Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"

Efeito de variáveis locais e de paisagem nas características de comunidades de sub-bosque em florestas tropicais secundárias

Adriano Adinolfi Ito

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Ciências, Programa: Recursos Florestais. Opção em: Conservação de Ecossistemas Florestais

Piracicaba
2020

Adriano Adinolfi Ito
Bacharel em Ciências Biológicas

Efeito de variáveis locais e de paisagem nas características de comunidades de sub-bosque em florestas tropicais secundárias

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientadora:
Profa. Dra. **TERESA CRISTINA MAGRO LINDENKAMP**

Dissertação apresentada para obtenção do título de Mestre em Ciências, Programa: Recursos Florestais. Opção em: Conservação de Ecossistemas Florestais

Piracicaba
2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA – DIBD/ESALQ/USP

Ito, Adriano Adinolfi

Efeito de variáveis locais e de paisagem nas características de comunidades de sub-bosque em florestas tropicais secundárias / Adriano Adinolfi Ito. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2020.

70 p.

Dissertação (Mestrado) - - USP / Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".

1. Sub-bosque 2. Florestas secundárias 3. Regeneração natural 4. Ecologia de paisagem I. Título

Dedico a minha esposa, a minha filha e aos meus pais.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Profª Drª Teresa Cristina Magro Lindenkamp e ao Dr. Ricardo Gomes César.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

SUMÁRIO

RESUMO **7**

ABSTRACT **8**

1. INTRODUÇÃO **9**

2. OBJETIVOS **11**

2.1. Objetivo geral 11

2.2. Objetivos específicos 11

3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA **13**

3.1. Regeneração natural 13

3.1.1. Fatores locais que influenciam a regeneração natural 13

3.1.2. Fatores de paisagem que influenciam a regeneração natural 15

3.2. Classificações dos estágios sucessionais 16

3.3. Importância das florestas secundárias e transição florestal 18

3.4. Sub-bosque: estudos e padrões dos sub-bosques de florestas tropicais 20

4. MATERIAL E MÉTODOS **23**

4.1. Área de estudo 23

4.2. Delineamento experimental 24

4.2.1. Seleção das paisagens 24

4.2.2. Alocação de parcelas 24

4.3. Variáveis explicativas 27

4.3.1. Variáveis explicativas locais 27

4.3.2. Variáveis explicativas da paisagem 28

4.4. Seleção das variáveis explicativas 29

4.5. Variáveis respostas 30

4.6. Análise dos dados 31

5. RESULTADOS **33**

5.1. Comunidade do sub-bosque 33

5.2. Fatores locais e de paisagem afetando a abundância, riqueza e composição funcional da comunidade de sub-bosque 39

6. DISCUSSÃO **45**

6.1. Fatores que afetam a comunidade do sub-bosque 45

6.1.1. Abundância 45

6.1.2. Riqueza rarefeita e composição 46

6.1.3. Características funcionais 47

6.1.4. Similaridade entre indivíduos adultos e do sub-bosque 48

6.2. Implicações na conservação 48

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....51

REFERÊNCIAS..... 53

RESUMO

Efeito de variáveis locais e de paisagem nas características de comunidades de sub-bosque em florestas tropicais secundárias

No contexto da crescente demanda de restaurar os biomas brasileiros, a regeneração natural se apresenta como uma alternativa viável devido ao seu menor custo quando comparado com outras técnicas. No entanto, uma vez realizado o processo de regeneração, a dinâmica do sub-bosque de florestas secundárias é um fator determinante para a manutenção dessas florestas em longo prazo. O presente estudo analisou a comunidade do sub-bosque em florestas estacionais semidecíduas secundárias de diferentes idades na bacia do rio Corumbataí com o propósito de identificar as principais variáveis que afetam a abundância, diversidade e composição funcional. Foram amostrados todos os indivíduos com DAP entre 1 e 4,9 cm em 42 parcelas de 120 m², para identificar quais as variáveis explicativas que influenciam a i) riqueza, ii) abundância, iii) a porcentagem de indivíduos zoocóricos e iv) pioneiros e v) o índice de similaridade de Jaccard entre os indivíduos do estrato superior e a comunidade do sub-bosque. Foram gerados modelos lineares mistos, com as seguintes variáveis explicativas: uso anterior do solo (plantio de eucalipto ou pasto), idade, uso antrópico mais próximo (plantio de cana-de-açúcar ou pasto), cobertura florestal no entorno, distância do rio mais próximo, porcentagem de argila no solo, área basal dos indivíduos do estrato superior, distância da borda e porcentagem de serapilheira recobrindo o solo. Foram amostrados 1707 indivíduos, pertencentes a 41 famílias, 91 gêneros, distribuídos em 128 espécies e 15 morfoespécies. O sub-bosque apresentou maior número de indivíduos em áreas com maior porcentagem de argila no solo, regeneradas a partir de pastos abandonados e com plantio de cana-de-açúcar nas proximidades. Áreas regeneradas a partir de plantios de eucaliptos e com maior cobertura florestal no entorno tiveram maior porcentagem de indivíduos zoocóricos. Não foi encontrada nenhuma variável que explicasse a riqueza, a similaridade entre os indivíduos do estrato superior e o sub-bosque e a porcentagem de indivíduos pioneiros. Nossos resultados mostram que fatores locais e de paisagem atuam diferentemente no desenvolvimento de florestas secundárias em paisagens agrícolas, fornecendo assim bases para o manejo de áreas em processo de restauração.

Palavras-chave: Sub-bosque, Florestas secundárias, Regeneração natural, Ecologia de paisagem

ABSTRACT

Effect of local and landscape drivers on understory communities in second-growth tropical forests

In the context of the growing demand to restore Brazilian biomes, natural regeneration is a viable alternative due to its lower cost when compared to other techniques. However, once the regeneration process has been carried out, the understory dynamics of secondary forests is a determining factor for the long-term maintenance of these forests. The present study analyzed the understory community in secondary seasonal semideciduous forests of different ages in the Corumbataí river basin with the purpose of identifying the main variables that affect abundance, diversity and functional composition. All individuals with DBH between 1 and 4.9 cm in 42 plots of 120 m² were sampled to identify which explanatory variables influence the i) richness, ii) abundance, iii) the percentage of zoochoric individuals and iv) pioneers and v) the Jaccard similarity index between upper stratum individuals and the understory community. Linear mixed models were generated with the following explanatory variables: previous land use (eucalyptus or pasture planting), age, nearest anthropic use (sugarcane planting or pasture), surrounding forest cover , distance from the nearest river, percentage of clay in the soil, basal area of upper stratum individuals, edge distance and percentage of litter covering the soil. We sampled 1707 individuals, belonging to 91 genus, 41 families, distributed in 128 species and 15 morphospecies. The understorey had a larger number of individuals in areas with a higher percentage of clay in the soil, regenerated from abandoned pastures and with sugarcane planting nearby. Areas regenerated from eucalyptus plantations and with greater forest cover in the surrounding area had a higher percentage of zoochoric individuals. No variable was found to explain the richness, the similarity between upper stratum and the understory individuals and proportion of pioneer individuals. Our results show that local and landscape factors act differently in the development of secondary forests in agricultural landscapes, thus providing basis for the management of areas under restoration.

Keywords: Understory, Secondary forests, Natural regeneration, Landscape ecology

1. INTRODUÇÃO

Dada a perda de habitats naturais, a demanda de mecanismos legais e acordos internacionais, a necessidade de restaurar ecossistemas é crescente em diversos lugares do mundo. Muitas vezes esse processo representa um alto custo para proprietários e para o governo, tornando importante pesquisas que desenvolvam métodos menos onerosos. Dentre os principais métodos de restauração, a regeneração natural é umas das alternativas mais viáveis, já que em muitos casos os custos envolvem somente o cercamento e o isolamento da área de fatores de perturbação (HOLL; AIDE, 2011). A regeneração natural tem aumentado significativamente a cobertura florestal em diversas regiões do globo, devido principalmente ao abandono de atividades agropecuárias (FAO, 2016; LIU et al., 2015). Desta forma, o fomento da regeneração natural pode ser uma forma viável para alcançar metas internacionais de restauração, como as Metas de Aichi, onde o Brasil assumiu o compromisso de restaurar 15 % das áreas degradadas, a fim de contribuir para a mitigação das mudanças climáticas globais e combater a desertificação (CONVENTION ON BIOLOGICAL DIVERSITY, 2010).

Diversos fatores afetam a chance de florestas se estabelecerem sem intervenção humana, por exemplo, a proteção contra distúrbios, o uso anterior do solo, a declividade e a proximidade de remanescentes florestais e cursos d'água (CHAZDON; GUARIGUATA, 2016; JAKOVAC et al., 2015; MOLIN et al., 2017). O uso anterior do solo é um dos principais elementos para que a restauração florestal tenha êxito. Áreas em que houve a utilização de maquinário pesado e a exposição do solo durante longos períodos, possuem uma menor infiltração de água no solo e consequentemente diminuem as chances da restauração ter sucesso (LOZANO-BAEZ et al., 2018). O uso da terra ao redor também pode influenciar negativamente a recuperação de áreas antropizadas. O fogo advindo de pastos e plantações de cana-de-açúcar, contribui com a degradação dos fragmentos florestais e afeta negativamente a regeneração natural (FERRAZ et al., 2014), além disso a deriva de herbicidas também pode diminuir a regeneração de algumas espécies vegetais (MONQUERO et al., 2016).

Por outro lado, diversas áreas rurais no estado de São Paulo estão sendo abandonadas, permitindo que a regeneração natural aconteça, tornando-se um ambiente de estudo importante para o conhecimento do processo de sucessão florestal no contexto de dinâmica de uso do solo (LIRA et al., 2012). Segundo Farinaci e Batistella (2012), no estado de São Paulo essa regeneração natural, juntamente com a restauração ativa, faz com que o aumento da cobertura florestal supere as perdas por desflorestamento. No entanto, a sustentabilidade dessas comunidades florestais jovens depende da regeneração de indivíduos no sub-bosque que venham a substituir gradualmente as árvores de dossel conforme essas senescem. Por exemplo, algumas iniciativas de restauração

florestal fracassaram no passado por não conseguirem fomentar a regeneração de uma comunidade arbórea sob o dossel das árvores plantadas (BRANCALION; GANDOLFI; RODRIGUES, 2015). Indivíduos arbóreos adultos podem permanecer na comunidade florestal por décadas após a fragmentação, mesmo que as novas condições ambientais e regime de distúrbios sejam desfavoráveis para sua espécie (EWERS; DIDHAM, 2006). Dessa forma, os efeitos locais e de paisagem nas comunidades florestais secundárias (define-se floresta secundária, como florestas regeneradas a partir de corte raso (FINEGAN, 1992)) podem ter uma maior influência na comunidade vegetal do sub-bosque.

Nesse contexto, o presente estudo tem como principal objetivo identificar quais variáveis locais e de paisagem melhor explicam as características das comunidades de árvores e arbustos do sub-bosque em florestas secundárias de 11 a 46 anos estabelecidas em paisagens agrícolas. A partir dos resultados, espera-se contribuir na discussão sobre a conservação biológica e com os esforços para a restauração ecológica utilizando a regeneração natural.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

Identificar as variáveis locais (uso anterior do solo, idade do fragmento, serapilheira recobrindo o solo, porcentagem de argila no solo e área basal do estrato superior) e de paisagem (cobertura florestal, uso antrópico mais próximo e distância do rio mais próximo) que afetam as características da comunidade de sub-bosque de florestas secundárias em paisagens agrícolas e sua similaridade com a comunidade do estrato superior.

2.2. Objetivos específicos

- Identificar as variáveis que afetam a abundância do sub-bosque de florestas secundárias em paisagens agrícolas;
- Identificar as variáveis que afetam a riqueza do sub-bosque de florestas secundárias em paisagens agrícolas;
- Identificar as variáveis que afetam características funcionais (proporção de indivíduos pioneiros e zoocóricos) no sub-bosque de florestas secundárias em paisagens agrícolas;
- Identificar as variáveis que afetam a similaridade entre o sub-bosque e os indivíduos de dossel em florestas secundárias em paisagens agrícolas.

3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

3.1. Regeneração natural

A regeneração é um termo utilizado para descrever a recuperação da vegetação após um distúrbio, definida através da resiliência local, ou seja, a capacidade do sistema de retornar a um estado semelhante ao encontrado antes do distúrbio. A resiliência de cada área depende da escala frequência, intervalo e intensidade do distúrbio e da memória ecológica interna e externa (BENGTSSON et al., 2003; CHAZDON; ARROYO, 2013; SUN et al., 2013). A memória ecológica interna é influenciada pelo uso anterior do solo, presença do topsoil, matéria orgânica no solo, remanescentes de vegetação, incêndios frequentes e compactação do solo (CHAZDON; GUARIGUATA, 2016). Já a memória ecológica externa é influenciada pela quantidade e localização de fragmentos florestais e corredores biológicos na paisagem local e pela diversidade e abundância da fauna (CATTERALL, 2016; MCALPINE et al., 2016). Além da memória ecológica, a regeneração natural depende do tipo de bioma, podendo ocorrer de maneira rápida em biomas que possuem alta resiliência, como em florestas tropicais secas, as quais apresentam uma maior porcentagem de espécies dispersas pelo vento (diminuindo a dependência de dispersores) (EWEL, 1977; VESK; WESTOBY, 2004; VIEIRA; SCARIOT, 2006), além de um maior número de espécies com capacidade de rebrota (VESK; WESTOBY, 2004; VIEIRA; SCARIOT, 2006).

3.1.1. Fatores locais que influenciam a regeneração natural

A sucessão após distúrbios naturais de curta duração é iniciada rapidamente, ao contrário de áreas em que a agricultura foi praticada por longos períodos, onde a regeneração pode atrasar ou até mesmo estagnar (CHAZDON, 2014). O uso intensivo do solo pode comprometer a resiliência dos ecossistemas florestais, podendo levar a estados alternativos estáveis (CHAZDON; ARROYO, 2013; SCHEFFER et al., 2012) devido a inúmeros fatores, como a colonização por espécies exóticas invasoras (CHAZDON et al., 2003; HOLZ; PLACCI; QUINTANA, 2009). Já em áreas perturbadas que possuem fontes de sementes próximas e solos pouco perturbados, a sucessão geralmente ocorre de maneira rápida com pouca ou nenhuma estagnação (CHAZDON, 2003).

A regeneração natural ocorre de maneira rápida em locais onde não houve um uso prolongado e intenso do solo, devido à presença do banco de sementes, *topsoil* e raízes. A maioria das espécies pertencentes ao banco de sementes são do grupo das pioneiras (DENSLOW; GOMEZ DIAZ; SPIES, 1990), essas espécies podem agir como catalizadores nas mudanças microclimáticas,

facilitando a introdução e desenvolvimento de outras espécies (POTTHOFF et al., 2005). Apesar da maioria da regeneração advir das sementes (HALL; BARTON; BASKIN, 2010), raízes, bulbos e rizomas também são fontes de propágulos (TOZER; MACKENZIE; SIMPSON, 2012), podendo ser utilizados através da regeneração natural assistida na construção de sistemas agroflorestais e na restauração de áreas degradadas em regiões áridas (REIJ; GARRITY, 2016).

Outro fator que aumenta a probabilidade de ocorrer a regeneração natural é o grau de declividade, já que áreas agrícolas íngremes tendem a ser abandonadas, uma vez que não são favoráveis à ocupação e à produção agrícola (DE REZENDE et al., 2015; FREITAS; HAWBAKER; METZGER, 2010; SILVA et al., 2007; TEIXEIRA et al., 2009). Já regiões planas, sofrem maior pressão de desmatamento, dado que o transporte e a mecanização das lavouras são facilitados (FREITAS; HAWBAKER; METZGER, 2010; SILVA et al., 2007; TEIXEIRA et al., 2009). Essa relação foi identificada no estudo de Molin et al. (2017), onde foi calculada uma maior probabilidade de regeneração natural de florestas em áreas cultivadas com declividade maior que 15%, possivelmente causada pela mecanização de plantações de cana de açúcar.

O uso anterior do solo também tem um grande impacto na resiliência dos ecossistemas naturais e em alguns casos pode comprometer a sucessão ecológica sendo necessária uma intervenção mais ativa para que o processo volte a ocorrer. Uma das consequências do uso intenso do solo é a diminuição da quantidade de propágulos em uma determinada região (banco de sementes, rebrotas e plântulas) (HOLL; AIDE, 2011), como mostra o estudo de Jakovac et al. (2015), onde foi verificado uma diminuição da resiliência florestal com o aumento da intensidade do uso do solo na Amazônia brasileira. Um resultado similar foi encontrado por Souza, Gandolfi e Rodrigues (2018), onde foram identificadas maior regeneração e chuva de sementes em áreas abandonadas de citricultura em comparação a uma área de pasto abandonada de mesma idade. Essa diferença ocorreu devido às plântulas e indivíduos jovens terem mais dificuldade em colonizar pastagens abandonadas por causa da competição com gramíneas (HARDWICK et al., 1997; HOLL, 2002). O histórico de caça de grandes vertebrados também impacta na regeneração de ecossistemas. A caça desses animais pode influenciar a dispersão e predação de grandes sementes, alterando os padrões de herbivoria e modificando a composição de plântulas (STONER et al., 2007; WRIGHT et al., 2007).

A qualidade do solo é outro fator que pode afetar a composição e a rapidez da regeneração florestal (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001), em pastagens onde há uma alta declividade, por exemplo, a erosão causa uma diminuição na diversidade e abundância de esporos de fungos micorrízicos, prejudicando a assimilação de nutrientes pela maioria das espécies arbóreas (CARPENTER et al., 2001). Solos muito compactados também apresentam problemas na regeneração florestal, Lozano-Baez et al. (2018) identificaram uma menor permeabilidade do solo em áreas onde houve

o uso de maquinário pesado, dificultando a regeneração nessas áreas. O mesmo ocorreu no estudo de Moran et al. (2000), o qual verificou uma altura três vezes maior no dossel de florestas onde houve uma agricultura não mecanizada, em comparação a áreas onde houve a preparação mecanizada da terra.

As proporções de areia:argila, C:N e a concentração de P também têm um importante papel na composição das comunidades florestais sendo que pequenas variações desses componentes podem influenciar a trajetória sucessional de florestas tropicais secundárias (MARTINS et al., 2015). Incêndios podem ser outro fator de inibição da sucessão ecológica, áreas mais secas e com maior incidência de radiação solar são mais suscetíveis a esse fator de degradação (BURGAN; ROTHERMEL, 1984; CHUVIECO et al., 2002), um exemplo disso é o estudo de Rezende et al. (2015), onde foi identificada uma menor regeneração em áreas com incidência extrema de radiação solar (entre 1600 e 2000 kWh/m²).

3.1.2. Fatores de paisagem que influenciam a regeneração natural

Um dos fatores que mais influenciam a sucessão ecológica em áreas degradadas é a cobertura florestal próxima. A chuva de sementes advinda de florestas vizinhas e condições microclimáticas favoráveis fornecidas por elas podem facilitar a regeneração espontânea de novos fragmentos florestais (CHAZDON, 2008a; DEWALT; MALIAKAL; DENSLOW, 2003; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; HOLL, 1999; RODRIGUES et al., 2009; THOMLINSON et al., 1996). Molin et al. (2017) identificaram um maior surgimento de novas florestas na bacia do rio Piracicaba em áreas com até 100 m de distância de fragmentos florestais. Já no estado do Rio de Janeiro, os autores Rezende et al. (2015) verificaram uma distância de até 180 m. Além de ajudar na colonização de novas áreas, a cobertura florestal também tem um importante papel no enriquecimento de comunidades, como mostra o estudo de Jakovac et al. (2015), onde foi identificado uma maior riqueza e diversidade em florestas secundárias que possuem uma maior cobertura florestal.

A proximidade de estradas e centros urbanos afeta diretamente a regeneração natural, agindo como vetores para a ocupação humana, inibindo a regeneração e favorecendo o desmatamento (CABRAL; FREITAS; FISZON, 2007; FREITAS; HAWBAKER; METZGER, 2010; NAGENDRA; SOUTHWORTH; TUCKER, 2003; REZENDE et al., 2015; SOARES-FILHO et al., 2004). Rezende et al. (2015) verificaram uma menor regeneração em regiões até 5km de distância de áreas urbanas na cidade de Trajano de Moraes, no estado do Rio de Janeiro. No estudo de Molin et al. (2017), foi observado um maior desmatamento em áreas até 5 km de centros urbanos e de até 3 km de estradas principais. Em algumas regiões do Brasil, rios navegáveis também incentivam a

ocupação humana, aumentando desse modo o desmatamento (REZENDE et al., 2015). Porém, áreas marginais a rios, lagos e nascentes atualmente são protegidas por lei, isso faz com que a cobertura florestal seja maior em algumas regiões próximas a corpos d'água (TEIXEIRA et al., 2009).

