

ANDRÉ AUGUSTO JACINTO TABANEZ

**Dinâmica da comunidade arbórea em eco-
unidades de cinco fragmentos de Floresta
Estacional Semidecídua no interior do Estado
de São Paulo, Brasil, e conseqüências para a sua
conservação**

Tese apresentada ao Instituto de Botânica
da Secretaria do Meio Ambiente, como
parte dos requisitos exigidos para a
obtenção do título de DOUTOR em
BIODIVERSIDADE VEGETAL E
MEIO AMBIENTE, na Área de
Concentração de Plantas Vasculares em
Análises Ambientais.

SÃO PAULO

2008

ANDRÉ AUGUSTO JACINTO TABANEZ

**Dinâmica da comunidade arbórea em eco-
unidades de cinco fragmentos de Floresta
Estacional Semidecídua no interior do Estado
de São Paulo, Brasil, e conseqüências para a sua
conservação**

Tese apresentada ao Instituto de Botânica
da Secretaria do Meio Ambiente, como
parte dos requisitos exigidos para a
obtenção do título de DOUTOR em
BIODIVERSIDADE VEGETAL E
MEIO AMBIENTE, na Área de
Concentração de Plantas Vasculares em
Análises Ambientais

ORIENTADOR: DR. LUIZ MAURO BARBOSA

CO-ORIENTADOR: DR. EDUARDO LUÍS MARTINS CATHARINO

Ficha Catalográfica elaborada pela Seção de Biblioteca do Instituto de Botânica

Tabanez, André Augusto Jacinto

T112d Dinâmica da comunidade arbórea em eco-unidades de cinco fragmentos de floresta estacional semidecídua no interior do estado de São Paulo, Brasil, e conseqüências para sua conservação / André Augusto Jacinto Tabanez -- São Paulo, 2009.

111 p. il.

Tese (Doutorado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2009

Bibliografia.

1. Floresta Atlântica. 2. Conservação. 3. Dinâmica florestal. I. Título

CDU 581.526.422.2

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, por apoiar institucionalmente este trabalho. Aos pesquisadores Dr. Luiz Mauro Barbosa e Dr. Eduardo Luís Martins Catharino, pela orientação.

À Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente.

Ao Conselho de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudo, para o período inicial deste trabalho.

À National Science Foundation (EUA) e WWF (Brasil) pelo auxílio financeiro para execução de parte do trabalho de pesquisa de campo. À FAPESP, Projeto Políticas Públicas, processo nº 03/06423-9, pelo auxílio financeiro na fase de conclusão do trabalho.

À Usina Capuava, Fazenda São José, Fazenda Santa Rita e Usina Modelo, por permitirem o acesso às áreas de pesquisa.

À Firmenich, nas pessoas de Alessandra Tucci e Fernando Guzmán, por permitir que usasse parte do meu tempo de trabalho na execução desta pesquisa.

Ao pesquisador Eduardo Cabral Pereira Gomes (Instituto de Botânica de São Paulo) pelas sugestões na análise estatística e revisão do texto. Aos pesquisadores Giselda Durigan (Instituto Florestal de São Paulo), Henrique Nascimento (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia), Waldir Mantovani (Instituto de Biociências/USP) e Margarida Maria da Rocha. Fiuza Melo (Instituto de Botânica de São Paulo) pelas sugestões em geral.

Aos pesquisadores Ricardo R. Rodrigues (ESALQ/USP) e Geraldo A. D. C. Franco, João B. Baitello e Osny T. Aguiar (Instituto Florestal de São Paulo) pela ajuda na identificação do material botânico.

À minha grande amiga Sarah Riley, pela revisão cuidadosa dos artigos escritos em inglês.

Aos funcionários da Pós-Graduação do Instituto de Botânica, em especial à Márcia, pela ajuda com os detalhes burocráticos do programa.

Às pessoas que me auxiliaram na parte “americana” de meu doutorado, em especial minha mãe, Lindalva Jacinto Tabanez, e minha grande amiga Aline Magnoni.

À minha esposa, Daniela de O. Pequeno, pela paciência com o estranho ser que ela encontrava todas as noites, nos últimos meses, em frente ao computador.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	iv
LISTA DE TABELAS.	v
LISTA DE ANEXOS.	viii
RESUMO	ix
ABSTRACT	xi
CAPÍTULO 1	
INTRODUÇÃO GERAL	
1. O SURGIMENTO DA BIOGEOGRAFIA DE ILHAS	1
2. A IMPORTÂNCIA DE FRAGMENTOS DE ECOSISTEMAS PARA A CONSERVAÇÃO AMBIENTAL	3
2.1 Fragmentos como amostra ambiental	3
2.2 Fragmentos como reserva de biodiversidade	3
2.3 Fragmentos como pontos de ligação	3
2.4 Fragmentos como áreas de uso esporádico	4
2.5 Fragmentos como reserva genética	4
3. VARIÁVEIS IMPORTANTES NA CONSERVAÇÃO DE FRAGMENTOS	4
3.1 Área	4
3.2 Forma	5
3.3 Tempo de isolamento	5
3.4 Grau de isolamento	5
3.5 Histórico de perturbação	5
3. 6 Porosidade do meio circundante	6
4. OS DESAFIOS NA CONSERVAÇÃO DE FRAGMENTOS	6
4.1 Efeito de borda	6
4.2 População mínima viável	7
4.3 Perda de biomassa	7
4.4 Perda de espécies associadas	8
4.5 Perda de espécies chaves	8
4.6 Perda de diversidade	8
6. POLÍTICAS PÚBLICAS PARA CONSERVAÇÃO E RESTAURAÇÃO FLORESTAL	9
OBJETIVOS	12
MATERIAL E MÉTODOS	12
1. ÁREAS DE ESTUDO	12
CAPÍTULO 2	
COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES ARBÓREAS E SUA DINÂMICA EM ECO-UNIDADES EM FRAGMENTOS DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECÍDUA, EM PIRACICABA, SP, NO SUDESTE DO BRASIL	
INTRODUÇÃO	20
MATERIAL E MÉTODOS	21
RESULTADOS	25
Composição florística geral	25
Espécies mais importantes nas diferentes eco-unidades nos cinco fragmentos	27
Fragmento Modelo 1	27
Capoeira Alta	27
Fragmento Modelo 2	28
Capoeira Alta	28
Capoeira Baixa	29
Fragmento Santa Rita	29
Capoeira Alta	29

Capoeira Baixa	30
Bambuzal	31
Floresta Madura	31
Fragmento Capuava	32
Capoeira Alta	32
Capoeira Baixa	32
Bambuzal	33
Floresta Madura	34
Fragmento São José	34
Capoeira Alta	35
Capoeira Baixa	36
Bambuzal	36
Dinâmica de grupos ecológicos nas diferentes eco-unidades e fragmentos	37
Fragmento Modelo 1	37
Fragmento Modelo 2	38
Capoeira Baixa	38
Capoeira Alta	38
Fragmento Santa Rita	38
Capoeira Baixa	38
Capoeira Alta	39
Bambuzal	39
Floresta Madura	40
Fragmento Capuava	40
Capoeira Baixa	40
Capoeira Alta	40
Bambuzal	41
Floresta Madura	41
Fragmento São José	42
Capoeira Baixa	42
Capoeira Alta	42
Bambuzal	42
DISCUSSÃO	43
Composição florística e similaridade entre eco-unidades e fragmentos	43
Dinâmica das espécies mais importantes nas diferentes eco-unidades e fragmentos estudados	44
Capoeira Baixa	44
Capoeira Alta	47
Bambuzal	48
Floresta Madura	49
Dinâmica de grupos ecológicos nas diferentes eco-unidades e fragmentos	49
Capoeira Baixa	49
Capoeira Alta	49
Bambuzal	50
Floresta Madura	50
CONCLUSÕES	51
REFERÊNCIAS	51
CAPÍTULO 3	
CHANGES IN FOREST STRUCTURE IN BRAZILIAN SEMIDECIDUOUS SEASONAL ATLANTIC FOREST FRAGMENTS	
INTRODUCTION	60
MATERIAL AND METHODS	61

RESULTS	63
1. Differences in tree density and basal area among eco-units at t_1	63
2. Changes in percentages of eco-units within fragments over time	64
3. Changes in average size and number of patches of Low Forest	66
4. Changes in fractions of eco-units over time	67
DISCUSSION	69
1. Differences in tree density and basal area among eco-units at t_1	69
2. Changes in percentages of eco-units within fragments over time	69
CONCLUSIONS	73
REFERENCES	74
CAPÍTULO 4	
FOREST DYNAMICS IN BRAZILIAN SEMIDECIDUOUS SEASONAL ATLANTIC FOREST FRAGMENTS	
INTRODUCTION	78
MATERIAL AND METHODS	80
RESULTS	84
DISCUSSION	86
Structure dynamics in the fragments and the eco-units	86
Dynamics of Low Forest	89
Dynamics of High Forest	90
Dynamics of Bamboo Forest	93
Dynamics of Mature Forest	93
CONCLUSIONS	93
REFERENCES	94
CAPÍTULO 5	
DISCUSSÃO GERAL	
DINÂMICA FLORESTAL NOS FRAGMENTOS ESTUDADOS	99
1. DINÂMICA DA CAPOEIRA BAIXA	99
2. DINÂMICA DA CAPOEIRA ALTA	102
3. DINÂMICA DO BAMBUZAL	103
4. DINÂMICA DA FLORESTA MADURA	104
CONCLUSÕES	104
REFERÊNCIAS	105

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1 – Localização das unidades amostrais nos fragmentos Modelo 1 e Modelo 2 de floresta estacional semidecídua	14
Figura 2 – Localização das unidades amostrais no fragmento Santa Rita de floresta estacional semidecídua	15
Figura 3 – Localização das unidades amostrais no fragmento Capuava de floresta estacional semidecídua	16
Figura 4 – Localização das unidades amostrais no fragmento São José de floresta estacional semidecídua	17
Figura 5 – Perfis esquemáticos das eco-unidades definidas neste trabalho	19

CAPÍTULO 2

Gráfico 1 – Diagrama ilustrativo das 12 famílias mais ricas ou com cinco ou mais espécies na amostra total	26
Gráfico 2 – Diagrama ilustrativo dos 15 gêneros mais ricos ou com três ou mais espécies na amostra total	26
Gráfico 3 – Diagrama ilustrativo da distribuição das espécies por grupo sucessional na amostra total. Legenda: <u>pi</u> , pioneira de ciclo curto, intolerante; <u>op</u> , oportunistas ou pioneiras de ciclo longo, intolerante; <u>sb</u> , espécies de subosque, tolerantes; <u>do</u> , espécies de dossel, tolerantes; nc, não classificadas	27

CAPÍTULO 3

Figure 1 – Percentages of each eco-unit at t_0 and t_1 in the studied fragments	65
Figure 2 – Size distribution of LF patches in the studied fragments	66
Figure 3 – Conceptual model from Tabanez & Viana (2000), with the observed percentages of change among eco-units from the present study	72

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1 – Dados sobre os fragmentos de floresta estacional semidecídua estudados, na região de Piracicaba, Estado de São Paulo 18

Tabela 2 – Descrição das eco-unidades consideradas no estudo de fragmentos de floresta estacional semidecídua 18

CAPÍTULO 2

Tabela 1 – Fragmentos estudados, área total, área amostrada e número de indivíduos arbóreos amostrados em t_0 e t_1 22

Tabela 2 – Características fisionômicas das eco-unidades adotadas neste estudo: Bambuzal (BB). Capoeira Baixa (CB) Capoeira Alta (CA) Floresta Madura (FM). 23

Tabela 3 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CA no fragmento Modelo 1. 27

Tabela 4 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CA no fragmento Modelo 2. 28

Tabela 5 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CB no fragmento Modelo 2. 29

Tabela 6 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e mortalidade no período t_0 - t_1 . CA no fragmento Santa Rita. 30

Tabela 7 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CB no fragmento Santa Rita. 30

Tabela 8 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . BB no fragmento Santa Rita. 31

Tabela 9 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . FM no fragmento Santa Rita. 32

Tabela 10 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CA no fragmento Capuava. 32

Tabela 11 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CB no fragmento Capuava. 33

Tabela 12 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . BB no fragmento Capuava. 34

Tabela 13 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . FM no fragmento Capuava. 35

Tabela 14 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CA no fragmento Rio Claro. 35

Tabela 15 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CB no fragmento São José. 36

Tabela 16 – Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . BB no fragmento São José.	37
Tabela 17 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CA do fragmento Modelo 1.	37
Tabela 18 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CB do fragmento Modelo 2.	38
Tabela 19 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CA do fragmento Modelo 2.	38
Tabela 20 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CB do fragmento Santa Rita.	39
Tabela 21 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CA do fragmento Santa Rita.	39
Tabela 22 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, no BB do fragmento Santa Rita.	39
Tabela 23 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na FM do fragmento Santa Rita.	40
Tabela 24 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CB do fragmento Capuava.	40
Tabela 25 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CA do fragmento Capuava.	41
Tabela 26 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, no BB do fragmento Capuava.	41
Tabela 27 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na FM do fragmento Capuava.	41
Tabela 28 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CB do fragmento São José.	42
Tabela 29 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CA do fragmento São José.	42
Tabela 30 – Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, no BB do fragmento São José.	43
Tabela 31 – Porcentagem dos grupos de pioneiras e oportunistas (agrupados) nos fragmentos estudados que apresentavam CB em t_0 .	49
Tabela 32 – Porcentagem de espécies de subosque e dossel em CA	50
Tabela 33 – Porcentagem de espécies pioneiras e oportunistas em bambuzal	50
Tabela 34 – Porcentagem de espécies tolerantes (subosque e dossel) à sombra em FM nos dois tempos considerados.	50
CAPÍTULO 3	
Table 1 – Sizes of studied fragments and numbers of surveyed trees	63
Table 2 – Brief description of the eco-units used in this study	63
Table 3 – Tree density and basal area at t_1 in the four eco-units used in this study (average $\pm$ standard deviation)	64
Table 4 – Overall percentage change in fractions of eco-units from t_0 to t_1	68
Table 5 – Percentage change in fractions of eco-units, for each eco-unit	68
CAPÍTULO 4	
Table 1 – Sizes of studied fragments of seasonal semideciduous forest and numbers of surveyed trees	82
Table 2 – Brief description of the eco-units used in this study, in fragments of seasonal semideciduous forest	82

Table 3 – Equations used for calculating mortality, recruitment, and growth in this study	83
Table 4 – Forest structure of the studied fragments at t_0 and t_1 and recruitment and mortality rates for the t_0–t_1 period	84
Table 5 – Annual rates of recruitment and mortality (average $\pm$ standard deviation) in the eco-units	84
Table 6 – Changes in tree basal area over the t_0–t_1 period in the eco-units.	85
Table 7 – Average growth rates for each eco-unit for total stems, and average percentage of stems showing null growth.	85

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1 – Listagem das espécies arbóreas amostradas em eco-unidades de cinco fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua da região de Piracicaba (SP) em dois tempos de amostra (CS = classificação por grupos sucessionais: pi, pioneira de ciclo curto, intolerante; op, oportunistas ou pioneiras de ciclo longo, intolerante; sb, espécies de subosque, tolerantes; do, espécies de dossel, tolerantes)

55

RESUMO

Estudou-se a dinâmica da comunidade arbórea em cinco fragmentos de floresta estacional semidecídua. Estes fragmentos localizam-se na região de Piracicaba e são todos fragmentos de floresta isolados, sem eventos de perturbação de grandes proporções. O formato desses fragmentos varia de aproximadamente quadrado a retangular, com tamanho entre 0,6 a 220,0 ha. A vegetação arbórea foi amostrada em um primeiro levantamento entre 1991 e 1993 (t_0), utilizando-se parcelas permanentes na forma de transectos. Todas as árvores com diâmetro a 1,3 m de altura do solo (DAP) ≥ 5 cm foram incluídas no estudo e as diferentes fisionomias florestais encontradas nos transectos foram mapeadas. As diferentes fisionomias, ou eco-unidades, foram classificadas visualmente em Capoeira Baixa (CB), bambuzal (BB), Capoeira Alta (CA) e Floresta Madura (FM). Um segundo levantamento foi feito em 1999 (t_1), com novo mapeamento. As espécies mais importantes em IVC foram classificadas em quatro grupos sucessionais e/ou funcionais e a importância relativa de cada grupo foi calculada para cada eco-unidade. Os dados encontrados foram comparados com o modelo proposto por Tabanez & Viana (2000) para dinâmica florestal dessas eco-unidades, para avaliar sua precisão.

Cerca de dois terços da área dos transectos não mudou de eco-unidade ao longo do período estudado. A mudança mais comum foi para CB (19,8% da área). Assim, a área ocupada por CB aumentou em todos os fragmentos e seus trechos aumentaram em número e tamanho médio. A taxa de recrutamento foi maior que a taxa de mortalidade na CB e houve incremento na área basal (AB), fazendo com que esta eco-unidade apresentasse desenvolvimento em estrutura no período t_0 - t_1 . Trechos de CB mostraram importância maior de espécies pioneiras e oportunistas, provavelmente devido aos tamanhos grandes dos trechos. Essas espécies parecem ser capazes de causar algum desenvolvimento de estrutura na CB, mas é importante notar a baixa importância ou ausência das espécies de banco de sementes nesta eco-unidade.

A área ocupada pelas outras eco-unidades mudou pouco ou apresentou diminuição. A segunda alteração mais comum foi mudança para CA (12,4% da área). A taxa de recrutamento na CA também foi maior do que a taxa de mortalidade, e foi observado um aumento na AB, fazendo com que esta eco-unidade também mostrasse algum desenvolvimento na estrutura. Algumas das espécies mais importantes nesta eco-unidade foram as mesmas que na CB, como *Croton floribundus*, *Astronium graveolens* e *Metrodorea nigra*. A importância das espécies tolerantes à sombra diminuiu nesta eco-unidade em quatro dos fragmentos estudados.

O Bambuzal mostrou forte diminuição em área, devido à morte das moitas nos dois maiores fragmentos. No período considerado, 92,5% da área original de BB se transformou em outras eco-unidades, principalmente CB e CA. A taxa de recrutamento foi a maior entre as eco-unidades. Nos fragmentos onde a maioria das moitas morreu, espécies pioneiras e oportunistas aumentaram rapidamente em importância, incluindo espécies de banco de sementes, ausentes ou pouco importantes na CB.

A Floresta Madura não se mostrou tão estável quanto o nome sugere e cerca de metade de sua área original se transformou em outra eco-unidade no período t_0 - t_1 , principalmente CA. Ainda assim, esta eco-unidade foi a mais estável das quatro, mostrando as taxas mais baixas de mortalidade e recrutamento. A composição mostrou absoluta predominância de espécies tolerantes à sombra, com aumento de sua importância no período t_0 - t_1 .

Os dados sugerem que o desenvolvimento da estrutura da floresta nos fragmentos foi limitado e que este desenvolvimento não foi suficiente para regenerar a floresta nas áreas abertas (CB). Além disso, foram observadas altas taxas de alteração de eco-unidades mais desenvolvidas para eco-unidades menos desenvolvidas, especialmente considerando-se o pequeno intervalo de tempo considerado. Os dados sugerem que o modelo apresentado por Tabanez & Viana (2000) para a dinâmica dessas eco-unidades é preciso e sugere que esses fragmentos estão em transformação, mesmo após longo tempo do isolamento inicial. As mudanças que ainda estão ocorrendo podem levar esses fragmentos de floresta, no longo prazo, a se transformarem em fragmentos de vegetação arbustiva, baixa e de baixa biomassa. Os resultados aqui apresentados são importantes balizadores de políticas regionais voltadas à restauração florestal e à conservação de espécies arbóreas, assim como na orientação para restauração florestal em recuperação de áreas degradadas.

Palavras-chave: fragmentos florestais, dinâmica florestal, conservação, floresta atlântica estacional semidecídua.

ABSTRACT

The dynamics of the arboreal vegetation of five fragments was studied. These fragments are located in the central-east part of São Paulo, and are all old-growth semideciduous forest remnants, isolated for the last 100-150 years, and with no major disturbance in their history. Their shapes vary from nearly square to rectangular, and their size range from 0.6 to 220.0 ha. The arboreal vegetation was first surveyed between 1991 and 1993 (t_0), using transects as permanent plots. All trees Diameter at Breast height (DBH) ≥ 5 cm were included in the study, and the different forest physiognomies were mapped in the transects. The different physiognomies, or eco-units, within the transects, were classified visually in Low Forest (LF), Bamboo Forest (BF), High Forest (HF) and Mature Forest (MF). In 1999 the survey was repeated (t_1), and a new mapping was done. The most important species were classified in four successional groups, and the relative importance of each group was calculated for each eco-unit. A comparison of the actual data in dynamics of this study, with the model proposed by Tabanez and Viana (2000) on the dynamics of these eco-units, is done to evaluate the preciseness of the model.

About two thirds of the areas of transects did not shift from an eco-unit to any other eco-unit. The most common change was to LF (19.8% of the area). Therefore, the area occupied by LF increased in all fragments, and its patches increased in number and in average size. Annual recruitment surpassed mortality in LF, and there was an increase in BA (basal area), making that this eco-unit showed some development in its structure over the t_0 - t_1 period. Low Forest patches were occupied mainly by opportunist and pioneer species, probably because of the large sizes of these patches. While these species may be able to cause the slight forest development observed, it is noticeable the low importance of pioneer species of seed bank in the species composition of the LF.

The area occupied by all other eco-units changed little or showed a decrease. The second most common change was to HF (12.4% of the area). Annual recruitment surpassed mortality in also in HF, and there was an increase in BA, making that this eco-unit showed some development in its structure over the t_0 - t_1 period. Some of the most important species in this eco-unit were the same as in LF, such as *Croton floribundus*, *Astronium graveolens*, and *Metrodorea nigra*. The importance of shade-tolerant species decreased in four out of the five fragments over the t_0 - t_1 period.

Bamboo Forest showed a sharp decrease in area, due to the death of the clumps in the two larger fragments. Because of that, 92.5% of its original area had shifted to another eco-unit by t_1 . Most of its changing area became either LF or HF, and its recruitment rate was the

highest among the four eco-units. In the two fragments where most of the clumps died, pioneer and opportunistic species increased sharply in importance, including some seed bank species, absent or not important in LF.

Mature Forest was not as stable as the name would suggest, and almost half of its original area shifted to another eco-unit, becoming mainly HF. Still this eco-unit was the most stable of all four, and showed the lowest recruitment and mortality rates. The composition shows an absolute dominance of shade-tolerant species, with increasing importance of these groups by t_1 .

The data shows that while there was a limited forest development in the studied fragments, this development was not enough to regenerate the forest in the open interior areas. Moreover, the observed rates at which more developed eco-units changed into less developed eco-units was remarkable, especially considering the short time interval of this study. The data suggests that the model presented by Tabanez & Viana (2000) on the forest dynamics of these eco-units is accurate, and suggests that these fragments are still under transformation, even after such a long time of isolation. The changes still taking place, may take these fragments in the long term, to evolve from old-growth forest remnants, to scrubby, short, low-biomass, remnants. The results presented here are important for the development of local public plans for forest restoration and for the conservation of tree species, and for the development of methodology for forest restoration in degraded areas.

Key-words: Forest fragments, forest dynamics, forest conservation, seasonal atlantic forest.

ESTRUTURA DA TESE

Esta tese está organizada em capítulos independentes, que serão publicados separadamente. O primeiro capítulo traz uma breve introdução à ecologia de fragmentos florestais, os objetivos e os métodos gerais do trabalho e não será publicado como artigo independente. O segundo capítulo traz o artigo “COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES ARBÓREAS E SUA DINÂMICA EM ECO-UNIDADES EM FRAGMENTOS DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECÍDUA, EM PIRACICABA, SP, NO SUDESTE DO BRASIL”, a ser submetido à Revista Brasileira de Biologia. O terceiro capítulo traz o artigo “CHANGES IN FOREST STRUCTURE IN BRAZILIAN SEMIDECIDUOUS SEASONAL ATLANTIC FOREST FRAGMENTS”, a ser submetido à Biota Neotropica. O quarto capítulo traz o artigo “FOREST DYNAMICS IN BRAZILIAN SEMIDECIDUOUS SEASONAL ATLANTIC FOREST FRAGMENTS”, a ser submetido à Forest Ecology & Management. Desta forma, cada artigo segue a formatação do periódico no qual se pretende publicá-lo. Finalmente, o quinto capítulo traz uma discussão geral dos resultados expostos nos três capítulos anteriores e também não será publicado como artigo independente. As referências citadas nos três artigos independentes estão no final de cada capítulo, enquanto as referências citadas nos capítulos primeiro e quinto estão no final do último capítulo.

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO GERAL

1. O SURGIMENTO DA BIOGEOGRAFIA DE ILHAS

Quando MacArthur & Wilson (1967) publicaram seu estudo inovador sobre teoria de biogeografia de ilhas, provavelmente eles não imaginassem que estivessem iniciando, talvez, o maior debate da história da Biologia da Conservação. Sua biogeografia de ilhas iniciou-se como uma teoria que procurava explicar a biodiversidade em ilhas. Mas em poucos anos, foi apropriada pela Biologia da Conservação, e incitou dezenas de pesquisadores através do mundo a estudar, não a biogeografia de ilhas, mas a biogeografia dos fragmentos de ecossistemas.

As premissas básicas da teoria de MacArthur & Wilson incluem:

1. O número de espécies encontrado em qualquer instante em uma ilha é uma função das taxas de imigração e extinção de espécies;
2. As taxas de imigração e extinção são diretamente influenciadas pela distância entre a ilha e o continente, e pelo seu tamanho;
3. O número de espécies encontrado em qualquer instante em uma ilha é o número de equilíbrio, já que as espécies encontradas não são sempre as mesmas, pois extinções e novas imigrações continuam ocorrendo;
4. Outros fatores, além do tamanho e da distância até o continente, influenciam o número de equilíbrio, como grau de isolamento total, tempo de isolamento, clima, existência de correntes oceânicas, regime de perturbações.

Ecologistas do mundo inteiro logo perceberam que as premissas da biogeografia de ilhas poderiam ser aplicadas a áreas continentais, mais precisamente, a “ilhas” de ecossistemas naturais, apesar de aspectos que influenciam as últimas e que não estão incluídos na teoria de biogeografia de ilhas, como efeito de borda, efeito da matriz circundante, sinergismo das diferentes formas de perturbação antrópica, etc. Qualquer área natural cercada por ambientes antropogênicos poderia ser entendida, não mais como uma amostra fiel de um ambiente natural, mas como uma “ilha” de ecossistema natural, imersa em um “oceano” de sistemas de origem antrópica. E, como uma ilha, estaria sob a influência das mesmas leis de ilhas verdadeiras. Este debate evoluiu para o que foi uma discussão importante no início da aplicação da biogeografia de ilhas na conservação de ecossistemas naturais fragmentados, o SLOSS (single large or several

small), ou “uma grande ou muitas pequenas” (Järvinen 1982). Esse debate deveria guiar os esforços conservacionistas, na criação de grandes poucas reservas, ou muitas pequenas. Assim, os conceitos da biogeografia de ilhas começaram a ser vistos como uma ferramenta fundamental no planejamento de políticas de criação de reservas oficiais.

No entanto, o debate não poderia ficar apenas no planejamento de reservas, já que as reservas públicas não poderiam conservar toda a magnitude da biodiversidade, seja de espécies, seja de ecossistemas, existente no planeta (Gradwohl & Greimberg 1991). Em especial nos trópicos, onde está concentrada a maior parte da biodiversidade mundial, a capacidade das reservas públicas na conservação é limitada, e a dinâmica de ocupação humana gera todos os anos um número incalculável de novos fragmentos de ecossistemas. A ocupação humana, e a conseqüente fragmentação dos ecossistemas, deixa para trás um arquipélago de fragmentos, com diferentes tamanhos, graus de isolamento, e regimes de perturbação. E esses fragmentos têm uma função conservacionista tão grande ou até maior que as reservas oficiais, já que abarcam uma diversidade maior de ambientes do que as últimas, porque estão espalhados de maneira mais homogênea pela paisagem. Logo, a teoria de biogeografia de ilhas começou a ser vista também como uma idéia que deveria nortear as políticas de conservação de espaços naturais privados, criados pela dinâmica de ocupação humana da paisagem.

Conseqüentemente, além de utilizar seus princípios nas discussões sobre a política de criação de reservas oficiais, era preciso aplicar a idéia na discussão de aspectos de conservação de fragmentos em áreas privadas, e conseqüentemente muito menores em extensão. Uma das primeiras técnicas da Biologia da Conservação a ser discutida na conservação dos fragmentos de ecossistemas, utilizando o conceito de biogeografia de ilhas na tentativa de minorar os efeitos do isolamento e da limitação em espaço, foi a formação de corredores ecológicos, com o intuito de minorar o problema do isolamento geográfico. Aos poucos, outros aspectos começaram a ser discutidos, e um volume maior de projetos de pesquisa começou a ser necessário para fazer frente às questões levantadas pelos pesquisadores e conservacionistas.

Desde a década de 1980, um grande esforço de pesquisa tem sido aplicado no estudo da dinâmica de fragmentos florestais. O projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, na Amazônia brasileira, gerou neste período um grande número de artigos científicos. Na Amazônia brasileira, a maior frente de desmatamento do mundo tropical, os fragmentos assumem

incontestável importância conservacionista. Nesta região, a soma da área de fragmentos ou de floresta sob o efeito de borda pode ultrapassar em mais de 150% a área desmatada (Skole & Tucker, 1993).

Mais recentemente, pesquisadores em outras partes dos trópicos começaram a investir recursos e energia para entender o que se passa com ambientes florestais tropicais fragmentados, e como protegê-los. Apesar da grande quantidade de artigos publicados nos últimos 20 anos sobre a fragmentação de ecossistemas, não existe ainda consenso sobre questões importantes, como a importância relativa das diferentes variáveis que influenciam a sua conservação, ou da melhor forma de preservá-los.

2. A IMPORTÂNCIA DE FRAGMENTOS DE ECOSISTEMAS PARA A CONSERVAÇÃO AMBIENTAL

2.1. Fragmentos como amostra ambiental

As áreas protegidas oficiais abrangem apenas um percentual limitado da área total originalmente ocupada pelos ecossistemas naturais. No Brasil, por exemplo, até 2005 somente 2,8% do território estava protegido em Unidades de Conservação federais de proteção integral (Costa *et al.* 2005). Neste contexto, os fragmentos de ecossistemas naturais têm um papel fundamental na preservação de áreas ocupadas originalmente por esses ecossistemas.

2.2. Fragmentos como reserva de biodiversidade

Fragmentos de ecossistemas naturais podem servir como reservas de biodiversidade, permitindo, mesmo que no curto prazo, a sobrevivência de espécies que não existam mais ou estejam ameaçadas em áreas protegidas. Pither & Kellman (2002), por exemplo, encontraram cerca de 1/5 das espécies arbóreas de Belize em micro fragmentos (<1 ha) e linhas de árvores em áreas de floresta ripária. Lima *et al.* (2003) mencionam a existência da espécie mico-leão-preto (*Leontopithecus crhysopygus*), ameaçada de extinção, em diversos fragmentos particulares do sul do Estado de São Paulo.

2.3. Fragmentos como pontos de ligação

As áreas protegidas em geral estão distantes umas das outras. Fragmentos de ecossistemas naturais podem ser importantes para permitir que espécies migrem entre áreas contínuas (Malanson & Cairns 1997) ou protegidas, servindo como pontos de ligação entre elas

(Metzger 1999, Metzger 2000) ainda que essa possibilidade dependa das espécies consideradas, e da permeabilidade às espécies dos ambientes existentes entre as áreas protegidas. Esses fragmentos podem ainda permitir a re-colonização de áreas, que tenham perdido alguma espécie devido a um evento estocástico que leve à extinção local.

2.4. Fragmentos como áreas de uso esporádico

Fragmentos podem ser importantes como áreas alternativas de uso para a fauna. Principalmente espécies de maior capacidade de movimentação no ambiente podem mostrar grande uso de fragmentos ao redor da área principal de vida. Nunes & Galetti (2007), por exemplo, mostram que o maracanã verdadeiro (*Primolius maracana*) pode usar intensamente fragmentos florestais para alimentação, descanso e reprodução.

2.5. Fragmentos como reserva genética

As populações que ocupam uma área contínua podem ou não garantir a variabilidade genética necessária para a sobrevivência, no longo prazo, das respectivas espécies. Isso depende da área disponível, da espécie, e se esta área permite a sobrevivência de uma população mínima viável (Gilpin & Soulé 1986). Se não permitir, as espécies em questão dependerão da imigração constante de indivíduos de outras áreas, para garantir a variabilidade genética mínima necessária. Mesmo se a área for suficientemente extensa para preservar uma população mínima viável, ainda assim é desejável a imigração de indivíduos de outras populações, para diminuir as chances da deriva genética, que pode causar a extinção local de espécies. Fragmentos podem abrigar pequenas populações que, apesar de pequenas e inviáveis no longo prazo, servem como fonte de diversidade genética para áreas maiores ao redor, a partir de indivíduos emigrantes.

3. VARIÁVEIS IMPORTANTES NA CONSERVAÇÃO DE FRAGMENTOS

Os fragmentos de ecossistemas nativos podem variar muito na sua condição de preservar o ecossistema original. Algumas variáveis têm maior importância na conservação de fragmentos como amostras do ecossistema original, a médio e longo prazos. As variáveis mais importantes seguem abaixo.

3.1. Área

A área ocupada por uma ilha é uma variável de fundamental importância na previsão da biodiversidade desta ilha para a teoria de MacArthur & Wilson (1967). Assim, paralelamente, a

área ocupada por um fragmento é a variável de maior importância na possibilidade desta de servir como amostra de um ecossistema (Hill & Curran 2003). Fragmentos maiores podem conter mais espécies e maiores populações por espécie, e serão menos afetados pelo meio externo do que fragmentos de menor área (Laurance 1991).

3.2. Forma

O formato de um fragmento também é de fundamental importância na sua capacidade de preservação da sua biodiversidade (Game 1980). Para uma mesma área total, fragmentos de formato mais alongado, com maior relação perímetro/área, serão mais afetados pelo efeito de borda (Laurance 1991). Fragmentos alongados podem mostrar grandes diferenças de estrutura florestal quando comparados a fragmentos de menor relação perímetro/área, como menor densidade de árvores, clareiras de maior tamanho, e menores taxas de regeneração de espécies arbóreas (Masaki 2004).

3.3. Tempo de isolamento

Quanto maior o tempo de isolamento, mais intensamente um fragmento pode se alterar em relação ao ecossistema original. Em áreas de desmatamento mais recente, como as fronteiras agrícolas do sudeste da Amazônia, os fragmentos podem ser muito mais semelhantes às florestas originais do que os fragmentos de áreas desmatadas há mais tempo, como o sudeste brasileiro.

3.4. Grau de isolamento

O grau de isolamento pode ser definido como a média das distâncias de um fragmento a seus vizinhos mais próximos (Forman & Godron 1986). O grau de isolamento reflete principalmente na capacidade de contato das populações de espécies lá encontradas com as populações nesses fragmentos vizinhos e em áreas contínuas, influenciando a probabilidade de troca de material genético com outras populações, e de imigração de indivíduos de espécies extintas localmente. Assim, o grau de isolamento pode refletir diretamente na diversidade de um fragmento florestal (Ochoa-Gaona *et al.* 2004).

3.5. Histórico de perturbação

O histórico de perturbação pode afetar de diferentes maneiras o fragmento e suas espécies. Perturbações mais intensas alteram em maior grau os fragmentos, que podem, por exemplo, mostrar maior incidência de espécies exóticas invasoras (Ross *et al.* 2002).

