

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO  
CENTRO DE CIÊNCIAS DA SAÚDE  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**OS EFEITOS DE BORDA NA ESTRUTURA E DINÂMICA DA COMUNIDADE  
DE PLÂNTULAS EM UM TRECHO DE MATA ATLÂNTICA  
DO SUDESTE BRASILEIRO**

**TALITA SOARES REIS**

ORIENTADOR: FABIO RUBIO SCARANO

CO-ORIENTADOR: PABLO J. F. P. RODRIGUES

**RIO DE JANEIRO  
2008**

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos aqueles que direta ou indiretamente participaram desta importante etapa da minha formação pessoal e acadêmica. Destes, alguns eu não posso deixar de listar:

Primeiramente eu gostaria de agradecer à minha família que, embora sempre me perguntando “sobre o quê é mesmo o seu trabalho?”, sempre me admiraram e apoiaram sabendo da importância que teria para mim. Em especial aos meus pais Ana Cristina Soares Reis e José Roberto Franco Reis por todo o carinho, sacrifício e investimento na minha educação e aos meus irmãos Clara Soares Reis e Miguel Soares Reis por ‘quase’ sempre deixarem a casa mais tranquila nos meus momentos de maior concentração.

Agradeço ao meu orientador Fábio Rubio Scarano que mesmo não podendo estar tão presente quanto gostaria me ajudou com decisivas e esclarecedoras colocações.

Agradeço ainda ao meu, não menos importante, co-orientador Pablo José Francisco Pena Rodrigues (JBRJ) por todos estes quatro anos de convívio e aprendizado. Obrigada pela amizade e confiança desde a minha iniciação científica e até hoje.

Aos professores Dr. Flavio Antonio Mães dos Santos (UNICAMP) e Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos (UFRJ) por terem aceitado participar da banca.

Aos avaliadores do meu exame de qualificação, Dr. Fernando Fernandez (UFRJ) e Dr. Leandro Freitas (JBRJ), deixo aqui os meus agradecimentos pelas indispensáveis críticas e sugestões.

À pré-banca composta pelos professores Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos e Dr. Fernando Fernandez, obrigada pelas importantes correções e sugestões.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e principalmente às secretárias Márcia e Sueli por toda a ajuda e esclarecimentos.

À CAPES pela bolsa concedida e à Petrobrás pelo apoio logístico através do Programa Mata Atlântica, sem os quais não teria sido possível realizar este trabalho.

Aos colegas e amigos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro Rodolfo, Mariana, Pablinho, Jerônimo, Mariela, Monique, Lilian, Raul, Jakeline, Sebastião Neto, Vitor Hugo, Maurício e Izar e aos mais recém chegados Carol, Déborah, Fernanda e Letícia, obrigada pela divertida convivência.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia Vegetal da UFRJ André Dias, Aline Cavalcante, Aline Soares, Aline Leal, Leonardo Lignani, Amanda Ferreira, Bruno Rosado, Mário Garbin, Bel Braz e Augusto ‘chope’ pelas conversas e importantes dicas e sugestões de bibliografia.

Aos imprescindíveis técnicos de campo Seu Walter e Adilson Pintor pela eficiência e descontração nas inúmeras idas ao campo.

Aos demais amigos que abdicaram de seus dias de férias em janeiro ou julho para me ajudaram no campo seja dirigindo, medindo plântula, anotando na planilha ou coletando serapilheira: Rodolfo, Mariana, Pablinho, Michelle, Antonio, Rafael, Raul e Lilian.

Ao ‘time da serapilheira’ Mariela, Lilian e Raul, obrigada pela ajuda.

À Dona Terezinha e à todos da Pensão Capixaba pelo fundamental apoio logístico e pelas acolhidas quando foram necessárias. Seria difícil enfrentar mais um dia de campo sem a janta reforçada de vocês.

Ao Luís Henrique dos Santos Teixeira, chefe da Reserva Biológica do Tinguá, e ao IBAMA pela estrutura de alojamento e pelo bom relacionamento nestes anos em que desenvolvi meu trabalho por lá.

Aos amigos e biólogos Raquel Reis, Aline Cavalcante, Henrique Luz, Leandro Macedo, Vinícius Galvão, Antonio Aisengart, Alexandre Jaloto e Letícia Melo pelos bons momentos vividos da graduação aos dias de hoje.

Agradecimentos especiais ao biólogo Rodolfo de Abreu pelo incentivo e companheirismo principalmente nestes últimos meses. Com seu jeito divertido e ‘solucionático’ me ajudou como ninguém a concluir esta etapa.

E a todos aqueles um dia se interessem e venham a consultar este trabalho.

Obrigada!

## RESUMO

A fragmentação do hábitat constitui uma das principais ameaças à manutenção da estrutura, função e biodiversidade em florestas tropicais. Desta forma, processos envolvidos na regeneração florestal, que têm influência direta na permanência destes ecossistemas, também podem ter sido bastante modificados. Neste sentido, o presente estudo se propôs a avaliar os efeitos da fragmentação na estrutura e dinâmica da comunidade de plântulas através de uma abordagem teórico-empírica. Foram revisados os trabalhos existentes avaliando o efeito da fragmentação no processo de regeneração, dos quais foi possível constatar que as conseqüências da fragmentação sobre a regeneração são em geral negativas, porém dependentes da idade da borda, distinguindo-se entre três fases distintas: 1) fase dinâmica, 2) fase de estagnação e 3) fase de retorno. Na abordagem empírica, a comunidade de plântulas de um trecho de Mata Atlântica do sudeste brasileiro (Reserva Biológica do Tinguá) foi avaliada de julho/2005 a julho/2007 comparando-se aspectos da estrutura e dinâmica entre borda antiga (200 anos), borda recente (30 anos) e interior florestal. Avaliou-se ainda a influência de outros fatores ambientais que pudessem interagir com os efeitos de borda na determinação dos padrões da comunidade. Verificou-se que a borda exerce grande influência sobre a comunidade estudada, principalmente quanto ao tamanho das plântulas, que foi maior nas bordas. Este resultado inédito indica grande desenvolvimento do estrato de regeneração o que pode ser compreendido observando-se a estrutura da comunidade arbórea. Em concordância com outros estudos, a borda recente foi ainda mais influenciada, pois a densidade de rebrotas foi maior e o recrutamento menor nesta localidade, o que pode estar indicando maior incidência de danos físicos e menor aporte de propágulos. Além disso, a abertura do dossel e a quantidade de radiação foram maiores neste local enquanto o índice de área foliar e o acúmulo de serapilheira foram menores, sugerindo maiores níveis de perturbação no dossel. No entanto, a densidade, a mortalidade e o crescimento da comunidade de plântulas não diferiram entre os locais, mostrando que alguns parâmetros podem se estabilizar mais rapidamente ou ser influenciados por outros fatores. Conclui-se que a comunidade de plântulas do trecho de Mata Atlântica estudado está fortemente submetida aos efeitos de borda, sendo estes mais intensos em bordas mais recentes.

## **ABSTRACT**

Habitat fragmentation represents a major threat to the maintenance of biodiversity, structure and function in tropical forests systems. In this sense, patterns involved at the species regeneration process, which maintain this ecosystem through space and time may also have been much modified. Therefore, this work aimed to evaluate the effects of forest fragmentation process on the seedling community structure and dynamics through theoretical and empiric approaches. Those studies concerned with the effects of forest fragmentation on the regeneration process were reviewed, allowing the conclusion that these effects are mostly negative, although dependent upon edge age. Three distinct moments on the regeneration process in agreement with edge age were distinguished: 1) a dynamic phase, 2) a stagnation phase and 3) a return or differential stagnation phase. In the empiric approach, seedling community of an Atlantic forest reserve in eastern Brazil were evaluated, comparing structure and dynamic parameters among three sites: an old edge (200 years), a young edge (30 years) and the forest interior. The influence of other factors, which could interact with edge effects in the seedling community patterns, was also evaluated. We verified that those edges exhibit strong influence on the community studied, in particular with seedling size variables, which were greater at the edge. This original result suggests greater development of the regeneration strata at past moments and is consistent with tree community structure. In agreement with other studies, the younger edge was mostly influenced, since resprout densities were higher and recruitment was lower at this site, indicating greater physical damage and lower seed rain. Besides, openness and radiation levels were higher at this site and leaf area index and litter mass were lower, suggesting greater levels of canopy disturbance. However, seedling density, mortality and growth did not differ among sites, showing that some parameters can stabilize rapidly or could be influenced by other factors. We conclude that seedling community at this Atlantic forest reserve is heavily affected by edge effects and that these effects are greater at younger edges.

Índice de Figuras	Pág.
A1. Mapa da localização da Reserva Biológica do Tinguá no Estado do Rio de Janeiro. Fonte: IBAMA 2006.....	4
A2. Imagem da localização e contorno da Reserva Biológica do Tinguá no Estado do Rio de Janeiro. Fonte: Google Earth 2007.....	4
A3. Distribuição da precipitação média mensal (barras) e da temperatura média mensal (linha) no período de 1970-1990 na Estação Tinguá/Inmet (Fonte: INMET, retirado de IBAMA, 2006).....	5
A4. Visualização das faixas desmatadas por onde passam os dutos subterrâneos ORBEL 1 (A) e ORBEL 2 (B) na Reserva Biológica do Tinguá - RJ.....	8
M1. Desenho esquemático da parcela de 10 x 30 m com as subdivisões retangulares de 2,5 x 5 m. Para cada coluna foi sorteado um retângulo para estabelecimento do <i>plot</i> , onde foram semestralmente monitoradas as plântulas de $1 \text{ mm} \leq \text{DAS} \leq 10 \text{ mm}$ e até 1 m de altura no período de Jul/2005 a Jul/2007.....	10
M2. Fotografias retiradas dos <i>plots</i> de plântulas de $1 \text{ mm} \leq \text{DAS} \leq 10 \text{ mm}$ e até 1 m de altura, que foram monitoradas no período de Jul/2005 a Jul/2007.....	11
2.1. Coletores de serapilheira (20 cm diâmetro) utilizados nos <i>plots</i> de 2 x 1m. As coletas foram externas aos <i>plots</i> , sendo uma em cada lado totalizando quatro amostras por <i>plot</i> .....	48
2.2. Exemplo de fotografias tiradas com lente hemisférica do tipo <i>fisheye</i> (Nikon FC-08) acoplada à máquina fotográfica Nikon modelo Coolpix 4500.....	49
2.3. Projeção das variáveis descritoras (ativas) e dos fatores ambientais (variáveis suplementares) no plano-fator 1 x 2. As variáveis descritoras da comunidade (ativas) estão em azul e os fatores ambientais (suplementares) em vermelho. <b>Variáveis descritoras:</b> densidade ('dens'), área basal ('abasal'), densidade de rebrotas ('rebrotos'), diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('folhas'), recrutamento ('recrut'), mortalidade ('mort'), crescimento em diâmetro ('cresc diâm') e crescimento em altura ('cresc alt'). <b>Fatores ambientais:</b> serapilheira fração fina ('fine'), serapilheira fração folha ('folha'), serapilheira fração galho ('galho'), abertura do dossel ('abertura'), índice de área foliar ('IAF'), radiação direta ('rad dir'), radiação difusa ('rad dif'), declividade ('decliv') e local.....	56

- 2.4.** ACP da localidade INTERIOR com a projeção das variáveis descritoras (ativas) e dos fatores ambientais (variáveis suplementares) no plano-fator 1 x 2. As variáveis descritoras da comunidade (ativas) estão em azul e os fatores ambientais (suplementares) em vermelho. **Variáveis descritoras:** densidade ('dens'), área basal ('abasal'), densidade de rebrotas ('rebrotos'), diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('folhas'), recrutamento ('recrut'), mortalidade ('mort'), crescimento em diâmetro ('cresc diâm') e crescimento em altura ('cresc alt'). **Fatores ambientais:** serapilheira fração fina ('fine'), serapilheira fração folha ('folha'), serapilheira fração galho ('galho'), abertura do dossel ('abertura'), índice de área foliar ('IAF'), radiação direta ('rad dir'), radiação difusa ('rad dif'), declividade ('decliv')..... **61**
- 2.5.** ACP da localidade ORBEL 1 com a projeção das variáveis descritoras (ativas) e dos fatores ambientais (variáveis suplementares) no plano-fator 1 x 2. As variáveis descritoras da comunidade (ativas) estão em azul e os fatores ambientais (suplementares) em vermelho. **Variáveis descritoras:** densidade ('dens'), área basal ('abasal'), densidade de rebrotas ('rebrotos'), diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('folhas'), recrutamento ('recrut'), mortalidade ('mort'), crescimento em diâmetro ('cresc diâm') e crescimento em altura ('cresc alt'). **Fatores ambientais:** serapilheira fração fina ('fine'), serapilheira fração folha ('folha'), serapilheira fração galho ('galho'), abertura do dossel ('abertura'), índice de área foliar ('IAF'), radiação direta ('rad dir'), radiação difusa ('rad dif'), declividade ('decliv')..... **65**
- 2.6.** ACP da localidade ORBEL 2 com a projeção das variáveis descritoras (ativas) e dos fatores ambientais (variáveis suplementares) no plano-fator 1 x 2. As variáveis descritoras da comunidade (ativas) estão em azul e os fatores ambientais (suplementares) em vermelho. **Variáveis descritoras:** densidade ('dens'), área basal ('abasal'), densidade de rebrotas ('rebrotos'), diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('folhas'), recrutamento ('recrut'), mortalidade ('mort'), crescimento em diâmetro ('cresc diâm') e crescimento em altura ('cresc alt'). **Fatores ambientais:** serapilheira fração fina ('fine'), serapilheira fração folha ('folha'), serapilheira fração galho ('galho'), abertura do dossel ('abertura'), índice de área foliar ('IAF'), radiação direta ('rad dir'), radiação difusa ('rad dif'), declividade ('decliv')..... **69**
- 2.7.** Declividade média dos *plots* em cada local. Todas as três localidades diferem significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ )..... **71**
- 2.8.** Frequência de *plots* nas categorias de declividade (plano, inclinado, íngreme e muito íngreme) em cada localidade estudada (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2)..... **72**
- 2.9.** Estoque total de serapilheira ( $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$ ) nas três localidades estudadas. Barras verticais representam os desvios padrão. As médias das respectivas localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ )..... **73**

**Índice de Figuras (continuação)****Pág.**

- 2.10.** Estoque das frações de serapilheira coletada nas três localidades estudadas. Barras verticais representam os desvios padrão. As médias das respectivas localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ )..... **73**
- 2.11.** Percentual de abertura do dossel (A) e índice de área foliar (B) das três localidades na Reserva Biológica do Tinguá - RJ. Barras verticais representam os desvios padrão. As médias das respectivas localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ )..... **75**
- 2.12.** Radiação direta, difusa e total ( $\text{mol.m}^{-2}$ ) sob o dossel por dia em cada local. As médias das respectivas localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ )..... **76**
- 3.1.** Densidade média ( $\text{indiv.m}^{-2}$ ) nas três localidades durante os dois anos de estudo. Barras verticais representam os desvios padrão. (\*) indicam diferença significativa entre as localidades ( $p < 0,05$ ) verificada pela ANOVA *two-way*..... **98**
- 3.2.** Densidade média ( $\text{indiv.m}^{-2}$ ) em janeiro (A) e julho (B) de 2007. As localidades seguidas pela mesma letra não diferiram significativamente ( $p < 0,05$ ). Para a ANOVA os dados foram transformados em  $\log(x+1)$ ..... **98**
- 3.3.** Relação entre densidade de plântulas por *plot* em julho de 2007 e declividade em cada uma das localidades da área de estudo..... **99**
- 3.4.** Área basal média  $\text{m}^{-2}$  ao longo de dois anos de estudo nas três localidades. Barras verticais representam os desvios padrão. (\*) indicam diferença significativa entre as localidades ( $p < 0,05$ )..... **100**
- 3.5.** Área Basal média ( $\text{mm}^2.\text{m}^{-2}$ ) em Jul/07. As localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ). Para ANOVA os dados foram transformados em  $\log(x + 1)$ ..... **100**
- 3.6.** Densidade média de rebrotas por parcela ( $12 \text{ m}^2$ ) considerando o intervalo total de 2 anos. As localidades seguidas pela mesma letra não diferiram significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ )..... **101**
- 3.7.** Distribuição de abundância absoluta (A) e relativa (B) dos indivíduos nas classes de altura 1 ( $<20$ ), 2 (20,40], 3 (40,60], 4 (60,80] e 5 (80,100] para cada localidade (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2) em cada medição (Jul/05, Jan/06, Jul/06, Jan/07 e Jul/07)..... **105**

- 3.8.** Distribuição de abundância absoluta (A) e relativa (B) dos indivíduos nas classes de diâmetro (mm): [1,2], (2,4], (4,6], (6,8] e (8,10] para cada localidade (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2) em cada medição (Jul/05, Jan/06, Jul/06, Jan/07 e Jul/07)..... **106**
- 3.9.** Percentual de sobrevivência das plântulas para cada coorte (Jul/05, Jan/06, Jul/06, Jan/07 e Jul/07) nas três localidades estudadas (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2)..... **109**
- 3.10.** Variações temporais (julho 2005 - julho 2007) na densidade ( $\text{indiv.m}^{-2}$ ), recrutamento e mortalidade de plântulas ( $1 \text{ mm} < \text{DAS} < 10 \text{ mm}$ ) das localidades Interior, Orbel 1 e Orbel 2. Os pontos correspondem às médias e as barras verticais aos desvios padrão..... **112**
- 3.11.** Percentual de coeficiente de variação temporais dos 60 plots de cada localidade (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2) nas categorias baixo ( $\text{CV} \leq 30\%$ ), médio ( $30\% < \text{CV} \leq 40\%$ ), alto ( $40\% < \text{CV} \leq 50\%$ ) e muito alto ( $\text{CV} > 50\%$ )..... **113**
- 3.12.** Comparações das taxas de mortalidade anual (%) entre as três localidades (A) e entre os quatro intervalos de medição (B). As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ). As análises foram realizadas com os dados transformados para o arcoseno, porém nesta representação gráfica foram utilizados os dados originais ou não transformados..... **115**
- 3.13.** Percentual de sobrevivência das coortes 2 - 4 (A) e original (multi-idades) (B) de plântulas nas três localidades estudadas durante o intervalo de estudo..... **116**
- 3.14.** Comparações das taxas de recrutamento anual (%) entre as três localidades (A) e entre os quatro intervalos de medição (B). As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ). As análises foram realizadas com os dados transformados para o arcoseno, porém nesta representação gráfica foram utilizados os dados originais ou não transformados..... **118**
- 3.15.** Comparações das taxas de *turnover* anual (%) entre as três localidades (A) e entre os quatro intervalos de medição (B). As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ). As análises foram realizadas com os dados transformados para o arcoseno, porém nesta representação gráfica foram utilizados os dados originais ou não transformados..... **120**
- 3.16.** Taxa de crescimento anual em altura e diâmetro para cada intervalo ( $t=0,5$  ano) durante todo o período de estudo (2 anos) nas três localidades: borda recente (ORBEL 2), borda antiga (ORBEL 1) e interior..... **121**

**Índice de Figuras (continuação)****Pág.**

- 3.17.** Taxas de crescimento anual positivo, negativo e total em altura para cada intervalo ( $t=0,5$  ano) durante o período de estudo nas três localidades: INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2. As barras verticais representam os desvios padrão e as localidades seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente ( $p<0,05$ )..... **124**
- 3.18.** Taxas de crescimento anual positivo, negativo e total em diâmetro para cada intervalo ( $t=0,5$  ano) durante o período de estudo nas três localidades: INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2. As barras verticais representam os desvios padrão e as localidades seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente ( $p<0,05$ )..... **125**

<b>M1.</b> Caracterização das três localidades de estudo na Reserva Biológica do Tinguá (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2) utilizando a amplitude de variação altitudinal e parâmetros da comunidade arbórea (DAP > 10 cm). Fonte: Rodrigues, <i>dados não publicados</i> .....	<b>9</b>
<b>1.1.</b> Sumário dos padrões encontrados para cada um dos sub-temas (fenologia, polinização, germinação de sementes, dispersão de sementes, predação de sementes e frutos, densidade, riqueza, recrutamento, mortalidade e crescimento de plântulas e dano biótico) e seus respectivos dados de espécie, critério de inclusão, hábitat ou região geográfica, observações de idade e tamanho da borda ou fragmento e referência bibliográfica. Referências marcadas com (*) correspondem a estudos realizados fora da Região Tropical.....	<b>37</b>
<b>2.1.</b> Resultados da análise de componentes principais baseada numa matriz de correlação em que, dos dez componentes gerados, apenas os três primeiros apresentaram autovalores maiores do que 1,0, explicando o maior percentual de variância dos dados.....	<b>53</b>
<b>2.2.</b> Coordenadas (autovetores) das variáveis ativas (descritoras) e suplementares (*) nos três primeiros eixos extraídos baseados na matriz de correlações. As maiores correlações foram marcadas em negrito.....	<b>55</b>
<b>2.3.</b> Contribuição relativa de cada variável ativa (descritora) para a formação dos três componentes (eixos) extraídos na análise de componentes principais baseada em uma matriz de correlações.....	<b>56</b>
<b>2.4.</b> Matriz de correlações entre as variáveis descritoras e suplementares. Variáveis ativas descritoras da comunidade na parte superior e variáveis suplementares (fatores ambientais) na parte inferior. Correlações marcadas em negrito indicam significância estatística ( $p < 0,05$ ). Variáveis ativas: densidade, área basal, densidade de rebrotas ('rebrotos'), mortalidade, recrutamento, diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('n° de folhas'), crescimento em altura e crescimento em diâmetro. Variáveis suplementares: local, declividade, serapilheira fração fina, serapilheira fração folha, serapilheira fração galho, índice de área foliar, abertura do dossel, radiação direta e radiação difusa.....	<b>58</b>
<b>2.5.</b> Coordenadas (autovetores) das variáveis ativas (descritoras) e suplementares (*) nos dois primeiros eixos extraídos baseados na matriz de correlações da localidade INTERIOR. As maiores correlações foram marcadas em negrito.....	<b>60</b>