A conectividade e o formato dos fragmentos florestais podem comprometer a sustentabilidade dos remanescentes florestais. O aumento do isolamento, a diminuição da área e a criação de bordas nos fragmentos afetam processos ecológicos e os organismos neles existentes, levando a uma diminuição de espécies de animais e de plantas, alterando a composição de toda a comunidade (HADDAD et al., 2015). O formato do fragmento também tem grande influência, pois formatos irregulares são mais suscetíveis ao efeito de borda em comparação a formatos mais compactos (EWERS; DIDHAM, 2007), podendo levar a extinção local de espécies de fim de sucessão e o favorecimento de pioneiras (EWERS; DIDHAM, 2006; HARPER et al., 2005; RIES et al., 2004). Já fragmentos mais conectados podem suportar um maior número de indivíduos e espécies, (MARTENSEN; PIMENTEL; METZGER, 2008) devido a (re)colonização (BROWN; KODRIC-BROWN, 1977), além de aumentarem a mobilidade da fauna dispersora de sementes (CHAZDON et al., 2009a; HARVEY et al., 2006).

Incêndios frequentes também podem comprometer a sucessão ecológica, e a quantidade de incêndios é diretamente afetada pela paisagem. O estudo de Armenteras, González e Retana (2013) mostrou uma maior frequência e quantidade de radiação vindos de incêndios em paisagens mais fragmentadas, com menor cobertura florestal e com maior quantidade de bordas. No mesmo estudo, foi verificada uma menor incidência de incêndios em áreas de reserva indígena e áreas protegidas em comparação a áreas com manejo integrado e outros tipos de uso, demostrando a influência do tipo de uso do solo. Além do fogo, outros fatores como a deriva de herbicidas, advinda principalmente pela pulverização aérea (MONQUERO et al., 2016), e espécies invasoras dispersas de áreas vizinhas podem comprometer a capacidade do sistema de se recuperar (HOLL; AIDE, 2011). No estudo realizado por Ferreira et al. (2017), a aplicação de 25% do uso recomendado de glifosato causou efeitos letais ou quase letais em algumas das espécies estudadas. Além disso, até 5% do herbicida aplicado pode ser depositado dentro de 2 m no interior das florestas e até 1% dentro de 10 m(GOVE et al., 2004).

3.2. Classificações dos estágios sucessionais.

A seguir apresentamos as classificações dos estágios sucessionais feitas por diferentes pesquisadores em diferentes décadas:

Bubowski (1965) – Primeiro estudo sobre o tema, serviu como base para as demais classificações, foram utilizadas 21 características para dividir a vegetação em três classes.

Estágio pioneiro: tem início entre um ano a três anos após o distúrbio, nesta fase são encontradas poucas espécies, com crescimento rápido, madeira com densidade baixa e intolerantes a sombra. Trepadeiras, arbustos e gramíneas ocorrem em grande densidade, porém sem a presença de epífitas.

Secundário inicial: após cerca de cinco anos de regeneração a segunda fase é iniciada. As pioneiras podem atingir até 10m de altura e diâmetro de 60cm, abaixo delas outro estrato começa a surgir. Devido ao sombreamento da área, algumas plântulas de espécies pioneiras e gramíneas morrem (CAPERS et al., 2005), árvores pioneiras que não atingem o dossel também não sobrevivem (CHAZDON; BRENES; ALVARADO, 2005).

Secundário tardio: inicia-se cerca de 20 anos após o distúrbio. Espécies não pioneiras começam a substituir espécies pioneiras no dossel. Essas árvores apresentam um ciclo de vida longo e na presença de luz crescem rapidamente, com algumas podendo se tornar emergentes em estágios futuros. Muitas espécies de vida longa nessa fase são decíduas, mesmo em florestas úmidas. A estrutura vertical da floresta se torna mais complexa, possuindo três estratos (emergentes, dossel e sub-dossel). A riqueza de espécies aumenta gradativamente devido principalmente ao surgimento de espécies de sub-bosque.

Clímax: entre 100 e 200 anos a floresta atinge o clímax, estágio estável porém não estático(BUDOWSKI, 1965). A floresta perde sua característica coetânea, pois árvores que estavam no dossel começam o morrer e abrir clareiras, iniciando novamente a regeneração. A riqueza de espécies é grande e o dossel é composto por espécies tolerantes à sombra, que são capazes de se regenerar no sub-bosque, estabilizando a composição de espécies. A maioria dos indivíduos apresentam madeiras com alta densidade e crescimento lento. Há uma alta riqueza e abundância de epífitas. Aumenta o número de espécies com sementes grandes e dispersas por mamíferos, aves e pela gravidade. Arbustos tolerantes à sombra possuem grande diversidade, porém baixa abundância. Outros autores já haviam discutido o conceito de clímax, como Whittaker, 1953.

Gómez-Pompa e Vázquez-yanes (1981) – Os autores acrescentaram dois estágios anteriores à fase das árvores pioneiras. O estágio inicial é dominado por plantas herbáceas, seguido por um curto período de dominância de arbustos. A presença ou não dessas fases depende do uso anterior do solo ou do distúrbio florestal. Em algumas florestas desmatadas onde não houve o cultivo, a regeneração de árvores pioneiras pode ter sido iniciada imediatamente após a derrubada das árvores, já em áreas onde houve uso intensivo e elevada frequência de incêndios, o domínio de gramíneas e samambaias pode retardar o progresso da sucessão (CHAZDON, 2014).

Finegan, 1996 e Guariguata e Ostertag (2001) – Os estágios sucessionais são organizados da seguinte maneira: herbáceo/arbustivo/trepador; estágio de árvores pioneiras de vida curta; estágio de pioneiras de vida longa; recrutamento de espécies tolerantes à sombra; estágio de floresta madura. Os autores enfatizaram a diferença entre pioneiras de vida longa e curta.

Chazdon, 2008 e Oliver e Larson (1996) – Os autores dividiram a sucessão em quatro estágios: estágio inicial da floresta; estágio de desbaste natural; estágio de reinício do sub-bosque; estágio de floresta madura. O quarto e último estágio só é atingido quando todas as espécies típicas das fases iniciais e intermediarias da sucessão forem substituídas por espécies tolerantes à sombra de fases tardias da sucessão ou espécies especialistas de clareira.

3.3. Importância das florestas secundárias e transição florestal

Devido à expansão da agricultura e a urbanização, diversas florestas tropicais ao redor do globo foram desmatadas ao longo das últimas décadas (CHICHILNISKY, 1994; LAMBIN et al., 2001; MEYFROIDT et al., 2014). Atualmente, cerca de 60% de todas as florestas do mundo são secundárias, regeneradas naturalmente, sendo que somente 32% das florestas são primárias (MORALES-HIDALGO; OSWALT; SOMANATHAN, 2015; FAO, 2015). Assim em regiões muito antropizadas, é extremamente relevante estudarmos as florestas secundárias, já que elas são praticamente as únicas florestas existentes.

Em 1992, o geógrafo Alexander S. Mather identificou um fenômeno comum em diversos países da Europa e nos Estados Unidos, a transição florestal. Nesses países, o autor verificou um aumento na formação de novas florestas (sejam elas regeneradas naturalmente ou plantadas) perante o desmatamento, havendo desse modo uma transição de perda para ganho na cobertura florestal (MATHER, 1992). Cada país tem sua peculiaridade a respeito desse fenômeno, causado por diversos motivos e em períodos distintos. Segundo Mather (1992), essa transição ocorreu nos países estudados devido, principalmente, à industrialização e mudanças socioeconômicas em áreas rurais.

A transição florestal pode ser explicada, principalmente pela mudança no uso e cobertura do solo. Essa mudança é o resultado da interação de diversos processos, os quais operam em várias escalas no espaço e no tempo. Esses processos são conduzidos por uma ou mais variáveis, que influenciam as ações dos agentes envolvidos na mudança do uso e cobertura do solo (VERBURG et al., 2002). As variáveis incluem fatores socioeconômicos, externos e biofísicos (KAIMOWITZ; ANGELSEN, 1998), por exemplo, fatores biofísicos como a fertilidade e a declividade do solo podem concentrar a agricultura em regiões mais férteis e planas, permitindo o reflorestamento em

áreas marginais, abandonadas pela agricultura (CRK et al., 2009; RUDEL; PEREZ-LUGO; ZICHAL, 2000; WRIGHT; SAMANIEGO, 2008); fatores socioeconômicos como êxodo urbano e o aumento das estradas podem diminuir reflorestamentos devido ao aumento do valor da terra (CRK et al., 2009; MACDONALD; RUDEL, 2005); fatores externos também podem influenciar na cobertura e uso da terra, como avanços tecnológicos, políticas governamentais e fatores institucionais (BARBIER; BURGESS; GRAINGER, 2010; IZQULERDO; DE ANGELO; AIDE, 2008)

No Brasil, durante as últimas décadas, a transição florestal foi observada em algumas regiões do estado de São Paulo, e no estado como um todo, o aumento da cobertura florestal teve como principais causas o abandono de áreas declivosas (MOLIN et al., 2017; SILVA; BATISTELLA; MORAN, 2016), ações governamentais e a demanda internacional por certificações (CALABONI et al., 2018). A região de Florianópolis, no estado de Santa Catarina, também apresentou um aumento florestal (BAPTISTA, 2008). Países tropicais também podem estar passando ou ter passado por essa transformação. Dados da FAO (2015) verificados por Keenan et al. (2015) demostram que entre os anos 1990 e 2015, 13 países apresentaram um aumento na cobertura florestal. Estudos na América Latina também verificaram a ocorrência desse fenômeno nas últimas décadas (AIDE et al., 2013; HECHT et al., 2006; REDO et al., 2012; SÁNCHEZ-CUERVO et al., 2012).

Florestas secundárias estão cada vez mais presentes em paisagens tropicais antropizadas (CHAZDON et al., 2009a; GARDNER et al., 2009; WRIGHT; MULLER-LANDAU, 2006), tornando, desse modo, um provável refúgio da biodiversidade e uma importante fonte de serviços ecossistêmicos essenciais (AVILA-PIRES et al., 2007; FERRAZ et al., 2014; FOLEY et al., 2007; GILROY et al., 2014; MELO et al., 2013) e de produtos florestais (CHAZDON; COE, 1999; FINEGAN, 1992; WADSWORTH, 1997). Apesar de haver diversos estudos sobre florestas secundárias, ainda há muitas lacunas a serem preenchidas. Pouco se sabe sobre o papel dessas florestas na conservação da biodiversidade (CHAZDON, 2014; MELO et al., 2013; PRACH; WALKER, 2011; VAN BREUGEL et al., 2013), são necessárias mais informações a respeito da abundância das espécies, metapopulações, dinâmica de paisagem e dispersão em habitats primários, secundários e em matrizes de habitats para diversas idades e históricos de uso da terra em diferentes táxons (BOWEN et al., 2007; CHAZDON et al., 2009a). Para Chazdon et al. (2007), faltam estudos que integrem múltiplas escalas espaciais, além disso, com exceção de alguns estudos a longo prazo sobre vegetação, os inventários taxonômicos são geralmente realizados uma única vez e predições de cronossequências não são testadas (CHAZDON et al., 2009b).

3.4. Sub-bosque: estudos e padrões dos sub-bosques de florestas tropicais

O sub-bosque é um importante ambiente nas florestas, pois a regeneração das espécies é influenciada diretamente pelas suas características. O estabelecimento de plântulas depende de fatores bióticos e abióticos, como a incidência de luz (RAICH; KHOON, 1990), umidade e nutrientes do solo (BREARLEY; PRESS; SCHOLES, 2003; ITOH, 1995), queda e cobertura de serapilheira (AIDE, 1987; HAMMOND, 1995; MOLOFSKY; AUGSPURGER, 1992), dispersão de sementes (HOWE; SCHUPP; WESTLEY, 1985; WEBB; PEART, 2001), predação de plântulas e sementes (HULME, 1996; MOLOFSKY; FISHER, 1993; NOTMAN; GORCHOV, 2001), ataques de patógenos e herbívoros (HULME, 1996; MOLOFSKY; FISHER, 1993; NOTMAN; GORCHOV, 2001) e competição de vegetação já estabelecida (DENSLOW; NEWELL; ELLISON, 1991).

Um dos eventos que altera a dinâmica das comunidades do sub-bosque é a abertura de clareiras, acarretando em um maior recrutamento de plântulas, devido à maior incidência de luz (BROKAW, 1985; DENSLOW, 1987; THOMPSON et al., 1998). Em florestas secundárias, a abertura de clareiras é menos frequente e o fechamento mais rápido (BEBBER et al., 2002; BROKAW, 1985; DUPUY; CHAZDON, 2006; HARMS; POWERS; MONTGOMERY, 2004). Além disso, o dossel é mais baixo e as copas das árvores estão mais próximas, dificultando a regeneração de espécies pioneiras; somente clareiras amplas ou causadas pela queda de uma árvore grande, aumentam a regeneração dessas espécies (DUPUY; CHAZDON, 2008).

A composição de espécies do sub-bosque também é influenciada pelas espécies do dossel, já que diferentes espécies afetam diferentemente a radiação solar, humidade do solo, profundidade de serapilheira e abertura do dossel (MEJÍA-DOMÍNGUEZ et al., 2011). Por exemplo, em florestas semidecíduas, espécies não tolerantes à sombra apresentam maior riqueza de espécies e número de indivíduos debaixo de copas de espécies decíduas, em relação a espécies perenes (SOUZA; GANDOLFI; RODRIGUES, 2014). Em florestas onde há homogeneidade de espécie no dossel, outros fatores influenciam a heterogeneidade ambiental, como variações interindividuais na arquitetura das copas e no tamanho das árvores, dinâmica de clareiras entre outras variações ambientais (RUNKLE, 2000).

Diferentes espécies que regeneram no sub-bosque possuem diferentes comportamentos. Espécies pioneiras que conseguem se estabelecer sob o dossel parcialmente sombreado crescem rapidamente para atingir o dossel. Elas o fazem formando folhas com uma área foliar grande com o mínimo de biomassa (POORTER, 2007) e uma alta concentração de nitrogênio nas folhas, permitindo um alto investimento em enzimas fotossintéticas (POORTER; EVANS, 1998), levando ao um alto ganho de carbono e crescimento (ELLIS; HUBBELL; POTVIN, 2000; POORTER;

BONGERS, 2006). Por outro lado, espécies tolerantes à sombra persistem debaixo do dossel até a formação de uma eventual clareira, isso se dá com o investimento de folhas bem protegidas e com uma baixa área foliar, desestimulando possíveis herbívoros e aumentando a durabilidade das folhas (COLEY, 1988), devido à baixa luminosidade nos sub-bosques essas espécies investem menos nitrogênio em rubisco (proteína presente nas plantas) e na capacidade fotossintética a fim de manter a respiração basal baixa (REICH, 2000).

A profundidade da serapilheira é outro fator que pode afetar a estrutura e a composição do sub-bosque, interferindo positivamente, diminuindo a temperatura do solo (ESTESO-MARTÍNEZ; GIL-PELEGRÍN, 2004), aumentando sua umidade (FACELLI et al., 1999) e diminuindo a detecção de sementes por predadores (MAKANA; THOMAS, 2005), e negativamente, em virtude da privação de luz e no enraizamento dificultado para as sementes acima dela (DAWS et al., 2005; VÁZQUEZ-YANES; OROZCO-SEGOVIA, 1992). O tamanho das sementes tem uma correlação com essas interferências. Sementes pequenas (a maioria são espécies especialistas de clareiras) sentem mais os efeitos negativos, diminuindo o recrutamento quando a serapilheira é profunda. Já sementes grandes (a maioria são espécies não especialistas de clareiras) sentem mais os efeitos positivos, aumentando o recrutamento quando a serapilheira é profunda (DUPUY; CHAZDON, 2008). Outra correlação é a abertura do dossel, Dupuy e Chazon (2008) identificaram menor recrutamento sem serapilheira com o dossel fechado e maior recrutamento sem serapilheira com o dossel aberto.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Área de estudo

Esta pesquisa tem como base o estudo feito na bacia hidrográfica do rio Corumbataí nos anos de 2014 a 2018 do projeto FAFESP número 15/51500-0. A bacia está localizada na região centro-oeste do estado de São Paulo, Brasil, entre os paralelos 22 º 04'46"S e 22º41'28"S e os meridianos 47º26'23"W e 47º56'15"W (Figura 1) e possui cerca de 170.000 ha (VALENTE, 2002). Essa região apresenta uma zona de transição entre a Floresta Estacional Semidecidual da Mata Atlântica e o Cerrado. A bacia drena as cidades de Corumbataí, Ipeúna, Rio Claro, Santa Gertrudes e parte dos municípios de Analândia, Charqueada, Itirapina e Piracicaba. O clima é do tipo Cwa (classificação de Köppen), com inverno seco e verão chuvoso. A temperatura média anual é de 21,7ºC, as médias mínimas são de 15,1ºC e máximas de 28,3ºC. A precipitação média anual é de 1.277,8 mm (LEB/ESALQ/USP, 2019). O desmatamento da região ocorreu majoritariamente no sec. XIX, causado pelo plantio de café, construção de ferrovias, olarias e serrarias (VICTOR et al., 2005). Valente e Vettorazzi (2003) identificaram que os principais usos da terra são criação de gado (44%) e plantação de cana-de-açúcar (26%) e somente 12% são florestas nativas.

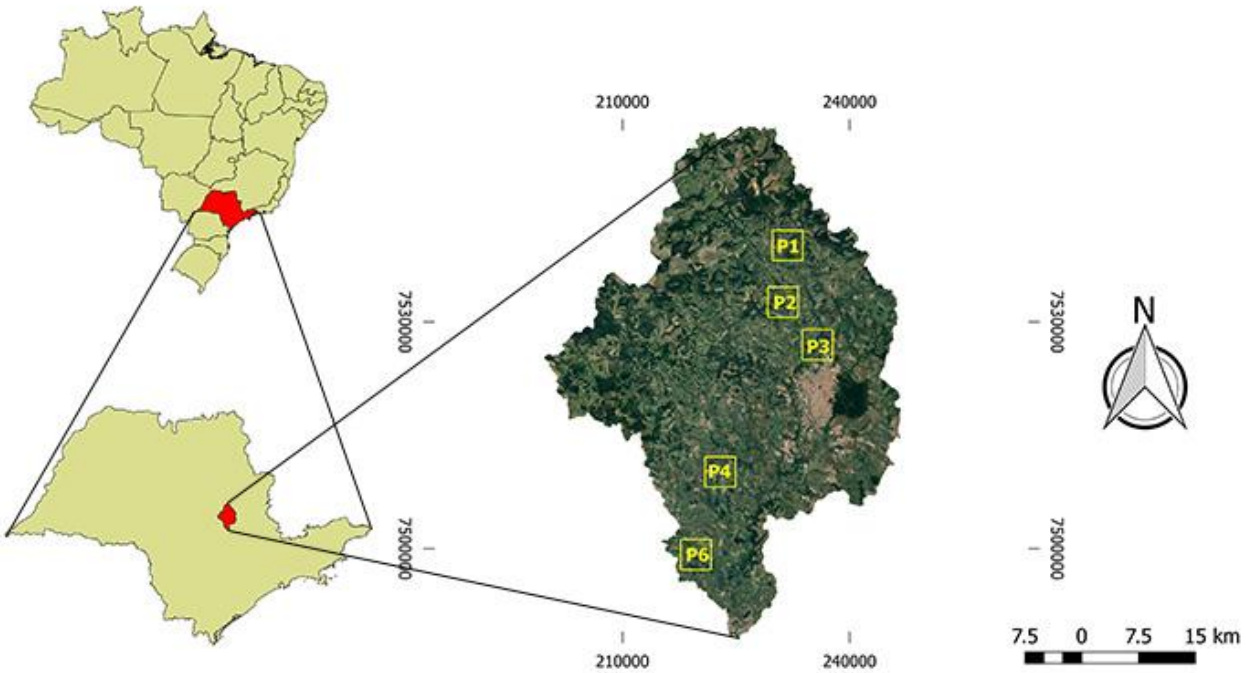

Figura 1. Localização da bacia do rio Corumbataí no Brasil e no estado de São Paulo e as cinco paisagens utilizadas no estudo, selecionadas por Ferraz et al., 2014.