3.6. Porosidade do meio circundante

A porosidade é uma medida da permeabilidade da matriz entre os fragmentos às espécies, que pode ser entendida como a semelhança florística e fisionômica entre os dois ambientes (Metzger 2003). A porosidade é importante porque pode facilitar ou dificultar o trânsito de espécimes entre fragmentos, e entre fragmentos e a floresta contínua, afetando assim diretamente a taxa de imigração de espécies, e a composição de espécies dentro do fragmento (Nascimento *et al.* 2006). Este trânsito pode ocorrer através de indivíduos adultos de animais, ou de sementes e grãos de pólen para espécies vegetais. A taxa de imigração pode ser extremamente baixa, em uma escala de tempo humana.

4. OS DESAFIOS NA CONSERVAÇÃO DE FRAGMENTOS

Diferentes grupos de espécies mostram diferentes graus de habilidade para sobrevivência em fragmentos e de capacidade de imigração e re-imigração. Paralelamente, diferentes conseqüências da fragmentação afetam diferentemente a habilidade dos diferentes grupos sobreviverem em ambientes fragmentados e na capacidade de migração e de re-imigração desses grupos. Entre as diferenças interespecíficas que influenciam a capacidade migratória, a probabilidade de dispersão (tipo de diásporo e vetor de dispersão) é citada como um dos mais importantes (Malanson & Cairns 1997).

Além disso, em termos de processos ambientais o entendimento do processo de formação de clareiras em florestas e sua ocupação posterior é fundamental para a conservação e desenvolvimento de atividades de manejo e restauração. A dinâmica de clareiras é o processo que garante a renovação da floresta, sendo, portanto, um dos mais importantes na sobrevivência de um fragmento florestal, garantindo a perpetuação da floresta e a variação temporal e espacial na composição e estrutura, influenciando sua biodiversidade (Denslow 1980). Fatores específicos influenciando a conservação de fragmentos podem exigir o desenvolvimento de medidas de remediação, definindo o manejo que cada área isolada deve ter para se garantir a sua conservação e sua significância como área de preservação.

4.1. Efeito de borda

O efeito de borda é resultante da interação entre dois ecossistemas adjacentes, quando separados por uma transição abrupta (Murcia 1995). Em fragmentos florestais o efeito de borda pode ser entendido como a “influência que o meio externo à área florestada tem em sua parte

mais marginal, causando alterações físicas e estruturais” (Tabanez *et al.* 1997a). O efeito de borda pode ser mensurado nas variáveis físicas do ambiente. A borda de um fragmento florestal pode, em relação ao seu interior, mostrar aumento no déficit de pressão de vapor e na temperatura do ar, e diminuição da umidade do solo (Kapos 1989, Young & Mitchell 1994). Essas alterações físicas no ambiente podem causar mudanças na vegetação, como aumento nas populações de espécies pioneiras, aumento na mortalidade de algumas espécies e aumento na densidade de lianas (Laurance *et al.* 2001, Palik & Murphy 1990, Williams-Linera 1990, Young & Mitchell 1994). No Equador, Baez & Balslev (2007), por exemplo, verificaram que espécies de palmeiras apresentavam, na borda de fragmentos, menor proporção de adultos e menor número de espécies do que o interior da floresta.

4.2. População mínima viável

Populações presentes em fragmentos são freqüentemente pequenas (Tabanez *et al.* 1997a) e podem estar isoladas geneticamente (Souza *et al.* 2004). Populações pequenas e isoladas geneticamente, com tamanho populacional próximo ou abaixo da população mínima viável (Gilpin & Soulé 1986), podem ser extintas localmente por eventos genéticos e demográficos aleatórios (Shaffer 1981). Diferentes grupos, com diferentes características ecológicas e genéticas, podem ter população mínima viável bastante diferentes. Espécies dióicas, por exemplo, terão populações mínimas viáveis maiores do que as monóicas. Essas diferenças refletirão na capacidade de resistir geneticamente à fragmentação. Ruschel *et al.* (2007), por exemplo, não encontraram sinais de erosão genética em *Sorocea bonplandii* em fragmentos do sudeste brasileiro. Por outro lado, Franceschinelli *et al.* (2007) encontraram sinais de erosão genética em populações de *Myrciaria floribunda* em fragmentos pequenos.

4.3. Perda de biomassa

Fragmentos florestais freqüentemente mostram-se empobrecidos em estrutura e biomassa. A perda de biomassa, principalmente pela mortalidade de árvores de grande porte, em fragmentos na Amazônia, não tem sido compensada pelo recrutamento de novas árvores e pelo aumento na abundância de grupos como lianas (Laurance *et al.* 1997, Nascimento & Laurance 2004) e pode causar alterações no microclima da borda e do interior dos fragmentos. Na Noruega também foi observado aumento na mortalidade geral e mortalidade desproporcional de árvores maiores em fragmentos, gerando perda de biomassa (Jonsson *et al.* 2007).

A perda em estrutura e biomassa pode afetar não só a capacidade de sobrevivência das espécies vegetais, mas também a capacidade de sobrevivência da fauna associada. No México, por exemplo, Arroyo-Rodrigues *et al.* (2007a) observaram que somente fragmentos florestais que apresentavam maior densidade de grandes árvores, maior área basal, maior área basal de espécies persistentes, e maior área basal de espécies fornecedoras de alimentos apresentavam populações de bugios (*Alouatta palliata mexicana*).

4.4. Perda de espécies associadas

A perda de espécies associadas, como polinizadores e dispersores pode levar à diminuição do sucesso reprodutivo de espécies vegetais (Aizen & Feinsinger 1994, Powell & Powell 1987). Ferraz *et al.* (2003) prevêem a perda de metade das espécies de pássaros em fragmentos da Amazônia em menos de 15 anos após isolamento, com perdas proporcionais para a capacidade de reprodução de espécies vegetais dependentes deste grupo para polinização a/ou dispersão.

4.5. Perda de espécies-chave

A perda de espécies é uma das consequências da fragmentação e do isolamento. A perda de uma determinada espécie pode afetar o fragmento de maneiras diversas, dependendo de sua importância relativa. Espécies-chaves são espécies que têm um papel muito importante dentro da estrutura do ambiente, ou então uma função determinada dentro da comunidade, de modo que sua ausência pode comprometer a sobrevivência de muitas espécies, a partir de uma reação em cadeia (Meffe & Carrol 1997, Moore & Orzábal 1988). A perda de espécies-chave, ou de espécies desproporcionalmente importantes para o ecossistema, pode levar à inviabilidade do fragmento para garantir a sobrevivência de parcela significativa de sua biodiversidade. No México, Arroyo-Rodrigues *et al.* (2007b) encontraram que a espécie *Astrocaryum mexicanum*, espécie de palmeira desproporcionalmente comum nas florestas da região, mostram-se mais raras em fragmentos menores, mais isolados e de formato mais irregulares, e mais ricos em espécies secundárias, e sugerem que esta espécie pode ser incapaz de sobreviver nesses fragmentos.

4.6. Perda de diversidade

A perda de espécies, em geral, é uma das consequências mais marcantes em fragmentos florestais. Parte dessa perda, em espécies vegetais, pode ocorrer por falta de condições de

regeneração das espécies. Fragmentos freqüentemente mostram regeneração empobrecida em número de espécies em relação à floresta contínua (Benitez-Malvido & Martinez-Ramos 2003). Também pode ocorrer uma diminuição do sucesso reprodutivo em fragmentos, resultando em menor produção de pólen e semente (Aguilar & Galetto 2004). Dependendo do grupo estudado, esta perda pode ser apenas perceptível após décadas de isolamento (Ross *et al.* 2002). Com as perdas mencionadas acima, os fragmentos tendem a ter composição de espécies diferente, em relação à floresta contínua.

5. POLÍTICAS PÚBLICAS PARA CONSERVAÇÃO E RESTAURAÇÃO FLORESTAL

O estudo da dinâmica florestal em fragmentos florestais pode gerar conhecimentos técnicos que balizem não só as práticas e as políticas públicas de conservação de fragmentos florestais, como as práticas e as políticas públicas de restauração florestal de áreas degradadas.

Desde os primeiros estudos sobre biografia de ilhas, até o estágio atual de conhecimento sobre este tema, muito tem sido discutido sobre a relação destes estudos com a conservação da biodiversidade. Diversos parâmetros e premissas já foram estabelecidos, conforme já comentado, contudo a aplicação prática dos conhecimentos científicos muitas vezes acontece de forma limitada. O conceito de “ilha de diversidade” de ecossistemas naturais aplicado a projetos de restauração florestal, no entanto, já vem sendo melhor explorado para formulação de políticas públicas para o setor, considerando a conservação da biodiversidade e a restauração de áreas degradadas. Tais aspectos já possuem importantes considerações previstas em resoluções da Secretaria Estadual do Meio Ambiente de São Paulo (SMA) como é o caso da Resolução SMA 08/08 que orienta sobre o reflorestamento heterogêneo ou a SMA 48/03 que lista as espécies ameaçadas de extinção no estado de São Paulo (Barbosa & Barbosa, 2007)

Ao considerar os fragmentos florestais como de papel fundamental na tomada de decisão para a restauração florestal de uma determinada área, numa determinada situação, e através da ‘chave de tomada de decisões’ definir quais as ações possíveis para recuperação ou restauração de uma área antropizada, está se adotando tais procedimentos.

Diversas iniciativas foram desenvolvidas pela Secretaria do Meio Ambiente para recuperar áreas degradadas em São Paulo, entretanto é preciso frisar que nem sempre as informações técnicas disponíveis foram adequadamente utilizadas. Os próprios resultados das pesquisas, reforçados pelos estudos desenvolvidos nas universidades paulistas, também não

foram plenamente utilizados. Tal fato tem preocupado os órgãos governamentais sobre a eficiência dos reflorestamentos heterogêneos, especialmente no que diz respeito ao futuro destas florestas induzidas, com baixa diversidade de espécies arbóreas, que geralmente comprometem o equilíbrio dinâmico das mesmas. Poucos reflorestamentos induzidos podem contar com a regeneração natural propiciada pela proximidade de remanescentes florestais naturais e isto tem comprometido o equilíbrio das florestas plantadas, com baixa diversidade de espécies arbóreas nativas. (Barbosa, 2003).

O importante intercâmbio que se estabeleceu desde a realização do Simpósio sobre Mata Ciliar de 1989 em São Paulo, envolvendo diversas universidades paulistas e nacionais e os Institutos de Pesquisa de São Paulo, permitiu significativos avanços em termos de conceitos e práticas a serem utilizadas. O conhecimento sobre a composição e estrutura dos poucos remanescentes florestais do interior do Estado de São Paulo e a relação com as ilhas de vegetação, bem como sobre a biologia das espécies, aspectos fisiológicos especiais, potencial de sementes (germinação, dormência, tempo de armazenamento, ponto de maturação, etc.), crescimento inicial das plantas, formas de plantio e de produção de mudas e grau de degradação dos solos, permitiram dimensionar os modelos com maior possibilidade de sucesso.

A questão da recuperação de áreas degradadas, no entanto, não pode ser tratada de forma isolada, considerando os aspectos físicos da área e o melhor conhecimento das espécies e do processo natural de repovoamento florestal. Os estudos devem tratar globalmente o problema, considerando todos os elementos, desde as condições físicas do substrato que será recuperado, até a caracterização hidroclimática das áreas e dos aspectos sócio-econômicos envolvidos. Os bolsões e corredores de vegetação nativa também servem para evitar que as pragas agrícolas se alastrem por grandes extensões territoriais. A ampliação das áreas com mata ciliar ou de corredores ecológicos permite que animais silvestres circulem entre as áreas permitindo enriquecimento genético das espécies.

A necessidade da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo em produzir e sistematizar conhecimentos sobre repovoamento vegetal para proteção de biodiversidade, e de sistemas hídricos e a promoção da conservação de espécies vegetais, especialmente as arbóreas, de ocorrência regional, utilizando modelos mais adequados a cada situação de áreas degradadas a serem recuperadas nos diferentes biomas do Estado de São Paulo, levaram a SMA, através do Instituto de Botânica de São Paulo (IBt), a desenvolver projetos diretamente ligados a Políticas

Públicas, sendo que um deles conta com apoio da **FAPESP e procura desenvolver: “Pesquisas científicas com metodologias padronizadas para a gestão de políticas públicas relacionadas à orientação para restauração de áreas degradadas”.

As investigações iniciais tiveram o propósito de avaliar a eficácia de projetos de reflorestamento com espécies nativas implantados em todo o Estado de São Paulo. Foi constatada uma situação preocupante com relação à perda da diversidade biológica e ao estado de “declínio” dos reflorestamentos induzidos nos últimos quinze anos. Alguns indicativos desta pesquisa demonstram que nas 98 áreas monitoradas quanto à recuperação florestal (aproximadamente 2.500ha); foram utilizados cerca de 300 espécies, das quais 50% foram usadas em apenas três projetos e 30 espécies mais frequentes em mais de 26% dos projetos. A maioria das áreas utilizaram em média apenas 30 espécies, e geralmente as mesmas. Informações obtidas nos principais viveiros florestais que comercializam mudas no Estado, apesar de apresentarem diversidade alta, concentram suas produções em cerca de 30 espécies arbóreas nativas.

Tais constatações levaram a SMA a editar Resolução, que “Fixa Orientação para o Reflorestamento de Áreas Degradadas e dá providências correlatas”, numa tentativa de solucionar de forma rápida e eficaz, as lacunas diagnosticadas no Estado, visando a conservação dos recursos naturais. Esta resolução tem mudado os rumos dos reflorestamentos com espécies nativas, que vem sendo efetuados nos últimos 15 anos, no Estado de São Paulo.

Os estudos do IBt demonstraram que as formas de reflorestamento utilizadas até o momento, não atendem aos critérios mínimos para o restabelecimento da estrutura e função de uma floresta. Para se ter uma idéia, em um único hectare de formação florestal desmatado, seja qual for o bioma, perde-se no mínimo 100 espécies arbóreas diferentes, sem contar as plantas herbáceas, arbustivas ou epífitas, entre outras, que compõem o ecossistema, além da fauna associada.

Um outro aspecto importante desta Resolução, é que ela estabelece parâmetros mínimos para projetos de reflorestamento que necessitam de licenciamentos efetuados pela SMA como, PRADs (Plano de Recuperação de Áreas Degradadas por Mineração), RAPs (Relatório de Avaliação Preliminar), EIAs (Estudos de Impactos Ambientais), (TACs) Termos de Ajustamentos de Conduta, entre outros.

Além disso, a SMA também disponibilizou, anexada à Resolução, uma listagem exemplificativa de espécies para as quais já existe tecnologia disponível para coleta de sementes e produção de mudas, o que não apenas viabiliza praticar os novos critérios indicados para os reflorestamentos, como também proporciona a geração de novos empregos, especialmente para produtores de mudas. (Barbosa, 2003).

OBJETIVOS

Os estudos desenvolvidos neste trabalho conduzem a importantes conclusões sobre os processos que ocorrem na dinâmica florestal. Este trabalho dá subsídios às ciências envolvendo a biologia de conservação e ecologia de restauração (ou recuperação florestal em áreas degradadas), em especial para conservação de fragmentos de floresta mesófila semi-decidual, e de sua restauração. Os resultados obtidos nesta pesquisa servem para a atualização e aprimoramento de técnicas e procedimentos a serem adotados pela SMA nas revisões periódicas de suas orientações quanto a conservação de eco-unidades e restauração ou recuperação florestal em plantios heterogêneos com espécies nativas, associadas a outros processos como a nucleação e o papel das eco-unidades.

Os artigos aqui reunidos são frutos de um trabalho de levantamento da vegetação arbórea em cinco fragmentos na região de Piracicaba, São Paulo, com ênfase nos processos de dinâmica florestal. O objetivo do trabalho é estudar a dinâmica da floresta nesses fragmentos em um período de 6-8 anos, visando contribuir para o trabalho de conservação de fragmentos e de restauração de floresta estacional semidecídua, e para a implementação de políticas públicas de conservação e recuperação de áreas degradadas.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREAS DE ESTUDO

Este estudo foi conduzido na região de Piracicaba (22°43'S e 47°25'W, 580 m.s.m.), região leste do Estado de São Paulo. A topografia é levemente ondulada, o clima é subtropical úmido com estação seca no inverno (Cwa, sistema Koeppen), de abril a setembro, e a pluviosidade média anual é de 1.247 mm.

Os cinco fragmentos estudados têm áreas diferentes (0,6, 0,7, 9,5, 86,0 e 220,0 ha) e formatos variando de aproximadamente quadrados a retangulares (Figuras 1 a 4), mas são todos

fragmentos de “topo de morro”, ocupados por floresta estacional semidecídua, de dossel irregular de 10 a 25 metros de altura. Clareiras, densamente ocupadas por emaranhados de cipós, são comuns no seu interior. Esses fragmentos são distantes uns dos outros pelo menos 3-5 km, com exceção dos dois fragmentos menores, que estão a apenas 100 m um do outro. O grau de conservação e o histórico de perturbação de todos eles é semelhante, com o isolamento acontecendo há 100-150 anos atrás, e sem eventos de perturbação antrópica de maior severidade, como corte raso ou incêndios de grandes proporções. A paisagem ao redor de todos eles é composta por cultivos intensivos de cana-de-açúcar.

A vegetação arbórea foi amostrada em 1991-1993 (t_0), usando-se parcelas permanentes, na forma de transectos de 10 m de largura, que cruzam os fragmentos de um lado a outro. No fragmento maior os transectos não o cruzam, mas partem das bordas e seguem ao interior, até 300 m das bordas. Esses transectos foram locados primeiro em mapas, e distribuídos de forma equidistantes em cada fragmento. Nesses transectos todas as árvores com 5 cm ou mais de DAP (diâmetro do caule a 1,3 m de altura do solo) foram etiquetadas, medidas, identificadas, e mapeadas. A vegetação arbórea foi novamente amostrada em 1999 (t_1). Um terceiro levantamento já foi iniciado, para publicação futura. A tabela 1 mostra a área total de cada fragmento, a área amostrada, e o número de indivíduos arbóreos amostrados nos levantamentos t_0 e t_1 .

A vegetação dos transectos foi classificada em quatro diferentes tipos fisionômicos (Figura 5), ou eco-unidades (Oldeman 1983), reconhecidas em fragmentos de floresta estacional semidecídua da região: Capoeira Baixa, Bambuzal, Capoeira Alta e Floresta Madura (Tabanez 1995, Viana & Tabanez 1996, Tabanez *et al.* 1997, Viana *et al.* 1997, Nascimento & Viana 1999, Amador & Viana 2000, Tabanez 2003). A Tabela 2 traz a descrição dessas quatro eco-unidades, com as características utilizadas para diferenciá-las no campo. Essa classificação, ou mapeamento, foi feito em todos os fragmentos por apenas uma pessoa, para diminuir sua subjetiva. Essas eco-unidades já foram diferenciadas também quantitativamente (Tabanez & Viana 2000), mostrando que elas são significativamente diferentes em composição de espécies arbóreas, área foliar total, área foliar de lianas, densidade e área basal de indivíduos arbóreos. A discussão da dinâmica florestal nos fragmentos estudados é feita neste trabalho baseada nessas eco-unidades.

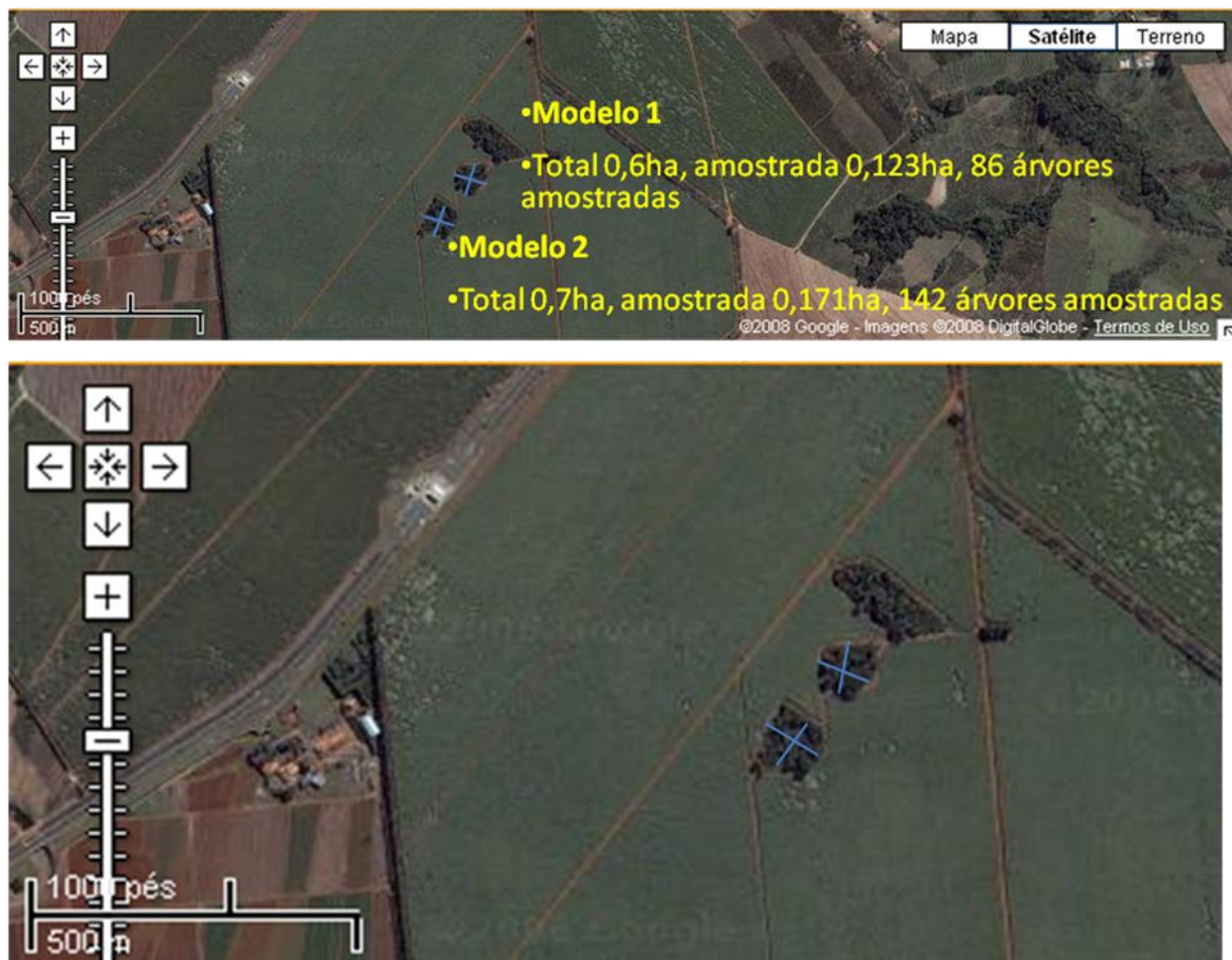


Figura 1. Localização das unidades amostrais nos fragmentos Modelo 1 e Modelo 2 de floresta estacional semidecídua. Fonte: Google Earth.



Figura 2. Localização das unidades amostrais no fragmento Santa Rita de floresta estacional semidecídua. Fonte: Google Earth.

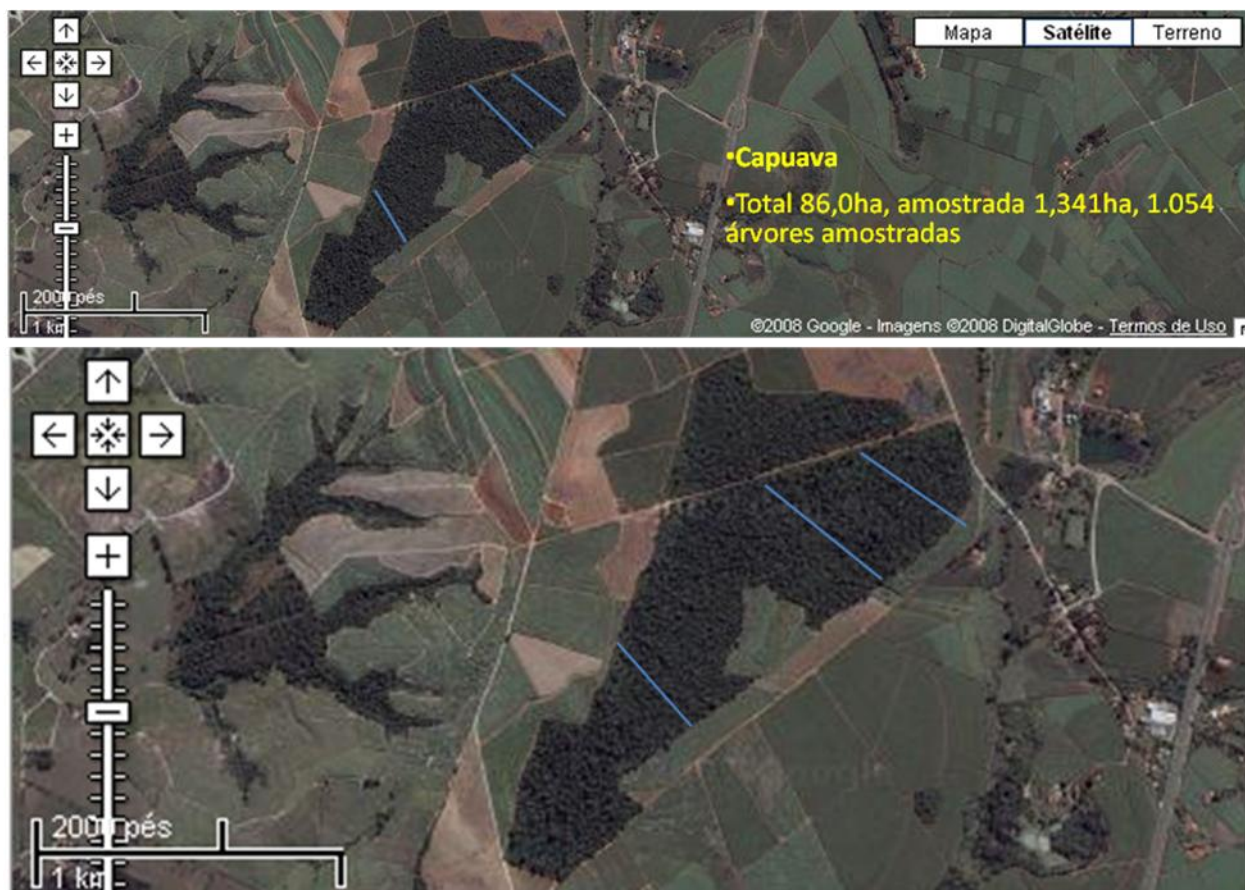


Figura 3. Localização das unidades amostrais no fragmento Capuava de floresta estacional semidecídua. Fonte: Google Earth.



Figura 4. Localização das unidades amostrais no fragmento São José de floresta estacional semidecídua. Fonte: Google Earth.

Tabela 1. Dados sobre os fragmentos de floresta estacional semidecídua estudados, na região de Piracicaba, Estado de São Paulo. A vegetação arbórea foi amostrada em instantes diferentes em t_0 (mostrados na tabela), e em 1999 para t_1 .

Fragmento e ano do levantamento t_1	Localização	Área total (ha)	Área amostrada (ha)	Número de árvores amostradas em t_0^1	Número de árvores amostradas em t_1^1
Modelo 1 (1993)	22°39'24''S 47°30'46''W	0,6	0,123	86	89
Modelo 2 (1993)	22°39'28''S 47°30'49''W	0,7	0,171	142	138
Santa Rita (1991)	22°40'25''S 47°32'50''W	9,5	0,357 ²	370	379
Capuava (1993)	22°37'25''S 47°36'50''W	86,0	1,341	1.054	1.124
São José (1992)	22°21'32''S 47°28'35''W	220,0	1,228	819	1.024

¹Número de árvores vivas.

²Área amostrada em t_0 foi 0,742ha, mas parte desta área foi destruída em um incêndio em 1995, e teve que ser excluída do estudo.

Tabela 2. Descrição das eco-unidades consideradas no estudo de fragmentos de floresta estacional semidecídua.

Característica	Bambuzal	Capoeira Baixa ¹	Capoeira Alta	Floresta Madura
Bambu	Dominante	Ausente	Ausente ou em pequenas moitas	Ausente ou em pequenas moitas
Cipós lenhosos	Ausente	Dominante, formando emaranhado no solo	Abundante	Raro
Dossel	Dominado por bambu	Ausente	Irregular	Fechado
Altura de dossel (m)	5,0-8,0 m	Sem vegetação acima de 2,0 m	10,0-15,0 m	15,0-30,0 m
Subosque	Fechado por bambu	Inexistente	Fechado por cipós lenhosos	Aberto, plântulas e arvoretas de espécies arbóreas comuns
Emergentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presente, até 40,0 m de altura

¹Capoeira baixa é fisionomicamente semelhante à definição de clareira (“gap”) de Brokaw (1982).

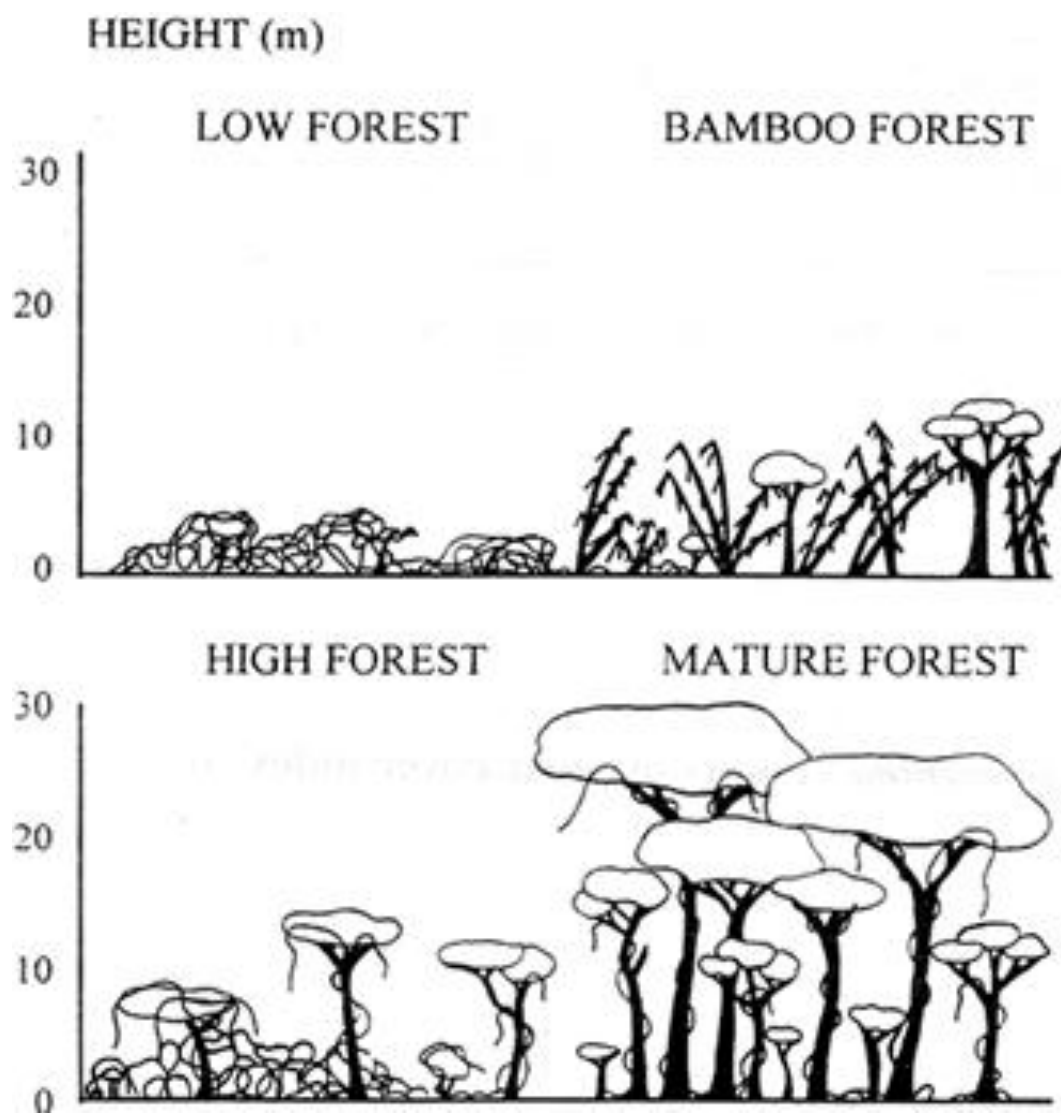


Figura 5. Perfis esquemáticos das eco-unidades definidas neste trabalho (de acordo com Tabanez & Viana 2000).

CAPÍTULO 2

COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES ARBÓREAS E SUA DINÂMICA EM ECO- UNIDADES EM FRAGMENTOS DE FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECÍDUA, EM PIRACICABA, SP, NO SUDESTE DO BRASIL

INTRODUÇÃO

A fragmentação afeta a floresta em uma ampla gama de aspectos, decorrentes principalmente do efeito da nova borda formada nos remanescentes e alterações no microclima florestal (Didham & Lawton, 1999; Kapos, 1989; Murcia, 1995). O efeito de borda causa, entre outras coisas, elevada mortalidade de indivíduos arbóreos de várias espécies (D'Angelo *et al.*, 2004; Ferreira & Laurance, 1997; Laurance *et al.*, 1997) e diminuição de sua regeneração próximo às bordas (Benitez-Malvido, 1998). Esse efeito pode afetar totalmente fragmentos de até centenas de hectares (Ferreira & Laurance, 1997; Laurance, 1991) causando diminuição da densidade e da diversidade de espécies no conjunto da regeneração da vegetação arbórea (Benitez-Malvido & Martínez-Ramos, 2003). A diminuição de área disponível e o isolamento podem ainda causar problemas genéticos nas populações (Shafer, 1981; Cascante *et al.*, 2002), podendo levar à extinção local de espécies e, ainda, dificultar o estabelecimento ou colonização por espécies imigrantes, novas ou não àquela comunidade. A perda de espécies, associada aos efeitos da fragmentação florestal, pode causar novas extinções, e a falta de porosidade do entorno diminui a taxa de imigração de novas espécies ou recolonização por espécies extintas localmente.

Uma das conseqüências dos fatores acima e da alteração nos padrões de regeneração de espécies arbóreas é a mudança, a médio ou longo prazo, na composição de espécies, que pode ser profunda. Essas alterações nem sempre são facilmente perceptíveis, principalmente no caso de espécies arbóreas longevas, em que indivíduos podem resistir por muitas décadas em um remanescente, mesmo quando a espécie não tem mais condições de reprodução e/ou sobrevivência local a longo prazo.

As espécies arbóreas longevas, típicas de fases florestais mais maduras, são particularmente o grupo de espécies que mais pode parecer que resiste à fragmentação, pela presença de indivíduos de grande porte remanescentes em fragmentos isolados há décadas. No entanto, essas espécies de dossel são particularmente susceptíveis às conseqüências da

fragmentação sendo, em geral, espécies de crescimento lento, adaptadas ao desenvolvimento em ambientes mais estáveis e menos perturbados de florestas antigas.

