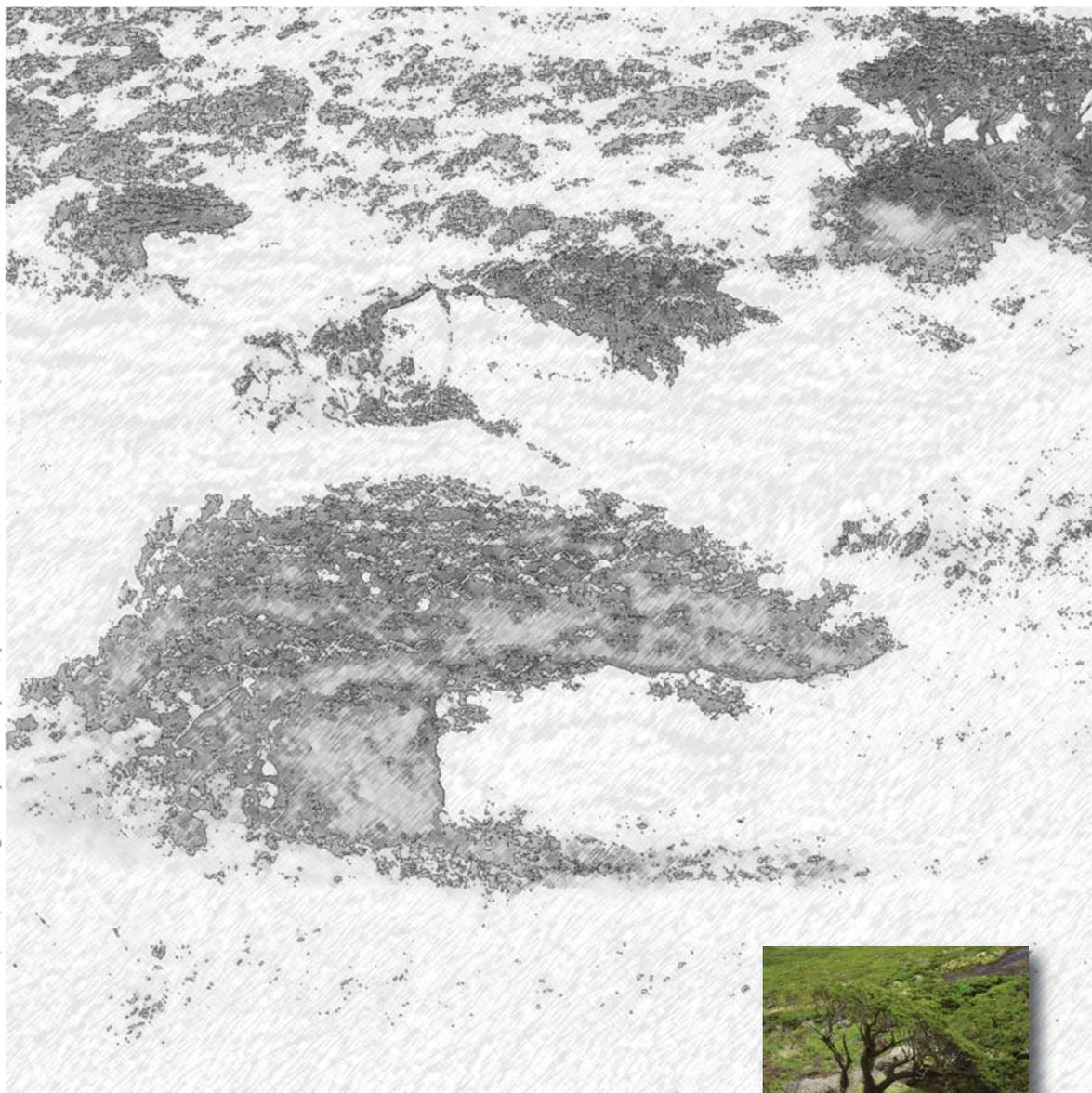
patterns of trees and juveniles in a Laurel forest of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology* 165: 1-10.

Azevedo E. B. 1996. *Modelação do clima insular à escala local – Modelo CIELO aplicado à ilha Terceira*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra

- do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Azevedo E. B., Pereira L. S. & Itier B. 1999. Modelling the local climate in island environments: water balance applications. *Agricultural Water Management* 40: 393-403.
- Barnes B. V., Zak D. R., Denton S. R. & Spurr S. H. 1998. *Forest ecology*, 4ª edição. John Wiley & Sons. New York. EUA.
- Bobiec A., Burgt H., Meijer K., Zuyderduyn C., Haga J. & Vlaanderen B. 2000. Rich deciduous forests in Bialowieza as a dynamic mosaic of developmental phases: premises for nature conservation and restoration management. *Forest Ecology and Management* 130: 159-175.
- Christensen M. & Emborg J. 1996. Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 85: 47-51.
- Dias E. 1996. *Vegetação natural dos Açores. Ecologia e sintaxonomia das florestas naturais*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Dias E., Elias R. B. & Nunes V. 2004. Vegetation mapping and nature conservation: a case study in Terceira Island (Azores). *Biodiversity and Conservation* 13: 1519-1539.
- Elias R. B. 2001. *Sucessão primária em domas traquíticas*. Dissertação de Mestrado em Ecologia Insular e Evolução. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Elias R. B. & Dias E. 2004. Primary succession on lava domes on Terceira (Azores). *Journal of Vegetation Science* 15: 331-338.
- Emborg J. 1998. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 106: 83-95.
- Emborg J., Christensen M. & Heilmann-Clausen J. 2000. The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 126: 173-189.
- Finzi A. C., Canham C. D. & Breemen N. V. 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecological Applications* 8(2): 447-454.
- Fonseca R. C. B. & Rodrigues R. R. 2000. Análise estrutural e aspectos do mosaico sucessional de uma floresta semidecídua em Botucatu, SP. *Scientia Florestalis* 57: 27-43.
- Fonseca R. C. B. & Fonseca I. C. B. 2004. Utilização de métodos estatísticos multivariados na caracterização do mosaico sucessional em floresta semidecidual. *R. Árvore, Viçosa-MG* 28: 351-359.
- Forcier L. K. 1975. Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Science* 189: 808-810.
- França Z., Cruz J. V., Nunes J. C. & Forjaz V. H. 2003. Geologia dos Açores: uma perspectiva actual. *Açoreana* 10 (1): 11-140.
- Grassi G., Minotta G., Giannini R. & Bagnaresi U. 2003. The structural dynamics of managed uneven-aged conifer stands in the Italian eastern Alps. *Forest Ecology and Management* 185: 225-237.
- Henderson P. A. & Seaby R. M. H. 1999. *Community analysis package (version 1.41)*. Pisces Conservation. Lymington, Reino Unido.
- Koop H. & Hilgen P. 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleu (France). *Forest Ecology and Management* 20: 135-150.
- Larcher W. 1980. *Physiological plant ecology*, 2ª edição. Springer-Verlag. New York.
- Lawesson J. E. 1988. Stand-level dieback and regeneration of forests in the Galápagos Islands. *Vegetatio* 77: 87-93.
- Liu Q., Li X., Ma Z. & Takeuchi N. 2005. Monitoring forest dynamics using satellite imagery – a case study in the natural reserve of Changbai Mountain in China. *Forest Ecology and Management* 210: 25-37.
- Mueller-Dombois D. 1986. Perspectives for an etiology of stand-level dieback. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 221-243.
- Mueller-Dombois D. 1987. Forest dynamics in Hawaii. *Tree* 2(7): 216-219.
- Mueller-Dombois D. 1999. Biodiversity and environmental gradients across the tropical Pacific Islands: a new strategy for research and conservation. *Naturwissenschaften* 86: 253-261.
- Mueller-Dombois D. & Ellenberg H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, Londres.
- Rademacher C., Neuert C., Grundmann V., Wissel C.

- & Grimm V. 2004. Reconstructing spatiotemporal dynamics of central European natural beech forests: the rule-based forest model BEFORE. *Forest Ecology and Management* 194: 349-368.
- Rebertus A. J. & Veblen T. T. 1993. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 4: 641-654.
- Rivas-Martínez S., Díaz T., Fernández-González F., Izco J., Loidi J., Lousã M. & Penas A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001. Part II. *Itinera Geobotanica* 15(2): 433-922.
- ter Braak C. J. F. & Šmilauer P. 1998. *CANOCO Reference manual and user's guide to Canoco for Windows. Software for canonical community ordination (version 4.0)*. Microcomputer Power. Ithaca, New York. EUA.
- van der Maarel 1988. Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio* 77: 7-19.
- Veblen T. T. 1992. Regeneration dynamics. In: Glenn-Lewin D. C., Peet R. K. & Veblen T. T. (eds.), *Plant succession: theory and prediction*, pp. 152-187. Chapman & Hall. Londres. Reino Unido.
- Watt A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22.
- Zang R, Tao J. & Li C. 2005. Within community patch dynamics in a tropical montane rain forest of Hainan Island, South China. *Acta Oecologica* 28: 39-48.
- Zar J. 1996. *Biostatistical analysis*, 3ª edição. Prentice Hall. New Jersey. EUA.

Núcleos isolados (ilhas) do antigo bosque de *Juniperus*, por deslizamentos recentes. Ilustração - ED; foto - RE.



CAPÍTULO 6

Impacte de deslizamentos de terra nos bosques de *Juniperus-Sphagnum*



Impacte de deslizamentos

Impacte de deslizamentos de terra nos bosques de *Juniperus-Sphagnum*

Introdução

Eventos catastróficos como o vulcanismo, abalos sísmicos e deslizamentos de terra podem criar novos habitats e influenciar marcadamente a ocorrência e distribuição das espécies (Barnes *et al.* 1998). Estes fenómenos providenciam novos substratos para o desenvolvimento das comunidades e modificam acentuadamente a paisagem (ex. del Moral & Wood 1993; Elias & Dias 2004; Kitayama *et al.* 1995; Lin *et al.* 2005; Scatena & Lugo 1995). Os deslizamentos de terra estão normalmente associados a zonas de elevada pluviosidade ou actividade sísmica. São frequentes, por exemplo, no Sul do Equador (Ohl & Busmann 2004), no Chile (Veblen *et al.* 1980) ou na Nova Zelândia (Wells *et al.* 1998). Os impactes na vegetação são muitas vezes devastadores, uma vez que o coberto vegetal pode ser completamente eliminado. No en-

tanto, este tipo de distúrbio pode ser responsável pela manutenção de uma maior diversidade arbórea, devido ao papel que desempenha na regeneração de espécies arbóreas pioneiras (ex. Pollman & Veblen 2004). O interesse no seu estudo reside não apenas nos aspectos ecológicos relativos aos processos de restabelecimento da vegetação (ex. Dale & Adams 2003), mas também nos aspectos relativos à segurança das populações (ex. Ocakoglu *et al.* 2002).

Os deslizamentos de terra constituem distúrbios extremamente severos, que podem remover toda a biomassa vegetal e mesmo grandes quantidades de solo, transportando-os das vertentes montanhosas para os vales (Fuchu *et al.* 1999; Myster *et al.* 1997; Restrepo *et al.* 2003). Originam áreas (na paisagem) em forma de anfiteatro, com fronteiras bruscas ou



Foto 6.1. Ao lado dos deslizamentos recentes da vertente Oriental do Morro Alto (ilha das Flores) é possível observar um perfil da comunidade com, de baixo para cima, a camada de solo, o manto de *Sphagnum* e os indivíduos de *J. brevifolia*. São igualmente fáceis de observar as escorrências de água entre o solo e a rocha que, como consequência de elevada saturação de água, associada a declives acentuados, podem levar à falência superficial no contacto rocha-solo, originando um deslizamento de terra (RE).

graduais e gradientes bióticos e abióticos extremos. Podem ocorrer devido à falência superficial no contacto rocha-solo como consequência de elevada saturação de água no solo, associada a declives acentuados (Gabet & Dunne 2002; Shakoore & Smithmyer 2005) (Foto 6.1). Temporalmente, podem estar associados a furacões (ex. Scatena & Lugo 1995) ou abalos sísmicos (ex. Lin *et al.* 2004). Especialmente, ocorrem com mais frequência em zonas montanhosas de elevado declive e em cabeceiras de linhas de água (Myser *et al.* 1997). Os deslizamentos de terra influenciam grandemente os ecossistemas florestais de zonas montanhosas tropicais húmidas. As ilhas do Hawaii, por exemplo, são bem conhecidas pelos seus elevados níveis de erosão, que resultam principalmente deste tipo de fenómenos (Re-

strepo *et al.* 2003).

Os bosques de *Juniperus-Sphagnum* são uma comunidade endémica dos Açores cujo copado é dominado em exclusivo por *Juniperus brevifolia* (adiante designado de *Juniperus*). Apesar de se distribuírem por várias ilhas, estes bosques ocorrem em grandes áreas (e com elevada naturalidade) na Ilha das Flores, principalmente no Morro Alto, na zona Centro-Norte, entre os 750 e 900 m de altitude. Parte desta área corresponde a uma vertente montanhosa com declives que podem atingir os 40° (principalmente nas zonas mais elevadas, perto dos 900 m de altitude). Nesta vertente ocorrem frequentemente deslizamentos de terra, com áreas variáveis, mas que podem atingir grandes dimensões (Foto 6.2). A maioria dos deslizamentos tem início nas zonas mais altas e de maior declive, arrastando consigo todo o substrato pedológico (para além da vegetação), que é depositado nas áreas de menor declive (Foto 6.3). Os deslizamentos de maior dimensão iniciam-se no topo da vertente do Morro Alto (a cerca de 860 m de altitude) e a deposição do solo e vegetação arrastados ocorre a meio e na base da vertente da montanha (a 760 m de altitude) (de modo a simplificar os termos utilizados, o topo, meio e base da vertente montanhosa serão designados de topo, vertente e base do deslizamento, respectivamente). Desta forma, estes fenómenos despoletam sucessões primárias, nos topos dos deslizamentos, e sucessões secundárias, nas vertentes e bases.

Perante a ocorrência destes distúrbios naturais que periodicamente destroem áreas significativas dos bosques de *Juniperus-Sphagnum*, colocámos as seguintes questões:

- 1) Quais as características da sucessão primária despoletada por deslizamentos de terra em bosques de *Juniperus-Sphagnum*?
- 2) Existem diferenças entre a sucessão primária que decorre nos topos e a sucessão secundária que ocorre nas vertentes e bases dos deslizamentos?
- 3) Existem diferenças no restabelecimento da vegetação nas várias zonas de um mesmo deslizamento?
- 4) Que impacte têm estes distúrbios na comunidade?

Métodos

Área de estudo

Localizada na zona Centro-Norte da ilha das Flores (39°27' N; 31°13' W) a área de estudo situa-se na zona setentrional do *Plateau* Central, nomeadamente no cone vulcânico do Morro Alto, a uma altitude que varia entre os 750 e 915 m, fazendo parte do Sítio de Interesse Comunitário da Zona Central e Morro Alto. De acordo com valores obtidos a partir do Modelo CIELO

(Azevedo 1996; Azevedo *et al.* 1999), a temperatura média anual (a 914 m de altitude) ronda os 11°C, com a média das temperaturas mínimas e máximas a atingir os 8 e 14°C, respectivamente. A pluviosidade total é de cerca de 5632 mm/ano e a humidade relativa média anual ronda os 100%. A velocidade média anual do vento é de 47,5 km/hora.

A área de estudo pode ser dividida em duas zonas: a zona Oriental que corresponde à base da vertente do cone vulcânico (zona plana), perto dos 750 m de altitude, e a zona Ocidental, entre os 760 e 915 m de altitude, que corresponde à vertente do vulcão e apresenta um aumento do declive, principalmente a partir dos 800 m de altitude. No que respeita ao coberto vegetal, o Morro Alto é ocupado por uma área considerável de bosques de *Juniperus-Sphagnum*. Estes bosques possuem um estrato arbóreo de *Juniperus brevifolia*, um estrato arbustivo dominado por *Vaccinium cylindraceum* e um estrato muscicular de *Sphagnum* spp., que cobre totalmente o solo e pode atingir 1 m de profundidade. Na estrutura vertical identificam-se ainda um estrato herbáceo alto esparso de *Culcita macrocarpa*, um estrato herbáceo baixo dominado por *Luzula purpureo-splendens* e um estrato epífita dominado por *Hymenophyllum tunbrigense*. Em muitas zonas existe uma cobertura importante da trepadora endémica *Rubus hochstetterorum*.



Foto 6.2. Bosque de *Juniperus-Sphagnum*, onde se destacam vários deslizamentos de terra (Morro Alto, ilha das Flores) (RE).

Recolha de dados

Até a um passado recente os registos fotográficos das ilhas dos Açores eram escassos, principalmente no que respeita a fotografia aérea. As únicas fotografias aéreas disponíveis, com qualidade aceitável, para uma análise mais detalhada do coberto vegetal datam de 1989. Por outro lado, a área de estudo é relativamente isolada, não facilitando a recolha de informação, nomeadamente junto dos poucos agricultores que possuem pastagens próximas. Esta situação dificulta a determinação detalhada das datas de ocorrência dos deslizamentos de terra do Morro Alto. Dias (com. pessoal) testemunhou e registou fotograficamente a ocorrência de inúmeros deslizamentos em 1994, depois de chuvas torrenciais terem atingido a área de estudo.

De facto, na fotografia aérea de 1988 não são visíveis quaisquer deslizamentos recentes, suportando a ideia de que, após um período de alguma estabilidade, a ocorrência de forte precipitação concentrada em algumas horas, despoletou vários deslizamentos em simultâneo. Este é também o cenário proposto por outros autores como uma das causas para este tipo de distúrbios (ex. Ocakoglu *et al.* 2002). A análise comparativa de fotografias tiradas em 1988, 1994, 1999, 2003 e 2004 revela que após os deslizamentos ocorridos em 1994 o fenómeno só se repetiu em 2003 e em dois locais próximos de deslizamentos ocorridos em 1994.

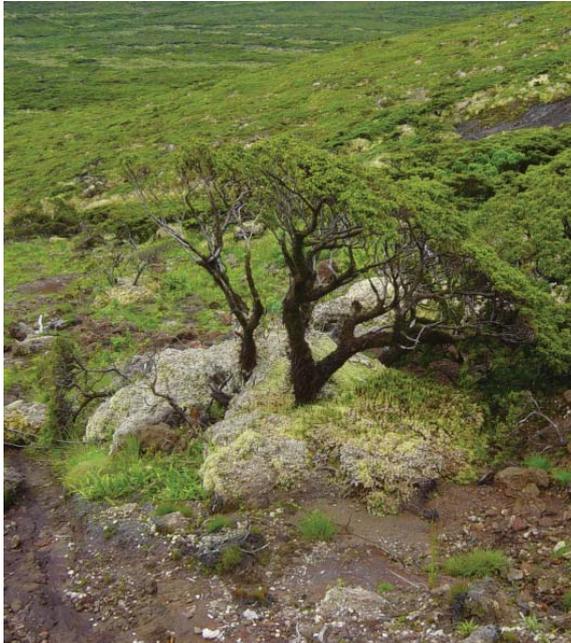


Foto 6.3. Indivíduo de *J. brevifolia*, ainda vivo, arrastado por um deslizamento no Morro Alto (ilha das Flores) (RE).

Como vimos, os deslizamentos de terra despoletam dois processos successionais distintos: sucessões primárias nos topos e sucessões secundárias nas vertentes e bases. Para analisar a sucessão primária podemos recorrer ao método da cronosequência ou da substituição do tempo pelo espaço (Elias & Dias 2004; Foster & Tilman 2000; Glenn-Lewin & van der Maarel 1992; Miles 1979; Ohl & Bussmann 2004). Este método baseia-se na análise comparativa de áreas com substrato, clima e microclima idênticos mas com idades diferentes.