- 2.6.** Matriz de correlações entre as variáveis de INTERIOR. Variáveis ativas descritoras da comunidade na parte superior e variáveis suplementares (fatores ambientais) na parte inferior. Correlações marcadas em vermelho indicam significância estatística ( $p < 0,05$ ). Variáveis ativas: densidade, área basal, densidade de rebrotas ('rebrotos'), mortalidade, recrutamento, diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('n° de folhas'), crescimento em altura e crescimento em diâmetro. Variáveis suplementares: local, declividade, serapilheira fração fina, serapilheira fração folha, serapilheira fração galho, índice de área foliar, abertura do dossel, radiação direta e radiação difusa..... **62**
- 2.7.** Coordenadas (autovetores) das variáveis ativas (descritoras) e suplementares (\*) nos três primeiros eixos extraídos baseados na matriz de correlações da localidade ORBEL 1. As maiores correlações foram marcadas em negrito..... **64**
- 2.8.** Matriz de correlações entre as variáveis na localidade ORBEL 1. Variáveis ativas descritoras da comunidade na parte superior e variáveis suplementares (fatores ambientais) na parte inferior. Correlações marcadas em vermelho indicam significância estatística ( $p < 0,05$ ). Variáveis ativas: densidade, área basal, densidade de rebrotas ('rebrotos'), mortalidade, recrutamento, diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('n° de folhas'), crescimento em altura e crescimento em diâmetro. Variáveis suplementares: local, declividade, serapilheira fração fina, serapilheira fração folha, serapilheira fração galho, índice de área foliar, abertura do dossel, radiação direta e radiação difusa..... **66**
- 2.9.** Coordenadas (autovetores) das variáveis ativas (descritoras) e suplementares (\*) nos quatro primeiro eixos extraídos baseados na matriz de correlações da localidade ORBEL 2. As maiores correlações foram marcadas em negrito..... **68**
- 2.10.** Matriz de correlações entre as variáveis na localidade ORBEL 2. Variáveis ativas descritoras da comunidade na parte superior e variáveis suplementares (fatores ambientais) na parte inferior. Correlações marcadas em vermelho indicam significância estatística ( $p < 0,05$ ). Variáveis ativas: densidade, área basal, densidade de rebrotas ('rebrotos'), mortalidade, recrutamento, diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('n° de folhas'), crescimento em altura e crescimento em diâmetro. Variáveis suplementares: local, declividade, serapilheira fração fina, serapilheira fração folha, serapilheira fração galho, índice de área foliar, abertura do dossel, radiação direta e radiação difusa..... **70**
- 2.11.** Média e desvios padrão do percentual das frações de serapilheira em relação ao total de cada localidade. As frações marcadas (\*) indicam a existência de diferenças significativas. As médias das respectivas localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ )..... **74**

**2.12.** Sumário dos parâmetros ambientais avaliados nas três localidades estudadas da Reserva Biológica do Tinguá – RJ no período de agosto de 2007. IAF = Índice de área foliar..... 74

**2.13.** Sumário das ANOVAs *one-ways* para os coeficientes de variação por parcela dos parâmetros ambientais nas três localidades estudadas da Rebio Tinguá – RJ no período de agosto de 2007. IAF = Índice de área foliar..... 77

**2.14.** Matriz de correlações entre os coeficientes de variação das variáveis descritoras e ambientais. Correlações marcadas em vermelho indicam significância estatística ( $p < 0,05$ ). Variáveis descritoras: densidade, área basal, mortalidade e recrutamento. Variáveis ambientais: abertura do dossel ('abertura'), índice de área foliar ('IAF'), radiação difusa, radiação direta, serapilheira fração fina ('litter fine'), serapilheira fração folha ('litter folha'), serapilheira fração galho ('litter galho') e declividade..... 77

**3.1.** Sumário das comparações entre as comunidades de plântulas ( $1 \text{ mm} < \text{DAS} < 10 \text{ mm}$  e até 1 m de altura) nas localidades INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2 no período de Jul/05 a Jul/07 na Reserva Biológica do Tinguá - RJ. Os valores de F marcados (\*) indicam diferença significativa. As médias  $\pm$  dp seguidas pelas mesmas letras nas linhas não diferem significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ )..... 101

**3.2.** Sumário das comparações pelo teste Kolmogorov-Smirnov ( $p < 0,05$ ) das distribuições de diâmetro e altura entre as localidades para cada período. Valores marcados de 'p' (\*) indicam diferença estatística ( $p < 0,05$ )..... 103

**3.3.** Sumário das comparações pelo teste Kolmogorov-Smirnov ( $p < 0,05$ ) das distribuições de diâmetro e altura entre as medições. Para cada local, os valores de diferença máxima ( $D_{\text{máx}}$ ) estão localizados no triângulo inferior e os valores de 'p' no triângulo superior. Valores marcados de 'p' (\*) indicam diferença estatística ( $p < 0,05$ )..... 104

**Anexo I.** Tabela de dinâmica das plântulas ( $1 \text{ mm} < \text{DAS} < 10 \text{ mm}$  e até 1 m de altura) da localidade Interior (IN) nos quatro intervalos estudados: julho/2005 - janeiro/2006; janeiro/2006 - julho/2006; julho/2006 - janeiro/2007; janeiro/2007 - julho/2007. Os parâmetros analisados para cada classe diamétrica (mm) foram: **n1** - densidade no início do intervalo; **n2** - densidade no final do intervalo; **MU** - mudança ( $n_2 - n_1$ ); **NW** - indivíduos novos ou recrutados; **MO** - mortos; **Ne** - não encontrados; **SA** - saída de classe; **ENT** - entrada na classe e **Re** - indivíduos reencontrados..... 136

**Anexo II.** Tabela de dinâmica das plântulas ( $1 \text{ mm} < \text{DAS} < 10 \text{ mm}$  e até 1 m de altura) da localidade Orbel 1 (ORB1) nos quatro intervalos estudados: julho/2005 - janeiro/2006; janeiro/2006 - julho/2006; julho/2006 - janeiro/2007; janeiro/2007 - julho/2007. Os parâmetros analisados para cada classe diamétrica (mm) foram: **n1** - densidade no início do intervalo; **n2** - densidade no final do intervalo; **MU** - mudança ( $n_2 - n_1$ ); **NW** -

indivíduos novos ou recrutas; **MO** – mortos; **Ne** - não encontrados; **SA** - saída de classe; **ENT** - entrada na classe e **Re** - indivíduos reencontrados..... 137

**Anexo III.** Tabela de dinâmica das plântulas ( $1 \text{ mm} < \text{DAS} < 10 \text{ mm}$  e até 1 m de altura) da localidade Orbel 2 (ORB2) nos quatro intervalos estudados: julho/2005 - janeiro/2006; janeiro/2006 - julho/2006; julho/2006 - janeiro/2007; janeiro/2007 - julho/2007. Os parâmetros analisados para cada classe diamétrica (mm) foram: **n1** - densidade no início do intervalo; **n2** - densidade no final do intervalo; **MU** - mudança ( $n2-n1$ ); **NW** - indivíduos novos ou recrutas; **MO** – mortos; **Ne** - não encontrados; **SA** - saída de classe; **ENT** - entrada na classe e **Re** - indivíduos reencontrados..... 138

**Anexo IV.** Sumário dos parâmetros densidade, área basal, densidade de recrutas e densidade de mortos (por *plot*) e seus respectivos coeficientes de variação espacial para a comunidade de plântulas ( $1 \text{ mm} < \text{DAS} < 10 \text{ mm}$ ) da Reserva Biológica do Tinguá (RJ) nas localidades estudadas (INTERIOR, ORBEL1 e ORBEL2) durante o período de julho 2005 – julho 2007..... 139

**Anexo V.** Sumário dos testes Kruskal-Wallis das taxas de crescimento anual positiva, negativa e total em altura, diâmetro e número de folhas com as médias dos ranks para cada intervalo ( $t=0,5$  ano) entre as três localidades. As médias dos ranks seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente ( $p<0,05$ )..... 140

**Anexo VI.** Sumário das comparações entre as localidades borda antiga (ORBEL 1) e borda recente (ORBEL 2) em relação ao interior florestal quanto aos parâmetros estruturais da comunidade de plântulas ( $1 \leq \text{DAS} \leq 10 \text{ mm}$ ) na Reserva Biológica do Tinguá, RJ..... 141

**Anexo VII.** Sumário das comparações entre as localidades borda antiga (ORBEL 1) e borda recente (ORBEL 2) em relação ao interior florestal quanto aos fatores ambientais na Reserva Biológica do Tinguá, RJ..... 141

**Anexo VIII.** Sumário das comparações entre as localidades borda antiga (ORBEL 1) e borda recente (ORBEL 2) em relação ao interior florestal quanto aos parâmetros de dinâmica da comunidade de plântulas ( $1 \leq \text{DAS} \leq 10 \text{ mm}$ ) na Reserva Biológica do Tinguá, RJ..... 142

## SUMÁRIO

Pág.

<b>Apresentação.....</b>	<b>1</b>
<b>Área de estudo.....</b>	<b>3</b>
<b>Metodologia.....</b>	<b>9</b>
<b>Capítulo 1 – O efeito da fragmentação de florestas tropicais sobre a regeneração de plantas: pressupostos teóricos.....</b>	<b>12</b>
Introdução.....	13
A regeneração da floresta.....	18
A fragmentação na fase pré-dispersão.....	20
A dispersão em habitats fragmentados.....	25
A germinação e os efeitos da fragmentação.....	28
O efeito da fragmentação no estabelecimento de plântulas.....	30
Considerações finais.....	35
<b>Capítulo 2 – Efeitos de borda e fatores ambientais na estrutura e dinâmica da comunidade de plântulas em um trecho de Mata Atlântica no sudeste brasileiro... </b>	<b>42</b>
Introdução.....	43
Metodologia.....	48
Resultados.....	52
Discussão.....	78
Conclusões.....	86

<b>Capítulo 3 – Efeitos de borda na estrutura e dinâmica da comunidade de plântulas de fragmentos florestais em trecho de Mata Atlântica no sudeste brasileiro.....</b>	<b>89</b>
Introdução.....	90
Metodologia.....	93
Resultados.....	97
Discussão.....	126
Conclusões.....	135
Anexos.....	136
<b>Considerações Finais.....</b>	<b>143</b>
<b>Referências Bibliográficas.....</b>	<b>147</b>

## APRESENTAÇÃO

A fragmentação representa uma das principais ameaças à manutenção da biodiversidade de florestas tropicais (Fahrig 2003; Lewis 2006). Neste processo, em que florestas contínuas são convertidas em pequenos remanescentes florestais, os efeitos de borda desempenham um papel importante na degradação dos habitats remanescentes (Saunders *et al.* 1991; Harper *et al.* 2005; Rodrigues & Nascimento 2006). Alterações no microclima (Lovejoy *et al.* 1986; Kapos, 1989; Williams-Linera 1990a; Camargo & Kapos 1995; Didham & Lawton 1999; Pohlman *et al.* 2007) e na estrutura e dinâmica do componente arbóreo (Lovejoy *et al.* 1986; Ferreira & Laurance 1997; Ferreira *et al.* 1997; Laurance *et al.* 1998a; Laurance 2000) constituem alguns destes efeitos, que por sua vez implicam em mudanças na composição (Tabarelli *et al.* 1999; Laurance *et al.* 2006) e nas interações entre as espécies (Aizen & Feinsinger 1994; Restrepo *et al.* 1999; Murren 2002; Cramer *et al.* 2007). Com isso, é provável que os processos de regeneração das florestas, responsáveis pela manutenção destes ecossistemas, também sejam alterados.

Avaliações do estrato de regeneração de plântulas em ambientes fragmentados já sugerem mudanças nos padrões e processos naturais envolvidos (Williams-Linera 1990b; Turton & Freiburger 1997; Benítez-Malvido 1998; Sizer & Tanner 1999; Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003; Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005). No entanto, plântulas são organismos extremamente sensíveis às condições do ambiente e, portanto, sofrem influência de diversos fatores atuando em diferentes escalas, tanto espaciais quanto temporais (Harper 1977). Desta forma, em estudos sobre o estrato de plântulas, o estabelecimento de relações de causa e efeito é muito complexo dado à diversidade de fatores que interagem. Sendo assim, no presente estudo procurou-se

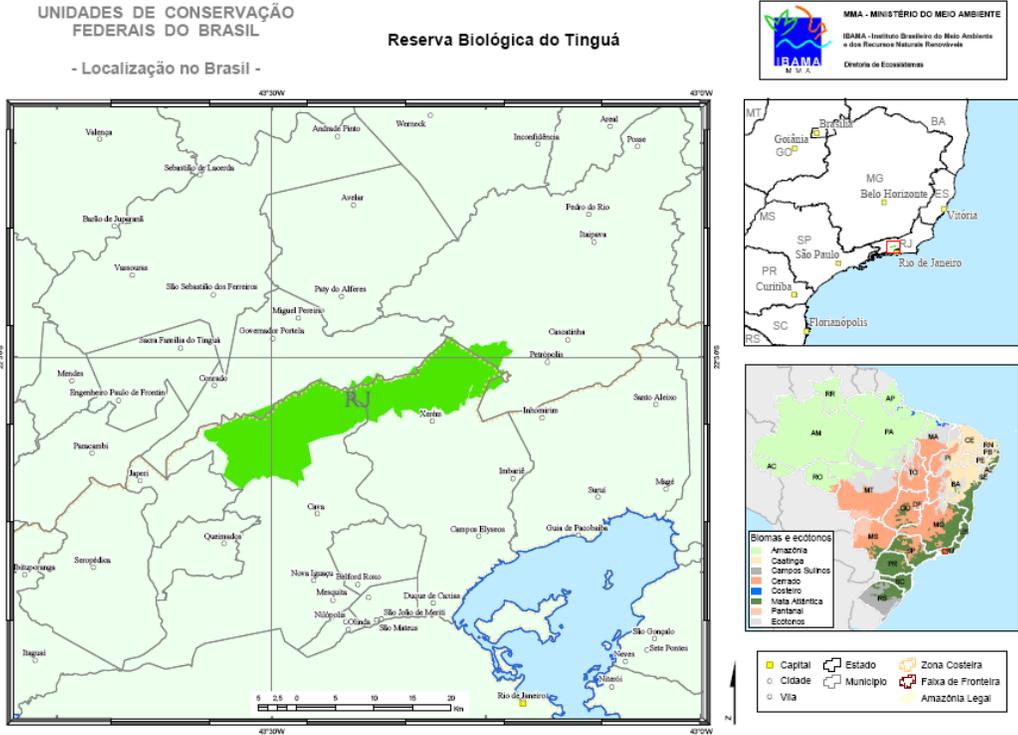
avaliar a comunidade de plântulas em um trecho da Mata Atlântica fragmentada durante um período de dois anos de forma a detectar processos e padrões e suas possíveis interações com fatores ambientais e com os efeitos de borda.

No capítulo 1, a proposta foi avaliar, através de uma revisão bibliográfica, as mudanças nos padrões de regeneração de florestas tropicais fragmentadas considerando os múltiplos aspectos deste processo dada a importância destes habitats na configuração da paisagem atual. Tendo este arcabouço teórico como ponto de partida, os capítulos seguintes trazem uma abordagem experimental do tema baseando-se na estrutura e dinâmica de dois anos das comunidades de plântulas em locais de borda e interior em trecho de floresta atlântica do sudeste brasileiro. No capítulo 2, realizou-se uma avaliação mais exploratória em que primeiramente foram evidenciadas as correlações entre a comunidade de plântulas e os fatores ambientais, incluindo-se o efeito de borda, a declividade, a estrutura do dossel e a serapilheira. Além disso, buscou-se avaliar possíveis interações entre estes fatores, tendo em vista relatos sobre inter-relações dos mesmos, principalmente sobre a influência da borda na estrutura do dossel e na serapilheira (Sizer *et al.* 2000; Feeley 2004; Portela & Santos 2007; Iguatemy 2008). Por último, no capítulo 3, as comparações entre as variáveis da comunidade nos locais de borda e interior confirmam ou não os padrões e relações sugeridas nos capítulos 1 e 2.

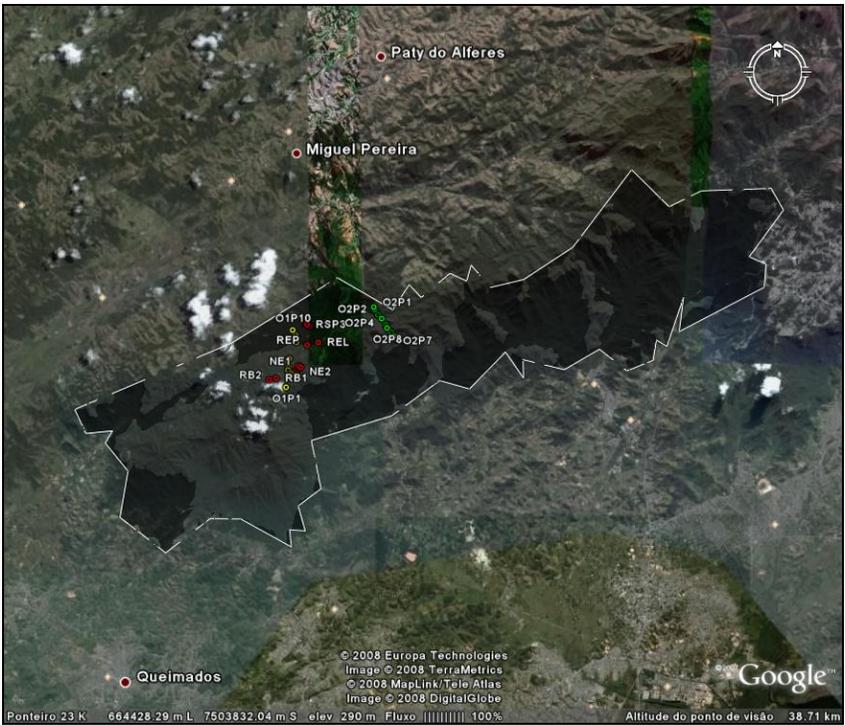
## ÁREA DE ESTUDO

A Reserva Biológica do Tinguá é uma Unidade de Conservação federal de proteção integral localizada no Estado do Rio de Janeiro no limite norte da Baixada Fluminense (Figuras 1 e 2). Situada entre as coordenadas geográficas 22°22'20"S e 22°45'00"S e 43°40'00"W e 43°05'40"W, a reserva abrange parte dos municípios de Nova Iguaçu (55,14%), Duque de Caxias (37,44%), Petrópolis (4,26%) e Miguel Pereira (3,16%), sendo a sede administrativa estabelecida no município de Nova Iguaçu (IBAMA 2006).

Criada em 1989 (decreto n° 97.780), esta UC abriga um dos maiores remanescentes de Mata Atlântica do Estado com uma área de 26.260 ha e 120 km de perímetro, fazendo parte do Corredor de Biodiversidade da Serra do Mar (IBAMA 2006). Caracteriza-se pelo seu bom estado de preservação que se deve principalmente à presença de nascentes que abastecem o sistema de águas do Estado, correspondendo atualmente a uma das únicas porções ainda florestadas da Baixada Fluminense (JBRJ 2002). Trata-se, portanto, de uma Unidade de Conservação estratégica, tanto sob o ponto de vista socioeconômico quanto ecológico.

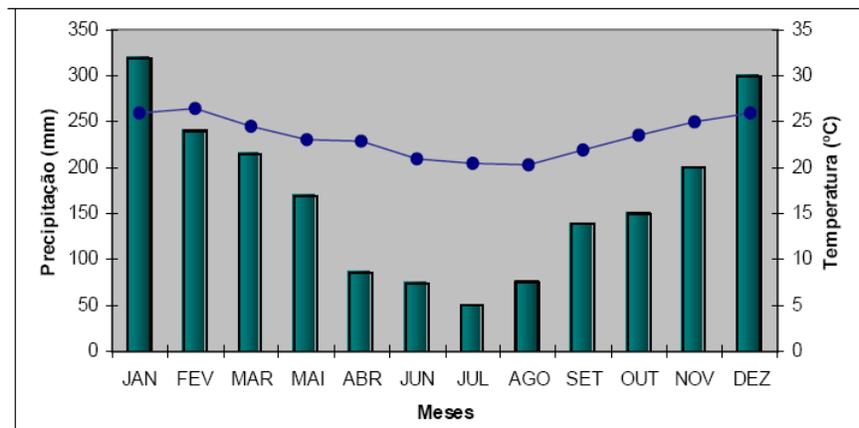


**Figura 1.** Mapa da localização da Reserva Biológica do Tinguá no Estado do Rio de Janeiro. Fonte: IBAMA 2006.



**Figura 2.** Imagem da localização e contorno da Reserva Biológica do Tinguá no Estado do Rio de Janeiro. Fonte: Google Earth 2007.

O clima da região é do tipo Cwb de Köppen, que corresponde ao tropical de altitude. Apresenta verões chuvosos com precipitações mensais abundantes entre 200 mm e 300 mm e invernos secos com estiagens e máximas mensais de 50 mm, sendo que nos pontos mais altos a estação seca é pouco pronunciada (IBAMA 2006). A temperatura média anual varia de 13 a 23°C com pluviosidade média entre 1.500 mm e 2.600 mm. (IBAMA 2006). A estação meteorológica Tinguá, localizada dentro da Rebio, porém atualmente desativada, registrou (1970-1990) um padrão de precipitação semelhante ao da região (Figura 3). A estação seca concentra-se entre abril e agosto e a chuvosa entre dezembro e janeiro. A média da temperatura se mantém entre 20 e 26°C e a precipitação total frequentemente ultrapassa 2.000 mm ao ano.