O estudo de fragmentos florestais com parcelas permanentes é uma forma de acompanhamento que permite avaliar a capacidade de sobrevivência de espécies florestais em ambientes fragmentados e a intensidade das alterações na composição de espécies. Estudos quantitativos em transectos permanentes, compartimentalizados em eco-unidades ou unidades fisionômicas (Capítulo 1) foram desenvolvidos em fragmentos de florestas estacionais semidecíduas, procurando-se avaliar a variação e a possível dinâmica da flora após fragmentação (Tabanez & Viana, 2000; Tabanez, 2003). Essas eco-unidades foram então definidas como Bambuzal, Capoeira Baixa, Capoeira Alta e Floresta Madura, sendo demarcadas em campo para posterior avaliação e comparação com os dados levantados àquela época. Essas eco-unidades foram descritas e comparadas quantitativamente em Tabanez & Viana (2000), mostrando que elas diferem significativamente em composição e diversidade de espécies arbóreas, cobertura foliar, cobertura por cipós, densidade e área basal de indivíduos arbóreos.

Assim, este trabalho teve como objetivo principal avaliar a composição florística predominante e sua variação em quatro eco-unidades (BB, CB, CA e FM), em um intervalo de tempo de 7-8 anos, em cinco fragmentos de floresta estacional semidecídua na região de Piracicaba (SP). Procurou-se, assim, contribuir para o entendimento da dinâmica de fragmentos florestais e sua conservação.

Trabalhos anteriores sugeriram que a CB, apesar de sua semelhança com clareiras, mostra taxas limitadas de regeneração de árvores e tenderia a permanecer aberta por longos períodos (Capítulo 2 e Capítulo 3). Procurou-se verificar também as seguintes questões: (1) as espécies pioneiras e iniciais (oportunistas) são favorecidas na CB e por isso mostram recrutamento maior que os outros grupos ecológicos nesta ecounidade?; (2) as espécies tolerantes à sombra, de subosque e de dossel, são prejudicadas na CB, BB e CA?; (3) as espécies tolerantes à sombra, de subosque e de dossel, são recrutadas com maior intensidade na FM do que os outros grupos sucessionais?

MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi desenvolvido em cinco fragmentos na região de Piracicaba (22°43'S e 47°25'WG, em média 580 m.s.m.), na porção centro-leste do estado de São Paulo, sudeste do Brasil. A região possui topografia predominantemente suavemente ondulada, clima

subtropical úmido, com uma estação seca no inverno, de abril a setembro (Cwa, sistema de Koeppen), e pluviosidade média anual registrada em torno de 1247 mm.

Os cinco fragmentos estudados têm diferentes áreas (0,6ha, 0,7ha, 9,5ha, 86,0ha e 220,0ha) e formatos que variam de aproximadamente quadrados a retangulares. Apesar da variação em área, estão todos localizados nas partes elevadas dos morros ou colinas, em solos bem drenados e são caracterizados por possuírem fragmentos da floresta estacional semidecídua, com dossel irregular entre 10-25 m; clareiras são comuns e ocupadas densamente por emaranhados de lianas. Com exceção dos dois fragmentos menores (Modelo 1 e 2), que estão a aproximadamente 100 m de distância um do outro, todos estão distantes uns dos outros a pelo menos 3 km. O histórico de perturbação desses fragmentos é semelhante, com o isolamento tendo ocorrido a 100-150 anos atrás, sem outros eventos de perturbação de grande extensão, como grandes incêndios ou corte raso aparente ou narrado pelos atuais proprietários e/ou moradores.

A vegetação arbórea foi amostrada inicialmente em 1991-1993 (t_0), utilizando-se de transectos de 10 m de largura que cortam os fragmentos, locados primeiramente em mapas. No maior fragmento os transectos não o atravessam totalmente, indo da borda até 300 m para o interior. Nesses transectos todas as árvores com diâmetro a 1,3 m do solo (DAP) ≥ 5 cm foram etiquetadas, identificadas, medidas e plotadas em mapa. As alturas foram estimadas pela comparação com vara de bambu de tamanho conhecido. A vegetação arbórea foi novamente amostrada em 1999 (t_1). A Tabela 1 apresenta a área de cada fragmento, a área amostrada e o número de árvores amostradas em t_0 e t_1 .

Tabela 1. Fragmentos estudados, área total, área amostrada e número de indivíduos arbóreos amostrados em t_0 e t_1 . Fragmentos amostrados entre 1991 e 1993 em t_0 e em 1999, em t_1 .

Fragmentos e ano da primeira amostragem	Coordenadas	Área total (ha)	Área amostral (ha)	Número de árvores amostradas t_0 ¹	Número de árvores amostradas t_1 ¹
Modelo 1 (1993)	22°39'24''S 47°30'46''W	0,6	0,123	86	89
Modelo 2 (1993)	22°39'28''S 47°30'49''W	0,7	0,171	142	138
Santa Rita (1991)	22°40'25''S 47°32'50''W	9,5	0,357 ²	370	379
Capuava (1993)	22°37'25''S 47°36'50''W	86,0	1,341	1.054	1.124
São José (1992)	22°21'32''S 47°28'35''W	220,0	1,228	819	1.024

¹Número de indivíduos vivos.

²Área amostrada em t_0 de 0,742ha, mas parte das parcelas destruída em um incêndio em 1995 e desconsideradas neste estudo.

Os trechos fisionomicamente diferentes dentro de cada transecto foram classificados em quatro eco-unidades (“eco-unit”, Oldeman, 1983), ou unidades fisionômicas,

reconhecidas em fragmentos florestais da região, a saber: Capoeira Baixa (CB), Bambuzal (BB), Capoeira Alta (CA) e Floresta Madura (FM), já descritas e analisadas em Tabanez (1995), Viana & Tabanez (1996), Tabanez *et al.* (1997), Viana *et al.* (1997), Nascimento & Viana (1999), Amador & Viana (2000), Tabanez & Viana (2000), e Tabanez (2003). Essa classificação, ou mapeamento, foi feito por apenas uma pessoa para diminuir sua subjetividade. Definiu-se como “Capoeira Baixa” (CB) (“gap”, *sensu* Brokaw, 1982) as áreas abertas no interior da floresta, cobertas por emaranhados de cipós. A diferença para clareiras no sentido clássico da literatura é a ocupação pelo emaranhado de cipós (“liana tangles”, em inglês). “Bambuzal” (BB) são áreas dominadas por bambusoídeas semi-lenhosas formando moitas, entre as quais é citada para a região a *Merostachys riedeliana* (Guilherme & Ressel, 2001; Martins *et al.*, 2004). “Capoeira Alta” (CA) foi definida como as áreas de floresta alta, de dossel descontínuo e com subosque em geral dominado por cipós. Finalmente a “Floresta Madura” (FM) representa as áreas de floresta de dossel mais contínuo, com a presença de indivíduos emergentes e com subosque relativamente aberto. Cada fragmento apresenta uma ou mais dessas eco-unidades, que representam estágios distintos de desenvolvimento ou conservação da floresta (Tabanez & Viana, 2000). A Tabela 2 apresenta as quatro eco-unidades consideradas, com as características utilizadas para diferenciá-las em campo.

Tabela 2. Características fisionômicas das eco-unidades adotadas neste estudo: Bambuzal (BB), Capoeira Baixa (CB) Capoeira Alta (CA) Floresta Madura (FM).

Carac./ Unid.	BB	CB ¹	CA	FM
Bambus	Dominantes	Ausente	Ausente ou em pequenas moitas	Ausente ou em pequenas moitas
Lianas	Ausentes	Dominantes	Abundantes	Pouco abundante
Dossel	Dominados por bambus	Ausente	Irregular	Fechado
Altura do dossel (m)	5.0-8.0 m	Sem vegetação >2,0 m	10,0-15,0 m	15,0-30,0 m
Subdossel	Fechado por bambus	Ausente	Fechado por lianas	Aberto, arvoretas abundantes
Emergentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes, até 40,0 m de altura

¹Capoeira Baixa é fisionomicamente semelhante a clareiras pela definição de Brokaw (1982).

Os indivíduos amostrados foram identificados em campo quando de determinação inequívoca. No caso de dúvidas foram coletados materiais botânicos para posterior identificação em herbário. Todas as identificações foram feitas através da comparação com materiais previamente identificados no Herbário ESA, da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, e no Herbário do Instituto Florestal de São Paulo (SPF), ou pela consulta a especialistas. Colaboraram na identificação, principalmente, os botânicos Ricardo Ribeiro Rodrigues (ESALQ/USP), João Batista Baitello e Geraldo Franco (IF/SP). O material

testemunho, na maioria estéril, encontra-se na coleção do autor e parte do material fértil foi depositado no Herbário ESA. O sistema de classificação adotado foi o de Cronquist (1981). Encontraram-se problemas na identificação, notadamente nas famílias Myrtaceae e Lauraceae, entre outras dúvidas taxonômicas, devido à falta de coletas férteis em herbário e/ou consenso entre os especialistas.

Considerando-se os levantamentos t_0 e t_1 , 94 indivíduos não foram identificados por estarem cobertos por cipós, assim como 40 indivíduos que recrutaram entre os levantamentos. Esses indivíduos apresentavam-se com a copa completamente coberta por emaranhados de trepadeiras ou cipós, não sendo possível a visualização de folhas que permitissem a identificação da espécie. Alguns deles claramente não apresentavam copa (“torres de cipós”). Esses indivíduos foram desconsiderados nos cálculos de IVC (ver abaixo).

As espécies encontradas foram classificadas em quatro grupos, definidos a seguir, considerando-se as três categorias sucessionais definidas por Gandolfi *et al.* (1995), sendo a categoria das secundárias tardias dividida em dois grupos funcionais, ambos tolerantes à sombra:

Pioneiras (intolerantes pioneiras ou pioneiras senso restrito) - espécies de pequena longevidade e baixo porte, com altas taxas de crescimento, dependentes de altas taxas de luminosidade para sobreviverem e de clareiras grandes para sua regeneração. Ex. *Cecropia glaziovii* (embaúba-vermelha) (Duz *et al.*, 2004); *Trema micrantha* (pau-pólvora) (Brokaw, 1987). Algumas dessas espécies formam banco de sementes.

Oportunistas (arbóreas intolerantes oportunistas ou secundárias iniciais) - espécies de maior longevidade e tamanho, com altas taxas de crescimento quando crescendo sob intensa luminosidade e que podem regenerar tanto em clareiras pequenas, quanto sob o dossel da floresta degradada. Ex. *Acacia polyphylla* (monjoleiro) (Araújo Neto *et al.*, 2003).

Tolerantes à sombra de subosque (parte das secundárias tardias de Gandolfi, 1995) - espécies arbóreas de pequeno porte, que regeneram à sombra e completam seu ciclo também à sombra, no subosque da floresta. Ex. *Metrodorea nigra* (carrapateira), *Trichilia* spp. (Lorenzi, 2002).

Tolerantes à sombra de dossel (secundárias tardias e/ou climax de grande porte, parte das secundárias tardias de Gandolfi, 1995) - espécies muito longevas e de grande porte, que se regeneram à sombra, sob o dossel da floresta, mas que precisam alcançar o dossel para completarem seu ciclo. Ex. *Aspidosperma polyneuron* (peroba-rosa) (Carvalho, 2003).

Dentro de cada eco-unidade, em cada fragmento, e de acordo com o mapeamento feito em t_0 , calculou-se o Índice de Valor de Cobertura (IVC, composto de densidade e área basal relativos) para as espécies amostradas em t_0 e t_1 , e para as espécies principais que apresentaram mortalidade e recrutamento no período t_0 - t_1 . As espécies mais importantes foram classificadas em grupos sucessionais (conforme descrito acima) para definir quais grupos foram os mais importantes em cada eco-unidade, em cada fragmento. Para se elencar as espécies mais importantes, o IVC das espécies de maior IVC foi somado sucessivamente até o total atingir pelo menos 150 (cerca de 3/4 do IVC total). Essas espécies, classificadas em grupos sucessionais, tiveram o IVC somado. Considerou-se desta maneira a inclusão das espécies mais representativas dos fragmentos estudados na discussão sobre grupos sucessionais.

RESULTADOS

Composição florística geral

Amostrou-se um total de 211 espécies e 134 gêneros, distribuídos por 56 famílias, sendo duas espécies desconhecidas, considerando-se os dois tempos nos cinco fragmentos. (Anexo 1). Destaque-se que tanto em T_0 como em T_1 amostraram-se, coincidentemente, 192 espécies, sendo 19 ausentes em um ou outro levantamento.

As famílias de maior riqueza foram Myrtaceae, Fabaceae, Lauraceae e Euphorbiaceae, seguidas por Rubiaceae, Rutaceae, Meliaceae e Mimosaceae (Figura 1). Os gêneros de maior riqueza foram *Eugenia* (10), *Ocotea* (9) e *Machaerium* (7), seguidos por *Campomanesia*, *Cordia*, *Casearia* e *Trichilia* e *Zanthoxylum* (4 espécies cada) (Figura 2).

Foram amostradas três espécies exóticas, a saber: o cafeeiro (*Coffea arabica*), o mamãozeiro (*Carica papaya*) e o cinamomo (*Melia azedarach*), as duas primeiras com baixa expressão, e terceira relativamente importante em um fragmento (Modelo 2). Apesar de exóticas, estas espécies receberam uma classificação por grupo sucessional, sendo a primeira classificada como intolerante de subosque (sb), a segunda como intolerante pioneira (pi) e a terceira como intolerante oportunista ou inicial (op).

As espécies, classificadas por grupos sucessionais, revelaram 20 espécies pioneiras, 73 espécies oportunistas, num total de 93 intolerantes, 36 espécies tolerantes de subosque e 71 de dossel, num total de 107 tolerantes à sombra. Onze espécies não foram classificadas (Figura 3).

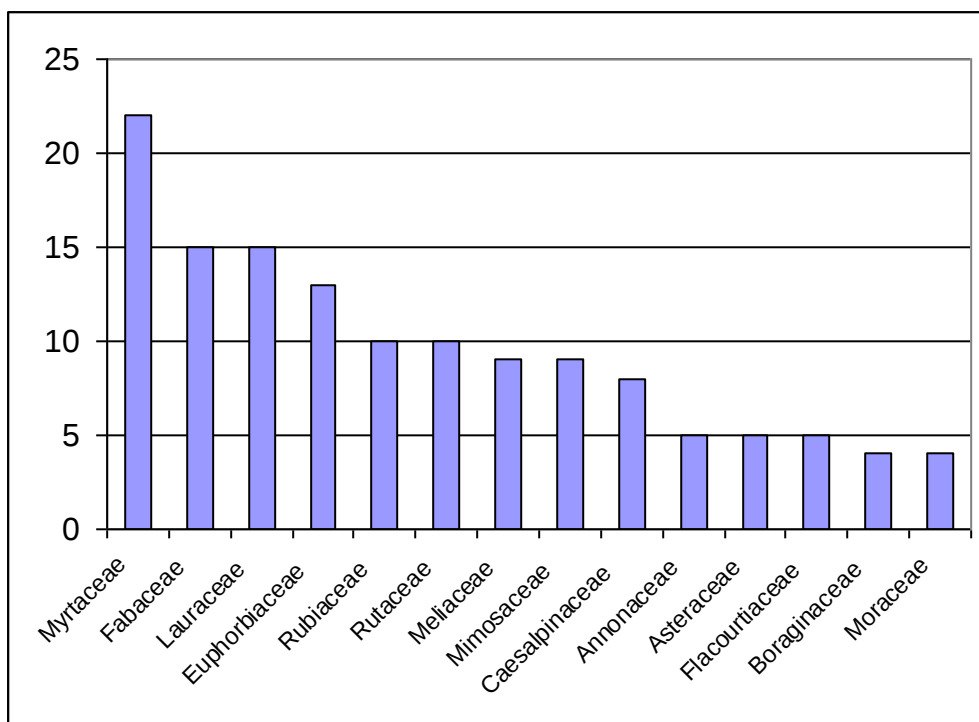


Gráfico 1. Diagrama ilustrativo das 12 famílias mais ricas ou com cinco ou mais espécies na amostra total, em cinco fragmentos de floresta estacional semidecídua na região de Piracicaba, Estado de São Paulo, Brasil.

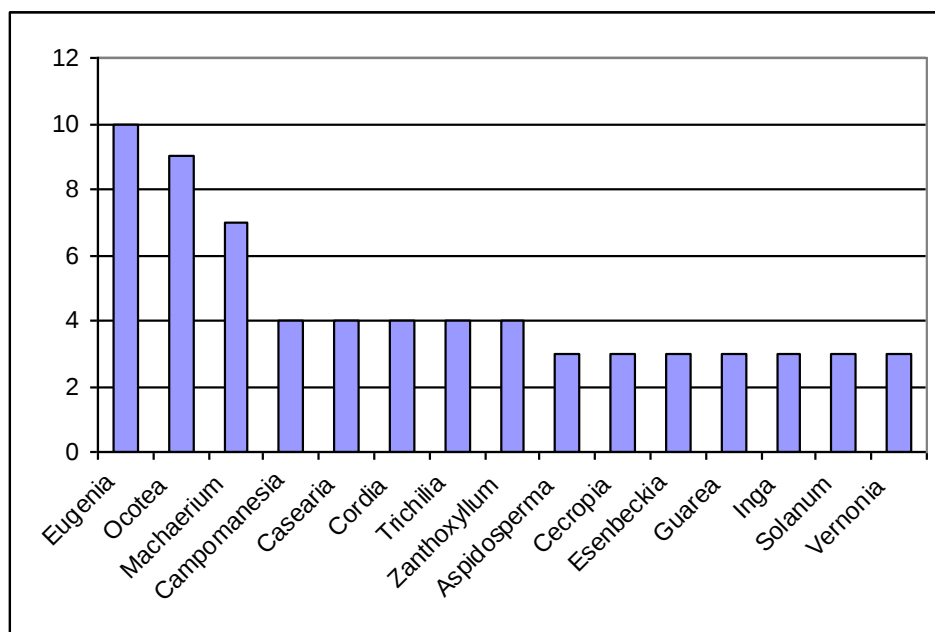


Gráfico 2. Diagrama ilustrativo dos 15 gêneros mais ricos ou com três ou mais espécies na amostra total, em cinco fragmentos de floresta estacional semidecídua na região de Piracicaba, Estado de São Paulo, Brasil.

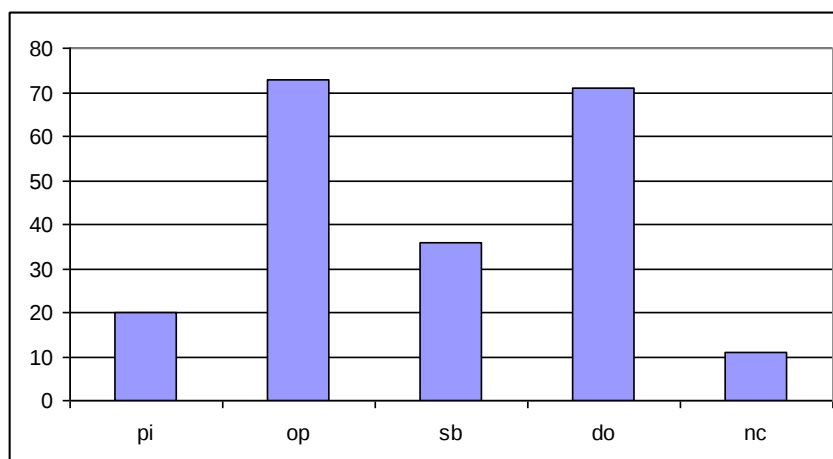


Gráfico 3. Diagrama ilustrativo da distribuição das espécies por grupo sucessional na amostra total, em cinco fragmentos de floresta estacional semidecídua na região de Piracicaba, Estado de São Paulo, Brasil.. Legenda: pi, pioneira de ciclo curto, intolerante à sombra; op, oportunistas ou pioneiras de ciclo longo, intolerante; sb, espécies de subosque, tolerantes; do, espécies de dossel, tolerantes; nc, não classificadas.

Espécies mais importantes nas diferentes eco-unidades nos cinco fragmentos

Fragmento Modelo 1

Capoeira Alta

Este fragmento apresentava no mapeamento em t_0 apenas CA, passando a apresentar, em t_1 , 77,3% de CA e o restante em CB. Nove espécies apresentaram mortalidade e 16 apresentaram recrutamento. As espécies mais importantes em recrutamento são diferentes das espécies mais importantes no levantamento em t_0 . Das cinco espécies de maior IVC em recrutamento, apenas uma (*Trichilia pallida*) está entre as cinco espécies de maior IVC em t_0 , e somente três foram encontradas neste fragmento em t_0 (Tabela 3). As cinco espécies mais importantes em IVC no recrutamento são de pequeno porte, com exceção de *Cabralea canjerana* (as outras são *Esenbeckia febrifuga*, *Casearia obliqua*, *T. pallida* e *Casearia sylvestris*).

Tabela 3. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 e IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CA no fragmento Modelo 1.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Trichilia pallida</i>	29	43,5 (1°)	12	17,9 (4°)	13,7 (3°)	95,9 (1°)
<i>Cariniana estrellensis</i>	4	40,5 (2°)	4	39,6 (1°)	0	0
<i>Randia cf. armata</i>	2	16,0 (3°)	3	18,4 (3°)	5,3 (10°)	0
<i>Ocotea corymbosa</i>	3	12,4 (4°)	3	13,2 (5°)	0	0
<i>Esenbeckia. leiocarpa</i>	2	12,3 (5°)	2	12,9 (6°)	0	0
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	7	10,3 (6°)	12	21,3 (2°)	69,1 (1°)	4,4 (8°)
<i>Casearia obliqua</i>	1	1,4 (28°)	5	7,1 (8°)	20,8 (2°)	0

Trichilia pallida passa de 29 indivíduos em t_0 para 12 em t_1 . Vinte indivíduos morrem e apenas 3 são recrutados. A espécie passa de maior IVC (43,5) em t_0 para 4° (17,9) em t_1 . É a espécie de maior IVC (e DR) para mortalidade, mas apenas o 3° maior IVC (e DR) para recrutamento. *E. febrifuga* passa de 7 para 12 indivíduos, com apenas 1 morto. Passa de 6° maior IVC (10,3) para 2° (21,3). É apenas o 8° maior IVC em mortalidade, mas o maior em recrutamento. *C. obliqua* (oportunista) tinha apenas 1 indivíduo e recrutou 4, sendo a 2° que mais recrutou (em IVC e DR), passando de 18° maior IVC para 8° maior IVC.

Espécies mais longevas e de maior porte se mantêm, como era esperado. O jequitibá-branco, *Cariniana estrellensis*, tem em t_0 o 2° maior IVC (40,5), em t_1 o 1° (39,6), mas não apresenta recrutamento, nem mortalidade. É importante somente neste fragmento e em São José (6° maior IVC, 8,49). *Ocotea corymbosa* apresenta em t_0 o 4° maior IVC (12,4) e em t_1 o 5° (13,2), sem recrutamento ou mortalidade. *Randia armata* cai de 2° maior IVC (16,0) em t_0 para 3° (18,4), apresentando um indivíduo no recrutamento e nenhum de mortalidade.

Fragmento Modelo 2

Capoeira Alta

Este fragmento apresentava 66,7% de CA no mapeamento em t_0 , passando para 29,7% em t_1 . Quatorze espécies apresentaram mortalidade e 18 apresentaram recrutamento. As espécies mais importantes em recrutamento são diferentes das espécies mais importantes no levantamento em t_0 . Das cinco espécies de maior IVC em recrutamento, apenas uma (*Croton floribundus*) está entre as 10 espécies de maior IVC em T_0 (Tabela 4)

Tabela 4. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 e IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CA no fragmento Modelo 2.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Croton floribundus</i>	34	78,7 (1°)	20	58,4 (1°)	21,7* (2°)	111,7 (1°)
<i>Ocotea corymbosa</i>	3	19,3 (2°)	2	17,0 (3°)	0	12,0 (3°)
<i>Qualea jundiahy</i>	1	16,7 (3°)	1	18,7 (2°)	0	18,7 (1°)
<i>Trichilia pallida</i>	5	8,0 (4°)	6	7,8 (5°)	5,3 (1°)	0
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	6	7,8 (5°)	7	9,8 (4°)	13,9 (6°)	4,2 (13°)
<i>Ocotea diospyrifolia</i>	1	6,8 (6°)	1	7,9 (6°)	0	0
<i>Melia azedarach</i>	1	1,8 (16°)	3	7,4 (7°)	32,0 (1°)	0

*Valor relativo ao surgimento de um ramo de indivíduo já existente em t_0

Croton floribundus perdeu 14 indivíduos (maior IVC em mortalidade) e não recrutou nenhum, mas mesmo assim continua em 1° em IVC (78.66 para 58.35). Cinamomo (*Melia azedarach*), uma espécie exótica, tem em t_0 apenas o 16° maior IVC, mas apresenta o maior IVC em recrutamento, pulando para 7° maior IVC em t_1 . *Vochysia tucanorum* perdeu os únicos 2 indivíduos que tinha em t_0 (12° maior IVC) e desapareceu das parcelas.

Capoeira baixa

A Capoeira baixa ocupava 33,3% em t_0 , e apresentou 70,3% em t_1 (Capítulo 1). Oito espécies recrutaram e duas espécies apresentaram mortalidade, *Croton floribundus* (7 ind.) e *Esenbeckia febrifuga* (3 ind.). *C. floribundus* passa de IVC=62,45 para 28,30 (1° para 2°), e *E. febrifuga* passa de IVC= 17,56 para 19,39 (se mantém em 3°, Tabela 5). Seis das espécies recrutadas são espécies de pequeno porte, sendo as outras duas oportunistas (*C. floribundus* e *Maclura tinctoria*). Das oito espécies recrutadas, quatro já existiam em t_1 na CB e duas estavam entre as 10 de maior IVC. Não foram encontradas espécies pioneiras de banco de sementes no recrutamento.

Tabela 5. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CB no fragmento Modelo 2.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Croton floribundus</i>	10	62,5 (1°)	5	28,3 (2°)	23,8 (3°)	155,3 (1°)
<i>Cryptocarya aschersoniana</i>	3	58,5 (2°)	3	54,6 (1°)	0	0
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	4	17,6 (3°)	4	19,4 (3°)	56,2 (1°)	44,7 (2°)
<i>Eriotheca candolleana</i>	1	7,8 (4°)	1	7,8 (8°)	0	0
<i>Duguetia lanceolata</i>	1	6,6 (5°)	1	6,2 (9°)	0	0
<i>Roupala brasiliensis</i>	1	5,9 (6°)	1	5,6 (11°)	0	0
<i>Galipia jasminiflora</i>	0	0	2	8,0 (5°)	25,2 (2°)	0

Fragmento Santa Rita

Capoeira Alta

A CA ocupava em t_0 53,2% do fragmento, e em t_1 apresentou 57,3%. Vinte e cinco espécies apresentaram mortalidade, e trinta e quatro espécies apresentaram recrutamento. Algumas das espécies mais importantes em recrutamento são espécies importantes no levantamento em t_0 . Das dez espécies de maior IVC no recrutamento, quatro estão entre as dez mais importantes no levantamento em t_1 (Tabela 6). No entanto a mais importante em IVC no recrutamento (IVC=22,10), *Trema micrantha*, não foi observada no levantamento t_0 e só estava presente em trechos próximos a áreas queimadas por um incêndio, ocorrido em 1995.

Piptadenia gonoacantha foi a espécie de maior IVC em mortalidade (IVC=40,69), mas não apresentou recrutamento, caindo de 5° lugar em t_0 para 16° em IVC em t_1 . *Securinea guaraiuva*, a 3° espécie de maior IVC em t_0 foi a 2° espécie de maior IVC em

mortalidade (20,69), mas também a 6° de maior IVC em recrutamento, não alterando muito seu status.

Tabela 6. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e mortalidade no período t_0 - t_1 . CA no fragmento Santa Rita.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Astronium graveolens</i>	24	28,5 (1°)	28	29,3 (1°)	15,8 (2°)	8,7 (1°)
<i>Aspidosmerma</i> cf. <i>olivaceum</i>	20	16,9 (2°)	22	17,0 (3°)	15,1 (3°)	7,2 (9°)
<i>Securinega guaraiuva</i>	19	14,0 (3°)	16	10,5 (5°)	9,6 (6°)	20,7 (2°)
<i>Croton floribundus</i>	11	12,4 (4°)	10	17,7 (2°)	4,7 (12°)	11,5 (4°)
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	7	11,0 (5°)	3	3,6 (16°)	1,6 (35°)	40,7 (1°)
<i>Alchornea urucurana</i>	3	8,2 (6°)	3	6,5 (9°)	0	0
<i>Trema micrantha</i>	0	0	5	3,2 (17°)	22,1 (1°)	0

Capoeira Baixa

A CB ocupava 23,4% do fragmento em t_0 , passando a 36,9% em t_1 (Capítulo 1). Dez espécies apresentaram mortalidade e dezenove apresentaram recrutamento. As espécies mais importantes em recrutamento são diferentes das espécies mais importantes no levantamento em t_0 . Das dez espécies de maior IVC no recrutamento, somente duas estão entre as dez mais importantes no levantamento em t_0 (Tabela 7), sendo que seis delas não foram encontradas em t_0 . A espécie de maior IVC no recrutamento (*Trema micrantha*, IVC=37,44) não foi encontrada em t_0 , assim como a terceira espécie mais importante, *Schizolobium parahyba* (IVC=28,2). *Solanum granuloso-leprosum* também foi importante no recrutamento (IVC=8,62).

Tabela 7. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CB no fragmento Santa Rita.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Seguiera langsdorfii</i>	2	43,5 (1°)	1	2,9 (17°)	0	82,9 (1°)
<i>Vernonia diffusa</i>	2	19,0 (2°)	3	29,0 (1°)	3,8 (16°)	0
<i>Cariniana legalis</i>	3	18,1 (3°)	4	19,6 (2°)	4,1 (13°)	0
<i>Securinega guaraiuva</i>	5	14,2 (4°)	5	10,2 (7°)	4,4 (11°)	7,6 (8°)
<i>Astronium graveolens</i>	4	11,0 (5°)	7	14,2 (5°)	11,0 (6°)	0
<i>Metrodorea nigra</i>	4	10,0 (6°)	4	7,1 (10°)	11,6 (5°)	21,5 (3°)
<i>Trema micrantha</i>	0	0	8	15,8 (4°)	37,4 (1°)	0
<i>Schizolobium parahyba</i>	0	0	4	10,2 (6°)	28,2 (3°)	0
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	0	0	2	3,8 (16°)	8,6 (8°)	0

As espécies mais importantes em t_1 continuam sendo as mesmas do levantamento em t_0 , com exceção das espécies *Seguiera langsdorfii*, *Zanthoxylum chiloperone* e *Trema micrantha*, as duas primeiras por mortalidade (IVC de 43,45 para 2,94 e de 9,45 para 0,00, respectivamente) e a última por recrutamento (IVC de 0,00 para 15,84).

Bambuzal

O BB ocupava 14,1% do fragmento em t_0 e passou a ocupar 5,8% em t_1 . Treze espécies apresentaram mortalidade e nove apresentaram recrutamento. As espécies mais importantes em recrutamento são bastante distintas das espécies mais importantes no levantamento em t_0 . Das cinco espécies de maior IVC no recrutamento, somente uma (*Piptadenia gonoacantha*) está entre as dez mais importantes no levantamento em t_0 (Tabela 8). Duas delas não foram encontradas nesta eco-unidade em t_0 , incluindo a segunda espécie de maior IVC no recrutamento (*Cecropia pachystachia*, IVC=38,06). As espécies mais importantes em t_1 são as mesmas de t_0 .

Tabela 8. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . BB no fragmento Santa Rita.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	4	24,6 (1°)	3	21,3 (1°)	34,0 (3°)	35,4 (1°)
<i>Cedrela fissilis</i>	2	17,2 (2°)	2	20,7 (2°)	0	0
<i>Zanthoxylum chiloperone</i>	1	12,6 (3°)	1	15,7 (3°)	0	0
<i>Astronium graveolens</i>	2	10,4 (4°)	2	12,7 (5°)	0	0
<i>Bauhinia forficata</i>	3	10,2 (5°)	2	6,6 (11°)	3,7 (8°)	18,4 (5°)
<i>Croton floribundus</i>	3	10,0 (6°)	2	11,3 (7°)	0	11,4 (7°)
<i>Cecropia pachystachia</i>	0	0	1	3,1 (20°)	38,1 (2°)	0

Floresta Madura

A FM ocupava em t_0 9,3% do fragmento. Em t_1 apresentou 0,0%. Oito espécies apresentaram mortalidade e o mesmo número apresentou recrutamento. As espécies mais importantes em recrutamento são em parte as espécies mais importantes no levantamento em t_0 . Ainda assim, as três espécies mais importantes em IVC no recrutamento não haviam sido observadas no levantamento t_0 (*Erytheca candolleana*, *Carica papaya* e *Cecropia hololeuca*, Tabela 9). *Nectandra megapotamica* foi a espécie de maior IVC em mortalidade (IVC=47,34), mas não apresentou recrutamento, desaparecendo da eco-unidade (era 11° lugar em t_0).

Tabela 9. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . FM no fragmento Santa Rita.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Machaerium stipitatum</i>	1	17,8 (1°)	1	17,4 (1°)	0,0	0,0
<i>Balfourodendrum riedelianum</i>	1	15,2 (2°)	1	14,2 (5°)	0,0	0,0
<i>Aspidosperma ramiflorum</i>	2	13,7 (3°)	2	14,3 (4°)	18,7 (6°)	23,3 (5°)
<i>Ocotea elegans</i>	1	12,7 (4°)	1	15,3 (2°)	0,0	0,0
<i>Sebastiania serrata</i>	2	12,5 (5°)	2	11,9 (8°)	0,0	0,0
<i>Aspidosperma olivaceum</i>	1	12,0 (6°)	1	14,5 (3°)	0	0
<i>Eriotheca candolleana</i>	0	0	1	5,2 (14°)	47,1 (1°)	0

Fragmento Capuava

Capoeira Alta

A CA ocupava 65,7% do fragmento em t_0 , passando a ocupar 56,9% em t_1 . Cinquenta espécies apresentaram mortalidade e setenta e três apresentaram recrutamento. As espécies mais importantes no recrutamento são em parte as espécies mais importantes no levantamento em t_0 . Das dez espécies de maior IVC em t_0 , quatro mudaram de posição (Tabela 10). Das dez espécies mais importantes no recrutamento, seis estão entre as dez mais importantes em t_0 . As espécies mais recrutadas foram as que mais apresentaram mortalidade, o que contribuiu para a similaridade entre os dois levantamentos.

Tabela 10. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CA no fragmento Capuava.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Acacia polyphylla</i>	38	21,5 (1°)	32	17,2 (1°)	8,7 (6°)	36,9 (1°)
<i>Croton floribundus</i>	42	15,9 (2°)	36	15,5 (2°)	3,8 (14°)	17,5 (2°)
<i>Astronium graveolens</i>	54	11,5 (3°)	70	13,8 (3°)	22,3 (2°)	8,3 (6°)
<i>Metrodorea nigra</i>	55	9,0 (4°)	68	10,2 (4°)	22,7 (1°)	14,3 (3°)
<i>Bauhinia forficata</i>	34	8,5 (5°)	36	9,7 (5°)	3,1 (16°)	1,1 (36°)
<i>Centrolobium tomentosum</i>	21	7,3 (6°)	21	6,0 (7°)	4,4 (10°)	10,1 (4°)
<i>Urera baccifera</i>	16	4,0 (10°)	18	5,4 (10°)	14,9 (3°)	4,8 (12°)

Capoeira Baixa

A CB ocupava 23,6% do fragmento em t_0 e passou para 33,8% em t_1 . A espécie mais importante em t_0 é *Urera baccifera* (IVC=27,32, Tabela 11). Nenhuma espécie de banco de

sementes está entre as dez espécies mais importantes em t_0 . Em t_1 *U. baccifera* continua a ser a mais importante em IVC (20,14).