Apesar de não ser possível determinar a idade absoluta da maior parte dos deslizamentos, a espessura do solo fornece uma indicação da idade relativa, uma vez que no topo dos deslizamentos o substrato geológico fica exposto, iniciando-se uma sucessão primária onde o solo aumenta de espessura ao longo do tempo. Smale *et al.* (1997), por exemplo, determinaram, em sucessões primárias iniciadas por deslizamentos de terra da região de Tairawhiti (Nova Zelândia), que a profundidade do solo aumenta logaritmicamente com a idade. Desta forma, para além da ausência de solo, definimos ainda 3 classes de espessura de solo: 0-25 cm, 25- 50 cm e 50-75 cm. De seguida, foram colocados seis inventários de 100 m² (10x10 m) no topo de diferentes deslizamentos, que possuíam declives e altitudes semelhantes (30-40 ° de declive e 850-880 m de altitude), de forma a minimizar a influência do

declive no processo successional e evitar diferenças micro climáticas (Figura 6.1). Os inventários foram identificados com as letras MA (Morro Alto) seguidas de um número distintivo. Os deslizamentos seleccionados apresentavam diferentes espessuras de solo: 0 cm (MA 1 e MA 7- deslizamentos com 10 anos); 0-25 cm (MA 5); 25-50 cm (MA 6 e MA 8); 50-75 cm (MA 4).

Por outro lado, se quisermos avaliar as diferenças entre os dois processos (sucessão primária e secundária) podemos recorrer à comparação da vegetação colonizadora da vertente e base de um deslizamento recente (que constitui o início do processo successional secundário) e da vegetação madura da vertente e base de numa zona correspondente a um deslizamento antigo, com o processo successional primário analisado nos topos de vários deslizamentos. Desta forma, e para avaliar as diferenças entre os dois processos successionais, realizámos mais quatro inventários: na vertente e base de um dos deslizamentos recentes (MA 2 e 3) e na vertente e base de um deslizamento antigo, ocupada por um bosque de *Juniperus-Sphagnum* (MA 9 e 10). Esta comparação permite ainda perceber se existem diferenças, num mesmo deslizamento, no restabelecimento da vegetação após a ocorrência do distúrbio.

Em cada inventário registámos o número de plântulas, juvenis e adultos, a altura e largura da copa e a altura máxima dos indivíduos adultos de *Juniperus*. Definimos como plântulas todos os indivíduos que possuíam cotilédones verdes; como juvenis todos os indivíduos sem cotilédones, ou que apresentavam cotilédones secos, e com menos de 50 cm de altura, não apresentando estruturas reprodutivas; como adultos todos os indivíduos com mais de 50 cm de altura e/ou que apresentavam estruturas reprodutivas. Estas medidas foram estabelecidas de acordo com a nossa experiência de campo em trabalhos anteriores (Dias *et al.* 2004; Elias 2001; Elias & Dias 2004) e após análise de trabalhos semelhantes realizados nas ilhas Canárias (Arévalo & Fernández-Palacios 2000; Arévalo & Fernández-Palacios 2003). Em cada quadrado foi realizado um inventário fitossociológico com uma área de 25 m², seguindo a metodologia braunblanquiana (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), num canto do quadrado de 100 m², seleccionado aleatoriamente, com o objectivo de conhecer a composição florística de cada área de amostragem.

Análise dos dados

Foram analisados 6 parâmetros relativos a *Juniperus*: número de juvenis e adultos, altura máxima e média dos adultos, biovolume individual e total. O biovolume individual corresponde ao volume médio da copa dos indivíduos de uma espécie e o biovolume total diz respeito à soma dos volumes das copas de todos os indivíduos de uma espécie. A estrutura de tamanhos dos adultos de *Juniperus* nos vários inventários foi comparada através da análise de histogramas da distribuição de classes de largura da copa. Esta análise fornece-nos uma indicação da estrutura de idades da população, sendo importante para ajudar a determinar o posicionamento relativo dos inventários no processo successional.

Recorreu-se à análise classificativa hierárquica (análise de *cluster*) dos inventários fitossociológicos para identificar as várias fases da sucessão primária nos topos dos deslizamentos e determinar a posição dos inventários no processo successional. Optámos por uma classificação aglomerativa (ascendente), utilizando a distância euclidiana como coeficiente de similaridade e o *average linkage* como método para formação de grupos. Para esta análise, utilizou-se o programa CAP (Henderson & Seaby 1999). O processo foi repetido, mas utilizando uma matriz de variáveis relativas à estrutura e demografia das populações de *Juniperus versus* inventários. As variáveis utilizadas foram o número de adultos e juvenis, as alturas máxima e média dos indivíduos adultos e os biovolumes individual e total, igualmente dos indivíduos adultos.

A análise classificativa hierárquica foi utilizada novamente para comparar a sucessão primária (que decorre nos topos dos deslizamentos) e a sucessão

secundária (das vertentes e bases). Se os dois processos (primário e secundário) forem semelhantes, então os inventários realizados nas vertentes e bases dos deslizamentos não formarão grupos distintos e agrupar-se-ão com os inventários realizados na análise da sucessão primária, de acordo com as semelhanças florísticas e a sua posição no processo successional. Esta terceira análise classificativa hierárquica foi utilizada também para analisar os processos successionais que decorrem num mesmo deslizamento. Por último, foi efectuada uma quarta análise classificativa de todos os inventários, mas utilizando apenas as seis variáveis relativas a *Juniperus*. A significância das diferenças entre os valores de biovolume e altura individuais de *Juniperus* entre pares de inventários, foi testada através da aplicação do teste U de Mann-Whitney, que constitui uma alternativa não paramétrica ao teste *t* (Zar 1996). Para averiguar se o número de adultos e juvenis e o biovolume total de *Juniperus* apresentavam valores semelhantes nos vários inventários ou grupo de inventários (determinados de acordo com a análise classificativa), ou se, pelo contrário, existiam ocorrências significativamente maiores ou menores

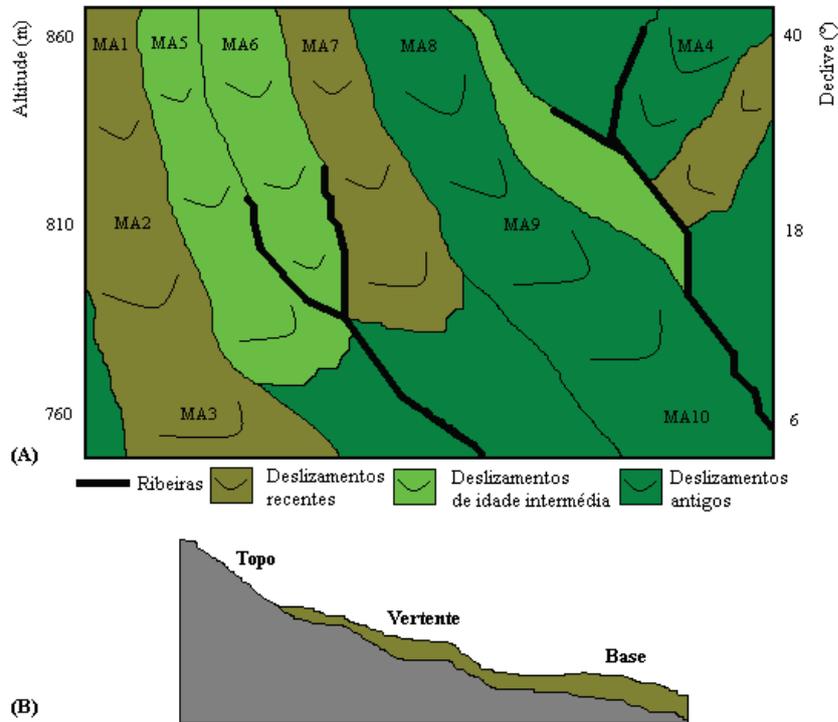


Figura 6.1. Esquema representativo da forma como foram colocados os inventários (MA 1 a MA 10) na área de estudo (A) e perfil de um deslizamento, onde se pode observar as três zonas geomorfológicas identificadas (topo, vertente e base) (B).

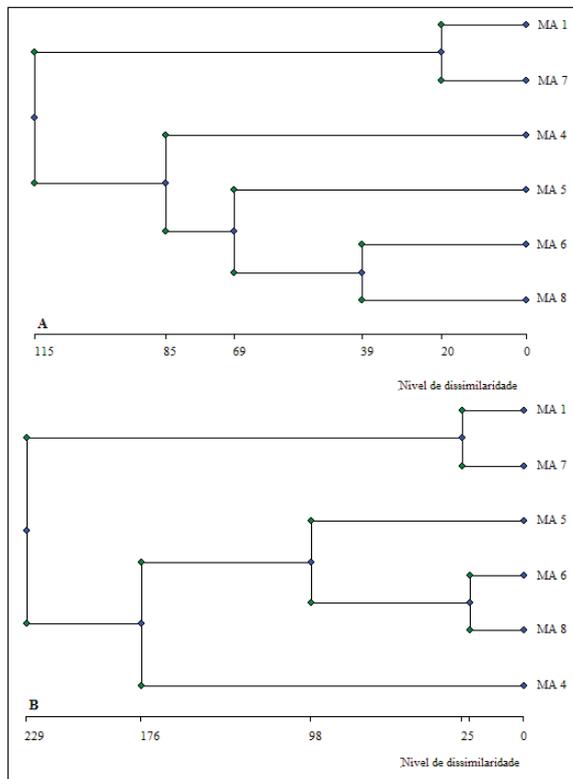


Figura 6.2. Análises classificativas hierárquicas dos inventários (MA 1 a 8) realizados no topo de uma cronosequência de deslizamentos, a partir de uma matriz de 30 espécies e 6 inventários (A) e a partir de uma matriz de 6 variáveis relativas à estrutura e demografia das populações de *Juniperus* e 6 inventários (B).

em determinados inventário/grupos de inventários, utilizámos o teste do Qui-quadrado (χ^2).

Resultados

Sucessão primária

As análises classificativas hierárquicas dos inventários realizados no topo de uma cronosequência de deslizamentos, tendo em conta os dados florísticos (Figura 6.2A) e os dados da estrutura e demografia das

populações de *Juniperus* (Figura 6.2B), demonstram a formação de dois grupos de inventários: um grupo composto por MA 1 e 7 (realizados no topo de deslizamentos recentes) e um outro grupo formado por MA 6 e MA 8. Em ambas as análises os inventários MA 4 e MA 5 apresentam-se isolados. Estes resultados são suportados pelo facto de o biovolume individual e a altura média de *Juniperus* serem significativamente diferentes entre os quatro inventários/grupos de inventários individualizados pela análise classificativa (Tabela 6.1), registando-se, do grupo MA 1, 7 para o inventário MA 4, um aumento dos valores daqueles dois parâmetros. Isto significa que se regista um aumento gradual da dimensão dos indivíduos, em biomassa e altura, confirmado a situação pioneira de MA 1, 7 e madura do MA 4. A mesma tendência regista o biovolume total, que é significativamente mais elevado em MA 4 (Qui-quadrado; $P < 0,05$). Por outro lado, MA 1 e 7 apresentam um número significativamente maior de juvenis, mas os adultos ocorrem preferencialmente nos restantes inventários (Qui-quadrado; $P < 0,05$) (Tabela 6.1).

As diferenças entre as quatro situações individualizadas são também evidentes na análise da estrutura de tamanhos dos adultos de *Juniperus* (Figura 6.3). Em MA 1, 7 os poucos adultos existentes são todos de pequena dimensão. Em MA 5 a distribuição de tamanhos apresenta uma forma próxima do J-invertido, indicando a presença de muitos pequenos adultos, mas também de alguns indivíduos com maiores dimensões. Nos casos seguintes, a distribuição assume um carácter unimodal, mais típico de espécies pioneiras como *Juniperus* (ver Capítulo 4). No entanto, em MA 6, 8, encontramos ainda alguns adultos pequenos, apesar de a maioria ser de média dimensão. A maturidade de MA 4 é expressa numa distribuição igualmente unimodal, mas onde não encontramos indivíduos de pequena dimensão, o que evidencia a ausência de recrutamento de novos adultos.

Tabela 6.1. Biovolume individual e total, altura média, número de juvenis e adultos de *Juniperus*, nos inventários realizados no topo de deslizamentos com diferentes idades (MA 1 a 8), agrupados de acordo com a análise classificativa hierárquica. Valores na mesma linha seguidos da mesma letra não são significativamente diferentes (*Mann-Whitney*; $P > 0,05$;) (biovolume individual e altura média).

	MA 1, 7	MA 5	MA 6, 8	MA 4
Biovolume individual (m^3 /indivíduo)	0,03 ^a	1,36 ^b	4,20 ^c	10,97 ^d
Altura média (cm)	34 ^a	77 ^b	136 ^c	237 ^d
Biovolume total ($m^3/100 m^2$)	0,08	20,40	74,60	153,52
Número de juvenis	28	0	4	3
Número de adultos	3	15	18	14

Sucessão primária vs sucessão secundária

As análises classificativas hierárquicas de todos os inventários realizados (na sucessão primária dos topos dos deslizamentos e nas sucessões secundárias das vertentes e bases), tendo em conta os dados florísticos (Figura 6.4A) e os dados da estrutura e demografia das populações de *Juniperus* (Figura 6.4B), demonstram a formação de dois grupos de inventários, comuns a ambas as análises: um grupo composto por MA 6, 8 e 9; e um outro grupo formado por MA 4 e 10. No entanto, se na análise realizada com os dados florísticos, MA 2 está mais próximo de MA 5

e separado de MA 3, na análise efectuada com os dados apenas de *Juniperus*, existe, pelo contrário,

um grupo bem separado dos restantes, formado pelos inventários MA 1, 2, 3 e 7, estando MA 5 isolado.

Na Tabela 6.2 encontram-se os dados relativos à estrutura e demografia de *Juniperus*, nos inventários realizados no topo, vertente e base de dois deslizamentos (recente e antigo). A análise desta tabela permite comparar os parâmetros relativos a esta espécie (1) em diferentes zonas de um mesmo deslizamento, e (2), em conjunto com a Tabela 6.1, avaliar as diferenças entre os inventários realizados em sucessões secundárias (MA 2, 3, 9 e 10) e os inventários realizados na sucessão primária dos topos dos mesmos e diferentes deslizamentos (MA 1, 4, 5, 6, 7 e 8). Relativamente à Tabela 6.2, o biovolume individual e altura média de *Juniperus* são significativamente menores no deslizamento recente. No deslizamento antigo o biovolume individual e a altura média de *Juniperus* são significativamente superiores no MA 10, situado na base. O biovolume total de *Juniperus* é significativamente superior no MA 3 (Qui-quadrado; $P < 0,05$) no entanto, no deslizamento

antigo o biovolume total não apresenta diferenças significativas entre as três zonas inventariadas (Qui-quadrado; $P > 0,05$). No deslizamento mais recente, os juvenis e adultos ocorrem em número significativamente maior na base (MA 3). O mesmo não acontece no deslizamento antigo, onde o número de adultos não apresenta diferenças significativas entre os inventários realizados.

As diferenças entre deslizamentos são também evidentes na análise de estrutura de tamanhos dos adultos de *Juniperus* (Figura 6.5). No deslizamento recente ocorrem apenas adultos de pequena dimensão, existindo no entanto um claro aumento dos indivíduos do topo para a base e o aparecimento de adultos na segunda classe de largura de copa, na base. No que respeita ao deslizamento antigo, em todos os casos surgem indivíduos de grandes dimensões, notando-se, no entanto, um aumento dos adultos de maiores dimensões, desaparecendo inclusive, no MA 10, os indivíduos mais pequenos. Os resultados da análise

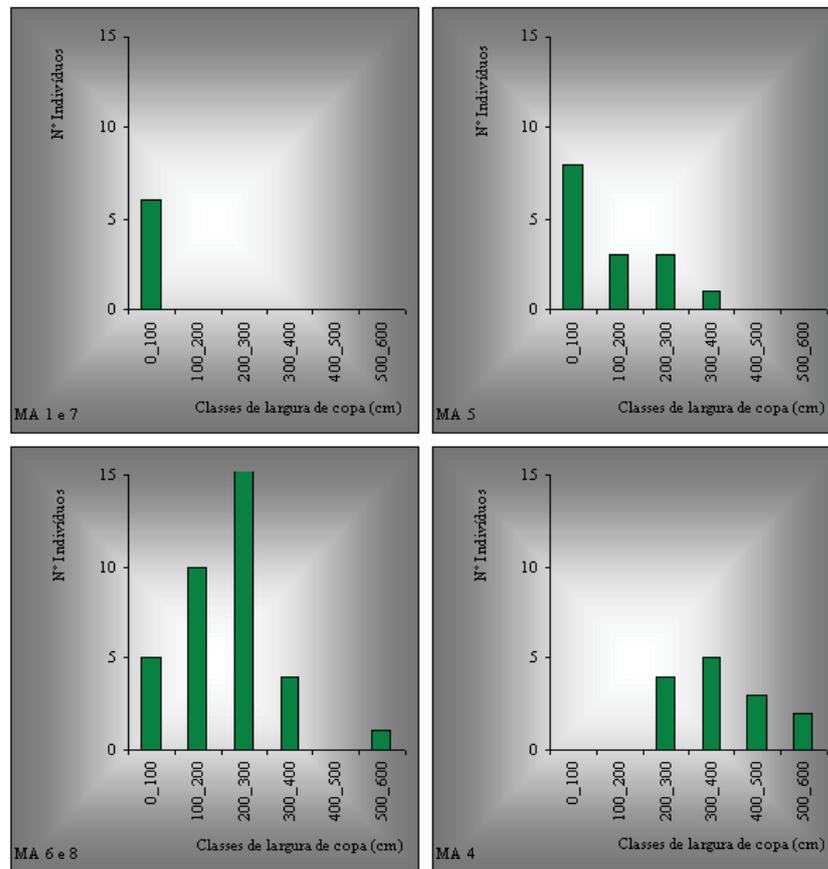


Figura 6.3. Distribuição de classes de largura de copa dos adultos de *Juniperus*, nos inventários realizados no topo de uma cronosequência de deslizamentos (MA 1 a 8), agrupados de acordo com a análise classificativa hierárquica.

Tabela 6.3. Dados florísticos dos inventários (MA 1 a 10) realizados em sucessões primárias e secundárias (*).

Nota: Os agrupamentos de inventários resultam da análise das Figuras 6.2 a 6.5 e das Tabelas 6.1 e 6.2.