**Figura 3.** Distribuição da precipitação média mensal (barras) e da temperatura média mensal (linha) no período de 1970-1990 na Estação Tinguá/Inmet (Fonte: INMET, retirado de IBAMA 2006)

O relevo, de modo geral, é bastante acidentado com escarpas sulcadas por rios torrenciais. Destaca-se topograficamente na escarpa da Serra do Mar o Maciço do Tinguá, alcançando 1.600 m de altitude. Este maciço contém nascentes de importantes drenagens das bacias das baías de Guanabara e de Sepetiba. Os solos da reserva são

basicamente de três tipos: latossolos (latossolo vermelho-amarelo álico), cambissolos e neossolos ou neossolos litólicos (solos litólicos álicos; IBAMA 2006).

Na classificação fitogeográfica a Reserva Biológica do Tinguá caracteriza-se como Floresta Ombrófila Densa (IBGE 1992), enquanto na classificação fisionômico-florística, segundo Veloso *et al.* (1991), três formações são reconhecidas: Floresta Submontana, Floresta Montana e Floresta Altomontana, sendo a maior parte ocupada por florestas do tipo Montana (IBAMA 2006). A vegetação é predominantemente florestal, com a exceção de formações campestres pouco acessíveis, como no topo do Pico do Tinguá (1.600 m), onde predominam afloramentos rochosos e solos muito rasos. Nas formações florestais o ambiente pode ser caracterizado como sombrio e úmido, com árvores que formam dosséis de 25 m e emergentes que atingem até 40 m. O sub-bosque é denso e diversificado com muitos arbustos e ervas além de elevada riqueza de epífitas e trepadeiras (IBAMA 2006)

As famílias de espécies arbóreas mais bem representadas em número de espécies são Rubiaceae, Fabaceae, Myrtaceae e Lauraceae (Braz *et al.* 1994). Já em termos de Valor de Importância (VI), Rodrigues (1996) trabalhando em um trecho de mata de encosta destacou as famílias Rubiaceae (11%), Arecaceae (9,49%), Lauraceae (8,61%), Nyctaginaceae (8,32%) e Euphorbiaceae (6,5%).

De uma forma geral, a vegetação da Reserva Biológica do Tinguá apresenta-se bastante preservada, entretanto, é possível observar algumas atividades conflitantes, tais como a exploração de palmito (*Euterpe edulis* Mart.) (Melo *et al.* 2006), a ação constante de caçadores e a visitação intensa da população local que busca a reserva como área de lazer, principalmente nas áreas de mananciais hídricos. A interferência antrópica na

reserva inclui ainda empreendimentos como linhas de transmissão, pontos de captação de água, estradas e dutos para transporte de material combustível, como mencionado anteriormente. Estes dutos da Petrobras, que atravessam a reserva, são denominados ORBEL 1 e ORBEL 2 (Oleodutos Rio-Belo Horizonte 1 e 2, respectivamente; Figura 4) e transferem produtos da Refinaria de Duque de Caxias para Belo Horizonte. São dutos subterrâneos que formam duas faixas desmatadas de cerca de 20 m de largura. ORBEL 1 foi implantado na década de 60 sob uma antiga estrada (Estrada do Comércio; Custódio 2007) datada do começo do século XIX e, desta forma, constitui uma borda de mata de quase 200 anos. Já ORBEL 2 foi implantado recentemente, no início da década de 80, e corresponde a uma borda com apenas 30 anos aproximadamente (Souza 2003). A manutenção destas faixas desmatadas é periódica, não havendo, portanto, crescimento de qualquer vegetação não herbácea para que os dutos, não muito profundos, não sejam danificados pelas raízes das plantas de maior porte.



**Figura 4.** Visualização das faixas desmatadas por onde passam os dutos subterrâneos ORBEL 1 (A) e ORBEL 2 (B) na Reserva Biológica do Tinguá - RJ.

## MÉTODOS

### Desenho amostral

Parcelas permanentes de monitoramento da vegetação foram estabelecidas em três localidades distintas dentro da reserva. Duas destas localidades são de borda de oleoduto, sendo uma antiga, de aproximadamente 200 anos (ORBEL1), e uma recente, com 30 anos (ORBEL2). A terceira localidade é de interior florestal (INTERIOR), distante pelo menos 400m das bordas e considerada como “controle” no desenho experimental. Em cada uma destas localidades dez parcelas retangulares de 10 x 30 metros (0,03 ha cada) foram implantadas, totalizando trinta parcelas (0,9 ha). Nas localidades de borda as parcelas foram posicionadas paralelamente à borda e a uma distância de no máximo 5 metros deste limite abrupto. Em todas as três localidades as parcelas foram alocadas em trecho de floresta montana (500-1000 metros) na faixa altimétrica entre 730 e 903 metros (Tabela 1).

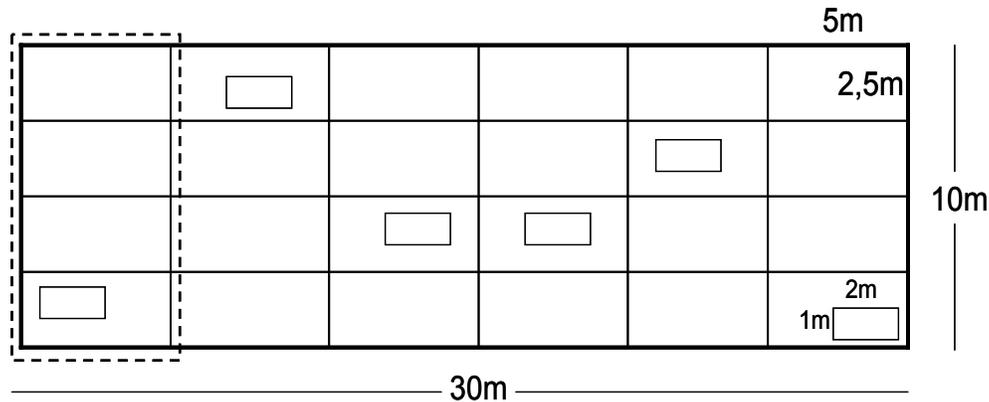
**Tabela 1.** Caracterização das três localidades de estudo na Reserva Biológica do Tinguá (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2) utilizando parâmetros estruturais da comunidade arbórea (DAP  $\geq$  10 cm). Fonte: Rodrigues, *dados não publicados*.

Árvores (DAP $\geq$ 10 cm)	INTERIOR <i>média <math>\pm</math> dp</i>	ORBEL 1 <i>média <math>\pm</math> dp</i>	ORBEL 2 <i>média <math>\pm</math> dp</i>	ANOVA
Densidade de vivos (indiv.ha <sup>-1</sup> )	54,3 $\pm$ 8,2 <b>b</b>	64,7 $\pm$ 10,3 <b>ab</b>	68,2 $\pm$ 12,6 <b>a</b>	F <sub>2,27</sub> = 4,67, p = 0,018
Densidade de mortos (indiv.ha <sup>-1</sup> )*	31,2 $\pm$ 6,02 <b>b</b>	44,7 $\pm$ 5,9 <b>b</b>	66,6 $\pm$ 20,2 <b>a</b>	F <sub>2,27</sub> = 10,10, p = 0,002
Área basal de vivos (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	1,57 $\pm$ 0,3	1,58 $\pm$ 0,3	1,39 $\pm$ 0,3	F <sub>2,27</sub> = 0,87, p = 0,430
Área basal de mortos (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )*	1,26 $\pm$ 0,2 <b>c</b>	2,27 $\pm$ 0,6 <b>b</b>	3,22 $\pm$ 0,6 <b>a</b>	F <sub>2,27</sub> = 18,06, p = 0,000
Altura média dos indivíduos (m)	11,54 $\pm$ 6,53 <b>a</b>	11,16 $\pm$ 5,34 <b>a</b>	9,59 $\pm$ 4,86 <b>b</b>	F <sub>2,27</sub> = 19,34; p = 0,000

\* Indivíduos mortos em pé

Para o estudo dos indivíduos pequenos (1 mm  $\leq$  DAS  $\leq$  10 mm e até 1 m de altura, aqui denominados de plântulas), cada parcela de 10 x 30 m foi subdividida em 24 retângulos (4 linhas x 6 colunas) de 2,5 x 5,0 m cada. Foi sorteado um retângulo por

coluna para o estabelecimento do *plot*, unidade amostral de 2 x 1 m, totalizando para cada parcela 6 *plots* aleatorizados de forma estratificada ( $12\text{m}^2 \cdot \text{parcela}^{-1}$ ) (Figura 5). Logo, o  $n$  amostral foi de 60 *plots*/localidade, totalizando 180 *plots* ( $360 \text{m}^2$ ). No entanto, em função da dependência espacial entre os *plots* dentro de uma parcela, temos somente 30 grupos independentes (parcelas) de 6 *plots* cada.



**Figura 1.** Desenho esquemático da parcela de 10 x 30 m com as subdivisões retangulares de 2,5 x 5 m. Para cada coluna foi sorteado um retângulo para estabelecimento do *plot*, onde foram semestralmente monitoradas as plântulas de  $1 \text{mm} \leq \text{DAS} \leq 10 \text{mm}$  e até 1 m de altura no período de Jul/2005 a Jul/2007.

### Amostragem das plântulas

Em cada *plot*, as plântulas de indivíduos arbóreos com diâmetro à altura do solo (DAS) de 1 a 10 mm e até 100 cm de altura foram marcadas. A identificação dos indivíduos arbóreos contou com o auxílio de um técnico de campo e observações de características morfológicas e estruturais das plântulas. A marcação destes indivíduos foi realizada com placas numeradas envoltas por arame galvanizado, de maneira que a ponta dos arames pudesse ser fincada ao solo evitando que as placas fossem carregadas pela água da chuva ou por animais. Dados de altura (cm), DAS (mm), número de folhas, e dados qualitativos como a presença de rebrota foram coletados de julho de 2005 a julho de

2007. O dado de presença de rebrota foi utilizado como uma medida indireta do dano físico sofrido pelas plântulas.

As remedições foram realizadas em intervalos semestrais, quando foram quantificados os indivíduos novos (recrutas) e os indivíduos mortos. Quando uma placa era encontrada sem a plântula correspondente ou quando o indivíduo já estava sem folhas e com a haste completamente seca, a plântula era considerada morta. Em casos como este, a placa era mantida no *plot* até a possibilidade da plântula rebrotar ser descartada.

Desta forma, foi efetuado o acompanhamento das plântulas ao longo de dois anos totalizando cinco campanhas de medição (Jul/05, Jan/06, Jul/06, Jan/07 e Jul/07) e quatro intervalos de dinâmica.



**Figura 2.** Fotografias retiradas dos *plots* de plântulas de  $1 \text{ mm} \leq \text{DAS} \leq 10 \text{ mm}$  e até 1 m de altura, que foram monitoradas no período de Jul/2005 a Jul/2007.

## **CAPÍTULO 1**

# **OS EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO DE FLORESTAS TROPICAIS SOBRE A REGENERAÇÃO DE PLANTAS: PRESSUPOSTOS TEÓRICOS**

## 1.1. INTRODUÇÃO

Florestas tropicais são ecossistemas reconhecidamente ricos em diversidade biológica, com elevado grau de complexidade, sobretudo no que se refere à heterogeneidade de habitats e microhabitats (Whitmore 1991; Begon *et al.* 2006). Isto permite a coexistência de muitas espécies da fauna e da flora, assim como uma intrincada rede de inter-relações. Os mecanismos que mantêm esta diversidade têm sido foco de muitos estudos (Grubb 1977; Terborgh 1992; Wright 2002). Atualmente também é reconhecido o importante papel dos distúrbios naturais na dinâmica dos ecossistemas (Denslow 1980, 1987; Hartshorn 1980; Brokaw 1985, 2000). Nas florestas tropicais a formação de mosaicos compostos por clareiras, florestas em construção e florestas maduras é em grande parte responsável pela variação estrutural encontrada e pela permanência de muitas das espécies no sistema (Watt 1947). Além disso, na hipótese de nicho de regeneração de Grubb (1977), o processo de regeneração pós-distúrbio e a amplitude das exigências ecológicas nele envolvidos são apontados como fatores mantenedores da diversidade arbórea. Espécies com exigências ecológicas similares durante a fase adulta permaneceriam coexistindo na mesma comunidade se estas apresentarem nichos de regeneração distintos. Portanto, a diversidade de espécies pode ser um reflexo da diversidade de distúrbios naturais – principalmente clareiras – no que se refere ao tamanho, forma, frequência de ocorrência e tempo de persistência (Fenner 1985). Por outro lado, segundo a hipótese de Janzen-Connell (1970) da dependência da distância e da densidade, o recrutamento e a sobrevivência de indivíduos seriam reduzidos próximo a indivíduos co-específicos, em função tanto da propagação de doenças de parentes infectados, quanto de ataque por herbívoros. Deste modo, as densidades populacionais são equilibradas a ponto de permitir a coexistência de várias espécies. Estas duas hipóteses, que tentam explicar a

manutenção da elevada diversidade arbórea nos trópicos, são em parte complementares e apontam para a importância das fases iniciais do desenvolvimento na estrutura e funcionamento da floresta.

Apesar da riqueza e importância das florestas tropicais no mundo, estas se encontram extremamente ameaçadas e são apontadas como ecossistemas prioritários para conservação (Whitmore 1997; Lewis 2006). Dentre os 25 '*biodiversity hotspots*' - regiões de concentração de espécies endêmicas submetidas a elevado grau de perda de hábitat - indicados por Myers *et al.* (2000), 15 são representadas por este hábitat. Neste contexto, as intervenções antrópicas vêm sendo acumuladas com transformações talvez irreversíveis. A escala destas varia desde as mudanças globais tais como o aumento do efeito estufa (Fearnside 2000), até transformações na paisagem e extinções locais (Turner 1996; Peres *et al.* 2006). A conversão de florestas primárias em áreas agrícolas, estradas e núcleos urbanos é responsável pela perda direta de biodiversidade. No entanto, a degradação destes ecossistemas inclui ainda perdas indiretas através de processos como a fragmentação de florestas (Terborgh 1992; Laurance & Bierregaard 1997). O desmatamento promove não só a perda de hábitat e de espécies, como também leva à disposição dos remanescentes de floresta em ilhas isoladas, sendo muitas de pequeno tamanho. Desta forma, encaminham-se os habitats naturais à sua deterioração com perdas significativas de estrutura, função e biodiversidade (Saunders *et al.* 1991; Laurance *et al.* 2002). Isso ocorre em parte porque fragmentos de hábitat muitas vezes não suportam tamanhos populacionais viáveis de determinadas espécies, levando a reduções na densidade e na variabilidade genética, podendo culminar em extinção local (Saunders *et al.* 1991; Turner 1996). A fauna de grande porte, por exemplo, é uma das primeiras a sofrer modificações com a perda de hábitat (Estrada *et al.* 1994; Turner 1996; Pires *et al.* 2006), causando alterações na

estrutura trófica com conseqüentes desbalanços nos tamanhos populacionais e prejudicando ainda mais espécies (Terborgh 1992; Terborgh *et al.* 2001).

A fragmentação é ainda mais preocupante quando são considerados os ‘efeitos de borda’, ou seja, as modificações bióticas e abióticas sofridas pelo remanescente na região próxima à matriz antrópica (Murcia 1995; Rodrigues 2006; Laurance *et al.* 2007). Em geral, quanto menor o fragmento, maiores serão a influência da matriz circundante e a distância de penetração dos efeitos de borda no fragmento (Saunders *et al.* 1991). Esta influência da matriz se reflete primeiramente nas alterações microclimáticas observadas próximo às bordas (Lovejoy *et al.* 1986; Kapos 1989; Williams-Linera 1990a; Camargo & Kapos 1995; Didham & Lawton 1999), resultantes da maior incidência de luz e penetração de ventos favorecidos pelo hábitat adjacente (Lovejoy *et al.* 1986). Posteriormente podem ser relatados incrementos na mortalidade de árvores (Lovejoy *et al.* 1986; Williams-Linera 1990a; Ferreira & Laurance 1997; Laurance *et al.* 1998b; 2003), por dessecação ou por vento, e também na frequência de formação de clareiras (Ferreira & Laurance 1997), com repercussões distintas para formas de vida e táxons variados. Por exemplo, espécies arbóreas tolerantes à sombra terão seu desenvolvimento desfavorecido em detrimento de lianas e espécies pioneiras que apresentam um melhor desempenho em condições de muita luminosidade (Tabarelli *et al.* 1999).

O cenário atual sugere que os processos e padrões naturais dos ecossistemas se encontram profundamente alterados pela fragmentação e perda de habitats. Neste sentido, os processos envolvidos na regeneração de florestas tropicais, que têm influência direta na permanência destes ecossistemas no espaço e no tempo, também podem ter sido muito modificados. A queda de uma árvore, seja por fatores externos (*e.g.* distúrbio por vento), ou internos (*e.g.* senescência), abre espaço para que novos indivíduos se estabeleçam,

mantendo contínua a dinâmica da vegetação. No entanto, florestas reduzidas a fragmentos isolados são caracteristicamente mais dinâmicas do que florestas contínuas (Laurance *et al.* 1998b; Laurance 2002). Isso se deve à maior atuação de fatores estocásticos ambientais e de fatores externos, ou seja, a influência da matriz circundante. Segundo Laurance (2002), este hiper-dinamismo implica em aceleração dos processos envolvidos, com conseqüências para o regime de distúrbios, taxas de recrutamento e mortalidade, flutuações populacionais, extinção de espécies, taxa de ‘substituição’ (*turnover*), e também para o ritmo dos ciclos biogeoquímicos.

Da mesma forma, é possível que o processo de regeneração, estreitamente relacionado ao regime de distúrbios, também sofra uma dinamização em ambientes fragmentados, sendo esta restrita aos primeiros anos após o isolamento. Sendo assim, o efeito da fragmentação na regeneração das espécies poderia compreender três momentos distintos: 1) fase dinâmica, 2) fase de estagnação e, 3) fase retorno ou de estagnação diferencial. Neste primeiro momento, a criação da borda proporciona aumento na oferta de um dos recursos mais limitantes, a luz, favorecendo o recrutamento e o crescimento de diversas espécies (Williams-Linera 1990b; Sizer & Tanner 1999). Ao mesmo tempo, temperaturas elevadas e umidade do solo e do ar reduzidas ocasionam incrementos nas taxas de mortalidade de plântulas (Williams-Linera 1990b). Estes primeiros anos constituem, portanto, a fase hiper-dinâmica do processo de regeneração, quando ocorre rápida substituição de indivíduos e espécies. Posteriormente, na medida em que a borda ‘envelhece’, uma densa camada de vegetação, formada principalmente pela proliferação de lianas e de vegetação secundária, atua de modo a tamponar as alterações microclimáticas (Williams-Linera 1990b; Matlack 1994; Kapos *et al.* 1997). Com isso, cria-se um cenário no qual é desestimulada a regeneração em função da baixa disponibilidade de luz, da

elevada competição por recursos e da baixa disponibilidade de propágulos. Esta última se daria tanto pela morte de árvores mais fecundas (Laurance 2000; Laurance *et al.* 2003), quanto pela ausência da fauna de vetores polinizadores e dispersores (Aizen & Feinsinger 1994a, b; Galetti *et al.* 2006; Melo *et al.* 2006; Cramer *et al.* 2007). Esta fase então se caracteriza por uma estagnação do processo de regeneração. A duração de cada fase é extremamente variável, indo de alguns meses a muitos anos, dependendo das peculiaridades de cada ambiente, do grau de distúrbio quando do momento do isolamento, do tipo da matriz adjacente e da forma de manejo aplicada à matriz (ver Laurance *et al.* 2007). Ao final da fase de estagnação pode existir uma tendência ao retorno dos padrões iniciais de regeneração, como mostram alguns trabalhos com bordas antigas e estáveis nas quais não foram verificadas diferenças em relação ao interior florestal (Restrepo *et al.* 1999; Lawes *et al.* 2005). No entanto, na maioria dos casos não existe tal retorno em função das profundas transformações sofridas pelo fragmento, pois o empobrecimento a que são submetidos tendenciosa a regeneração da floresta para alguns grupos de espécies em detrimento de outros (Cordeiro & Howe 2001; Melo *et al.* 2006).

As diferentes etapas ou processos que compõem a regeneração de uma floresta são afetadas de formas distintas pela fragmentação e nem sempre é possível a detecção de padrões dada a imensa variação nas metodologias utilizadas e nas respostas encontradas (Fahrig 2003). Este capítulo se propõe, através de uma revisão bibliográfica, a avaliar as mudanças nos padrões de regeneração de florestas tropicais fragmentadas, dada a importância desses habitats na configuração da paisagem atual. Tendo este arcabouço teórico como ponto de partida, os capítulos seguintes trarão uma abordagem experimental do tema baseando-se na estrutura e dinâmica das comunidades de plântulas em locais de borda e interior em trecho de floresta atlântica do sudeste brasileiro.

## 1.2. A REGENERAÇÃO DA FLORESTA

A regeneração de uma floresta pode se dar tanto via germinação de sementes quanto por rebrotamento (Harper 1977). Nesta revisão será dada ênfase à regeneração via sementes por esta contribuir em maior parte para a renovação da floresta (Fenner 1985), por ser essencial à manutenção da diversidade genética das populações de plantas (Crawley 1997), e por ser o tema de estudo desta dissertação.