4.2. Delineamento experimental

4.2.1. Seleção das paisagens

As paisagens utilizadas nesta pesquisa foram selecionadas em pesquisa feita por Ferraz et al. (2014), que tiveram como objetivo avaliar os serviços ecossistêmicos prestados por fragmentos da Mata Atlântica. A definição do tamanho e local das paisagens foi feita através da análise de variabilidade de diversidade com base no método desenvolvido por Pasher et al., 2013, selecionando desse modo, a grade de 16 km². A partir da qual foram selecionadas paisagens que possuíam pelo menos 10% de cobertura florestal nativa e pelo menos 70% de uso agrícola no ano de 2008. Ferraz et al. (2014) realizaram uma análise de janela móvel para identificar as paisagens que cumpriam os critérios anteriormente citados. Em seguida foram escolhidas aleatoriamente três paisagens na região norte e três na região sul, sem sobreposição. No presente estudo foram utilizados apenas cinco das seis paisagens (Figura 3) devido às dificuldades no acesso dos fragmentos florestais e por não haver parcelas que cumprissem os critérios de idade e de uso anterior estabelecidos para avaliação.

4.2.2. Alocação de parcelas

Dentro do escopo do projeto FAPESP número 15/51500-0 esta pesquisa instalou 42 parcelas em florestas secundárias regeneradas sem assistência humana (Figura 3), com dimensão de 20 x 45m (900m²) para a amostragem dos indivíduos do estrato superior com DAP ≥ 5cm. No centro delas, foram instaladas subparcelas de 4 x 30m (120m²) para a amostragem dos indivíduos entre 1<DAP<5 cm (referimos neste trabalho como "sub-bosque"). Do total das parcelas, 21 foram instaladas em áreas onde houve plantio de eucalipto anteriormente (Figura 2A) e 21 em áreas de pasto (Figura 2B). O estudo foi feito em áreas de Floresta Estacional Semidecidual. Devido à dificuldade de acesso em alguns dos fragmentos florestais, a distribuição das parcelas não foi a mesma para as diferentes idades, uso anterior do solo e entre as paisagens. Para evitar a pseudoreplicação, não foram amostradas duas parcelas com mesma idade e uso anterior do solo no mesmo fragmento. Todos os indivíduos amostrados seguindo os critérios acima foram identificados de acordo com a Angiosperm Phylogeny Group IV (APG IV). Para os indivíduos cuja identificação não foi possível em campo, foram coletadas partes da planta para posterior identificação no Herbário da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESA).

Figura 2. A- Floresta secundária a partir de plantio de eucalipto abandonado, **B-** Floresta secundária a partir de pastagem abandonada (Fonte: Vanessa de Souza Moreno)

Figura 3. Localização das parcelas para a amostragem das comunidades do sub-bosque em fragmentos regenerados naturalmente, sem auxílio humano, nas cinco paisagens (P1, P2, P3, P4 e P6) selecionadas por Ferraz et al., 2014.

4.3. Variáveis explicativas

4.3.1. Variáveis explicativas locais

Como variáveis explicativas locais utilizamos o uso anterior do solo, idade da floresta, porcentagem de argila no solo, área basal do estrato superior e a porcentagem de serapilheira recobrindo o solo.

- *Idade das florestas e uso anterior do solo*: Ferraz et al. (2014) utilizaram fotografias aéreas pancromáticas dos anos 1962, 1978 e 1995, imagens de câmeras pancromáticas de alta-resolução da CBERS para os anos 2000 e 2008 e imagens de satélites de 2015 da TerraColor 15m. César (2018) realizou o refinamento da idade das florestas através da interpretação visual de cartas topográficas de 1969, 1975 e 1979 e imagens de LANDSAT 5 e 8 entre os anos 1984 e 2015 para refinar a estimativa da idade das florestas. A idade das florestas variou entre 11 a 46,5 anos e os principais usos anteriores do solo foram pastagem e plantação de eucalipto (as florestas regeneradas a partir de cana-de-açúcar foram descartadas pois a área obtida foi desprezível).
- *Porcentagem de argila no solo*: foram coletadas três amostras (cada amostra foi composta por três sub-amostras, posteriormente homogeneizadas) por parcela com profundidade de 10cm utilizando um trado manual (Figura 5A), após as análises foram calculadas as médias das três amostras por parcelas.
- *Porcentagem de serapilheira recobrindo o solo*: foi calculada utilizando um quadrado de madeira de dimensões 1x1 m (1m²) (Figura 5B). A cada 5 m o quadrado foi posicionado no solo com contagem visual da porcentagem de serapilheira que cobria o solo, totalizando cinco medições por parcela, por último foi calculada sua média (Figura 4).

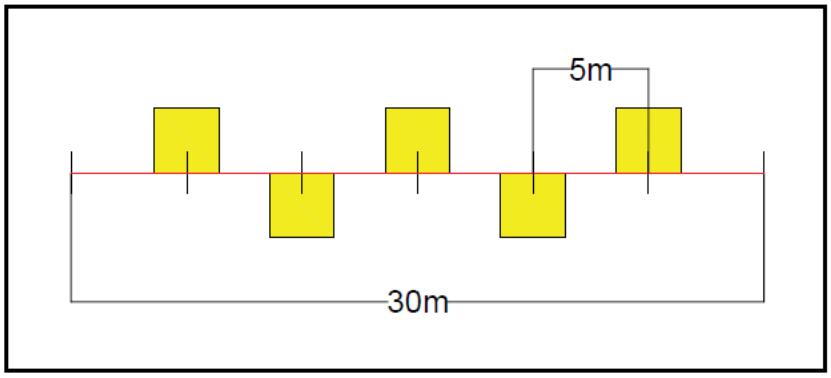

Figura 4. Representação do método amostral da porcentagem de serapilheira recobrindo o solo. Os pontos amostrais utilizados para as análises estão representados pelos quadrados amarelos. A linha vermelha representa o transecto que foi utilizado para a coleta dos dados da comunidade de sub-bosque.

Figura 5. A- Coleta das amostras de solo para o cálculo da porcentagem de argila, **B**- Quadrado de madeira utilizado para calcular a porcentagem de serapilheira recobrindo o solo (Fonte: Vanessa de Souza Moreno)

4.3.2. Variáveis explicativas da paisagem

Como variáveis explicativas da paisagem, foram utilizados o uso antrópico mais próximo, distância do rio mais próximo e a cobertura florestal nas áreas limítrofes, quantificadas por César (2018). Foi utilizado o software ArcGis 10.1 para o cálculo dessas variáveis.

- *Uso antrópico mais próximo*: foram utilizadas imagens dos anos de 2000, 2008 e 2015 para a classificação. Através da análise do vizinho mais próximo foi identificado o tipo de uso mais perto do centro das parcelas (cana-de-açúcar ou pastagem). Em duas parcelas houve mudança do uso da terra ao redor de pastagem para cana de açúcar depois de 2008 (parcelas 46 e 48). Devido a marcas de queimadas nas parcelas, causadas pela colheita de cana-de-açúcar, foi adotada cana-de-açúcar como classificação.
- *Cobertura florestal*: foi calculada a média da cobertura florestal desde o ano estimado do estabelecimento da floresta até o momento da obtenção dos dados (ano de 2016) em um raio de 1 km no entorno das parcelas, utilizando imagens de alta resolução dos anos 1962, 1978, 1995, 2000, 2008 e 2015.
- *Tamanho do fragmento*: foi calculada a média da área do remanescente entre o estabelecimento até o momento da coleta de dados. Florestas cortadas por rios, linhas de transmissões ou estradas maiores que 5 m foram considerados fragmentos diferentes.

- *Conectividade*: foi obtida para cada fragmento de acordo com o Índice Integral de Conectividade (SAURA; PASCUAL-HORTAL, 2007) no ano da coleta dos dados utilizando o plugin Conefor.
- *Distância do rio mais próximo*: foi estimada utilizando imagens dos corpos d'água da região de estudo obtidas por Ferraz et al., 2014. Foi calculada a distância do centro de cada parcela do rio mais próximo através da análise do vizinho mais próximo.

4.4. Seleção das variáveis explicativas

Para a seleção das variáveis, foi feita uma Análise de Componentes Principais (PCA), para evitar selecionar variáveis correlacionadas. A análise mostrou uma correlação alta entre as variáveis tamanho do fragmento, cobertura florestal e conectividade (Figura 6). Para facilitar a interpretação dos modelos e diminuir possíveis erros, foi selecionada somente a variável cobertura florestal, pois ecologicamente ela possui uma maior relevância. Como previsto pela literatura, a riqueza e o número de indivíduos de uma comunidade também estão correlacionados. A medida em que aumenta o esforço amostral, o mesmo acontece com o número de espécies (GASTON, 1996; MAGURRAN, 2004). Para evitar essa correlação, foi utilizado a riqueza rarefeita (Figura 7) para o número de espécies da parcela.

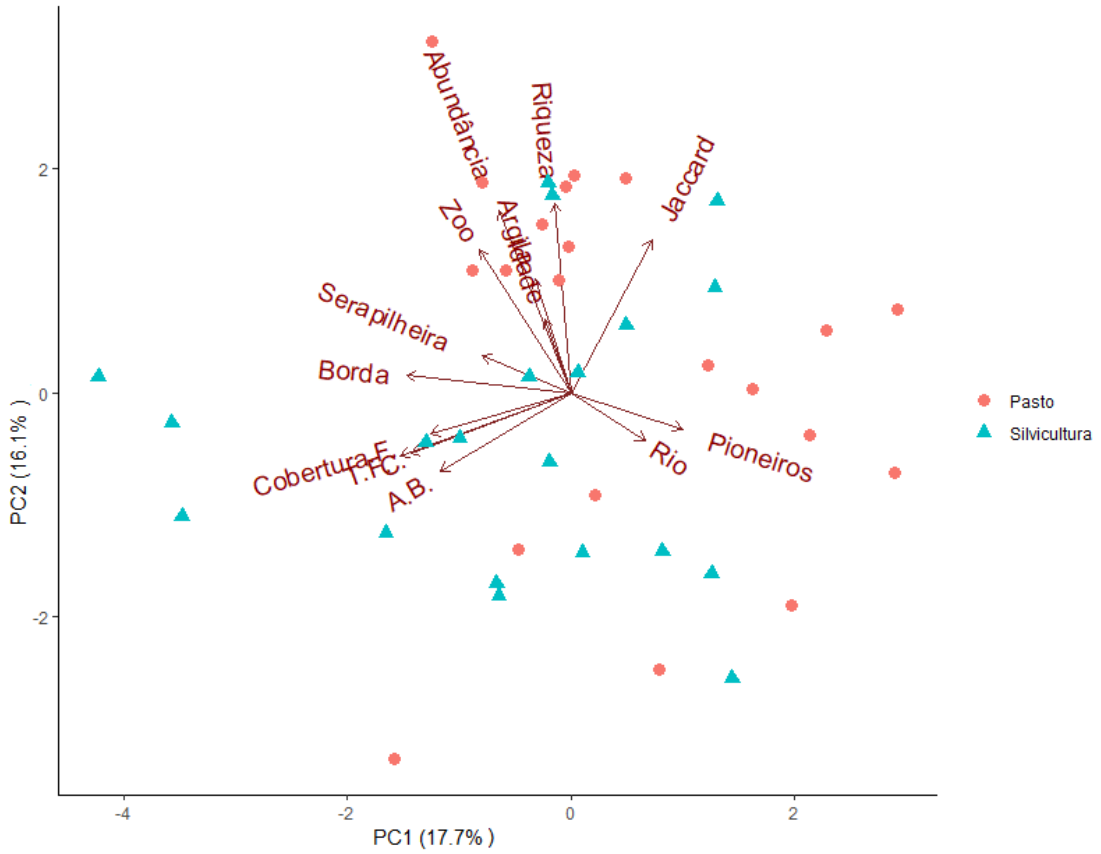

Figura 6. PCA, círculos vermelhos representam parcelas regeneradas a partir de pastos e triângulos azuis regeneradas a partir de plantios de eucalipto. **A.B.-** área basal dos indivíduos do estrato superior; **Abundância**- número de indivíduos por parcela; **Argila**- porcentagem de argila no solo; **Borda**- distância da parcela até a borda mais próxima do fragmento; **C.**- conectividade florestal da paisagem; **Cobertura F**.- cobertura florestal no entorno da parcela; **Idade**- idade do fragmento; **Jaccard-** índice de Jaccard entre os indivíduos do estrato superior e a comunidade do sub-bosque; **Pioneiros-** porcentagem de indivíduos pioneiros; **Rio-** distância do rio mais próximo; **Riqueza**- número de espécies identificadas por parcela; **Serapilheira**- porcentagem de serapilheira recobrindo o solo; **T.F.**- tamanho do fragmento onde a parcela foi instalada; **Zoo-** porcentagem de indivíduos zoocóricos.

4.5. Variáveis respostas

Como variáveis respostas foram utilizadas abundância e riqueza rarefeita dos indivíduos do sub-bosque (entre 1 e 4,9 cm de DAP), proporção de indivíduos pioneiros e zoocóricos do sub-bosque e o índice de similaridade de Jaccard entre os indivíduos do estrato superior (≥5 cm de DAP) e os indivíduos do sub-bosque.

- *Proporção de indivíduos pioneiros*: a divisão dos grupos sucessionais foi feita utilizando o critério proposto por Gandolfi, Leitão Filho & Bezerra (1995), as espécies foram classificadas como pioneiras, não pioneiras e de sub-bosque, para o cálculo foram excluídos os indivíduos não classificados conforme o grupo ecológico.

- *Proporção de indivíduos zoocóricos*: a classificação conforme a síndrome de dispersão foi dividida em anemocoria, zoocoria e autocoria (PIJL, 1982), para o cálculo foram excluídos os indivíduos não classificados conforme a dispersão.
- *Abundância*: definida pelo número de indivíduos na parcela. Foram incluídos indivíduos que não foram identificados ao nível de espécie.
- *Riqueza rarefeita:* Para a abundância não interferir na riqueza, foi calculado o número de espécies que cada parcela continha na curva de rarefação com 20 indivíduos (Figura 7). Oito parcelas foram descartadas pois continham menor número de indivíduos do que o estipulado. Foi utilizado o pacote vegan do software R 3.5.0., a função utilizada foi baseada em Hurlbert (1971). Para o cálculo da riqueza rarefeita foram consideradas as morfoespécies.

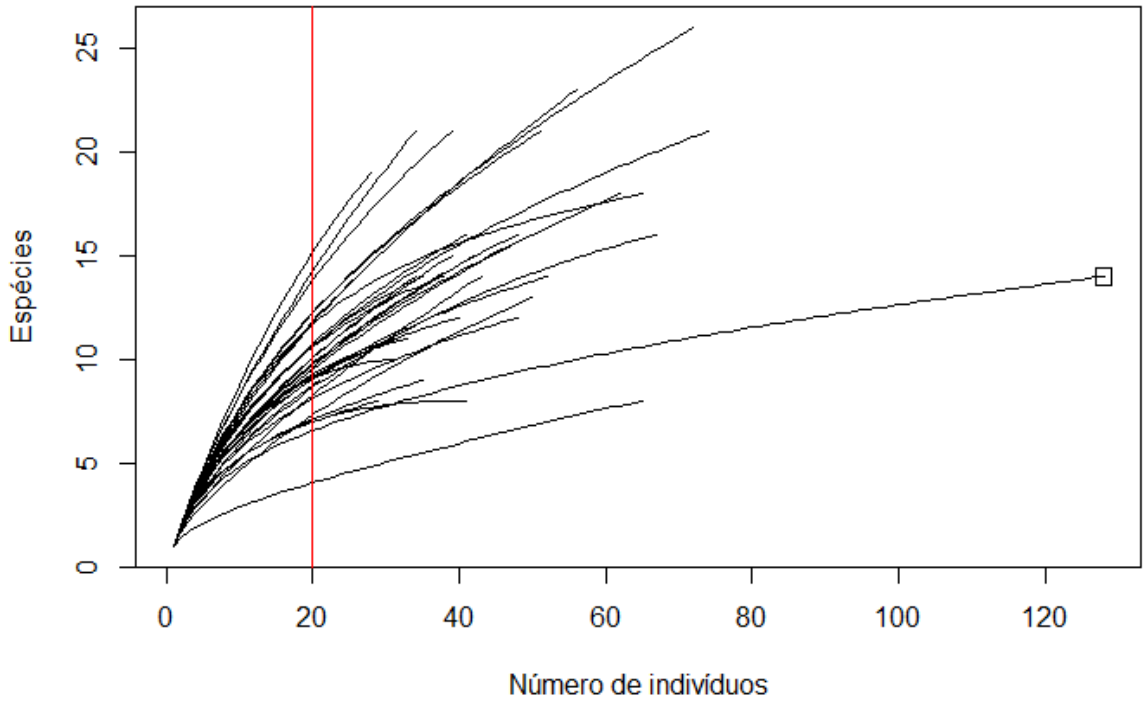

Figura 7. Curvas de rarefação de todas as 42 parcelas. A linha vermelha representa a quantidade de espécies que cada parcela possui com 20 indivíduos na curva de rarefação.

4.6. Análise dos dados

Foi realizada uma exploração preliminar dos dados através da Análise de Componentes Principais (PCA) de acordo com Hotelling (1933), para verificarmos se as amostras possuem agrupamentos e para analisarmos as interações das variáveis. Também foi feito um escalonamento

multidimensional não métrico (nMDS), com base em uma matriz contendo a similaridade de Jaccard entre os indivíduos de sub-bosque parcela a parcela. Ambas análises foram feitas utilizando o pacote vegan do software R 3.5.0.

Verificamos o efeito das variáveis explicativas locais e de paisagem em cada variável resposta da comunidade de sub-bosque. Foram gerados modelos lineares mistos (LMM) , utilizando a paisagem onde a parcela está inserida como fator aleatório (MOSCATELLI; MEZZETTI; LACQUANITI, 2012). Para cada variável resposta, foram consideradas todas as combinações possíveis entre as variáveis explicativas. Foi calculado o Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) (AKAIKE, 1974). A soma do peso de Akaike (wi) forneceu a importância de cada variável explicativa nos respectivos modelos. Os modelos foram classificados de acordo com o ΔAICci (AICci - AICc mínimo). Para cada variável resposta, foi gerado um modelo médio usando o subconjunto de todos os modelos ΔAICci ≤ 2, que nos forneceu a importância de cada variável explicativa no modelo médio, juntamente com seu erro padrão e estimativas de coeficientes. Caso o modelo nulo estivesse presente nos modelos ΔAICci ≤ 2 para alguma variável resposta, as variáveis explicativas não foram consideradas indicadores para tal.

As variáveis *dummy*, "uso anterior do solo" e "uso antrópico mais próximo" foram transformadas em numéricas. Para o "uso anterior do solo", as parcelas regeneradas a partir de pastos foram classificadas como "0" e as parcelas regeneradas a partir de plantações de eucalipto como "1". Já para o "uso antrópico mais próximo", as parcelas mais próximas a pastos foram classificadas como "0" e parcelas mais próximas a plantações de cana-de-açúcar foram classificadas como "1". Portanto os modelos nos darão como resultado o efeito da proximidade de plantios de cana-de-açúcar e o efeito da regeneração a partir de plantios de eucaliptos nos fragmentos florestais. Os resultados foram considerados significativos quando os intervalos de confiança não incluíram o zero. Os dados da proporção de indivíduos pioneiros foram normalizados através de raiz quadrada. Foi excluído um *outlier* para o cálculo dos modelos de abundância e um *outlier* para o cálculo dos modelos de proporção de indivíduos zoocóricos.

5. RESULTADOS

5.1. Comunidade do sub-bosque

Foram contabilizados 1707 indivíduos arbustivo-arbóreos com DAP entre 1 e 4,9, com uma média de 40,6 ± 22,8 indivíduos por parcela e com uma densidade média de 3386,9 ± 1898,4 indivíduos/ha. Foram identificadas 128 espécies e 15 morfoespécies (9 classificados até o nível de gênero e 6 até família), pertencentes a 41 famílias e 91 gêneros. Por falta de material vegetativo e/ou reprodutivo 34 indivíduos não foram identificados. A média de espécies por parcela foi de 13,9 ±5,5.

As espécies mais abundantes foram *Trichilia clausseni* (11,24% do total de indivíduos), *Casearia sylvestris* (5,62%), *Guarea macrophylla* (4,92%), *Allophylus edulis* (4,21%) e *Trichilia elegans* (3,57%) (Figura 7). Foram amostrados somente um indivíduo em 32 espécies (representando 22,1% do total das espécies identificadas), dois indivíduos em 17 espécies (11,7%) e três indivíduos em 10 espécies (6,9%) (Figura 7). 98 espécies no estrato superior não foram amostradas no sub-bosque e 34 espécies do sub-bosque não foram amostradas no estrato superior (das 34 espécies não amostradas no estrato superior e presentes no sub-bosque, 8 são especialistas de sub-bosque).