	MA 1	MA 7	MA 2*	MA 3*	MA 5	MA 6	MA 8	MA 9*	MA 4	MA 10*
Espécies	Cobertura (%)									
<i>Juniperus brevifolia</i>	5	8	10	20	45	60	80	90	100	95
<i>Vaccinium cylindraceum</i>	1	0	0	1	5	5	1	10	25	15
<i>Myrsine retusa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5
<i>Erica azorica</i>	0	0	3	25	0	0	0	0	0	0
<i>Culcita macrocarpa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10	15
<i>Dryopteris aemula</i>	1	0	1	1	5	25	10	30	3	0
<i>Blechnum spicant</i>	3	5	20	15	75	35	25	30	5	0
<i>Sphagnum</i> spp.	10	25	80	75	75	85	85	95	100	100
<i>Festuca francoi</i>	20	15	50	1	40	15	8	1	0	0
<i>Luzula purpureo-splendens</i>	1	8	1	30	20	35	50	50	40	50
<i>Deschampsia foliosa</i>	8	15	20	20	3	8	1	0	0	0
<i>Agrostis</i> sp.	0	5	0	40	0	5	0	0	0	0
<i>Holcus rigidus</i>	0	0	1	3	1	5	3	0	0	0
<i>Holcus lanatus</i>	0	0	1	3	1	5	0	0	0	0
<i>Polytrichum</i> spp.	5	3	10	5	15	10	5	0	15	10
<i>Potentilla anglica</i>	1	1	8	8	10	15	1	1	0	0
<i>Lysimachia azorica</i>	1	1	1	4	5	7	1	10	0	0
<i>Hymenophyllum tunbrigense</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	35	30
<i>Elaphoglossum semicylindricum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10	8
<i>Rubus hochstetterorum</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	20	0
<i>Eleocharis multicaulis</i>	0	0	5	3	8	0	1	0	0	0
<i>Juncus effusus</i>	0	0	5	10	0	3	0	0	0	0
<i>Centaurium scilloides</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Viola palustre</i>	1	1	1	0	0	10	1	0	0	0
<i>Carex</i> sp.	0	1	3	1	3	0	1	1	0	0
<i>Sibthorpia europaea</i>	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0
<i>Tolpis azorica</i>	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Prunella vulgaris</i>	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0
<i>Lotus pedunculatus</i>	0	0	20	1	1	0	0	0	0	0
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Osmunda regalis</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus bulbosus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anagalis tenella</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubia agostinhoi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

da estrutura e demografia da população de *Juniperus* são mais coerentes, como seria de esperar, com a análise classificativa hierárquica da Figura 6.4B. De facto, os inventários MA 2 e 3 não evidenciam, com excepção do número de juvenis e adultos, diferenças significativas. Por outro lado, para além da maior percentagem de cobertura de *Juniperus*, as diferenças florísticas mais evidentes do MA 3 para o MA 2, dizem respeito à elevada cobertura de *Agrostis* sp. e *Luzula purpureo-splendens*, em detrimento de *Festuca francoi*, e à maior cobertura de *Erica azorica* (Tabela 6.3), em MA 3, sendo muito provavelmente estas as razões da separação destes inventários na análise classificativa de base florística (Figura 6.4A).

No entanto, a estrutura de tamanhos dos adultos e

o biovolume total de *Juniperus* no MA 2 são claramente distintos do MA 5 e muito mais próximos de MA 3 (comparar Figuras 6.3 e 6.5; e Tabelas 6.1 e 6.2). De facto, MA 5 apresenta indivíduos de maiores dimensões e um biovolume total bastante superior, para além de, ao contrário do MA 2, não possuir juvenis. Desta forma, apesar das diferenças florísticas entre MA 2 e 3, as semelhanças ao nível das populações da espécie dominante das comunidades maduras (*Juniperus*), levam-nos a agrupá-los com MA 1 e 7, na Tabela 6.3, considerando que de facto MA 2 e 3 se encontram numa fase pioneira.

No que respeita à análise florística dos inventários realizados, verificamos que MA 1 e 7 apresentam baixa cobertura total da vegetação (Tabela 6.3).

Em MA 2 e 3, a cobertura da vegetação é claramente superior, devido principalmente à elevada abundância de *Sphagnum* spp. e *Festuca francoi*, em MA 2, e de *Sphagnum* spp., *Agrostis* sp. e *Luzula purpureo-splendens*, em MA 3. No entanto, tal como acontece com MA 1 e 7, a cobertura de *Juniperus* não ultrapassa os 25%. Nestes quatro inventários a vegetação tem uma estrutura de prado, mais evidente em MA 2 e 3. Pelo contrário, MA 5 é ocupado por um mato aberto de *Juniperus-Festuca-Sphagnum*, com elevada cobertura de *Blechnum spicant*. A análise da Tabela 6.3 revela um aumento gradual da cobertura de *Juniperus*. De facto, MA 6, 8 e 9, correspondem já a um mato de *Juniperus-Sphagnum*, com uma cobertura de *Juniperus* superior a 50 %. Este aumento de *Juniperus* é acompanhado pela diminuição de *Festuca francoi* e pelo aumento de *Luzula purpureo-splendens*. Apesar disso, a existência ainda de algumas clareiras reflecte-se na presença de várias espécies de gramíneas, que contribuem para uma riqueza específica considerável, principalmente em MA 6 e 8. Finalmente, MA 4 e 10 correspondem a bosques de *Juniperus-Sphagnum*, cujo ensombramento é provavelmente o responsável pela eliminação de todas as espécies que não são características do bosque e onde encontramos pela primeira vez, com coberturas consideráveis, espécies típicas destas formações maduras como *Hymenophyllum tunbrigense*, *Elaphoglossum semicylindricum* e *Culcita macrocarpa*.

Discussão

Sucessão primária

A análise da sucessão primária iniciada por deslizamentos de terra no Morro Alto revelou a existência de quatro fases que denominámos de pioneira, inovação, construtiva e madura:

- Fase pioneira (inventários MA 1 e 7): após a

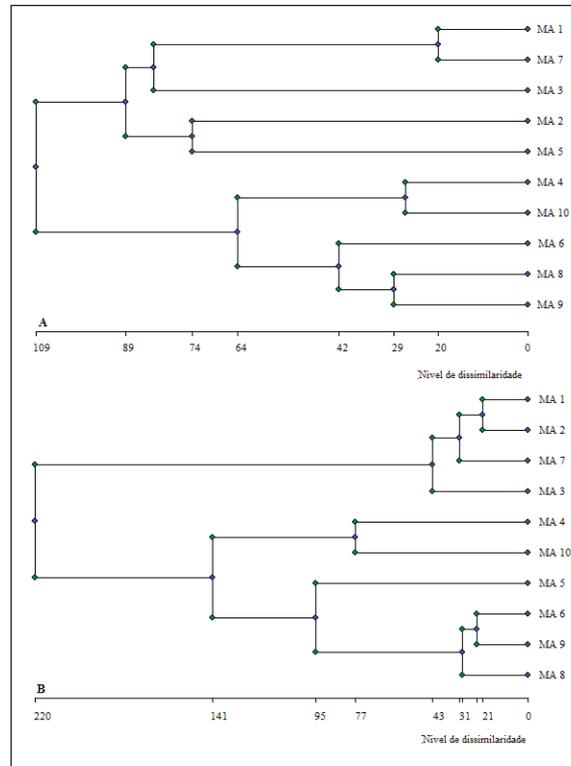


Figura 6.4. Dendrogramas de classificação de todos os inventários realizados (em sucessões primárias e secundárias) (MA 1 a 10), a partir de uma matriz de 30 espécies e 10 inventários (A) e de uma matriz de 6 variáveis relativas à estrutura e demografia da população de *Juniperus* e 10 inventários (B).

ocorrência do distúrbio os topos dos deslizamentos são rapidamente colonizados por *Sphagnum* spp., *Festuca francoi*, *Deschampsia foliosa* e plântulas de *Juniperus*. Os estados iniciais da sucessão primária são definidos por uma vegetação pioneira com baixa cobertura total, composta de manchas dispersas de vegetação dominadas por *Sphagnum* spp. e *Festuca francoi*, associadas às quais encontramos já alguns pequenos adultos de *Juniperus* (Foto 6.4). À medida que o tempo passa, a vegetação avança sobre o substrato, principalmente a partir das manchas de vegetação pioneira, e em menor grau, das margens para o interior, a partir da vegetação não afectada pelo distúrbio. Muitas vezes, após o desl-

Tabela 6.2. Biovolume individual e total, altura média, número de juvenis e adultos de *Juniperus*, nos inventários realizados, num deslizamento recente (MA 1 a 3) e num deslizamento antigo (MA 8 a 10). Valores na mesma linha seguidos da mesma letra não são significativamente diferentes (*Mann-Whitney*; $P > 0,05$) (biovolume individual e altura média).

	MA 1	MA 2	MA 3	MA 8	MA 9	MA 10
Biovolume individual (m ³ /indivíduo)	0,06 ^a	0,05 ^a	0,17 ^a	3,84 ^b	3,02 ^b	8,58 ^c
Altura média (cm)	36 ^a	41 ^a	46 ^a	125 ^b	140 ^b	214 ^c
Biovolume total (m ³ /100 m ²)	0,11	0,58	3,10	72,90	72,54	94,37
Número de juvenis	14	19	43	6	4	20
Número de adultos	2	11	18	19	24	13

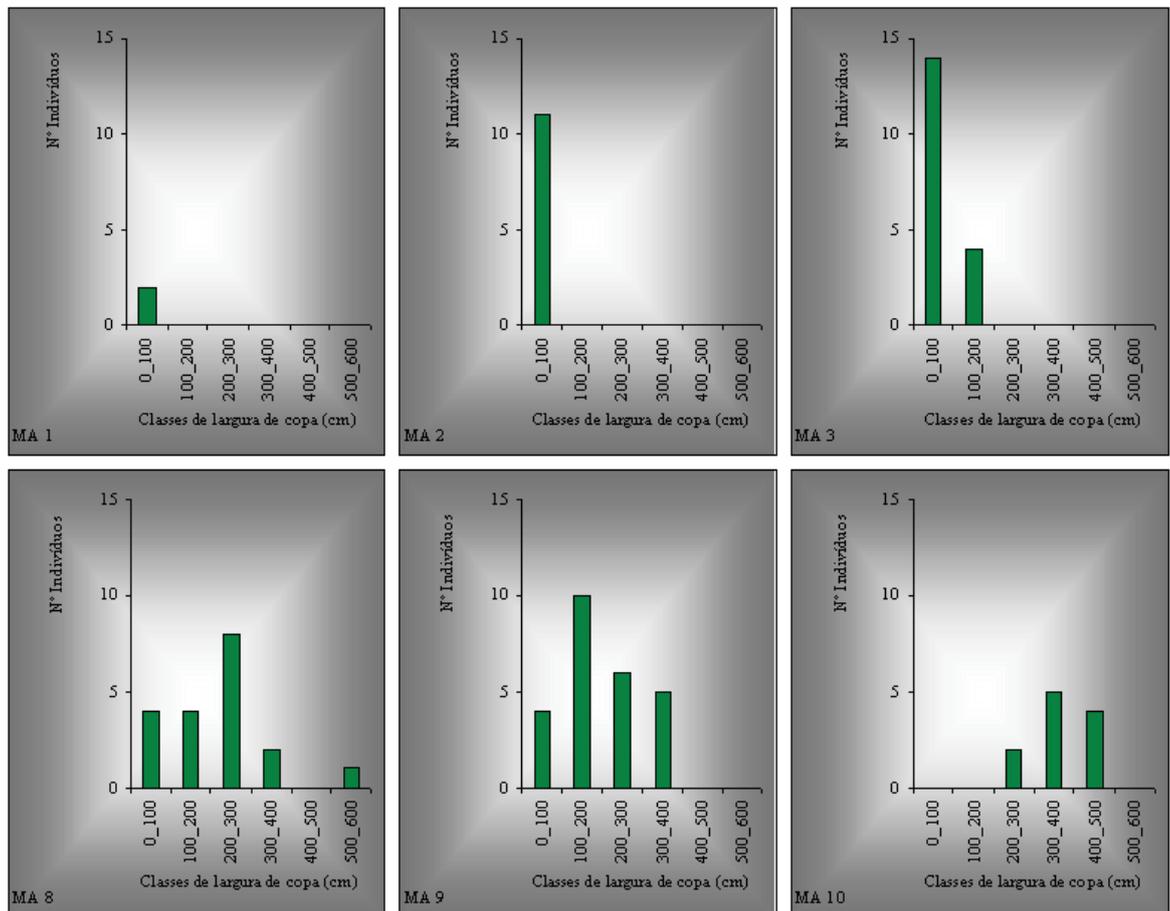


Foto 6.4. Pormenor da vegetação pioneira de uma sucessão primária despoletada por um deslizamento de terra, onde se pode observar *Sphagnum* spp., *Festuca francoi* e um indivíduo imaturo de *Juniperus brevifolia* (RE).

zimento, algumas «ilhas» de vegetação sobreviventes contribuem também para a recolonização. Nos estados mais avançados da fase pioneira quase todo o substrato fica coberto por um prado de *Festuca-Sphagnum* (Foto 6.5). A cobertura de *Juniperus* não ultrapassa os 25 % e a estatura dos indivíduos é geralmente inferior a 50 cm. A baixa estatura de *Juniperus* e a dimensão elevada do tapete de *Sphagnum* spp. fornecem um aspecto peculiar à vegetação, com os arbustos de *Juniperus* «semi-submersos» em *Sphagnum* spp.;

- Fase de inovação (inventário MA 5): o prado pioneiro dá lugar a um mato aberto de *Juniperus-Festuca-Sphagnum*. Este mato

Figura 6.5. Distribuição de classes de largura de copa dos adultos de *Juniperus* nos inventários realizados no deslizamento recente (MA 1 a MA 3) e num deslizamento antigo (MA 8 a MA 10).



é composto por um estrato arbustivo esparso de *Juniperus* e um estrato herbáceo baixo/muscicular muito desenvolvido de *Sphagnum* spp. e *Festuca francoi*. A cobertura de *Juniperus* situa-se entre os 25 e 50 % e a estatura dos indivíduos entre os 50 e 100 cm. Apesar da elevada cobertura da vegetação, que limita grandemente a presença de imaturos de *Juniperus*, poderão ainda existir algumas zonas com o substrato geológico a descoberto. *Juniperus* apresenta uma distribuição de tamanhos em forma de J-invertido, como resultado do intenso recrutamento verificado durante a fase pioneira;



Foto 6.5. Prado de *Festuca-Sphagnum* (estado avançado da fase pioneira de uma sucessão primária despoletada por um deslizamento de terra no Morro Alto) (RE).

- Fase construtiva (inventários MA 6 e 8): é definida por um mato de *Juniperus-Sphagnum*, de estatura bastante mais elevada do que no caso anterior, e que cobre por completo o substrato (Foto 6.6). A cobertura de *Juniperus* é superior a 50 %, e a estatura dos indivíduos é de 100 a 150 cm. A passagem de uma distribuição de tamanhos em forma de J-invertido para unimodal e o decréscimo acentuado de *Festuca francoi*, que é substituída por *Luzula purpureo-splendens*, são também característicos desta fase;

- Fase madura (inventário MA 4): o aumento da estatura (superior a 150 cm) e biomassa de *Juniperus* é acompanhado pelo desaparecimento de todas as espécies não típicas da floresta e pela diminuição da riqueza específica (a mais baixa de todo o processo). *Juniperus* domina completamente o copado do bosque (a cobertura ronda os 100 %) e as espécies típicas desta formação madura ocorrem pela primeira vez (exs. *Culcita macrocarpa*, *Elaphoglossum semicylindricum* e *Hymenophyllum tunbrigense*). A população de *Juniperus* apresenta uma distribuição de tamanhos unimodal, mas, ao contrário da fase construtiva, os indivíduos são todos de média e elevada dimensão, não existindo pequenos adultos, como resultado da falta de recrutamento de novos indivíduos (Foto 6.7).

Neste processo successional podemos identificar alguns padrões:

- Os juvenis de *Juniperus* estão presentes principalmente na fase pioneira, sendo aqui que ocorre

a maior parte do recrutamento de novos indivíduos (Tabela 6.1);

- A altura média e os biovolumes individual e total de *Juniperus* aumentam gradualmente, atingindo os valores mais elevados na fase madura (Tabela 6.1);

- A distribuição de tamanhos de *Juniperus* tem a forma de J-invertido nas fases iniciais da sucessão, mas assume gradualmente uma distribuição unimodal nas fases construtiva e madura (Figura 6.3);

- Nas fases pioneira e de inovação a vegetação é dominada por *Sphagnum* spp. e *Festuca francoi*, mas à medida que *Juniperus* se torna na espécie dominante (nas fases construtiva e madura) *Festuca jubata* é substituída por *Luzula purpureo-splendens* (Tabela 6.3);

- As espécies epífitas *Elaphoglossum semicylindricum*, *Hymenophyllum tunbrigense* e o feto *Culcita macrocarpa* são característicos da fase madura (Tabela 6.3).

Smale *et al.* (1997), estudaram as sucessões primárias iniciadas por deslizamentos de terra, na região de Tairawhiti (Nova Zelândia) onde a floresta madura é dominada por indivíduos da mesma *cohort* de *Kunzea ericoides* var. *ericoides*. Tal como *Juniperus*, esta é uma espécie pioneira capaz de formar comunidades florestais maduras. Numa sequência de deslizamentos a evolução da distribuição de classes de diâmetro à altura do peito (*DBH*), desta espécie,



Foto 6.7. Interior de um bosque de *Juniperus-Sphagnum* (fase madura de uma sucessão primária despoletada por um deslizamento de terra no Morro Alto) (RE).

apresenta uma progressão gradual de uma forma de J-invertido para uma distribuição unimodal, em deslizamentos mais antigos. Por outro lado, a dominância de espécies não lenhosas nos estados iniciais da sucessão, que são gradualmente substituídas pelas espécies arbóreas dominantes na floresta madura, é igualmente reconhecida por outros autores. Restrepo *et al.* (2003), demonstraram que a vegetação dominante em deslizamentos recentes (na ilha de Hawai'i) é herbácea e que a biomassa da vegetação aumenta com a idade do deslizamento. Nos Himalaias Centrais as espécies anuais dominam os primeiros estados da sucessão iniciada por deslizamentos de terra (Reddy & Singh 1993).

Segundo Reddy & Singh (1993), o processo successional, no que se refere às espécies arbóreas, depende do tipo de floresta madura: nas zonas com florestas de Carvalhos, as plântulas das espécies «clímax» estabelecem-se apenas 15 anos após o deslizamento, sendo precedidas por espécies arbóreas pioneiras; nas zonas com florestas de Pinheiros as plântulas de *Pinus roxburghii* estabelecem-se pouco tempo depois da ocorrência do distúrbio e persistem ao longo da sucessão. No Sudoeste da Nova Zelândia

ocorre uma sucessão de espécies, onde *Leptospermum scoparium* é a pioneira dominante e *Nothofagus menziesii* é a espécie dominante na floresta madura (Mark & Dickinson 1989). Por último, ao contrário do que acontece, por exemplo, em deslizamentos de terra na ilha de Hawai'i e no monte de Santa Helena (EUA) (Dale & Adams 2003; Restrepo & Vitousek 2001) as espécies exóticas, no Morro Alto, não ocorrem em quantidade suficiente para alterar ou atrasar o processo successional.

Successão primária vs sucessão secundária

Os dois processos successionais (sucessão primária nos topos dos deslizamentos e sucessões secundárias nas vertentes e nas bases), no que respeita à estrutura das populações de *Juniperus*, são semelhantes. De facto, também nas vias successionais secundárias podemos identificar uma fase pioneira (inventários MA 2 e 3), uma fase construtiva (MA 9) e uma fase madura (MA 10), com claras semelhanças relativamente ao que acontece na sucessão primária. No entanto, ao nível florístico existem algumas diferenças principalmente na fase pioneira das bases dos deslizamentos, que é marcada pela elevada cobertura de *Agrostis* sp. e *Luzula purpureo-splendens*, em detrimento de *Festuca francoi*, assim como pela abundância considerável de *Erica azorica*. Isto significa que nas bases dos deslizamentos a fase pioneira não é composta por um prado de *Festuca-Sphagnum*, mas antes por um prado de *Agrostis-Luzula-Sphagnum*. Apesar disso, as semelhanças nas fases construtiva e madura são também evidentes ao nível florístico, resultando ambos os processos successionais num bosque de *Juniperus-Sphagnum*.

Por outro lado, a inclusão dos inventários realizados no topo e na vertente do deslizamento mais antigo (MA 8 e 9), no grupo representativo da fase construtiva, separados do MA 10 (fase madura), reflecte a diferença de maturidade das três zonas de um mesmo deslizamento (Figura 6.4). Nos primeiros anos após o distúrbio as diferenças entre topo, vertente e base são diminutas, mas com o tempo estas diferenças acentuam-se. Nos deslizamentos antigos ocorre, do topo para a base, um aumento gradual do biovolume e altura média de *Juniperus*. O aumento da maturidade da vegetação é confirmado pela ausência de adultos de pequena dimensão nos bosques localizados na base da

montanha (Figura 6.5). No deslizamento mais recente as diferenças são menos acentuadas, ocorrendo principalmente ao nível da demografia, do biovolume total e da composição florística, devido à elevada cobertura de *Agrostis* sp. e *Luzula purpureo-splendens*, na base dos deslizamentos (Tabelas 6.2 e 6.3).