O paradigma atual de regeneração florestal está centrado no papel das clareiras como desencadeadoras de novos ciclos de renovação (Denslow 1980, 1987; Hartshorn 1980; Brokaw 1985, 2000). No entanto, alguns autores se dedicam a atribuir novas perspectivas ao entendimento do processo de regeneração. Lieberman *et al.* (1989) já acreditavam que o contínuo de disponibilidade de luz e de aberturas no dossel era mais importante para a dinâmica das populações do que a dicotomia entre presença e ausência de clareiras. Da mesma forma, Montgomery & Chazdon (2001, 2002) sugeriram que o dossel fechado, por ser o microhabitat mais frequentemente encontrado por uma planta no sub-bosque - cerca de 75% da floresta - deve ser mais fortemente incluído nos estudos acerca da regeneração florestal, bem como a enorme heterogeneidade nele contida. Ainda assim, confirma-se a relevância das clareiras como uma das formas de renovação da floresta, assim como da contribuição dos estudos com clareiras para o corpo de conhecimento alcançado sobre regeneração.

Durante a regeneração via sementes, as plantas passam por diversos filtros ambientais e apenas algumas conseguem se estabelecer como indivíduos pré-reprodutivos (Fenner 1985). Dentre as fases que compõem o processo de regeneração destacam-se: pré-dispersão, dispersão, germinação e estabelecimento. Existem estudos para habitats fragmentados contemplando cada uma destas etapas (Tabela 1), porém, algumas mais

frequentemente que outras, possivelmente por questões metodológicas. Por exemplo, trabalhos que acompanham o estabelecimento de plântulas são mais facilmente delineados do que trabalhos que pretendem avaliar processos como a dispersão de sementes. Talvez pelo mesmo motivo sejam poucos os estudos que contemplam mais de uma destas fases ao mesmo tempo (*e.g.* Cordeiro & Howe 2001; Chapman *et al.* 2003). Chapman *et al.* (2003) investigaram os efeitos da fragmentação nos processos de dispersão de sementes e estabelecimento de plântulas. Similarmente, Cordeiro & Howe (2001) verificaram que a perda de agentes dispersores diminui o recrutamento de plântulas arbóreas. O maior número de trabalhos encontrados, no entanto, são voltados para os efeitos da fragmentação sobre populações e comunidades de plântulas (Williams-Linera 1990b; Benítez-Malvido 1998, 2003; Jules 1998; Sizer & Tanner 1999; Cordeiro & Howe 2001; Chapman *et al.* 2003; Tomimatsu & Ohara 2004; Bach *et al.* 2005; Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005; Lawes *et al.* 2005). Sendo assim, será dada ênfase à fase compreendida entre a germinação da semente e o estabelecimento da planta como um indivíduo independente de suas reservas, ou seja, a fase aqui denominada de ‘fase de plântula’. No entanto, nem sempre é possível detectar o momento preciso em que o indivíduo se torna independente (Kitajima & Fenner 2000; Melo *et al.* 2004), portanto, por questões práticas geralmente são adotadas alturas máximas arbitrárias para caracterizar esta etapa do ciclo de vida. Nos trabalhos aqui revisados foram adotadas alturas máximas de 50 cm até 250 cm, sendo apenas dois os trabalhos (Williams-Linera 1990b; Sizer & Tanner 1999) que consideraram os indivíduos mais bem estabelecidos (acima de 100 cm de altura), referidos como juvenis. Limites mínimos também foram utilizados, sendo estabelecidos na maioria dos casos por dificuldades na identificação de indivíduos muito pequenos.

### 1.3. A FRAGMENTAÇÃO NA FASE PRÉ-DISPERSÃO

Na fase pré-dispersão estão envolvidos todos os fatores capazes de afetar a reprodução. Em recente meta-análise, Aguilar *et al.* (2006) verificaram que o sucesso reprodutivo das espécies em habitats fragmentados é, de forma geral, negativamente afetado. De acordo com Cunningham (2000), a fragmentação tem o potencial de afetar a reprodução de muitas formas, tais como: 1) a quantidade de polinizadores, por extinções locais ou por invasões de animais da matriz; 2) a qualidade dos polinizadores, pois declínios populacionais podem afetar a qualidade genética dos mesmos; 3) o meio abiótico, por influenciar a disponibilidade de recursos para floração e frutificação, e 4) a comunidade animal, capaz de influenciar a taxa de predação de estruturas reprodutivas, tais como flores, frutos e sementes. A este último item, no entanto, não será dada atenção, pela carência de estudos sobre a predação de estruturas reprodutivas. Já a predação de sementes será considerada a seguir, na fase dispersão. Dentre as demais mudanças, as alterações no processo de polinização, seja por perdas na quantidade ou na qualidade de polinizadores, são mais freqüentemente reportadas na literatura, sugerindo uma maior influência no saldo reprodutivo. Aguilar *et al.* (2006) encontraram correlação positiva significativa entre o efeito da fragmentação na polinização e o efeito no sucesso reprodutivo.

Mudanças no meio abiótico, por outro lado, têm tido ainda caráter pouco explicativo quanto aos efeitos da fragmentação na reprodução. Isto porque o efeito da fragmentação na fenologia ainda tem recebido pouca atenção (Laurance *et al.* 2003), com poucos estudos relatando padrões inconsistentes para a comunidade (*e.g.* Cunningham 2000; Laurance *et al.* 2003). Ainda que o comportamento fenológico das espécies possa sofrer influência da fragmentação, pois são padrões intimamente relacionados com as condições climáticas, as respostas relativas aos impactos são ainda espécie-específicas. Talvez a falta de

padronização e coleta de dados em séries temporais muito curtas contribua também para essa falta de padrões gerais.

Em trabalho realizado na Austrália com a fenologia de quatro espécies arbóreas, Cunningham (2000) comparou fragmentos lineares, mais afetados pelos efeitos de borda, com fragmentos maiores não-lineares, e obteve padrões distintos para cada espécie. A produção de flores foi maior nos fragmentos lineares para duas espécies, *Senna artemisioides* (Gaudich. ex DC.) Randell e *Eremophila glabra* (R. Br.) Ostenf., enquanto a eficiência na produção de frutos (razão frutos/flores) foi maior em uma espécie (*S. artemisioides*) e menor para as três demais (*E. glabra*, *Acacia brachybotrya* Benth. e *Dianella revoluta* R. Br.). Segundo esta autora, os incrementos na produção de flores e frutos estão associados à maior disponibilidade de recursos, enquanto a menor produção de frutos observada na maioria das espécies pode ser função da diminuição na abundância ou na eficiência dos polinizadores.

Laurance *et al.* (2003), trabalhando na Amazônia, também encontraram padrões pouco elucidativos quanto à influência da fragmentação na fenologia. Ao testar o efeito da distância da borda na floração e frutificação de 14 espécies de dossel estes autores não verificaram influência marcante da fragmentação na fenologia da maioria das espécies. Em princípio era esperado um aumento na reprodução próximo às bordas em função da maior disponibilidade de energia fotossintética, entretanto, das quatro espécies que responderam à proximidade da borda, três demonstraram reduções significativas na frequência de floração e frutificação. Esse resultado foi então atribuído ao estresse fisiológico causado por elevadas temperaturas e evapotranspiração junto à borda, principalmente devido à pouca idade desta (< 5 anos), pois não tinha havido tempo suficiente que permitisse o tamponamento destes efeitos.

Portanto, a contribuição da fenologia para as mudanças dos padrões de reprodução em habitats fragmentados parece ainda pouco compreendida dada a escassez de estudos que abordam os padrões fenológicos com a perspectiva da fragmentação. Restrepo & Vargas (1999) sugeriram que processos mediados por animais são mais afetados pela fragmentação do que processos fisiológicos. No entanto, essa hipótese carece ainda de mais estudos. Além disso, é muito provável que essa diferença nas sensibilidades à fragmentação seja influenciada pela idade da borda.

Por outro lado, as alterações na comunidade de polinizadores e conseqüentemente no processo de polinização são mais estudadas no contexto da fragmentação, e sugere-se que contribuam mais para o saldo reprodutivo nestes ambientes. Por exemplo, há um crescente número de evidências sobre os efeitos deletérios da fragmentação na interação polinizador-planta (*e.g.* Jennersten 1988; Aizen & Feinsinger 1994; Jules & Rathcke 1999), assim como o de compilações teóricas sobre o tema (Renner 1996; Aguilar *et al.* 2006; Girão *et al.* 2007).

Nas florestas tropicais aproximadamente 98% - 99% das espécies de angiospermas são polinizadas por animais (Bawa 1990). Logo, modificações nas interações mutualísticas decorrentes da fragmentação podem ter profundas conseqüências para a regeneração das espécies nestes habitats. Diversos trabalhos reportam diminuições na abundância e riqueza de muitos insetos nos fragmentos e nas bordas (Aizen & Feinsinger 1994a; Powell & Powell 1987), mas a polinização também pode ser afetada indiretamente por mudança nos padrões de comportamento e de vôo (Didham *et al.* 1996). Alguns fatores que podem causar a perda de polinizadores em habitats fragmentados são: limitação de recursos tanto pelo efeito da área como por mudanças associadas aos efeitos de borda, especialização em poucas espécies de plantas-recurso e também dispersão e área de forrageamento restritas.

Powell & Powell (1987), estudando machos de abelhas euglossines na Amazônia, antes e depois do isolamento dos fragmentos, verificaram declínios populacionais, sendo estes mais marcados nos fragmentos menores. A perda destes polinizadores pode ter grandes implicações na riqueza da comunidade vegetal, uma vez que são responsáveis pela polinização de muitas espécies de orquídeas, além de representantes de outras 30 famílias de plantas tropicais, tais como Apocynaceae, Solanaceae, Bignoniaceae, Lecythidaceae, Rubiaceae, Fabaceae e Marantaceae. Em parte, esta perda pode ser compensada por uma série de forrageadores generalistas (Aizen & Feinsinger 1994b), embora a eficiência de polinização talvez não seja a mesma de um especialista submetido a um longo processo de co-evolução mutualística (Didham *et al.* 1996). No entanto, contrariando as expectativas, a espécie amazônica *Dinizia excelsa* Ducke (Fabaceae), na ausência do polinizador nativo, foi tão ou mais efetivamente polinizada pela abelha européia *Apis mellifera* nos fragmentos florestais, mostrando a multiplicidade de respostas possíveis (Dick 2001).

Estas alterações na comunidade de polinizadores se exemplificam pelas menores taxas de visitação nos fragmentos, o que resulta para as plantas em reduções no fluxo de pólen e baixas na produção de sementes em comparação com plantas polinizadas artificialmente, nas quais o número de sementes produzidas aumentava significativamente (Jennersten 1988; Jules & Rathcke 1999). Além disso, indícios de baixa frequência de visitação por polinizadores também foram reportados por Aizen & Feinsinger (1994b) em trabalho realizado no Chaco Argentino, porém sem correspondente na região tropical. Estes autores verificaram uma redução significativa na quantidade de tubos polínicos ou grãos de pólen por estigma das plantas da floresta contínua para os fragmentos na maioria das espécies estudadas.

Embora as espécies, em geral, sejam negativamente afetadas pela fragmentação quanto ao sucesso reprodutivo, este efeito é bastante heterogêneo, sendo algumas espécies mais afetadas do que outras (Aguilar *et al.* 2006). Sugere-se que as espécies que apresentam características como especialização por poucos polinizadores e auto-incompatibilidade, ou seja, polinização cruzada obrigatória, sejam mais suscetíveis à fragmentação (Rathcke & Jules 1993). Estas proposições têm sido testadas (Aizen & Feinsinger 1994b; Aguilar *et al.* 2006; Girão *et al.* 2007) e confirmadas, como no caso do sistema de compatibilidade, ou negadas, como para o nível de especialização. No primeiro, apesar de Aizen & Feinsinger (1994b) não terem encontrado diferença nas respostas entre os sistemas de compatibilidade nas 16 espécies estudadas, Aguilar *et al.* (2006) verificaram ser mais negativamente afetadas as espécies auto-incompatíveis do que as auto-compatíveis. Em um ambiente fragmentado, as populações ficam isoladas e às vezes com poucos indivíduos reprodutivos e parceiros potenciais. Nesta situação, as espécies auto-incompatíveis facultativas, ou seja, que têm a capacidade de se auto-fecundarem, são menos atingidas pela fragmentação. Quanto ao nível de especialização, mesmo que tenham sido encontradas significativamente mais espécies de plantas generalistas nos fragmentos (Girão *et al.* 2007), Aguilar *et al.* (2006) constataram que tanto generalistas quanto especialistas eram igualmente afetadas de forma negativa.

Sendo assim, o sistema de compatibilidade, que diz quanto ao nível de dependência da interação mutualística, ou seja, da riqueza, abundância, comportamento e eficiência de polinizadores, é a característica mais fortemente indicadora da suscetibilidade às alterações no sucesso reprodutivo (medido em termos de frutos por flor ou sementes por fruto) decorrentes da fragmentação.

#### 1.4. A DISPERSÃO EM HABITATS FRAGMENTADOS

Ainda que a reprodução seja satisfatória na quantidade de sementes produzidas, para que as plantas sejam bem sucedidas reprodutivamente é necessário que estas sementes encontrem condições minimamente adequadas à germinação e posterior desenvolvimento enquanto plântulas. Para que isso aconteça são fundamentais dois processos: a dispersão no espaço e a dispersão no tempo (Harper 1977). Neste último, mecanismos de dormência contribuem para a formação de um banco de sementes do solo à espera de fatores ambientais de disparo à germinação, como por exemplo, flutuações de temperatura. No entanto, a contribuição relativa deste processo para a regeneração natural de florestas tropicais é pouca, uma vez que estes ambientes são característicos por seu baixo estoque de sementes no solo (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). Quanto à dispersão dos propágulos pelo espaço, quase sempre é envolvida a participação de um agente, que pode ser abiótico, no caso da dispersão pelo vento e pela água, ou biótico, em que diversas espécies de aves e mamíferos que se alimentam de frutos de espécies vegetais terminam por depositar estas sementes em outros locais. Nesta última, existe uma dependência muito grande entre a fauna dispersora e as plantas-recurso. Sendo assim, da mesma forma como foi verificado para a interação polinizador-planta, a relação mutualística entre as espécies de planta e a fauna que dispersa suas sementes é negativamente afetada pela fragmentação (Cordeiro & Howe 2001, 2003). Recentemente, Cramer *et al.* (2007) verificaram que a espécie endêmica amazônica *Duckeodendron cestroides* Kuhl. (Sapotaceae), uma árvore emergente, teve a quantidade e a qualidade (distância) das sementes dispersadas bastante reduzidas nos fragmentos comparadas com a floresta contínua. Da mesma forma, Galetti *et al.* (2006), trabalhando na Floresta Atlântica do sudeste brasileiro, observaram que a remoção e dispersão de sementes da espécie de palmeira *Astrocaryum aculeatissimum*

(Schott) Burret por roedores foram menores nos fragmentos pequenos do que nos grandes. Estes efeitos associados à fragmentação, no entanto, podem variar com o tamanho do fragmento, como exemplificado acima, e com a idade da borda. O trabalho de Restrepo *et al.* (1999) na floresta colombiana demonstra que as taxas de captura de frutos por aves frugívoras não são mais afetadas pela fragmentação nas bordas antigas (> 40 anos). Já nas bordas recentes (< 12 anos) estas taxas foram negativamente afetadas. Este resultado está de acordo com a proposta de divisão da regeneração nas fases: dinâmica, estagnação e retorno de acordo com a idade da borda, pois, neste caso, o processo de dispersão é retomado na medida em que a borda envelhece e estabiliza.

Como grande parte das espécies de florestas tropicais é dependente de vetores bióticos para o sucesso de seu estabelecimento, é esperado que ambientes atingidos pela fragmentação sejam bastante alterados quanto à riqueza e abundância das espécies que compõem a comunidade vegetal. Cordeiro & Howe (2001), por exemplo, ao comparar o recrutamento de plântulas de espécies anemocóricas e zoocóricas na floresta contínua e em fragmentos, encontrou menor recrutamento de espécies zoocóricas nos fragmentos pequenos do que nos grandes e na floresta contínua. Entretanto, para as espécies anemocóricas não foi encontrada diferença entre os habitats, o que sugere que declínios populacionais ou perdas de importantes espécies de dispersores estejam comprometendo a permanência de algumas espécies que dependem destes animais para sua sobrevivência. De forma semelhante, Melo *et al.* (2006), na Floresta Atlântica do nordeste brasileiro, demonstraram que a chuva de sementes na borda era menos representada por espécies dispersadas por vertebrados e por sementes grandes do que no interior do fragmento, indicando baixa representatividade desta guilda de dispersores na borda, com conseqüências para a comunidade vegetal. Estes autores sugeriram que a interrupção no

processo de dispersão por vertebrados, assim como uma dominância de espécies pioneiras de sementes pequenas nas bordas possam explicar os resultados obtidos. De fato, a interrupção do processo de dispersão é resultado da perda e diminuição da abundância de espécies de dispersores nos habitats fragmentados, como foi visto por Cordeiro & Howe (2003) na Tanzânia. Neste estudo, o declínio populacional de três espécies de aves e a perda de outras duas reduziram em 25% a remoção de sementes da espécie *Leptonychia usambarensis* K. Schum. no fragmento, apresentando profundas conseqüências para o recrutamento de plântulas desta espécie. Este não só foi menor no fragmento de uma forma geral, como também foi menor a mais de dez metros de distância da planta-mãe.

Além da dispersão, a predação de sementes também está incluída nesta fase da regeneração, sendo um fator de grande importância à sobrevivência e ao estabelecimento das espécies vegetais (Schupp 1988). Como as demais interações planta-animal, a predação de sementes é também bastante afetada pela fragmentação do hábitat (Restrepo & Vargas 1999; Hanson *et al.* 2006). Trabalhos que abordam os efeitos da fragmentação neste aspecto geralmente encontram reduções nas taxas de predação em função dos declínios populacionais de muitas espécies da fauna, como foi visto por Hanson *et al.* (2006) na Costa Rica, Restrepo & Vargas (1999) na Colômbia e Baldissera & Ganade (2005) no Sul do Brasil. Nestes trabalhos os autores acreditam que a defaunação dos fragmentos, efeito da área e da caça, e a atividade reduzida dos predadores nas bordas sejam as causas para os resultados observados. Seria esperado que a regeneração nestes ambientes fosse favorecida considerando apenas estes resultados de predação de sementes (Baldissera & Ganade 2005), porém somente o trabalho de Hanson *et al.* (2006) com a espécie *Dipterix panamensis* verificou isso até o momento. Ao contrário do que era esperado (Benítez-Malvido 1998; Bruna 2002; Chapman *et al.* 2003), as densidades encontradas por estes

autores foram maiores nos fragmentos do que na floresta, o que foi atribuído ao decréscimo nas taxas de predação de sementes resultante da intensa atividade de caça nos primeiros. Porém, este potencial benefício à regeneração é de certa forma, ilusório, uma vez que a predação de sementes é um importante fator regulador das populações de plantas, e como tal, indispensável à manutenção da diversidade.

Por outro lado, em alguns outros estudos também foram constatadas elevadas taxas de predação de sementes nos fragmentos e nas bordas, mas geralmente nestes casos a fauna da matriz, principalmente de pequenos roedores, ocasiona estes incrementos (Santos & Tellería 1997; Jules & Rathcke 1999; Guariguata *et al.* 2002). Também é possível que a maior frequência de formação de clareiras nas bordas e nos fragmentos contribua para o incremento nas taxas de predação, já que estas são maiores nas clareiras do que no sub-bosque (Schupp 1988).

## **1.5. A GERMINAÇÃO E OS EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO**

As alterações no meio abiótico derivadas da fragmentação e da criação de um limite direto com a matriz antrópica são os principais fatores atuando na fase de germinação. Os incrementos em radiação e temperatura e a baixa umidade do solo vão favorecer ou não a germinação das espécies (Kapos 1989; Williams-Linera 1990a; Didham & Lawton 1999). Obviamente as espécies serão afetadas de formas distintas, dadas as diferenças nas exigências para germinação. Em princípio, seria esperado, de uma forma geral, um incremento nas taxas de germinação nas bordas como resposta à maior incidência de luz para os primeiros anos após a criação da borda, caracterizando a fase dinâmica da regeneração. Principalmente as espécies pioneiras, que formam algum banco de sementes, seriam as responsáveis por esse incremento. Depois, com o tamponamento das novas

condições através do crescimento e sombreamento por parte de alguns indivíduos, as taxas de germinação diminuiriam ou voltariam ao normal dependendo da espécie. No entanto, a fase germinação nos habitats fragmentados é experimentalmente pouco explorada e conta com poucos trabalhos (Bruna 1999), dificultando assim a visualização de padrões. Com a exceção do trabalho de Bruna (1999) na Amazônia, os demais trabalhos que testaram o efeito da fragmentação na germinação das espécies não encontraram qualquer diferença (Jules & Rathcke 1999; Restrepo & Vargas 1999; Guariguata *et al.* 2002). É possível então que processos fisiológicos sejam menos suscetíveis à fragmentação do que processos mediados por animais (Restrepo & Vargas 1999), ou que a influência da fragmentação nos processos fisiológicos seja restrita ao momento imediato após o isolamento, o que não foi o caso de nenhum destes trabalhos em que os fragmentos e bordas datavam de pelo menos 15 anos.

Bruna (1999), trabalhando com a erva do sub-bosque *Heliconia acuminata* Rich., verificou que as sementes plantadas no fragmento tinham menos chance de germinar do que as da floresta contínua. Esse resultado, segundo o autor, era esperado porque nos fragmentos a probabilidade de endocruzamento é maior, reduzindo a heterozigose e as chances das sementes germinarem. No entanto, em estudo recente desenvolvido na Floresta Atlântica com a espécie *Psychotria tenuinerves* Muell. Arg. (Rubiaceae), Ramos *et al.* (2007), testando a variabilidade genética, a massa e a germinabilidade das sementes das populações entre borda natural, borda antrópica e interior florestal, constataram indícios de endocruzamento, mas não encontraram diferença na variabilidade genética, nem entre a massa da semente e as taxas de germinação nos três locais.