Vinte e três espécies apresentaram mortalidade e trinta e três apresentaram recrutamento. As espécies mais importantes no recrutamento são diferentes das espécies mais importantes em t_0 . Das dez espécies de maior IVC no recrutamento, somente duas estão entre as dez mais importantes no levantamento em t_0 . Cinco delas não foram encontradas no primeiro levantamento. A espécie mais importante em mortalidade foi *U. baccifera* (IVC=58,95), típica pioneira.

Das espécies mais importantes no recrutamento a maioria é pioneira, mas não de banco de sementes, como *U. baccifera* (IVC=37,07), *Vernonia diffusa* (IVC=15,06) e *Croton floribundus* (IVC=14,31). Uma delas não é espécie pioneira, *Astronium graveolens* (IVC=13,63). Dentre as espécies mais importantes no recrutamento, são de banco de sementes *Cecropia glaziovii* (IVC=15,13), *Trema micrantha* (IVC=12,80) e *Cecropia hololeuca* (IVC=5,39).

Tabela 11. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CB no fragmento Capuava.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Urera baccifera</i>	10	27,3 (1°)	13	20,1 (1°)	37,1 (1°)	59,0 (1°)
<i>Acacia polyphylla</i>	6	19,9 (2°)	6	13,7 (4°)	2,3 (25°)	11,5 (4°)
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	6	14,7 (3°)	7	14,6 (3°)	4,9 (12°)	4,4 (13°)
<i>Vernonia diffusa</i>	5	12,0 (4°)	8	18,7 (2°)	15,1 (3°)	7,3 (9°)
<i>Centrolobium tomentosum</i>	6	10,8 (5°)	5	5,5 (11°)	2,3 (24°)	14,0 (3°)
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	5	7,9 (6°)	6	7,1 (8°)	3,9 (18°)	3,8 (16°)
<i>Cecropia glaziovii</i>	0	0	5	5,3 (12°)	15, 1 (2°)	0
<i>Trema micrantha</i>	0	0	5	4,8 (13°)	12,8 (6°)	0
<i>Cecropia hololeuca</i>	1	4,9 (13°)	3	8,2 (7°)	5,4 (8°)	0

Bambuzal

O BB ocupava 6,6% do fragmento em t_0 e passou para 4,6% em t_1 . A espécie mais importante em t_0 é *Acacia polyphylla* (IVC=33,54, Tabela 12). Em t_1 *Inga striata* passa a ser a espécie mais importante em IVC (26,97).

Nove espécies apresentaram mortalidade e quinze apresentaram recrutamento. As espécies mais importantes no recrutamento são bastante diferentes das espécies mais

importantes no levantamento em t_0 . Das cinco espécies de maior IVC no recrutamento, somente duas estão entre as dez mais importantes no levantamento em t_0 , sendo que três delas não foram encontradas em t_0 . A espécie mais importante em recrutamento (*Solanum granulosum-leprosum*, IVC=34,97) não foi encontrada em t_0 . As espécies mais importantes em mortalidade foram *A. polyphylla* (IVC=66,94) e *Balfourodendrum riedelianum* (IVC=42,63).

Tabela 12. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . BB no fragmento Capuava.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Acacia polyphylla</i>	3	33,5 (1°)	1	10,0 (8°)	0	66,9 (1°)
<i>Cecropia</i> sp.	4	20,0 (2°)	2	11,7 (6°)	7,9 (8°)	31,0 (3°)
<i>Inga striata</i>	5	17,2 (3°)	9	27,0 (1°)	29,7 (3°)	0
<i>Balfourodendrum riedelianum</i>	3	14,8 (4°)	0	0	0	42,6 (2°)
<i>Aegiphilla sellowiana</i>	3	11,4 (5°)	4	11,4 (7°)	5,6 (13°)	0
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	1	9,3 (6°)	1	7,6 (10°)	0	0
<i>Urera baccifera</i>	2	8,9 (7°)	4	16,1 (2°)	34,1 (2°)	9,6 (7°)
<i>Solanum granulosum-leprosum</i>	0	0	6	13,6 (4°)	35,0 (1°)	0

Floresta Madura

A FM ocupava 4,2% do fragmento em t_0 e passou para 4,7% em t_1 . A eco-unidade FM neste fragmento são trechos dominados em t_0 por uma espécie típica de florestas primárias, *Esenbeckia leiocarpa* (IVC=71,41, Tabela 13). Esta eco-unidade é basicamente formada por algumas poucas espécies de dossel e muitas espécies de subosque (*Actinostemum communis*, *Metrodorea nigra*, *Aegiphilla sellowiana*). As espécies mais importantes no recrutamento são espécies de subosque (*Actinostemum concolor*, IVC=82,66, e *M. nigra*, IVC=43,74). Seis espécies apresentam mortalidade e cinco recrutamento.

Tabela 13. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . FM no fragmento Capuava.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	8	71,4 (1°)	8	104,7 (1°)	0	0
<i>Actinostemum communis</i>	7	29,7 (2°)	4	16,2 (4°)	18,8 (5°)	48,4 (2°)
<i>Metrodorea nigra</i>	7	25,9 (3°)	5	21,2 (2°)	43,7 (2°)	39,6 (4°)
<i>Diatenopterix sorbifolia</i>	1	21,4 (4°)	0	0	0	49,3 (1°)
<i>Aegiphilla sellowiana</i>	1	18,4 (5°)	0	0	0	42,6 (3°)
<i>Gallipea Jasminiflora</i>	3	11,2 (6°)	3	13,6 (5°)	0	0
<i>Actinostemum concolor</i>	1	0	4	16,3 (3°)	82,7 (1°)	0

Fragmento São José

Capoeira Alta

A CA ocupava 64,5% do fragmento em t_0 e passou para 73,3% em t_1 . *Vernonia diffusa*, apenas a 31° espécie mais importante em t_0 (IVC=1,32, Tabela 14), tem o maior IVC no recrutamento (53,92) e com isso passa a ser em t_1 a 3° espécie mais importante (IVC=11,12). As espécies mais importantes no recrutamento são diferentes das espécies mais importantes em t_0 . Das dez espécies mais recrutadas apenas quatro estão entre as espécies mais importantes em t_0 .

Tabela 14. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CA no fragmento São José.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Croton floribundus</i>	51	20,3 (1°)	62	20,7 (1°)	29,4 (2°)	41,5 (1°)
<i>Astronium graveolens</i>	58	20,1 (2°)	62	20,2 (2°)	3,1 (12°)	0
<i>Metrodorea nigra</i>	46	10,2 (3°)	39	7,5 (6°)	7,5 (6°)	21,2 (2°)
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	43	9,6 (4°)	48	10,4 (4°)	11,3 (4°)	11,2 (5°)
<i>Hymenaea courbaril</i>	10	8,9 (5°)	11	8,1 (5°)	0,7 (45°)	0
<i>Cariniana estrellensis</i>	8	8,5 (6°)	7	7,0 (7°)	0	0
<i>Vernonia diffusa</i>	5	1,3 (31°)	40	11,1 (3°)	53,9 (1°)	0

Capoeira Baixa

A CB ocupava 16,1% do fragmento em t_0 e passou para 26,7% em t_1 . Dezenove espécies apresentaram mortalidade e o mesmo número apresentou recrutamento. As espécies mais importantes em t_0 são semelhantes às espécies mais importantes em t_1 . Das dez espécies mais recrutadas, cinco estão entre as espécies mais importantes em t_0 (Tabela 15).

Tabela 15. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e respectivos IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . CB no fragmento São José.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Machaerium stipitatum</i>	4	15,0 (1°)	3	9,0 (5°)	0	13,9 (4°)
<i>Acacia polyphylla</i>	4	14,6 (2°)	4	17,3 (2°)	4,4 (9°)	17,1 (3°)
<i>Croton floribundus</i>	4	14,6 (3°)	33	42,4 (1°)	80,8 (1°)	13,0 (6°)
<i>Astronium graveolens</i>	6	11,1 (4°)	9	12,6 (3°)	7,8 (5°)	0
<i>Metrodorea nigra</i>	7	10,9 (5°)	5	4,9 (12°)	6,5 (7°)	25,2 (2°)
<i>Hymenaea courbaril</i>	1	10,6 (6°)	0	0	0	33,8 (1°)
<i>Vernonia diffusa</i>	0	0	6	10,77 (4°)	37,59 (2°)	0

Bambuzal

O BB ocupava 19,5% do fragmento em t_0 e passou para 0,0% em t_1 . A causa para o desaparecimento do BB neste fragmento foi a mortalidade de todas as moitas de bambus, provavelmente precedidas por evento reprodutivo. Doze espécies apresentaram mortalidade e vinte e três apresentaram recrutamento.

As espécies mais importantes em t_0 são principalmente espécies de floresta madura, como *Chorisia speciosa* (IVC=37,22) e *Metrodorea nigra* (IVC=19,51, Tabela 16). Das dez espécies mais importantes em IVC em t_0 , as espécies reprodutoras à sombra e de dossel somam 63,48% do total de IVC. No entanto o recrutamento é basicamente de espécies pioneiras e oportunistas. Estas somam IVC=183,91 no recrutamento. Assim, para as dez espécies mais importantes em t_1 , a relação se inverte e as espécies pioneiras e oportunistas somam 61,50% do IVC.

Tabela 16. Espécies mais importantes em IVC em t_0 , respectivos valores de IVC em t_1 , e IVC de recrutamento e de mortalidade no período t_0 - t_1 . BB no fragmento São José.

Espécie	Ind (t_0)	IVC (t_0)	Ind (t_1)	IVC (t_1)	IVC (rec)	IVC (mort)
<i>Chorisia speciosa</i>	2	37,2 (1°)	3	31,0 (2°)	1,8 (17°)	0
<i>Metrodorea nigra</i>	15	19,5 (2°)	12	10,2 (4°)	3,4 (12°)	18,2 (2°)
<i>Croton floribundus</i>	8	18,02 (3°)	27	34,3 (1°)	56,0 (1°)	106,4 (1°)
<i>Astronium graveolens</i>	5	17,0 (4°)	5	5,9 (9°)	0	0
<i>Guarea macrophylla</i>	4	7,8 (5°)	4	6,3 (7°)	0	0
<i>Bauhinia forficata</i>	4	7,3 (6°)	5	6,8 (6°)	2,5 (13°)	0
<i>Croton macrobothrys</i>	2	6,4 (9°)	23	23,5 (3°)	39,9 (2°)	0
<i>Vernonia diffusa</i>	0	0	7	6,0 (7°)	16,3 (3°)	0

Dinâmica de grupos ecológicos nas diferentes eco-unidades e fragmentos

Nas Tabelas 17 a 30 são apresentadas as somatórias dos IVC das espécies consideradas mais importantes, por grupo sucessional, em cada eco-unidade e em cada fragmento analisado. São apresentados também dados de percentuais de espécies por agrupamentos de intolerantes (pioneiras mais oportunistas) e tolerantes (subosque mais dossel) para cada eco-unidade e fragmento.

Fragmento Modelo 1

A composição é dominada em t_0 por espécies de floresta mais madura. As espécies tolerantes à sombra de subosque e de dossel somam 91,7% do IVC das espécies mais importantes. No recrutamento, das espécies mais importantes, 52,8% do IVC é devido a duas espécies de subosque (*Trichilia pallida* e *Esenbeckia febrifuga*). No entanto nenhuma espécie de dossel é registrada no recrutamento. Ainda assim, em t_1 , as espécies de floresta mais madura continuam a dominar, perfazendo 84,6% do IVC das espécies mais importantes.

Tabela 17. Somatória do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CA do fragmento Modelo 1.

Grupo Sucessional	t_0	t_1
Pioneiras	0,0	0,0
Oportunistas	12,9	23,5
Tolerantes à sombra de subosque	69,8	57,6
Tolerantes à sombra de dossel	71,7	72,0

Fragmento Modelo 2

Capoeira Baixa

As espécies oportunistas e pioneiras perfazem, em t_0 , apenas 45,96% do total de IVC das espécies mais importantes. Essas mesmas espécies somam apenas 25,80% das espécies mais importantes no recrutamento, sendo que o grupo mais importante no recrutamento é o de espécies de subosque (60,97%). Não foi recrutada nenhuma espécie de banco de sementes entre t_0 e t_1 . Em t_1 , as oportunistas e pioneiras diminuem ainda mais sua participação nas espécies mais importantes, somando apenas 29,32% do IVC dessas espécies.

Tabela 18. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CB do fragmento Modelo 2.

Grupo Sucessional	t_0	t_1
Pioneiras	0,0	0,0
Oportunistas	70,3	44,0
Tolerantes à sombra de subosque	17,6	45,2
Tolerantes à sombra de dossel	65,1	60,9

Capoeira Alta

As espécies pioneiras e oportunistas perfaziam, em t_0 , 65,90% do IVC das espécies mais importantes, principalmente pela grande contribuição de *Croton floribundus*. No recrutamento, as espécies pioneiras e oportunistas somam 62,30% das espécies mais importantes. Em t_1 , as espécies pioneiras e oportunistas continuam a ser o conjunto mais importante, somando 63,11% do IVC das espécies mais importantes, principalmente pela grande contribuição de *C. floribundus*.

Tabela 19. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CA do fragmento Modelo 2.

Grupo Sucessional	t_0	t_1
Pioneiras	0,0	0,0
Oportunistas	101,8	98,1
Tolerantes à sombra de subosque	15,7	19,3
Tolerantes à sombra de dossel	40,1	38,9

Fragmento Santa Rita

Capoeira Baixa

As espécies pioneiras e oportunistas somam “apenas” 41,03% do IVC das espécies mais importantes em t_0 . No recrutamento, as espécies pioneiras e oportunistas somam 72,12%

do IVC das espécies mais importantes. Destas, as duas espécies pioneiras somam IVC = 46,06, sendo que *Trema micrantha* sozinha tem IVC= 37,44. Sendo uma espécie pioneira a mais importante no recrutamento, em t_1 as espécies pioneiras e oportunistas aumentam sua importância relativa, somando 47,97% do IVC das espécies mais importantes.

Tabela 20. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CB do fragmento Santa Rita.

Grupo Sucessional	t_0	t_1
Pioneiras	19,0	44,8
Oportunistas	43,5	28,5
Tolerantes à sombra de subosque	25,5	7,1
Tolerantes à sombra de dossel	64,4	72,0

Capoeira Alta

Em t_0 , 32,59% do IVC das espécies mais importantes é composto por espécies oportunistas e pioneiras. No recrutamento, essas espécies somam 30,09% do IVC das espécies mais importantes. Em t_1 , essas espécies somam 36,33% do IVC das espécies mais importantes.

Tabela 21. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CA do fragmento Santa Rita.

Grupo Sucessional	t_0	t_1
Pioneiras	8,2	9,7
Oportunistas	41,3	45,0
Tolerantes à sombra de subosque	12,4	20,0
Tolerantes à sombra de dossel	90,0	75,9

Bambuzal

Em t_0 , as espécies pioneiras e oportunistas somam 52,49% do IVC das espécies mais importantes. No recrutamento essas espécies somam 78,99% do IVC das espécies mais importantes. Ainda assim sua participação no IVC das espécies mais importantes cai em t_1 para 47,31%.

Tabela 22. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, no BB do fragmento Santa Rita.

Grupo Sucessional	t_0	t_1
Pioneiras	14,8	6,6
Oportunistas	65,2	65,3
Tolerantes à sombra de subosque	0,0	6,4
Tolerantes à sombra de dossel	72,5	73,7

Floresta Madura

Em t_0 , 80,29% do IVC das espécies mais importantes é composto por espécies de subosque e de dossel. No recrutamento essas espécies somam 29,56% do IVC das espécies mais importantes. Em t_1 , essas espécies somam 83,47% do IVC das espécies mais importantes (Tabela 23).

Tabela 23. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na FM do fragmento Santa Rita.

Grupo Sucessional	t_0	t_1
Pioneiras	0,0	0,0
Oportunistas	30,7	27,5
Tolerantes à sombra de subosque	34,4	35,7
Tolerantes à sombra de dossel	90,7	89,9

Fragmento Capuava

Capoeira Baixa

Em t_0 , as espécies oportunistas e pioneiras somavam 78,12% do IVC das espécies mais importantes. No recrutamento essas espécies somaram 82,54% do IVC das espécies mais importantes. As espécies de banco de sementes, dentro das espécies mais importantes, somaram IVC de 33,32 (*Cecropia* spp e *Trema micrantha*). Em t_1 , as espécies oportunistas e pioneiras somaram 80,06% das espécies mais importantes (Tabela 24).

Tabela 24. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CB do fragmento Capuava.

Grupo Sucessional	t_0	t_1
Pioneiras	55,7	63,4
Oportunistas	62,2	59,0
Tolerantes à sombra de subosque	3,5	3,4
Tolerantes à sombra de dossel	29,5	27,2

Capoeira Alta

As espécies pioneiras e oportunistas em t_0 somaram 49,77% do IVC das espécies mais importantes. No recrutamento, os mesmos grupos ecológicos somam 47,25% do IVC das espécies mais importantes. Em t_1 , esse grupo tem sua participação dentro das espécies mais importantes aumentada para 52,35% (Tabela 25).

Tabela 25. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CA do fragmento Capuava.

Grupo Sucessional	t ₀	t ₁
Pioneiras	9,0	13,7
Oportunistas	65,7	65,6
Tolerantes à sombra de subosque	25,7	24,6
Tolerantes à sombra de dossel	49,7	47,6

Bambuzal

Em t₀, as espécies oportunistas e pioneiras somavam 78,75% do IVC das espécies mais importantes (IVC 150). No recrutamento essas espécies somaram 83,01% do IVC das espécies mais importantes (IVC 150). As espécies de banco de sementes, dentro das espécies mais importantes, somaram IVC de 51,37 (*Solanum granuloso-leprosum*, *Trema micrantha*, e *Cecropia* spp). Em t₁, as espécies oportunistas e pioneiras somaram 95,37% das espécies mais importantes (IVC 150), com espécies de banco de sementes somando IVC=30,54 (*Cecropia* spp. e *S. granuloso-leprosum*).

Tabela 26. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, no BB do fragmento Capuava.

Grupo Sucessional	t ₀	t ₁
Pioneiras	54,3	81,8
Oportunistas	67,7	61,7
Tolerantes à sombra de subosque	6,8	0,0
Tolerantes à sombra de dossel	26,1	6,9

Floresta Madura

Em t₀, as espécies oportunistas e pioneiras somavam 11,03% do IVC das espécies mais importantes. No recrutamento essas espécies somaram 20,12% do IVC das espécies mais importantes. Em t₁, as espécies oportunistas e pioneiras não foram encontradas entre as espécies mais importantes.

Tabela 27. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na FM do fragmento Capuava.

Grupo Sucessional	t ₀	t ₁
Pioneiras	18,4	0,0
Oportunistas	0,0	0,0
Tolerantes à sombra de subosque	55,7	53,7
Tolerantes à sombra de dossel	92,8	104,7

Fragmento São José

Capoeira Baixa

Em t_0 , as espécies oportunistas e pioneiras somavam 61,24% do IVC das espécies mais importantes (Tabela 28). No recrutamento essas espécies somaram 94,94% do IVC das espécies mais importantes, mas nenhuma espécie de banco de sementes foi encontrada entre as mais importantes. Em t_1 , as espécies oportunistas e pioneiras somaram 78,81% das espécies mais importantes, sem nenhuma espécie de banco de sementes entre elas.

Tabela 28. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CB do fragmento São José.

Grupo Sucessional	t_0	t_1
Pioneiras	5,2	14,7
Oportunistas	88,5	106,0
Tolerantes à sombra de subosque	23,1	10,3
Tolerantes à sombra de dossel	36,3	22,2

Capoeira Alta

Em t_0 , as espécies oportunistas e pioneiras somavam 44,73% do IVC das espécies mais importantes (Tabela 29). No recrutamento essas espécies somaram 72,42% do IVC das espécies mais importantes. Em t_1 , as espécies oportunistas e pioneiras somavam 49,83% do IVC das espécies mais importantes.

Tabela 29. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, na CA do fragmento São José.

Grupo Sucessional	t_0	t_1
Pioneiras	3,7	14,5
Oportunistas	63,9	60,6
Tolerantes à sombra de subosque	27,3	29,3
Tolerantes à sombra de dossel	56,2	46,2

Bambuzal

Em t_0 , as espécies oportunistas e pioneiras somavam 36,44% do IVC das espécies mais importantes (Tabela 30). No recrutamento essas espécies somaram 100,00% do IVC das espécies mais importantes, mas nenhuma espécie de banco de sementes foi encontrada entre as mais importantes. Em t_1 , as espécies oportunistas e pioneiras somaram 59,82% das espécies mais importantes, sem nenhuma espécie de banco de sementes entre elas.

Tabela 30. Somatório do IVC das espécies mais importantes, agrupadas em grupos sucessionais, no BB do fragmento São José.

Grupo Sucessional	t ₀	t ₁
Pioneiras	0,0	11,8
Oportunistas	55,4	78,8
Tolerantes à sombra de subosque	36,1	19,8
Tolerantes à sombra de dossel	30,6	41,1

DISCUSSÃO

Os padrões existentes na dinâmica das espécies nos fragmentos não são facilmente reconhecidos. Uma dificuldade é o período de tempo considerado, relativamente curto, quando comparado com o ciclo de vida de espécies arbóreas. Outra dificuldade é o fato das espécies mais importantes freqüentemente não serem as mesmas em cada eco-unidade, nos diferentes fragmentos.

Composição florística e similaridade entre eco-unidades e fragmentos

A composição florística geral revela uma flora típica de florestas estacionais semidecíduas do interior do estado, tendo todo o conjunto uma elevada riqueza (211 espécies ou morfo-espécies). Agrega ainda várias espécies típicas oreádicas ou do domínio dos cerrados como *Machaerium villosum*, *Qualea jundiahy*, *Vochysia tucanorum*, *Zeyhera tuberculosa*, entre outras.

A composição caracteriza-se também pelas principais famílias de maior riqueza nas florestas do estado, quer sejam Myrtaceae, Fabaceae e Lauraceae. Destaca-se a família Meliaceae e as espécies do gênero *Trichilia*, mais típicas da floresta estacional do que as florestas ombrófilas mais próximas ao oceano, bem como a família Rutaceae, com várias espécies de *Zanthoxylum* e *Esenbeckia*, entre outras, que caracterizam a Floresta Estacional Semidecídua. Rutaceae e Meliaceae em geral possuem baixa expressividade nas florestas ombrófilas e são bem representadas neste estudo.

Os dois levantamentos revelaram um número igual de espécies, coincidentemente, sendo 19 espécies ausentes em um ou outro levantamento. Assim, estes dados revelam que a riqueza geral da área se faz quando se consideram o total dos fragmentos estudados e os dois tempos e que há uma dinâmica envolvida também na análise da composição florística. Uma conservação efetiva em ambientes fragmentados deve levar em conta a diversidade geral de uma região e a diversidade da composição florística entre diferentes fragmentos.

A maioria das espécies foi classificada como pertencente ao grupo das tolerantes à sombra (subosque e dossel), revelando que nos fragmentos ainda há condições de sobrevivência para espécies mais exigentes. Poucas foram classificadas como pioneiras, 20 espécies (em um sentido restrito), embora em número considerável para um ambiente florestal, onde estas espécies tendem a permanecer em número reduzido, tanto de espécies como de indivíduos. O número de espécies classificadas como oportunistas, ou secundárias iniciais, 73, é praticamente o mesmo daquele obtido para as espécies classificadas como de dossel, 71 espécies. Isto demonstra um equilíbrio entre o número de espécies oportunistas de crescimento rápido e aquelas espécies mais longevas e de crescimento lento, sob sombra.

Dinâmica das espécies mais importantes nas diferentes eco-unidades e fragmentos estudados

Capoeira Baixa

A bibliografia sobre dinâmica florestal em geral menciona a existência de floresta madura e clareiras (Brokaw, 1985), algumas vezes diferenciando estas em diferentes estágios de regeneração chamados de fases de agradação, ou “building phase” (Clark & Clark, 1992). No entanto a ocorrência de trechos abertos na floresta, semelhantes a clareiras, mas relacionados a estágios de degradação, tem sido reconhecida recentemente (Tabanez & Viana, 2000; Pivello & Peccinini, 2002; Rozza *et al.*, 2007). Frequentemente, esses estágios de degradação estão ligados à ocupação de áreas de clareiras por algumas espécies de lianas, que são favorecidas em trechos degradados da floresta (Gerwing, 2002), e que podem retardar o desenvolvimento das espécies arbóreas e a regeneração da floresta (Gerwing & Farias, 2000; Schnitzer *et al.*, 2000), e até mesmo selecionar as espécies arbóreas que se regeneram (Schinzer *et al.*, 2004).

Dados da estrutura florestal sugerem que a CB é um trecho de degradação, ou pelo menos de regeneração limitada, dentro dos fragmentos (Capítulos 2 e 3). A composição da CB é bastante diferente da esperada para áreas de clareiras neste tipo de floresta, considerando-se que a maioria delas pode ser considerada grande ($>100\text{ m}^2$, Capítulo 2). As espécies mais importantes nesta eco-unidade obrigatoriamente têm que ter maior capacidade de lidar com a competição com as lianas. As espécies mais importantes nesta eco-unidade, considerando-se todos os fragmentos foram *C. floribundus*, *A. graveolens* e *M. nigra*. Em t_0 *C. floribundus* é a espécie mais importante na CB em Modelo 2, apenas a 12° em Santa Rita, a 7° em Capuava, e a 3° em São José. Apresenta alta mortalidade, sendo a 1° em mortalidade em Modelo 2, a 2° em Capuava, a 6° em São José e ausente em Santa Rita. Mas é mais

importante ainda em recrutamento, sendo a 3° nesta variável em Modelo 2, a 2° em Santa Rita, a 4° em Capuava e a 5° em São José. Em t_1 , esta espécie é a 2° mais importante em Modelo 2, a 3° em Santa Rita, 9° em Capuava e a 3° em São José. Espécie oportunista, de clareiras pequenas (Costa & Mantovani, 1992), suas sementes provavelmente podem germinar por baixo do emaranhado de cipós e, como tem crescimento rápido, pode algumas vezes escapar aos cipós, sendo beneficiada pela alta luminosidade da CB.

Astronium graveolens é outra espécie importante na CB dos fragmentos estudados. Não ocorre nos fragmentos menores, mas é a 5° mais importante em Santa Rita, a 9° em Capuava, e a 4° em São José. Apresentou mortalidade apenas em São José (2°), e apresentou recrutamento nos três fragmentos maiores (6°, 5° e 2° mais importante nesta variável em Santa Rita, Capuava e São José, respectivamente). Ausente em t_1 em Modelo 2, é a 5° mais importante em Santa Rita, a 5° em Capuava, e a 3° em São José no segundo levantamento. Espécie tolerante à sombra, de dossel (Durigan & Nogueira, 1990), não seria esperada como importante na CB. É possível que sua forma de crescimento monopodial (Carvalho, 2003), facilite o seu crescimento livre de lianas.

Metrodorea nigra é uma espécie tolerante à sombra, de subosque (Lorenzi, 2002), mas que é relativamente importante na CB dos três maiores fragmentos. Em t_0 era a 6° espécie mais importante em Santa Rita, a 17° em Capuava, e a 5° em São José. Apresentou mortalidade apenas em Santa Rita (3° mais importante), e apresentou recrutamento nos três fragmentos, sendo nesta variável a 5° mais importante em Santa Rita, a 32° em Capuava, e 12° em São José. Em t_1 passou a ser a 10° espécie mais importante em Santa Rita, a 19° em Capuava, e a 12° em São José. Assim, também foi uma espécie que em geral manteve sua importância. Assim como outras espécies de subosque que também foram importantes na CB (ver abaixo), esta espécie talvez seja capaz de sobreviver e completar seu ciclo por baixo do emaranhado de cipós, por ser uma espécie de pequeno porte adaptada a condições de baixa luminosidade, e assim possa ser importante na CB, mesmo sendo uma espécie típica de florestas maduras.

Assim como *A. graveolens* e *M. nigra*, outras espécies tolerantes à sombra foram importantes nos fragmentos, como *Esenbeckia febrifuga*, *Galipia jasminiflora*, *Cryptocarya aschersoniana* e *Duguetia lanceolata* em Modelo 2, *Copaifera langsdorfi*, *Cariniana legalis*, e *Securinega guaraiuva* em Santa Rita, *Aspidosperma polyneuron* e *Centrolobium tomentosum* em Capuava, e *Hymenaea courbaril* em São José. Supomos que a maior parte dos indivíduos das espécies tolerantes à sombra de dossel, de grande longevidade, presentes

na CB atualmente, teriam se estabelecido antes do trecho se transformar em CB. Já as espécies tolerantes à sombra de subosque poderiam ser capazes de se estabelecer na CB pelos motivos apresentados acima para *M. nigra*.

Trema micrantha, espécie de clareiras grandes (Brokaw, 1987), teve participação limitada na regeneração da CB, sendo importante apenas em Santa Rita, onde um incêndio provavelmente afetou o ambiente, causando a germinação das sementes do banco. Essa situação não seria esperada, já que a CB ocorre freqüentemente em trechos grandes (Capítulo 2), e espécies pioneiras de banco de sementes, como *T. micrantha*, são normalmente comuns em clareiras grandes (Brokaw, 1985; Brokaw & Scheiner, 1989). Assim, contrário à situação normalmente encontrada (ex. Martins e Rodrigues, 2002), em que espécies tolerantes à sombra são mais comuns nas clareiras, porque a freqüência de clareiras pequenas é maior, as espécies pioneiras na CB são comuns, mas não as pioneiras de banco de sementes.

A freqüência maior de pioneiras e oportunistas pode ser reflexo do fato da maioria das manchas de CB serem grandes ($>100 \text{ m}^2$). As duas espécies pioneiras com banco de sementes comuns no recrutamento foram recrutadas apenas em áreas próximas ao incêndio, mostrando que elas estão presentes no banco de sementes, mas não conseguem se regenerar em CB na ausência de perturbação na camada de cipós que cobre esta eco-unidade. A ausência ou baixa densidade em geral de espécies de banco de sementes poderia ser reflexo da idade das manchas de CB, já que essas espécies sobrevivem por pouco tempo após a abertura da clareira (Brokaw, 1987). No entanto a sua ausência implicaria que todas as machas de CB seriam clareiras antigas, e não haveria nos fragmentos clareiras novas, o que é pouco provável.

Outra razão, mais provável, para a ausência ou baixa densidade em geral de espécies de banco de sementes na CB, pode ser a presença de densas camadas de folheto no solo, consequência da intensa produção de folhas das lianas que ocupam densamente a CB e que inibem fortemente a germinação de sementes de espécies de banco de sementes (Vásquez-Yanes *et al.*, 1990). As sementes dessas espécies em geral necessitam de grande flutuação de temperatura e elevada insolação ao nível do solo para a sua germinação (Bazzaz & Pickett, 1980), situação que provavelmente não ocorre devido à presença, na CB, de densa camada de lianas. Assim, ao nível do solo provavelmente as condições físicas são mais próximas a do solo sob dossel do que a do solo em clareira.

Essa situação de presença de sementes no solo e falta de regeneração é demonstrada por trabalhos em manejo de CB na Capuava (Amador & Viana, 2000; Tabanez, 1995). Esses trabalhos mostraram que espécies típicas de banco de sementes, como *S. granuloso-leprosum*, *Cecropia* spp. e *Trema micrantha* estavam ausentes ou eram raras na CB, mas com o controle de cipós nesta eco-unidade, estavam entre as espécies de maior densidade na regeneração. Trabalho com banco de sementes na Santa Rita (Tabanez, 1994), também mostrou que sementes das espécies mencionadas acima estão presentes no solo desse fragmento em alta densidade, apesar delas serem raras na vegetação.

Capoeira Alta

A CA é um trecho de floresta intermediária em estrutura entre CB e FM, caracterizando-se como um trecho de floresta de dossel descontínuo, onde a interferência das lianas sobre as espécies arbóreas é provavelmente mais concentrada no dossel, onde se concentra a biomassa das primeiras. Assim, era esperada uma diversidade maior de espécies e maior presença de espécies tolerantes à sombra que na CB.

As espécies mais importantes, considerando-se todos os fragmentos, são novamente *Croton floribundus*, *Astronium graveolens* e *Metrodorea nigra*. Em t_0 , *C. floribundus* não está presente em Modelo 1, mas é a 1º mais importante em Modelo 2, a 4º em Santa Rita, a 2º em Capuava e a 1º em RC. Esta é uma espécie típica de florestas perturbadas e abertas, sendo capaz de recrutar no seu interior, ou em clareiras pequenas. Assim, é a 2º mais importante em recrutamento em Modelo 2, a 12º em Santa Rita, a 14º em Capuava e a 2º em São José. Mas apresenta também alta mortalidade. É a 1º em Modelo 2, a 4º em Santa Rita e a 1º em São José. Em t_1 , é a mais importante em Modelo 2, apenas a 29º em Modelo 1, 2º em Santa Rita, 2º em Capuava, e a 1º em São José. Assim, esta espécie parece não só estar bem adaptada à sobrevivência na CB, mas também na CA.

Em t_0 , *A. graveolens* não está presente em Modelo 1 e Modelo 2, mas é a 1º em Santa Rita, a 3º em Capuava e a 2º em São José. Espécie tolerante, mas que pode apresentar crescimento moderado em situações de maior luminosidade (Carvalho, 2003; Lorenzi, 2002), regenerou bem no período considerado, sendo a 2º mais importante em recrutamento em Santa Rita, a 2º em Capuava e a 12º em São José. Mais longeva que *C. floribundus*, foi menos importante em mortalidade (7º e 6º em Santa Rita e em Capuava, respectivamente). Em t_1 , continua ausente nos fragmentos menores, mas é a 1º mais importante em Santa Rita,

a 3° em Capuava e a 2° em São José. Pelas mesmas razões apresentadas para CB, esta espécie pode ser favorecida na CA.

Apesar de também não estar presente nos dois fragmentos menores, e nem ter sido recrutada nestes, *M. nigra* também é uma espécie importante na CA nos fragmentos maiores em t₀. Em Santa Rita tem o 7° maior IVC, em Capuava o 4°, e em São José o 3°. Também é importante em recrutamento (4°, 1° e 6°, em Santa Rita, Capuava e São José, respectivamente), e mortalidade (5°, 3° e 2°, em Santa Rita, Capuava e São José, respectivamente). Planta tolerante à sombra de subosque, esta espécie seria pouco prejudicada por cipós na CA, onde os cipós se concentram no dossel.

Bambuzal

A regeneração no BB de São José, onde todas as manchas de bambu morreram, é diferente da regeneração da CB neste mesmo fragmento. Continuam sendo pioneiras e oportunistas as espécies favorecidas, mas são espécies diferentes. Enquanto na CB as dez espécies de maior IVC são *Croton floribundus*, *Vernonia diffusa*, *Piptadenia gonoacantha*, *Solanum pseudoquina*, *Inga striata*, *Astronium graveolens*, *Metrodorea nigra*, *Jacaranda puberula*, *Acacia polyphylla*, e *Cecropia* spp. (somando IVC=174,02), no BB estas espécies somam apenas IVC=94,23, e com importância distinta. *C. floribundus* soma 55,95 (80,79 na CB), *V. diffusa* soma 16,28 (37,59 na CB), *I. striata* soma 11,69 (7,28 na CB), *Cecropia* spp soma 11,66 (7,12 na CB), *M. nigra* soma 3,39 (6,50 na CB). As outras estão ausentes na CB. Em compensação, no BB, *Urera. baccifera* soma 14,00, *Croton macrobothrys* soma 39,85, *Erytheca candolleana* soma 8,28 (ausentes na CB). *Trema micrantha* soma 6,28 no BB (e somente 3,40 na CB). Assim, parece que há uma distinção clara entre espécies pioneiras que conseguem e as que não conseguem regenerar na CB (ex. *C. macrobothrys* e *U. baccifera*), em comparação com BB quando a mancha morre.