As diferenças observadas podem reflectir ritmos successionais mais baixos nos topos e mais elevados na vertente e, principalmente, na base, explicando assim a maior maturidade da vegetação na base do deslizamento mais antigo. O facto

de, no topo dos deslizamentos, decorrer uma sucessão primária implica muito provavelmente um ritmo mais lento de recuperação da vegetação, relativamente às restantes zonas, onde o solo não foi totalmente removido. Por outro lado, do topo para a base dos deslizamentos diminui a altitude e o declive. Isto implica que, do topo para a base diminui a exposição ao vento, aumenta a temperatura e diminui a instabilidade do substrato. Desta forma, a melhoria das condições micro climáticas e a diminuição da frequência do distúrbio contribuirão igualmente para o aumento do ritmo successional na vertente e base dos deslizamentos. Diferenças de ritmo successional, resultantes de distintas condições micro ambientais, numa mesma estrutura geológica, foram anteriormente demonstradas por Elias & Dias (2004) na sucessão primária em domas traquíticos da ilha Terceira.

Segundo Peterson & Pickett (1990), a altitude exerce uma influência determinante no restabelecimento das comunidades vegetais após um distúrbio. Outros autores identificaram também o declive como factor importante na regeneração da vegetação após a ocorrência de deslizamentos (exs. Francescato *et al.* 2001 ; Fuchu *et al.* 1999, Gabet & Dunne 2002; Lin *et al.* 2004). Ohl & Bussmann (2004), demonstraram que nas florestas tropicais de montanha do Sul do Equador a colonização dos deslizamentos de terra não



Foto 6.6. Perfil de um mato de *Juniperus-Sphagnum* (fase construtiva de uma sucessão primária despoletada por um deslizamento de terra no Morro Alto) (RE).

é homogénea, o que significa que a duração do processo successional é altamente variável num mesmo deslizamento. Segundo Fuchu *et al.* (1999) quanto maior o declive, maior a probabilidade de ocorrência de deslizamentos. De facto, no Morro Alto, um dos deslizamentos de 1994, sofreu novo distúrbio em 2003, que atingiu principalmente o topo e a vertente. Sendo assim, podemos assumir que qualquer fase successional pode reverter novamente para a fase pioneira, devido à ocorrência de um novo deslizamento, principalmente nas zonas de maior declive (Figura 6.6).

Impacte dos deslizamentos de terra

A consequência mais imediata dos deslizamentos de terra nos bosques de *Juniperus-Sphagnum* é catastrófica, uma vez que toda a biomassa vegetal é eliminada e o próprio substrato é alterado. Como consequência, a comunidade tem de possuir a capacidade de regenerar periodicamente devido à ocorrência destes distúrbios. Apesar da regeneração ser mais fácil nas bases dos deslizamentos, nos topos a eliminação do solo e a maior possibilidade de ocorrência de novos distúrbios, mesmo antes de a comunidade atingir a maturidade, exigem uma enorme capacidade de recuperação por parte da vegetação. De facto, a espécie dominante da comunidade madura reage rapidamente

ao distúrbio, colonizando o novo substrato. Os deslizamentos de terra possibilitam mesmo uma regeneração massiva de *Juniperus*, que de outra forma era limitada pelo ensombramento das árvores adultas.

Juniperus parece estar perfeitamente adaptado à ocorrência de deslizamentos de terra. Apesar da sua capacidade de regenerar, como vimos anteriormente, em clareiras de pequenas e médias dimensões, os distúrbios de grandes dimensões constituem a única forma desta espécie pioneira renovar massivamente as suas populações. Esta associação entre distúrbios catastróficos, principalmente deslizamentos de terra, e a regeneração de espécies arbóreas com características pioneiras foi observada igualmente, e a título de exemplo, no Chile (Pollmann & Veblen 2004), na Nova Zelândia (Wells *et al.* 1998) e no Alaska (Lewis 1998). Na Nova Zelândia (em *Fiordland* Norte), distúrbios pequenos mas frequentes permitem a regeneração esporádica de *Nothofagus menziesii* e *Weinmannia racemosa*, originando populações com indivíduos de diferentes idades. No entanto, deslizamentos de terra catastróficos pouco frequentes, ou acção de ventos fortes, resultam em populações compostas por apenas uma *cohort* de indivíduos de *N. menziesii* ou *N. menziesii/W. racemosa*, como resultado da regeneração massiva destas espécies (Stewart 1986).

Da mesma forma, e segundo Sakio (1997), nas montanhas Chichibu (Japão) *Fraxinus platypoda* está bem adaptado à ocorrência de deslizamentos de terra de grandes dimensões, regenerando massivamente após estes distúrbios e originando florestas com indivíduos de idade semelhante (dinâmica de retalho). Em períodos de maior estabilidade esta espécie regenera em pequenas clareiras (dinâmica de clareira). No Morro Alto, parecem também existir dois tipos de dinâmica, a decorrer em simultâneo, uma vez que, para além da dinâmica de retalho resultante dos deslizamentos, nas zonas de declive muito reduzido, não afectadas por aqueles distúrbios, observámos clareiras de menor dimensão, abertas devido à morte de algumas árvores adultas, onde ocorre a regeneração de *Juniperus*. Este tipo de dinâmica corresponderá a uma dinâmica de mosaico, que poderá ser semelhante à que descrevemos nas florestas de *Juniperus-Ilex* do Caveiro (ilha do Pico).

A dinâmica de retalho que identificámos nos bosques de *Juniperus-Sphagnum* do Morro Alto tem consequências semelhantes às descritas por Mueller-

Dombois (1986) nas florestas de *Metrosideros polymorpha* do Hawaii («*dieback dynamics*» *sensu* Mueller-Dombois 1999), nomeadamente no que respeita à regeneração massiva da espécie arbórea dominante. No entanto, a dinâmica de retalho do Morro Alto é diferente nas causas, uma vez que a morte das árvores não resulta necessariamente da diminuição da vitalidade, como consequência da idade avançada, juntamente com a acção de distúrbios de origem biótica e/ou abiótica, que despoletam a morte da *cohort*. Na fase madura, o elevado peso da comunidade, principalmente devido à dimensão das árvores de *Juniperus* e ao tapete de *Sphagnum* spp., que pode atingir (considerando o acrotelmo e o catotelmo) 1 m de profundidade, aliado ao facto de as raízes de *Juniperus* não estarem fixas ao substrato geológico, devido à presença de *placic* (intensa acumulação de sesquióxido de ferro, que constitui uma massa densa, contínua e impermeável - Madrugá 1995), constituem factores que aumentam o risco de deslizamento. No entanto, os deslizamentos são despoletados normalmente por um factor abiótico, uma vez que tendem a ocorrer após períodos de intensa precipitação. Por outro lado, o factor declive assume aqui também um importante papel, dado que as zonas com maior inclinação do terreno possuem um maior risco de deslizamento. De facto, naquelas zonas, os deslizamentos podem ocorrer sem que a comunidade tenha atingido o estado maduro.

Os deslizamentos de terra são igualmente importantes para as espécies herbáceas e de gramíneas, incapazes de suportar o ensombramento, e que, sem estes distúrbios, seriam eliminadas ou teriam as suas populações grandemente reduzidas. Os deslizamentos frequentes permitem o estabelecimento de novas populações, por exemplo, de *Festuca francoi* que nas fases iniciais das sucessões atinge valores muito elevados de cobertura. Segundo Ohl & Bussmann (2004), no Sul do Equador, os deslizamentos naturais são responsáveis por um aumento da diversidade estrutural e florística à escala regional. Da mesma forma, no Morro Alto, os deslizamentos aumentam não apenas a diversidade florística mas também a diversidade estrutural, com áreas de floresta, áreas de mato e ainda zonas ocupadas por prados. Por outro lado, esta diversidade fornece à paisagem uma variedade de cores e texturas, que de outra forma estariam ausentes.

Conclusões

Os deslizamentos de terra do Morro Alto despoletam dois processos successionais: sucessões primárias nos topos e sucessões secundárias nas vertentes e bases. Nos topos dos deslizamentos a sucessão primária é composta por quatro fases:

1) Fase Pioneira: definida inicialmente por uma vegetação pioneira com baixa cobertura total, composta por manchas dispersas de vegetação dominada por *Sphagnum* spp. e *Festuca francoi*, juntamente com muitos indivíduos imaturos e alguns pequenos adultos de *Juniperus*. Nos estados mais avançados quase todo o substrato fica coberto por um prado de *Festuca-Sphagnum*. A cobertura de *Juniperus* não ultrapassa os 25 % e a estatura dos indivíduos é geralmente inferior a 50 cm;

2) Fase de Inovação: caracterizada por um mato aberto de *Juniperus-Festuca-Sphagnum*. Este mato é composto por um estrato arbustivo esparsos de *Juniperus* e um estrato herbáceo baixo/muscular muito desenvolvido de *Sphagnum* spp. e *Festuca francoi*. A cobertura de *Juniperus* situa-se entre os 25 e 50 % e a estatura dos indivíduos entre os 50 e 100 cm;

3) Fase Construtiva: é definida por um mato de *Juniperus-Sphagnum*, de estatura mais elevada do que no caso anterior e que cobre por completo o substrato. A cobertura de *Juniperus* é superior a 50 % e a estatura dos indivíduos é de 100 a 150 cm.;

4) Fase Madura: o aumento da estatura e biomassa de *Juniperus* origina a formação de um bosque de *Juniperus-Sphagnum*, onde todas as espécies não

típicas da floresta são eliminadas. *Juniperus* domina completamente o copado do bosque e espécies típicas desta formação madura ocorrem pela primeira vez (exs. *Culcita macrocarpa*, *Elaphoglossum semicylindricum* e *Hymenophyllum tunbrigense*).

Ao longo da sucessão primária existem claros padrões relativos às populações de *Juniperus*: os juvenis estão presentes principalmente na fase pioneira; a altura média e os biovolumes individual e total au-

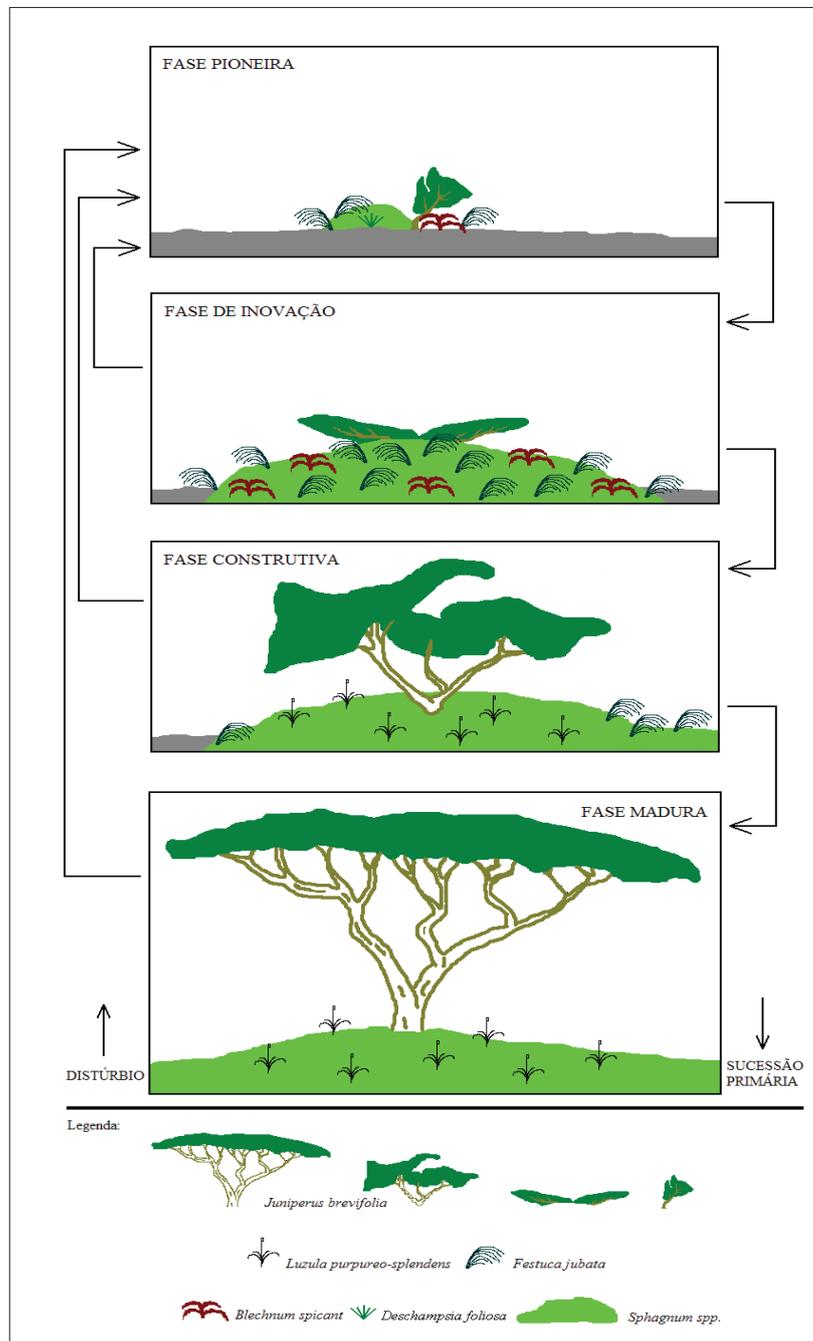


Figura 6.6. Esquema representativo da sucessão primária em deslizamentos de terra do Morro Alto.

mentam gradualmente; a distribuição de tamanhos tem a forma de J-invertido nas fases iniciais da sucessão, mas assume gradualmente uma distribuição unimodal nas fases construtiva e madura.

Nas fases pioneira e de inovação a vegetação é dominada por *Sphagnum* e *Festuca*, mas à medida que *Juniperus* se torna a espécie dominante (nas fases construtiva e madura) *Festuca jubata* é substituída por *Luzula purpureo-splendens*.

Os dois processos successionais (sucessão primária nos topos dos deslizamentos e sucessões secundárias nas vertentes e nas bases), no que respeita à estrutura das populações de *Juniperus*, são semelhantes. No entanto, ao nível florístico existem algumas diferenças principalmente na fase pioneira das bases dos deslizamentos, que é marcada pela elevada cobertura de *Agrostis* sp. e *Luzula purpureo-splendens*, em detrimento de *Festuca francoi*, assim como pela abundância considerável de *Erica azorica*. Por outro lado, num mesmo deslizamento, o aumento do ritmo successional, devido provavelmente à diminuição das limitações abióticas, implica uma recuperação mais rápida da vegetação na base, relativamente à vertente e ao topo.

A consequência mais imediata dos deslizamentos de terra é catastrófica, devido à eliminação de toda a biomassa vegetal. No entanto, estes distúrbios naturais possibilitam uma regeneração massiva de *Juniperus* e aumentam a diversidade florística, estrutural e da paisagem.

Referências bibliográficas

- Arévalo J. R. & Fernández-Palacios J. M. 2000. Spatial distribution and regeneration of *Laurus azorica* in a Laurel forest on Tenerife. *Proceedings IAVS Symposium*, pp: 87-89.
- Arévalo J. R. & Fernández-Palacios J. M. 2003. Spatial patterns of trees and juveniles in a Laurel forest of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology* 165: 1-10.
- Azevedo E. B. 1996. *Modelação do clima insular à escala local – Modelo CIELO aplicado à ilha Terceira*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Azevedo E. B., Pereira L. S. & Itier B. 1999. Modelling the local climate in island environments: water balance applications. *Agricultural Water Management* 40: 393-403.
- Barnes B. V., Zak D. R., Denton S. R. & Spurr S. H. 1998. *Forest ecology*, 4ª edição. John Wiley & Sons. New York. EUA.
- Dale V. H. & Adams W. M. 2003. Plant reestablishment 15 years after the debris avalanche at Mount St. Helens, Washington. *The Science of the Total Environment* 313: 101-113.
- del Moral R. & Wood D. M. 1993. Early primary succession on the volcano Mount St. Helens. *Journal of Vegetation Science* 4: 223-234.
- Dias E., Elias R. B. & Nunes V. 2004. Vegetation mapping and nature conservation: a case study in Terceira Island (Azores). *Biodiversity and Conservation* 13: 1519-1539.
- Elias R. B. 2001. *Sucessão primária em domas traquíticas*. Dissertação de Mestrado em Ecologia Insular e Evolução. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Elias R. B. & Dias E. 2004. Primary succession on lava domes on Terceira (Azores). *Journal of Vegetation Science* 15: 331-338.
- Foster B. L. & Tilman D. 2000. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146: 1-10.
- Francescato V., Scotton M., Zarin D. J., Innes J. C. & Bryant D. M. 2001. Fifty years of natural revegetation on a landslide in Franconia Notch, New Hampshire, USA. *Canadian Journal of Botany* 79 (12): 1477-1485.
- Fuchu D., Lee C. F. & Sijing W. 1999. Analysis of rainstorm-induced slide-debris flows on natural terrain of Lantau Island, Hong Kong. *Engineering Geology* 51: 279-290.
- Gabet E. J. & Dunne T. 2002. Landslides on coastal sage-scrub and grassland hillslopes in a severe El Niño winter: The effects of vegetation conversion on sediment delivery. *Geological Society of America Bulletin* 114 (8): 983-990.
- Glenn-Lewin D. & van der Maarel E. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. In: Glenn-Lewin, D., Peet, R. K. & Veblen, T. T. (eds.), *Plant succession - theory and prediction*, pp. 11-59. Chap-