Além das alterações microclimáticas, as mudanças nos padrões de queda, ciclagem e acúmulo de serapilheira com a fragmentação também podem afetar os padrões de

germinação de sementes. Bruna (1999) verificou que as sementes protegidas contra o soterramento por serapilheira foram mais aptas a germinar, sendo este incremento na germinação mais significativo nos fragmentos do que na floresta contínua, indicando ser este um fator mais limitante à germinação nos fragmentos. De fato, alguns trabalhos sugerem que o estoque de serapilheira é maior nas bordas e nos fragmentos devido às maiores taxas de queda de folhas (Sizer *et al.* 2000) e decomposição mais lenta (Didham 1998). Este acúmulo impediria a germinação tanto por sombrear as sementes, quanto por reduzir as amplitudes térmicas necessárias ao disparo da germinação. No entanto, a falta de trabalhos experimentais com outras espécies de outras formas de vida e em bordas de fragmentos de diferentes idades impede a visualização de uma resposta geral da germinação à fragmentação e como essa resposta varia com a idade da borda.

## **1.6. O EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO NO ESTABELECIMENTO DE PLÂNTULAS**

O estabelecimento de plântulas é aqui considerado como a última fase do processo de regeneração de florestas. Nesta etapa atuam vários fatores relacionados à mortalidade que caracterizam este estágio como o mais frágil na história de vida de uma planta (Harper 1977). As principais fontes de mortalidade de plântulas são: 1) competição inter- e intra-específica, 2) dessecação, 3) infecção por patógenos, 4) danos mecânicos e 5) herbivoria. Em florestas tropicais fragmentadas, a contribuição destes fatores para o sucesso de estabelecimento das espécies tem sido avaliada a partir de parâmetros como densidade (Williams-Linera 1990; Benítez-Malvido 1998), riqueza (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003b; Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005), taxas de recrutamento, crescimento

e mortalidade (Williams-Linera 1990; Sizer & Tanner 1999) e medidas de dano biótico (Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005) e abiótico (Portela 2002).

Os efeitos da fragmentação em plântulas já foram avaliados em diversos trabalhos, porém com objetivos e métodos variados, *e.g.* testando o efeito da área ou da borda, utilizando abordagens populacionais ou da comunidade. Estas diferenças impedem comparações mais gerais e restringem o número de trabalhos quando da prospecção de padrões mais consistentes. Deste modo, no presente capítulo foram levantados somente sete trabalhos científicos avaliando os efeitos de borda na comunidade de plântulas de florestas tropicais (Tabela 1). Para complementar, outros sete estudos comparando borda vs. interior também foram avaliados, um populacional realizado na Colômbia (Restrepo & Vargas 1999) e outros seis fora da região tropical, sendo dois com comunidades (Lawes *et al.* 2005; Fontoura *et al.* 2006) e quatro populacionais (Jules 1998; Cadenasso & Pickett 2000; Tomimatsu & Ohara 2004; Bach *et al.* 2005).

Nesta fase de plântula, as mudanças ocorridas no processo de regeneração que acompanham o tempo de criação da borda ficam mais evidentes, apesar dos poucos trabalhos que a sustentam. Sintetizando, o primeiro estágio dos efeitos da fragmentação na regeneração após a criação da borda é o estágio dinâmico, fundado basicamente em dois estudos com bordas recentes de menos de dois anos (Williams-Linera 1990; Sizer & Tanner 1999). Nestes, foram encontrados densidade e taxas de mortalidade, crescimento e recrutamento maiores, proporcionando rápida substituição de indivíduos e espécies. As prováveis causas por trás deste padrão são o incremento na oferta de recursos e as condições severas do meio, que tanto impulsionam o crescimento e o recrutamento quanto diminuem a sobrevivência. Esta última, além de comprometida pela dessecação, também é negativamente influenciada pelos incrementos em queda de folhas e galhos imediatamente

após a criação da borda (Sizer *et al.* 2000), o que leva a acréscimos nas taxas de dano mecânico. Neste momento inicial, a oferta de propágulos ainda não está comprometida, e as sementes de espécies pioneiras estocadas no solo são prontamente estimuladas a germinar desde que haja um distúrbio mínimo no solo (Williams-Linera 1990). Estes dois trabalhos cobrem uma idade máxima de um ano e quatro meses após a criação da borda, deixando uma lacuna até o trabalho seguinte que investiga bordas de cinco anos, portanto, não é possível determinar a duração desta fase dinâmica, mas sabe-se que em cinco anos os padrões de regeneração já estão bastante modificados.

Na seqüência, após o período dinâmico, a regeneração da comunidade sofre uma desaceleração, aqui denominada como fase de estagnação. Nesta está incluída a grande maioria dos estudos com bordas, desde cinco até mais de cinquenta anos de idade. No entanto, este período não é bem definido, confundindo-se bastante com a fase de retorno aos padrões iniciais. Isso ocorre em função das peculiaridades de cada área estudada, com históricos de perturbação e configuração da paisagem distintos. De uma maneira geral, no estágio de estagnação da regeneração as densidades de plântulas na borda são menores do que no interior, como foi verificado para plântulas de dicotiledôneas no nordeste da Austrália (Turton & Freiburger 1997), para plântulas de árvores tolerantes à sombra na Amazônia (Benítez-Malvido 1998) e para arbóreas e arbustivas no México (Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005). Tomimatsu & Ohara (2004) no Japão e Bach *et al.* (2005) na Nova Zelândia também encontraram densidade menor na borda para as espécies *Trillium camschatcense* Ker Gawl. e *Alepis flavida* (Hook.f.) Tiegh., respectivamente. Em contrapartida, Fontoura *et al.* (2006), trabalhando em Floresta de Araucária no sul do Brasil, verificaram densidades superiores na borda (0m) do que no interior (100 e 250m), porém, a 25 metros da borda essa relação foi inversa, com número de plântulas por unidade

de área menor do que no interior, concordando com os outros estudos. Da mesma forma, os padrões de riqueza encontrados por Fontoura *et al.* (2006) foram superiores na borda (0m) e inferiores a 25m da borda em relação ao interior. Outros dois trabalhos comparando a riqueza de espécies da comunidade de plântulas encontraram resultados opostos, Benítez-Malvido & Martínez-Ramos (2003b) observaram uma menor quantidade de espécies recrutadas na borda, o que era esperado pelo já enunciado empobrecimento de espécies dos habitats fragmentados (Tabarelli *et al.* 1999; Melo *et al.* 2006), enquanto Benítez-Malvido & Lemus-Albor (2005) diagnosticaram mais espécies na borda do que no interior. A diferença entre estes trabalhos talvez resida em dois fatos, de que no primeiro estudo apenas espécies arbóreas foram contadas enquanto o segundo também incluiu as arbustivas, e de que o primeiro avaliou somente a riqueza de recrutas e não da comunidade como um todo.

Caracterizando ainda a fase de estagnação da regeneração, alguns trabalhos constataram reduções no recrutamento (Jules 1998) e no crescimento (Bach *et al.* 2005), porém correspondem a estudos populacionais fora da região tropical. Quanto aos padrões de mortalidade, somente Portela (2002) reportou tais padrões para uma borda de ca. 44 anos na Floresta Atlântica no sudeste do Brasil, encontrando maior número de mortos do que no interior. Neste mesmo trabalho também foram verificados mais danos causados por vertebrados em plântulas artificiais na borda, o que talvez responda pelas altas taxas de mortalidade neste local. Além deste, outros dois trabalhos também reportam elevados danos bióticos na borda. Enquanto Cadenasso & Pickett (2000), em Millbrook, Nova York, EUA, encontraram maior herbivoria nas bordas da floresta, Benítez-Malvido & Lemus-Albor (2005) verificaram que a infecção por fungos patógenos foi mais responsável pelos incrementos no dano biótico do que a herbivoria nas bordas estudadas em Chiapas, México.

As causas por trás destes incrementos ainda não são bem compreendidas, mas é possível concluir que o estabelecimento de plântulas é mais negativamente afetado por este fator em bordas do que no interior, comprometendo também a regeneração como um todo.

Por último, é possível que alguns processos em determinados sistemas fragmentados demonstrem uma tendência de retorno aos padrões iniciais. Isso ficou evidente em estudo desenvolvido no complexo de florestas Balgowan, província de KwaZulu-Natal, África do Sul, em que nenhum efeito de borda ou de área nos parâmetros de densidade e riqueza foi detectado para 31 fragmentos isolados há mais de 60 anos (Lawes *et al.* 2005). Neste caso, é provável que o sistema de fragmentos embebidos em uma matriz natural graminóide já esteja estável no que se refere aos padrões e processos naturais que o mantém, sendo incomum a detecção de diferenças entre as partes. No entanto, ainda são necessários estudos que venham cobrir outras etapas do processo de regeneração neste local para confirmar tal estabilidade. Alguns outros estudos também não encontraram efeito da fragmentação para alguns parâmetros, mas encontraram para outros. Por exemplo, Restrepo & Vargas (1999) em três bordas de 49 anos e uma de 19 não acharam diferença nas taxas de crescimento de plântulas nem na germinação, mas observaram reduções significativas nas taxas de predação de sementes. Os autores argumentam que neste ambiente, processos fisiológicos, como crescimento e germinação, não são afetados pela fragmentação da mesma forma que processos mediados por animais. Já Bach *et al.* (2005) não acharam diferença entre as taxas de mortalidade da borda e do interior, sendo este resultado atribuído ao maior crescimento dos indivíduos na borda, pois desta forma aumentariam rapidamente as suas chances de sobrevivência. No entanto, informações sobre a idade da borda estudada não foram fornecidas pelos autores, o que compromete maiores conclusões.

Os trabalhos citados até então se preocuparam em testar o efeito da borda no estabelecimento da comunidade de plântulas. Entretanto, alguns outros estudos voltados para o efeito da área nas populações e comunidade de plântulas também chamam atenção para as conseqüências deletérias da fragmentação (Tabela 1). De acordo com a fase de estagnação da regeneração foram verificadas menores densidades (Benítez-Malvido 1998; Bruna 2002; Chapman *et al.* 2003), riqueza (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003b; Chapman *et al.* 2003) e recrutamento (Santos & Tellería 1997; Cordeiro & Howe 2001, 2003) nos fragmentos pequenos em relação aos grandes ou à floresta contínua.

## **1.7. CONSIDERAÇÕES FINAIS**

A fragmentação, de uma forma geral, afeta negativamente a regeneração de muitas espécies. O momento inicial após o distúrbio, que leva à criação da borda e ao isolamento do fragmento, é o mais favorável à regeneração de algumas espécies. A abundância na oferta de recursos e a morte de indivíduos, com conseqüente abertura de clareiras, ampliam e desocupam nichos antes preenchidos. Isso permite o crescimento e o recrutamento de mais espécies e indivíduos no sistema. No entanto, esse período é transitório, predominando os efeitos prejudiciais à regeneração, aqui referido como a fase de estagnação. Decompondo a regeneração nas quatro etapas é possível detalhar e compreender melhor como a divisão do hábitat afeta as espécies.

Verificou-se então que a fase pré-dispersão é, em geral, influenciada de forma negativa pela fragmentação. Mesmo que as alterações na fenologia não tenham sido marcantes, pois carecem de estudos a respeito, a reprodução foi significativamente reduzida nos fragmentos e nas bordas, dado o rompimento de importantes interações polinizador-planta.

A fase dispersão também pode ser prejudicada pelo processo de fragmentação, pois a perda e a redução da abundância e atividade de algumas espécies da fauna com frequência comprometem processos necessariamente mediados por animais, tais como a dispersão e a predação de sementes e frutos. Apesar de alguns trabalhos encontrarem maiores taxas de predação nas bordas em função da participação da fauna da matriz, muitos outros reportam diminuições significativas tanto na predação quanto na dispersão de sementes.

Quanto à fase germinação, ainda não é possível inferir o papel da fragmentação nesta etapa, dada a escassez de estudos experimentais. Porém, a maioria dos trabalhos analisados não demonstrou influência da fragmentação na germinação. Por último, a fase de estabelecimento, apesar de mais complexa, também demonstrou ser em geral negativamente afetada pela fragmentação do hábitat. Nesta, processos como recrutamento foram bastante reduzidos, com repercussões para os parâmetros estruturais densidade e riqueza. Os demais processos de crescimento e mortalidade ainda carecem de mais estudos, porém, até o momento, os padrões de crescimento não parecem ser efetivamente influenciados pela fragmentação. Já os padrões de dano biótico, tanto por herbivoria quanto por infecção de patógenos, foram significativamente maiores nas bordas e nos fragmentos. Ainda que alguns estudos reportem declínios nas taxas de herbivoria em função da baixa atividade de herbívoros nestes locais, prevalecem os efeitos negativos da fauna da matriz na sobrevivência e estabelecimento das plântulas.

**Tabela 1.1.** Sumário dos padrões encontrados para cada um dos sub-temas (fenologia, polinização, germinação de sementes, dispersão de sementes, predação de sementes e frutos, densidade, riqueza, recrutamento, mortalidade e crescimento de plântulas e dano biótico) e seus respectivos dados de espécie, critério de inclusão, habitat ou região geográfica, observações de idade e tamanho da borda ou fragmento e referência bibliográfica. Referências marcadas com (\*) correspondem a estudos realizados fora da Região Tropical.

Padrões	Espécies e critérios de inclusão	Habitat	Observações	Referências
<b>Fenologia</b>				
Floração menor próximo à borda	<i>Eperua glabriflora</i> (Fabaceae) e <i>Lecythis prancei</i> (Lecythidaceae)	Amazônia	Bordas < 5 anos	Laurance <i>et al.</i> 2003
Frutificação menor próximo à borda	<i>Caryocar glabrum</i> (Cryocaraceae)	Amazônia	Bordas < 5 anos	Laurance <i>et al.</i> 2003
Frutificação maior próximo à borda	<i>Swartzia reticulata</i> (Fabaceae)	Amazônia	Bordas < 5 anos	Laurance <i>et al.</i> 2003
Produção de folhas maior próximo à borda	<i>Swartzia reticulata</i> (Fabaceae)	Amazônia	Bordas < 5 anos	Laurance <i>et al.</i> 2003
Queda de folhas não diferiu com a borda		Amazônia	Bordas < 5 anos	Laurance <i>et al.</i> 2003
Produção de flores maior nos fragmentos lineares	<i>Senna artemisioides</i> e <i>Eremophila glabra</i>	New South Wales, Austrália	Fragmentos lineares de 40m largura e não-lineares de 26 – 800 ha	Cunningham 2000a*
Eficiência de frutificação maior nos fragmentos lineares	<i>Senna artemisioides</i>	New South Wales, Austrália	Fragmentos lineares de 40m largura e não-lineares de 26 – 800 ha	Cunningham 2000a*
Eficiência de frutificação menor nos fragmentos lineares	<i>Eremophila glabra</i> , <i>Acácia brachybotrya</i> e <i>Dianella revoluta</i>	New South Wales, Austrália	Fragmentos lineares de 40m largura e não-lineares de 26 – 800 ha	Cunningham 2000a*
Eficiência de frutificação maior nos fragmentos maiores	<i>Acacia brachybotrya</i>	New South Wales, Austrália	Fragmentos lineares de 40m largura e não-lineares de 26 – 800 ha	Cunningham 2000a*
Abundância de frutos no sub-bosque maior próximo à borda	Indivíduos ≤ 7m de altura frutificando	Colômbia	Bordas < 12 anos	Restrepo <i>et al.</i> 1999
Abundância de frutos no sub-bosque não diferiu	Indivíduos ≤ 7m de altura frutificando	Colômbia	Bordas > 40 anos	Restrepo <i>et al.</i> 1999
<b>Polinização</b>				
Efeito negativo da fragmentação na polinização			Revisão e meta-análise	Aguilar <i>et al.</i> 2006
Reduzida nos fragmentos menores (grãos de pólen por estigma, tubos polínicos e produção de sementes)	<i>Cestrum parqui</i> (Solanaceae)	Chaco Serrano, Argentina	Fragmentos 0.40 - >300 ha	Aguilar & Galetto 2004
Reduzida nos fragmentos lineares	<i>Eremophila glabra</i> , <i>Acácia brachybotrya</i>	New South Wales, Austrália	Fragmentos lineares de 40m largura e não-lineares de 26 – 800 ha	Cunningham 2000b*
Reduzida na borda	<i>Trillium ovatum</i> (erva do sub-bosque)	EUA	Bordas de 17 - 39 anos	Jules & Rathcke 1999*
Reduzida nos fragmentos (menos tubos polínicos ou grãos de pólen)	16 espécies	Chaco Serrano, Argentina	Fragmentos < 10 ha e de 4 – 29 anos de isolamento	Aizen & Feinsinger 1994b*
Reduzida nos fragmentos (visitação por insetos e produção de sementes reduzidos)	<i>Dianthus deltoides</i> (Caryophyllaceae) (erva do sub-bosque)	Suécia		Jennersten 1988*

**Tabela 1.1.** Continuação

<b>Padrões</b>	<b>Espécies e critérios de inclusão</b>	<b>Habitat</b>	<b>Observações</b>	<b>Referências</b>
<b>Germinação de sementes</b>				
Não houve diferença	<i>Psychotria suterella</i> (Rubiaceae) (arbusto do sub-bosque)	Floresta Atlântica, SE Brasil	Fragmentos de pequenos de 1 – 5 há e Floresta contínua. (50 – 80 anos?)	Bertani 2006
Não houve diferença	<i>Dipterix panamensis</i> (Fabaceae) e <i>Carapa guianensis</i> (Meliaceae)	Costa Rica	Fragmentos de 140 – 350 ha	Guariguata <i>et al.</i> 2002
Menor nos fragmentos do que na floresta contínua	Sementes da espécie <i>Heliconia acuminata</i> (erva do sub-bosque)	Amazônia	Fragmentos de 1 e 10 ha (16 – 20 anos de isolamento)	Bruna 1999
Não houve diferença	<i>Palicourea gibbosa</i> e <i>Faramea affinis</i> (Rubiáceas arbustivas)	Colômbia	Três bordas de 49 anos e uma de 19 anos	Restrepo & Vargas 1999
Não houve diferença	Plântulas da espécie <i>Trillium ovatum</i> (erva do sub-bosque)	EUA	Bordas de 17 - 39 anos	Jules & Rathcke 1999*
<b>Dispersão de sementes</b>				
A quantidade e qualidade (distância) de sementes dispersadas foram menores nos fragmentos do que na floresta contínua	<i>Duckeodendron cestroides</i> (Sapotaceae)	Amazônia	Fragmentos de 10 e 100ha. Isolamento de 18-22 anos	Cramer <i>et al.</i> 2007
Remoção e dispersão de sementes por roedores foram menores nos fragmentos pequenos do que nos grandes	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Arecaceae)	Floresta Atlântica, SE Brasil	Fragmentos pequenos: 19 – 901 ha. Fragmentos grandes: 3.100 – 79.230 ha	Galetti <i>et al.</i> 2006
Menos sementes de espécies dispersadas por vertebrados na borda.		Floresta Atlântica, NE Brasil	Borda antiga de 60 anos	Melo <i>et al.</i> 2006
Remoção de sementes menor nos fragmentos	<i>Leptonychia usambarensis</i> (Sterculiaceae)	Tanzânia	Fragmentos: ≤ 31 ha; Isolamento de >70 anos	Cordeiro & Howe 2003
Taxa de remoção de sementes menor no fragmento do que na floresta contínua	<i>Diospyros abyssinnica</i> (Ebenaceae)	Uganda	22 fragmentos de 0.82 – 49.6 ha	Chapman <i>et al.</i> 2003
Menos sementes dispersadas nos fragmentos do que na floresta	<i>Dipterix panamensis</i> (Fabaceae)	Costa Rica	Fragmentos de 140 – 350 ha	Guariguata <i>et al.</i> 2002
Mais sementes dispersadas nos fragmentos do que na floresta	<i>Carapa guianensis</i> (Meliaceae)	Costa Rica	Fragmentos de 140 – 350 ha	Guariguata <i>et al.</i> 2002
Recrutamento menor de espécies zoocóricas nos fragmentos menores do que nos grandes e na floresta contínua	31 espécies zoocóricas ≤ 100 cm de altura	Tanzânia	Fragmentos pequenos: ≤ 9 ha; fragmentos grandes: ≥ 30 ha. Isolamento de 80 anos	Cordeiro & Howe 2001
Taxa de captura de frutos por aves frugívoras foi menor próximo à borda	Indivíduos ≤ 7m de altura frutificando	Colômbia	Bordas < 12 anos	Restrepo <i>et al.</i> 1999