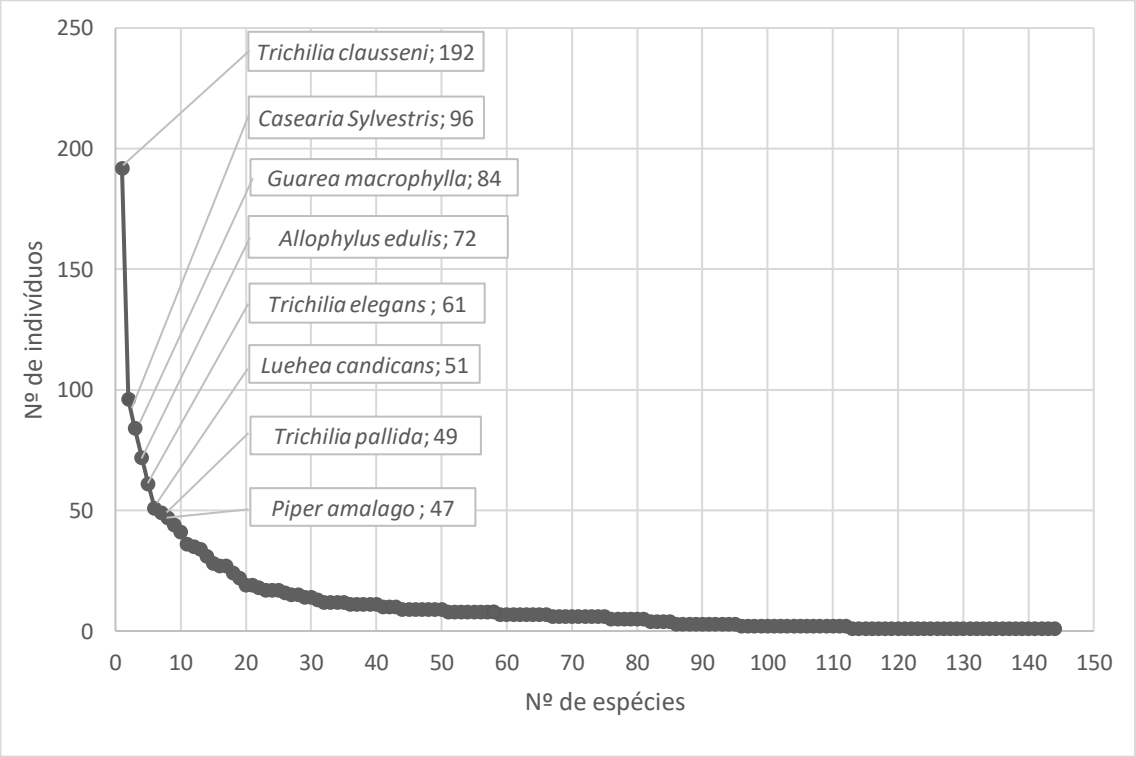

Figura 8. Diagrama de Whittaker das espécies do sub-bosque (indivíduos com 1 a 4,9 cm de DAP), contendo o nome das cinco espécies mais abundantes.

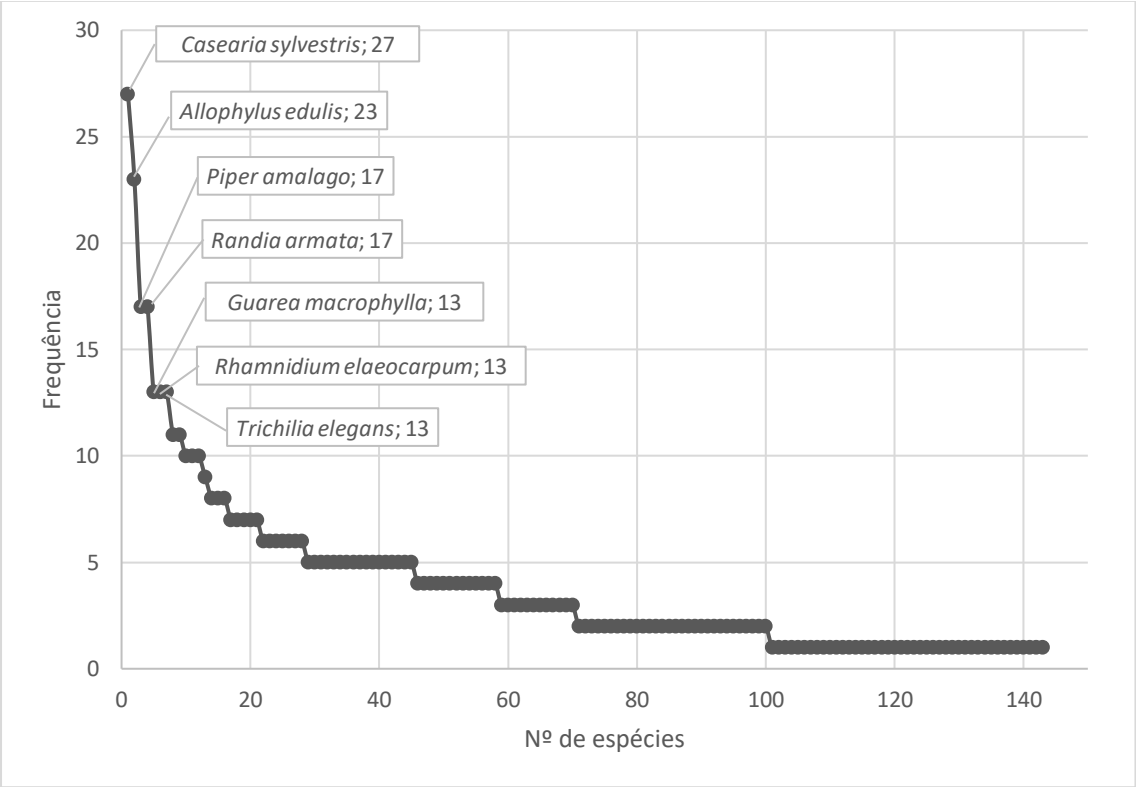

Figura 9. Diagrama da frequência das espécies do sub-bosque, contendo o nome das sete espécies mais frequentes.

As famílias com maior número de indivíduos foram Meliaceae (440 – 25,8% do total de indivíduos), Myrtaceae (245 - 14,4%), Fabaceae (168 – 9,8%), Salicaceae (121 – 7,1%) e Sapindaceae (89 – 5,2%) (Figura 10). As famílias que apresentaram mais espécies foram Myrtaceae (21), Fabaceae (20), Meliaceae (9), Rubiaceae (8) Malvaceae (7), Rutaceae (7) e Euphorbiaceae (7). No total 17 famílias tiveram somente uma espécie representante (41,5% do total das famílias, Figura 11).

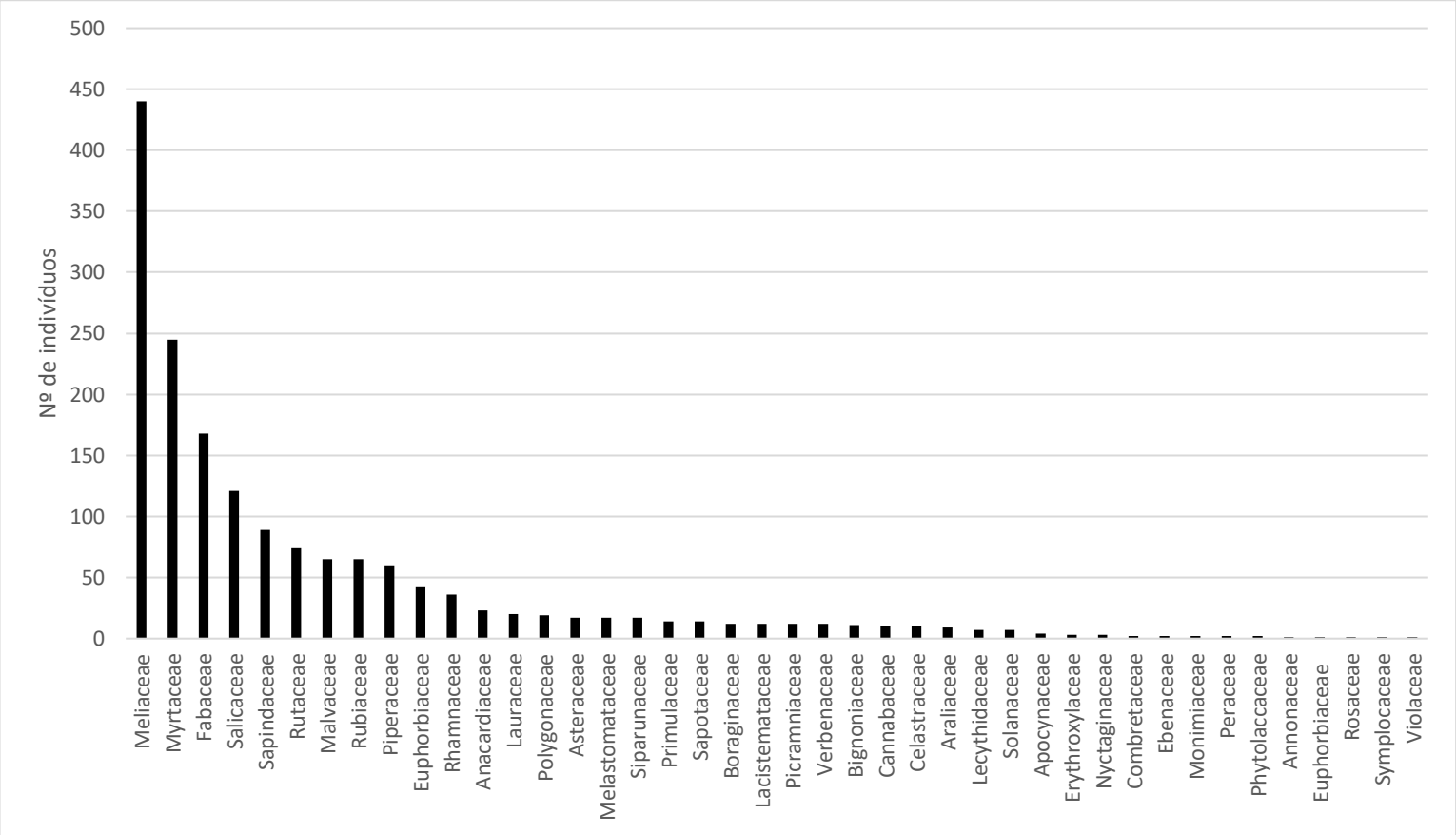

Figura 10. Número de indivíduos do sub-bosque por família botânica.

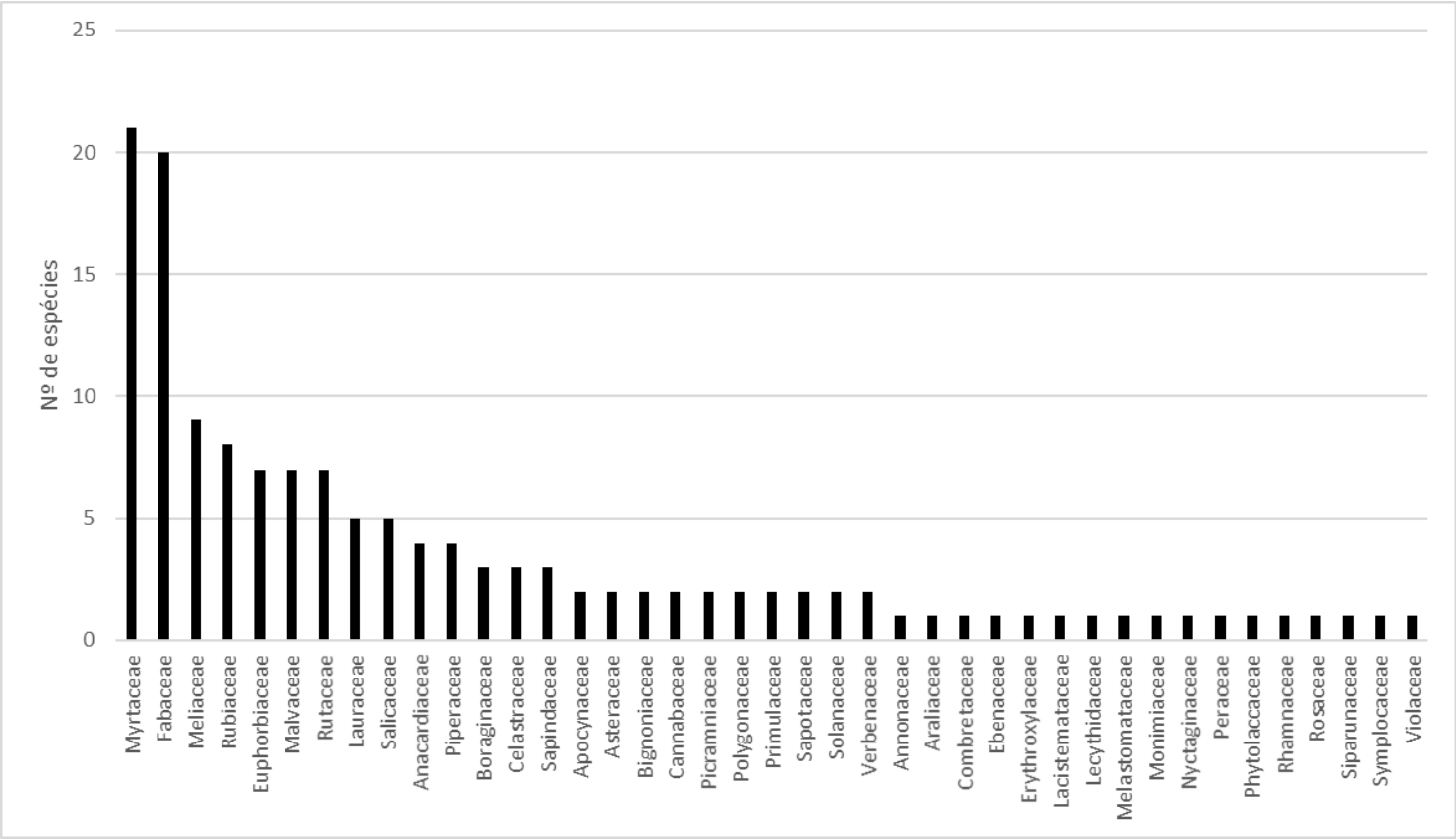

Figura 11. Distribuição das espécies do sub-bosque entre as famílias botânicas

As espécies com maiores frequências (quantidade de parcelas contendo a espécies) foram *Casearia sylvestris* (27 - 64,3%), *Allophylus edulis* (23- 54,8%), *Randia armata* (17 – 40,5%) e *Piper amalago* (17 – 40,5%) (Figura 8). *Trichilia clausseni* teve alta dominância em duas parcelas, sendo que na parcela 18 foram contabilizados 53 indivíduos e na parcela 22, 49 indivíduos. Essa dominância pode ser vista na Tabela 1, já que essa espécie apresentou uma grande quantidade de indivíduos, porém uma baixa frequência.

Tabela 1. Lista das espécies mais abundantes no sub-bosque e seus respectivos números de indivíduos e frequência

Espécies	Total de indivíduos	Frequência (%)
Trichilia clausseni C.DC.	192	23.8
Casearia sylvestris Sw.	96	64.3
Guarea macrophylla Vahl	84	31.0
Allophylus edulis (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	72	54.8
Trichilia elegans A.Juss.	61	31.0
Luehea candicans Mart. & Zucc.	51	23.8
Trichilia pallida Sw.	49	26.2
Piper amalago L.	47	40.5
Eugenia paracatuana O. Berg	44	21.4
Trichilia catigua A.Juss.	41	11.9
Rhamnidium elaeocarpum Reissek	36	31.0
Eugenia pyriformis Cambess.	35	19.0
Randia armata (Sw.) DC.	31	40.5
Citrus spp.*	28	23.8
Eugenia florida DC.	27	26.2

*Espécies exóticas

Foram contabilizados 77 indivíduos exóticos (correspondendo a 4,5% do total de indivíduos), dentre esses indivíduos foram identificadas oito espécies (correspondendo a 5,5% do total das espécies): *Citrus* spp., *Psidium guajava*, *Tecoma stans*, *Mangifera indica*, *Syzygium* sp., *Leucaena leucocephala*, *Syzygium cumini*, *Melia azedarach* (Tabela 2). Apesar de 21 parcelas estarem localizadas em florestas estabelecidas após o plantio de eucalipto, não foi contabilizado nenhum indivíduo regenerante desse gênero. As duas espécies exóticas mais abundantes, *Citrus* sp. e *Psidium guajava*, representam 67,5% do total de indivíduos exóticos e ambas espécies são dispersas por animais.

Tabela 2. Listas das espécies exóticas no sub-bosque e seus respectivos números de indivíduos e frequência

Espécies	Total de indivíduos	Frequência (%)
Citrus spp.*	28	23.8
Psidium guajava L.*	24	11.9
Tecoma stans (L.) Juss. ex Kunth*	10	7.1
Mangifera indica L*	6	4.8
Syzygium sp.*	4	2.4
Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit*	2	2.4
Syzygium cumini (L.) Skeels*	2	2.4
Melia azedarach L.*	1	2.4

*Espécies exóticas

Quanto à síndrome de dispersão de sementes, foram contabilizadas 95 (63,3% do total das espécies) espécies zoocóricas, 30 (20%) anemocóricas, 13 (8,7%) autocóricas e 12 (8%) espécies não foram classificadas devido a não identificação ao nível de espécies (Figura 12A).

Em relação às classes sucessionais, foram contabilizadas 75 (51,4%) espécies não pioneiras, 25 (17,1%) espécies de sub-bosque, 22 (15,1% do total das espécies) espécies pioneiras e 24 (16,4%) espécies não foram classificadas devido à falta de informação na literatura ou não foram identificadas no nível de espécie (Figura 12B).

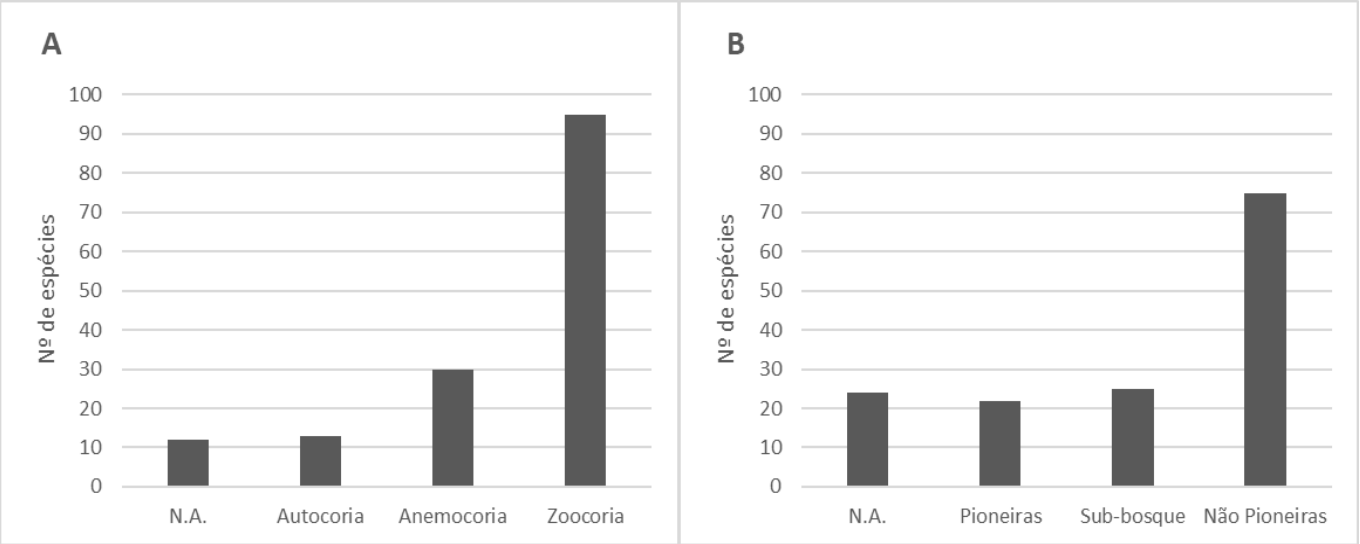

Figura 12. A - Distribuição das espécies do sub-bosque entre os tipos de dispersão. As espécies sem classificação sucessional, por falta de literatura, foram classificadas como N.A.. **B**- Distribuição das espécies do sub-bosque entre as classes sucessionais. As espécies sem classificação por dispersão, por falta de literatura, foram classificadas como N.A..