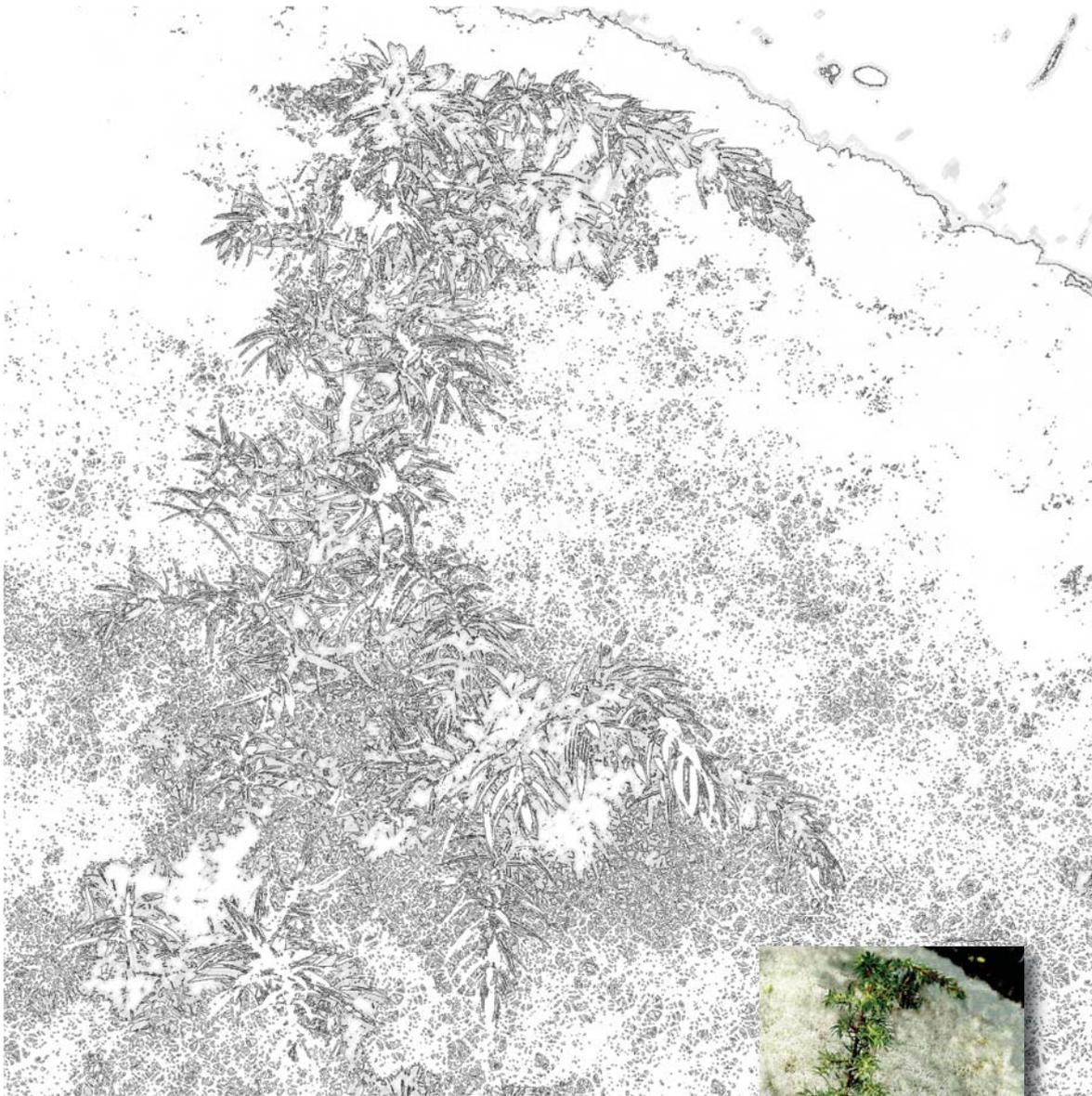
- man & Hall, London.
- Henderson P. A. & Seaby R. M. H. 1999. *Community analysis package (version 1.41)*. Pisces Conservation. Lymington, Reino Unido.
- Kitayama K., Mueller-Dombois D. & Vitousek P. M. 1995. Primary succession of Hawaiian montane rain forest on a chronosequence of eight lava flows. *Journal of Vegetation Science* 6: 211-222.
- Lewis N. K. 1998. Landslide-driven distribution of aspen and steppe on Kathul Mountain, Alaska. *Journal of Arid Environments* 38: 421-435.
- Lin C. Y., Lo H. M., Chou W. C. & Lin W. T. 2004. Vegetation recovery assessment at the Jou-Jou Mountain landslide area caused by the 921 Earthquake in Central Taiwan. *Ecological Modelling* 176: 75-81.
- Lin W. T., Chou W. C., Lin C. Y., Huang P. H. & Tsai J. S. 2005. Vegetation recovery monitoring and assessment at landslides caused by Earthquake in Central Taiwan. *Forest Ecology and Management* 210: 55-66.
- Madruza J. S. 1995. *Caracterização e génese do horizonte plácico em solos vulcânicos do arquipélago dos Açores*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Mark A. F. & Dickinson K. J. M. 1989. Forest succession on landslides in the Fiord Ecological Region, southwestern New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 27: 369-390.
- Miles, J. 1979. *Vegetation dynamics*. Chapman & Hall, London.
- Mueller-Dombois D. 1986. Perspectives for an etiology of stand-level dieback. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 221-243.
- Mueller-Dombois D. 1999. Biodiversity and environmental gradients across the Tropical Pacific Islands: a new strategy for research and conservation. *Naturwissenschaften* 86: 253-261.
- Mueller-Dombois D. & Ellenberg H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons. Londres. Reino Unido.
- Myster R. W., Thomlinson J. R. & Larsen M. C. 1997. Predicting landslide vegetation in patches on landscape gradients in Puerto Rico. *Landscape Ecology* 12: 299-307.
- Ocakoglu F., Gokceoglu C. & Ercanoglu M. 2002. Dynamics of a complex mass movement triggered by heavy rainfall: a case study from NW Turkey. *Geomorphology* 42: 329-341.
- Ohl C. & Bussmann R. 2004. Recolonisation of natural landslides in tropical mountain forests of Southern Ecuador. *Feddes Repertorium* 115 (3-4): 248-264.
- Peterson C. J. & Pickett S. T. A. 1990. Microsite and elevational influences on early forest regeneration after catastrophic windthrow. *Journal of Vegetation Science* 1: 657-662.
- Pollman W. & Veblen T. T. 2004. *Nothofagus* regeneration dynamics in south-central Chile: a test of a general model. *Ecological Monographs* 74 (4): 615-634.
- Reddy V. S. & Singh J. S. 1993. Changes in vegetation and soil during succession following landslide disturbance in the central Himalaya. *Journal of Environmental Management* 39 (4): 235-250.
- Restrepo C. & Vitousek P. 2001. Landslides, alien species, and the diversity of a Hawaiian montane mesic ecosystem. *Biotropica* 33 (3): 409-420.
- Restrepo C., Vitousek P. & Neville P. 2003. Landslides significantly alter land cover and the distribution of biomass: an example from the Ninole ridges of Hawai'i. *Plant Ecology* 166: 131-143.
- Rivas-Martínez S., Díaz T., Fernández-González F., Izco J., Loidi J., Lousã M. & Penas A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001. Part II. *Itinera Geobotanica* 15(2): 433-922.
- Scatena F. N. & Lugo A. E. 1995. Geomorphology, disturbance, and the soil and vegetation of two subtropical wet steeppland watersheds of Puerto Rico. *Geomorphology* 13: 199-213.
- Shakoor A. & Smithmyer A. J. 2005. An analysis of storm-induced landslides in colluvial soils overlying mudrock sequences, southeastern Ohio, USA. *Engineering Geology* 78: 257-274.
- Smale M. C., McLeod M. & Smale P. N. 1997. Vegetation and soil recovery on shallow landslide scars in tertiary hill country, East Cape Region, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 21 (1): 31-41.
- Stewart G. H. 1986. Forest dynamics and disturbance in a beech/hardwood forest, Fiordland, New Zealand. *Plant Ecology* 68 (2): 115-126.
- Veblen T. T., Schlegel F. M. & Escobar B. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus*

forests in the Valdivian Andes, Chile. *Journal of Ecology* 68: 1-31.

Wells A., Stewart G. H. & Duncan R. P. 1998. Evidence of widespread, synchronous, disturbance-initiated forest establishment in Westland, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 28 (2): 333-345.

Zar J. 1996. *Biostatistical analysis*, 3ª edição. Prentice Hall. New Jersey. EUA.

Plântula de *Juniperus brevifolia* a emergir em manto de líquenes no hummock duma clareira (ED).



CAPÍTULO 7

Organização espacial das espécies arbóreas nas florestas de *Juniperus*



Organização espacial

Organização espacial das espécies arbóreas nas florestas de *Juniperus*

Introdução

O conhecimento do padrão espacial das florestas é de extrema importância, uma vez que resulta de processos como a competição e estabelecimento das espécies, sendo possível determinar que processos estão a operar, a partir do padrão de distribuição espacial observado (McDonald *et al.* 2003). Um dos padrões espaciais mais comuns em florestas diz respeito à tendência para os indivíduos jovens estarem agrupados e as árvores adultas possuírem uma distribuição mais uniforme (exs. Busing 1998; He *et al.* 1997; Souza & Martins 2002). No entanto, esta tendência pode ser obscurecida por vários factores, associados, por exemplo, à heterogeneidade ambiental e acção de distúrbios.

O padrão espacial observado numa floresta, num dado momento, pode ser visto como a integração de

factores que causam uniformidade na distribuição das espécies (ex. competição dependente da densidade) e factores que provocam a agregação (exs. distúrbios ou heterogeneidade ambiental) (McDonald *et al.* 2003). Os padrões espaciais fornecem informação acerca da natureza da dinâmica florestal, revelando aspectos relativos à regeneração e relações espaciais entre espécies (Arévalo & Fernández-Palacios 2000; Miyadokoro *et al.* 2003). Nas florestas temperadas, por exemplo, as espécies arbóreas exibem padrões de distribuição espacial aleatórios, agregados e até regulares, em diferentes graus, e o padrão espacial de uma dada espécie pode variar entre locais distintos (Szwagrzyk & Czerwczak 1993).

Juniperus brevifolia (adiante designada de *Juniperus*) é a espécie arbórea dominante em quatro tipos de

comunidades dos Açores: florestas de *Juniperus-Laurus*, florestas de *Juniperus-Ilex*, bosques de *Juniperus-Sphagnum* e bosques de *Juniperus*. Estas comunidades encontram-se bem representadas, respectivamente, no Pico Alto (ilha Terceira), no Caveiro (ilha do Pico), no Morro Alto (ilha das Flores) e na Serra de Santa Bárbara (ilha Terceira). *Juniperus* é a única espécie arbórea nos bosques de *Juniperus* e *Juniperus-Sphagnum*, mas nas restantes comunidades, apesar de se manter dominante, partilha o copado com outras espécies, particularmente nas florestas de *Juniperus-Laurus*. O facto de estas serem comunidades diferentes e com dinâmicas próprias, levanta várias questões relativas à organização espacial das espécies arbóreas nas florestas de *Juniperus*:

- 1) Qual o tipo de distribuição espacial que os juvenis e adultos das espécies arbóreas apresentam?
- 2) Existem associações espaciais entre juvenis e adultos da mesma espécie?
- 3) Existem associações espaciais entre adultos, e entre adultos e juvenis, de espécies diferentes?
- 4) As espécies arbóreas organizam-se de forma diferente, dependendo do tipo de comunidade?

Métodos

Áreas de estudo

O presente trabalho foi realizado em quatro locais distintos, repartidos por três ilhas: Pico Alto e Serra de Santa Bárbara (Terceira), Caveiro (Pico) e Morro Alto (Flores). O Pico Alto localiza-se na zona central da ilha Terceira (38°44' N; 27°12' W). Correspondendo a um maciço vulcânico, possui uma idade máxima de 100000 anos, tendo o vulcanismo mais recente ocorrido à cerca de 1000 anos (Self 1976). As comunidades vegetais naturais presentes ocupam extensas áreas e são maioritariamente endémicas dos Açores, dominando as florestas, turfeiras, matos successionais e matos de montanha. Entre as florestas predominam as comunidades dominadas por *Juniperus*, ricas em espécies endémicas, principalmente as florestas de *Juniperus-Laurus*. Localizada na zona Oriental da ilha do Pico (38°26' N; 28°12' W) a zona do Caveiro apresenta igualmente áreas consideráveis de vegetação natural, em grande parte compostas por florestas. Entre as comunidades vegetais predominam as florestas de

Juniperus-Ilex, que possuem uma elevada heterogeneidade estrutural. A área de estudo pertence ao complexo vulcânico São Roque - Piedade que possui uma idade máxima a rondar os 230000 anos e cuja erupção mais recente (Mistério da Prainha) data de 1562/1564 DC (França *et al.* 2003).

Localizada na zona Centro-Norte da ilha das Flores (39°27' N; 31°13' W) o Morro Alto situa-se na zona setentrional do *Plateau* Central, nomeadamente no cone vulcânico com o mesmo nome, tendo uma idade máxima de 220000 anos (França *et al.* 2003). No que respeita ao coberto vegetal, o Morro Alto é ocupado por uma extensa área de bosques de *Juniperus-Sphagnum*, sujeitos frequentemente a deslizamentos de terra que aumentam a diversidade florística, estrutural e paisagística. A Serra de Santa Bárbara abrange toda a zona Oeste da ilha Terceira e compreende um estratovulcão com cerca de 13 Km de diâmetro e uma altitude máxima de 1021 m. A área de estudo, situada nas margens da caldeira de Santa Bárbara (38°44' N, 27°19' W), cuja formação ocorreu há cerca de 29 000 anos (França *et al.* 2003), é ocupada por bosques de *Juniperus*, turfeiras e matos de montanha. Todas as áreas estudadas fazem parte de Sítios de Interesse Comunitário (SIC's), sendo igualmente zonas protegidas por legislação Regional.

Recolha de dados

Para a análise da estrutura espacial das espécies arbóreas foram colocados 6 quadrados com 15 x 15 m (225 m²) em áreas naturais, afastadas da orla da floresta. O número de quadrados implementados dependeu da área de cada comunidade florestal. Na floresta de *Juniperus-Laurus* (Pico Alto) foram colocados três quadrados, uma vez que estas comunidades ocupam vastas áreas, maioritariamente em domas traquíticos cuja geomorfologia origina diferenças na vegetação (Dias *et al.* 2004; Elias & Dias 2004). Os quadrados realizados no Pico Alto foram denominados Pico X Topo (PXT), Pico X Lateral (PXL) e Terra Brava (TB). Por ocuparem áreas sensivelmente mais pequenas e por se situarem noutras ilhas (o que levanta problemas logísticos), a floresta de *Juniperus-Ilex* e o bosque de *Juniperus-Sphagnum* foram amostrados apenas com um quadrado cada, denominado, respectivamente, Caveiro (CAV) e Morro Alto (MA). Por ocupar igualmente uma área menor e por se situar em zonas de difícil acesso, no bosque de *Juniperus* foi colocado também apenas um

quadrado, denominado Santa Bárbara (SB).

Cada área de amostragem foi subdividida em nove quadrados de 5 x 5 m (25 m²), procedendo-se depois ao mapeamento (mediante um sistema de coordenadas *x,y*) de todos os indivíduos das várias espécies arbóreas (plântulas, juvenis e adultos). Os rebentos vegetativos foram igualmente contabilizados mas não foram incluídos no estudo da distribuição espacial, uma vez que estes se encontram sempre associados a indivíduos adultos. De acordo com Haase (1995), a dimensão do quadrado de amostragem a utilizar para análise da distribuição espacial depende da densidade das espécies investigadas. Uma análise preliminar demonstrou que as florestas de *Juniperus* possuíam elevada densidade de indivíduos. Nos locais amostrados no Pico Alto, por exemplo, a densidade média de indivíduos adultos das espécies arbóreas foi de 44 árvores/100m² (ou seja, 4400 árvores/ha). Estes valores são claramente superiores aos obtidos por outros autores (exs. Ishikawa *et al.* 1999; Gratzer & Rai 2004; Tanouchi & Yamamoto 1995; Taylor & Halpern 1991). Por outro lado, a utilização de áreas de amostragem mais pequenas permite analisar com mais detalhe os mecanismos e fenómenos biológicos e evitar as grandes variações ambientais, que podem mascarar os padrões resultantes das interações bióticas (Arévalo 1998; Haase 1995). Determinou-se o número, área e localização (em cada quadrado de 225 m²) das clareiras na floresta, uma vez que estas ocorreram em todas as áreas amostradas. Para além de se registar a localização de cada indivíduo, mediu-se igualmente a largura e altura da copa dos indivíduos adultos por forma a poder determinar os respectivos biovolumes individual e total. O biovolume individual corresponde ao volume médio da copa dos indivíduos de uma espécie e o biovolume total diz respeito à soma dos volumes das copas de todos os indivíduos de uma espécie.

Análise dos dados

Distribuição espacial

Os dados obtidos com o mapeamento dos indivíduos nos quadrados de 225 m² foram utilizados para avaliar a distribuição espacial dos juvenis e adultos das espécies arbóreas. A análise dos padrões espaciais foi realizada recorrendo ao índice de dispersão de Morisita (I_d) (Morisita 1959):

$$I_d = \frac{qd}{e} = \frac{\sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1)}{N(N-1)}$$

onde q é o número total de quadrados, n_i o número de indivíduos num dado quadrado i e N o número total de indivíduos em todos os quadrados q .

O parâmetro I_d é uma medida de dispersão, com $I_d < 1$ se os indivíduos estiverem regularmente distribuídos, $I_d = 1$ se a distribuição for aleatória e $I_d > 1$ se os indivíduos estiverem agregados. A intensidade de agregação é interpretada a partir do valor de I_d : quanto maior o valor, maior a intensidade de agregação (Hoshino *et al.* 2001). Este índice, que é utilizado frequentemente para a análise da distribuição espacial (exs. Gratzer & Rai 2004; Hoshino *et al.* 2001; Ishikawa *et al.* 1999; Miyadokoro *et al.* 2003; Souza & Martins 2002; Takahashi *et al.* 2001; Taylor & Halpern, 1991), pode variar erraticamente quando o número de indivíduos é reduzido (Gratzer & Rai 2004; Ishikawa *et al.* 1999). Desta forma, o índice de Morisita foi calculado apenas para aquelas espécies que apresentavam 15 ou mais juvenis e/ou adultos por quadrado (de 225 m²).

Por outro lado, uma vez que a dimensão da área de amostragem afecta o padrão de distribuição espacial observado (Crawley 1997), o índice de Morisita foi calculado para diferentes áreas, dividindo cada quadrado de 225 m² por 4, 9, 25 e 225, obtendo áreas de 56,25, 25, 9 e 1 m², respectivamente. De facto, a estrutura e associações espaciais das espécies arbóreas devem ser analisadas no contexto da dependência da escala, uma vez que tem sido demonstrado que estes parâmetros variam com a escala espacial (exs. Manabe *et al.* 2000; Miyadokoro *et al.* 2003). Para determinar se os valores de I_d variavam significativamente ($P < 0,05$) de uma distribuição aleatória utilizou-se o teste F (Morisita 1959), de forma semelhante a outros autores (exs. Gratzer e Rai 2004; Hoshino *et al.* 2001; Miyadokoro *et al.* 2003).

Relações espaciais

As associações espaciais inter e intra específicas de juvenis e adultos das espécies arbóreas foram avaliadas com o índice ω de Iwao, que varia de 1 (quando existe sobreposição espacial total), passando por zero (ocorrência independente) até -1 (exclusão total) (a fórmula para o cálculo deste índice pode ser encontrada em

Tabela 7.1. Dados demográficos e de biovolume relativos às espécies arbóreas nos quatro locais amostrados (os dados do Pico Alto correspondem à média dos valores obtidos nos quadrados Pico X Topo, Pico X Lateral e Terra Brava). Os valores referem-se a áreas de amostragem de 225 m².

Parâmetros		Local	<i>Juniperus</i>	<i>Laurus</i>	<i>Ilex</i>	<i>Frangula</i>	<i>Erica</i>
Densidade (n° ind/225m ²)	Plântulas	Pico Alto	4	19	19	12	1
		Caveiro	1	1	8	0	0
		Morro Alto	3	0	0	0	0
		Santa Bárbara	8	0	0	0	0
	Juvenis	Pico Alto	12	47	43	31	10
		Caveiro	30	3	34	0	0
		Morro Alto	114	0	0	0	3
		Santa Bárbara	41	0	0	0	0
	Reb. veg.	Pico Alto	0	86	0	0	0
		Caveiro	0	16	0	0	0
		Morro Alto	0	0	0	0	0
		Santa Bárbara	0	0	0	0	0
Adultos	Pico Alto	28	36	19	7	9	
	Caveiro	25	12	35	1	0	
	Morro Alto	37	0	0	0	0	
	Santa Bárbara	58	0	0	0	0	
Biovolume (m ³ /225m ²)	Individual (m ³ /ind)	Pico Alto	18	6	6	1	2
		Caveiro	6	2	5	0,1	0
		Morro Alto	15	0	0	0	0
		Santa Bárbara	11	0	0	0	0
	Total	Pico Alto	327	148	73	13	18
		Caveiro	108	37	83	0,1	0
		Morro Alto	262	0	0	0	0
		Santa Bárbara	178	0	0	0	0

Matsuda & Hijii, 1998). Considerou-se a existência de uma associação forte quando $\omega \geq 0,5$; valores de $\omega \leq -0,5$ foram assumidos como reveladores de exclusão forte; se ω se situava entre $-0,5$ e $0,5$ assumiu-se que os indivíduos tinham uma distribuição espacial independente (adaptado de Manabe *et al.* 2000). Este índice é usado com frequência para analisar a correlação da distribuição espacial entre duas populações (exs. Manabe *et al.* 2000; Matsuda & Hijii 1998; Takahashi *et al.* 2001; Tanouchi & Yamamoto 1995). O índice de Iwao foi calculado apenas para aquelas espécies que apresentavam 15 ou mais juvenis e/ou adultos por quadrado (de 225 m²).