**Tabela 1.1.** Continuação

<b>Padrões</b>	<b>Espécies e critérios de inclusão</b>	<b>Habitat</b>	<b>Observações</b>	<b>Referências</b>
Taxa de captura de frutos por aves frugívoras não diferiu	Indivíduos $\leq$ 7m de altura frutificando	Colômbia	Bordas > 40 anos	Restrepo <i>et al.</i> 1999
Dispersão não diferiu	<i>Trillium ovatum</i> (erva do sub-bosque)	EUA	Bordas de 17 - 39 anos	Jules & Rathcke 1999*
<b>Predação de sementes e frutos</b>				
Menor nos fragmentos: mais endocarpos inteiros do que pela metade e mastigados	<i>Dipterix panamensis</i> (Fabaceae)	Costa Rica	Fragmentos de 40 e 52 ha	Hanson <i>et al.</i> 2006
Menor até 50m da borda	<i>Mimosa scabrella</i> (Fabaceae) <i>Prunus sellowii</i> (Rosaceae), e <i>Myrsine laetevirens</i> (Myrsinaceae)	Sul do Brasil	Fragmento de 3 ha. Idade mínima de 5 anos (não informada)	Baldissera & Ganade 2005*
Maior nos fragmentos, maior taxa de remoção de sementes	<i>Dipterix panamensis</i> (Fabaceae)	Costa Rica	Fragmentos de 140 – 350 ha	Guariguata <i>et al.</i> 2002
Não diferiu	<i>Carapa guianensis</i> (Meliaceae)	Costa Rica	Fragmentos de 140 – 350 ha	Guariguata <i>et al.</i> 2002
Menor nos fragmentos lineares (mais bordas)	Frutos das espécies <i>Eremophila glabra</i> , <i>Acácia brachybotrya</i>	New South Wales, Austrália	Fragmentos lineares de 40m largura e não-lineares de 26 – 800 ha	Cunningham 2000*
Maior na borda	<i>Trillium ovatum</i> (erva do sub-bosque)	EUA	Bordas de 17 - 39 anos	Jules & Rathcke 1999*
Menor na borda	<i>Faramea affinis</i> (Rubiaceae)	Colômbia	Três bordas de 49 anos e uma de 19 anos	Restrepo & Vargas 1999
Maior nos fragmentos pequenos	Frutos da espécie <i>Quercus ilex</i>	Espanha	Fragmentos pequenos 0.2 – 12 ha e fragmentos grandes 150-350 ha	Santos & Tellería 1997*
<b>Densidade de plântulas</b>				
Maior na borda (0m) do que no interior (100 – 250m) e menor a 25m da borda	Espécies lenhosas < 50 cm de altura	Sul do Brasil	Floresta de araucária – borda de 50 anos	Fontoura <i>et al.</i> 2006*
Maior nos fragmentos do que na floresta contínua	<i>Dipterix panamensis</i> (Fabaceae)	Costa Rica	Fragmentos de 40 e 52 ha	Hanson <i>et al.</i> 2006
Menor na borda do que no interior	Espécies de arvores e arbustos de 10 -100 cm de altura	Chiapas, México	Borda de 15-18 anos	Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005
Não houve efeito de borda nem de área	5 – 100 cm de altura	África do Sul	Borda antiga (60 anos)	Lawes <i>et al.</i> 2005*
Menor na borda do que no interior	<i>Alepis flavida</i> (Loranthaceae)	Nova Zelândia	Idade não informada	Bach <i>et al.</i> 2005*
Menor na borda do que no interior	<i>Trillium camschatcense</i> (erva perene do sub-bosque)	Japão	Bordas de 20 – 30 anos e de 60 – 100 anos	Tomimatsu & Ohara 2004*
Menor nos fragmentos do que na floresta contínua	$\leq$ 100 cm de altura	Uganda	22 fragmentos de 0.82 – 49.6 ha	Chapman <i>et al.</i> 2003

**Tabela 1.1.** Continuação

<b>Padrões</b>	<b>Espécies e critérios de inclusão</b>	<b>Habitat</b>	<b>Observações</b>	<b>Referências</b>
Menor até 8m da borda	< 150 cm de altura Borda linear.	Queensland, Austrália	Idade não informada	Siegenthaler <i>et al.</i> 2002
Menor nos fragmentos do que na floresta contínua	<i>Heliconia acuminata</i> (erva do sub-bosque)	Amazônia	Fragmentos de 1 e 10 ha (16 – 20 anos de isolamento)	Bruna 2002
Menor nos fragmentos do que na floresta contínua	Espécies lenhosas tolerantes à sombra (sem trepadeiras e palmeiras) de 5 - 100 cm de altura	Amazônia	Fragmentos de 1, 10 e 100 ha Isolamento de 5 - 8 anos	Benítez-Malvido 1998
Menor na borda do que no interior	Espécies lenhosas tolerantes à sombra (sem trepadeiras e palmeiras) de 5 - 100 cm de altura	Amazônia	Borda de 5 - 8 anos	Benítez-Malvido 1998
Menor até 30m da borda	Plântulas de dicotiledôneas < 150 cm de altura	Nordeste da Austrália	Borda > 70 anos	Turton & Freiburger 1997
Maior nas bordas do que no interior	Plântulas de 8 – 200 cm de altura	Panamá	Borda < 1 ano	Williams-Linera 1990
<b>Riqueza de Plântulas</b>				
Maior na borda do que no interior	Árvores e arbustos de 10 -100 cm de altura	Chiapas, México	Borda de 15-18 anos	Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005
Não houve diferença borda vs. interior	5 – 100 cm de altura	África do Sul	Borda antiga (60 anos)	Lawes <i>et al.</i> 2005*
Riqueza de recrutas foi menor na borda do que no interior	De 5 - 100 cm de altura	Amazônia	Borda de 9 – 19 anos	Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003b
Menor nos fragmentos do que na floresta contínua	≤ 100 cm de altura	Uganda	22 fragmentos de 0.82 – 49.6 ha	Chapman <i>et al.</i> 2003
<b>Recrutamento de plântulas</b>				
Menor nos fragmentos	<i>Leptonychia usambarensis</i> (Sterculiaceae) < 100 cm altura	Tanzânia	Fragmentos: ≤ 31 ha; Isolamento de >70 anos	Cordeiro & Howe 2003
Menor nos fragmentos pequenos do que nos grandes e na floresta contínua	31 espécies zoocóricas ≤ 100 cm de altura	Tanzânia	Fragmentos grandes: ≥ 30 ha e fragmentos pequenos: ≤ 9 ha. Isolamento de 80 anos	Cordeiro & Howe 2001
Não houve diferença	8 espécies anemocóricas e barocóricas ≤ 100 cm de altura	Tanzânia	Fragmentos grandes: ≥ 30 ha e fragmentos pequenos: ≤ 9 ha. Isolamento de 80 anos	Cordeiro & Howe 2001
Maior até 10m a partir da borda	≤ 250 cm de altura	Amazônia	Borda recente (16 meses)	Sizer & Tanner 1999
Não houve praticamente recrutamento na borda	Plântulas da espécie <i>Trillium ovatum</i> (erva do sub-bosque)	EUA	Bordas de 17 - 39 anos	Jules 1998*
Menor nos fragmentos pequenos	Plântulas da espécie <i>Quercus ilex</i>	Espanha	Fragmentos pequenos 0.2 – 12 há e fragmentos grandes 150-350 ha	Santos & Tellería 1997*
Maior nas bordas do que no interior	De 8 – 200 cm de altura	Panamá	Borda < 1 ano	Williams-Linera 1990

**Tabela 1.1.** Continuação

<b>Padrões</b>	<b>Espécies e critérios de inclusão</b>	<b>Habitat</b>	<b>Observações</b>	<b>Referências</b>
<b>Mortalidade de plântulas</b>				
Não houve diferença Maior na borda	<i>Alepis flavida</i> (Loranthaceae) Plântulas < 100 cm de altura	Nova Zelândia Floresta Atlântica, SE Brasil	Idade não informada Borda de 44 anos	Bach <i>et al.</i> 2005* Portela 2002
Não houve diferença Maior nas bordas do que no interior	≤ 250 cm de altura Plântulas de 8 – 200 cm de altura	Amazônia Panamá	Borda recente (16 meses) Borda < 1 ano	Sizer & Tanner 1999 Williams-Linera 1990
<b>Crescimento de plântulas</b>				
Menor na borda do que no interior e para juvenis foi maior na borda Não houve diferença	<i>Alepis flavida</i> (Loranthaceae)  <i>Heliconia acuminata</i> (erva do sub-bosque)	Nova Zelândia  Amazônia	Idade não informada  Fragmentos de 1 e 10 ha (16 – 20 anos de isolamento)	Bach <i>et al.</i> 2005*  Bruna 2002
Maior nas bordas do que no interior Maior até 10m a partir da borda Não houve diferença	Plântulas de 8 – 200 cm de altura ≤ 250 cm de altura <i>Palicourea gibbosa</i> e <i>Faramaea affinis</i> (Rubiáceas arbustivas)	Panamá Amazônia Colômbia	Borda < 1 ano Borda recente (16 meses) Três bordas de 49 anos e uma de 19 anos	Williams-Linera 1990 Sizer & Tanner 1999 Restrepo & Vargas 1999
<b>Dano biótico</b>				
Aumento da herbivoria com a área	Juvenis de 2 - 7 m de altura e >1cm DAP	Amazônia	Fragmentos de 1, 10 e 100 ha	Fáveri <i>et al.</i> 2008
Herbivoria maior nos fragmentos pequenos Herbivoria e infecção por fungos foram maiores na borda do que no interior	<i>Aextoxicon punctatum</i> (Aextoxicaceae) Árvores e arbustos de 10 -100 cm de altura	Chile  Chiapas, México	Fragmentos de 0.1 – 22 ha  Borda de 15-18 anos	del-Val <i>et al.</i> 2007*  Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005
Herbivoria por insetos diminuiu com o tamanho dos fragmentos	<i>Heisteria concinna</i> (Olacaceae), <i>Ouratea lucens</i> (Ochnaceae), <i>Protium panamense</i> e <i>Protium tenuifolium</i> (Burseraceae)	Panamá	Fragmentos pequenos < 1 ha, fragmentos médios 7 – 17.1 ha e fragmento grande: 1500 ha	Arnold & Asquish 2002
Maior na borda	Dano por vertebrados em plântulas artificiais	Floresta Atlântica, SE Brasil	Borda de 44 anos	Portela 2002
Herbivoria menor nos fragmentos pequenos do que no grande e na floresta contínua.	<i>Pouteria caimito</i> (Sapotaceae)	Amazônia	Fragmento grande: 100 ha e pequenos: 10 e 1 ha	Benítez-Malvido 2001
Herbivoria maior na borda	3 espécies transplantadas	EUA	Borda > 40 anos	Cadenasso & Pickett 2000*

## **CAPÍTULO 2**

### **EFEITOS DE BORDA E FATORES AMBIENTAIS NA ESTRUTURA E DINÂMICA DA COMUNIDADE DE PLÂNTULAS EM TRECHO DE MATA ATLÂNTICA NO SUDESTE BRASILEIRO**

## 2.1. INTRODUÇÃO

A fase de plântula caracteriza-se como um estágio importante e vulnerável do ciclo de vida das plantas (Harper 1977). Neste estágio, diversos fatores bióticos e abióticos interagem influenciando os padrões de distribuição das espécies e conseqüentemente a estrutura e composição da comunidade vegetal (Kitajima & Fenner 2000). Dentre estes fatores destacam-se: disponibilidade de luz, água e nutrientes (Riddoch *et al* 1991; Nicotra *et al.* 1999, Válio & Scarpa 2001), competição por recursos (Gerhardt 1996; Tanner *et al* 2005), infecção por patógenos (Augspurger 1983, 1984), herbivoria (Clark & Clark 1985; Cruz & Dirzo 1987), influência da serapilheira (Molofsky & Augspurger 1992) e incidência de danos físicos (Clark & Clark 1989; Gillman & Ogden 2001; Gillman *et al.* 2004). Estudos de campo com comunidades naturais de plântulas dificilmente contemplam todos estes fatores. No entanto, é possível que alguns destes sejam incorporados de acordo com a sua relevância para a comunidade em questão, considerando-se as características do habitat e da área de estudo.

Florestas tropicais são caracterizadas por uma densa camada de vegetação ocupando o estrato superior do dossel que, por sua vez, resulta em um sub-bosque bastante sombreado (Whitmore 1991; Crawford 1994). Segundo Chazdon & Fetcher (1984), a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) no sub-bosque pode chegar a 2% do total da radiação que incide sobre o dossel. Além disso, estes ambientes são tipicamente heterogêneos no que se refere à estrutura da vegetação (Chazdon 1996), de modo que o dossel apresenta-se como um mosaico de clareiras, florestas em construção e florestas maduras (Watt 1947). Com isso, gera-se uma heterogeneidade também do ambiente de luz (Nicotra *et al.* 1999). Diversos trabalhos reportam a influência destas variações do ambiente de luz no recrutamento, estabelecimento, crescimento e sobrevivência de

plântulas e juvenis (e.g. Medina 1998; van der Meer *et al.* 1998; Válio & Scarpa 2001; Gehring 2004). Sendo assim, comunidades de plântulas de florestas tropicais são necessariamente limitadas pela disponibilidade de luz, de modo que a quantificação deste recurso se torna fundamental à compreensão dos padrões e processos ecológicos destas comunidades.

Ainda relacionado ao ambiente de floresta tropical, o acúmulo de serapilheira é um fator decorrente da alta produtividade destes sistemas aliado às também elevadas taxas de decomposição (Facelli & Pickett 1991). A serapilheira tem o potencial de influenciar o recrutamento, o estabelecimento e a sobrevivência de plântulas através da influência no microclima, na ciclagem de nutrientes, nas interações bióticas e na criação de barreiras físicas (Facelli & Pickett 1991; Facelli 1994; Xiong & Nilsson 1999; Santos & Válio 2002). Além disso, a serapilheira aumenta a heterogeneidade espacial do ambiente sendo um fator importante não só para o estabelecimento de plântulas como também para a manutenção da diversidade de espécies nesses sistemas (Molofsky & Augspurger 1992; Benítez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999). No entanto, como verificado em revisão de Xiong & Nilsson (1999), o efeito da serapilheira sobre a comunidade vegetal em geral é negativo, sendo a germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas negativamente afetados pelo acúmulo de serapilheira. Isso em geral ocorre pela alteração na quantidade e qualidade de luz incidente (Vázquez-Yanes *et al.* 1990), pelo impedimento às flutuações de temperatura necessárias ao disparo da germinação de algumas espécies (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993), pela barreira física à emergência da plântula ou ao desenvolvimento da raiz (Facelli & Pickett 1991), pelo efeito de substâncias alelopáticas (Facelli & Pickett 1991) ou pelo favorecimento de herbívoros e patógenos (Facelli 1994; Benítez-Malvido & Kossmann-Ferraz 1999). Além disso, a queda de serapilheira pode

provocar danos físicos ou até a mortalidade de plântulas (Scariot 2000; Gillman & Ogden 2001; Gillman 2004). A serapilheira, portanto, corresponde a um fator de grande importância a ser considerado em estudos voltados ao entendimento do processo de regeneração natural.

Além dos fatores ambientais já mencionados, a comunidade de plântulas estudada também pode estar sendo influenciada por fatores de caráter antrópico, tais como os efeitos de borda. Para bordas recém criadas são reportadas consideráveis alterações microclimáticas (Kapos 1989; Williams-Linera 1990a; Camargo & Kapos 1995) capazes de alterar os padrões de regeneração natural (Williams-Linera 1990b; Benítez-Malvido 1998; Sizer & Tanner 1999). Por outro lado, em bordas mais antigas, processos como a proliferação de vegetação secundária e de lianas atuam de forma a tamponar algumas destas alterações microclimáticas (Matlack 1994; Kapos *et al.* 1997). Com isso, tem-se que em bordas mais antigas a influência da matriz antrópica é amenizada e os padrões da comunidade vegetal são mais semelhantes aos do interior florestal.

Neste contexto, é possível que também exista influência dos efeitos de borda nos padrões de estrutura do dossel e serapilheira, caracterizando interações entre estes fatores na estruturação das comunidades de plântulas. Sizer *et al.* (2000) reportaram acréscimos nas taxas de queda de serapilheira logo após a criação de uma borda na Amazônia, havendo o retorno às taxas iniciais de queda de serapilheira em 1,5 anos. Na mesma área de estudo, Scariot (2000), comparando fragmentos de floresta com floresta contínua, verificou incrementos nas taxas de dano físico por serapilheira em plântulas nos fragmentos. Em contrapartida, em um complexo de ilhas na Venezuela foram constatados decréscimos na profundidade da serapilheira em ilhas com maior efeito de borda, sendo estes atribuídos aos fortes ventos que carreavam a serapilheira por longas distâncias (Feeley 2004). Portela &

Santos (2007), por outro lado, não detectaram qualquer efeito de borda na produção e espessura da camada de serapilheira em fragmentos da Mata Atlântica. Estes mesmos autores também não verificaram diferenças entre a abertura do dossel em locais de borda e interior. No entanto, a maior exposição a ventos e perda de umidade em ambientes de borda favorecem a mortalidade de árvores e a formação de clareiras no dossel (Ferreira & Laurance 1997; Laurance *et al.* 1998), aumentando assim a abertura do dossel nestes ambientes (Williams-Linera 1990a).

De forma adicional a estes fatores, a comunidade de plântulas da Rebio Tinguá também seria potencialmente afetada pela grande variação topográfica observada nesta área de estudo. Principalmente por se tratar de um trecho de Floresta Montana (*sensu* Veloso *et al.* 1991), entre 500 e 1.000 metros de altitude, a declividade e suas variações espaciais provavelmente exercem grande influência sobre a comunidade de plântulas (Daws *et al.* 2005). Além disso, outros fatores associados com a topografia podem influenciar os padrões de regeneração natural, tais como taxas de formação de clareiras (Poorter *et al.* 1994), disponibilidade de água no solo (Becker *et al.* 1988) e profundidade da camada de serapilheira (Becker *et al.* 1988; Daws *et al.* 2005).

O objetivo deste estudo foi identificar, dentre os fatores ambientais avaliados (estrutura do dossel, estoque de serapilheira, efeito de borda e declividade), aqueles que mais influenciariam a comunidade de plântulas em um trecho de mata atlântica no período de estudo. Sugere-se que a estrutura e a dinâmica da comunidade de plântulas sejam negativamente afetadas pelo acúmulo de serapilheira, pelas altas declividades e pela proximidade com as bordas, e que este último efeito seja ainda mais marcante em borda recente do que em borda antiga. A estrutura do dossel, por outro lado, apresentaria influências positivas da abertura do dossel e da quantidade de radiação na estrutura e

dinâmica da comunidade de plântulas, com efeito inverso do índice de área foliar. Procurou-se avaliar, além do efeito isolado destes fatores nas variáveis da comunidade de plântulas, a interação destes com os diferentes locais de borda e interior. Esperava-se, portanto, que as localidades de borda estivessem sujeitas à alterações nos fatores ambientais, de modo que a abertura do dossel, a quantidade de radiação e o estoque de serapilheira fossem maiores nas bordas do que no interior e na borda recente do que na borda antiga. Mais objetivamente procurou-se responder às seguintes perguntas:

1. Qual dos fatores ambientais avaliados (estrutura do dossel, estoque de serapilheira, efeito de borda e declividade) teve mais efeito na estrutura e dinâmica da comunidade de plântulas no período de estudo?
2. Este fator também foi o mais importante em cada uma das localidades estudadas?
3. As localidades de borda diferem do interior quanto à estrutura do dossel e ao estoque de serapilheira?
4. A borda recente difere ainda mais do interior quanto a estes fatores do que a borda antiga?

## 2.2. MÉTODOS

### 2.2.1. Estoque de serapilheira

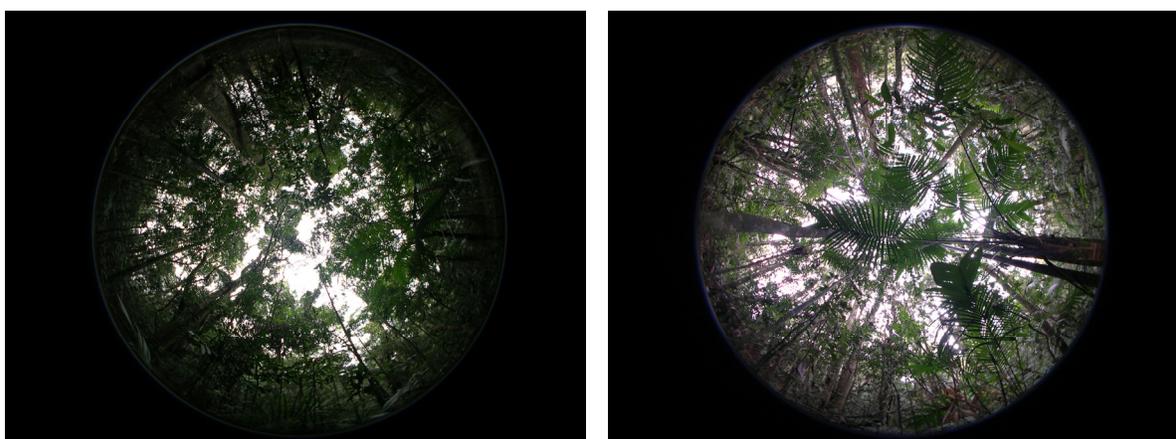
A coleta do estoque de serapilheira foi realizada somente em julho de 2007, junto à última campanha de medição. Foram coletadas 720 amostras de serapilheira, sendo 240 amostras de cada localidade (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2). Com o auxílio de coletores circulares de PVC de 20 cm de diâmetro (Figura 2.1) foram coletadas quatro amostras por *plot*, uma no meio de cada lado do *plot*, externo a ele de modo a minimizar a interferência sobre as plântulas marcadas. O conteúdo de cada coletor foi retirado até o limite de solo, onde era possível a visualização de raízes finas, e depositado em sacos plásticos. Posteriormente, o conteúdo dos sacos plásticos foi transferido para sacos de papel, onde foi realizada a secagem em estufa, por aproximadamente 48 horas. Em seguida, as amostras foram separadas, com peneiras de 2 cm de malha, em ‘serapilheira fina’ e ‘serapilheira macro’. Esta última foi triada nas frações: galho, folha e outros materiais, que incluíam partes florais, sementes e frutos. Por último, cada uma destas amostras foi pesada obtendo-se o peso seco do total e das frações ‘fina’, ‘galho’, ‘folha’ e ‘outros’.