Os NMDS's gerados não formaram agrupamentos (Figura 13). A paisagem, o uso anterior a regeneração do solo, o uso antrópico mais próximo e a idade dos fragmentos não interferiram na composição do sub-bosque dos fragmentos estudados.

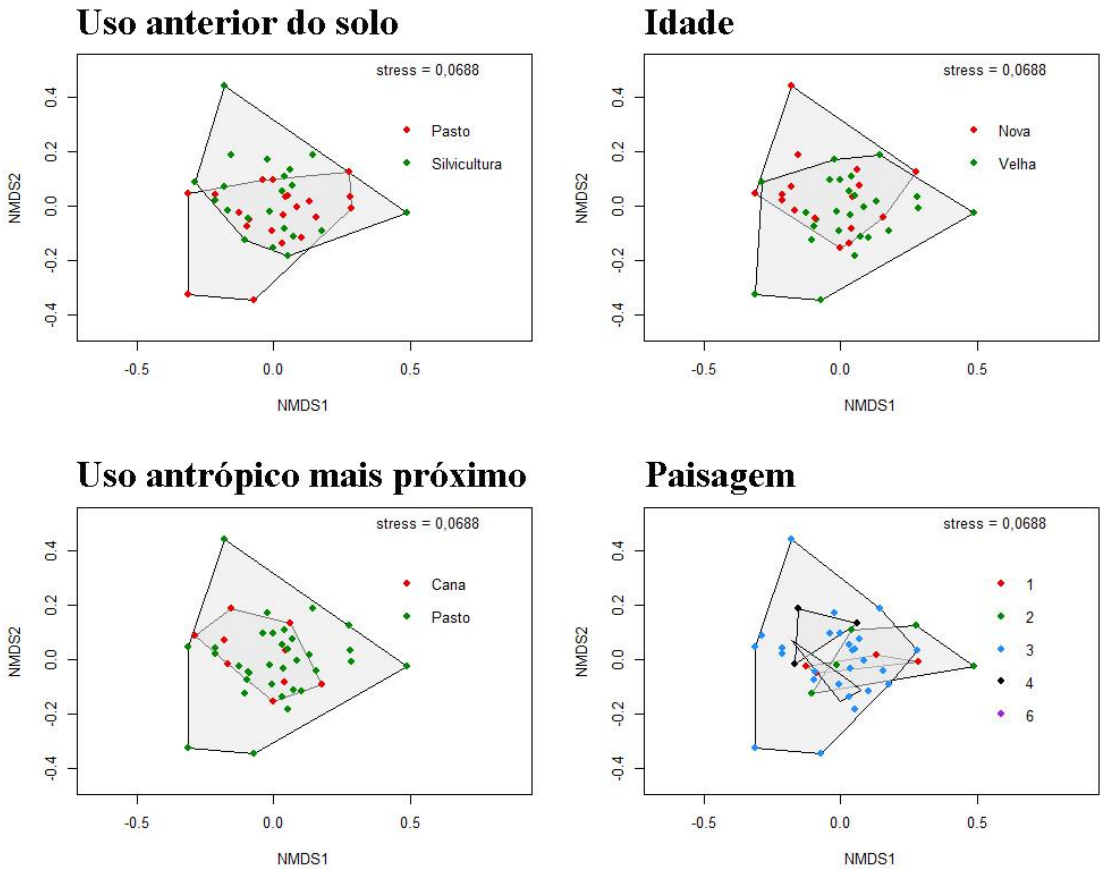

Figura 13. Gráficos NMDS da composição de espécies, utilizando a similaridade de Jaccard. **Uso anterior do solo-** as parcelas foram separadas conforme o uso anterior do solo antes do estabelecimento das florestas; **Idade-** as parcelas foram separadas de acordo com a idade das florestas (Nova, entre 11 e 20 anos; Velha, acima de 20 anos); **Uso antrópico mais próximo-** as parcelas foram separadas de acordo com o uso antrópico mais próximo; **Paisagem-** as parcelas foram separadas de acordo com a paisagem há qual ela está inserida, conforme a Figura 1.

5.2. Fatores locais e de paisagem afetando a abundância, riqueza e composição funcional da comunidade de sub-bosque

Para o cálculo do modelo médio foram utilizados os modelos da Tabela 3. A abundância do sub-bosque foi afetada significativamente pela porcentagem de argila no solo e uso antrópico mais próximo (Figura 14). Já para a riqueza, nenhuma variável foi significativa (Figura 14). A porcentagem de indivíduos zoocórios foi explicado pela cobertura florestal, uso antrópico mais próximo e o uso anterior do solo (Figura 15). A proporção de indivíduos pioneiros foi explicada pela cobertura florestal (Figura 15), porém o modelo nulo está presente entre os modelos com $\Delta AICc \leq 2$ (Tabela 3). Por último, todas as variáveis explicativas contêm o zero para o índice de

similaridade de Jaccard entre o estrato superior e a comunidade do sub-bosque (Figura 16), além disso o modelo nulo está presente entre os melhores modelos (Tabela 3).

Tabela 3. Modelos com ΔAICci ≤ 2 utilizados para gerar o modelo médio das variáveis repostas (Abundância, Riqueza rarefeita, Proporção de indivíduos pioneiros, Proporção de indivíduos zoocóricos, Índice de Jaccard entre o sub-bosque e o estrato superior). As variáveis explicativas utilizadas foram: **A.B.**- área basal dos indivíduos do estrato superior; **IDADE**- idade do fragmento o qual a parcela está inserida; **ARGILA**- porcentagem de argila no solo; **C.F.**- cobertura florestal no entorno; **BORDA**- distância da parcela da borda mais próxima do fragmento; **SERA.**- porcentagem de serapilheira recobrindo o solo; **U.P.**- efeito do cultivo de cana-de-açúcar nas proximidades dos fragmentos na comunidade do sub-bosque; **RIO**- distância da parcela do rio mais próximo; **U.A.**-efeito do uso anterior do solo ser plantio de eucalipto na comunidade do sub-bosque.

Abundância

Inter-cept	A.B.	IDADE	AR-GILA	C.F.	BOR-DA	SERA.	U.P.	RIO	U.A.	ΔAICc	weight
40.14	NA	NA	NA	NA	NA	NA	15.18	NA	-9.73	0.00	0.16
28.00	NA	NA	0.54	NA	NA	NA	17.47	NA	-10.10	0.61	0.11

Riqueza rarefeita

Inter-cept	A.B.	IDADE	AR-GILA	C.F.	BOR-DA	SERA.	U.P.	RIO	U.A.	ΔAICc	weight
10.78	NA	NA	NA	-5.52	NA	NA	NA	NA	NA	0.00	0.25
10.80	NA	NA	NA	-4.17	NA	NA	NA	NA	-0.67	0.69	0.17
10.81	NA	NA	NA	-5.45	NA	NA	-0.17	NA	NA	0.83	0.16
10.78	NA	NA	NA	-4.14	NA	NA	0.05	NA	-0.69	1.57	0.11

Proporção de indivíduos pioneiros

Inter-cept	A.B.	IDADE	AR-GILA	C.F.	BOR-DA	SERA.	U.P.	RIO	U.A.	ΔAICc	weight
3.50	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.00	0.21
3.42	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.36	NA	NA	1.10	0.12
5.42	NA	NA	NA	-0.10	NA	NA	NA	NA	NA	1.19	0.12
3.57	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-0.14	1.70	0.09
5.42	NA	NA	NA	-0.11	NA	NA	0.66	NA	NA	1.77	0.09

Proporção de indivíduos zoocóricos

Inter-cept	A.B.	IDADE	AR-GILA	C.F.	BOR-DA	SERA.	U.P.	RIO	U.A.	ΔAICc	weight
73.44	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-2.21	NA	6.42	0.00	0.18
64.55	NA	NA	NA	0.53	NA	NA	-3.23	NA	4.88	0.83	0.12

Índice de similaridade de Jaccard entre o estrato superior e o sub-bosque

Inter-cept	A.B.	IDADE	AR-GILA	C.F.	BOR-DA	SERA.	U.P.	RIO	U.A.	ΔAICc	weight
20.01	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1.06	NA	-1.98	0.00	0.23
19.14	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.18	NA	NA	1.75	0.10
20.17	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-1.69	1.94	0.09

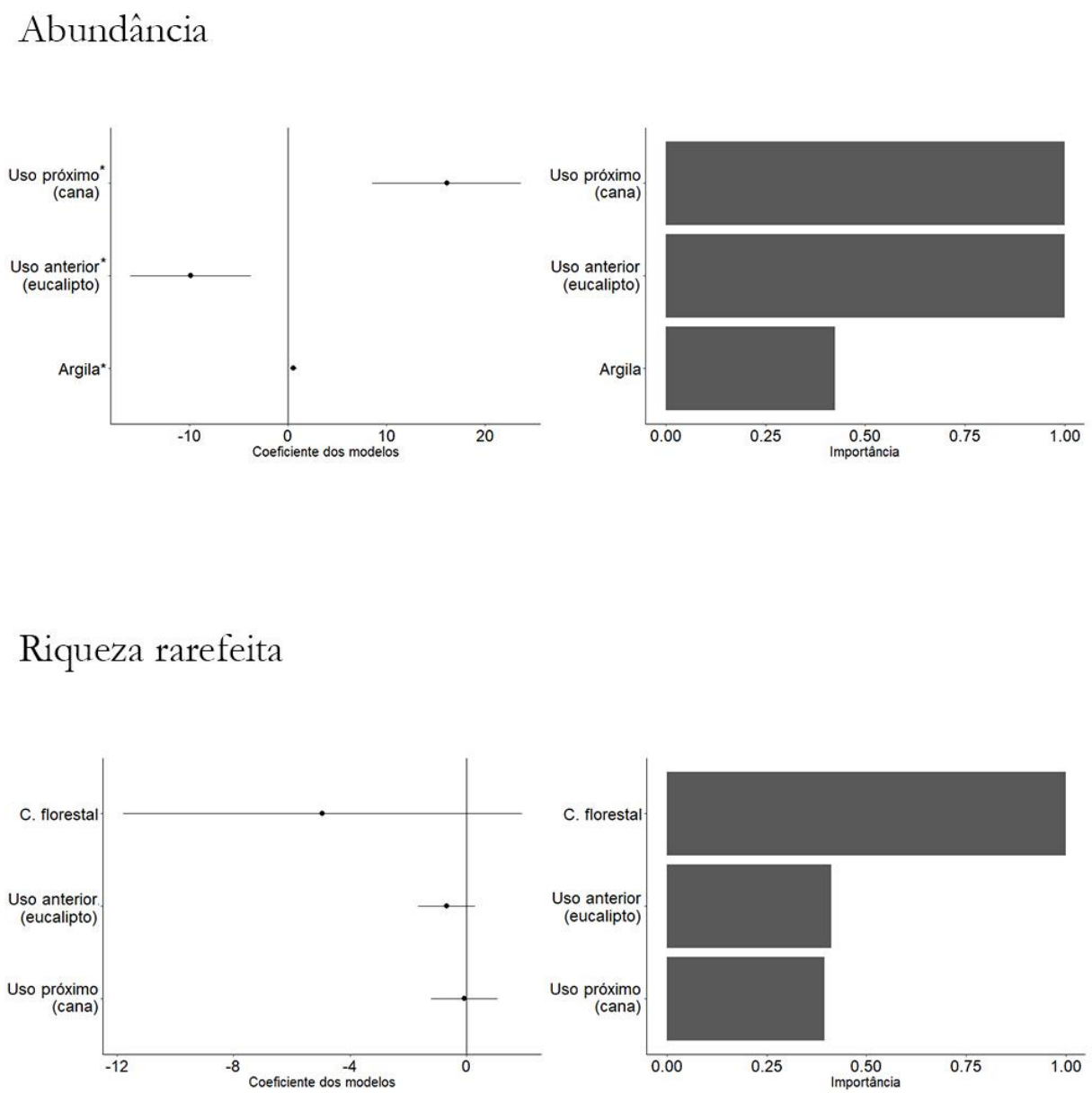

Figura 14. Modelo ponderado dos modelos com ΔAICci<2 das variáveis repostas abundância e riqueza rarefeita da comunidade do sub-bosque de fragmentos florestais da bacia do rio Corumbataí. Todos os coeficientes médios (± erro padrão) são mostrados à esquerda e os valores da importância relativa (soma dos "pesos de Akaike") são mostrados à direita, as variáveis que obtiveram resultados significativos foram marcadas com um asterisco. **Argila**- porcentagem de argila no solo; **Cobertura F**.- cobertura florestal no entorno da parcela; **Uso próximo -** efeito do cultivo de cana-de-açúcar nas proximidades dos fragmentos na comunidade do sub-bosque; **Uso anterior** – efeito do uso anterior do solo ser plantio de eucalipto na comunidade do sub-bosque.

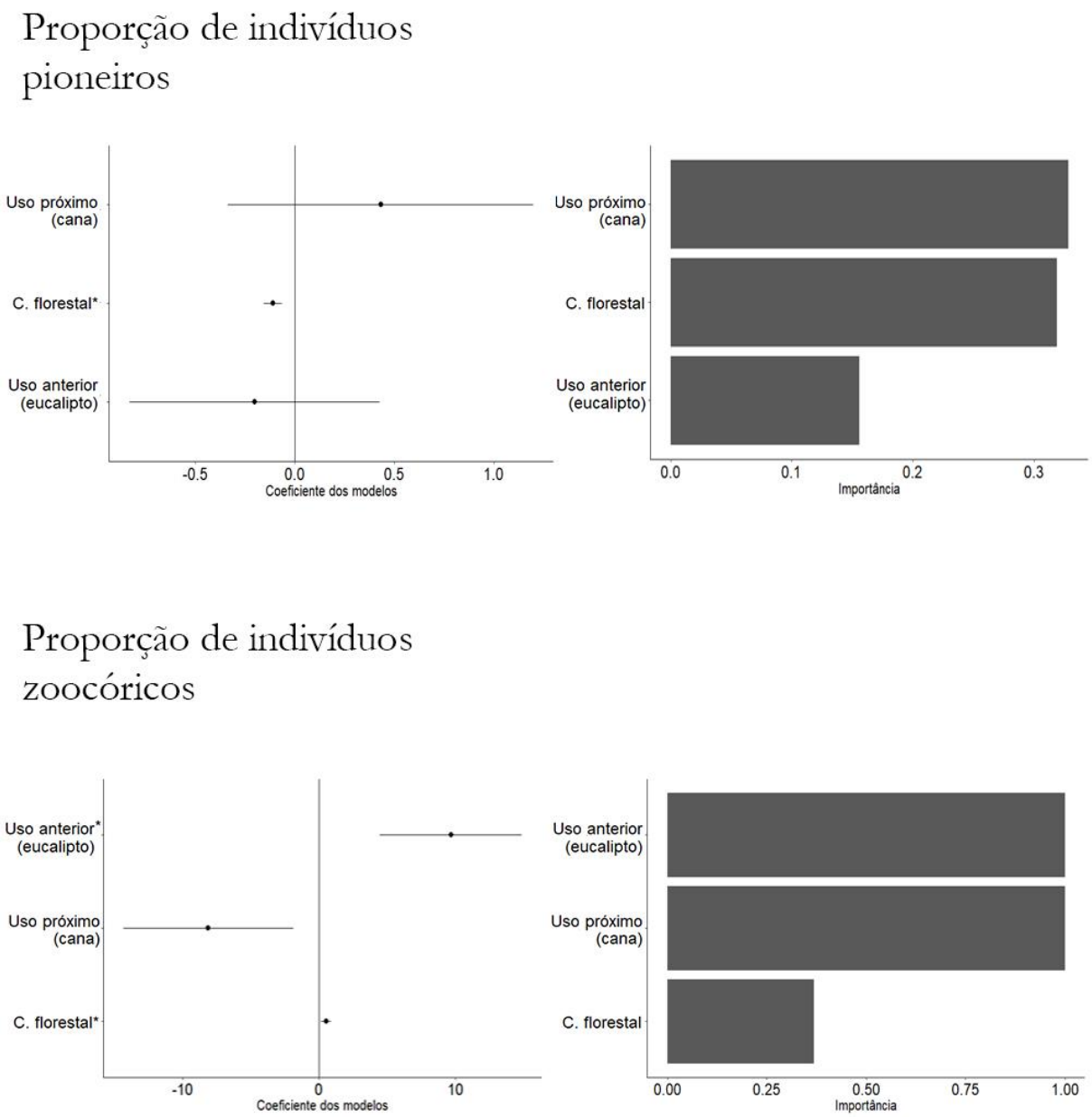

Figura 15. Modelo ponderado dos modelos com ΔAICci<2 das variáveis repostas proporção de indivíduos pioneiros e proporção de indivíduos zoocóricos da comunidade do sub-bosque de fragmentos florestais da bacia do rio Corumbataí. Todos os coeficientes médios (± erro padrão) são mostrados à esquerda e os valores da importância relativa (soma dos "pesos de Akaike") são mostrados à direita, as variáveis que obtiveram resultados significativos foram marcadas com um asterisco; **Cobertura F**.- cobertura florestal no entorno da parcela; **Uso próximo -** efeito do cultivo de cana-de-açúcar nas proximidades dos fragmentos na comunidade do sub-bosque; **Uso anterior** – efeito do uso anterior do solo ser plantio de eucalipto na comunidade do sub-bosque.

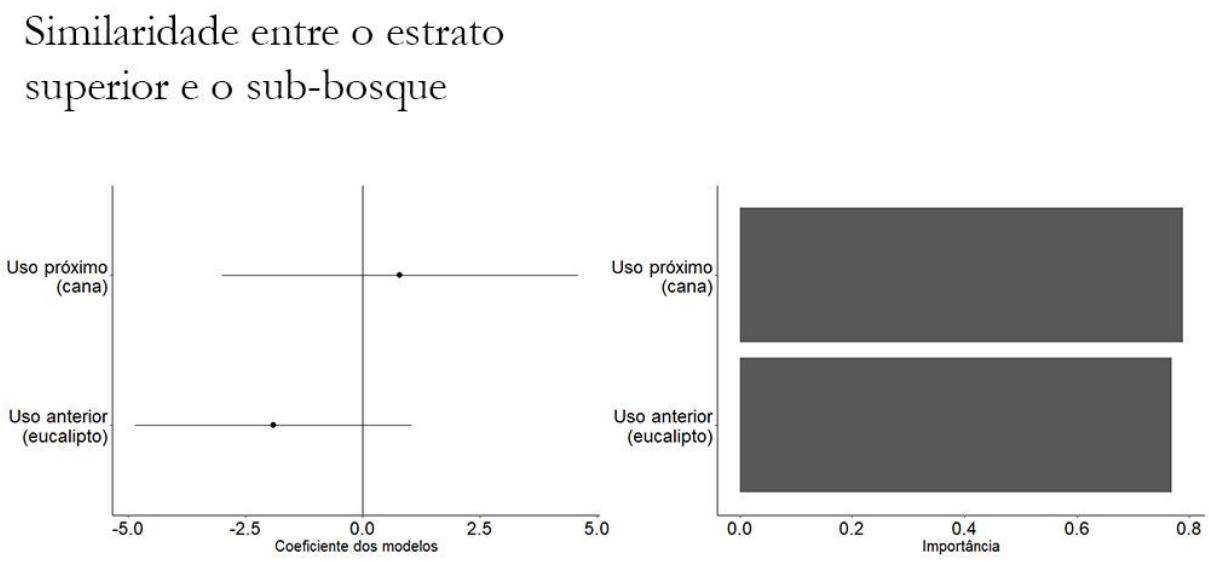

Figura 16. Modelo ponderado dos modelos com ΔAICci<2 da variável reposta índice de Jaccard entre o estrato superior e o sub-bosque de fragmentos florestais da bacia do rio Corumbataí. Todos os coeficientes médios (± erro padrão) são mostrados à esquerda e os valores da importância relativa (soma dos "pesos de Akaike") são mostrados à direita, as variáveis que obtiveram resultados significativos foram marcadas com um asterisco; **Uso próximo -** efeito do cultivo de cana-de-açúcar nas proximidades dos fragmentos na comunidade do sub-bosque; **Uso anterior** – efeito do uso anterior do solo ser plantio de eucalipto na comunidade do sub-bosque .