Resultados

O número de adultos de *Juniperus* é elevado em todas as florestas estudadas (Tabela 7.1). Esta espécie domina claramente a biomassa vegetal, sendo igualmente a que apresenta árvores de maior dimensão uma vez que possui os maiores biovolumes individuais.

Laurus azorica (adiante designado de *Laurus*) é uma espécie importante nas Florestas de *Juniperus-Laurus* do Pico Alto, apresentando o maior número de adultos e o segundo maior biovolume total. Tal como *Laurus*, *Ilex azorica* (adiante designado de *Ilex*) está presente apenas nas florestas de *Juniperus-Laurus* e *Juniperus-Ilex*, mas a sua importância é elevada em ambas as situações.

As restantes espécies arbóreas são encontradas quase exclusivamente nas florestas de *Juniperus-Laurus*. No que respeita à demografia, verificamos que *Ilex* apresenta elevado número de imaturos, tal como acontece com *Laurus* e *Frangula azorica* (adiante designada de *Frangula*) no Pico Alto. Nas florestas em que é a única espécie arbórea, *Juniperus* possui elevado número de juvenis, mas o mesmo não acontece nas florestas de *Juniperus-Laurus*. *Laurus* é a única espécie que apresenta propagação vegetativa. Apesar de terem sido contabilizados alguns juvenis nos bosques de *Juniperus-Sphagnum*, apenas foram encontrados adultos de *Erica azorica* (adiante designada de *Erica*) nas florestas de *Juniperus-Laurus*.

Tabela 7.2. Valores do índice de Morisita para juvenis e adultos das espécies arbóreas, em diferentes escalas espaciais, nos seis locais estudados (PXT- Pico X Topo; PXL- Pico X Lateral; TB- Terra Brava; CAV- Caveiro; MA- Morro Alto; SB- Santa Bárbara). Distribuições significativamente diferentes da aleatória (Teste de *F*; $P < 0,05$) estão em negrito (*bold*). A ausência de valores significa que o número de indivíduos era inferior a 15.

Local	Área (m ²)	<i>Juniperus</i>		<i>Laurus</i>		<i>Ilex</i>		<i>Frangula</i>	<i>Erica</i>	
		Adultos	Juvenis	Adultos	Juvenis	Adultos	Juvenis	Juvenis	Adultos	Juvenis
PXT	1	0,0	–	0,7	1,0	–	3,6	2,9	–	–
	9	0,7	–	1,1	1,3	–	1,7	2,3	–	–
	25	0,8	–	1,3	1,2	–	1,3	1,1	–	–
	56,25	1,0	–	1,0	1,0	–	1,2	0,9	–	–
PXL	1	0,0	5,6	0,7	1,6	0,0	2,2	2,1	6,4	8,2
	9	0,7	1,7	0,5	1,2	0,4	1,1	1,1	2,1	2,5
	25	0,6	1,7	0,9	1,2	0,7	1,0	1,1	1,5	1,2
	56,25	0,9	1,6	0,9	1,2	0,8	1,0	1,0	1,2	1,4
TB	1	1,6	–	0,9	1,5	2,6	5,3	–	–	–
	9	1,1	–	1,2	1,1	1,1	1,8	–	–	–
	25	1,3	–	1,4	1,0	1,0	2,0	–	–	–
	56,25	1,2	–	1,3	1,0	1,1	1,3	–	–	–
CAV	1	0,8	4,7	–	–	0,8	3,6	–	–	–
	9	0,8	2,2	–	–	1,4	1,7	–	–	–
	25	1,1	1,5	–	–	1,0	1,1	–	–	–
	56,25	1,1	1,5	–	–	1,0	1,0	–	–	–
MA	1	0,3	19,9	–	–	–	–	–	–	–
	9	1,0	4,4	–	–	–	–	–	–	–
	25	1,0	2,5	–	–	–	–	–	–	–
	56,25	1,0	1,5	–	–	–	–	–	–	–
SB	1	0,8	22,5	–	–	–	–	–	–	–
	9	1,1	4,7	–	–	–	–	–	–	–
	25	0,9	3,6	–	–	–	–	–	–	–
	56,25	1,0	2,4	–	–	–	–	–	–	–

Distribuição espacial

Com exceção da Terra Brava (em algumas das escalas analisadas) os adultos de *Juniperus*, *Laurus* e *Ilex* distribuem-se aleatoriamente (Tabela 7.2). Pelo contrário, os adultos de *Erica* encontram-se agregados até aos 9 m², no Pico X lateral. Com exceção de *Laurus* e *Frangula*, a distribuição agregada é a mais comum entre os juvenis das várias espécies. De facto, os juvenis de *Erica* e *Juniperus* apresentam-se agregados em quase todas as distâncias, enquanto que os de *Ilex* encontram-se agregados a 1m² no PXL, até aos 9m² no PXT e CAV e em todas as distâncias na Terra Brava. *Juniperus* possui agregações muito fortes particularmente no Morro Alto e em Santa Bárbara. Em todos os casos, a agregação dos juvenis diminui com o aumento da área analisada. Nas Figuras 7.1 a 7.6 encontram-se

representadas as distribuições espaciais das espécies arbóreas em cada uma das áreas de amostragem de 225 m² localizadas nos seis locais estudados.

Relações espaciais

Na maior parte dos casos, os adultos das espécies arbóreas possuem uma distribuição independente (Tabela 7.3). Fortes associações ocorrem (na maior escala analisada) entre *Juniperus* e *Laurus* e entre *Juniperus* e *Ilex*, na Terra Brava. *Juniperus* e *Ilex* estão fortemente associados também no Caveiro a 25 m². *Laurus* e *Ilex* apresentam igualmente uma sobreposição acentuada das respectivas distribuições espaciais nas duas maiores escalas analisadas, na Terra Brava. Apenas se detectou exclusão acentuada entre *Laurus* e *Ilex*, a 1 m², no PXL. No que respeita às relações espaciais

Tabela 7.3. Relações espaciais, de acordo com o índice de Iwao (ω), entre adultos das espécies arbóreas, em quatro locais estudados (PXT- Pico X Topo; PXL- Pico X Lateral; TB- Terra Brava; CAV- Caveiro). Valores em **negrito (bold)** indicam forte associação ($\omega \geq 0,5$) ou exclusão ($\omega \leq -0,5$). A ausência de valores significa que o número de indivíduos de uma ou das duas espécies era inferior a 15.

Área (m ²)		<i>Juniperus/Laurus</i>	<i>Juniperus/Ilex</i>	<i>Juniperus/Erica</i>	<i>Laurus/Ilex</i>	<i>Laurus/Erica</i>	<i>Erica/Ilex</i>
1	PXT	-0,1	–	–	–	–	–
	PXL	0,0	0,2	0,1	-0,5	0,1	0,1
	TB	0,0	-0,1	–	-0,4	–	–
	CAV	–	0,2	–	–	–	–
9	PXT	0,2	–	–	–	–	–
	PXL	0,1	-0,1	0,1	-0,2	-0,4	0,3
	TB	0,3	0,1	–	0,4	–	–
	CAV	–	0,1	–	–	–	–
25	PXT	0,1	–	–	–	–	–
	PXL	-0,1	0,0	0,0	0,0	0,2	0,3
	TB	0,3	0,2	–	0,7	–	–
	CAV	–	0,7	–	–	–	–
56,25	PXT	0,4	–	–	–	–	–
	PXL	0,4	0	0,3	0	0,2	0
	TB	0,9	0,9	–	0,9	–	–
	CAV	–	0,3	–	–	–	–

Tabela 7.4. Relações espaciais, de acordo com o índice de Iwao (ω), entre adultos de *Juniperus* e juvenis da mesma e outras espécies arbóreas, nos seis locais estudados (PXT- Pico X Topo; PXL- Pico X Lateral; TB- Terra Brava; CAV- Caveiro; MA- Morro Alto; SB- Santa Bárbara). Valores em **negrito (bold)** indicam forte associação ($\omega \geq 0,5$) ou exclusão ($\omega \leq -0,5$). A ausência de valores significa que o número de indivíduos de uma ou das duas espécies era inferior a 15.

Área (m ²)		<i>Juniperus/ Juniperus</i>	<i>Juniperus/Laurus</i>	<i>Juniperus/Ilex</i>	<i>Juniperus/Erica</i>	<i>Juniperus/Frangula</i>
1	PXT	–	0,1	0,2	–	0,1
	PXL	0,2	0	-0,7	0,1	0,2
	TB	–	0	0,2	–	–
	CAV	0,1	–	0,1	–	–
	MA	0,1	–	–	–	–
	SB	-0,2	–	–	–	–
9	PXT	–	0,4	0,4	–	0,2
	PXL	-0,3	0,1	-0,3	0,1	0,2
	TB	–	0,5	0,8	–	–
	CAV	0,2	–	0,1	–	–
	MA	0,1	–	–	–	–
	SB	0,1	–	–	–	–
25	PXT	–	-0,1	0,6	–	0,0
	PXL	0,2	0,3	0,2	0,2	0,3
	TB	–	0,4	0,5	–	–
	CAV	-0,2	–	-0,1	–	–
	MA	0,3	–	–	–	–
	SB	0,1	–	–	–	–
56,25	PXT	–	-0,1	0,7	–	0,3
	PXL	-0,1	0,1	0,7	0,7	0
	TB	–	0,6	0,9	–	–
	CAV	0,3	–	0,6	–	–
	MA	0,2	–	–	–	–
	SB	0,2	–	–	–	–

Tabela 7.5. Relações espaciais, de acordo com o índice de Iwao (ω), entre adultos de *Laurus* e juvenis da mesma e outras espécies arbóreas, em três locais estudados (PXT- Pico X Topo; PXL- Pico X Lateral; TB- Terra Brava). Valores em negrito (*bold*) indicam forte associação ($\omega \geq 0,5$) ou exclusão ($\omega \leq -0,5$). A ausência de valores significa que o número de indivíduos de uma ou das duas espécies era inferior a 15.

Área (m ²)		<i>Laurus/Laurus</i>	<i>Laurus/Juniperus</i>	<i>Laurus/Ilex</i>	<i>Laurus/Erica</i>	<i>Laurus/Frangula</i>
1	PXT	-0,4	–	0,1	–	0,0
	PXL	-0,2	-0,5	0,1	-0,3	0,0
	TB	0	–	0	–	–
9	PXT	0,1	–	0,1	–	-0,3
	PXL	0,0	0,2	0,2	0,2	-0,1
	TB	0,3	–	0,4	–	–
25	PXT	-0,3	–	0,2	–	-0,3
	PXL	-0,1	-0,1	-0,1	0,0	0,3
	TB	0,4	–	0,3	–	–
56,25	PXT	0,0	–	0,1	–	0,0
	PXL	0,0	0,0	0,6	0,2	0,1
	TB	0,6	–	0,9	–	–

entre adultos de *Juniperus* e juvenis da mesma e de outras espécies (Tabela 7.4), verifica-se a ocorrência de várias associações fortes com os juvenis de *Ilex*, principalmente na Terra Brava. Também neste local, existem claras sobreposições espaciais com os juvenis de *Laurus*, aos 9 e 56,25 m². Os adultos de *Juniperus* e os juvenis de *Ilex* estão fortemente associados na maior escala analisada, em todas as comunidades em que ambas as espécies estão presentes. A única forte exclusão detectada ocorre, a curta distância, com os juvenis de *Ilex*, no PXL.

Os adultos de *Laurus* apresentam sobreposição da sua distribuição com juvenis da mesma espécie e de *Ilex*, na Terra Brava, a longa distância (Tabela 7.5). Neste último caso, a sobreposição ocorre igualmente e à mesma escala, no PXL. A única forte exclusão ocorre com juvenis de *Juniperus*, a curta distância no PXL. No que respeita aos adultos de *Ilex*, a sua distribuição sobrepõe-se, a distâncias mais longas, com a dos juvenis de *Laurus*, na TB e PXL (Tabela 7.6). O mesmo acontece relativamente aos juvenis da mesma espécie, na Terra Brava e no Caveiro. Os adultos de *Ilex* e os juvenis de *Juniperus* apresentam exclusão espacial a 1 m², no Caveiro. Verifica-se igualmente uma exclusão forte entre os adultos de *Erica* e os juvenis de *Ilex* às escalas de 1 e 9 m² no Pico X Lateral (Tabela 7.7). Pelo contrário, os adultos e juvenis de *Erica* possuem associações fortes nas maiores escalas.

Discussão

As florestas de *Juniperus-Laurus*, que se desenvolvem principalmente entre os 600-750 m de altitude, possuem a maior diversidade de espécies arbóreas. No entanto, nas florestas de *Juniperus-Ilex* verifica-se a existência de apenas quatro espécies (ocorrendo um decréscimo acentuado de *Laurus* e *Frangula*) e nos bosques de *Juniperus* e *Juniperus-Sphagnum* encontramos comunidades arbóreas dominadas em absoluto por *Juniperus*. As florestas de *Juniperus-Laurus* (do Pico Alto) e as florestas de *Juniperus-Ilex* (do Caveiro) podem ser consideradas como subtipos, respectivamente, das florestas hiper-húmidas

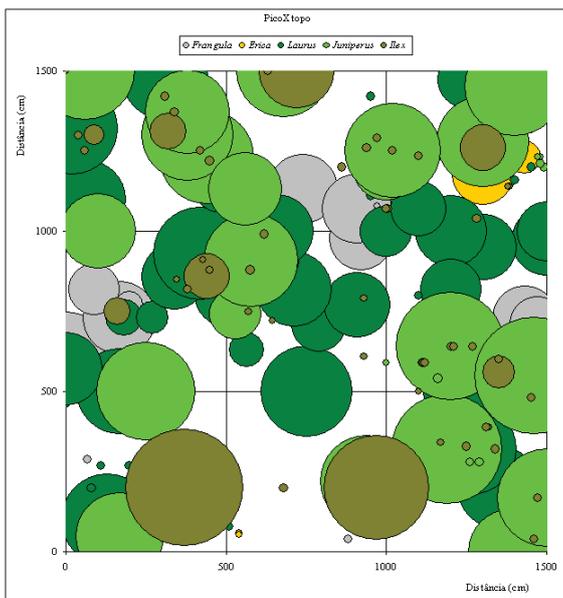


Figura 7.1. Distribuição espacial das espécies arbóreas numa floresta de *Juniperus-Laurus* localizada no topo do Pico X (PXT) (ilha Terceira). A dimensão relativa das circunferências é proporcional à largura relativa das copas. Os pontos mais pequenos representam a localização das plântulas e juvenis.

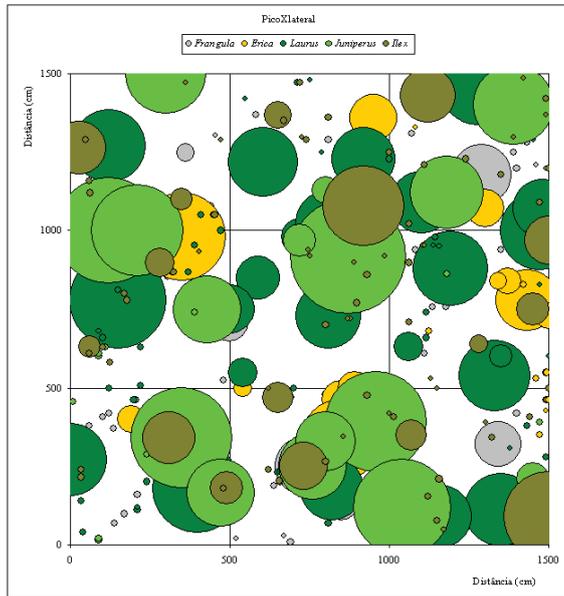


Figura 7.2. Distribuição espacial das espécies arbóreas numa floresta de *Juniperus-Laurus* localizada na vertente do Pico X (PXL) (ilha Terceira). A dimensão relativa das circunferências é proporcional à largura relativa das copas. Os pontos mais pequenos representam a localização das plântulas e juvenis.

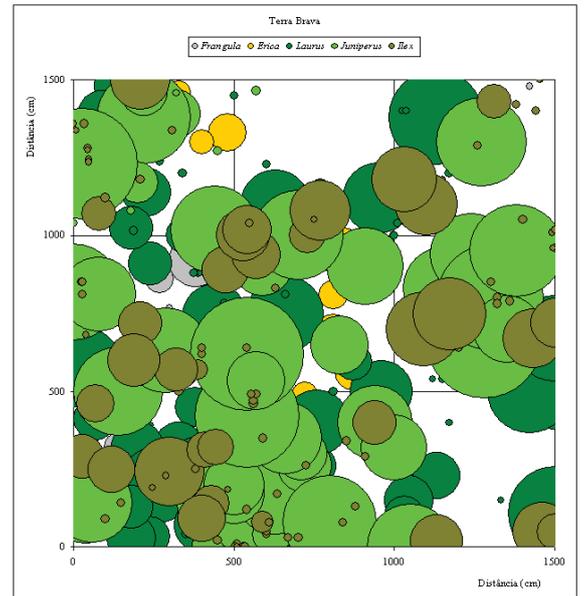


Figura 7.4. Distribuição espacial das espécies arbóreas numa floresta de *Juniperus-Ilex* localizada no Caveiro (CAV) (ilha do Pico). A dimensão relativa das circunferências é proporcional à largura relativa das copas. Os pontos mais pequenos representam a localização das plântulas e juvenis

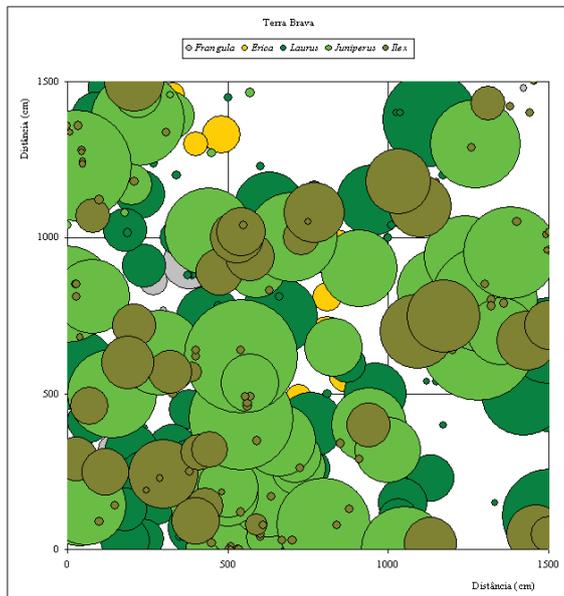


Figura 7.3. Distribuição espacial das espécies arbóreas numa floresta de *Juniperus-Laurus* localizada na Terra Brava (TB) (ilha Terceira). A dimensão relativa das circunferências é proporcional à largura relativa das copas. Os pontos mais pequenos representam a localização das plântulas e juvenis.