O BB mostrou comportamento distinto nos três fragmentos onde esta eco-unidade foi encontrada. Em Santa Rita, onde as áreas de BB praticamente se mantiveram, a importância das pioneiras e oportunistas (agrupadas) manteve-se praticamente constante. No entanto, na Capuava a importância desses grupos entre as espécies mais importantes (IVC 150) subiu para quase 100%, inclusive com a contribuição de três espécies de banco de sementes. Neste fragmento ocorreu a morte de algumas moitas de BB. Em São José, onde a importância dessas espécies era baixa em t₀ (36,41% do IVC das espécies mais importantes, IVC 150), e

as manchas morreram, passou para 59,84%, sem a contribuição de espécies de banco de sementes.

Floresta Madura

Enquanto na Capuava algumas espécies têm grande importância (*Esenbeckia leiocarpa*, *Actinostemum communis* e *Metrodorea nigra*) na FM, esta eco-unidade no fragmento Santa Rita mostra uma distribuição muito mais equilibrada, sem nenhuma espécie com mais do que 2 indivíduos. A FM mostra em geral aumento das espécies de subosque e de dossel, já dominantes na composição em t_0 .

Dinâmica de grupos ecológicos nas diferentes eco-unidades e fragmentos

Capoeira Baixa

Nos dois fragmentos menores em que existia CB em t_0 (Modelo 2 e Santa Rita) as espécies pioneiras e oportunistas, agrupadas, diminuíram de importância, enquanto nos fragmentos maiores elas aumentaram de importância (Tabela 31). No fragmento menor houve também participação importante no recrutamento de uma espécie de subosque, que somou 60,97% do IVC das espécies mais importantes. As espécies pioneiras de banco de sementes não estão presentes no recrutamento t_0 - t_1 , em dois dos fragmentos com CB em t_0 . Essas espécies estão presentes no recrutamento na CB apenas em Santa Rita e Capuava. No entanto em Santa Rita esses resultados são mascarados pela ocorrência de um incêndio.

Tabela 31. Porcentagem dos grupos de pioneiras e oportunistas (agrupados) nos fragmentos estudados que apresentavam CB em t_0 .

Fragmento	t_0	t_1	Tendência
Modelo 2	45,96%	29,32%	↓
Santa Rita	53,57%	48,13%	↓
Capuava	78,11%	80,02%	↑
São José	61,23%	78,80%	↑

Capoeira Alta

As espécies de subosque e de dossel, combinadas, mostraram uma queda de importância entre as espécies mais importantes em quatro dos cinco fragmentos estudados (Tabela 32). O único fragmento onde estes grupos aumentaram de importância foi Modelo 2, justamente o fragmento onde estes grupos combinados somavam o menor percentual entre as espécies mais importantes. Deve-se lembrar que cerca de $\frac{1}{4}$ da área de CA (de todos os fragmentos) transformou-se no período em CB, favorecendo assim as espécies pioneiras e oportunistas. Espécies pioneiras e oportunistas são favorecidas por condições de degradação

florestal, tendo sua densidade aumentada, por exemplo, em florestas exploradas (Gerwing, 2002). Pode também estar ocorrendo uma tendência da CA estar se tornando mais próxima em composição à CB, com aumento da importância de espécies pioneiras e oportunistas, à exceção, nesses fragmentos, das espécies de banco de sementes.

Tabela 32. Porcentagem de espécies de subosque e dossel em CA.

Fragmento	t ₀	t ₁	Tendência
Modelo 1	91,65%	84,65%	↓
Modelo 2	34,10%	38,89%	↑
Santa Rita	67,46%	63,70%	↓
Capuava	50,27%	47,67%	↓
São José	55,26%	50,17%	↓

Bambuzal

Nos dois fragmentos onde houve morte de touceiras de bambu, houve expressivo aumento da participação de pioneiras e oportunistas, inclusive de espécies de banco de sementes, mostrando franca regeneração arbórea, inclusive fazendo que BB mostrasse as maiores taxas de recrutamento entre as quatro eco-unidades (cap. 2). Esses dados corroboram Martins *et al.* (2004), que mostram que o espaço deixado pelas moitas de bambu se transforma em clareiras, que são amplamente ocupadas por espécies arbóreas.

Tabela 33. Porcentagem de espécies pioneiras e oportunistas em bambuzal.

Fragmento	t ₀	t ₁	Tendência
Santa Rita	52,49%	47,29%	↓
Capuava	78,78%	95,39%	↑
São José	36,41%	59,84%	↑

Floresta Madura

A FM mostra aumento das espécies de subosque e de dossel, que já dominavam francamente a composição em t₀. Assim, mesmo sob forte efeito da fragmentação, os trechos de FM aparentemente ainda tendem a manter suas espécies típicas.

Tabela 34. Porcentagem de espécies tolerantes (subosque e dossel) à sombra em FM nos dois tempos considerados.

Fragmento	t ₀	t ₁	Tendência
Santa Rita	80,29%	83,47%	↑
Capuava	88,96%	100,00%	↑

CONCLUSÕES

A composição florística geral ratifica a classificação das florestas regionais como fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua, contendo elementos de cerrado e cerradão. Destacaram-se Myrtaceae, Lauraceae e Fabaceae, como típicas de florestas pluviais paulistas e Rutaceae e Meliaceae como características das florestas estacionais.

As eco-unidades apresentaram composições diferentes, considerando-se a predominância por grupos ecológicos. Assim, a CB mostra uma importância maior para as espécies pioneiras e oportunistas, de 45,9% a 78,11% do IVC das espécies mais importantes, em t_0 , e de 48,13% a 80,02% em t_1 (com exceção de Modelo 2), mas com pouca importância das espécies pioneiras de banco de sementes. A CA mostra-se em geral com maior importância para as espécies tolerantes à sombra de subosque e de dossel, entre 50,27% e 91,95% do IVC das espécies mais importantes (com exceção de Modelo 2), para t_0 , e de 47,67% a 84,65% em t_1 .

O BB mostra-se mais variável e a FM mostra-se com dominância absoluta de espécies tolerantes à sombra de dossel e de subosque, 80,29% a 100,00% para t_0 e t_1 . A composição mostra assim consistente com o mapeamento em eco-unidades. Mostra-se também consistente com a idéia do gradiente de conservação CB/BB-CA-FM, e com a idéia de regeneração impedida ou retardada, apresentada em outros artigos (Capítulos 3 e 4, Tabanez & Viana, 2000). A grande importância das espécies tolerantes na FM sugere que esta eco-unidade pode ser fundamental para a conservação dessas espécies nesses fragmentos.

REFERÊNCIAS

- Amador, D. B., e V. M. Viana. 2000. Dinâmica de “capoeira baixa” na restauração de um fragmento florestal. *Scientia Forestalis*, 57: 69-85.
- Araújo Neto, J. C., I. B. Aguiar, e V. M. Ferreira. 2003. Efeito da temperatura e da luz na germinação de sementes de *Acacia polyphylla* DC. *Revista Brasileira de Botânica*, 26(2): 249-256.
- Bazzaz, F. A., e S. T. A. Pickett. 1980. Physiological ecology of a tropical succession: a review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 287-310.
- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology*, 12(2): 380-389.
- Benitez-Malvido, J., e M. Martinez-Ramos. 2003. Influence of edge exposure on tree seedlings species recruitment in tropical rain Forest fragments. *Biotropica*, 35(4): 530-541.
- Brokaw, N. V. L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measure s of forest dynamics. *Biotropica*, 11, 158-160.

- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66(3): 682-687.
- Brokaw, N. V. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 75: 9-19.
- Brokaw, N. V. L., e S. M. Scheiner. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology*, 70(3): 538-541.
- Carvalho, P. E. R. 2003. *Espécies Arbóreas Brasileiras Vol 1*. EMBRAPA, Colombo.
- Cascante, A., M. Quesada, J. J. Lobo, e E. A. Fuchs. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology*, 16(1): 137-147.
- Clark, D. A., e D. B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain Forest. *Ecological Monographs*, 62(3): 315-344.
- Costa, M. P. da, e W. Mantovani. 1992. Composição e estrutura de clareiras em mata mesófila na bacia de São Paulo. *Revista do Instituto Florestal*, 4(único): 178-183.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- D'Angelo, S. A., A. C. S. Andrade, S. G. Laurance, W. F. Laurance, R. C. G. Mesquita. 2004. Inferred causes of tree mortality in fragmented and intact Amazonian forests. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 243-246.
- Didham, R. K., e J. H. Lawton. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical Forest fragments. *Biotropica*, 31(1): 17-30.
- Durigan, G., e J. C. B. Nogueira. 1990. *Recomposição de matas ciliares*. São Paulo: Instituto Florestal. IF, Série Registros, 4. 14 p.
- Duz, S. R., A. Siminski, M. Santos, e M. T. S. Paulilo. 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(3): 587-596.
- Ferreira, L. V., e W. F. Laurance. 1997. Effects of Forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in central Amazonian. *Conservation Biology*, 11: 797-801.
- Gandolfi, S.; Leitão Filho, H.F. e Bezerra, C.L.F. 1995. Levantamento florístico e carácter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma Floresta Mesófila Semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Revista Brasileira de Biologia*, 55(4): 753-767.
- Gerwing, J. J. 2002. Degradation of forests through logging and fire in the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 157: 1331-141.
- Gerwing, J. J., e D. L. 2000. Farias. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 327-335.
- Guilherme, F. A. G., Ressel, K. 2001. Biologia floral e sistema de reprodução de *Merostachys riedeliana* (Poaceae: Bambusoideae). *Revista Brasileira de Botânica*, 24: 205-211.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 5(2): 173-185.

- Laurance, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation*, 57: 205-219.
- Laurance, W. F., S. G. Laurance, L. V. Ferreira, J. Rankin-de-Merona, C. Gascon, e T. E. Lovejoy. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*, 278(5340): 1117-1118.
- Lorenzi, H. 2002. Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Martins, S. V., e R. R. Rodrigues. 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic Forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, 163: 51-62.
- Martins, S. V., R. Colletti Júnior, R. R. Rodrigues, e S. Gandolfi. 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic Forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, 172: 121-131.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(2): 58-62.
- Nascimento, H. E. M., Viana, V. M. 1999. Estrutura e dinâmica de eco-unidades em um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. *Scientia Forestalis* 55, 29-47.
- Oldeman, R. A. A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity. In: Sutton, S. L., Whitmore, T. C., Chadwick, A. C. (Eds.), *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 131-150.
- Pivello, V. R., e A. A. Peccinini. 2002. A vegetação do PEFI. In: C. E. de M. Bicudo, M. C. Forti & D. de C. Bicudo (orgs). *Parque Estadual das Fontes do Ipiranga: uma reserva Biológica na cidade de São Paulo*. Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, pp. 111-132.
- Shafer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*, 31: 131-134.
- Schnitzer, S. A., J. W. Dalling, e W. P. Carson. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Tropical Ecology*, 88(4): 655-666.
- Schnitzer, S. A., M. P. E. Parren, e F. Bongers. 2004. Recruitment of lianas into logging gaps and the effects of pre-harvest climber cutting in a lowland forest in Cameroon. *Forest Ecology and Management* 190, 87-98.
- Tabanez, A. A. J. 1995. Ecologia e manejo de ecounidades em um fragmento florestal na região de Piracicaba, SP. Dissertação de Mestrado. ESALQ, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Tabanez, A. A. J. 2003. Um corte no processo de degradação. *Ciência Hoje* 33, 62-65.
- Tabanez, A. A. J, e V. M. Viana. 1994. Efeito de borda sobre o banco de sementes em um fragmento florestal de Piracicaba, SP. XLV Congresso Nacional de Botânica.
- Tabanez, A. A. J., e V. M. Viana. 2000. Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. *Biotropica* 32, 925-933.
- Tabanez, A. A. J., Viana, V. M., Nascimento, H. E. M. 1997. Corte de cipós ajuda a salvar fragmentos de floresta. *Ciência Hoje* 22, 58-61. Vásquez-Yanes, C., A. Orozco-Segóvia,

- E. Rincon, M. E. Sanches-Coronado, P. Huante, J. R. Toledo, e V. L. Barrado. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology*, 71(5): 1952-1958.
- Viana, V. M., e A. A. J. Tabanez. 1996. Biology and conservation of forest fragments in the Brazilain Atlantic forest. In: Schelhas, J., Greenberg, R. (Eds.). *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington, D.C., pp. 151-167.
- Viana, V. M., Tabanez, A. A. J., e J. L. Batista. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. In: Laurance, W. F., Bierregaard Jr., R. O. (Eds.). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 351-365.

ANEXO 1. Listagem das espécies arbóreas amostradas em eco-unidades de cinco fragmentos de Floresta Estacional Semidecídua da região de Piracicaba (SP) em dois tempos de amostra (CS = classificação por grupos sucessionais: pi, pioneira de ciclo curto, intolerante; op, oportunistas ou pioneiras de ciclo longo, intolerante; sb, espécies de subosque, tolerantes; do, espécies de dossel, tolerantes).

Família	Espécie	CS	Nome popular
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	do	guaritá
	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	do	peito-de-pomba
	<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) D.J.Mitch	do	peito-de-pomba
Annonaceae	<i>Annona cacans</i> Warm.	op	araticum-cagão
	<i>Duguetia lanceolata</i> A.St.-Hil.	do	pindaíba
	<i>Guatteria nigrescens</i> Mart.	do	
	<i>Rollinia sylvatica</i> (A.St.-Hil.) Mart.	op	araticum-do-mato
	<i>Xylopia brasiliensis</i> (L.) Spreng.	op	
Apocynaceae	<i>Aspidosperma</i> cf. <i>olivaceum</i> Muell.Arg.	do	peroba
	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Muell. Arg.	do	peroba-rosa
	<i>Aspidosperma ramiflorum</i> Muell. Arg.	do	peroba-poca
Araliaceae	<i>Dendropanax cuneatum</i> (DC.) Dec. & Planch.	do	
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	do	palmitero-doce
	<i>Syagrus oleracea</i> (Mart) Becc.	op	jerivá
	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassm.	op	guariroba
Asteraceae	<i>Piptocarpha axillaris</i> (Less.) Cabrera	pi	jacatirão
	<i>Piptocarpha</i> cf. <i>polymorpha</i> (Less.) Cabr.	pi	jacatirão
	<i>Vernonia</i> cf. <i>discolor</i> (Spreng.) Less.	pi	assa-peixe
	<i>Vernonia diffusa</i> Less.	pi	assa-peixe
	<i>Vernonia polianthes</i> Less.	pi	assa-peixe
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	op	carobinha
	<i>Tabebuia alba</i> (Cham.) Sandwith	do	ipê-amarelo-da-serra
	<i>Zeyhera tuberculosa</i> (Vell.) Bureau	op	bolsa-de-pastor
Bombacaceae	<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	do	paineira
	<i>Eriotheca candolleana</i> (K. Schum.) A. Robyns	op	
	<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Robyns	op	imbirussú
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	op	
	<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	op	
	<i>Cordia superba</i> Cham.	op	
	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. ex Steud.	op	louro-pardo
Burseraceae	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	sb	breu
	<i>Protium widgrenii</i> Engl.	sb	breu
Caesalpiniaceae	<i>Bauhinia forficata</i> Link	op	pata-de-vaca
	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	do	copaiba
	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	do	jatobá
	<i>Peltophorum dubium</i> Taub.	op	ibirá-puitá
	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	op	guapuruvú
	<i>Senna macranthera</i> (DC. ex Collard.) H.S. Irwin & Barneby	pi	fedegoso
	<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S. Irwin & Barneby	op	caquera
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.	ex	mamão
	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC.	op	mamãozinho-do-mato
Cecropiaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Snethlage	pi	embaúba-vermelha

	<i>Cecropia hololeuca</i> Miq.	pi	embaurana
	<i>Cecropia pachystachia</i> Tréc.	pi	embaúba-branca
Celastraceae	<i>Maytenus aquifolia</i> Mart.	op	
	<i>Maytenus robusta</i> Reiss.	op	
Clethraceae	<i>Clethra scabra</i> Pers	op	carne-de-vaca
Combretaceae	<i>Terminalia brasiliensis</i> (Cambess.) Eichler	op	capitão
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth	do	laranjeira-do-mato
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	do	ouriço-do-mato
Euphorbiaceae	<i>Actinostemum communis</i> (Müel Arg.) Pax.	sb	banquilha
	<i>Actinostemum concolor</i> (Spreng.) Muell. Arg.	sb	branquilha
	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	op	tapiá
	<i>Alchornea irucurana</i> Casar.	pi	urucurana
	<i>Croton floribundus</i> Spreng.	op	capixingui
	<i>Croton macrobothrys</i> Baill.	op	
	<i>Maprounia guianensis</i> Aubl.	op	
	<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M.Johns.	do	
	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	op	tamanqueira
	<i>Sapium glandulatum</i> (L.) Morong	pi	leiteiro
	<i>Savia dyctiocarpa</i> Müell. Arg.	op	
	<i>Sebastiania serrata</i> Müell. Arg.	sb	branquilha
	<i>Securinega guaraiuva</i> Kuhlman.	do	guaraiuva
Fabaceae	<i>Andira</i> cf. <i>anthelmia</i> (Vell.) Macbr.	op	pau-angelim
	<i>Centrolobium tomentosum</i> Benth.	do	araribá
	<i>Lonchocarpus guilleminianus</i> (Tul.) Malme	op	imbira-de-sapo
	<i>Lonchocarpus muelhbergianus</i> Hassler	op	imbira-de-sapo
	<i>Machaerium aculeatum</i> Raddi	op	bico-de-pato
	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	op	sapuvinha
	<i>Machaerium brasiliensis</i> Vogel	do	
	<i>Machaerium nictitans</i> (Vell.) Benth.	op	bico-de-pato
	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC) Vogel	op	sapuvinha
	<i>Machaerium vestitum</i> Vogel	do	sapuvão
	<i>Machaerium villosum</i> Vogel	op	jacarandá-paulista
	<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.	do	cabreúva-vermelha
	<i>Platypodium elegans</i> Vog.		
	<i>Poecilante parviflora</i> Benth.	do	lapacho
	<i>Sweetia fruticosa</i> (L.) Spreng.	op	
	<i>Zollernia ilicifolia</i> (Brongn.) Vogel	do	
	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	op	pau-de-espeto
	<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	do	pau-de-espeto
	<i>Casearia obliqua</i> Spreng.	op	
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	op	guassatonga
Flacourtiaceae	<i>Xylosma pseudosalzmanii</i> Sleumer	op	
Icacinaeae	<i>Citronella</i> cf. <i>paniculata</i> (Mart.) Howard	op	
Lauraceae	<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez	do	canela-moscada
	<i>Cryptocarya moschata</i> Nees	do	canela-moscada
	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) Macbr.	do	canela
	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	do	canelinha
	<i>Ocotea beulahiae</i> Baitello	do	canela
	<i>Ocotea</i> cf. <i>nitida</i> (Meisn.) Rohwer	do	canela
	<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	do	canela

	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.)Mez	do	canela
	<i>Ocotea elegans</i> Mez	do	canela
	<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez.	do	canela
	<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.)Rohwer	do	canela
	<i>Ocotea silvestris</i> Vattimo-Gil	do	canela
	<i>Ocotea</i> sp.	do	canela
	<i>Persea pyrifolia</i> Nees & Mart. Ex Nees	do	abacateiro-do-mato
	<i>Persea venosa</i> Nees & Mart. Ex Nees	do	abacateiro-do-mato
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrelensis</i> (Raddi)O.Kuntze	do	jequitibá-branco
	<i>Cariniana legalis</i> (Mart.)O.Kuntze	do	jequitibá-vermelho
Malpighiaceae	<i>Dicella holocericea</i> A.Juss.	nc	
Malvaceae	<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook.&Arn.)Hassl.	op	pau-jangada
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.	op	pixirica
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.)Mart.	op	canjerana
	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	do	cedro-rosa
	<i>Guarea kunthiana</i> A.Juss.	sb	
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	sb	
	<i>Melia azedarach</i> L.	pi	cinamomo
	<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.	sb	
	<i>Trichilia clauseni</i> C.DC.	sb	
	<i>Trichilia elegans</i> A.Juss.	sb	
	<i>Trichilia pallida</i> Sw.	sb	
Mimosaceae	<i>Acacia paniculata</i> Willd.	op	arranha-gato
	<i>Acacia polyphylla</i> DC.	op	monjoleiro
	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	op	angico-branco
	<i>Holocalyx balansae</i> Mich.	do	alecrim-de-campinas
	<i>Inga</i> cf. <i>striata</i> Willd.	op	ingá
	<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	op	inga-mirim
	<i>Inga marginata</i> Willd.	op	inga-mirim
	Mimosaceae1	nc	
	<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.)Macbr.	op	pau-jacaré
Monimiaceae	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl. ex Steudel	sb	
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.	do	figueira-branca
	<i>Maclura tinctoria</i> D.Don. ex Steud.	do	taiúva
	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.)W.C.Burger	sb	espinheira
Myrsinaceae	<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz & Pav.)Mez	pi	capororoca-ferrugem
	<i>Rapanea umbellata</i> (Mart.)Mez	op	capororoca
Myrtaceae	<i>Calypttranthes</i> cf. <i>concinna</i> DC.	sb	guamirim
	<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.)O.Berg	do	gabirola
	<i>Campomanesia</i> sp.	do	gabirola
	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg.	do	gabirola
	<i>Camponesia</i> aff. <i>guavirova</i> (DC.)Kiaersk.	do	gabirola
	<i>Eugenia</i> aff. <i>blastantha</i> (O.Berg)D.Legrand	do	
	<i>Eugenia</i> cf. <i>pluriflora</i> DC.	sb	
	<i>Eugenia dodonaefolia</i> Cambess.	op	
	<i>Eugenia florida</i> DC.	do	
	<i>Eugenia moraviana</i> O.Berg	sb	
	<i>Eugenia</i> sp.	do	
	<i>Eugenia</i> sp1	nc	
	<i>Eugenia</i> sp2	nc	

	<i>Eugenia</i> sp3	nc	
	<i>Eugenia</i> sp4	nc	
	<i>Gomidesia</i> sp.	nc	
	<i>Marlierea</i> sp.	do	
	<i>Myrcia rostrata</i> DC.	op	
	<i>Myrcia</i> sp.	do	
	<i>Myrcianthes</i> sp.	do	
	<i>Myrciaria</i> aff. <i>ciliolata</i> Camb.	sb	
	<i>Neomitranthes glomerata</i> (D.Legrand)D.Legrand	do	
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.)Reitz	sb	maria-mole
	<i>Pisonia ambigua</i> Heimerl	sb	
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	do	
Oleaceae	<i>Linociera</i> cf. <i>mandioccana</i> Eichler	do	
Opiliaceae	<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth & Hook.f.	do	
	<i>Agonandra englerii</i> Hoehne	do	
Phytolaccaceae	<i>Seguiera langsdorffii</i> Moq.	op	
Piperaceae	<i>Piper amalago</i> (Jacq.) Yuncker	sb	
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i> sp.	sb	
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i> Klotz.	op	carvalho-brasileiro
	<i>Roupala montana</i> Aubl.	op	carvalho-brasileiro
Rhamnaceae	<i>Colubrina glandulosa</i> Perk.	op	saguaragi
	<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	op	saguaraji
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.)Urb.	op	pessegueiro-bravo
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i> A.Rich.	sb	
	<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	sb	
	<i>Chomelia ribesioides</i> Benth. ex A.Gray	sb	
	<i>Coffea arabica</i> L.	sb	cafeeiro
	<i>Coutarea hexandra</i> K.Schum.	op	
	<i>Psychotria sessilis</i> (Vell.) Muell.Arg.	sb	
	<i>Psychotria</i> cf. <i>vauthieri</i> Muell. Arg.	sb	
	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	sb	
	<i>Rudgea</i> cf. <i>jasminoides</i> (Cham.)Muell.Arg.	sb	
	<i>Simira sampaioana</i> (Standl.) Steyerm.	do	
Rutaceae	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.)Engl.	do	pau-marfim
	<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A.St.-Hil.) A.Juss. ex Mart.	sb	mamoninha
	<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	do	guaxupita
	<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	do	guarantã
	<i>Galipia jasminiflora</i> (A.St.-Hil.)Engl.	sb	
	<i>Metrodorea nigra</i> A.St.-Hil.	sb	carrapateira
	<i>Zanthoxylum chiloperone</i> Mart. Engl.	do	mamica-de-porca
	<i>Zanthoxylum hiemale</i> A. St.-Hil.	do	mamica-de-porca
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	op	mamica-de-porca
	<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	do	mamica-de-porca
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	op	arco-de-peneira
	<i>Diatenopterix sorbifolia</i> Radlk.	do	maria-preta
	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	op	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook.&Arn.)Radlk	sb	aguaí
	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichl.)Engl.	sb	guatambú-de-leite
Simaroubaceae	<i>Picramnia</i> cf. <i>warmingiana</i> Engl.	sb	
Solanaceae	<i>Solanum argenteum</i> Dunal	sb	

	<i>Solanum granuloso-leprosum</i> G.Don	pi	fumo-bravo
	<i>Solanum pseudoquina</i> A.St.-Hil.	op	
Sterculiaceae	<i>Sterculia</i> cf. <i>chichai</i> A. St.-Hil. Ex Turpin	op	chichá
	<i>Patagonula americana</i> L.	do	guajuvira
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.)Nevling.	do	imbirinha
Tiliaceae	<i>Heliocarpus americanus</i> L.	op	jangada
	<i>Luehea candicans</i> Mart.	op	açoita-cavalo
	<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.	op	açoita-cavalo
Ulmaceae	<i>Celtis glicycarpa</i> Mart. Ex Miq.	pi	grão-de-galo
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	op	mutambo
	<i>Trema micrantha</i> (L.)Blume	pi	crindiúva
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i> (L.)Gaud.	pi	urtigão
Verbenaceae	<i>Aegiphilla sellowiana</i> Cham.	pi	tamanqueira
	<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz & Pav.) A. Juss.	pi	licheira
Vochysiaceae	<i>Qualea jundiahy</i> Warm.	op	
	<i>Qualea multiflora</i> Mart.	nc	
	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	nc	tucaneira
Desconh.	Desconh Ind A	nc	
	Desconh Ind B	nc	

CAPÍTULO 3

CHANGES IN FOREST STRUCTURE IN BRAZILIAN SEMIDECIDUOUS SEASONAL ATLANTIC FOREST FRAGMENTS¹

MUDANÇAS DE ESTRUTURA EM FRAGMENTOS DE FLORESTA ATLÂNTICA ESTACIONAL SEMIDECÍDUA

Short title: Dynamics of eco-units in fragments

Título resumido: Dinâmica de eco-unidades em fragmentos

Introduction

Forests can be considered mosaics (Richards 1956), composed of patches of vegetation at different levels of development. Within such mosaics, the term eco-unit has been used to describe the smallest spatial unit within a forest, i.e., a patch of vegetation that started its growth at one given moment in time (Oldeman 1983).

Tabanez & Viana (2000) described the forest mosaic in fragments of semideciduous seasonal Atlantic forest using physiognomic units, as an adaptation of the eco-unit, and differentiated physiognomic units using forest structure. They argued that the eco-units in these fragments should be viewed as patches of forest at different stages of degradation, not silvigenesis or development, due to the consequences of fragmentation. Furthermore, they described the structure of four eco-units (Low Forest (LF), Bamboo Forest (BF), High Forest (HF), and Mature Forest (MF)), developed a conceptual model, and argued that mapping based on these eco-units could be a practical tool for determining the conservation status of fragments of this particular forest type. Also, they suggested that LF, although an open patch within the forest, is not functionally similar to gaps *sensu strictu*, as usually understood in the literature, because tree species regenerate poorly in this eco-unit. This concept, and the same eco-units, has

¹ Artigo a ser submetido à Biota Neotropica

also been used for this forest type in other studies (Tabanez 1995, Tabanez et al. 1997, Nascimento & Viana 1999, Amador & Viana 2000, Tabanez 2003).

Mapping vegetation by physiognomic characteristics is a useful manner to quickly describe vegetation and its history (Clark et al. 1993). This method has been used throughout the world to map tropical (Torquebiau 1986, de Wasseige et al. 2003, Salm 2005) and temperate forests (Peters and Ohkubo 1990), for remote sensing mapping (Tiede et al. 2004), to study tropical forest mosaics with multivariate analysis (Fonseca & Fonseca 2004), and to study different aspects of forests, such as disturbance history and historical stand dynamics (Baker et al. 2005), canopy topography (Birnbaum 2001), and forest response to silvicultural systems (Decocq et al. 2004).

The main goal of the present study was to examine the dynamics of eco-units within fragments of semideciduous seasonal Atlantic forest, to reinforce the concept of forest mosaics and eco-unit mapping as a “quick survey” tool for evaluating forest conservation status in fragments, and to test the conceptual model of eco-unit dynamics (Tabanez & Viana 2000) in this forest type. We address the following questions: (1) are patches of LF functionally similar to gaps? (2) Are the eco-units in these fragments stages of forest development or of degradation? (3) How do these eco-units change over time and at what rate? (4) Has the conservation status of fragments changed after 7-8 years? If LF is functionally similar to gaps and the fragments are not undergoing degradation, over time, less developed eco-units should resemble more developed eco-units. Because gaps *sensu strictu* were not found at t_0 , the comparison between LF and gaps is done based on data from the literature.

Material and methods

We studied five fragments near the city of Piracicaba (22°43'S, 47°25'W, 580 m above sea level), in the eastern central part of the State of São Paulo, southeastern Brazil. The regional topography is characterized by gentle slopes, and the climate is subtropical humid with a dry season in the winter (Cwa, Koeppen system), from April to September. Total average annual rainfall is 1247 mm.

The dominant vegetation type in the region is semideciduous seasonal Atlantic forest. The region also includes cerrado (savanna) and swampy forest. Currently, the landscape is dominated by large-scale sugar-cane plantations. Most of the natural vegetation still present in

the region is either located on poor soils or was left as a wood reservoir, left intact by the first land owners. However, most forest fragments in the region have likely had some anthropogenic impact, mainly selective logging (Catharino 1989).

The five fragments studied vary in size (0.6, 0.7, 9.5, 86.0, and 220.0 ha) and shape (ranging from nearly square to rectangular), but all are located on well-drained soils, not in valleys, and are characterized by a closed old-growth semideciduous seasonal forest with an irregular canopy 10-25 m in height. They are all isolated from other fragments by at least 3-5 km, with the exception of the two smallest fragments, which are only 100 m apart from each other. Their disturbance history is similar, with isolation happening around 100-150 years ago, and no events of major disruption such as clear cutting or extensive fires. Therefore, all five fragments can be called old-growth forest fragments.

The arboreal vegetation was surveyed in 1991-1993 (t_0) using 10 m-wide transects, first located on a map, that crossed the fragments from one side to the other. Transects did not cross the largest fragment, but run from the border for 300 m into the fragment interior. In these transects all trees with a diameter at breast height (DBH) ≥ 5 cm were tagged, identified, measured (DBH), and mapped. The arboreal vegetation was then surveyed again in 1999 (t_1). Table 1 shows the area and number of trees surveyed in each fragment at both times. During both surveys, physiognomically different patches within each transect were classified visually, by only the first author to avoid misclassification, into four eco-units recognized in fragments of the same type of forest throughout the region (Tabanez 1995, Viana & Tabanez 1996, Tabanez et al. 1997, Viana et al. 1997, Nascimento & Viana 1999, Amador & Viana, 2000, Tabanez & Viana 2000, Tabanez 2003): Bamboo Forest (BF), Low Forest (LF), High Forest (HF), and Mature Forest (MF). Table 2 describes these four eco-units and lists the characteristics used to differentiate them in the field. These eco-units, described in more detail and compared quantitatively in Tabanez & Viana (2000), differ significantly in species composition, species diversity, leaf cover, liana leaf cover, tree density, and tree basal area.

For consistency, the mapping done at t_0 (Tabanez & Viana 2000, for four of the five fragments) was compared to the structure of the four eco-units at t_1 . The medians were compared using the non-parametric Kruskal-Wallis test, considering each patch of any eco-unit, in any fragment, as a sample. We calculated the percentages of each eco-unit in a fragment by

extrapolating to the whole fragment the percentages of each eco-unit found in the transects. In an attempt to compare the distribution of LF patches with regular forest gaps (with data from the literature), both of which are open patches within the forest, we calculated the average size of LF patches by multiplying the length of each patch along the transects by the width of the transects. The rates of change from one eco-unit to another were calculated by dividing transects into 10-m² sub-plots (herein fractions), and comparing the eco-unit found in this sub-plot at t_0 and t_1 .

Table 1. Sizes of studied fragments and numbers of surveyed trees. The timing of the t_0 survey is shown in the table, and the t_1 survey occurred in 1999.

Fragment and year of first survey (t_0)	Coordinates	Area (ha)	Surveyed area (ha)	Number of trees surveyed at t_0 ¹	Number of trees surveyed at t_1 ¹
Modelo 1 (1993)	22°39'24''S 47°30'46''W	0.6	0.123	86	83
Modelo 2 (1993)	22°39'28''S 47°30'49''W	0.7	0.171	142	138
Santa Rita (1991)	22°40'25''S 47°32'50''W	9.5	0.357 ²	370	379
Capuava (1993)	22°37'25''S 47°36'50''W	86.0	1.341	1054	1124
São José (1992)	22°21'32''S 47°28'35''W	220.0	1.228	819	1024

¹Number of live trees

²The first survey measured 0.767 ha; however, between surveys, part of the forest was destroyed by fire, and most of the burned area could not be resurveyed at t_1 . Therefore the entire area affected by fire was not included in this study.

Table 2. Brief description of the eco-units used in this study.

Characteristic	Bamboo forest (BF)	Low forest (LF) ¹	High forest (HF)	Mature forest (MF)
Number of patches at t_0 and t_1 in the five fragments	13/4	40/60	52/62	4/2
Bamboo	Dominant	Absent	Absent or in small clumps	Absent or in small clumps
Lianas	Absent	Dominant	Abundant	Rare
Canopy height (m)	5.0-10.0	< 2.0	10.0-15.0	15.0-30.0
Understory	Closed by bamboo	-	Closed by liana stems	Open, saplings and treelets abundant
Canopy	Irregular, open	Open	Irregular	Closed
Emergents	Absent	Absent	Absent	Present, up to 40.0 m in height

¹ Low forest is comparable to gap, as defined by Brokaw (1982); however, LF patches are occupied by a dense tangle of lianas, and have few saplings and treelets.

Results

1. Differences in tree density and basal area among eco-units at t_1

Tree density (Table 3) differed significantly among the four eco-units at t_1 ($p=6.25^{-11}$). LF had the lowest density and it was significantly different from that of the other eco-units ($p<0.05$), except for BF. The density in BF did not differ from that of MF, probably because of the low number of samples for both eco-units at t_1 (4 for BF and 2 for MF). MF was also not different from HF. Tree density in HF was significantly different from all the others ($p<0.05$).