6. DISCUSSÃO

6.1. Fatores que afetam a comunidade do sub-bosque

6.1.1. Abundância

A porcentagem de argila no solo contribuiu para uma maior quantidade de indivíduos do sub-bosque nos fragmentos florestais estudados. Isso provavelmente ocorre pelo fato de que a argila possui um importante papel na retenção de água e nutrientes, que pode favorecer a sobrevivência dos indivíduos do sub-bosque e reduzir a competição entre indivíduos por esses recursos (BRADY; WEIL, 2009; LU; MORAN; MAUSEL, 2002). A maior retenção de água por solos argilosos pode ser especialmente relevante para a comunidade de sub-bosque em florestas estacionais, como a área de estudo, ao amenizar os efeitos dos períodos prolongados de seca. Em um ambiente similar na Austrália (região tropical com períodos de secas sazonais), solos arenosos apresentaram uma recuperação significativamente mais lenta na composição das espécies (GOOSEM et al., 2016). O mesmo foi constatado por Martins et al. (2015), onde a proporção de argila:areia influenciou na composição das espécies arbóreas, demonstrando que a concentração de argila pode determinar as trajetórias sucessionais de florestas secundárias. Já em regiões úmidas e com alta precipitação anual, a disponibilidade de propágulos tem uma maior interferência nos atributos da regeneração em comparação a características do solo (ZERMEÑO-HERNÁNDEZ et al., 2015).

Nossos dados demonstram que sub-bosque de florestas regeneradas a partir de pastos abandonados apresentam um maior número de indivíduos em comparação a áreas regeneradas a partir de plantações de eucalipto. Em diversos fragmentos regenerados a partir de plantios de eucaliptos foram encontradas grandes árvores remanescentes (área basal média dos eucaliptos foi de 1,40 ± 1,56 m² por parcela e o DAP médio de 71,4 ± 57,59 cm nas parcelas que continham eucalipto), esses indivíduos possivelmente interferiram na regeneração de espécies nativas, competindo por luz, nutrientes e água (CLARK et al., 1996; NICOTRA; CHAZDON; IRIARTE, 1999), especialmente espécies não tolerantes à sombra (AUGSPURGER, 1984; POORTER, 2007). Nas áreas regeneradas a partir de pastos, provavelmente havia menos árvores grandes remanescentes que poderiam competir com o sub-bosque.

Por fim, os sub-bosques de fragmentos próximos a plantios de cana-de-açúcar apresentaram uma maior quantidade de indivíduos. Essas florestas apresentaram menor estrutura (área basal média das florestas próximas a plantios de cana-de-açúcar foi de 18,6 ± 7,5 m², já para florestas próximas a pastos foi de 20,4 ± 6,6 m², para esse cálculo foram excluídos os eucaliptos) e dossel mais baixo e descontínuo, causado provavelmente pelos distúrbios originados de práticas agrícolas

do cultivo de cana-de-açúcar (como a utilização do fogo no passado e recorrente aplicação aérea de herbicida). Tal estrutura só pode ser gerada por indivíduos menores, além da maior entrada de luz pelo dossel descontínuo que favorece a abundância de pequenos indivíduos (RAICH; KHOON, 1990).

6.1.2. Riqueza rarefeita e composição

Nossas análises não identificaram influência de variáveis locais e de paisagem na riqueza rarefeita e na composição das comunidades do sub-bosque estudadas. No estudo de Dent, Dewalt e Denslow (2013), a composição das espécies também não foi afetada pela idade da floresta ou pela localização geográfica, porém foi verificada uma maior taxa de espécies tolerantes à sombra em comunidades com solo pouco perturbado e cercadas por florestas primárias. Jakovac et al. (2016) também verificaram uma relação entre a qualidade do solo e a composição, o aumento da intensidade do uso do solo favoreceu espécies tolerantes à baixa disponibilidade de nutrientes, entretanto a paisagem teve um fraco efeito na composição das espécies.

Os caminhos da sucessão secundária são diversos e difíceis de serem previstos. Estudos recentes demonstram que mesmo áreas em regeneração próximas, com idade, condições climáticas e solos similares podem ter diferentes caminhos sucessionais (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017; CHAZDON et al., 2007; NORDEN et al., 2011, 2015). Fatores alogênicos, como secas, incêndios e tempestades, podem ter um maior peso na regeneração de florestas secundárias em comparação a fatores autogênicos (NORDEN et al., 2015), porém a maioria dos estudos sobre sucessão secundária não incluem eventos estocásticos (por serem difíceis de ser contabilizados). Além disso, uma parte desse desconhecimento pode ser explicada pela limitação dos estudos, por exemplo, a maioria deles são feitos em escalas locais e utilizam a idade como a principal variável explicativa (até mesmo a única) nos modelos de estudo (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017; BONNER; SCHMIDT; SHOO, 2013; CHAZDON, 2003, 2008b, 2014; LOHBECK et al., 2015).

Outro fator que pode ter influenciado os resultados da riqueza rarefeita e a composição foi o tamanho amostral, pois não sabemos se de fato o tamanho da parcela (120m²) foi suficiente para termos uma boa amostragem das comunidades do sub-bosque dos fragmentos estudados. Apesar da área amostral total ser relativamente grande (5.040m²) para o tamanho dos indivíduos amostrados (1<DAP<5 cm), muitas parcelas apresentaram poucos indivíduos, fazendo com que o valor da riqueza rarefeita utilizado fosse relativamente baixo (21 indivíduos).

6.1.3. Características funcionais

A porcentagem de espécies zoocóricas foi maior em áreas regeneradas a partir de plantios de eucalipto. Em muitas dessas áreas havia eucaliptos remanescentes, sendo que possivelmente aves e morcegos dispersores de sementes utilizaram essas árvores como poleiros (MIRANDA et al., 2019; PAUSAS et al., 2006; ZAHAWI; AUGSPURGER, 1999), já que muitas aves frugívoras evitam áreas abertas (CHUA; RAMAGE; POTTS, 2016; DA SILVA; UHL; MURRAY, 1996; ZAHAWI; AUGSPURGER, 1999), aumentando, desse modo, o número de regenerantes zoocóricos desde os estágios iniciais da sucessão. Esse padrão também foi observado por Carrière, Letourmy e Mckey (2002), onde foi encontrada uma maior proporção no número de espécies dispersas por vertebrados abaixo de árvores remanescentes e uma maior proporção de espécies anemocóricas longe das árvores. No mesmo estudo, os pesquisadores verificaram uma regeneração mais abundante e diversa debaixo de árvores anemocóricas de *Triplochiton scleroxylo* em relação à árvores zoocóricas de *Pycnanthus angolensis*, demonstrando que mesmo espécies não dispersas por animais, como o eucalipto, também podem servir de poleiros para a avifauna.

Parcelas com maiores proporções de cobertura florestal apresentaram uma maior porcentagem de indivíduos zoocóricos. A presença de florestas está diretamente ligada à disponibilidade de frutos e consequentemente à abundância de aves (MENEZES et al., 2016). Áreas com pouca cobertura florestal possuem um menor número de aves devido ao desaparecimento ou à diminuição de muitas espécies sensíveis às perturbações, principalmente aves especialistas e frugívoras (GALETTI; ALVES-COSTA; CAZETTA, 2003; MORANTE-FILHO et al., 2015). Além disso, a chegada e a permanência de espécies zoocóricas tolerantes à sombra em florestas secundárias jovens depende de fontes vindas de florestas antigas (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2017; DUNN, 2004; PICKETT; COLLINS; ARMESTO, 1987).

Parcelas próximas a plantios de cana-de-açúcar tiveram uma menor proporção de indivíduos zoocóricos. Possivelmente os fragmentos próximos a plantios de cana-de-açúcar tiveram níveis maiores de distúrbios antrópicos em comparação a fragmentos próximos a pastos, já que é comum o uso de herbicida nesses cultivos e durante um longo período o fogo foi utilizado para auxiliar a colheita da cana. Leithead et al., 2012 verificaram que distúrbios em florestas tropicais e subtropicais reduziram a porcentagem de espécies zoocóricas. A anemocoria é a forma dominante de dispersão em estágios iniciais de sucessão (HORÁČKOVÁ; ŘEHOUNKOVÁ; PRACH, 2016), portanto, é esperado que haja menos indivíduos zoocóricos em ambientes mais perturbados.

Apesar da proporção de indivíduos zoocóricos apresentarem resultados significativos, nossos dados provavelmente foram superestimados, já que os indivíduos não classificados a nível de espécie não foram incluídos nos cálculos, o mesmo ocorreu para a proporção de pioneiros. Para

uma estimativa mais precisa, seriam necessárias mais visitas às parcelas para a coleta de material reprodutivo das espécies.

6.1.4. Similaridade entre indivíduos adultos e do sub-bosque

Os modelos gerados não identificaram variável correlacionada com a similaridade entre os indivíduos do estrato superior e a comunidade do sub-bosque. Porém, no estudo realizado por Dent, Dewalt e Denslow (2013), foi identificada uma baixa similaridade entre a comunidade adulta e o sub-bosque, nesse estudo o sub-bosque apresentou uma maior presença de espécies tolerantes à sombra em comparação ao dossel, refletindo uma diferença funcional entre os estratos. Nenhum estudo a respeito de variáveis locais e de paisagem sobre a similaridade entre os estratos foi encontrado.

6.2. Implicações na conservação

Embora a idade das florestas seja o principal fator no estudo da regeneração natural, nossos resultados mostraram que ela não possui uma relação com a abundância, riqueza, composição e características funcionais dos sub-bosques de florestas tropicais secundárias. Dent, Dewalt e Denslow (2013) também não encontraram uma relação da composição das espécies do sub-bosque (indivíduos com altura ≥1 m e com DAP <5 cm) com a idade das florestas. Já no estudo de Goosem et al. (2016), a idade teve uma forte influência na riqueza e composição de espécies de árvores, arbustos e lianas. Porém nosso estudo demonstrou que variáveis locais, como o uso anterior e a porcentagem de argila no solo e variáveis de paisagem, como uso antrópico mais próximo e a cobertura florestal possuem uma maior relevância em comparação à idade.

Embora tenhamos encontrado nove espécies exóticas, nenhuma delas apresentou grande abundâncias por parcela ou nos fragmentos, além disso, não foi coletado regenerante de eucalipto, apesar de indivíduos adultos desta espécie estarem presentes em 21 parcelas. A comunidade do sub-bosque nos dá uma projeção do futuro da sucessão de uma comunidade, já que muitos dos indivíduos presentes nesse estrato poderão alcançar o dossel nos anos seguintes. Nosso estudo apresentou grande quantidade de espécies, além de muitas espécies zoocóricas e não pioneiras na comunidade do sub-bosque.

A textura do solo mostrou ser um fator que impulsiona a abundância do sub-bosque, sendo assim, áreas com solos mais arenosos podem ser mais difíceis de serem recuperadas (BRADY; WEIL, 2009). Outro fator importante para o estabelecimento e continuidade das

florestas secundárias é a cobertura florestal, a qual aumentou a proporção de indivíduos zoocóricos. A presença de fragmentos florestais próximos foi apontada por Molin et al. (2017) como um fator importante para favorecer a regeneração natural em paisagens agrícolas.

Apesar de possuírem um menor número de indivíduos e espécies, quando comparadas com áreas regeneradas a partir de pastos, áreas regeneradas a partir de plantios de eucalipto apresentaram uma maior proporção de indivíduos zoocóricos, devido ao uso das árvores remanescentes como poleiros pelas avifauna (MIRANDA et al., 2019; PAUSAS et al., 2006; ZAHAWI; AUGSPURGER, 1999). O uso de espécies de rápido crescimento, ou de poleiros artificiais, pode ser um catalizador para a dispersão de sementes zoocóricas para as áreas em recuperação (BERENS et al., 2008; FEYERA; BECK; LÜTTGE, 2002), com resultados duradouros na composição funcional da comunidade florestal..

Embora parcelas próximas a plantios de cana-de-açúcar possuem um sub-bosque com maior número de indivíduos, isso provavelmente ocorreu devido à maior perturbação nessas florestas, como a deriva de agrotóxicos e o fogo advindo dessas culturas. No estado de São Paulo, a frequência das queimadas vem diminuindo drasticamente, porém nem todo estado brasileiro ou país possui uma legislação que proíbe a queima da cana-de-açúcar. Além disso, novos estudos são necessários para verificar se a deriva de agrotóxicos e as queimas da palha estão prejudicando a biodiversidade e a sustentabilidade dos fragmentos florestais vizinhos de plantios de cana.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Inicialmente pensávamos que a idade das florestas seria um dos principais fatores que influenciaria a composição, diversidade e atributos dos sub-bosques estudados, porém essa variável não está presente em nenhum dos nossos resultados. Outras variáveis locais (uso anterior e porcentagem de argila no solo) e de paisagem (cobertura florestal e uso antrópico próximo às florestas), tiveram uma maior influência. Algumas das variáveis estudadas (similaridade entre os estratos, porcentagem de pioneiras, riqueza rarefeita e composição das espécies) não foram explicadas por nossos resultados.

Essa dificuldade de explicar algumas características da comunidade mostra a complexidade dos processos sucessionais que direcionam o desenvolvimento das florestas tropicais. Apesar disso, o presente trabalho é pioneiro em demonstrar como fatores locais e de paisagem convergem para afetar a abundância, diversidade e composição funcional do sub-bosque de florestas secundárias, um estrato crucial para a manutenção dessas florestas. No contexto de paisagens agrícolas, fatores antrópicos exercem um papel predominante na comunidade do sub-bosque, o que pode afetar a trajetória sucessional dessas florestas em longo prazo. Dessa forma, a mitigação do impacto das atividades agrícolas do entorno (como a proteção contra o fogo e agrotóxicos) e o planejamento da restauração florestal considerando a escala de paisagem (como a proximidade de florestas), além da local, podem contribuir para a restauração e conservação de remanescentes florestais nesse contexto.

Devido a requisitos legais e a cumprimentos de acordos internacionais, muitas áreas deverão ser reflorestadas nas próximas décadas no Brasil. Afim de amenizar os custos da restauração florestal e aumentar as chances de sucesso, recomendamos o plantio de espécies nativas de crescimento rápido nos estágios iniciais da sucessão, distantes entre si, pois a presença deles pode aumentar a proporção de indivíduos zoocóricos e criar um microclima favorável a espécies nativas regenerantes.

Recomendamos também que em regiões com secas sazonais, a regeneração natural seja utilizada na restauração florestal onde há solos argilosos, já que a argila ajuda na retenção de água e nutrientes nas estações de seca. E utilizar a regeneração natural em locais onde há uma maior cobertura florestal no entorno, aumentando desse modo a chuva de sementes, principalmente, de espécies zoocóricas. Para mitigar o impacto do fogo advindo de plantios de cana-de-açúcar na vegetação e a deriva de agrotóxico, recomendamos a criação de uma zona de amortecimento ao redor dos fragmentos florestais. Evitando desse modo que o fogo utilizado na colheita da cana-de-açúcar se alastre para os remanescentes. Além disso recomendamos o não uso de pulverização aérea de herbicidas e inseticidas em áreas próximas a fragmentos florestais.

São necessários novos estudos relacionando a deriva de agrotóxicos, o tamanho do fruto e da semente (das árvores do dossel e da comunidade do sub-bosque) e a presença de polinizadores e de dispersores com a diversidade e a composição do sub-bosque, afim de compreendermos melhor a dinâmica desse estrato nas florestas tropicais. Também são necessários estudos com áreas amostrais maiores, afim de identificar o tamanho de parcela ideal para os estudos do sub-bosque.

REFERÊNCIAS

AIDE, T. M. Limbfalls: A Major Cause of Sapling Mortality for Tropical Forest Plants. **Biotropica**, v. 19, n. 3, p. 284, set. 1987.

AIDE, T. M. et al. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). **Biotropica**, v. 45, n. 2, p. 262–271, 2013.

ARMENTERAS, D.; GONZÁLEZ, T. M.; RETANA, J. Forest fragmentation and edge influence on fire occurrence and intensity under different management types in Amazon forests. **Biological Conservation**, v. 159, p. 73–79, 2013.

ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 326–340, 2017.

AUGSPURGER, C. K. Light Requirements of Neotropical Tree Seedlings: A Comparative Study of Growth and Survival. **The Journal of Ecology**, v. 72, p. 777–795, 1984.

AVILA-PIRES, T. C. et al. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 47, p. 18555–18560, 2007.

BAPTISTA, S. R. Metropolization and forest recovery in southern Brazil: A multiscale analysis of the Florianópolis City-Region, Santa Catarina State, 1970 to 2005. **Ecology and Society**, v. 13, n. 2, 2008.

BARBIER, E. B.; BURGESS, J. C.; GRAINGER, A. The forest transition: Towards a more comprehensive theoretical framework. **Land Use Policy**, v. 27, n. 2, p. 98–107, 2010.

BEBBER, D. et al. Spatial structure of light and dipterocarp seedling growth in a tropical secondary forest. **Forest Ecology and Management**, v. 157, n. 1, p. 65–75, 2002.

BENGTSSON, J. et al. Reserves, Resilience and Dynamic Landscapes. **Ambio**, v. 32, n. 6, p. 389–396, 2003.

BERENS, D. G. et al. Exotic guavas are foci of forest regeneration in Kenyan farmland. **Biotropica**, v. 40, n. 1, p. 104–112, 2008.

BONNER, M. T. L.; SCHMIDT, S.; SHOO, L. P. A meta-analytical global comparison of aboveground biomass accumulation between tropical secondary forests and monoculture plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 291, n. 73–86, 2013.

BOWEN, M. E. et al. Regrowth forests on abandoned agricultural land: A review of their habitat values for recovering forest fauna. **Biological Conservation**, v. 140, n. 3–4, p. 273–296, 2007.

BRADY, N. C.; WEIL, R. R. **Elements of the Nature and Properties of Soils**. 3rd. ed. [s.l.] Prentice hall, 2009.

BRANCALION, P. H. S.; GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R. R. **Restauração Florestal**. São Paulo: Oficina de Textos, 2015.

BREARLEY, F. Q.; PRESS, M. C.; SCHOLES, J. D. Nutrients obtained from leaf litter can improve the growth of dipterocarp seedlings. **New Phytologist**, v. 160, n. 1, p. 101–110, 28 jul. 2003.

BROKAW, N. V. L. Gap-Phase Regeneration in a Tropical Forest. **Ecology**, v. 66, n. 3, p. 682–687, jun. 1985.

BROWN, J. H.; KODRIC-BROWN, A. Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. **Ecology**, v. 58, n. 2, p. 445–449, 1977.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of succession

processes. **Turrialba**, n. 15, p. 40–42, 1965.

CABRAL, D. DE C.; FREITAS, S. R.; FISZON, J. T. Combining sensors in landscape ecology: imagery-based and farm-level analysis in the study of human-driven forest fragmentation. **Sociedade & Natureza**, v. 19, n. 2, p. 69–87, 2007.

CALABONI, A. et al. The forest transition in São Paulo, Brazil: historical patterns and potential drivers. **Ecology and Society**, v. 23, n. 4, p. art7, 2018.

CAPERS, R. S. et al. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. **Journal of Ecology**, v. 93, n. 6, p. 1071–1084, 2005.

CARPENTER, F. L. et al. Land-use and erosion of a Costa Rican Ultisol affect soil chemistry, mycorrhizal fungi and early regeneration. **Forest Ecology and Management**, v. 144, n. 1, p. 1–17, 2001.

CARRIÈRE, S. M.; LETOURMY, P.; MCKEY, D. B. Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, n. 3, p. 375–396, 2002.

CATTERALL, C. P. Roles of non-native species in large-scale regeneration of moist tropical forests on anthropogenic grassland. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 809–824, 2016.

CÉSAR, R. G. **Local and landscape drivers of tropical forest regeneration in agricultural landscapes of the Atlantic Forest of Brazil**. [s.l.] ESALQ, 2018.

CHAZDON, R. L. et al. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. **Ecological Monographs**, v. 73, n. 3, p. 331–348, 2003.

CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 1–2, p. 51–71, 2003.

CHAZDON, R. L. et al. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, p. 273–289, 2007.

CHAZDON, R. L. Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science**, v. 320, p. 1458–1460, 2008a.

CHAZDON, R. L. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. (Eds.). . **Tropical Forest Community Ecology**. Oxford: Blackwell, 2008b. p. 384–408.

CHAZDON, R. L. et al. Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. **Biotropica**, v. 41, n. 2, p. 142–153, 2009a.

CHAZDON, R. L. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v. 23, n. 6, p. 1406–1417, 2009b.

CHAZDON, R. L. **Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation**. Chicago: University of Chicago Press, 2014.