**Figura 2.1.** Coletores de serapilheira (20 cm diâmetro) utilizados nos *plots* de 2 x 1m. As coletas foram externas aos *plots*, sendo uma em cada lado totalizando quatro amostras por *plot*.

### 2.2.2. Estrutura do dossel e radiação

A estrutura do dossel foi quantificada através dos parâmetros abertura do dossel (%) e índice de área foliar (IAF). O primeiro informa o percentual de área aberta (céu) em relação à área total ocupada pelas copas das árvores e o segundo é um índice de m<sup>2</sup> de vegetação (inclui, além das folhas, os galhos também) por m<sup>2</sup> de solo, e por isso não apresenta unidade de medida. Ambos foram obtidos com as fotografias tiradas com lente hemisférica do tipo *fisheye* (Nikon FC-08) acoplada à máquina fotográfica Nikon modelo Coolpix 4500 (Figura 2.2). A partir destas fotografias também foi estimada a quantidade de radiação (total, direta e difusa) presente no sub-bosque. Para tal, as fotos foram tiradas em condição de céu nublado e homogêneo sem que houvesse qualquer luz direta incidindo sobre a lente, a fim de evitar uma superestimativa nas medidas. Um total de 180 fotos foi tirado, sendo uma no centro de cada *plot* a 1 metro de altura do solo e acompanhando a declividade do terreno com o auxílio de um tripé. Posteriormente, as fotografias foram analisadas através do programa WinSCANOPY 2003d no modo de *threshold* automático.



**Figura 2.2.** Exemplo de fotografias tiradas com lente hemisférica do tipo *fisheye* (Nikon FC-08) acoplada à máquina fotográfica Nikon modelo Coolpix 4500.

### **2.2.3. Declividade**

A declividade do terreno foi medida para cada um dos *plots* com o auxílio de um clinômetro. A visada do clinômetro foi realizada a uma distância de 5 metros do objeto de referência, sendo este nivelado à altura do olho do observador. Procurou-se, sempre que possível, manter o *plot* ao centro da distância visada. Em cada localidade os *plots* foram separados em quatro categorias de declividade: plano ( $\leq 10^\circ$ ), inclinado ( $>10^\circ$  até  $\leq 25^\circ$ ), íngreme ( $> 25^\circ$  até  $\leq 40^\circ$ ) e muito íngreme ( $> 40^\circ$ ) para auxiliar na visualização dos resultados.

### **2.2.4. Análises**

#### Análise de Componentes Principais (ACP)

Para avaliar a estrutura do conjunto de dados, identificando as relações entre as variáveis descritoras da comunidade de plântulas e as variáveis ambientais de forma a distinguir os fatores que mais influenciam a comunidade de plântulas, foi realizada uma análise de componentes principais (PCA, *Principal Components Analysis*) baseada em matrizes de correlação. Nesta, as variáveis descritoras da comunidade utilizadas na extração dos componentes principais, denominadas de ativas, foram: densidade, área basal, densidade de rebrotas, diâmetro médio, altura média, número de folhas médio, recrutamento, mortalidade, crescimento em diâmetro e crescimento em altura. Além destas também foram utilizadas variáveis suplementares, ou seja, as variáveis ambientais que poderiam se correlacionar com os eixos (componentes) explicando os padrões da comunidade. No entanto, estas variáveis suplementares não foram utilizadas no cálculo de extração das componentes principais, sendo apenas projetadas no gráfico. Estas foram:

serapilheira fração fina, serapilheira fração folha, serapilheira fração galho, abertura do dossel, índice de área foliar, radiação direta, radiação difusa, declividade e local. Esta última corresponde a única variável categórica do conjunto de dados e consta das categorias INTERIOR (interior florestal), ORBEL 1 (borda antiga) e ORBEL 2 (borda recente), nesta ordem. Esta variável atua de modo a representar a influência dos efeitos de borda na comunidade. Com exceção desta, as demais variáveis indicavam valores por *plot*, sendo contabilizadas na matriz da análise 180 amostras correspondentes aos 180 *plots*. O programa utilizado para efetuar as análises foi o Statistica 6.0 (StatSoft Inc. 2001). De acordo com este programa os dados são automaticamente centralizados, não havendo necessidade de centralizá-los previamente para rodar a análise.

#### Comparações entre as localidades

As quatro amostras de serapilheira de cada *plot* foram somadas para gerar uma amostra composta por *plot*. Para verificar diferenças entre os locais a serapilheira total, assim como cada uma das frações foram testadas através de ANOVAS *two-way* hierárquicas (*plot nested in* parcela e parcela *nested in* local) com teste *a posteriori* tipo Tukey ( $p < 0,05$ ). As frações foram também analisadas em termos percentuais de contribuição. Neste caso, os dados foram transformados para arcoseno (Zar 1999) e em seguida testados pela análise de variância hierárquica *Two-way*.

Os demais parâmetros: abertura do dossel, IAF, declividade e radiação total, direta e difusa também foram testados por meio de *Two-way* ANOVAS hierárquicas com *plot nested in* parcela e parcela *nested in* local e teste *a posteriori* tipo Tukey ( $p < 0,05$ ).

Foram realizadas ainda análises de variância *One-way* para testar os coeficientes de variação espacial (CV) médios por parcela entre as localidades. O teste *a posteriori* utilizado também foi do tipo Tukey ( $p < 0,05$ ).

## **2.3. RESULTADOS**

### **2.3.1. Estrutura geral do conjunto de dados**

Na análise de componentes principais foram extraídos os três primeiros componentes (eixos) de acordo com o critério da raiz latente (Hair *et al.* 2005), ou seja, somente os componentes com autovalores maiores que 1,0 foram mantidos. Assim sendo, estes três componentes explicaram 60,8% da variância do conjunto de variáveis selecionadas (Tabela 2.1).

No eixo 1 o fator ambiental (ou variável suplementar) de maior correlação foi o ‘local’ com  $r = -0,30$  (Tabela 2.2, Figura 2.3). Em seguida, obteve-se a ‘declividade’ com a segunda maior correlação com este eixo ( $r = -0,17$ ). Estes dois fatores ambientais, portanto, parecem explicar em maior parte a variação deste eixo, formado principalmente pelas contribuições das variáveis: diâmetro (25%), altura (19%), número de folhas (15%) e área basal (12%), descritoras da estrutura da comunidade, e recrutamento (12%) e mortalidade (9%), descritoras da dinâmica (Tabela 2.3 e Figura 2.3).

**Tabela 2.1.** Resultados da análise de componentes principais baseada numa matriz de correlação em que, dos dez componentes gerados, apenas os três primeiros apresentaram autovalores maiores do que 1,0, explicando o maior percentual de variância dos dados.

Componentes	Autovalor	% variância	% cumulativo
1	3,097	31,0	31,0
2	1,848	18,5	49,4
3	1,136	11,4	60,8
4	0,927	9,3	70,1
5	0,852	8,5	78,6
6	0,744	7,4	86,0
7	0,665	6,7	92,7
8	0,563	5,6	98,3
9	0,144	1,4	99,8
10	0,024	0,2	100,0

As variáveis diâmetro, altura, número de folhas e área basal foram todas positivamente correlacionadas entre si e com o eixo 1 de forma significativa (Tabela 2.4, Figura 2.3), podendo ser consideradas como uma única variável descritora da estrutura de tamanho da comunidade. Todas estas variáveis também se correlacionaram de forma negativa com a mortalidade (Tabela 2.4), indicando um padrão de mortalidade dependente do tamanho, e com o recrutamento, demonstrando uma tendência de baixo recrutamento em *plots* com indivíduos de maior tamanho. Além disso, a mortalidade e o recrutamento também se correlacionaram positivamente, o que poderia estar indicando que a saída de indivíduos do *plot* permite a entrada de novos indivíduos.

O fator ‘local’ se correlacionou de forma positiva com o diâmetro, altura e número de folhas e de forma negativa com o recrutamento (Figura 2.3, Tabela 2.4). Sendo assim, nas localidades de borda a estrutura de tamanhos seria maior e as taxas de recrutamento menores do que no interior. A mortalidade e a área basal, apesar de correlacionadas com o eixo, não tiveram relação com o fator ‘local’, e a densidade de rebrotas, ainda que com uma pequena contribuição para o eixo 1 (2,5%), foi positivamente relacionada com este fator

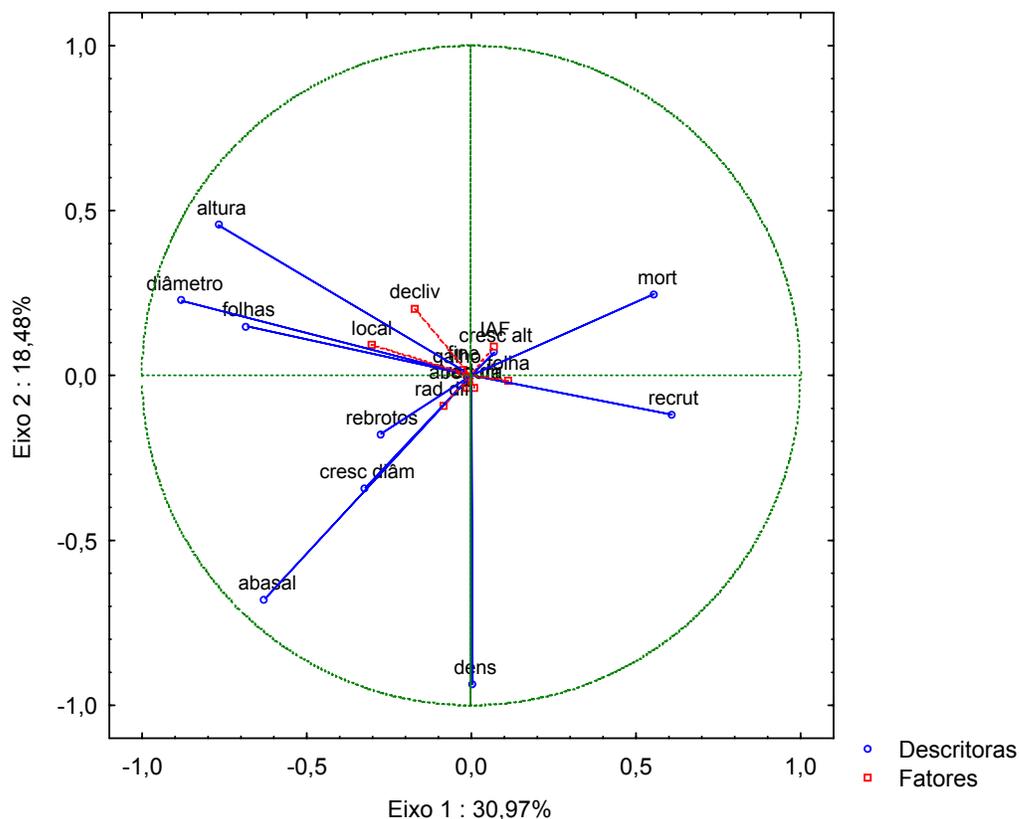
(Tabela 2.4), de modo que em direção à ORBEL 2 a densidade de rebrotas é maior. De forma semelhante, a declividade foi positivamente correlacionada com as variáveis de tamanho (diâmetro, altura e número de folhas) e de forma negativa com a mortalidade (Tabela 2.4). Com isso, acréscimos na declividade do *plot* correspondem a incrementos na estrutura de tamanho da comunidade. No entanto, o fator ‘declividade’ também foi positivamente correlacionado com o fator ‘local’ ( $r = 0,27$ ), o que torna difícil a identificação das relações de causa e efeito referentes às variáveis de tamanho. Já o aumento da sobrevivência com a declividade seria uma simples consequência do tamanho dos indivíduos, pois conforme observado anteriormente, locais mais íngremes apresentaram indivíduos maiores e estes são dotados de maior sobrevivência.

No segundo eixo ortogonal, o fator declividade é o mais correlacionado (Figura 2.3, Tabela 2.2). Neste eixo, a variável descritora densidade foi a que mais contribuiu com a variância, sendo negativamente correlacionada. Desta forma, um aumento na declividade do *plot* significa uma diminuição na densidade de plântulas.

O terceiro eixo, majoritariamente formado pela contribuição do crescimento em diâmetro (57%), parece ser explicado pelos fatores abertura e radiação difusa (Tabela 2.3). No entanto, nenhum destes fatores se correlacionou com esta variável descritora (Tabela 2.4). Em seguida, contribuindo com 17% do eixo, a variável rebrotos também não se correlacionou com a abertura nem com a radiação difusa.

**Tabela 2.2.** Coordenadas (autovetores) das variáveis ativas (descritoras) e suplementares (\*) nos três primeiros eixos extraídos baseados na matriz de correlações. As maiores correlações foram marcadas em negrito.

	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>	<b>Eixo 3</b>
	<b>31,0%</b>	<b>18,5%</b>	<b>11,4%</b>
densidade	0,00	<b>-0,94</b>	-0,04
área basal	<b>-0,63</b>	<b>-0,68</b>	0,10
rebrotos	-0,28	-0,18	<b>0,45</b>
mortalidade	<b>0,55</b>	0,25	0,12
recrutamento	<b>0,61</b>	-0,12	0,11
diâmetro	<b>-0,88</b>	0,23	0,18
altura	<b>-0,77</b>	0,46	0,02
n° de folhas	<b>-0,68</b>	0,15	-0,23
crescimento em diâmetro	0,07	0,07	<b>-0,81</b>
crescimento em altura	-0,32	-0,34	<b>-0,40</b>
*local	<b>-0,30</b>	0,09	0,06
*declividade	-0,17	<b>0,20</b>	0,00
*serapilheira fina	-0,02	0,02	-0,07
*serapilheira folha	0,11	-0,01	-0,14
*serapilheira galho	-0,05	0,01	0,06
*Índice de área foliar	0,07	0,09	0,11
*abertura do dossel	-0,02	-0,04	-0,16
*radiação direta	0,01	-0,04	-0,06
*radiação difusa	-0,09	-0,09	-0,16



**Figura 2.3.** Projeção das variáveis descritoras (ativas) e dos fatores ambientais (variáveis suplementares) no plano-fator 1 x 2. As variáveis descritoras da comunidade (ativas) estão em azul e os fatores ambientais (suplementares) em vermelho. **Variáveis descritoras:** densidade (‘dens’), área basal (‘abasal’), densidade de rebrotos (‘rebrotos’), diâmetro médio (‘diâmetro’), altura média (‘altura’), número de folhas médio (‘folhas’), recrutamento (‘recrut’), mortalidade (‘mort’), crescimento em diâmetro (‘cresc diâm’) e crescimento em altura (‘cresc alt’). **Fatores ambientais:** serapilheira fração fina (‘fine’), serapilheira fração folha (‘folha’), serapilheira fração galho (‘galho’), abertura do dossel (‘abertura’), índice de área foliar (‘IAF’), radiação direta (‘rad dir’), radiação difusa (‘rad dif’), declividade (‘decliv’) e local.

**Tabela 2.3.** Contribuição relativa de cada variável ativa (descritora) para a formação dos três componentes (eixos) extraídos na análise de componentes principais baseada em uma matriz de correlações.

	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>	<b>Eixo 3</b>
<b>densidade</b>	0,00	0,47	0,00
<b>área basal</b>	0,13	0,25	0,01
<b>rebrotos</b>	0,02	0,02	0,17
<b>mortalidade</b>	0,10	0,03	0,01
<b>recrutamento</b>	0,12	0,01	0,01
<b>diâmetro</b>	0,25	0,03	0,03
<b>altura</b>	0,19	0,11	0,00
<b>n° de folhas</b>	0,15	0,01	0,05
<b>crescimento em diâmetro</b>	0,00	0,00	0,58
<b>crescimento em altura</b>	0,03	0,06	0,14

Na matriz de correlações, outras relações não identificadas pela análise dos componentes principais foram evidenciadas. A ‘radiação difusa’ foi correlacionada positivamente com o número de folhas e negativamente com a mortalidade. No entanto, este fator também se relacionou de forma positiva com o fator ‘local’, podendo justificar as demais relações encontradas. A radiação (direta e difusa) também foi correlacionada de forma positiva com o fator ‘abertura do dossel’ e negativa com os fatores ‘índice de área foliar’ (IAF) e ‘serapilheira galho’, sendo estes dois últimos negativamente correlacionados com a abertura. Desta forma, *plots* com maior abertura também apresentam maior quantidade de radiação e menor IAF, como já era esperado, e menor quantidade de serapilheira fração galho. Dentre estes fatores, a abertura, radiação difusa, serapilheira fina e serapilheira folha foram correlacionados com o fator ‘local’ e, portanto, parecem interagir com os efeitos de borda.

O crescimento em diâmetro se correlacionou de forma positiva com a área basal, diâmetro e número de folhas e negativa com a mortalidade, de modo que houve uma tendência de *plots* com indivíduos maiores apresentarem maior crescimento médio em diâmetro e maior sobrevivência dos indivíduos, como visto anteriormente. Além disso, o maior tamanho dos indivíduos implica em reduções na densidade, como indicado na correlação negativa da densidade com o diâmetro e altura. A densidade de rebrotas também exibiu correlação positiva com as descritoras de tamanho, diâmetro e área basal, e aparentemente foi explicada pelo fator ‘local’, com o qual se correlacionou de forma positiva.

**Tabela 2.4.** Matriz de correlações entre as variáveis descritoras e suplementares. Variáveis ativas descritoras da comunidade na parte superior e variáveis suplementares (fatores ambientais) na parte inferior. Correlações marcadas em negrito indicam significância estatística ( $p < 0,05$ ). Variáveis ativas: densidade, área basal, densidade de rebrotos (‘rebrotos’), mortalidade, recrutamento, diâmetro médio (‘diâmetro’), altura média (‘altura’), número de folhas médio (‘n° de folhas’), crescimento em altura e crescimento em diâmetro. Variáveis suplementares: local, declividade, serapilheira fração fina, serapilheira fração folha, serapilheira fração galho, índice de área foliar, abertura do dossel, radiação direta e radiação difusa.

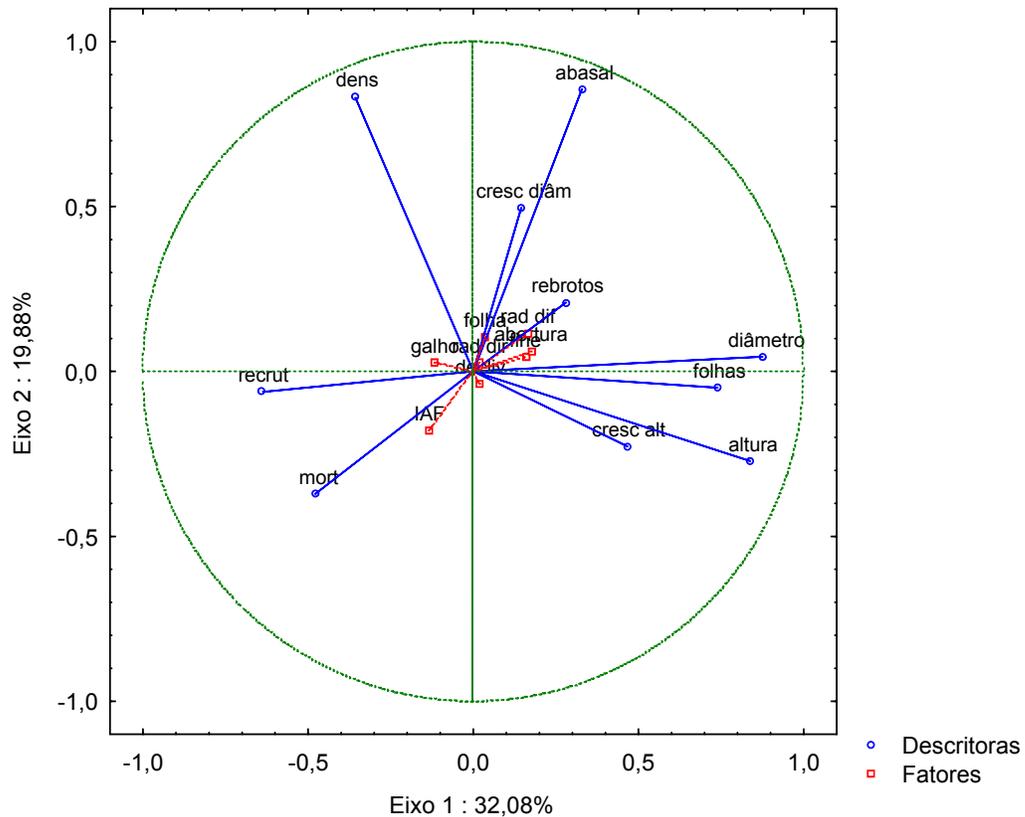
Variável	Correlações entre variáveis																		
	X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>	X <sub>3</sub>	X <sub>4</sub>	X <sub>5</sub>	X <sub>6</sub>	X <sub>7</sub>	X <sub>8</sub>	X <sub>9</sub>	X <sub>10</sub>	X <sub>11</sub>	X <sub>12</sub>	X <sub>13</sub>	X <sub>14</sub>	X <sub>15</sub>	X <sub>16</sub>	X <sub>17</sub>	X <sub>18</sub>	X <sub>19</sub>
X <sub>1</sub> densidade	1,00	<b>0,68</b>	0,06	-0,13	0,07	<b>-0,23</b>	<b>-0,35</b>	-0,09	0,01	0,15	-0,11	<b>-0,26</b>	0,02	0,04	0,03	-0,10	0,03	0,05	0,09
X <sub>2</sub> área basal		1,00	<b>0,22</b>	<b>-0,34</b>	<b>-0,25</b>	<b>0,50</b>	<b>0,24</b>	<b>0,28</b>	-0,11	<b>0,28</b>	0,13	-0,07	0,04	-0,04	0,08	-0,09	0,01	-0,02	0,08
X <sub>3</sub> rebrotos			1,00	-0,14	-0,06	<b>0,19</b>	0,08	0,13	-0,08	0,02	<b>0,16</b>	0,05	-0,04	-0,13	0,00	-0,02	-0,03	0,09	0,02
X <sub>4</sub> mortalidade				1,00	<b>0,27</b>	<b>-0,33</b>	<b>-0,23</b>	<b>-0,27</b>	0,02	<b>-0,24</b>	-0,12	<b>-0,16</b>	-0,01	0,05	-0,02	0,14	-0,09	-0,13	<b>-0,19</b>
X <sub>5</sub> recrutamento					1,00	<b>-0,44</b>	<b>-0,36</b>	<b>-0,36</b>	0,01	-0,12	<b>-0,25</b>	0,00	-0,08	0,11	-0,02	-0,11	-0,02	0,10	0,02
X <sub>6</sub> diâmetro						1,00	<b>0,83</b>	<b>0,47</b>	<b>-0,16</b>	<b>0,18</b>	<b>0,29</b>	<b>0,19</b>	0,01	-0,10	0,06	-0,02	-0,06	-0,08	-0,01
X <sub>7</sub> altura							1,00	<b>0,50</b>	0,03	0,03	<b>0,19</b>	<b>0,18</b>	0,07	0,02	0,06	-0,06	-0,05	-0,01	0,01
X <sub>8</sub> n° de folhas								1,00	0,10	<b>0,17</b>	<b>0,27</b>	<b>0,21</b>	-0,06	<b>-0,17</b>	0,03	-0,12	0,13	0,09	<b>0,17</b>
X <sub>9</sub> crescimento altura									1,00	0,04	-0,04	-0,04	0,12	<b>0,15</b>	0,00	-0,11	0,12	0,11	0,14
X <sub>10</sub> crescimento diâmetro										1,00	0,01	0,07	-0,07	0,02	-0,15	-0,04	0,03	-0,07	0,05
X <sub>11</sub> *local											1,00	<b>0,27</b>	<b>-0,20</b>	<b>-0,27</b>	0,06	-0,08	<b>0,19</b>	0,09	<b>0,17</b>
X <sub>12</sub> *declividade												1,00	-0,15	-0,06	-0,02	0,01	0,03	0,01	0,11
X <sub>13</sub> *serapilheira fina													1,00	<b>0,39</b>	<b>0,33</b>	0,02	0,03	0,03	0,08
X <sub>14</sub> *serapilheira folha														1,00	-0,08	-0,02	-0,09	-0,01	-0,02
X <sub>15</sub> *serapilheira galho															1,00	0,12	<b>-0,16</b>	-0,14	<b>-0,15</b>
X <sub>16</sub> *Índice de área foliar																1,00	<b>-0,34</b>	<b>-0,66</b>	<b>-0,67</b>
X <sub>17</sub> *abertura do dossel																	1,00	<b>0,27</b>	<b>0,76</b>
X <sub>18</sub> *radiação direta																		1,00	<b>0,64</b>
X <sub>19</sub> *radiação difusa																			1,00