Tree basal area also differed significantly among the four eco-units ($p=9.47^{-16}$). LF had the lowest basal area and was significantly different from all other eco-units ($p<0.1$). BF did not differ from the other eco-units, probably because of the low number of samples, and HF did not differ from MF.

Table 3. Tree density and basal area at t_1 in the four eco-units used in this study (average $\pm$ standard deviation).

Variable	Bamboo forest (BF)	Low forest (LF)	High forest (HF)	Mature forest (MF)
Tree density	602.42 $\pm$ 384.05	599.64 $\pm$ 310.97	1079.93 $\pm$ 827.52	1125.34 $\pm$ 80.74
Basal area	13.80 $\pm$ 8.55 m ² /ha	7.65 $\pm$ 4.87 m ² /ha	22.79 $\pm$ 11.30 m ² /ha	29.86 $\pm$ 19.56 m ² /ha

2. Changes in percentages of eco-units within fragments over time

All five fragments showed changes in eco-unit percentages over time (Figure 1). At t_0 , “Modelo 1” was covered by 100% HF; at t_1 , LF covered 22.7% of its area. At t_0 , “Modelo 2” had 66.7% of its area occupied by HF, and 33.3% by LF; at t_1 , HF occupied only 29.7%, and LF, 70.3%. All four eco-units were present in “Santa Rita” at t_0 (53.2%, 9.3%, 14.1%, and 23.4%, for HF, MF, BF, and LF, respectively). At t_1 , HF had increased to 57.3%, MF had disappeared, BF had dropped to 5.79%, and LF had increased to 36.9%. The four eco-units were also present in “Capuava” at t_0 (65.7%, 4.2%, 6.6%, and 23.6%, for HF, MF, BF, and LF, respectively). At t_1 , HF had increased slightly to 56.9%, and MF had increased to 4.7%. BF had dropped to 4.6%, and LF had increased sharply to 33.8%. All eco-units except MF were present in “São José” at t_0 . HF occupied 64.5% of its area, LF 16.1%, and BF 19.5%. At t_1 , HF had increased to 73.3%, LF had increased to 26.7%, and BF had disappeared.

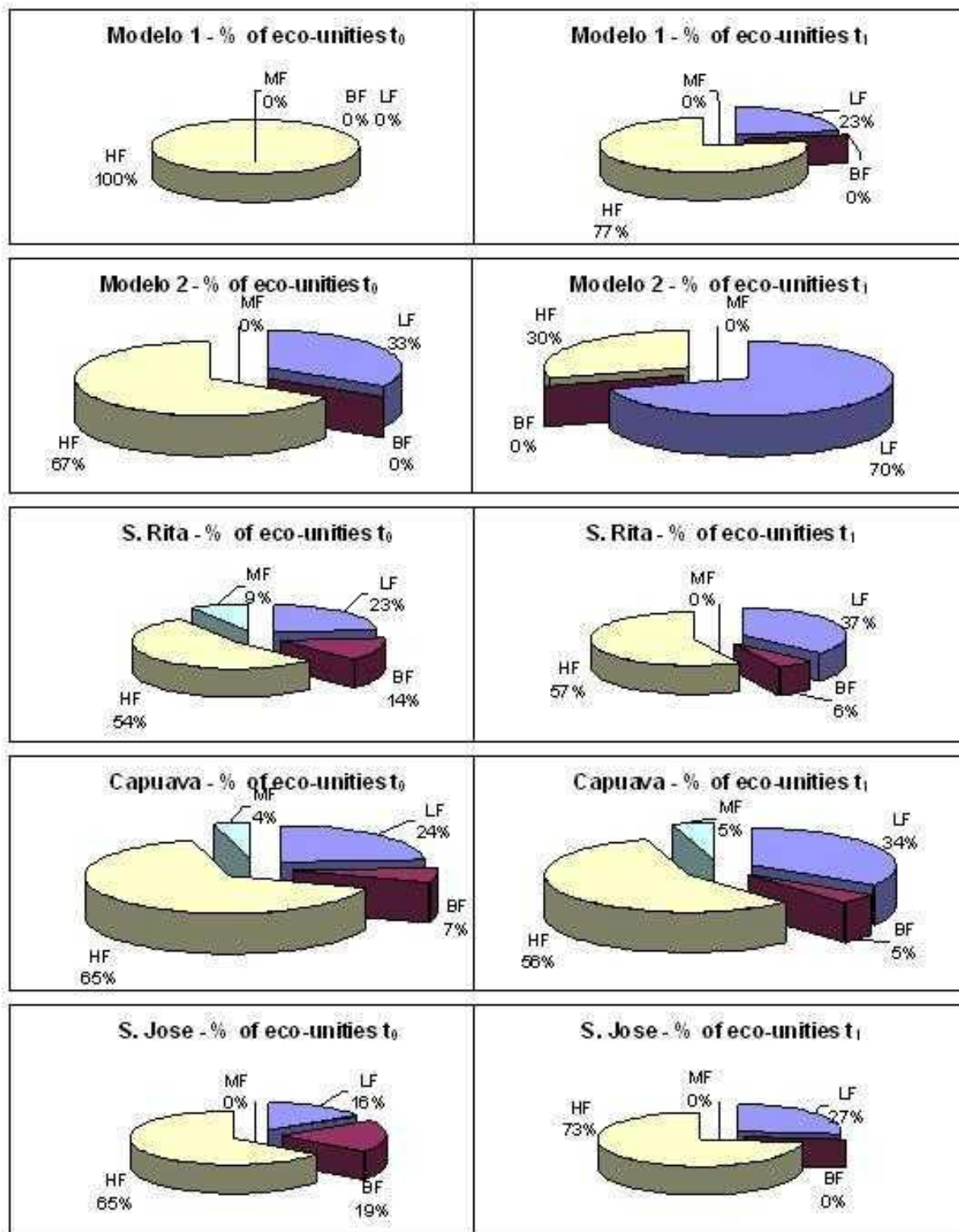


Figure 1. Percentages of each eco-unit at t_0 and t_1 in the studied fragments.

3. Changes in average size and number of patches of Low Forest

The size distribution of LF patches changed from t_0 to t_1 (Figure 2). At t_0 , 40 patches of LF were present within the five fragments and had an average size of 157.96 m². At t_1 , 60 LF patches were present, with an average size of 173.55 m². The patch size-class distribution also shifted over time; the percentage of LF patches larger than 100 m² increased from 57.5% at t_0 to 67.2% at t_1 .

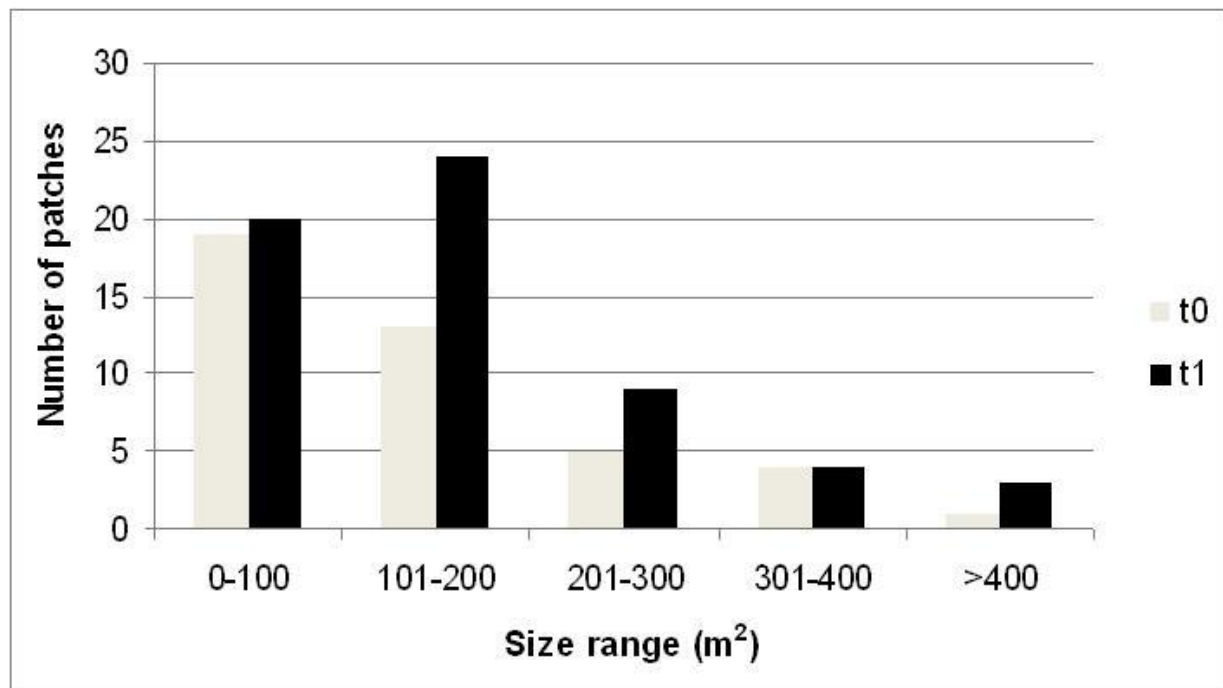


Figure 2. Size distribution of LF patches in the studied fragments.

4. Changes in fractions of eco-units over time

About two thirds of the fractions did not change over time (Table 4). Among the fractions that changed, most shifted to LF from other eco-units, making up 19.78% of all fractions. Many fractions also changed to HF (12.42% of total fractions). Indeed, the changes to LF and HF made up 89.69% of all changes. Changes to BF and MF made up only 1.67% and 0.41% of all fractions, respectively.

At t_0 no regular forest gaps (open areas in the forest without dense liana tangles, as traditionally understood in forest dynamics) were found in the fragments. All open patches were occupied by dense liana tangles, and were therefore classified as LF. However, at t_1 three gaps were found in areas that had been HF and BF at t_0 . Changes to these gaps made up 1.63% of all fractions.

HF was the most stable eco-unit (Table 5), with 75.96% of its fractions not changing over time. BF was the least stable; only 7.5% of its fractions stayed as BF over time. Indeed, BF was the only eco-unit for which changing was more common than staying in the same eco-unit. For both HF and BF the most common change was to LF. In HF, 87.81% of all fractions that changed shifted to LF, and in BF, 52.25% changed to LF. Most of the fractions of MF that changed shifted to HF (39.33%).

Table 4. Overall percentage change in fractions of eco-units from t_0 to t_1 .

Change	Percentage
TO BF	1.67
TO LF	19.78
TO HF	12.42
TO MF	0.41
TO gap	1.63
TOTAL CHANGE	35.91
NO CHANGE	64.09

Table 5. Percentage change in fractions of eco-units, for each eco-unit.

Change	Percentage
LF to LF (no change)	58.14
LF to HF	34.04
LF to BF	7.82
LF to MF	0.00
	100.00%
HF to HF (no change)	75.96
HF to LF	21.11
HF to BF	0.24
HF to MF	0.61
HF to gap	2.08
	100.00%
MF to HF	39.33
MF to LF	8.99
MF to BF	0.00
MF to MF (no change)	51.69
	100.00%
BF to HF	41.94
BF to LF	50.56
BF to BF (no change)	7.5
BF to MF	0.00
BF to gap	2.22
	100.00%

Discussion

1. Differences in tree density and basal area among eco-units at t_1

The differences in structure found among the eco-units reinforce their definitions and corroborate their use in this forest type. LF and BF both had very low, similar tree densities. However, BF had a basal area 80.40% larger than that of LF. The former eco-unit had bigger trees, probably recruited prior to the growth of the bamboo clump. Small trees and saplings, on the other hand, were very rare in BF, suggesting that once a bamboo clump reaches a certain size, the understory becomes too dark, and competition belowground too intense for seedling development. It is important to notice that a few LF patches have large trees in their interior increasing high dispersion of the data. A similar pattern was found in the comparison of HF and MF. The latter was basically a much more developed forest, which is not perceived as much in density as in basal area (31.0% larger in MF). One of the dominant differences between HF and MF was the presence of tall emergent trees in MF.

2. Changes in percentages of eco-units within fragments over time

Even though the timeframe of this study was relatively short for forest dynamics, changes in percentages of each eco-unit in the fragments were significant over time, indicating that shifts in physiognomy and structure in fragments can occur rapidly. From t_0 to t_1 , the area of LF increased sharply, while the areas of the other eco-units decreased or increased only slightly. Furthermore, LF not only covered larger areas of the fragments at t_1 , but the number and size of LF patches also increased. Thus, more and larger open areas were found inside the fragments, opposed to what is expected, since gaps are usually of small sizes (Martins et al. 2004, Martins & Rodrigues 2002, Negrelle 1995, Tabarelli & Mantovani 1997a, 1997b). The continuous increase in LF cover may be an effect of the small sizes of the studied fragments. Forest fragments in the size classes studied here may be wholly influenced by edge effects (Laurance 1991, Ferreira & Laurance 1997). Furthermore, high rates of LF fractions remaining as LF eco-units over time, and the transformation of other eco-units into LF, indicate that loss of biomass may continue in forest fragments decades after isolation, and not only for some years as suggested in studies of recently isolated fragments (Laurance et al. 1997, Nascimento & Laurance 2004). It is important to notice that fragment Modelo 1 has many trees of long lasting species (see chapter 2), which

may have caused the percentage of HF to stay high for decades after isolation, notwithstanding its small size.

Eco-units can fragment and fuse, changing over time (Oldeman 1998). These changes are influenced by the disturbance regime of the forest; the more intense this regime, the higher the rate of change. Martini et al. (2008) found a rate of disturbance in old growth semideciduous seasonal Atlantic forest, in Brazil, to be 8.95 events/ha/year. Because fragments are likely to show higher disturbance rates than continuous forest, the rate of changes found in the present study can be considered reasonable, even over a relatively short time period such as the one considered here.

3. Changes in fractions of eco-units over time

Analyzing how the eco-units fuse and fragment and turn into one another provides some idea of the preciseness of the conceptual model of Tabanez & Viana (2000). Figure 3 shows the model together with the actual rates of change found in this study. The most stable eco-unit was HF. The shift of this eco-unit into the more developed MF is expected to occur through the growth and escape of some trees from the liana tangle on the canopy, resulting in a more closed and higher canopy, with a relative decrease in liana density due to the mortality of individuals of more light-demanding liana species. However, such forest development, as proposed in the model, seems to be a rare event at the studied time scale, given that only 0.61% of the fractions of HF became MF at t_1 . It seems likely that most, if not all, of this development happened through lateral growth of trees in MF over neighboring patches of HF. On the other hand, the shift of HF to LF was much more common, as suggested in the model. Almost a quarter of the fractions of HF became LF over time. This transformation is expected through the death of trees in HF, which may occur at higher rates in fragments (Nascimento & Laurance 2004) and under intense competition with lianas (Phillips et al. 2005), leaving even more space open for further liana growth and multiplication, which in turn may prevent tree species regeneration (Horvitz & Koop 2001) and consequent closing of the patch.

The second most stable eco-unit was LF (Figure 3). Even though most LF fractions did not change, as suggested by the model, a significant portion of them became HF (34.04%), indicating that forest development might occur in this eco-unit at higher rates than suggested by the same model. The maintenance of a fraction as LF probably happens through above and

below-ground competition of lianas with seedlings and saplings of tree species (Toledo-Aceves & Swaine 2007) that can reduce and stall tree regeneration in gaps (Schnitzer et al. 2000; Schnitzer et al. 2004). However, some treelets seem to be able to break out of the liana tangle and result in some development of LF into HF. Another reason for LF to shift to HF may be the lateral growth of tree crowns from neighboring HF patches.

Considering that all MF that changed to other eco-units was in Santa Rita, where a fire may have affected this eco-unit, it is possible to suppose that MF is relatively stable (Figure 3). As predicted by the model, most of these fractions became HF, which is suggested to happen through the death of trees followed by sideways liana invasion from trees located in neighboring patches of HF or LF. Yet almost 10% of MF fractions changed directly to the least developed eco-unit (LF). This shift might occur through gap formation, with quick sideways liana invasion from neighboring areas or stem sprouting within the gap (Schnitzer et al. 2004). The model again seems to be relatively accurate, except for a higher-than-expected rate of maintenance of MF fractions as such. In fact, considering that many of the trees found in MF are of shade tolerant canopy species (this work, Chapter 2), which are long-living organisms, this eco-unit should be more stable than found in the present study.

BF was the least stable eco-unit, with only 7.5% of its fractions remaining as BF. The high change rate was probably due to the death of many bamboo clumps over the study period. These clumps had reached the end of a reproductive cycle, and are now probably being replaced by new slow growing clumps. Even though bamboo clumps seem to impede tree regeneration, having a negative impact on a forest once well established, the death of clumps after flowering seems to trigger intense tree regeneration (Martins et al. 2004). However, the proximity of BF patches to LF patches in the present study may be responsible for the transformation of half of the BF fractions (50.56%) into LF, which in turn leads to limited forest development. The model apparently did not predict the death of bamboo clumps, and therefore treated BF as a very stable eco-unit.

In general, the model of Tabanez & Viana (2000) seems to be accurate. Even though LF is open area in the forest, most of its area did not show regeneration into HF; rather it was quite stable. Nor did HF undergo major forest development, remaining primarily as HF or becoming LF. MF was not as stable as expected, and almost 40% of its area shifted to HF from t_0 to t_1 .

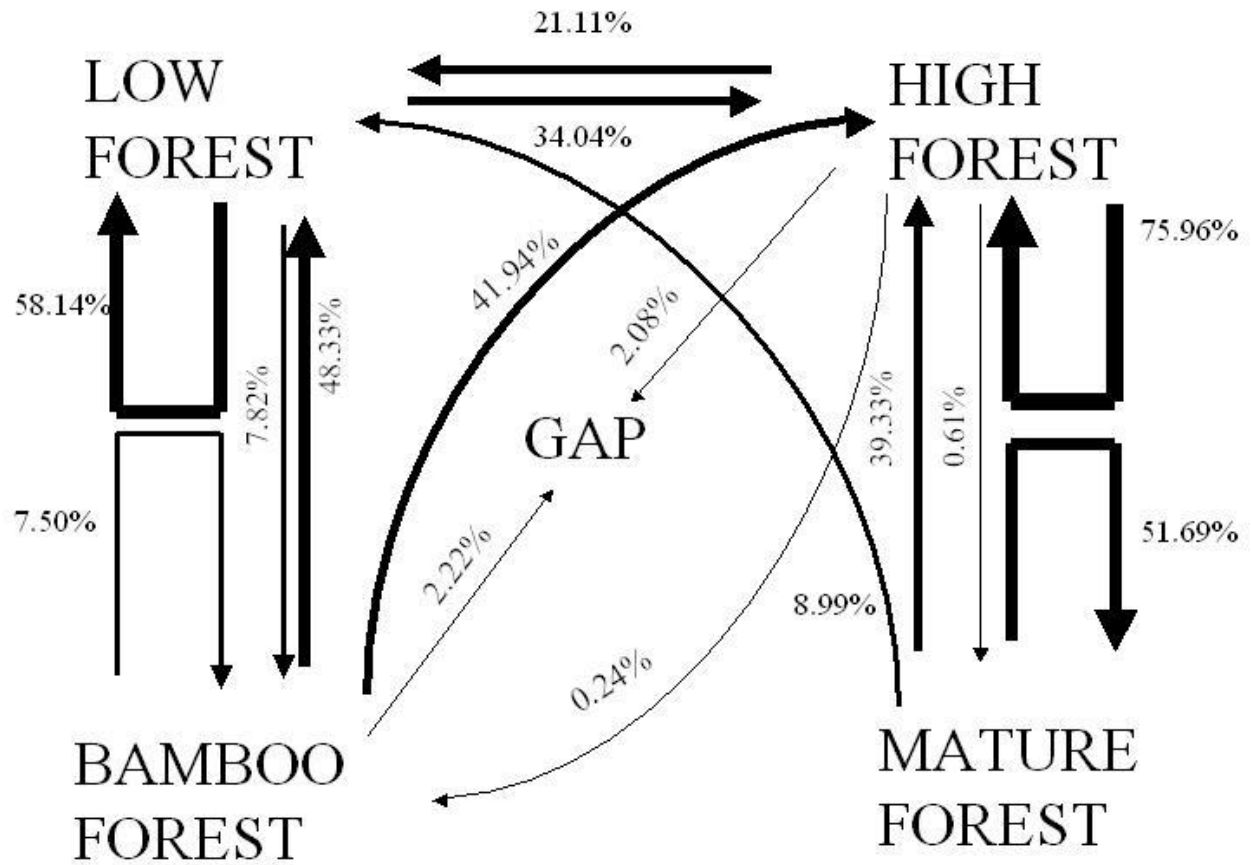


Figure 3. Conceptual model from Tabanez & Viana (2000), with the observed percentages of change among eco-units from the present study. Percentages are within each eco-unit. For instance, for Mature Forest, from t_0 to t_1 , 51.69% of its fractions remained MF, 8.99% became LF, and 39.33% became HF, for a total of 100%

Conclusions

Gap openings are an important process in the dynamics of tropical forests (Denslow 1987). Low Forest in the studied fragments could be considered equivalent to gaps, because it is a patch of open vegetation in the forest. However, LF does not seem to be functionally similar to gaps. Gaps are usually of small size (e.g., Costa & Mantovani, 1992, Brokaw 1982, Tabarelli & Mantovani 1997, Martins & Rodrigues 2002, Lima & Moura 2006), and do not disappear altogether, nor do they accumulate within the forest over time; rather they continuously appear and are closed by tree species regeneration (Whitmore 1975), accounting for 0.7–2.0% of the forest area (Hartshorn 1978, Rankle 1982, Lang & Knight 1983), or even as high as 8% (Gerwing & Farias 2000), at any moment. However, over the time period of the present study, the studied fragments “accumulated” LF, becoming more open, with more and larger patches of LF by the second survey. Furthermore, were the patches of LF functionally similar to gaps, with such high percentages of open patches within the forest, typical fast growing pioneer species should be very abundant, a result that was not seen in either survey (Tabanez & Viana 2000, this work, chapter 2). Thus, these patches of open vegetation cannot be considered typical gaps: over the time period t_0 – t_1 most open patches did not regenerate into forest, and new patches appeared.

The studied fragments are changing quickly. Almost 36% of their area changed from t_0 to t_1 . The most common change was from any eco-unit other than LF to the latter (19.78%). The changes from more developed eco-units to less developed eco-units, in terms of absolute area, were more common than changes on the opposite direction. So, the data suggest that these fragments, already covered in large part by LF, are still changing: more complex, older-growth forest patches are becoming shorter, scrubrier, lower-biomass forest patches (HF to LF and MF to HF), as suggested by Laurance et al. (1997) as a tendency for tropical forest fragments. The data show that the studied fragments have become more impoverished over time, and suggest that the eco-units described here, with the exception of BF, are stages of a degradation process. Longer time period studies should follow to corroborate this hypothesis.

The differences in forest structure and dynamics among the eco-units indicate that mapping based on eco-units, as shown in Tabanez & Viana (2000), is a valid methodology for evaluating the conservation status of seasonal semideciduous tropical forest fragments. The concept of eco-units may help in evaluating the conservation status of fragments, especially in

the context of quick surveys, and in the design of conservation management strategies aimed at the recovery of forest structure and dynamics. The eco-units described in this paper, however, are suggestions based on data and field observations of a specific forest type, i.e., seasonal semideciduous Atlantic forest on well-drained soils. Even though these eco-units are appropriate for this forest type, they could be adapted to other forest types, especially other seasonal forests. Moreover, because a significant part of our discussion of the dynamics of these eco-units is related to lianas, these eco-units could be adapted to liana-rich forests, which are particularly likely to be seasonal forests on well-drained soil (Schnitzer 2005, Swaine & Grace 2007).

References

- Amador, D. B. & Viana V. M. 2000. Dinâmica de “capoeiras baixas” na restauração de um fragmento florestal. *Scientia Forestalis*, 57:69-85.
- Baker, J. P., Bunyavejchewin, S., Oliver C. D. & Ashton, P. S. 2005. Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in Western Thailand. *Ecological Monographs*, 75(3):317-343.
- Birnbaum, P. 2001. Canopy surface topography in a French Guiana forest and the folded forest theory. *Plant Ecology*, 153(1-2):293-300.
- Brokaw, N. V. L. 1982. The definition of treefall gaps and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, 11(2):158-160.
- Catharino, E. L. M. 1989. Estudos fisionômico-florísticos e fitossociológico em matas residuais secundárias no município de Piracicaba, SP. Tese de Mestrado, Unicamp, Campinas.
- Clark, D. B., Clark, D. A., & Rich, P. M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica*, 25(4):397-407.
- Costa, M. P. da & Mantovani, W. 1992. Composição e estrutura de clareiras em mata mesófila na bacia de São Paulo. *Revista do instituto Florestal*, 4:178-183.
- de Wasseige, C., Bastin, D., & Defouny, P. 2003. Seasonal variation of tropical forest LAI based on field measurements in Central African Republic. *Agricultural and Forest Meteorology*, 119(3-4):181-194.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Alard, R. Saguez, D., Wattez-Franger, A., de Foucault, B., Delelis-Dusolier, A., & Bardat, J. 2004. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understory response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology*, 41(6):1065-1079.

- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 18:431-451.
- Ferreira, L. V., & Laurance, W. F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in central Amazonia. *Conservation Biology*, 11(3):797-801.
- Fonseca, R. C. B., & de Fonseca, I. C. 2004. Utilização de métodos multivariados na caracterização do mosaico sucessional em floresta semidecidual. *Revista Árvore*, 28(3):351-359.
- Gerwing, J. J. & Farias, D. L. 2000. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. *J. Trop. Ecol.* 16:327-335.
- Hartshorn, G. S. 1978. Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, 12(supplement 1):12-30.
- Horvitz, C. C. & Koop, A. 2001. Removal of nonnative vines and post-hurricane recruitment in tropical hardwood forests of Florida. *Biotropica*, 33(2):268-281.
- Lang, G. E., & Knight, D. H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology*, 64(5):1075-1080.
- Laurance, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation*, 57(2):205-219.
- Laurance, W. F., Laurance, S. G., Ferreira, L. V., Rankin-de-Merona, J., Gascon, C., & Lovejoy, T. E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*, 278(5340):1117-1118.
- Lima, R. A. F. de, & de Moura, L. C. 2006. Canopy gap colonization in the Atlantic montane rain forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(6):953-965.
- Martini, A. M. Z., Lima, R. A. F., Franco, G. A. D. C., & Rodrigues, R. R. 2008. The need for full inventories of tree modes of disturbance to improve forest dynamics comprehension: an example from a semideciduous forest in Brazil. *For. Ecol. Manage.*, 255(5-6):1479-1488.
- Martins, S. V. & Rodrigues, R. R. 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, 163(1):51-62.
- Martins, S. V., Colletti Júnior, R., Rodrigues, R. R., & Gandolfi, S. 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, 172(1):121-131.
- Nascimento, H. E. M., & Laurance, W. F. 2004. Biomass dynamics in Amazonian forest fragments. *Ecological Applications*, 14(4):S127-S138.

- Nascimento, H. E. M., & Viana, V. M. 1999. Estrutura e dinâmica de eco-unidades em um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. *Scientia Forestalis*, 55:29-47.
- Negrelle, R. R. B. 1995. Composição florística, estrutura fitossociológica e dinâmica de regeneração da Floresta Atlântica da Reserva de Volta Velha, Mun. Itapoá, SC. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- Oldeman, R. A. A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity. In *Tropical rain forest: ecology and management*. (S. L. Sutton, T. C. Whitmore, A. C. Chadwick, eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Oldeman, R. A. A. 1998. Ecology and management of residual forests or how to lodge one thousand species in one cubic meter. *Série Técnica IPEF*, 12(32): 13-20.
- Peters, R. & Ohkubo, T. 1990. Architecture and development of *Fagus japonica*-*Fagus crenata* forest near Mount Takahara, Japan. *J. Veg. Sci.*, 1:499-506.
- Phillips, O. L., Martines, R. V., Mendoza, A. M., Baker, T. R., & Vargas, P. N. 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology*, 86(5): 1250-1258.
- Richards, P. W. 1956. Estudio de la vegetacion tropical. *Unasylva*, Roma, 10(4): 171-175.
- Runkle, J. R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forest of eastern North America. *Ecology*, 63(5): 1533-1546.
- Salm, R. 2005. The importance of forest disturbance for the recruitment of the large arborescent palm *Attalea maripa* in a seasonally dry Amazonian forest. *Biota Neotropica*, 5(1):1-7.
- Schnitzer, S. A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *Am. Nat.*, 166(2):262-276.
- Schnitzer, S. A., Dalling, J. W., & Carson, W. P. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *J. Trop. Ecol.*, 88(4):655-666.
- Schnitzer, S. A., Parren, M. P. E., & Bongers, F. 2004. Recruitment of lianas into logging gaps and the effects of pre-harvest climber cutting in a lowland forest in Cameroon. *For. Ecol. Manage.*, 190(1):87-98.
- Swaine, M. D. & Grace, J. 2007. Lianas may be favoured by low rainfall: evidence from Ghana. *Plant Ecology*, 192(2):271-276.
- Tabanez, A. A. J. 1995. Ecologia e manejo de ecounidades em um fragmento florestal na região de Piracicaba, SP. Tese de mestrado, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

- Tabanez, A. A. J. 2003. Um corte no processo de degradação. *Ciência Hoje*, 33(196):62-65.
- Tabanez, A. A. J., Viana, V. M., & Nascimento, H. E. M. 1997. Corte de cipós ajuda a salvar fragmentos de floresta. *Ciência Hoje*, 22(129):58-61.
- Tabanez, A. A. J. & Viana, V. M. 2000. Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. *Biotropica*, 32(4b):925-933.
- Tabarelli, M., & Mantovani, W. 1997. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Rev. Brasil. Bot.*, 20(1):57-66.
- Tiede, D., Blaschke, T., Heurich, M. 2004. Object-based semi-automatic mapping of forest stands with laser scanner and multi-spectral data. *International Archives of Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 36(8/W2):328-333.
- Toledo-Aceves, T. & Swaine, M. D. 2007. Above- and below-ground competition between the liana *Acacia kamerunensis* and tree seedlings in contrasting light environments. *Plant Ecology*, 192:271-276.
- Torquebiau, E. F. 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rain forest in Indonesia, and their implication for practical forestry. *J. Trop. Ecol.*, 2:321-325.
- Viana, V. M. & Tabanez, A. A. J. 1996. Biology and conservation of forest fragments in the Brazilian Atlantic forest. In: *Forest patches in tropical landscapes* (J. Schelhas & R. Greenberg, eds). Island Press, Washington, D.C., p. 151-167.
- Viana, V. M., Tabanez, A. A. J., Batista, J. L. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. In: *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (W. F. Laurance & R. O. Bierregaard Jr., eds). The University of Chicago Press, Chicago, p. 351-365.
- Whitmore, T. C. 1975. *Tropical rain forests of the far-east*. Clarendon Press, Oxford.

CAPÍTULO 4
FOREST DYNAMICS IN BRAZILIAN SEMIDECIDUOUS SEASONAL ATLANTIC
FOREST FRAGMENTS¹

DINÂMICA FLORESTAL EM FRAGMENTOS DE FLORESTA ATLÂNTICA
ESTACIONAL SEMIDECÍDUA, NO SUDESTE DO BRASIL

Short title: Forest Dynamics of eco-units in fragments

Título resumido: Dinâmica florestal de eco-unidades em fragmentos

Introduction

Habitat conversion for human use is currently a major threat to biodiversity (Dobson et al., 1997). Tropical ecosystems, in particular, are being destroyed at a high rate, threatening the survival of a major portion of global biodiversity. Among tropical ecosystems, the destruction of tropical forests has the highest impact on biodiversity and is leading to massive habitat fragmentation (Laurance, 1999). In this context, fragments assume a large conservation role. However, forecasting what changes will take place, and at what intensity, after fragmentation of a tropical forest, and how much biodiversity can be preserved in fragments, is still a major question and concern among conservationists.

Long-term studies can provide valuable conservation-related insights, especially at a time of increasing human disturbance (Primack, 1992). Furthermore, long-term studies can help to understand ecosystem stability in nature reserves of different sizes and at different levels of human disturbance (Shafer, 1990). Coupling long-term studies in newly-isolated fragments with those of fragments that have been isolated for decades may allow researchers to develop guidelines for transforming these fragments into important “conservation tools.”

The Brazilian Southeast is a typical example of an extremely fragmented landscape in which fragmentation took place decades ago. Originally the area was covered mainly by seasonal semideciduous and evergreen Atlantic forest, the latter in a narrow strip along the coast, and the former in the interior. The State of São Paulo, in particular, was covered mainly by seasonal

¹ Artigo a ser submetido à Forest Ecology & Management

semideciduous forest, which also covered the largest part of the Brazilian southeast, in addition to parts of Paraguay and the Argentinean northeast. In the interior of São Paulo state, large scale deforestation started at the beginning of the 1800s, because of agricultural expansion, especially for the cultivation of coffee. By the end of the 1800s, the forest was intensely fragmented, and by the middle of the 1900s the fragmentation process reached the western and southern limits of the state. Finally, in the second half of the 1900s, sugarcane became the main crop produced in the region, and the pace of deforestation slowed because only fragments remained. Currently, only small and dispersed fragments of the original forest remain throughout the state interior (Jorge and Garcia, 1997; Viana and Pinheiro, 1998).

These fragments, even when protected from human disturbance, have suffered the effects of fragmentation for more than a century. Large percentages of the fragments, up to 20 to 30% of their areas, may be occupied by open spaces, similar to gaps (Tabanez and Viana, 2000). The dynamics of these gaps, despite conflicting data, may be stalled (Tabanez and Viana, 2000; Martins and Rodrigues, 2002), in part due to liana infestation (Tabanez, 1995; Tabanez, 2003). Even though they hold great tree species diversity, most species may be present in very small numbers (Tabanez *et al.*, 1997a; Viana *et al.*, 1997; Nascimento *et al.*, 1999), and some show lack or small rates of regeneration (Viana and Tabanez, 1996; Nascimento *et al.*, 1999), making these species prone to local extinction in the long run (Menges, 1991; Fahrig and Merriam, 1994). Surprisingly, some of these fragments that include higher percentages of open area also show small populations of pioneer species (Viana and Tabanez, 1996).

Various studies (Tabanez, 1995; Tabanez *et al.*, 1997b; Nascimento and Viana, 1999; Amador and Viana, 2000; Tabanez, 2003) have used the concept of eco-units (Oldeman, 1983) to discuss the dynamics of, and to reflect the conservation stages of, forest fragments (Nascimento and Viana, 1999). A conceptual model introduced by Tabanez and Viana (2000) divided seasonal semideciduous forest in fragments into four eco-units, based on forest structure: Low Forest (gap, *sensu* Brokaw, 1982, but different in the sense that they are open areas covered by liana tangles), Bamboo Forest (bamboo clumps, or areas dominated by bamboo, probably *Merostachys riedeliana* (Guilherme and Ressel, 2001; Martins *et al.*, 2004)), High Forest (forest of discontinuous canopy, and subcanopy dominated by lianas), and Mature Forest (forest of continuous canopy, with emergent trees, and open subcanopy). The model indicated that these

eco-units may reflect different stages of forest development/conservation, and the following general dynamics were suggested:

- 1- LF will likely remain as LF over time, not developing into more developed eco-units (HF or MF);
- 2- HF will likely stay as such, with a higher chance of becoming the less developed LF than turning into MF;
- 3- MF has a higher chance of becoming HF through increasing liana infestation and death of trees, and even of becoming LF, through gap formation, followed by liana infestation;
- 4- BF has a higher chance of remaining as BF, due to the bamboo domination of the area.