CHAZDON, R. L.; ARROYO, J. P. Tropical forests as complex adaptive systems. In: **Managing Forests as Complex Adaptive Systems: Building Resilience to the Challenge of Global Change**. [s.l.] Taylor & Francis Ltd., 2013. p. 35–59.

CHAZDON, R. L.; BRENES, A. R.; ALVARADO, B. V. Effects of climate and stand age on annual tree dynamics in tropical second-growth rain forests. **Ecology**, v. 86, n. 7, p. 1808–1815, 2005.

CHAZDON, R. L.; COE, F. G. Ethnobotany of Woody Species in Second-Growth, Old-Growth, and Selectively Logged Forests of Northeastern Costa Rica. **Conservation Biology**, v. 13, n. 6, p. 1312–1322, dez. 1999.

CHAZDON, R. L.; GUARIGUATA, M. R. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 716–730, 2016.

CHICHILNISKY, G. North-South trade and the global environment. **American Economic Review**, v. 84, n. 4, p. 851–874, 1994.

CHUA, S. C.; RAMAGE, B. S.; POTTS, M. D. Soil degradation and feedback processes affect long-term recovery of tropical secondary forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 4, p. 800–811, 2016.

CLARK, D. et al. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: Methods and application in a neotropical lowland rain forest. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 26, n. 5, p. 747–757, 1996.

COLEY, P. D. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. **Oecologia**, v. 74, n. 4, p. 531–536, 1988.

CONVENTION ON BIOLOGICAL DIVERSITY. Aichi Biodiversity Targets. **Aichi Bidiversity Targets**, p. 9–10, 2010.

CRK, T. et al. Forest recovery in a tropical landscape: What is the relative importance of biophysical, socioeconomic, and landscape variables? **Landscape Ecology**, v. 24, n. 5, p. 629–642, 2009.

DA SILVA, J. M. C.; UHL, C.; MURRAY, G. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. **Conservation Biology**, v. 10, n. 2, p. 491–503, 1996.

DAWS, M. I. et al. Effects of topographic position, leaf litter and seed size on seedling demography in a semi-deciduous tropical forest in Panamá. **Plant Ecology**, v. 179, n. 1, p. 93–105, 2005.

DENSLOW, J. S. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 1987.

DENSLOW, J. S.; GOMEZ DIAZ, A. E.; SPIES, T. A. Seed rain to tree-fall gaps in a Neotropical rainforest. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 20, n. 5, p. 642–648, 1990.

DENSLOW, J. S.; NEWELL, E.; ELLISON, A. M. The Effect of Understory Palms and Cyclanths on the Growth and Survival of Inga Seedlings. **Biotropica**, v. 23, n. 3, p. 225, set. 1991.

DENT, D. H.; DEWALT, S. J.; DENSLOW, J. S. Secondary forests of central Panama increase in similarity to old-growth forest over time in shade tolerance but not species composition. **Journal of Vegetation Science**, v. 24, n. 3, p. 530–542, 2013.

DEWALT, S. J.; MALIAKAL, S. K.; DENSLOW, J. S. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: Implications for wildlife. **Forest Ecology and Management**, v. 182, n. 1–3, p. 139–151, 2003.

DUNN, R. R. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. **Conservation Biology**, v. 18, n. 2, p. 302–309, 2004.

DUPUY, J. M.; CHAZDON, R. L. Effects of vegetation cover on seedling and sapling dynamics in secondary tropical wet forests in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, n. 01, p. 65–76, 21 jan. 2006.

DUPUY, J. M.; CHAZDON, R. L. Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. **Forest Ecology and Management**, v. 255, n. 11, p. 3716–3725, 2008.

ELLIS, A. R.; HUBBELL, S. P.; POTVIN, C. In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis. **Canadian Journal of Botany**, v. 78, n. 10, p. 1336–1347, 2000.

ESTESO-MARTÍNEZ, J.; GIL-PELEGRÍN, E. Frost resistance of seeds in Mediterranean oaks and the role of litter in the thermal protection of acorns. **Annales of Forest Science**, v. 61, n. 5, p. 481–486, 2004.

EWEL, J. J. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. **Geo-Eco-Trop**, v. 1, n. 2, p. 103–117, 1977.

EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 81, n. 1, p. 117–142, 2006.

EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. The effect of fragment shape and species' sensitivity to habitat edges on animal population size: Contributed papers. **Conservation Biology**, v. 21, n. 4, p. 926–936, 2007.

FACELLI, J. M. et al. Establishment and growth of seedlings of Eucalyptus obliqua: Interactive effects of litter, water, and pathogens. **Austral Ecology**, v. 24, n. 5, p. 484–494, 1999.

FAO. **Food and Agriculture Organization of United Nations**. Disponível em: <http://faostat.fao.org>.

FARINACI, J. S.; BATISTELLA, M. Variação na cobertura vegetal nativa em São Paulo: um panorama do conhecimento atual. **Revista Árvore**, v. 36, n. 4, p. 695–705, 2012.

FERRAZ, S. F. B. et al. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? **Landscape Ecology**, v. 29, n. 2, p. 187–200, 2014.

FERREIRA, M. F. et al. Effects of the herbicide glyphosate on non-target plant native species from Chaco forest (Argentina). **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 144, p. 360–368, 2017.

FEYERA, S.; BECK, E.; LÜTTGE, U. Exotic trees as nurse-trees for the regeneration of natural tropical forests. **Trees - Structure and Function**, v. 16, n. 4–5, p. 245–249, 2002.

FINEGAN, B. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. **Forest Ecology and Management**, v. 47, n. 1, p. 295–321, 1992.

FINEGAN, B. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 11, n. 3, p. 119–124, 1996.

FOLEY, J. A. et al. Amazonia revealed: Forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, n. 1, p. 25–32, 2007.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS; FAO. **Global Forest Resources Assessment 2015. Desk reference**. [s.l: s.n.].

FREITAS, S. R.; HAWBAKER, T. J.; METZGER, J. P. Effects of roads, topography, and land use on forest cover dynamics in the Brazilian Atlantic Forest. **Forest Ecology and Management**, 2010.

GALETTI, M.; ALVES-COSTA, C. P.; CAZETTA, E. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. **Biological Conservation**, v. 111, n. 2, p. 269–273, 2003.

GANDOLFI, S.; LEITÃO FILHO, H. F.; BEZERRA, C. L. F. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta mesófila semidecídua no município de Guarulhos, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 55, n. 4, p. 753–767, 1995.

GARDNER, T. A. et al. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v. 12, p. 561–582, 2009.

GASTON, K. J. Species richness: measure and measurement. In: GASTON, J. K. (Ed.). .

Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference. Oxford, UK: Oxford University Press., 1996. p. 77–113.

GILROY, J. J. et al. Cheap carbon and biodiversity co-benefits from forest regeneration in a hotspot of endemism. **Nature Climate Change**, v. 4, p. 503–507, 2014.

GÓMEZ-POMPA, A.; VÁZQUEZ-YANES, C. Successional studies of a rain forest in México. In: WEST, D. C.; SHUGART, H. H.; BOTKIN, D. B. (Eds.). . **Forest succession: Concepts and applications**. New York: Springer, 1981. p. 246–266.

GOOSEM, M. et al. Forest age and isolation affect the rate of recovery of plant species diversity and community composition in secondary rain forests in tropical Australia. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 3, p. 504–514, 2016.

GOVE, B. et al. Does pesticide spray drift and fertiliser over-spread have impacts on the ground flora of ancient woodland margins? **Landscape Ecology of Trees and Forests**, p. 27–34, 2004.

GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, n. 1–3, p. 185–206, 2001.

HADDAD, N. M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science advances**, v. 1, n. 2, p. 1–9, 2015.

HALL, S. L.; BARTON, C. D.; BASKIN, C. C. Topsoil Seed Bank of an Oak-Hickory Forest in Eastern Kentucky as a Restoration Tool on Surface Mines. **Restoration Ecology**, v. 18, n. 6, p. 834–842, 2010.

HAMMOND, D. S. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 11, n. 02, p. 295–313, 10 maio 1995.

HARDWICK, K. et al. Understanding and assisting natural regeneration processes in degraded seasonal evergreen forests in northern Thailand. **Forest Ecology and Management**, v. 99, n. 1–2, p. 203–214, 1997.

HARMS, K. E.; POWERS, J. S.; MONTGOMERY, R. A. Variation in Small Sapling Density, Understory Cover, and Resource Availability in Four Neotropical Forests. **Biotropica**, v. 36, n. 1, p. 40–51, mar. 2004.

HARPER, K. A. et al. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 768–782, 2005.

HARVEY, C. A. et al. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. **Ecological Applications**, v. 16, n. 5, p. 1986–1999, 2006.

HECHT, S. B. et al. Globalization, forest resurgence, and environmental politics in El Salvador. **World Development**, v. 34, n. 2, p. 308–323, 2006.

HOLL, K. D. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: Seed rain, seed germination, microclimate, and soil. **Biotropica**, v. 31, n. 2, p. 229–242, 1999.

HOLL, K. D. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. **Journal of Ecology**, v. 90, n. 1, p. 179–187, 2002.

HOLL, K. D.; AIDE, T. M. When and where to actively restore ecosystems? **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 10, p. 1558–1563, 2011.

HOLZ, S.; PLACCI, G.; QUINTANA, R. D. Effects of history of use on secondary forest regeneration in the Upper Parana Atlantic Forest (Misiones, Argentina). **Forest Ecology and Management**, v. 258, n. 7, p. 1629–1642, 2009.

HORÁČKOVÁ, M.; ŘEHOUNKOVÁ, K.; PRACH, K. Are seed and dispersal characteristics of

plants capable of predicting colonization of post-mining sites? **Environmental Science and Pollution Research**, v. 23, p. 13617–13625, 2016.

HOTELLING, H. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. **Journal of Educational Psychology**, v. 24, n. 6, p. 417–441, 1933.

HOWE, H. F.; SCHUPP, E. W.; WESTLEY, L. C. Early Consequences of Seed Dispersal for a Neotropical Tree (Virola surinamensis). **Ecology**, v. 66, n. 3, p. 781–791, jun. 1985.

HULME, P. E. Herbivory, Plant Regeneration, and Species Coexistence. **The Journal of Ecology**, v. 84, n. 4, p. 609, ago. 1996.

HURLBERT, S. H. . The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. **Ecology**, v. 52, n. 4, p. 577–586, 1971.

ITOH, A. Effects of forest floor environment on germination and seedling establishment of two Bornean rainforest emergent species. **Journal of Tropical Ecology**, v. 11, n. 04, p. 517–527, 10 nov. 1995.

IZQULERDO, A. E.; DE ANGELO, C. D.; AIDE, T. M. Thirty years of human demography and land-use change in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina: An evaluation of the forest transition model. **Ecology and Society**, v. 13, n. 2, 2008.

JAKOVAC, C. C. et al. Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 1, p. 67–77, 2015.

JAKOVAC, C. C. et al. Land use as a filter for species composition in Amazonian secondary forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 6, p. 1104–1116, 2016.

KAIMOWITZ, D.; ANGELSEN, A. **Economic models of tropical deforestation: a review**. Bogor, Indonesia: Center for International Forestry Research, 1998.

KEENAN, R. J. et al. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. **Forest Ecology and Management**, v. 352, p. 9–20, 2015.

LAMBIN, E. F. et al. The causes of land-use and land-cover change: Moving beyond the myths. **Global Environmental Change**, v. 11, n. 4, p. 261–269, 2001.

LEB/ESALQ/USP. **Médias Mensais**. Disponível em: <http://www.leb.esalq.usp.br/leb/postocon.html>. Acesso em: 14 out. 2019.

LEITHEAD, M. et al. Causal effects of latitude, disturbance and dispersal limitation on richness in a recovering temperate, subtropical and tropical forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 2, p. 339–351, 2012.

LIRA, P. K. et al. Land-use and land-cover change in Atlantic Forest landscapes. **Forest Ecology and Management**, v. 278, p. 80–89, 2012.

LIU, Y. Y. et al. Recent reversal in loss of global terrestrial biomass. **Nature Climate Change**, v. 5, n. 5, p. 470–474, 2015.

LOHBECK, M. et al. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. **Ecology**, v. 96, n. 5, p. 1242–1252, 2015.

LOZANO-BAEZ, S. E. et al. Previous land use affects the recovery of soil hydraulic properties after forest restoration. **Water (Switzerland)**, v. 10, n. 4, 2018.

LU, D.; MORAN, E.; MAUSEL, P. Linking amazonian secondary succession forest growth to soil properties. **Land Degradation and Development**, v. 13, n. 4, p. 331–343, 2002.

MACDONALD, K.; RUDEL, T. K. Sprawl and Forest Cover: What Is the Relationship? **Applied Geography**, v. 25, n. 1, p. 67–79, 2005.

MAGURRAN, A. E. **Measuring of Biological Diversity**. Oxford: Wiley-Blackwell, 2004.

MAKANA, J.-R.; THOMAS, S. C. Effects of Light Gaps and Litter Removal on the Seedling Performance of Six African Timber Species1. **Biotropica**, v. 37, n. 2, p. 227–237, jun. 2005.

MARTENSEN, A. C.; PIMENTEL, R. G.; METZGER, J. P. Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 141, n. 9, p. 2184–2192, 2008.

MARTINS, K. G. et al. Effects of soil conditions on the diversity of tropical forests across a successional gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 349, p. 4–11, 2015.

MATHER, A. S. The Royal Geographical Society (with the Institute of British Geographers). **The Royal Geographical Society**, v. 24, n. 4, p. 367–379, 1992.

MCALPINE, C. et al. Integrating plant- and animal- based perspectives for more effective restoration of biodiversity. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 14, n. 1, p. 37–45, 2016.

MEJÍA-DOMÍNGUEZ, N. R. et al. Individual canopy-tree species effects on their immediate understory microsite and sapling community dynamics. **Biotropica**, v. 43, n. 5, p. 572–581, 2011.

MELO, F. P. L. et al. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 28, n. 8, p. 462–468, 2013.

MENEZES, I. et al. Forest Cover and Bird Diversity: Drivers of Fruit Consumption in Forest Interiors in the Atlantic Forest of Southern Bahia, Brazil. **Tropical Conservation Science**, v. 9, n. 1, p. 549–562, 2016.

MEYFROIDT, P. et al. Multiple pathways of commodity crop expansion in tropical forest landscapes. **Environmental Research Letters**, v. 9, n. 7, p. 1–13, 2014.

MIRANDA, A. et al. Traits of perch trees promote seed dispersal of endemic fleshy-fruit species in degraded areas of endangered Mediterranean ecosystems. **Journal of Arid Environments**, v. 170, p. 1–9, 2019.

MOLIN, P. G. et al. Spatial determinants of Atlantic Forest loss and recovery in Brazil. **Landscape Ecology**, v. 32, n. 4, p. 857–870, 2017.

MOLOFSKY, J.; AUGSPURGER, C. K. The Effect of Leaf Litter on Early Seedling Establishment in a Tropical Forest. **Ecology**, v. 73, n. 1, p. 68–77, fev. 1992.

MOLOFSKY, J.; FISHER, B. L. Habitat and Predation Effects on Seedling Survival and Growth in Shade-Tolerant Tropical Trees. **Ecology**, v. 74, n. 1, p. 261–265, jan. 1993.

MONQUERO, P. A. et al. Initial growth of tree species under herbicide drift. **Revista de Ciências Agrarias - Amazon Journal of Agricultural and Environmental Sciences**, v. 59, n. 2, p. 162–172, 2016.

MORALES-HIDALGO, D.; OSWALT, S. N.; SOMANATHAN, E. Status and trends in global primary forest, protected areas, and areas designated for conservation of biodiversity from the Global Forest Resources Assessment 2015. **Forest Ecology and Management**, v. 352, p. 68–77, 2015.

MORAN, E. F. et al. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in amazônia. **Forest Ecology and Management**, v. 139, n. 1–3, p. 93–108, 2000.

MORANTE-FILHO, J. C. et al. Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic forest. **PLoS ONE**, v. 10, n. 6, p. 1–18, 2015.

MOSCATELLI, A.; MEZZETTI, M.; LACQUANITI, F. Modeling psychophysical data at the population-level: The generalized linear mixed model. **Journal of Vision**, v. 12, n. 11, p. 26–26, 2012.

NAGENDRA, H.; SOUTHWORTH, J.; TUCKER, C. Accessibility as a determinant of landscape

transformation in western Honduras: Linking pattern and process. **Landscape Ecology**, v. 18, n. 2, p. 141–158, 2003.

NICOTRA, A. B.; CHAZDON, R. L.; IRIARTE, S. V. B. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1908–1926, 1999.

NORDEN, N. et al. Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. **Oikos**, v. 120, n. 1, p. 143–151, 2011.

NORDEN, N. et al. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 112, n. 26, p. 8013–8018, 2015.

NOTMAN, E.; GORCHOV, D. L. Variation in Post-dispersal Seed Predation in Mature Peruvian Lowland Tropical Forest and Fallow Agricultural Sites1. **Biotropica**, v. 33, n. 4, p. 621–636, dez. 2001.

OLIVER, C. D.; LARSON, B. C. **Forest stand dynamics: updated edition.** Nova York: John Wiley & Sons, 1996.

PASHER, J. et al. Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. **Landscape Ecology**, v. 28, n. 3, p. 371–383, 2013.

PAUSAS, J. G. et al. The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. **Acta Oecologica**, v. 29, n. 3, p. 346–352, 2006.

PICKETT, S. T. A.; COLLINS, S. L.; ARMESTO, J. J. Models, mechanisms and pathways of succession. **The Botanical Review**, v. 53, n. 3, p. 335–371, 1987.

PIJL, L. VAN DER. **Principles of Dispersal in Higher Plants**. 3. ed. Berlim: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1982.

POORTER, H.; EVANS, J. R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. **Oecologia**, v. 116, n. 1–2, p. 26–37, 1998.

POORTER, L. Are Species Adapted to Their Regeneration Niche, Adult Niche, or Both? **The American Naturalist**, v. 169, n. 4, p. 433–442, 2007.

POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1733–1743, 2006.

POTTHOFF, M. et al. Soil biological and chemical properties in restored perennial grassland in California. **Restoration Ecology**, v. 13, n. 1, p. 61–73, 2005.

PRACH, K.; WALKER, L. R. Four opportunities for studies of ecological succession. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 3, p. 119–123, 2011.

RAICH, J. W.; KHOON, G. W. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 6, n. 02, p. 203–217, 10 maio 1990.

REDO, D. J. et al. Asymmetric forest transition driven by the interaction of socioeconomic development and environmental heterogeneity in Central America. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 23, p. 8839–8844, 2012.

REICH, P. B. Do tall trees scale physiological heights? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 15, n. 2, p. 41–42, 2000.

REIJ, C.; GARRITY, D. Scaling up farmer-managed natural regeneration in Africa to restore degraded landscapes. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 834–843, 2016.

REZENDE, C. L. et al. Atlantic Forest spontaneous regeneration at landscape scale. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, p. 2255–2272, 2015.

RIES, L. et al. Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability

explained. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 35, p. 491–522, 2004.

RODRIGUES, R. R. et al. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1242–1251, 2009.

RUDEL, T. K.; PEREZ-LUGO, M.; ZICHAL, H. When Fields Revert to Forest: Development and Spontaneous Reforestation in Post-War Puerto Rico. **Professional Geographer**, v. 52, n. 3, p. 386–397, 2000.

RUNKLE, J. R. Canopy tree turnover in old-growth mesic forests of eastern north America. **Ecology**, v. 81, n. 2, p. 554–567, 2000.

SÁNCHEZ-CUERVO, A. M. et al. Land Cover Change in Colombia: Surprising Forest Recovery Trends between 2001 and 2010. **PLOS ONE**, v. 7, n. 8, p. 1–14, 2012.

SAURA, S.; PASCUAL-HORTAL, L. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. **Landscape and Urban Planning**, v. 83, n. 2–3, p. 91–103, 2007.

SCHEFFER, M. et al. Anticipating critical transitions. **Science**, v. 288, n. 6105, p. 344–348, 2012.

SILVA, R. F. B. D.; BATISTELLA, M.; MORAN, E. F. Drivers of land change: Human-environment interactions and the Atlantic forest transition in the Paraíba Valley, Brazil. **Land Use Policy**, v. 58, p. 133–144, 2016.

SOARES-FILHO, B. et al. Simulating the response of land-cover changes to road paving and governance along a major Amazon highway: The Santarém-Cuiabá corridor. **Global Change Biology**, v. 10, n. 5, p. 745–764, 2004.