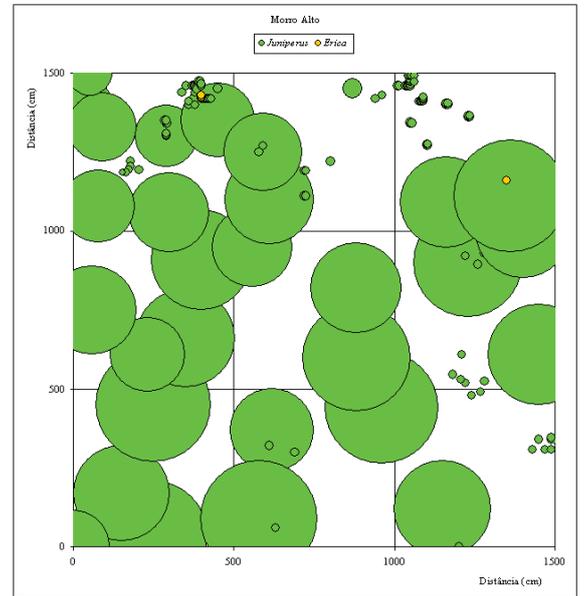


Figura 7.5. Distribuição espacial das espécies arbóreas num Bosque de *Juniperus-Sphagnum* localizado no Morro Alto (MA) (ilha das Flores). A dimensão relativa das circunferências é proporcional à largura relativa das copas. Os pontos mais pequenos representam a localização das plântulas e juvenis.

Tabela 7.6. Relações espaciais, de acordo com o índice de Iwao (ω), entre adultos de *Ilex* e juvenis da mesma e outras espécies arbóreas, em três locais estudados (PXL- Pico X Lateral; TB- Terra Brava; CAV- Caveiro). Valores em negrito (*bold*) indicam forte associação ($\omega \geq 0,5$) ou exclusão ($\omega \leq -0,5$). A ausência de valores significa que o número de indivíduos de uma ou das duas espécies era inferior a 15.

Área (m ²)		<i>Ilex/Ilex</i>	<i>Ilex/Juniperus</i>	<i>Ilex/Laurus</i>	<i>Ilex/Erica</i>	<i>Ilex/Frangula</i>
1	PXL	0,1	0,2	-0,3	0,1	0,0
	TB	0,0	–	0,1	–	–
	CAV	0,1	-0,8	–	–	–
9	PXL	0,0	-0,1	0,0	-0,2	-0,1
	TB	0,3	–	0,4	–	–
	CAV	0,2	0,1	–	–	–
25	PXL	0,0	0,3	0,4	0,3	0,0
	TB	-0,1	–	0,6	–	–
	CAV	0,4	-0,2	–	–	–
56,25	PXL	0,0	0,4	0,6	0,0	0,0
	TB	0,7	–	0,6	–	–
	CAV	0,8	-0,2	–	–	–

laurifólias e das florestas de *Ilex* (*sensu* Dias 1996). As florestas laurifólias estão associadas a condições de médio encharcamento e baixa/média exposição, permitindo a ocorrência de maior número de espécies arbóreas. No entanto, nas florestas de *Juniperus-Ilex*, o aumento do encharcamento provoca a diminuição de *Laurus* e *Frangula*, e nos bosques de *Juniperus* (de Santa Bárbara) e *Juniperus-Sphagnum* (do Morro Alto), associados, segundo Dias (1996), a situações de elevado encharcamento e exposição, a presença de outras espécies arbóreas, para além de *Juniperus*, é grandemente limitada. A ausência de *Erica* nas comunidades de maior altitude poder-se-á dever, para além do seu carácter pioneiro, à dificuldade que esta espécie tem de suportar elevado encharcamento (Dias 1996).

Por outro lado, o número de juvenis de *Juniperus* é maior nas comunidades com menor diversidade arbórea. Como vimos, em duas destas comunidades (florestas de *Juniperus-Ilex* e bosques de *Juniperus-Sphagnum*) esta espécie regenera de forma mais ou menos massiva após distúrbios de média ou grande escala. O elevado número de imaturos registados nestas duas comunidades deve-se precisamente ao facto de os quadrados de amostragem terem, em ambos os casos, interceptado parte de algumas clareiras. O mesmo aconteceu em Santa Bárbara, levando-nos a admitir que os bosques de *Juniperus* possuem uma dinâmica de mosaico, semelhante à das florestas de *Juniperus-Ilex* do Caveiro.

Distribuição espacial

Muitas espécies arbóreas, em vários ecossistemas florestais, apresentam distribuição agregada pelo

menos nos estados imaturos. Este tipo de distribuição pode resultar, principalmente entre plântulas e juvenis, da heterogeneidade espacial ou da dependência de clareiras para a regeneração. As necessidades micro ambientais podem variar de espécie para espécie e entre estados de desenvolvimento da mesma espécie. Desta forma, as diferenças na existência de condições micro ambientais adequadas, na floresta, para o crescimento e sobrevivência tende a provocar a agregação dos indivíduos nos locais mais adequados (Gratzer & Rai 2004; Manabe *et al.* 2000; Miyadokoro *et al.* 2003; Szwagrzyk & Czerwczak 1993; Taylor & Halpern 1991). A agregação de plântulas e juvenis pode também resultar do tipo de dispersão e chuva de sementes das espécies (Souza & Martins 2002). Por exemplo, concentrações de sementes e plântulas podem aparecer em locais onde os animais dispersores defecam frequentemente (van der Meer *et al.* 1998).

A elevada agregação evidenciada pelos juvenis de *Juniperus* e *Erica* parece resultar da sua dependência de clareiras para a germinação e recrutamento de novos indivíduos (ver Capítulo 4). De facto, e a título de exemplo, cerca de 93 % dos juvenis de *Juniperus* contabilizados nas seis áreas de amostragem encontravam-se em clareiras. Por outro lado, e uma vez que *Ilex* é uma espécie madura (que regenera na floresta), a agregação evidenciada pelos juvenis poderá dever-se à heterogeneidade espacial (e necessidades micro ambientais específicas) ou ao tipo de dispersão e chuva de sementes. O facto de *Laurus* formar um banco de imaturos, pode explicar a aleatoriedade da distribuição dos juvenis. No que respeita à *Frangula*, esta apresenta agregação nas distâncias mais curtas,

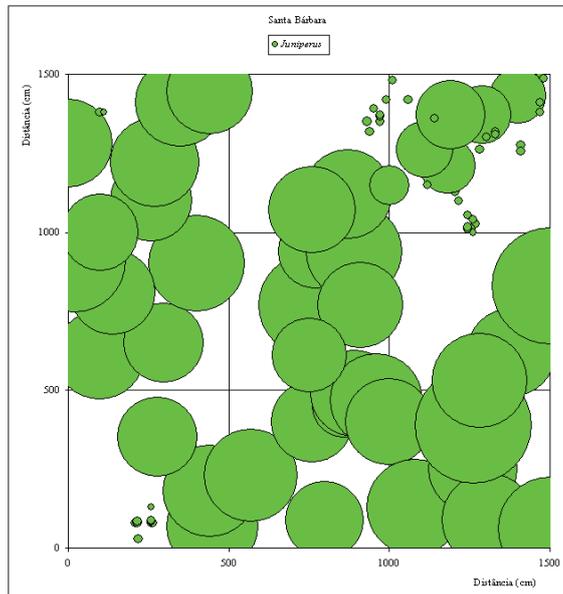


Figura 7.6. Distribuição espacial das espécies arbóreas num Bosque de *Juniperus* localizado na Serra de Santa Bárbara (SB) (ilha Terceira). A dimensão relativa das circunferências é proporcional à largura relativa das copas. Os pontos mais pequenos representam a localização das plântulas e juvenis.

o que significa que o banco de juvenis desta espécie possui uma distribuição mais localizada. O reduzido número de adultos e a consequente limitação na dispersão e chuva de sementes pode explicar este facto.

Um ponto comum na distribuição espacial dos juvenis das várias espécies (com excepção de *Laurus*) diz respeito à diminuição da agregação com o aumento da escala analisada. No caso de *Juniperus* e *Erica*, esta diminuição poderá ser explicada com o facto de, com o aumento da área, aumentar o número de clareiras, onde encontramos os juvenis desta espécie. Por outro lado, segundo Manabe *et al.* (2000), o aumento da escala aumenta igualmente o número de locais com condições micro ambientais favoráveis para uma dada espécie, o que pode explicar também a diminuição da agregação dos juvenis de *Ilex*. A diminuição da agregação com o aumento da idade (dimensão) das espécies tem sido observada por vários autores em diferentes comunidades (exs. Hoshino *et al.* 2001; Szwagrzyk & Czerwczak 1993; Takahashi *et al.* 2001). As influências negativas das espécies, particularmente a competição pelos recursos (processo dependente da densidade), tendem a causar distribuições espaciais mais regulares ao longo do tempo (Gratzer & Rai 2004).

No entanto, em muitos estudos realizados em florestas temperadas, sub-boreais e boreais as árvores

estavam distribuídas de forma agregada ou aleatória e raramente de forma regular (Szwagrzyk & Czerwczak 1993; Taylor & Halpern 1991). O padrão agregado pode ser devido às diferentes exigências ambientais dos indivíduos adultos das várias espécies, que tendem a causar segregação espacial entre elas (Gratzer & Rai 2004), contrariando o efeito da competição. Por outro lado, o padrão aleatório pode resultar da influência da mortalidade, resultante de processos independentes da densidade (exs. herbivoria, ataques de insectos, doenças) que podem mascarar, através da introdução de um elemento de aleatoriedade espacial, a influência da mortalidade induzida pela competição nos padrões de distribuição espacial (Szwagrzyk & Czerwczak 1993).

Os *Juniperus* adultos têm uma distribuição quase sempre aleatória, provavelmente devido à acção da competição inter específica, à medida que os indivíduos jovens crescem agregados, nas clareiras, juntamente com a influência de processos aleatórios independentes da densidade (ex. morte de indivíduos por doença). De facto, a distribuição espacial dos adultos resulta dos efeitos combinados de vários factores. No caso de *Juniperus*, a distribuição dos juvenis tende a causar agregação nos adultos mas, à medida que crescem, alguns indivíduos serão eliminados devido à competição pelos recursos, enquanto outros morrerão devido, por exemplo, a doenças, introduzindo factores tendentes a causar distribuições regulares e aleatórias, respectivamente. O resultado final desta interacção parece ser, na maior parte dos casos, a prevalência dos dois últimos factores. No entanto, podem ocorrer excepções como é o caso da Terra Brava, onde os adultos estão agregados nas maiores escalas analisadas, o que significa que os factores de agregação mantiveram uma influência preponderante nos adultos.

Os adultos de *Erica* mantêm uma distribuição agregada a 1 e 9 m². Esta é uma espécie pioneira muito restrita a clareiras, em todas as fases de desenvolvimento, sendo gradualmente substituída por outras árvores à medida que a clareira fecha, ao contrário de *Juniperus* que se mantém devido à sua elevada longevidade (ver Capítulo 4). Por outro lado, a diminuição da agregação nos adultos de *Ilex*, relativamente aos juvenis, sugere mais uma vez a acção da competição inter específica e de factores causadores de aleatoriedade na distribuição. No que respeita a *Laurus*, não se verificam grandes alterações nos padrões de distribuição espacial

Tabela 7.7. Relações espaciais, de acordo com o índice de Iwao (ω), entre adultos de *Erica* e juvenis da mesma e outras espécies arbóreas, no Pico X Lateral (PXL). Valores em negrito (*bold*) indicam forte associação ($\omega \geq 0,5$) ou exclusão ($\omega \leq -0,5$).

Área (m ²)		<i>Erica/Erica</i>	<i>Erica/Juniperus</i>	<i>Erica/Laurus</i>	<i>Erica/Ilex</i>	<i>Erica/Frangula</i>
1	PXL	0,1	-0,1	0,1	-1	0,1
9	PXL	0,2	-0,3	0,1	-0,5	0,2
25	PXL	0,6	-0,1	0,1	-0,1	0,4
56,25	PXL	0,5	-0,3	-0,1	0,2	0,3

dos juvenis para os adultos. Apesar de recrutar novos adultos apenas nas clareiras, o que constitui um factor de agregação, a capacidade de manutenção na floresta por propagação vegetativa, a acção da competição e da mortalidade independente da densidade podem contribuir para a distribuição aleatória dos adultos.

Relações espaciais

Na maior parte dos casos, a distribuição de adultos das várias espécies é independente nas escalas de 1 e 9 m². A excepção ocorre entre os adultos de *Laurus* e *Ilex*, no Pico X Lateral, à escala de 1 m², que exibem forte exclusão. Nas maiores escalas analisadas *Juniperus*, *Laurus* e *Ilex* possuem fortes associações positivas, na Terra Brava e Caveiro. Por outro lado, a análise das relações espaciais entre os adultos e juvenis da mesma e diferentes espécies revela também uma tendência para o aumento do número de fortes associações positivas com aumento da escala analisada. Segundo Manabe *et al.* (2000), esta tendência pode ser atribuída a um maior número de condições ambientais favoráveis às várias espécies, permitindo a coexistência de espécies com exigências ambientais diferentes.

Com excepção do PXL à distância de 1m, os juvenis de *Ilex* possuem alguma tendência para se associarem aos adultos de *Juniperus*. Sendo *Juniperus* a espécie arbórea dominante nas comunidades analisadas e uma vez que *Ilex* é uma espécie madura, é natural que esta última espécie apareça associada à primeira. No entanto, uma vez que os adultos destas espécies se distribuem (com algumas excepções) de forma independente, parece existir um aumento da competição inter específica com o aumento da idade e tamanho dos indivíduos. Por outro lado, os juvenis das espécies pioneiras (*Juniperus* e *Erica*) não apresentam qualquer associação com adultos das outras espécies, existindo um único caso em que adultos e juvenis de ambas estão associados (adultos de *Juniperus* e juvenis de *Erica*,

no PXL na maior distância analisada). Este comportamento único resulta do facto de os juvenis dessas espécies serem encontrados quase exclusivamente em clareiras.

Pelo contrário, por germinarem abundantemente na floresta, *Ilex* e *Laurus* apresentam muitos casos de associação de juvenis com adultos das mesmas espécies e com adultos de *Juniperus*, principalmente a longas distâncias. Os juvenis de *Frangula* não apresentam qualquer relação espacial com os adultos das outras espécies, o que constitui provavelmente um reflexo da chuva de sementes limitada e de um banco de imaturos mais restrito, relativamente a *Laurus*. Finalmente, há que destacar o comportamento único das relações espaciais dos adultos de *Erica* com os juvenis da mesma e outras espécies. De facto, esta é a única espécie cujos adultos não possuem qualquer associação positiva forte com os juvenis e adultos das outras espécies, exibindo forte exclusão a curtas distâncias relativamente aos juvenis de *Ilex*. Estes factos poderão ser o reflexo do carácter pioneiro de *Erica*, muito confinada a clareiras, possuindo assim forte associação com os seus próprios juvenis nas duas maiores escalas analisadas e forte exclusão com a espécie que possui uma estratégia de regeneração oposta à sua.

De uma forma geral, a organização espacial das espécies é a mesma, independentemente da comunidade. No entanto, as especificidades locais podem influenciar a distribuição e relações espaciais. Este facto é particularmente evidente na Terra Brava, onde ocorrem 58 % das associações espaciais detectadas. Por outro lado, neste local existe um padrão de aumento da agregação nos adultos de *Juniperus* e *Laurus*, e nos adultos e juvenis de *Ilex*. Isto significa que os factores de agregação (clareiras ou heterogeneidade ambiental) exercem uma influência mais forte na Terra Brava, relativamente aos outros locais.

Conclusões

Com exceção de *Laurus*, os juvenis das espécies arbóreas possuem uma distribuição majoritariamente agregada, mas as causas desta agregação dependem da espécie. A dependência de clareiras para a germinação e recrutamento de novos indivíduos de *Juniperus* e *Erica*, provocam a sua agregação naquelas aberturas do copado da floresta. No que respeita a *Ilex* a agregação dos juvenis pode ser explicada pela heterogeneidade ambiental e/ou pelo tipo de dispersão e chuva de sementes. A agregação a curtas distâncias de *Frangula* resulta provavelmente do reduzido número de adultos, que originam uma dispersão e chuva de sementes limitadas e bancos de imaturos localizados. A distribuição aleatória dos juvenis de *Laurus* parece ser o reflexo da sua estratégia de formação de bancos de imaturos.

Os adultos de *Ilex* e *Juniperus* possuem uma distribuição majoritariamente aleatória, provavelmente como resultado dos efeitos combinados da competição e da mortalidade, resultante de processos aleatórios independentes da densidade. *Erica* e *Laurus* não apresentam grandes modificações do tipo de distribuição espacial, entre juvenis e adultos. *Erica* mantém-se agregada a curtas distâncias, o que comprova a sua elevada dependência das clareiras. *Laurus* possui uma distribuição majoritariamente aleatória quer em juvenis, quer em adultos.

Erica é a única espécie cujos adultos não possuem qualquer associação positiva forte com os juvenis das outras espécies, exibindo forte exclusão relativamente aos juvenis de *Ilex*, a curtas distâncias. Os juvenis de *Ilex* possuem alguma tendência para se associarem aos adultos de *Juniperus*. No entanto, parece existir um aumento da competição entre aquelas espécies, com o aumento da idade e tamanho dos indivíduos.

Existe um padrão de aumento do número de fortes associações positivas com aumento da escala analisada, provavelmente devido ao aumento do número de condições micro ambientais favoráveis às várias espécies, permitindo a sua coexistência.

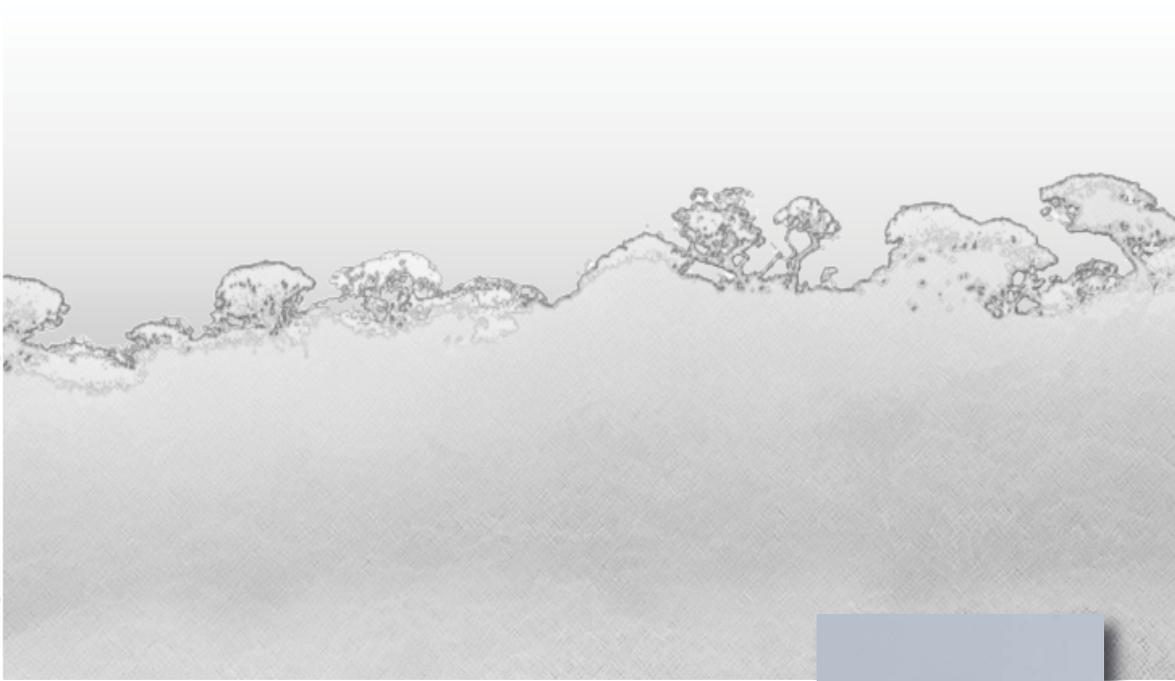
A organização espacial das espécies é em grande medida independente do tipo de comunidade. No entanto, factores locais relacionados com distúrbios e heterogeneidade ambiental podem modificar os padrões espaciais.