Here we analyze the dynamics of the tree component of five seasonal semideciduous forest fragments in Southeast Brazil and examine the assumptions of the Tabanez and Viana (2000) model. Specifically, the main goal of the present study was to examine the dynamics of eco-units within fragments of semideciduous seasonal Atlantic forest, to strengthen the use of the forest mosaic concept and eco-unit mapping as a “quick survey” tool in evaluating forest conservation status in fragments, and to test the Tabanez and Viana (2000) conceptual model of dynamics of eco-units in this forest type. We address the following questions: (1) What are the dynamics of the arboreal component in the different eco-units in these fragments? (2) Are the dynamics of the Low Forest eco-unit in these fragments similar to those of gaps “sensu strictu”? (3) Can eco-unit dynamics be used to predict the future conservation status of fragments?

Material and methods

We studied five fragments near the city of Piracicaba (22°43'S and 47°25'W, 580 m above sea level), in the eastern central part of the State of São Paulo, southeastern Brazil. The regional topography is characterized by gentle slopes, and the climate is subtropical humid with a dry season in the winter (Cwa, Koeppen system), from April to September. Total average annual rainfall is 1247 mm.

The five fragments studied vary in size (0.6, 0.7, 9.5, 86.0, and 220.0 ha) and shape (ranging from nearly square to rectangular), but all are located on well-drained soils, not in valleys, and are characterized by a closed old-growth semideciduous seasonal forest with an irregular canopy 10-25 m in height. They are all isolated from other fragments by at least 3-5 km, with the exception of the two smallest fragments, which are only 100 m apart from each

other. Their disturbance history is similar, with isolation happening around 100-150 years ago, and no events of major disruption such as clear cutting or extensive fires. Therefore, all five fragments can be called old-growth forest fragments.

The arboreal vegetation was surveyed in 1991-1993 (t_0) using 10 m-wide transects, first located on a map, that crossed the fragments from one side to the other. Transects did not cross the largest fragment, but ran from the border for 300 m into the fragment interior. In these transects all trees with a diameter at breast height (DBH) ≥ 5 cm were tagged, identified, measured (DBH), and mapped. The arboreal vegetation was then surveyed again in 1999 (t_1). Table 1 shows the area and number of trees surveyed in each fragment at both times. During both surveys, physiognomically different patches within each transect were classified visually into four eco-units recognized in fragments of the same type of forest throughout the region (Tabanez 1995, Viana & Tabanez 1996, Tabanez et al. 1997b, Viana et al. 1997, Nascimento & Viana 1999, Amador & Viana, 2000, Tabanez & Viana 2000, Tabanez 2003): Bamboo Forest (BF), Low Forest (LF), High Forest (HF), and Mature Forest (MF). Table 2 describes these four eco-units and lists the characteristics used to differentiate them in the field. These eco-units, described in more detail and compared quantitatively in Tabanez & Viana (2000), differ significantly in species composition, species diversity, leaf cover, liana leaf cover, tree density, and tree basal area. Typical gaps, without liana tangles, herein referred to as gaps *sensu strictu*, were only found at t_1 ; thus, we could not discuss the dynamics of what would be a fifth eco-unit. All comparisons between LF and gaps *sensu strictu* were done based on descriptions of the latter from the literature.

Table 1. Sizes of studied fragments of seasonal semideciduous forest and numbers of surveyed trees. The timing of the t_0 survey is shown in the table, and the t_1 survey occurred in 1999.

Fragment and year of first survey	Coordinates	Total area (ha)	Surveyed area (ha)	Number of trees surveyed $t_0$¹	Number of trees surveyed $t_1$¹
Modelo 1 (1993)	22°39'24''S 47°30'46''W	0.6	0.123	86	89
Modelo 2 (1993)	22°39'28''S 47°30'49''W	0.7	0.171	142	138
Santa Rita (1991)	22°40'25''S 47°32'50''W	9.5	0.357 ²	370	379
Capuava (1993)	22°37'25''S 47°36'50''W	86.0	1.341	1,054	1,124
São José (1992)	22°21'32''S 47°28'35''W	220.0	1.228	819	1,024

¹Number of live trees

²The first survey measured 0.767 ha; however, between surveys, part of the forest was destroyed by fire, and most of the burned area could not be resurveyed at t_1 . Therefore the entire area affected by fire was not included in this study.

Table 2. Brief description of the eco-units used in this study, in fragments of seasonal semideciduous forest.

Characteristic	Bamboo forest (BF)	Low forest (LF)¹	High forest (HF)	Mature forest (MF)
Bamboo	Dominant	Absent	Absent or in small clumps	Absent or in small clumps
Lianas	Absent	Dominant	Abundant	Rare
Canopy	Dominated by bamboo	None	Irregular	Closed
Canopy height (m)	5.0-8.0 m	No vegetation above 2.0 m	10.0-15.0 m	15.0-30.0 m
Understory	Closed by bamboo	None	Closed by liana stems	Open, saplings and treelets abundant
Emergents	Absent	Absent	Absent	Present, up to 40.0 m in height

¹Low forest is physiognomically similar to a gap, as defined by Brokaw (1982); however in all cases in the studied fragments the “gaps” were covered by a liana tangle, and were therefore considered LF patches.

Tree recruitment, mortality, and growth were calculated, using the equations listed in Table 3, for each eco-unit between t_0 and t_1 and compared using the non-parametric Kruskal-Wallis test, with the median arcsine transformed, considering each patch of any eco-unit, in any fragment, as an individual sample. For these calculations, patch boundaries were considered according to mapping done at t_0 . It is important to note that parts of these patches (35.9% of the original area), however, became something else over time, from t_0 to t_1 (this work, Chapter 3).

Table 3. Equations used for calculating mortality, recruitment, and growth in this study.

Variable	Formula	
Annual mortality ¹	$M = 100 * (\log_e n_0 - \log_e n_1) / t$	n_0 = Live stems at t_0 ; n_1 = Live stems at t_1 ; t = years between surveys
Annual recruitment ²	$R = \ln[(n_f)/n_s] / t$	n_f = Live stems at t_1 ; n_s = Live stems at t_0 surviving to t_1 ; t = years between surveys
Annual growth ³	$G = (DBH_{t_1} - DBH_{t_0}) / t$	DBH_{t_1} = Diameter at breast height at t_1 ; DBH_{t_0} = DBH at t_0 ; t = years between surveys

¹ The log model is more suitable in this case because the calculated rate is independent of time interval (Swaine and Lieberman, 1987), and it is not influenced by differences in time interval when the period is long (Eduardo P. Gomes nome completo, personal communication).

² The log model incorporates estimated unobserved mortality between inventories (Phillips et al., 1994).

Annual growth rates (mean annual percent diameter growth) in the eco-units were calculated taking all stems together, and all stems together divided into two size classes at t_0 (<15 cm diameter at breast height (dbh), and ≥ 15 cm dbh). We did not consider stems with annual growth rates under -1.0%, which were considered to be measurement error (4.20% of all stems). These errors could have occurred, for instance, by measuring a different stem at t_1 than at t_0 , because the original stem died. Stems with growth between -1.0% and 0%, however, were considered in the analyses. Trees showing negative growth rates have been commonly found in surveys in the tropics (Melo, 2000; Selhorst, 2005; Vieira, 2003). Even though this growth rate could occasionally be due to measurement error, it can also accurately reflect trees with no or slightly negative growth rates, which can occur in dying trees (Swaine et al., 1987). If due to error, it would nevertheless be minor enough to not jeopardize conclusions. Therefore we included these trees in the calculations, and pooled them together with trees showing null or very slow annual growth rates, between 0 and 0.5%, called here trees showing null growth (understood here as senescent or dying trees, since slow growing trees are significantly more likely to die (Sheil and May, 1996)).

It is important to notice that the results found in this study may be influenced by some uncontrolled variable, not taken into account in the sampling and in the statistical tests. Some of

these factors are, for any given patch, fragment, size of the patch, neighboring eco-units, distance to border, among others.

Results

Total basal area (BA) at t_1 in the studied fragments varied from 14.8 to 27.2 $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$, and total tree density ranged from 722.4 to 955.4 trees ha^{-1} (Table 4). Except for Modelo 1, all fragments had higher BA at t_1 than at t_0 . With the exception of Modelo 2, all fragments had higher tree density at t_1 . Tree recruitment surpassed tree mortality in four out of five fragments.

Table 4. Forest structure of the studied fragments at t_0 and t_1 and recruitment and mortality rates for the t_0 – t_1 period.

Fragment	BA ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$)		Trees ha^{-1}		Annual recruitment (%)	Annual mortality (%)
	t_0	t_1	t_0	t_1		
Modelo 1	27.9	27.2	698.1	722.4	5.79	5.36
Modelo 2	14.5	15.0	829.4	806.1	2.76	5.29
Santa Rita	15.9	17.5	932.7	955.4	4.43	4.13
Capuava	15.5	17.5	786.0	838.2	3.96	3.15
São José	14.2	14.8	666.9	833.6	6.62	4.29

Annual recruitment differed significantly among eco-units ($p = 5.55 \times 10^{-3}$). Bamboo Forest had the highest recruitment, which was not significantly different from that of LF (Table 5), but did differ from that of HF ($p < 0.05$) and MF ($p < 0.05$). LF was also significantly different from HF ($p < 0.005$) and MF ($p < 0.1$). Recruitment in HF and MF did not differ significantly. Annual mortality rates did not differ among eco-units ($p = 0.3257$). The highest rate was found for LF, followed by BF, HF, and MF. The only eco-unit in which mortality surpassed recruitment was MF.

Table 5. Annual rates of recruitment and mortality (average $\pm$ standard deviation) in the eco-units.

Eco-unit	N	Recruitment (%)	Mortality (%)
BF	13	9.31 ± 8.79	5.57 ± 4.37
LF	40	8.53 ± 6.37	6.15 ± 5.75
HF	52	4.80 ± 2.95	3.98 ± 2.82
MF	4	3.06 ± 1.56	3.47 ± 1.39

As a consequence of recruitment being higher than mortality, except for MF, density in the LF, BF, and HF eco-units increased over time. Density increased from 568.24 to 696.35 trees

ha⁻¹ (+22.55%) in BF, from 527.56 to 656.75 (+24.49%) in LF, from 930.82 to 969.05 (+4.11%) in HF, and decreased from 1046.19 to 1011.90 (-3.28%) in MF.

Similarly, values for basal area also increased for all eco-units (Table 6). The increase in basal area differed among eco-units with respect to the influence of tree growth of pre-existing trees versus tree recruitment over the t_0 - t_1 period (Table 6).

Table 6. Change in tree basal area over the t_0 - t_1 period in the eco-units. Percentage increase in total BA due to growth of pre-existing trees and to new recruits. Values shown are averages for all individual patches of each eco-unit.

Eco-unit	BA at t_0	BA at t_1	Change in %	% growth	% recruit
BF	9.28	11.68	+25.86	27.42	72.58
LF	8.86	9.91	+11.85	37.93	62.07
HF	20.88	22.36	+7.09	67.19	32.81
MF	23.64	23.96	+1.35	75.55	24.45

Growth rates for all stems together are shown in Table 7, together with the percentage of stems with null growth rates. Of all stems, 38.34% grew less than 0.5%/year. The annual growth rates of stems were not significantly different among eco-units ($p = 0.5219$), nor were the percentages of stems with null growth (average among patches of each eco-unit, $p = 0.5606$). Comparisons using growth rates divided by stem size at t_0 also did not differ ($p = 0.2893$ for stems between 5 and 15 cm dbh, and $p = 0.8172$ for stems > 15 cm dbh).

Table 7. Average growth rates for each eco-unit for total stems, and average percentage of stems showing null growth.

	LF	BF	HF	MF
Annual growth rate (%)	3.43 ± 3.71	2.72 ± 1.49	2.38 ± 1.28	1.68 ± 0.58
Percentage of trees with null growth rate	35.34 ± 27.41	29.71 ± 15.34	37.31 ± 17.22	39.29 ± 14.51

The average for each patch was used to calculate the average of all patches.

Discussion

Structure dynamics in the fragments and the eco-units

The differences between the forest structure and dynamics observed in this study and those seen in other tropical forests, including semideciduous forests of Southeast Brazil are striking (see below). However, because many of these studies focused only on mature forest, plot selection often involved choosing only the most mature sites in each forest. In contrast, our study included no previous plot selection, and the forest was surveyed as a whole.

Four of the studied fragments showed an increase in basal area (BA), as well as an increase in tree density. Forest structure changed during the t_0 – t_1 time period for the forest as a whole. The mortality and recruitment rates found in this study, both for eco-units and for whole fragments, were much higher than those usually reported in the literature for tropical forests. Swaine et al. (1987) reported annual mortality and recruitment rates of around 1 to 2% for 18 mature forest sites from around the world. Carey et al. (1994) found mortality rates between 0.5% and 3.3% for 17 sites in Venezuela. Lieberman and Lieberman (1987) described a mortality rate of 2.03% for Costa Rica. Manokaran and Kochummen (1987) mention a mortality rate of 2.02% for a site in Peninsular Malaysia. Ayyappan and Parthasarathy (2004) reported annual mortality of 0.7% and 1.16% and annual recruitment of 0.95% and 1.55% in India. Lang and Knight found 20% mortality and 9% recruitment over 10 years on Barro Colorado Island (BCI), Panama. Melo (2000) found recruitment of 2.30% and mortality of 2.38% for undercanopy species, and recruitment of 2.43% and mortality of 2.05% for canopy species, in evergreen tropical forest in Southeast Brazil. Even in the same type of forest, in São Paulo, Brazil, Gomes et al. (2003) reported a mortality rate of 1.67% and a recruitment rate of 3.46%. Condit et al. (1992) found recruitment rates of 2.5% and 3.3% and mortality rates of 2.1% and 3.6% on BCI, Panama. Mortality rates in HF and MF were similar to rates found along forest edges in Brazilian Amazonian fragments (Ferreira and Laurance, 1997; 3.85%). It is important to note that edge in Ferreira and Laurance (1997) was considered to be areas less than 100 m from the forest border. Applying such a definition, much of our sampling would be considered forest edge. Also, density has been seen to increase in forest fragments as a result of the proliferation of small trees, with the loss of larger ones (Laurance et al., 2006). The increase in density in the

fragments studied here may still be an effect of forest fragmentation, even though such an effect is likely to be more severe shortly after fragmentation.

All eco-units, except MF, showed higher recruitment than mortality. Consequently all eco-units except MF had an increase in tree population. However, for LF, this increase was relatively low, given the original density and the time considered. This result is explained by the high mortality rate in LF (highest among eco-units) canceling out the high (second highest among eco-units) recruitment. The increase in BA and density, as well as higher recruitment relative to mortality, could be a sign of forest regeneration in LF, as would be expected to happen in gaps *sensu strictu*. Indeed, despite the increase in total area of LF in the fragments, 34.04% of the original area of LF developed into HF from t_0 to t_1 (this work, Chapter 3). Forest regeneration and development in LF, however, was limited. Forest regeneration in gaps usually causes an initial large increase in tree density (Brokaw, 1987; Lang and Knight, 1983), followed by a gradual decrease (Brokaw, 1985) due to increasing competition as trees grow; this may be the reason for such high mortality in LF. Martins and Rodrigues (2002), for instance, found 20,000 trees ha^{-1} in gaps in Southeast Brazil (trees > 0.5 m tall). Swaine and Hall (1983) found a decrease from 20,000–50,000 trees ha^{-1} to 10,000 trees ha^{-1} in gaps over 5 years from clearing, in Africa. However, even with such a high recruitment rate in LF, after t_0 - t_1 (around 8 years) the density in LF was still probably too low to cause mortality due to competition between regenerating trees. Therefore, it is more likely that the high mortality rate seen in LF was due to liana competition rather than tree-to-tree competition, as lianas usually cover most trees in this eco-unit. Indeed, according to Schnitzer et al. (2004), liana-dominated gaps may show high rates of recruitment and growth of some tree species, because these gaps stay open longer than gaps not dominated by lianas. However, Schnitzer et al. (2000) suggested that this situation is only temporary and that eventually lianas will dominate even trees that at first benefited from the situation. Also, Chapman and Chapman (2004) observed lower than expected recruitment and increases in BA in logged areas, as compared to unlogged areas, and suggested that disturbed areas may have lower rates of forest development than previously forecasted from studies of forest dynamics. The growth rates observed in the present study (Table 7) support this idea. Even though LF had the highest growth rate, it was not significantly higher than those of HF and MF, where tree-to-tree competition is expected to be much greater, and the percentage of trees with null growth in LF was also basically the same as that in the HF and MF eco-units.

Bamboo forest, on the other hand, where liana infestation was low and where bamboo competition ceased at some point with the death of the clumps, showed a higher recruitment rate and a lower mortality rate than LF. The death of bamboo clumps opened space for tree species regeneration without the intense competition with lianas (probably except for the borders with LF), and as a consequence this eco-unit showed a dynamic more similar to that of a gap “*sensu strictu*” than to LF itself, as seen in another fragment in southeastern Brazil (Martins et al., 2004). In HF, mortality and recruitment rates were much lower than in LF, yet still high compared to MF. Recruitment at HF was high, probably due to the openness of the canopy, allowing light and space for some treelets to escape liana competition, especially because liana-tree competition is probably greatest at the canopy in this eco-unit, not in the understory (see below). Mortality was relatively high, probably due to competition with lianas, especially at canopy height, again, where most of the tree-liana competition probably occurs. This is strongly suggested by an experiment on control of lianas in HF that showed a much higher response of canopy trees than understory trees to the treatment (Tabanez, 2003).

Interestingly, mortality was not significantly different among eco-units. It is surprising that mortality in LF was comparable to that in MF, where competition for light and space among trees is probably extremely intense. Again, the low tree density of LF suggests that mortality in this eco-unit is caused by liana competition. MF was indeed the most stable eco-unit, with the lowest values of recruitment and mortality, as would be expected for the most mature eco-unit.

Annual growth rates were high in the studied fragments. Melo (2000) mentioned rates between 0.50% and 4.33% for evergreen Atlantic forest, and Gomes et al. (2003) reported an average growth rate of 1.52% for semideciduous Atlantic forest. However, Condit et al. (1992) found rates as high as 5% on BCI, Panama, for selected species. As pointed out above, there were no significant differences in growth rates among the eco-units. Given that light is the main limiting resource in tropical forests (Válio, 2003), and considering the differences in tree density and basal area as an indirect measure of light availability, it is surprising that growth rates did not differ among eco-units. One or more factors must be impeding different rates of tree growth in forests of different basal area ($10 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ for LF; $24 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ for MF). Because lianas can greatly affect tree survival and growth (Bongers et al., 2002; Schnitzer and Bongers, 2002; Grauel and Putz, 2004; Phillips et al., 2005; Tabanez, 2003), we suggest that liana competition may be the

factor resulting in comparable rates of trees grow in LF and the other eco-units, where tree-to-tree competition is much more intense.

With such a combination of growth rates, recruitment, and mortality rates, LF had as high an increase in density as BF, but the increase in BA was less than half that of BF (Table 5). In LF, increased BA was mainly due to recruitment, but the difference between recruitment and growth was much smaller than in BF, where a much larger proportion of the increase in BA was due to new recruits (Table 5). Again, this suggests that LF is less prone to tree regeneration than BF after the death of the bamboo clumps, and that an important part of the BA increment in LF occurs through the growth of the few trees that are able to establish in such an eco-unit over a long period of time.

Notably, LF exhibited the second highest recruitment rate, and the highest mortality rate. LF also had the highest growth rate, but a percentage of stems with null growth basically as high as that in MF, where, again, competition for light and space is more intense and the environment is dominated by a few large trees with most trees living in an arrested stage of development. While LF had some trees growing at high rates, probably the ones that were able to escape liana competition, many trees showed no growth, probably those that are so dominated by lianas that they are likely to die in the long term, if null growth is taken as a sign of senescence or lack of vitality of a tree.

Dynamics of Low Forest

Semideciduous Atlantic forest has, as the dominant disturbance regime, gap formation caused by tree falls. Wind blows, which can disturb larger tracts of forest at times, also occur at a more irregular interval (personal observation). Gap formation, due to tree falls, has only been observed in the studied fragments where bigger trees are located, i.e., in HF and MF. Trees of larger dbh may carry more lianas, and trees usually have higher chances of carrying more lianas once they support the first one (Pérez-Salicrup and Meijere, 2005). Thus, the probability of a liana-infested tree falling is higher than that of a liana-free tree. Especially in HF, relative to MF, canopy trees are more likely to be covered by lianas. Gap formation caused by the fall of a liana-covered tree favors the following:

1. The fall of multiple trees, caused by lianas that connect other trees to the falling one, resulting in gaps of larger areas (Clark and Clark, 1990; Putz, 1985);

2. The presence of lianas at the time of gap formation, because often lianas are not significantly damaged by the fall of the supporting trees. The presence of lianas from the beginning of a gap allows them to quickly occupy the gap, covering its area almost completely (Schnitzer et al., 2000; Schnitzer et al., 2004);
3. As a consequence of the presence of lianas and their foliage in the gap, at no moment is the floor of the forest exposed to sun light; thus, at the soil level, there is no gap formation in terms of the extremes of temperature and light typical of forest gaps (Bazzaz and Pickett, 1980);
4. The lack of gap formation at the soil level results in the soil seed bank not being triggered;
5. The seedling bank is also not triggered, because, right after gap formation, lianas cover the pre-existing seedlings and saplings, not allowing them to benefit from the environmental change, i.e., mainly increased light availability (Horvitz and Koop, 2001).

After a gap formation caused by the fall of a liana-infested tree, lianas may benefit and increase sharply in density due to light increase and continue to densely occupy the gap for years, arresting tree regeneration (Schnitzer et al., 2004). This is the situation proposed in the conceptual model of Tabanez and Viana (2000) for LF in semideciduous Atlantic forest fragments and resembles the “successional pathway of liana dominated, stalled gaps” proposed by Schnitzer et al. (2000) based on work on BCI, Panama. However, unlike Schnitzer et al. (2000), who studied a continuous forest and found this pattern to occur in 7.5% of all gaps that form each year, here this situation was found basically in all gaps, probably stalling tree regeneration and resulting in the accumulation of gaps within the fragments; the percentage of gaps in these fragments accounted for 20 to 70% of their area (this work, Chapter 3). This “successional pathway of liana dominated, stalled gaps” may be how LF is maintained in these fragments after gap formation, a concept corroborated by liana control experiments in LF in Capuava, Brazil, (Tabanez, 1995; Amador and Viana, 2000) and in degraded liana-dominated sites in another old-growth forest fragment in the same region (Rozza et al., 2007).

In this “pathway” of stalled regeneration, there may be selection for some species that are more able to cope with liana competition (Schnitzer and Bongers, 2002). This may explain why LF can still show increases in tree density and BA. Opportunistic species such as *Croton floribundus* that can regenerate under the forest canopy may be present in the seedling bank when gaps are formed. Once the gap is formed, even when densely occupied by lianas, some of these seedlings and saplings may be able to grow and reach the canopy. Shade tolerant canopy species, however, will most likely become rarer. These species are also present in the seedling

bank, but when the gap is formed their seedlings are not able to grow through the liana tangle that is formed soon after the tree fall, because of their slow growth rate. Whenever they do get through the tangle, it is likely that they will be repeatedly dominated by lianas, because a trespassing sapling works as a new support structure, which makes liana stems grow even faster. Typical seed bank, pioneer species, on the other hand, have seeds that need temperature and light extremes to trigger germination, which are not observed in the gaps formed by the fall of liana-dominated trees. In ecological terms, there is never a gap for a seed of a pioneer species. Indeed, notwithstanding the abundance in these fragments of seeds of typical pioneer species, such as *Trema micrantha*, *Cecropia* spp. and *Solanum granuloso-leprosum* (Tabanez and Viana, 2000; Tabanez, unpublished data), which could otherwise close up LF, these species are rare in these fragments (this work, Chapter 2).

After the LF patch is installed, with liana domination, similar patterns probably follow. There might be a species “selection” for species of rapid growth and with seeds able to germinate in the shade, such as opportunistic species. They may regenerate under the liana tangle, and sometimes break through it, due to rapid growth (Putz, 1984). Furthermore, the impediment to tree regeneration keeps the environment open, creating a long-lasting situation appropriate for species of rapid growth, adapted to high light environments (Schnitzer et al., 2000; Schnitzer et al., 2004). Typical pioneer species are further kept from regenerating, because of the production of thick layers of litter that strongly inhibit seed germination of these species (Vázquez-Yanes et al., 1990). Also, pre-existing shade tolerant trees responsible for a high proportion of tree regeneration in gaps (Lima and Moura, 2006; Uhl et al., 1988; Carvalho et al., 2000), are likely kept from growing to canopy height because they are quickly covered by lianas, as they function as available supports.

This partial ability of the forest to regenerate through selected opportunistic species, however, is probably of limited success. First, forest regeneration would be dependent on opportunistic species alone, and diversity recovery would be limited in the process. Second, the open environment is likely kept open for decades, making it a good environment for opportunistic species, but also for lianas, limiting the possibility of those tree species to escape liana competition in the long run (Schnitzer et al., 2004) and reach canopy height in the density needed to close the canopy. This may be the reason why LF has the second highest recruitment

rate, but the highest mortality rate of the four eco-units, and a high chance of remaining as LF over the years (this work, Chapter 3).

Dynamics of High Forest

High Forest in the studied fragments is probably found at sites where the forest has gone through an intense transformation after isolation of the fragments, and is degrading slowly, or where small gaps have been formed and trees were able to regenerate the gaps back into forest. However, due to the dominance of lianas in the forest canopy, it is unlikely that HF will reach the structure of MF in these fragments.

Lianas may benefit from fragmentation (Benitez-Malvido and Martinez-Ramos, 2003), as they likely benefit from disturbance in general (DeWalt et al., 2000; Laurance et al., 2001; Pérez-Salicrup et al., 2001; Schnitzer and Bongers, 2002; Web, 1958). The increase in liana density has indeed been mentioned as one of the many consequences of tropical forest fragmentation (Laurance et al., 2001), and this may be more important in liana rich forests, such as seasonal tropical forests (Schnitzer, 2005; Swaine and Grace, 2007). Furthermore, liana populations have become denser and lianas have increased in basal area, the relative dominance of lianas has increased, and the size of individual lianas has increased in the neotropics in the last decades, even in mature forests (Phillips et al., 2002). As lianas can negatively affect tree growth and survival (Clark and Clark, 1990; Putz, 1980; Putz and Halbrook, 1991; Dillenburg et al., 1995; Pérez-Salicrup and Barker, 2000), HF has little chance of becoming MF (this work, Chapter 3).

The development of this eco-unit into the more developed MF might be possible, however, through the escape of some trees from the liana tangle in the canopy, resulting in a higher and more closed canopy with a relative decrease in liana density. This scenario could occur if individuals of more light-demanding liana species were to die. The increase in density and basal area in HF, and high growth rate of stems, suggest that, at least to a limited degree, this process might be occurring. On the other hand, the degradation of HF to LF is expected to occur through the death of trees, which may occur at higher rates in liana dominated forest patches, leaving even more space open for further liana growth and spread, which in turn may prevent tree species regeneration (Horvitz and Koop, 2001) and the development of the patch.

Dynamics of Bamboo Forest

Most bamboo clumps died in the t_0 - t_1 period, and this eco-unit showed the highest recruitment rate and the highest increase in BA of all eco-units, and an increase in density almost as high as that of LF. The high recruitment rate of BF probably explains why 44.16% of the BF area became HF or gap “*sensu strictu*” between t_0 and t_1 (this work, Chapter 3). BF was the only eco-unit to show a high rate of development into a more developed eco-unit. However, because the original forest structure of BF was similar to that of LF, despite the higher rate of forest development observed between t_0 and t_1 , BF may also be a site of arrested forest development, but for a limited time period. The clump may increasingly dominate the forest site as it grows, impeding tree regeneration and probably causing increased tree mortality, but only up to the time of flowering and the subsequent death of the clump, after which the patch becomes open and suitable to tree regeneration (Martins et al., 2004).

Dynamics of Mature Forest

Mature Forest had low rates of recruitment, mortality, and growth. The dynamics of this eco-unit are slower paced than those of the other eco-units, resembling, as the name of the eco-unit suggests, a mature forest. However, the dynamics were not as slow as in a truly mature forest, because of the limited size of the patches. Small patches of developed forest immersed in a fragment are unlikely to show dynamics equal to those of a truly mature, continuous forest. In the long run, these patches are expected to be increasingly influenced by the surrounding conditions, and they will likely disappear from these fragments.

Conclusions

The eco-units examined in this study differed in their dynamics, and showed that the assumptions of Tabanez and Viana (2000) for them are relatively accurate. Also, the data suggest that they can be used to predict their conservation status in the future. The most important difference between their dynamics seems to be that LF, an open area within the forest, does not show the high rates of tree regeneration expected for such an open area, and show high rates of trees with null growth and of tree mortality, and therefore cannot be considered, functionally, a regular forest gap. Although the data showed here were not conclusive, and fragments showed some development in the forest biomass, if this is a long lasting pattern, these fragments may, in the future, be dominated by low forest, poor in biomass, and probably lacking appropriate sites

for most of the tree species they currently support. Fragments showing high percentages of their area occupied by LF will probably show higher percentages of their area as LF, with limited probability of preservation of the forest in a mature state.

Edge effects may significantly influence fragments much larger (as large as 500-1000 ha, Ferreira and Laurance, 1997) than the ones included in this study, and size is the most important feature when planning conservation areas (Hill and Curran, 2003). The studied fragments are rather small, and likely to be heavily affected by edge effects and all the consequences of fragmentation and isolation. However, they are within a realistic size range of what remains of many tropical landscapes. Therefore, understanding the dynamics of these fragments is necessary for the conservation of a meaningful proportion of what is left of tropical forests, and even more of what will be left in the future. Dealing with and compensating for, as much as possible, edges effects, and all other consequences of fragmentation, is key to the conservation of tropical forests.

References

- Amador, D. B., Viana V. M. 2000. Dinâmica de “capoeiras baixas” na restauração de um fragmento florestal. *Scientia Forestalis* 57, 69-85.
- Ayyappan, N., Parthasarathy, N. 2004. Short-term changes in tree populations in a tropical evergreen forest at Varagalaia, Western Ghats, India. *Biodiversity and Conservation* 13, 1843-1851.
- Bazzaz, F. A., Pickett, S. T. A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 287-310.
- Benitez-Malvido, J., Martinez-Ramos, M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17, 389-400.
- Bongers, F., Schnitzer, S. A., Traore, D. 2002. The importance of lianas and consequences for forest management in West Africa. *Bioterre*, Special issue.
- Brokaw, N. V. L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, 11, 158-160.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66, 682-687.
- Brokaw, N. V. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75, 9-19.
- Carey, E. V., Brown, S., Gillespie, A. J. R., Lugo, A. E. 1994. Tree mortality in mature lowland tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. *Biotropica* 26, 255-265.

- Carvalho, L. M. T. de, Fontes, M. A. L., Oliveira-Filho, A. T. de. 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca Range, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 149, 9-22.
- Clark, D. B., Clark, D. A. 1990. Distribution and effects on tree growth of lianas and wood hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 6, 321-331.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J. 2004. Unfavorable successional pathways and the conservation value of logged tropical forest. *Biodiversity and Conservation* 13, 2089-2115.
- Condit, R., Hubbel, S. P., Foster, R. B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest. *Bioscience* 42, 822-828.
- DeWalt, S. J., Schnitzer, S. A., Denslow, J. S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16, 1-19.
- Dillenburg, L. R., Teramura, A. H., Forseth, I. N., Whigham, D. F. 1995. Photosynthetic and biomass allocation responses of *Liquidambar styraciflua* (Hamamelidaceae) to vine competition. *American Journal of Botany* 82, 454-561.
- Dobson, A. P., Bradshaw, A. D., Baker, A. J. M. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* 277, 515-522.
- Fahrig, L., Merriam, G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8, 50-59.
- Ferreira, L. V., Laurance, W. F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conservation Biology* 11, 797-801.
- Gomes, E. P. C., Mantovani, W., Kageyama, P. Y. 2003. Mortality and recruitment of trees in a secondary montane rain forest in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 63, 47-60.
- Grauel, W. T., Putz, F. E. 2004. Effects of lianas on growth and regeneration of *Prioria copaifera* in Darien, Panama. *Forest Ecology and Management* 190, 99-108.
- Guilherme, F. A. G., Ressel, K. 2001. Biologia floral e sistema de reprodução de *Merostachys riedeliana* (Poaceae: Bambusoideae). *Revista Brasileira de Botânica* 24, 205-211.
- Hill, J. L., Curran, P. J. 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: Effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30, 1391-1403.
- Horvitz, C. C., Koop, A. 2001. Removal of nonnative vines and post-hurricane recruitment in tropical hardwood forests of Florida. *Biotropica* 33, 268-281.
- Jorge, L. A. B., Garcia, G. J. 1997. A study of habitat fragmentation in Southeastern Brazil using remote sensing and geographic information systems (GIS). *Forest Ecology and Management* 98, 35-47.
- Lang, G. E., Knight, D. H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64, 1075-1080.
- Laurance, W. F. 1999. Introduction and synthesis. *Biological Conservation* 91, 101-107.

- Laurance, W. F., Pérez-Salicrup, D., Delamonica, P., Fearnside, P. M., D'Angelo, S., Jerozolinski, A., Pohl, L., Lovejoy, T. E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82, 105-116.
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Andrade, A., Ribeiro, J. E. L. S., Giraldo, J. P., Lovejoy, T. E., Condit, R., Chave, J., Harms, K. E., D'Angelo, S. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *PNAS* 103, 19010-19014.
- Lieberman, D., Lieberman, M. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3, 347-358.
- Lima, R. A. F. de, Moura, L. C. 2006. Canopy gap colonization in the Atlantic montane rain forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49, 953-965.
- Manokaran, N., Kochummen, K. M. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3, 315-330.
- Martins, S. V., Colletti Júnior, R., Rodrigues, R. R., Gandolfi, S. 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic Forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 172, 121-131.
- Martins, S. V., Rodrigues, R. R. 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 163, 51-62.
- Melo, M. M. da R. F. de. 2000. Demografia de árvores em Floresta Pluvial Tropical Atlântica, Ilha do Cardoso, SP, Brasil. PhD Dissertation. Instituto de Biociências, USP, São Paulo.
- Menges, E. S. 1991. The application of minimum viable population theory to plants. In: Falk, D. A., Holsinger, K. E. (Eds.), *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford University Press, Oxford, pp 45-61.
- Nascimento, H. E. M., Dias, A. da S., Tabanez, A. A. J., Viana, V. M. 1999. Estrutura e dinâmica de populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 59, 329-342.
- Nascimento, H. E. M., Viana, V. M. 1999. Estrutura e dinâmica de eco-unidades em um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. *Scientia Forestalis* 55, 29-47.
- Oldeman, R. A. A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity. In: Sutton, S. L., Whitmore, T. C., Chadwick, A. C. (Eds.), *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 131-150.
- Pérez-Salicrup, D. R., Barker, M. G. 2000. Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinoideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecologia* 124, 469-475.
- Pérez-Salicrup, D. R., de Mejiere, W. 2005. Number of lianas per tree and number of trees climbed by lianas at Los Tuxtlas. *Biotropica* 37, 153-156.
- Pérez-Salicrup, D. R., Sork, V. L., Putz, F. E. 2001. Lianas end trees in Amazonian Bolivia. *Biotropica* 33, 34-37.