SOUZA, S. C. P. M.; GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R. R. A influência da cobertura vegetal e da distância do remanescente florestal no processo de regeneração natural na Floresta Ombrófila Densa Montana. **Hoehnea**, v. 45, n. 1, p. 55–68, 2018.

STONER, K. E. et al. Hunting and plant community dynamics in tropical forests: A synthesis and future directions. **Biotropica**, v. 39, n. 3, p. 385–392, 2007.

SUN, Z. et al. Quantifying ecological memory during forest succession: A case study from lower subtropical forest ecosystems in South China. **Ecological Indicators**, v. 34, p. 192–203, 2013.

THOMLINSON, J. R. et al. Land-Use Dynamics in a Post-Agricultural Puerto Rican Landscape (1936-1988). **Biotropica**, v. 28, n. 4, p. 525–536, 1996.

THOMPSON, J. et al. Rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil: artificial gaps and plant response to them. **Forest Ecology and Management**, v. 102, n. 2, p. 305–321, 1998.

TOZER, M. G.; MACKENZIE, B. D. E.; SIMPSON, C. C. An Application of Plant Functional Types for Predicting Restoration Outcomes. **Restoration Ecology**, v. 20, n. 6, p. 730–739, 2012.

VALENTE, R. DE O. A. **Análise da estrutura da paisagem na Bacia do Rio Corumbataí, SP**. [s.l.] ESALQ-USP, 2002.

VALENTE, R. DE O. A.; VETTORAZZI, C. A. Mapeamento de uso e cobertura do solo da Bacia do Rio Corumbataí , SP. **Circular Técnica do IPEF**, v. 193, p. 12, 2003.

VAN BREUGEL, M. et al. Succession of ephemeral secondary forests and their limited role for the conservation of floristic diversity in a human-modified tropical landscape. **PLOS ONE**, v. 8, n. 12, p. 1–13, 2013.

VÁZQUEZ-YANES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A. Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. **Tree physiology**, v. 11, n. 4, p. 391–400, 1992.

VERBURG, P. H. et al. Modeling the spatial dynamics of regional land use: The CLUE-S model.

Environmental Management, v. 30, n. 3, p. 391–405, 2002.

VESK, P. A.; WESTOBY, M. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. **Journal of Ecology**, v. 92, n. 2, p. 310–320, 2004.

VICTOR, M. A. M. et al. Cem anos de devastação: revisitada 30 anos depois. **Ministerio do meio ambiente**, 2005.

VIEIRA, D. L. M.; SCARIOT, A. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. **Restoration Ecology**, v. 14, n. 4, p. 11–20, 2006.

WADSWORTH, F. **Forest production for tropical America**. [s.l.] U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 1997.

WEBB, C. O.; PEART, D. R. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. **Ecology Letters**, v. 4, n. 5, p. 491–499, set. 2001.

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

WRIGHT, S. J. et al. The plight of large animals in tropical forests and the consequences for plant regeneration. **Biotropica**, v. 39, n. 3, p. 289–291, 2007.

WRIGHT, S. J.; MULLER-LANDAU, H. C. The uncertain future of tropical forest species. **Biotropica**, v. 39, n. 1, p. 25–30, 2006.

WRIGHT, S. J.; SAMANIEGO, M. J. Historical, demographic, and economic correlates of land-use change in the Republic of Panama. **Ecology and Society**, v. 13, n. 2, p. 21, 2008.

ZAHAWI, R. A.; AUGSPURGER, C. K. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. **Biotropica**, v. 31, n. 4, p. 540–552, 1999.

ZERMEÑO-HERNÁNDEZ, I. et al. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. **Applied Vegetation Science**, v. 18, n. 3, p. 443–455, 2015.

ANEXOS

ANEXO A. Lista das espécies com suas respectivas abundâncias nas duas classificações (Adultos e Sub-bosque), tipo de dispersão (W- anemocoria, Z- zoocoria, A- autocoria, NA- sem classificação) e grupo ecológico (P- pioneira, NP- não pioneira, SB- sub-bosque, NA- sem classificação)

Família/Espécie	Abundância		Dis-persão	Grupo Ecoló-gico
	Sub-bosque	Adultos		
Anacardiaceae				
Astronium graveolens Jacq.	1	7	W	NP
Lithrea molleoides (Vell.) Engl.	9	62	Z	P
Mangifera indica L.*	6	11	Z	NA
Myracrodruon urundeuva Allemão	0	66	W	NP
Tapirira guianensis Aubl.	7	21	Z	P
Annonaceae				
Annona sylvatica A.St.-Hil.	1	9	Z	NP
Apocynaceae				
Aspidosperma cylindrocarpon Müll.Arg.	3	11	W	NP
Tabernaemontana catharinensis A.DC.	1	4	Z	P
Araliaceae				
Dendropanax cuneatus (DC.) Decne. & Planch.	9	4	Z	NP
Arecaceae				
Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman	0	24	Z	NP
Asteraceae				
Dasyphyllum brasiliense (Spreng.) Cabrera	8	0	W	P
Moquiniastrum polymorphum (Less.) G. Sancho	9	123	W	NP
Bignoniaceae				
Handroanthus heptaphyllus (Vell.) Mattos	1	6	W	NP
Handroanthus ochraceus (Cham.) Mattos	0	64	W	NP
Jacaranda macrantha Cham.	0	2	W	NA
Tecoma stans (L.) Juss. ex Kunth*	10	43	W	NA
Boraginaceae				
Cordia africana Lam.*	2	0	A	NA
Cordia americana (L.) Gottschling & J.S.Mill.	9	13	Z	NP
Cordia selloviana Cham.	0	1	Z	P
Cordia trichotoma (Vell.) Arráb. ex Steud.	1	23	W	NP
Cannabaceae				
Cannabaceae spp.	0	3	Z	NA
Celtis fluminensis Carauta	0	29	Z	P
Celtis iguanaea (Jacq.) Sarg.	9	8	Z	P
Celtis sp.1	1	0	Z	NA
Celtis spp.	0	3	Z	NA
Trema micrantha (L.) Blume	0	2	Z	P

Celastraceae				
Maytenus aquifolia Mart.	0	2	Z	SB
Maytenus evonymoides Reissek	0	1	Z	NP
Maytenus gonoclada Mart.	2	2	Z	SB
Maytenus spp.	0	5	Z	NP
Monteverdia aquifolia (Mart.) Biral	1	0	Z	SB
Monteverdia evonymoides (Reissek) Biral	7	0	Z	NP
Combretaceae				
Terminalia glabrescens Mart.	0	1	NA	NA
Terminalia triflora (Griseb.) Lillo	2	3	W	NP
Terminalia argentea Mart.	0	1	W	NP
Cupressaceae				
Cupressus spp.	0	2	A	NA
Ebenaceae				
Diospyros inconstans Jacq.	2	17	Z	NP
Erythroxylaceae				
Erythroxylum deciduum A.St.-Hil.	3	1	Z	NP
Erythroxylum pelleterianum A.St.-Hil.	0	3	Z	SB
Euphorbiaceae				
Actinostemon concepcionis (Chodat & Hassl.) Hochr.	15	2	A	SB
Actinostemon klotzschii (Didr.) Pax	0	13	A	NP
Alchornea glandulosa Poepp. & Endl.	4	44	Z	P
Croton floribundus Spreng.	12	118	A	P
Croton spp.	0	3	NA	NA
Croton urucurana Baill.	2	26	A	P
Euphorbiaceae 3	1	0	A	NA
Euphorbiaceae 4	1	0	NA	NA
Gymnanthes klotzschiana Müll.Arg.	0	6	A	NP
Sapium glandulosum (L.) Morong	0	1	Z	NP
Sebastiania brasiliensis Spreng.	8	37	A	SB
Sebastiania spp.	0	30	A	NA
Fabaceae				
Albizia niopoides (Spruce ex Benth.) Burkart	0	7	A	NP
Andira fraxinifolia Benth.	6	27	Z	NP
Bauhinia forficata Link	5	32	A	P
Bauhinia longifolia (Bong.) Steud.	1	7	A	P
Calliandra tweedii Benth.	5	9	A	P
Cassia ferruginea (Schrad.) Schrad. ex DC.	0	1	A	NP
Centrolobium tomentosum Guillem. ex Benth.	5	21	W	NP
Copaifera langsdorffii Desf.	8	17	Z	NP
Cyclolobium brasiliense Benth.	0	1	W	NP
Dahlstedtia muehlbergiana (Hassl.) M.J.Silva & A.M.G. Azevedo	19	56	A	NP
Enterolobium contortisiliquum (Vell.) Morong	2	32	A	P
Fabaceae spp.	0	1	NA	NA
Hymenaea courbaril L.	0	4	Z	NP
Inga striata Benth.	1	0	Z	NP

Inga vera Willd.	0	9	Z	P
Leucaena leucocephala (Lam.) de Wit	2	9	A	NA
Leucochloron incuriale (Vell.) Barneby & J.W.Grimes	0	1	W	NP
Lonchocarpus cultratus (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima	15	81	W	NP
Machaerium brasiliense Vogel	12	49	W	NA
Machaerium hirtum (Vell.) Stellfeld	7	45	W	NP
Machaerium nyctitans (Vell.) Benth.	22	107	W	NP
Machaerium scleroxylon Tul.	0	1	W	NP
Machaerium spp.	0	4	W	NA
Machaerium stipitatum Vogel	14	65	W	NP
Machaerium villosum Vogel	13	80	W	NP
Myroxylon peruiferum L.f.	0	2	W	NP
Ormosia spp.	0	5	A	NA
Parapiptadenia rigida (Benth.) Brenan	0	8	W	P
Peltophorum dubium (Spreng.) Taub.	2	16	W	P
Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F.Macb	18	157	W	NP
Platymiscium floribundum Vogel	0	3	W	NP
Platypodium elegans Vogel	8	96	W	NP
Pterogyne nitens Tul.	0	3	W	NP
Senegalia polyphylla (DC.) Britton & Rose	3	5	W	P
Lacistemataceae				
Lacistema hasslerianum Chodat	12	2	Z	SB
Lamiaceae				
Aegiphila integrifolia (Jacq.) Moldenke	0	4	Z	P
Vitex megapotamica (Spreng.) Moldenke	0	6	Z	NP
Lauraceae				
Endlicheria paniculata (Spreng.) J.F.Macbr.	1	3	Z	NP
Lauraceae spp.	0	1	Z	NP
Nectandra lanceolata Nees	2	8	Z	NP
Nectandra megapotamica (Spreng.) Mez	7	8	Z	NP
Nectandra oppositifolia Nees	0	1	Z	NP
Ocotea corymbosa (Meisn.) Mez	0	1	Z	NP
Ocotea indecora (Schott) Mez	7	7	Z	NP
Ocotea odorifera (Vell.) Rohwer	0	11	Z	NP
Ocotea puberula (Rich.) Nees	0	1	Z	NA
Ocotea pulchella (Nees & Mart.) Mez	3	5	Z	NA
Ocotea spp.	0	3	Z	NP
Lecythidaceae				
Cariniana estrellensis (Raddi) Kuntze	7	16	W	NP
Lythraceae				
Lafoensia pacari A.St.-Hil.	0	12	A	NP
Malpighiaceae				
Byrsonima spp.	0	2	Z	NA
Malvaceae				
Bastardiopsis densiflora (Hook. & Arn.) Hassl.	0	5	W	P
Ceiba speciosa (A.St.-Hil.) Ravenna	2	5	W	NP

Guazuma ulmifolia Lam.	3	108	Z	P
Luehea candicans Mart. & Zucc.	51	177	W	NP
Luehea grandiflora Mart. & Zucc.	6	27	W	NP
Luehea paniculata Mart. & Zucc.	0	10	W	NP
Malvaceae 1	1	0	Z	NA
Malvaceae 2	1	0	Z	NA
Pseudobombax spp.	0	1	NA	NA
Pseudobombax grandiflorum (Cav.) A.Robyns	1	5	W	NP
Pseudobombax longiflorum (Mart. & Zucc.) A.Robyns	0	1	W	NP
Melastomataceae				
Miconia albicans (Sw.) Triana	17	12	Z	P
Miconia spp.	0	1	Z	NA
Meliaceae				
Cabralea canjerana (Vell.) Mart.	0	3	Z	NP
Cedrela fissilis Vell.	5	17	W	NP
Guarea guidonia (L.) Sleumer	0	3	Z	NP
Guarea kunthiana A.Juss.	6	4	Z	NP
Guarea macrophylla Vahl	84	118	Z	NP
Guarea spp.	1	2	Z	NP
Melia azedarach L.*	1	30	Z	NA
Meliaceae spp.	0	2	NA	NA
Trichilia casaretti C.DC.	0	1	Z	SB
Trichilia catigua A.Juss.	41	11	Z	SB
Trichilia clausseni C.DC.	192	116	Z	NP
Trichilia elegans A.Juss.	61	3	Z	SB
Trichilia pallida Sw.	49	101	Z	SB
Monimiaceae				
Mollinedia widgrenii A.DC.	2	3	Z	SB
Moraceae				
Ficus guaranitica Chodat	0	19	Z	NP
Ficus spp.	0	1	Z	NP
Maclura tinctoria (L.) D.Don ex Steud.	0	8	Z	NP
Myrtaceae				
Calyptranthes grandifolia O.Berg	0	1	Z	NA
*Calyptranthe*s sp. 1	17	0	Z	NA
Calyptranthes spp.	0	2	Z	NA
Campomanesia neriiflora (O.Berg) Nied.	0	2	Z	NP
Campomanesia spp.	0	13	Z	NP
Campomanesia xanthocarpa (Mart.) O.Berg	1	1	Z	NP
Eucalyptus spp.	0	202	W	NA
Eugenia dodonaeifolia Cambess.	1	4	Z	NP
Eugenia florida DC.	27	141	Z	SB
Eugenia hiemalis Cambess.	12	0	Z	SB
Eugenia ligustrina (Sw.) Willd.	2	0	Z	SB
Eugenia paracatuana O.Berg	44	20	Z	NP
Eugenia pluriflora DC.	1	1	Z	NP

Eugenia pyriformis Cambess.	35	0	Z	NP
Eugenia repanda O.Berg	2	2	Z	NP
Eugenia speciosa Cambess.	0	4	Z	NP
Eugenia spp.	0	4	Z	NP
Myrcia hebepetala DC.	0	1	Z	NP
Myrcia multiflora (Lam.) DC.	14	4	Z	NP
Myrcia sp. 2	5	0	Z	NP
Myrcia sp. 3	1	0	Z	NP
Myrcia splendens (Sw.) DC.	11	14	Z	NP
Myrcia spp.	0	3	Z	NP
Myrcia tomentosa (Aubl.) DC.	8	18	Z	NP
Myrcia venulosa DC.	0	1	Z	NP
Myrcianthes pungens (O.Berg) D.Legrand	0	1	Z	NA
Myrciaria floribunda (H.West ex Willd.) O.Berg	6	1	Z	NA
Myrtaceae 5	1	0	NA	NA
Myrtaceae spp.	0	105	Z	NP
Plinia peruviana (Poir.) Govaerts	27	0	Z	NA
Plinia spp.	0	3	Z	NA
Psidium guajava L.*	24	92	Z	NA
Psidium sartorianum (O.Berg) Nied.	0	8	Z	NP
Syzygium cumini (L.) Skeels*	2	1	Z	NA
Syzygium sp.1*	4	0	Z	NA
Syzygium spp.*	0	2	Z	NA
Nyctaginaceae				
Guapira cf. opposita (Vell.) Reitz	3	2	Z	NA
Guapira hirsuta (Choisy) Lundell	0	1	Z	NP
Guapira spp.	0	1	Z	NP
Ochnaceae				
Ouratea castaneifolia (DC.) Engl.	0	3	Z	NP
Peraceae				
Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill.	2	9	Z	NP
Phytolaccaceae				
Gallesia integrifolia (Spreng.) Harms	2	4	W	NP
Seguieria langsdorffii Moq.	0	1	W	NP
Picramnaceae				
Picramnia ramiflora Planch.	4	0	Z	NP
Picramnia sellowii Planch.	8	5	Z	NP
Piperaceae				
Piper amalago L.	47	0	Z	SB
Piper arboreum Aubl.	4	0	Z	SB
Pier glabratum Kunth	8	0	Z	NP
Piper mollicomum Kunth	1	0	Z	SB
Polygonaceae				
Coccoloba cordata Cham.	3	3	Z	NP
Ruprechtia laurifolia (Cham. & Schltdl.) A.C.Meyer	0	1	NA	NA
Ruprechtia laxiflora Meisn.	16	7	W	NP

Primulaceae				
Myrsine coriacea (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	6	20	Z	SB
Myrsine umbellata Mart.	8	22	Z	SB
Proteaceae				
Roupala montana Aubl.	0	8	W	NP
Rhamnaceae				
Rhamnidium elaeocarpum Reissek	36	55	Z	NP
Rosaceae				
Eriobotrya japonica (Thunb.) Lind	0	1	Z	NA
Prunus myrtifolia (L.) Urb.	1	**0**	Z	NP
Rubiaceae				
Chomelia bella (Standl.) Steyerm.	7	5	Z	SB
Chomelia pohliana Müll.Arg.	0	1	Z	SB
Chomelia spp.	0	0	NA	NA
Coutarea hexandra (Jacq.) K.Schum.	6	3	W	SB
Faramea latifolia (Cham. & Schltdl.) DC.	9	2	Z	SB
Ixora brevifolia Benth.	0	2	Z	NP
Palicourea mamillaris (Müll.Arg.) C.M.Taylor	1	0	Z	NP
Psychotria carthagenensis Jacq.	9	0	Z	SB
Psychotria sp.	1	0	NA	NA
Randia armata (Sw.) DC.	31	0	Z	NP
Rubiaceae 1	1	0	NA	NA
Rutaceae				
Balfourodendron riedelianum (Engl.) Engl.	0	6	W	NP
Citrus spp.*	28	7	Z	NA
Esenbeckia febrifuga (A.St.-Hil.) A. Juss. ex Mart.	10	27	Z	SB
Lonchocarpus spp.	0	2	NA	NA
Zanthoxylum caribaeum Lam.	2	1	Z	NP
Zanthoxylum fagara (L.) Sarg.	1	1	Z	NP
Zanthoxylum monogynum A.St.-Hil.	3	46	Z	NP
Zanthoxylum petiolare A.St.-Hil. & Tul.	11	4	Z	NP
Zanthoxylum rhoifolium Lam.	19	42	Z	P
Zanthoxylum riedelianum Engl.	0	9	Z	NP
Zanthoxylum spp.	0	1	NA	NA
Salicaceae				
Casearia decandra Jacq.	7	21	Z	NP
Casearia gossypiosperma Briq.	10	52	Z	NP
Casearia sylvestris Sw.	96	0	Z	P
Prockia crucis P.Browne ex L.	5	2	Z	SB
Xylosma pseudosalzmanii Sleumer	3	1	Z	NP
Sapindaceae				
Allophylus edulis (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	72	56	Z	NP
Allophylus racemosus Sw.	0	1	Z	NP
Cupania vernalis Cambess.	11	8	Z	NP
Diatenopteryx sorbifolia Radlk.	0	1	W	NP
Matayba elaeagnoides Radlk.	6	16	Z	NP

Sapotaceae				
Chrysophyllum gonocarpum (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	3	5	Z	NP
Chrysophyllum marginatum (Hook. & Arn.) Radlk.	11	46	Z	NP
Sapotaceae spp	0	1	NA	NA
Siparunaceae				
Siparuna guianensis Aubl.	17	8	Z	SB
Solanaceae				
Acnistus arborescens (L.) Schltdl.	0	23	Z	P
Cestrum intermedium Sendtn.	0	1	Z	NP
Solanaceae spp	0	1	Z	NA
Solanum granulosoleprosum Dunal	0	1	Z	P
Solanum pseudoquina A.St.-Hil.	1	1	Z	P
Solanum spp.	0	3	Z	NA
Solanum swartzianum Roem. & Schult.	6	0	Z	P
Symplocaceae				
Symplocos laxiflora Benth.	1	1	NA	NA
Urticaceae				
Cecropia pachystachya Trécul	0	4	Z	P
Urera caracasana (Jacq.) Griseb.	0	3	Z	P
Verbenaceae				
Aloysia virgata (Ruiz & Pav.) Juss.	11	37	W	P
Citharexylum myrianthum Cham.	1	20	Z	P
Violaceae				
Pombalia sp. 1	1	0	A	SB
Vochysiaceae				
Callisthene minor Mart.	0	1	W	NP
Vochysia tucanorum Mart.	0	2	W	NP
Unclassified	34	135	-	-