Referências bibliográficas

- Arévalo J. R. 1998. *Organización espacial y temporal de la Laurissilva de Anaga – Tenerife, Islas Canarias*. Tese de doutoramento. Universidade de La Laguna, Departamento de Parasitologia, Ecologia e Genética. La Laguna. Canárias. Espanha.
- Arévalo J. R. & Fernández-Palacios J. M. 2000. Spatial distribution and regeneration of *Laurus azorica* in a Laurel forest on Tenerife. *Proceedings IAVS Symposium*, pp: 87-89.
- Busing R. T. 1998. Composition, structure and diversity of cove forest stands in the Great Smoky Mountains: a patch dynamics perspective. *Journal of Vegetation Science* 9: 881-890.
- Crawley M. J. 1997. The structure of plant communities. In: Crawley M. J. (ed.), *Plant Ecology*, 2ª edição, pp. 475-531. Blackwell Science Ltd. Oxford, Reino Unido.
- Dias E. 1996. *Vegetação natural dos Açores. Ecologia e sintaxonomia das florestas naturais*. Tese de Doutoramento. Universidade dos Açores, Departamento de Ciências Agrárias. Angra do Heroísmo. Açores. Portugal.
- Dias E., Elias R. B. & Nunes V. 2004. Vegetation mapping and nature conservation: a case study in Terceira Island (Azores). *Biodiversity and Conservation* 13: 1519-1539.
- Elias R. B. & Dias E. 2004. Primary succession on lava domes on Terceira (Azores). *Journal of Vegetation Science* 15: 331-338.
- França Z., Cruz J. V., Nunes J. C. & Forjaz V. H. 2003. Geologia dos Açores: uma perspectiva actual. *Açoreana* 10 (1): 11-140.
- Gratzer G. & Rai P. B. 2004. Density-dependent mortality versus spatial segregation in early life stages of *Abies densa* and *Rhododendron hodgsonii* in Central Bhutan. *Forest Ecology and Management* 192: 143-159.
- Haase P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's *K*-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6: 575-582.
- He F., Legendre P. & La Frankie J. V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105-114.
- Hoshino D., Nishimura N. & Yamamoto S. 2001. Age, size structure and spatial pattern of major tree spe-

- cies in an old-growth *Chamaecyparis obtusa* forest, Central Japan. *Forest Ecology and Management* 152: 31-43.
- Ishikawa Y., Krestov P. V. & Namikawa K. 1999. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East. *Journal of Vegetation Science* 10: 439-448.
- Manabe T., Nishimura N., Miura M. & Yamamoto S. 2000. Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology* 151: 181-197.
- Matsuda Y. & Hijii N. 1998. Spatiotemporal distribution of fruitbodies of ectomycorrhizal fungi in an *Abies firma* forest. *Mycorrhiza* 8: 131-138.
- McDonald R. I., Peet R. K. & Urban D. L. 2003. Spatial pattern of *Quercus* regeneration limitation and *Acer rubrum* invasion in a Piedmont forest. *Journal of Vegetation Science* 14: 441-450.
- Miyadokoro T., Nishimura N. & Yamamoto S. 2003. Population structure and spatial patterns of major trees in a subalpine old-growth coniferous forest, central Japan. *Forest Ecology and Management* 182: 259-272.
- Morisita M. 1959. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Memoirs of the Faculty of Science of Kyushu University, Series E* 2 (4): 215-234.
- Rivas-Martínez S., Díaz T., Fernández-González F., Izco J., Loidi J., Lousã M. & Penas A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. Addenda to the syntaxonomical checklist of 2001. Part II. *Itinera Geobotanica* 15(2): 433-922.
- Self S. 1976. The recent volcanology of Terceira, Azores. *Journal of the Geological Society of London* 132: 645-666.
- Souza A. F. & Martins F. R. 2002. Spatial distribution of an undergrowth palm in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology* 164: 141-155.
- Szwagrzyk J. & Czerwczak M. 1993. Spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe. *Journal of Vegetation Science* 4: 469-476.
- Takahashi K., Homma K., Vetrova V. P., Florenzev S. & Hara T. 2001. Stand structure and regeneration in a Kamchatka mixed boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 12: 627-634.
- Tanouchi H. & Yamamoto S. 1995. Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district, southwestern Japan. *Vegetatio* 117: 51-60.
- Taylor A. H. & Halpern C. B. 1991. The structure and dynamics of *Abies magnifica* forests in the southern Cascade Range, USA. *Journal of Vegetation Science* 2: 189-200.
- van der Meer P. J., Sterck F. J. & Bongers F. 1998. Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical rain forest at Nouragues, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 14: 119-137.

Perfil duma floresta hiper-húmida de *Juniperus*, na zona de nevoeiros permanentes da Serra de Sta Bárbara (ED).



CAPÍTULO 8

Conclusões finais

Exemplar isolado de *Juniperus brevifolia*,
último exemplar de antigo bosque, na região
dos neveiros permanentes do Planalto dos
Graminhais, São Miguel (ED).



Conclusões finais

Estrutura das comunidades

O efeito da insularidade, as exigências ambientais das espécies, a competição e os distúrbios têm todos um papel importante na forma como são estruturadas as florestas de *Juniperus*. O efeito da insularidade reflecte-se no número limitado de espécies arbóreas naturais dos Açores (*Myrica faya*, *Picconia azorica*, *Laurus azorica*, *Juniperus brevifolia*, *Ilex azorica*, *Erica azorica*, *Frangula azorica*, *Dracaena draco*, *Prunus azorica* e *Taxus bacatta*). Por outro lado, as exigências ambientais das espécies resultam em limitações acrescidas ao número de espécies disponíveis para ocuparem as comunidades de montanha, principalmente nas florestas de *Juniperus-Ilex*, bosques de *Juniperus-Sphagnum* e bosques de *Juniperus*. De facto, o aumento das limitações impostas pelas condições

ou recursos ambientais diminui gradualmente, com o aumento da altitude, o número de espécies presentes no copado das florestas, sendo nas florestas de *Juniperus-Laurus* (situadas geralmente abaixo dos 750 m de altitude) que encontramos maior diversidade arbórea. Desta forma, a capacidade de suportar as condições de montanha constitui uma condição para que qualquer espécie seja dominante nas comunidades florestais. Como vimos, *Juniperus brevifolia* possui uma larga amplitude ecológica, que possibilita a sua ocorrência sob condições ambientais muito distintas e o seu papel dominante na maior parte das florestas de montanha, particularmente em condições de elevado encharcamento e exposição.

Ao longo deste trabalho encontrámos tam-

bém várias evidências de interações competitivas, principalmente nas florestas de *Juniperus-Laurus*. Nestas comunidades, a germinação de *Erica azorica* e *Juniperus brevifolia* e o recrutamento de novos adultos de *Laurus azorica* e *Frangula azorica*, são limitados pelas espécies dominantes do copado (*Juniperus brevifolia*, *Laurus azorica* e *Ilex azorica*). Nas florestas de *Juniperus-Ilex* os adultos destas duas espécies inibem a germinação das plântulas de *Juniperus brevifolia*. Nos bosques de *Juniperus-Sphagnum* encontramos um exemplo clássico de competição intra específica, em que os adultos de *Juniperus brevifolia* impedem o recrutamento de novos indivíduos da mesma espécie. Vimos ainda que as interferências competitivas poderão ser responsáveis por alguns dos padrões espaciais das espécies arbóreas das florestas de *Juniperus*. A competição inter específica será, aliás, responsável pela baixa frequência e abundância de *Juniperus brevifolia* nas zonas de média-baixa altitude, devido às limitações impostas à sua regeneração.

Juniperus brevifolia é uma espécie pioneira persistente, dependente de clareiras para a regeneração. Em condições de maior estabilidade a regeneração desta espécie está seriamente limitada pela presença de árvores da sua ou de outras espécies. No entanto, as comunidades de montanha estão sujeitas a vários tipos de distúrbio, bióticos e/ou abióticos, de pequena, média ou grande dimensão, que constituem fontes permanentes de instabilidade. De facto, todas as comunidades estudadas possuem, em diferentes graus, dinâmicas associadas a distúrbios. As florestas de *Juniperus-Laurus* possuem uma dinâmica de clareira, na qual a morte de pequenos grupos de árvores é responsável pela abertura de clareiras de pequena dimensão, que permitem a germinação e recrutamento de novos indivíduos de *Erica azorica* e *Juniperus brevifolia*. Da mesma forma, estas aberturas no copado garantem o recrutamento de novos adultos de *Laurus azorica* e *Frangula azorica*.

Nas florestas de *Juniperus-Ilex* o envelhecimento das populações, associado à acção de factores bióticos e/ou abióticos, origina a abertura de clareiras de médias dimensões, que possibilitam a regeneração de *Juniperus brevifolia* (dinâmica de mosaico) e aumentam a biodiversidade, devido à presença, nessas clareiras, de muitas espécies fotófitas que estão ausentes na floresta. Nos bosques de *Juniperus-Sphagnum* os deslizamentos de terra provocam a abertura de clareiras de grandes dimensões, onde se iniciam sucessões

primárias e secundárias, com o correspondente desenvolvimento de comunidades successionais (dinâmica de retalho). Este processo aumenta a diversidade de espécies e comunidades e possibilita a regeneração massiva de *Juniperus brevifolia*. Nos bosques de *Juniperus* da Serra de Santa Bárbara obtivemos também indícios de que a regeneração de *Juniperus brevifolia* ocorre em clareiras abertas pela morte de árvores adultas, o que pode constituir um tipo de dinâmica de mosaico.

Os nossos resultados demonstram que *Juniperus brevifolia* está perfeitamente adaptado às condições e recursos ambientais dos Açores. Para além de poder viver desde a costa até aos 1500 m de altitude, em locais com características climáticas, pedológicas e geológicas muito distintas, necessita de espaços abertos para regenerar, o que constitui uma adaptação óptima para uma planta que vive numa região tão frequentemente sujeita a distúrbios naturais. De facto, nos Açores a ocorrência de erupções vulcânicas, tempestades ou deslizamentos de terra, por exemplo, são eventos naturais comuns. As erupções vulcânicas têm ocorrido ao longo dos milhões de anos de existência do arquipélago até à actualidade, afectando as várias ilhas, em diferentes altitudes e com magnitudes variadas. Nas sucessões primárias despoletadas por estes distúrbios, *Juniperus brevifolia* desempenha em muitos casos um papel essencial como espécie pioneira.

Adicionalmente, as zonas de montanha são sujeitas frequentemente à acção de tempestades, particularmente nos locais com maior exposição ao vento, e deslizamentos de terra, em áreas de maior declive e precipitação. De facto, nas florestas situadas geralmente acima dos 800 m de altitude a magnitude dos distúrbios aumenta, relativamente às florestas de *Juniperus-Laurus*, atingindo o seu auge nos bosques de *Juniperus-Sphagnum*, onde se registam os níveis mais elevados de precipitação e exposição. Nestes bosques do Morro Alto, a ocorrência de deslizamentos é provavelmente o «preço a pagar» por existir uma comunidade florestal sob condições tão extremas de encharcamento e exposição, associados a declives muito acentuados. No entanto, este custo é compensado pelo benefício da regeneração da comunidade, apenas possível devido às características únicas de *Juniperus brevifolia*.

A principal consequência da acção dos distúrbios diz respeito à alteração dos parâmetros ambientais

e diminuição da força das interações competitivas, devido à morte dos indivíduos adultos que exerciam uma pressão competitiva através do controlo do acesso aos recursos (exs. luz, nutrientes e espaço) e modificação das condições micro ambientais (exs. temperatura e humidade no sub copado). A alteração dos parâmetros ambientais, resultante da acção dos distúrbios, favorece a regeneração daquelas espécies arbóreas que necessitam da libertação de recursos providenciada pela abertura de clareiras, para a germinação das plântulas e recrutamento de novos indivíduos a partir do banco de sementes (*Juniperus brevifolia* e *Erica azorica*), ou para o recrutamento de novos adultos a partir do banco de imaturos (*Laurus azorica* e *Frangula azorica*). A alteração das condições e recursos ambientais possibilita igualmente o estabelecimento (temporário) de espécies não existentes na floresta e até mesmo de novas comunidades.

Importância de *Juniperus brevifolia* na vegetação natural dos Açores

Acima dos 800 m de altitude *Juniperus brevifolia* assume um papel preponderante nas comunidades florestais, sendo mesmo a única espécie arbórea nos bosques de *Juniperus* e de *Juniperus-Sphagnum*. Assim, seria muito provável que na ausência desta espécie muitas áreas montanhosas dos Açores fossem ocupadas por matos ou prados de montanha. Esta ausência de coberto florestal resultaria necessariamente numa menor interceptação de nevoeiros, recarga de aquíferos e corpos de água livre e estabilização dos solos, assim como num aumento do risco de eutrofização de ribeiras e lagoas. Por outro lado, mesmo em algumas florestas onde não é a única espécie arbórea, a sua ausência teria resultados catastróficos. Nas florestas de *Juniperus-Ilex*, por exemplo, o declínio de *Juniperus brevifolia* tem como consequência o aumento da mortalidade e a diminuição da regeneração de *Ilex azorica*, devido provavelmente ao aumento da exposição e alteração das condições micro ambientais.

Embora o presente trabalho tenha incidido sobre comunidades florestais maduras, em estudos anteriores concluímos que *Juniperus brevifolia* é também uma espécie essencial em sucessões primárias e em sucessões secundárias antropogénicas. De facto,

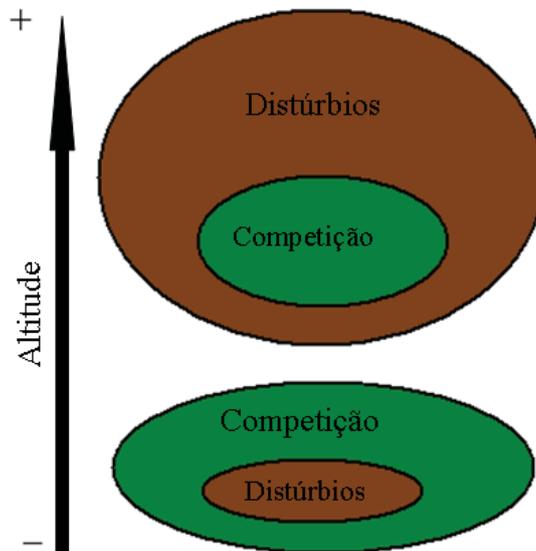


Figura 8.1. Esquema ilustrativo da importância relativa dos distúrbios e da competição na estruturação das florestas de *Juniperus*, em função da altitude: nas zonas de menor altitude a competição tem maior importância, mas à medida que a altitude aumenta a estrutura das comunidades está muito relacionada com a acção dos distúrbios.

a larga amplitude ecológica desta espécie reflecte-se também na capacidade que possui de colonizar substratos recentes, sendo uma das principais espécies *construtoras* de comunidades. Adicionalmente, *Juniperus brevifolia*, juntamente com *Erica azorica*, é muitas vezes a primeira espécie arbórea a recolonizar áreas onde o coberto florestal foi destruído, sendo assim também uma das principais espécies *reconstrutoras* das comunidades florestais açoreanas que foram alteradas pela acção do homem, principalmente acima dos 500 m de altitude. Por outro lado, nas zonas de maior altitude, acima do limite das árvores (*timberline*), esta é uma das espécies dominantes de muitos matos de montanha, principalmente até aos 1200 m.

Pelo exposto, parece-nos claro que *Juniperus brevifolia* é de facto uma espécie-chave das comunidades florestais de montanha dos Açores. O seu declínio teria consequências graves nos ecossistemas naturais, na qualidade e quantidade dos recursos hídricos, nos solos e na flora e fauna insulares. Actualmente, esta espécie e as comunidades por si dominadas são protegidas a nível regional e internacional. No entanto, muito tem de ser feito ainda ao nível da conservação das florestas de *Juniperus brevifolia*, de forma a garantir a protecção das comunidades naturais existentes e o restauro ecológico das comunidades degradadas.

Adicionalmente, as populações costeiras desta espécie devem merecer uma atenção especial devido ao facto de estarem extintas na maior parte das ilhas e das populações existentes serem na sua maior parte semi-naturais e ameaçadas pelas actividades humanas.

Em primeiro lugar, tem de existir uma protecção eficaz das comunidades florestais naturais e semi-naturais, algo que actualmente nem sempre se verifica. A título de exemplo, nas ilhas das Flores, Pico e Terceira continua a registar-se pastoreio de gado bovino e caprino em áreas protegidas. Na ilha do Pico observámos mesmo, em 2003, a destruição de manchas de floresta de *Juniperus*, em pleno Sítio de Interesse Comunitário, para implantação de pastagens. Em segundo lugar, devemos proceder ao restauro ecológico de comunidades degradadas, de forma a aumentar a área de floresta natural de montanha. Este restauro, em muitos casos, pode ser conseguido apenas com a remoção dos factores antropogénicos de perturbação. Na maior parte das ilhas, a eliminação do pastoreio, o controlo da herbivoria por parte do coelho e o controlo e remoção de infestantes, permitiria o restabelecimento natural da vegetação em muitas áreas. Em terceiro lugar, particularmente em algumas áreas das ilhas de São Miguel, Pico, São Jorge e Faial, poderá haver a necessidade de reintrodução de *Juniperus brevifolia* em algumas zonas muito degradadas, onde o restabelecimento natural seja mais difícil.

Nas ilhas de Santa Maria e Graciosa, onde as florestas de *Juniperus* foram totalmente destruídas, a reintrodução da espécie tem de ser realizada, pelo menos parcialmente, recorrendo a indivíduos provenientes de outras ilhas. Neste âmbito, teremos de ter em atenção as características genéticas das populações das várias ilhas, nomeadamente no que se refere à existência de diferenças entre ilhas ou grupos de ilhas, ou entre populações costeiras, de meia altitude e montanha. De facto, e a título de exemplo, as diferenças morfológicas detectadas neste trabalho são indicadoras de que poderão existir diferenças genéticas entre populações de diferentes altitudes. A introdução de exemplares da mesma e outras ilhas poderá igualmente ser necessária para a recuperação e aumento das áreas das populações costeiras desta espécie, que são hoje encontradas principalmente nas ilhas do Pico e Flores.

Finalmente, uma correcta gestão e conservação das florestas de *Juniperus* tem necessariamente de ser suportada por estudos científicos que permitam

uma compreensão detalhada do modo de funcionamento destas comunidades. O presente trabalho deve ser continuado, com a instalação de uma rede de quadrados permanentes que servirão de base para o acompanhamento da dinâmica das comunidades e confirmação dos modelos aqui apresentados. Esses quadrados deverão ser instalados em vegetação sucessional primária e secundária, assim como nas florestas de *Juniperus-Laurus*, de *Juniperus-Ilex*, bosques de *Juniperus* e de *Juniperus-Sphagnum*. Por outro lado, os estudos aqui desenvolvidos deverão ser alargados às florestas de média e baixa altitude, que sofreram um declínio ainda mais acentuado do que as florestas de montanha. Outros aspectos deverão também ser abordados, nomeadamente no que respeita ao estudo do modo de dispersão de *Juniperus brevifolia*. Neste âmbito, é essencial conhecer quais as principais aves dispersoras desta espécie, a sua distribuição, níveis populacionais e ciclo de vida. A conservação e ampliação das florestas naturais de *Juniperus* constituem certamente uma aposta, não apenas na melhoria da qualidade dos ecossistemas naturais, mas também da qualidade de vida de todos os que vivem e visitam os Açores.

Vista aérea sobre bosques de *Juniperus* e turfeiras de *Sphagnum* (ED).



ANEXO

CARTAS