- Phillips, O. L., Hall, P., Gentry, A. H., Sawyer, S. A., Vásquez, R. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Science* 91, 2805-2809.
- Phillips, O. L., Martínez, R. V., Arroyo, L., Baker, T. R., Killeen, T., Lewis, S. L., Malhi, Y., Mendoza, A. M., Neill, D., Vargas, P. N., Alexiades, M., Cerón, C., Flores, A. D., Erwin, T., Jardim, A., Palacios, W., Saldias, M., Vinceti, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418, 770-774.
- Phillips, O. L., Martínez, R. V., Mendoza, A. M., Baker, T. R., Vargas, P. N. 2005. Large lianas as hyperdynamics elements of the tropical forest canopy. *Ecology* 86, 1250-1258.
- Primack, R. B. 1992. Tropical community dynamics and conservation biology. *Bioscience* 42, 818-821.
- Putz, F. E. 1980. Lianas versus trees. *Biotropica* 12, 224-225.
- Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 19, 334-341.
- Putz, F. E. 1985. Woody vines and forest management in Malaysia. *Commonwealth Forest Review* 64, 359-365.
- Putz, F. E., Halbrook, N. M. 1991. Biomechanical studies of vines. In: Putz, F. E., Mooney, H. A. (Eds.), *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 73-97.
- Rozza, A. de F., Farah, F. T., Rodrigues, R. R. 2007. Ecological management of degraded forest fragments. In: Rodrigues, R. R., Martins, S. V. (Eds.), *High diversity forest restoration in degraded areas*. Nova Science Publishers, Hauppauge, pp. 171-196.
- Selhorst, D. 2005. Distribuição etária e incremento diamétrico arbóreo no sudoeste da Amazônia: subsídios para o manejo florestal. MSc Thesis. Depto. de Ciências da Natureza. Universidade Federal do Acre, Rio Branco.
- Schnitzer, S. A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist* 166, 262-276.
- Schnitzer, S. A., Dalling, J. W., Carson, W. P. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Tropical Ecology* 88, 655-666.
- Schnitzer, S. A., Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 223-230.
- Schnitzer, S. A., Parren, M. P. E., Bongers, F. 2004. Recruitment of lianas into logging gaps and the effects of pre-harvest climber cutting in a lowland forest in Cameroon. *Forest Ecology and Management* 190, 87-98.
- Shafer, C. L. 1990. *Nature reserves: island theory and conservation practice*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Sheil, D., May, R. M. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology* 84, 91-100.

- Swaine, M. D., Grace, J. 2007. Lianas may be favoured by low rainfall: evidence from Ghana. *Plant Ecology* 192, 271-276.
- Swaine, M. D., Hall, J. B. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology* 71, 601-627.
- Swaine, M. D., Hall, J. B., Alexander, I. J. 1987. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3, 331-345.
- Swaine, M. D., Lieberman, D. 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 3,4 (Special issue): i-iii.
- Tabanez, A. A. J. 1995. Ecologia e manejo de ecounidades em um fragmento florestal na região de Piracicaba, SP. MSc Dissertation. ESALQ, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Tabanez, A. A. J. 2003. Um corte no processo de degradação. *Ciência Hoje* 33, 62-65.
- Tabanez, A. A. J., Viana, V. M., Nascimento, H. E. M. 1997. Corte de cipós ajuda a salvar fragmentos de floresta. *Ciência Hoje* 22, 58-61.
- Tabanez, A. A. J., Viana, V. M., Nascimento, H. E. M. 1997. Conseqüências da fragmentação e do efeito de borda sobre a estrutura, diversidade e sustentabilidade de um fragmento de floresta de planalto de Piracicaba, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 57, 47-60.
- Tabanez, A. A. J., Viana, V. M. 2000. Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. *Biotropica* 32, 925-933.
- Uhl, C., Klark, K., Maquirino, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69, 751-763.
- Válio, I. F. M. 2003. Seedling growth of understorey species of a southeast Brazilian tropical forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46, 697-703.
- Vásquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincon, E., Sanches-Coronado, M. E., Huante, P., Toledo, J. R., Barrado, V. L. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71, 1952-1958.
- Viana, V. M., Pinheiro, L. A. F. V. 1998. Conservação da biodiversidade em fragmentos florestais. *Série Técnica IPEF* 12, 25-42.
- Viana, V. M., Tabanez, A. A. J. 1996. Biology and conservation of forest fragments in the Brazilian Atlantic forest. In: Schelhas, J., Greenberg, R. (Eds.). *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington, D.C., pp. 151-167.
- Viana, V. M., Tabanez, A. A. J., Batista, J. L. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. In: Laurance, W. F., Bierregaard Jr., R. O. (Eds.). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 351-365.
- Vieira, S. A. 2003. Mudanças globais e taxa de crescimento arbóreo na Amazônia. PhD Dissertation. Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Web, L. J. 1958. Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rainforest, North Queensland. *Australian Journal of Botany* 6, 220-228.

CAPÍTULO 5

DISCUSSÃO GERAL

DINÂMICA FLORESTAL NOS FRAGMENTOS ESTUDADOS

A dinâmica de clareiras em florestas tropicais é considerada o mecanismo cíclico que renova a vegetação, e cria heterogeneidade ambiental, que ajuda a manter sua alta diversidade (Whitmore, 1975; Denslow, 1987). Os dados do presente trabalho sugerem que nos fragmentos estudados, a dinâmica da regeneração florestal pode estar ocorrendo de maneira limitada, talvez a uma intensidade insuficiente para garantir a renovação da floresta. Os dados mostram que, no período t_0 - t_1 , a regeneração de espécies arbóreas na Capoeira Baixa foi insuficiente para transformá-la em Capoeira Alta, a taxa de formação de CB foi mais alta do que a de transformação de CB em CA, e a manutenção no longo prazo de espécies tolerantes à sombra, de dossel, estaria limitada à Floresta Madura.

1. DINÂMICA DA CAPOEIRA BAIXA

Todos os fragmentos mostraram um aumento na área ocupada por CB (Cap1). No entanto, os dados mostram que parte da CB pré-existente em t_0 transformou-se em CA em t_1 . Os dados de regeneração mostram que há desenvolvimento da vegetação arbórea neste eco-unidade. Mas esta capacidade parece ser limitada. Primeiro, porque o aumento na AB e na densidade não promoveu o fechamento de todos os trechos de CB no período t_0 - t_1 , período em geral suficiente para o fechamento de clareiras (Brokaw 1985, Van der Meer e Bongers, 1996). Assim, a maior parte da CB em t_0 continuou como CB em t_1 (58,14%). Segundo, porque os trechos de CB não só ocupam em t_1 maior área do que ocupavam dos fragmentos em t_0 , como são encontrados em maior número, e em tamanhos maiores, mostrando que alguns trechos parecem não só não “fechar”, como ainda aumentam de tamanho. Terceiro, porque mesmo com o fechamento de 34,04% do que era CB em t_0 , em valores absolutos este fechamento não compensou a taxa de transformação de CA em CB. Mais e maiores áreas abertas no interior dos fragmentos significam maior interiorização do efeito de borda, com consequências negativas para as populações de espécies arbóreas.

A CB apresentou no período t_0 - t_1 a segunda maior taxa de regeneração, e a maior taxa de mortalidade de todas as eco-unidades. A regeneração da floresta em clareiras ocorre em geral com o aumento da densidade de indivíduos arbóreos, e posterior diminuição desta densidade (Brokaw, 1987; Lang e Knight, 1983; Brokaw, 1985), devido à intensa competição entre eles, com aumento contínuo da área basal, até o seu fechamento. A densidade encontrada em t_1 na CB é provavelmente baixa demais para que a alta mortalidade encontrada

seja devido à competição entre árvores, sugerindo que esta mortalidade é devido à competição entre lianas e árvores. Clareiras densamente ocupadas por lianas podem mostrar pequena taxa de regeneração de espécies arbóreas, o que limita ou impede o desenvolvimento da floresta, fazendo com que clareiras se perpetuem no seu interior (Schnitzer et al., 2004, Schnitzer et al., 2000). A ocorrência desse fenômeno é também sugerido pelas taxas de crescimento encontradas para árvores na CB, que não foi significativamente diferente das taxas observadas em outras eco-unidades (CA e FM), onde a competição entre árvores é maior, assim como o percentual de indivíduos com crescimento nulo.

A composição da CB também mostra diferenças para a composição típica de clareiras, onde as espécies pioneiras sobressaem, particularmente nas grandes. Espécies típicas de banco de sementes são raras nos fragmentos estudados, e a composição é dominada por espécies oportunistas, como *Croton floribundus*. Espécie oportunista, de clareiras pequenas (Costa e Mantovani, 1992), suas sementes provavelmente podem germinar por baixo do emaranhado de cipós e, como a espécie tem crescimento rápido, pode algumas vezes escapar aos cipós, sendo beneficiada pela alta luminosidade da CB. É também importante a presença de algumas espécies tolerantes à sombra, como *Astronium graveolens*, e *Metrodorea nigra*. Espécies tolerantes à sombra de dossel, no entanto, à exceção de *A. graveolens*, não são comuns. É possível que esta espécie seja beneficiada pela sua forma de crescimento monopodial (Carvalho, 2003), que pode facilitar o seu crescimento livre de lianas, como sugerido em outras espécies arbóreas. Espécies tolerantes à sombra de subosque, como *M. nigra*, são relativamente comuns na CB apesar de serem espécies típicas de florestas mais desenvolvidas. É possível que elas possam sobreviver e completar seu ciclo por baixo do emaranhado de cipós da CB, por serem espécies de pequeno porte, adaptadas a condições de baixa luminosidade.

No período t_0 - t_1 em geral houve um aumento na importância de espécies pioneiras e oportunistas na CB. No entanto as espécies pioneiras de banco de sementes não estão presentes no recrutamento t_0 - t_1 , com exceção de Santa Rita onde um incêndio ocorreu durante este intervalo, provavelmente provocando, indiretamente, a germinação das sementes do banco. *Trema micrantha*, por exemplo, teve participação limitada na regeneração da CB, sendo importante apenas em Santa Rita. Essa situação não seria esperada, já que a CB ocorre freqüentemente em trechos grandes, e espécies pioneiras de banco de sementes, como *T. micrantha*, são normalmente comuns em clareiras grandes (Brokaw, 1985; Brokaw e Scheiner, 1989). Assim, contrário à situação normalmente encontrada (ex. Martins e Rodrigues, 2002), em que espécies tolerantes à sombra são mais comuns nas clareiras, porque

a frequência de clareiras pequenas é maior, as espécies pioneiras na CB são comuns, mas não as pioneiras de banco de sementes. A frequência maior de pioneiras e oportunistas pode ser reflexo do fato da maioria das manchas de CB serem grandes ($>100\text{ m}^2$). A ausência ou baixa densidade em geral de espécies de banco de sementes poderia ser reflexo da idade das manchas de CB, já que essas espécies sobrevivem por pouco tempo após a abertura da clareira (Brokaw, 1987). No entanto a sua ausência implicaria que todas as manchas de CB seriam clareiras antigas, e não haveria nos fragmentos clareiras novas, o que é pouco provável. Outra razão, mais provável, para a ausência ou baixa densidade em geral de espécies de banco de sementes na CB pode ser a presença de densa camada de folheto no solo da CB, consequência da intensa produção de folhas das lianas que ocupam densamente a CB (observação pessoal), e que inibem fortemente a germinação de sementes de espécies de banco de sementes (Vásquez-Yanes et al., 1990). As sementes dessas espécies em geral necessitam de grande flutuação de temperatura e elevada insolação ao nível do solo para a germinação suas sementes (Bazzaz e Pickett, 1980), situação que provavelmente não ocorre devido à presença, na CB, da densa camada de lianas. Assim, ao nível do solo provavelmente as condições físicas são mais próximas a do solo sob dossel do que a do solo em clareira. A presença de sementes dessas espécies no banco de sementes foi demonstrada por artigos publicados em manejo de CB na Capuava (Amador e Viana, 2000; Tabanez, 1995). Esses trabalhos mostraram que espécies típicas de banco de sementes, como *Solanum granuloso-leprosum*, *Cecropia spp*, e *T. micrantha* estavam ausentes ou eram raras na CB, mas com o controle de cipós nesta eco-unidade, estavam entre as espécies de maior densidade na regeneração. Trabalho com banco de sementes na Santa Rita (A. A. J. Tabanez, dados não publicados), também mostrou que sementes das espécies mencionadas acima estão presentes no solo desse fragmento em alta densidade, apesar delas serem raras na vegetação.

Assim, os dados sugerem que a CB seria uma eco-unidade de degradação, um trecho aberto da floresta, que apresenta regeneração limitada de espécies arbóreas. A ocorrência de trechos abertos na floresta, semelhantes a clareiras, mas relacionados a estágios de degradação, tem sido reconhecida recentemente (ex. Tabanez, e Viana, 2000; Pivello e Peccinini, 2002, Rozza et al. 2007). Frequentemente, esses estágios de degradação estão ligados à ocupação de áreas de clareiras por algumas espécies de lianas, que são favorecidas em trechos degradados da floresta (Gerwing, 2002), e que podem retardar o desenvolvimento das espécies arbóreas (Gerwing e Farias, 2000; Schnitzer et al. 2000), e até mesmo selecionar as espécies arbóreas que se regeneram (Schnitzer et al. 2004).

A CB foi a segunda eco-unidade mais estável. Esta estabilidade era prevista no modelo de dinâmica de eco-unidades proposto por Tabanez e Viana (2000). A manutenção da CB provavelmente ocorre pela competição das lianas com plântulas e arvoretas (Toledo-Aceves e Swaine, 2007) que podem impedir seu desenvolvimento e reduzir ou impedir a regeneração em clareiras dominadas por cipós (Schnitzer et al., 2000; Schnitzer et al., 2004). Ainda assim, alguns indivíduos, principalmente de espécies pioneiras e oportunistas parecem ser capazes de furar o emaranhado de cipós, e se desenvolverem na CB, ocasionando uma pequena regeneração na CB, e transformação de alguns trechos desta eco-unidade para CA.

2. DINÂMICA DA CAPOEIRA ALTA

A grande maioria dos trechos de Capoeira Alta (CA), em t_0 , continuavam como tal em t_1 (75,96%), fazendo desta eco-unidade a mais estável dentre as quatro. Praticamente toda alteração desta eco-unidade foi no sentido da transformação em Capoeira Baixa (CB). Assim, os fragmentos mostraram no período t_0 - t_1 em geral a manutenção dos seus percentuais de CA, ou uma pequena redução no seu percentual.

As taxas de recrutamento e mortalidade foram mais altas que em FM, mas próximas, apesar da CA ser uma eco-unidade mais aberta. As taxas de crescimento dos indivíduos arbóreos mostraram o mesmo padrão. Apesar desta eco-unidade ter menor densidade e área basal de espécies arbóreas que FM, é provável que a cobertura no dossel por lianas deixe as condições de luz no seu interior relativamente próximas à esta última eco-unidade, explicando as taxas próximas de recrutamento, mortalidade, e crescimento entre as duas eco-unidades.

As espécies mais importantes, considerando-se todos os fragmentos, é assim como na CB, novamente *Croton floribundus*, *Astronium graveolens*, e *Metrodorea nigra*. No entanto, diferentemente da CB, na CA as espécies mais importantes são as espécies tolerantes à sombra, de dossel e subosque, ainda que em proporção pouco acima das espécies pioneiras e oportunistas, e que diminuiu no período t_0 - t_1 . Neste sentido é importante lembrar que cerca de $\frac{1}{4}$ da área de CA (todos os fragmentos) transformou-se no período em CB, favorecendo assim as espécies pioneiras e oportunistas. Essas espécies são favorecidas por condições de degradação florestal, tendo sua densidade aumentada, por exemplo, em florestas exploradas (Gerwing, 2002). Pode estar ocorrendo uma tendência da CA estar se tornando mais próxima em composição à CB, com aumento da importância de espécies pioneiras e oportunistas, à exceção, nesses fragmentos, das espécies de banco de sementes.

A CA nos fragmentos estudados está provavelmente localizada em trechos onde a floresta passou por transformações após o isolamento do fragmento, e que agora está se

regenerando lentamente, ou onde pequenas clareiras foram formadas e que agora estão se fechando. No entanto, é pouco provável que esta eco-unidade chegue a FM. Os cipós são favorecidos pela fragmentação (Benitez-Malvido e Martinez-Ramos, 2003), tanto quanto se beneficiam por perturbações em geral (DeWalt et al., 2000; Laurance et al. 2001; Pérez-Salicrup et al., 2001; Schnitzer e Bongers, 2002; Web, 1958), e ocupam densamente o dossel dos trechos de CA, assim como o seu subosque. Como as lianas podem afetar negativamente o crescimento e a sobrevivência de espécies arbóreas (Clark e Clark, 1990; Putz, 1980; Putz e Halbrook, 1991; Dillenburg et al., 1995; Pérez-Salicrup e Barker, 2000), parece ser pouco provável que a CA, mesmo com as taxas de recrutamento e crescimento observadas, possa se transformar em FM.

O desenvolvimento da CA em FM poderia ocorrer pelo crescimento de árvores acima do emaranhado de lianas que domina o dossel, fazendo com que o dossel ficasse mais alto e mais fechado, causando talvez uma diminuição da densidade de lianas no dossel. O aumento em densidade e área basal de espécies arbóreas sugere que isso possa estar ocorrendo, ainda que de uma maneira lenta e limitada. Somente 0,61% das frações de CA se transformaram em FM no período t_0 - t_1 . Parece que, pelo menos na escala de tempo deste estudo, todo o desenvolvimento de CA em FM teria se dado por crescimento lateral de árvores em FM sobre áreas de CA. Por outro lado, a degradação da CA para CB é muito mais comum, tendo acontecido com cerca de $\frac{1}{4}$ da área de CA. Esta transformação provavelmente ocorre pela morte de árvores adultas, que pode ocorrer em taxas maiores em fragmentos (Nascimento e Laurance, 2004) e sob intensa competição com lianas (Phillips et al., 2005), deixando mais espaço disponível para estas, que por sua vez impedirão a regeneração de espécies arbóreas (Horvitz e Koop, 2001) e conseqüente fechamento da vegetação.

3. DINÂMICA DO BAMBUZAL

A maior parte dos trechos de Bambuzal (BB) morreu entre t_0 e t_1 , provavelmente após evento reprodutivo, já que o grupo é monospérmico (Guilherme e Ressel, 2001). A área original de BB transformou-se principalmente em CB (50,6%) e CA (41,9%), e apenas 7,5% da sua área original permaneceu como BB. O BB, conseqüentemente, mostrou as maiores taxas de recrutamento, de aumento de AB, e aumento de densidade quase tão alto quanto a CB, o que explica a grande taxa de alteração de BB para CA. A composição florística, que já era em t_0 dominada por espécies pioneiras e oportunistas, mostra aumento na importância dessas espécies, inclusive com espécies de banco de sementes. Aparentemente alguns trechos de BB foram invadidos rapidamente por lianas, provocando a transformação de grande parte

dos trechos em CB. Cerca de 2% da área original de BB foi ainda encontrada em t_1 como clareiras, áreas abertas não dominadas por cipós.

O BB foi a única eco-unidade que mostrou desenvolvimento na estrutura, passando para uma eco-unidade mais desenvolvida (CA). No entanto BB pode ser ainda assim considerada como uma eco-unidade de desenvolvimento estagnado, mas por um período limitado de tempo. A moita de bambu provavelmente domina o ambiente onde cresce, impedindo a regeneração da vegetação arbórea, e provavelmente causando mortalidade de indivíduos jovens de espécies arbóreas. Após o momento do evento reprodutivo, no entanto, a moita morre e o local se torna propício para o desenvolvimento de vegetação florestal (Martins et al., 2004).

4. DINÂMICA DA FLORESTA MADURA

Somente 51,7% da área original de Floresta Madura (FM) permaneceu como tal, mostrando que esta eco-unidade, além de ser rara, é bastante instável nos fragmentos estudados. A maior parte da área que se transformou no período t_0 - t_1 transformou-se em CA.

As taxas de recrutamento, crescimento, aumento na AB foram as menores entre todas as eco-unidades. Esta eco-unidade mostrou ainda o maior percentual de indivíduos arbóreos com crescimento nulo. A composição florística mostrou-se dominada por espécies tolerantes à sombra, de subosque e de dossel. Assim, esta eco-unidade mostra-se bastante estável em sua dinâmica, mas pouco estável na sua capacidade de continuar como FM, mostrando que a tendência parece ser de desaparecimento nos fragmentos estudados.

CONCLUSÕES

A análise de como as eco-unidades se transformaram no período t_0 - t_1 permite avaliar a precisão do modelo apresentado por Tabanez e Viana (2000). A eco-unidade mais estável foi a CA. O desenvolvimento dessa eco-unidade para FM pode ocorrer pelo crescimento de algumas árvores para além do emaranhado de lianas presente no dossel da floresta, fazendo o dossel mais alto e mais fechado. No entanto este desenvolvimento parece ser raro na escala de tempo considerada neste estudo, já que somente 0,61% da área de CA transformou-se em FM. É provável que toda essa transformação ocorreu por meio do crescimento lateral de árvores em FM sobre áreas de CA. A transformação de FM em CA, no entanto parece ser muito mais comum, como sugerido pelo modelo.

Cerca de um quarto da área de CA transformou-se em CB no período t_0 - t_1 . Esta transformação deve ocorrer pela morte de árvores na CA, o que pode acontecer em taxas mais altas em fragmentos (Nascimento e Laurance, 2004), e sob intensa competição com lianas

(Phillips et al., 2005), deixando ainda mais espaço aberto para o crescimento de lianas e sua multiplicação, o que acarreta por sua vez maiores dificuldades para o crescimento de espécies arbóreas (Horvitz e Koop, 2001) e a regeneração florestal.

Espécies vegetais, nativas ou introduzidas, que podem prejudicar a regeneração florestal em áreas alteradas são mencionadas na literatura desde o século XIX (Saint-Hilaire, 1975). Mais recentemente este fenômeno tem sido mencionado para o interior de fragmentos florestais (Pivello e Peccinini, 2002) e mesmo em florestas contínuas. Talvez tenha chegado a hora que tenhamos que aceitar que muito dos ambientes naturais que ainda restam, não possam sobreviver sem o manejo conservacionista e a ecologia da restauração. Muito provavelmente será necessário manejarmos os fragmentos ainda existentes, para que eles possam ser significativos na sua capacidade de ajudar a preservar espécies e ambientes.

REFERÊNCIAS

- Aguilar, R. & Galleto, L.** 2004. Effects of Forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia* 138: 513-520.
- Aizen, M. A. & Feinsinger, P.** 1994. Forest fragmentation, and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 69: 544-537.
- Amador, D. B. & Viana, V. M.** 2000. Dinâmica de “capoeiras baixas” na restauração de um fragmento florestal. *Scientia Forestalis* 57: 69-85.
- Arroyo-Rodriguez, V., Aguirre, A., Benitez-Malvido, J. & Mandajuano, S.** 2007a. Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 138: 1989-206.
- Arroyo-Rodrigues, V., Mandujano, S., Benitez-Malvido, J. & Cuende-Fanton, C.** 2007b. The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rain Forest fragments. *Biotropica* 39: 760-766.
- Baez, S. & Balslev, H.** 2007. Edge effects on palm diversity in rain forest fragments in western Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 16: 2201-2211.
- Barbosa, L. M.** 2003. Seminário Temático Sobre Recuperação de Áreas Degradadas. Anais. Instituto de Botânica, São Paulo. 166p.
- Bazzaz, F. A. & Pickett, S. T. A.** 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Benitez-Malvido, J., & Martinez-Ramos, M.** 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- Brokaw, N. V. L.** 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.

- Brokaw, N. V. L.** 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75: 9-19.
- Brokaw, N. V. L. & Scheiner, S. M.** 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70: 538-541.
- Carvalho, P. E. R.** 2003. Espécies Arbóreas Brasileiras. EMBRAPA, Brasília, DF.
- Clark, D. B. & Clark, D. A.** 1990. Distribution and effects on tree growth of lianas and wood hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 6: 321-331.
- Costa, L. P., Leite, Y. L. R., Mendes, S. L. & Ditchfield, A. D.** 2005. Conservação de mamíferos no Brasil. *Megadiversidade* 1: 103-112.
- Costa, M. P. da & Mantovani, W.** 1992. Composição e estrutura de clareiras em mata mesófila na bacia de São Paulo. *Revista do Instituto Florestal* 4: 178-183.
- Denslow, J. S.** 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (suplemento especial): 47-55.
- Denslow, J. S.** 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- DeWalt, S. J., Schnitzer, S. A. & Denslow, J. S.** 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.
- Dillenburg, L. R., Teramura, A. H., Forseth, I. N. & Whigham, D. F.** 1995. Photosynthetic and biomass allocation responses of *Liquidambar styraciflua* (Hamamelidaceae) to vine competition. *American Journal of Botany* 82: 454-561.
- Ferraz, G., Russell, G. J., Stouffer, P. C., Bierregaard Jr., R. O., Pimm, S. L. & Lovejoy, T. E.** 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Science*, 100: 14069-14073.
- Forman, R. T. T. & Godron, M.** 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Franceschinelli, E. V., Vasconcelos, G. M. P., Landau, E. C., Ono, K. Y. & dos Santos, F. A. M.** 2007. The genetic diversity of *Myrciaria floribunda* (Myrtaceae) in Atlantic forest fragments of different sizes. *Journal of Tropical Ecology* 23: 361-367.
- Game, M.** 1980. Best shapes for nature reserves. *Nature* 287: 630-631.
- Gerwing, J. J.** 2002. Degradation of forest through logging and fire in eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 157: 131-141.
- Gerwing, J. J. & Farias, D. L.** 2000. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 327-335.

- Gilpin, M. E., & Soulé, M. E.** 1986. Minimum viable population: processes of species extinction. In: M. E. Soulé (ed.). Conservation Biology. Sinauer Press, Massachusetts, pp. 19-34.
- Gradwohl, J. & Greemberg, R.** 1991. Small forest reserves: making the best of a bad situation. Climatic Change. Kluwer.
- Guilherme, F. A. G. & Ressel, K.** 2001. Biologia floral e sistema de reprodução de *Merostachys riedeliana* (Poaceae: Bambusoideae). Revista Brasileira de Botânica 24: 205-211.
- Hill, J. L. & Curran, P. J.** 2003. Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. Journal of Biogeography 30: 1391-1403.
- Horvitz, C. C. & Koop, A.** 2001. Removal of nonnative vines and post-hurricane recruitment in tropical hardwood forests of Florida. Biotropica 33: 268-281.
- Järvinen, O.** 1982. Conservation of endangered plant populations: single large or several small reserves? Oikos 38: 301-307.
- Jonsson, M. T., Fraver, S., Jonsson, B. G., Dynesius, M., Rydgard, M. & Esseen, P. A.** 2007. Eighteen years of tree mortality and structural changes in an experimentally fragmented Norway spruce forest. Forest Ecology and Management 242: 306-313.
- Kapos, V.** 1989. Effects of isolation on the water on the status of forest patches in the Brazilian Amazon. Journal of Tropical Ecology 5: 173-185.
- Lang, G. E. & Knight, D. H.** 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. Ecology 64, 1075-1080.
- Laurance, W. F.** 1991. Edges effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. Biological Conservation 57: 205-219
- Laurance, W. F., Laurance, S. G., Ferreira, L. V., Rankin-de-Merona, J., Gascon, C. & Lovejoy, T. E.** 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. Science 278: 1117-1118.
- Laurance, W. F., Pérez-Salicrup, D., Delamonica, P., Fearnside, P. M., D'Angelo, S., Jerozolinski, A., Pohl, L. & Lovejoy, T. E.** 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. Ecology 82: 105-116.
- Lima, F. S., Silva, I. C. da, Martins, C. S. & Valladares-Padua, C.** 2003. On the occurrence of the black lion tamarin (*Leontopithecus chrysopygus*) in Buri, São Paulo, Brazil. Neotropical Primates 11: 76-77.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O.** 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Malanson, G. & Cairns, D. M.** 1997. Effects of dispersal, population delays, and forest fragmentation on tree migration rates. Plant Ecology 131: 667-79.

- Martins, S. V. & Rodrigues, R. R.** 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic Forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 163: 51-62.
- Martins, S. V., Colletti Júnior, R., Rodrigues, R. R. & Gandolfi, S.** 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic Forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 172: 121-131.
- Masaki, T.** 2004. Effect of the shape of forest fragments on tree population dynamics. *Plant Ecology* 172: 275-286.
- Meffe, G. K., & C. R. Carroll.** 1997. Principles of conservation biology. Sinauer Associates, Massachussets.
- Metzger, J. P.** 1999. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 71: 445-463.
- Metzger, J. P.** 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a tropical fragmented landscape (S.E. Brazil). *Ecological Applications* 10: 1147-1161.
- Metzger, J. P.** 2003. Como restaurar a conectividade de paisagens fragmentadas? *In*: P. Y. Kageyama, R. E. de Oliveira, L. F. D. de Moraes, V. L. Engel, F. B. Gandara (eds). Restauração ecológica de ecossistemas naturais. Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas e Florestais, Botucatu, pp. 51-76.
- Moore, A. & C. Orzábal.** 1988. Manual de planificación de sistemas nacionales de áreas silvestres protegidas em America Latina. Oficina de la FAO para America Latina e Caribe, Santiago. 137p.
- Murcia, C.** 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Nascimento, H. E. M., Andrade, A. C. S., Camargo, J. L. C., Laurance, W. F., Laurance, S. G. & Ribeiro, J. E. L.** 2006. Effects of the surrounding matrix on tree recruitment in Amazonian Forest fragments. *Conservation Biology* 20: 853-860.
- Nascimento, H. E. M. & Laurance, W. F.** 2004. Biomass dynamics in Amazonian forest fragments. *Ecological Applications* 14: S127-S138.
- Nascimento, H. E. M. & Viana, V. M.** 1999. Estrutura e dinâmica de eco-unidades em um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. *Scientia Forestalis* 55: 29-47.
- Nunes, M. F. C. & Galetti, M.** 2007. Use of fragments by blue-winged macaws (*Primolius maracana*) within a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* 16: 953-967.
- Ochoa-Gaona, S., Gonzales-Espinosa, M., Meave, J. A., Sorani-dal-Bom, V.** 2004. Effect of Forest fragmentation on the Woody flora of the highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 13: 867-884.

- Oldeman, R. A. A.** 1983. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity. *In*: S. L. Sutton, T. C. Whitmore, A. C. Chadwick (eds). Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 131-150.
- Palik, B. J. & Murphy, P. G.** 1990. Disturbance versus edge effects in sugar-maple/beech forest fragments. *Forest Ecology and Management*, 32: 187-202.
- Pérez- Salicrup, D. R. & Barker, M. G.** 2000. Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinoideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecologia* 124: 469-475.
- Pérez-Salicrup, D. R., Sork, V. L. & Putz, F. E.** 2001. Lianas end trees in Amazonian Bolivia. *Biotropica* 33: 34-37.
- Phillips, O. L., Martines, R. V., Mendoza, A. M., Baker, T. R. & Vargas, P. N.** 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology* 86: 1250-1258.
- Pither, R. & Kellman, M.** 2002. Tree species diversity in small, tropical riparian forest fragments in Belize, Central America. *Biodiversity and Conservation* 11: 1623-1636.
- Pivello, V. R. & Peccinini, A. A.** 2002. A vegetação do PEFI. *In*: C. E. de M. Bicudo, M. C. Forti & D. de C. Bicudo (orgs). Parque Estadual das Fontes do Ipiranga: uma reserva Biológica na cidade de São Paulo. Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, pp. 111-132.
- Powell, A. H. & Powell, G. V. N.** 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian fragments. *Biotropica* 19: 176-179.
- Putz, F. E.** 1980. Lianas versus trees. *Biotropica* 12: 224-225.
- Putz, F. E. & Halbrook, N. M.** 1991. Biomechanical studies of vines. *In*: F. E. Putz & H. A. Mooney (eds.). The biology of vines. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 73-97.
- Ross, K., Fox, B. J. & Fox, M. D.** 2002. Changes to plant species richness in forest fragments: fragment age, disturbance and fire history may be as important as area. *Journal of Biogeography* 29: 749-765
- Rozza, A. de F., Farah, F. T. & Rodrigues, R. R.** 2007. Ecological management of degraded forest fragments. *In*: R. R. Rodrigues & S. V. Martins (eds.), High diversity forest restoration in degraded areas. Nova Science Publishers, Hauppauge, pp. 171-196.
- Ruschel, A. R., Nodari, R. O. & Moerschbacher, B. M.** 2007. The genetic structure of *Sorocea bonplandii* in southern Brazilian forest fragments: AFLP diversity. *Silvae Genetica* 56: 51-58.
- Saint-Hilaire, A. de.** 1975. Viagem pelas províncias do Rio de Janeiro e minas Gerais. Editora Itatiaia e Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Schnitzer, S. A., Dalling, J. W. & Carson, W. P.** 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Tropical Ecology* 88: 655-666.
- Schnitzer, S. A., Parren, M. P. E. & Bongers, F.** 2004. Recruitment of lianas into logging gaps and the effects of pre-harvest climber cutting in a lowland Forest in Cameroon. *Forest Ecology and Management* 190: 87-98.
- Schnitzer, S. A. & Bongers, F.** 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 223-230.
- Shafer, M. L.** 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*, 31: 131-134.
- Skole, D. & Tucker, C.** 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: Satellite data from 1978 to 1988. *Science* 260: 1905-1910.
- Souza, L. M. F. I. de, Kageyama, P. Y. & Sebbenn, A. M.** 2004. Estrutura genética em populações fragmentadas de *Chorisia speciosa* St. Hil (Bombacaceae). *Scientia Forestalis* 65: 70-79.
- Tabanez, A. A. J.** 1995. Ecologia e manejo de ecounidades em um fragmento florestal na região de Piracicaba, SP. Tese de mestrado, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Tabanez, A. A. J. & Viana, V. M.** 2000. Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. *Biotropica* 32: 925-933.
- Tabanez, A. A. J., Viana, V. M. & Dias, A. da S.** 1997a. Consequências da fragmentação e do efeito de borda sobre a estrutura, diversidade e sustentabilidade de um fragmento de floresta de planalto de Piracicaba, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 57: 47-60.
- Tabanez, A. A. J., Viana, V. M. & Nascimento, H. E. M.** 1997b. Corte de cipós ajuda a salvar fragmentos de floresta. *Ciência Hoje* 22: 58-61.
- Toledo-Aceves, T. & Swaine, M. D.** 2007. Above- and below-ground competition between the liana *Acacia kamerunensis* and tree seedlings in contrasting light environments. *Plant Ecology* 192: 271-276.
- Van der Meer, P. J. & Bongers, F.** 1996. Patterns of tree-fall and branch-fall in a tropical rainforest in French Guiana. *Journal of Ecology* 84: 19-29.
- Vásquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincon, E., Sanches-Coronado, M. E., Huante, P., Toledo, J. R. & Barrado, V. L.** 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- Viana, V. M. & Tabanez, A. A. J.** 1996. Biology and conservation of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. In: J. Schelhas & R. Greenberg (eds). *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington DC, pp. 151-167.
- Viana, V. M., Tabanez, A. A. J. & Batista, J. L.** 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. In: W. F. Laurance & R. O. Bierregard

- (eds). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 351-365.
- Web, L. J.** 1958. Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rainforest, North Queensland. *Australian Journal of Botany* 6: 220-228.
- Whitmore, T. C.** 1975. Tropical rain forests of the far-east. Clarendon Press, Oxford.
- Williams-Linera, G.** 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.
- Young, A. & Mitchell, N.** 1994. Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation* 67: 63-72.