### **2.3.2. Relações entre variáveis e fatores nas localidades**

Interior - Na Análise de Componentes Principais (ACP) desta localidade foram extraídos apenas os dois primeiros eixos, pois estes foram os únicos eixos com autovalores maiores do que 1. Desta forma, 51,9% da variância do conjunto de dados foi explicada (Tabela 2.5, Figura 2.4). No primeiro eixo as maiores contribuições correspondem às variáveis: diâmetro (23%), altura (21%), número de folhas (17%), recrutamento (12%), mortalidade (7%) e crescimento em altura (6%). Já os fatores mais correlacionados foram: abertura ( $r = 0,17$ ), radiação difusa ( $r = 0,16$ ) e serapilheira fina ( $r = 0,15$ ). No entanto, estas correlações foram fracas e apenas as variáveis mortalidade e crescimento em altura mostraram relações significativas com algum destes fatores na matriz de correlações desta localidade ( $N = 60$ ) (Tabela 2.6). Foram encontradas correlações entre a mortalidade de plântulas e a radiação difusa ( $r = -0,27$ ;  $p = 0,04$ ), IAF ( $r = 0,28$ ;  $p = 0,02$ ), serapilheira fina ( $r = -0,29$ ;  $p = 0,02$ ) e entre a abertura do dossel e o crescimento em altura ( $r = 0,29$ ;  $p = 0,02$ ). No eixo 2 as variáveis que mais contribuíram foram: área basal (36%), densidade (34%), crescimento em diâmetro (12%) e mortalidade (6%). Os fatores mais correlacionados com o eixo foram o IAF ( $r = -0,17$ ) e a radiação difusa ( $r = 0,11$ ), que exibiram correlação significativa com a mortalidade, como já mencionado.

**Tabela 2.5.** Coordenadas (autovetores) das variáveis ativas (descritoras) e suplementares (\*) nos dois primeiros eixos extraídos baseados na matriz de correlações da localidade INTERIOR. As maiores correlações foram marcadas em negrito.

	<b>Eixo 1</b> <b>32,0%</b>	<b>Eixo 2</b> <b>19,8%</b>
<b>densidade</b>	-0,36	<b>0,83</b>
<b>área basal</b>	0,33	<b>0,86</b>
<b>rebrotos</b>	0,28	0,21
<b>mortalidade</b>	<b>-0,48</b>	-0,37
<b>recrutamento</b>	<b>-0,64</b>	-0,06
<b>diâmetro</b>	<b>0,88</b>	0,04
<b>altura</b>	<b>0,84</b>	-0,27
<b>n° de folhas</b>	<b>0,74</b>	-0,05
<b>crescimento em diâmetro</b>	0,15	<b>0,50</b>
<b>crescimento em altura</b>	<b>0,47</b>	-0,23
*declividade	0,02	-0,04
*serapilheira fina	<b>0,16</b>	0,04
*serapilheira folha	0,04	0,10
*serapilheira galho	-0,12	0,03
*Índice de área foliar	-0,14	<b>-0,18</b>
*abertura do dossel	<b>0,18</b>	0,06
*radiação direta	0,02	0,03
*radiação difusa	<b>0,17</b>	0,12



**Figura 2.4.** ACP da localidade INTERIOR com a projeção das variáveis descritoras (ativas) e dos fatores ambientais (variáveis suplementares) no plano-fator 1 x 2. As variáveis descritoras da comunidade (ativas) estão em azul e os fatores ambientais (suplementares) em vermelho. **Variáveis descritoras:** densidade ('dens'), área basal ('abasal'), densidade de rebrotos ('rebrotos'), diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('folhas'), recrutamento ('recrut'), mortalidade ('mort'), crescimento em diâmetro ('cresc diâm') e crescimento em altura ('cresc alt'). **Fatores ambientais:** serapilheira fração fina ('fine'), serapilheira fração folha ('folha'), serapilheira fração galho ('galho'), abertura do dossel ('abertura'), índice de área foliar ('IAF'), radiação direta ('rad dir'), radiação difusa ('rad dif'), declividade ('decliv').

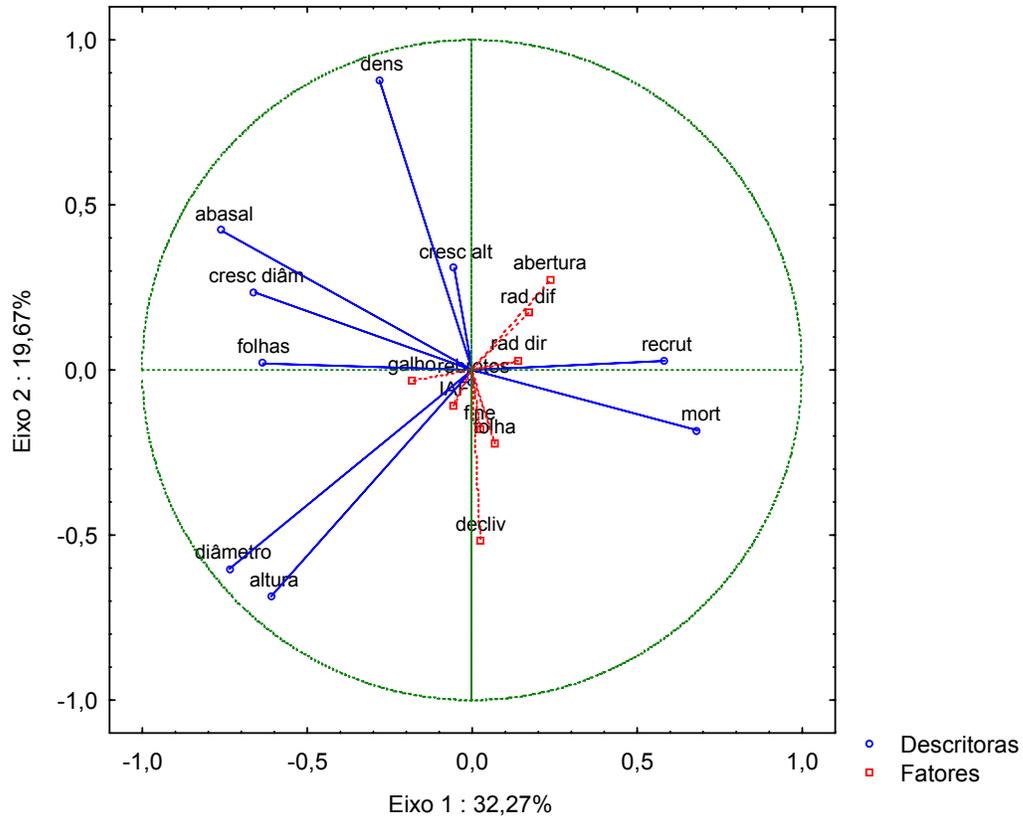
**Tabela 2.6.** Matriz de correlações entre as variáveis de INTERIOR. Variáveis ativas descritoras da comunidade na parte superior e variáveis suplementares (fatores ambientais) na parte inferior. Correlações marcadas em vermelho indicam significância estatística ( $p < 0,05$ ). Variáveis ativas: densidade, área basal, densidade de rebrotas ('rebrotos'), mortalidade, recrutamento, diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('n° de folhas'), crescimento em altura e crescimento em diâmetro. Variáveis suplementares: local, declividade, serapilheira fração fina, serapilheira fração folha, serapilheira fração galho, índice de área foliar, abertura do dossel, radiação direta e radiação difusa.

Variável	Correlações entre variáveis																	
	X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>	X <sub>3</sub>	X <sub>4</sub>	X <sub>5</sub>	X <sub>6</sub>	X <sub>7</sub>	X <sub>8</sub>	X <sub>9</sub>	X <sub>10</sub>	X <sub>11</sub>	X <sub>12</sub>	X <sub>13</sub>	X <sub>14</sub>	X <sub>15</sub>	X <sub>16</sub>	X <sub>17</sub>	X <sub>18</sub>
X <sub>1</sub> densidade	1,00	<b>0,68</b>	-0,04	-0,05	0,16	<b>-0,31</b>	<b>-0,46</b>	<b>-0,27</b>	-0,18	0,15	0,02	0,00	0,09	0,13	-0,14	0,00	0,07	0,09
X <sub>2</sub> área basal		1,00	0,18	<b>-0,30</b>	-0,22	0,43	0,11	0,17	-0,01	<b>0,27</b>	-0,10	0,07	0,10	0,02	-0,24	0,12	0,04	0,18
X <sub>3</sub> rebrotos			1,00	-0,15	-0,16	0,23	0,12	0,04	0,07	0,11	-0,12	0,02	-0,05	0,03	-0,06	0,16	-0,12	0,04
X <sub>4</sub> mortalidade				1,00	<b>0,27</b>	<b>-0,31</b>	-0,21	<b>-0,26</b>	-0,17	-0,24	-0,06	<b>-0,30</b>	-0,04	-0,03	<b>0,28</b>	-0,15	-0,18	<b>-0,27</b>
X <sub>5</sub> recrutamento					1,00	<b>-0,44</b>	<b>-0,39</b>	<b>-0,45</b>	-0,14	-0,02	0,14	-0,23	0,07	0,11	-0,15	0,00	0,04	-0,02
X <sub>6</sub> diâmetro						1,00	<b>0,80</b>	<b>0,53</b>	0,24	0,09	-0,03	0,05	0,03	-0,16	-0,10	0,13	-0,09	0,07
X <sub>7</sub> altura							1,00	<b>0,51</b>	<b>0,42</b>	-0,05	0,04	0,12	0,11	-0,14	-0,14	0,14	0,06	0,16
X <sub>8</sub> n° de folhas								1,00	<b>0,30</b>	0,17	0,08	-0,04	-0,02	0,00	-0,11	0,05	0,08	0,08
X <sub>9</sub> crescimento altura									1,00	-0,06	0,25	0,18	0,07	0,01	-0,13	<b>0,29</b>	0,09	0,23
X <sub>10</sub> crescimento diâmetro										1,00	0,15	-0,06	0,17	-0,24	0,02	0,07	-0,08	-0,01
X <sub>11</sub> *declividade											1,00	-0,21	0,26	-0,12	-0,12	-0,07	-0,06	0,06
X <sub>12</sub> *serapilheira fina												1,00	<b>0,36</b>	0,23	-0,06	<b>0,36</b>	0,19	<b>0,41</b>
X <sub>13</sub> *serapilheira folha													1,00	-0,05	0,09	-0,01	-0,05	0,03
X <sub>14</sub> *serapilheira galho														1,00	-0,03	0,00	0,01	0,07
X <sub>15</sub> *Índice de área foliar															1,00	<b>-0,44</b>	<b>-0,60</b>	<b>-0,68</b>
X <sub>16</sub> *abertura do dossel																1,00	<b>0,32</b>	<b>0,77</b>
X <sub>17</sub> *radiação direta																	1,00	<b>0,67</b>
X <sub>18</sub> *radiação difusa																		1,00

Orbel 1 - Na borda mais antiga a ACP resultou na extração dos três primeiros eixos, que representaram 66,3% da variância do conjunto de dados (Tabela 2.7, Figura 2.5). O primeiro destes é formado pelas contribuições da área basal (17%), diâmetro (16%), mortalidade (14%), crescimento em diâmetro (13%), número de folhas (12%), altura (11%) e recrutamento (10%). Os fatores mais correlacionados com este eixo foram: abertura ( $r = 0,23$ ), radiação difusa ( $r = 0,17$ ) e serapilheira fração galho ( $r = -0,18$ ), sendo que os dois primeiros mostraram correlações significativas com o diâmetro ( $r = -0,34$ ,  $p = 0,008$  e  $r = -0,26$ ,  $p = 0,04$ , respectivamente) (Tabela 2.8). O eixo 2, por sua vez, foi composto pelas contribuições da densidade (39%), altura (23%), diâmetro (18%) e área basal (9%). Neste eixo o fator declividade foi fortemente correlacionado ( $r = -0,51$ ) explicando a maior parte da variância encontrada e mostrando relações significativas com a densidade ( $r = -0,55$ ,  $p < 0,01$ ), altura ( $r = 0,29$ ,  $p = 0,02$ ) e área basal ( $r = -0,29$ ,  $p = 0,02$ ). Em seguida, a abertura do dossel ( $r = 0,27$ ) e a serapilheira fração folha ( $r = -0,22$ ) também exibiram correlação com o eixo. Quanto ao terceiro eixo, as variáveis descritoras: crescimento em altura (43%) e rebrotos (40%) foram as principais componentes, sendo os fatores serapilheira fração folha ( $r = 0,21$ ) e fração galho ( $r = 0,21$ ) os mais correlacionados.

**Tabela 2.7.** Coordenadas (autovetores) das variáveis ativas (descritoras) e suplementares (\*) nos três primeiros eixos extraídos baseados na matriz de correlações da localidade ORBEL 1. As maiores correlações foram marcadas em negrito.

	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>	<b>Eixo 3</b>
	<b>32,3%</b>	<b>19,7%</b>	<b>14,4%</b>
<b>densidade</b>	-0,28	<b>0,88</b>	-0,15
<b>área basal</b>	<b>-0,76</b>	<b>0,42</b>	-0,21
<b>rebrotos</b>	0,00	-0,04	<b>-0,76</b>
<b>mortalidade</b>	<b>0,68</b>	-0,18	0,11
<b>recrutamento</b>	<b>0,58</b>	0,03	-0,34
<b>diâmetro</b>	<b>-0,74</b>	<b>-0,60</b>	-0,07
<b>altura</b>	<b>-0,61</b>	<b>-0,69</b>	0,13
<b>n° de folhas</b>	<b>-0,64</b>	0,02	-0,06
<b>crescimento em diâmetro</b>	<b>-0,66</b>	0,24	0,08
<b>crescimento em altura</b>	-0,05	0,31	<b>0,79</b>
<b>*declividade</b>	0,03	<b>-0,52</b>	0,03
<b>*serapilheira fina</b>	0,02	-0,18	0,16
<b>*serapilheira folha</b>	0,07	<b>-0,22</b>	<b>0,22</b>
<b>*serapilheira galho</b>	-0,19	-0,03	<b>0,22</b>
<b>*Índice de área foliar</b>	-0,06	-0,11	-0,08
<b>*abertura do dossel</b>	<b>0,24</b>	<b>0,27</b>	0,14
<b>*radiação direta</b>	0,14	0,03	-0,04
<b>*radiação difusa</b>	0,17	0,17	0,05



**Figura 2.5.** ACP da localidade ORBEL 1 com a projeção das variáveis descritoras (ativas) e dos fatores ambientais (variáveis suplementares) no plano-fator 1 x 2. As variáveis descritoras da comunidade (ativas) estão em azul e os fatores ambientais (suplementares) em vermelho. **Variáveis descritoras:** densidade ('dens'), área basal ('abasal'), densidade de rebrotas ('rebrotos'), diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('folhas'), recrutamento ('recrut'), mortalidade ('mort'), crescimento em diâmetro ('cresc diâm') e crescimento em altura ('cresc alt'). **Fatores ambientais:** serapilheira fração fina ('fine'), serapilheira fração folha ('folha'), serapilheira fração galho ('galho'), abertura do dossel ('abertura'), índice de área foliar ('IAF'), radiação direta ('rad dir'), radiação difusa ('rad dif'), declividade ('decliv').

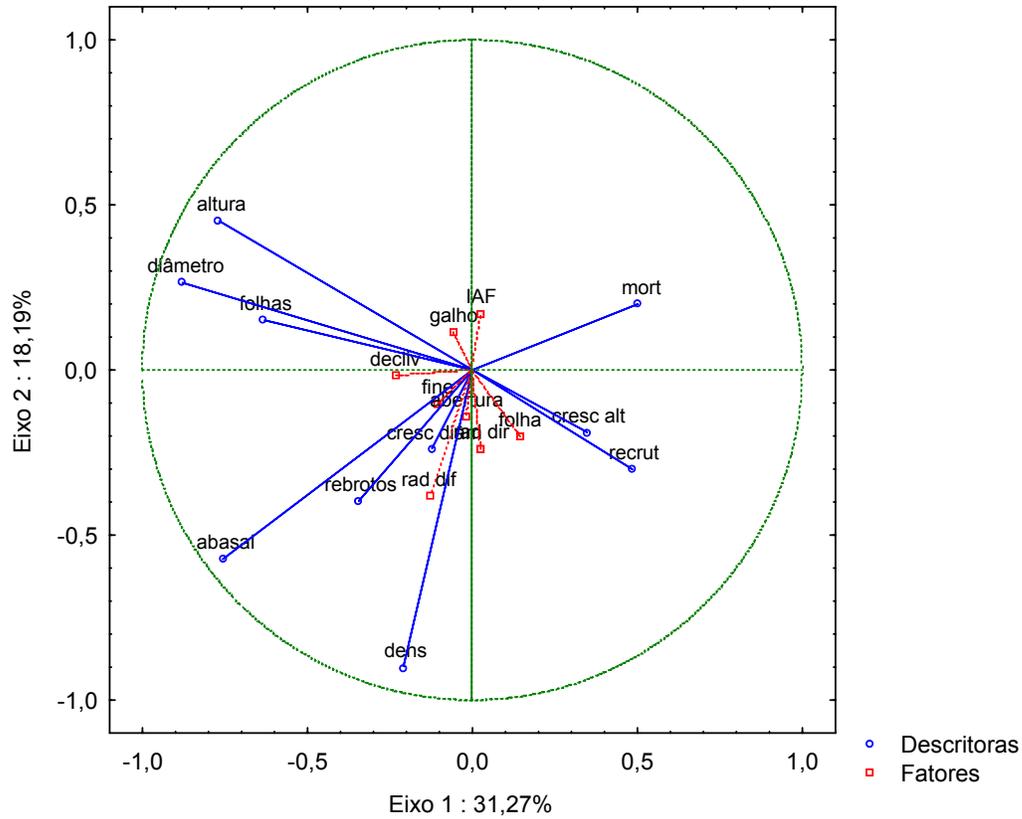
**Tabela 2.8.** Matriz de correlações entre as variáveis na localidade ORBEL 1. Variáveis ativas descritoras da comunidade na parte superior e variáveis suplementares (fatores ambientais) na parte inferior. Correlações marcadas em vermelho indicam significância estatística ( $p < 0,05$ ). Variáveis ativas: densidade, área basal, densidade de rebrotas ('rebrotos'), mortalidade, recrutamento, diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('n° de folhas'), crescimento em altura e crescimento em diâmetro. Variáveis suplementares: local, declividade, serapilheira fração fina, serapilheira fração folha, serapilheira fração galho, índice de área foliar, abertura do dossel, radiação direta e radiação difusa.

Variável	Correlações entre variáveis																	
	X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>	X <sub>3</sub>	X <sub>4</sub>	X <sub>5</sub>	X <sub>6</sub>	X <sub>7</sub>	X <sub>8</sub>	X <sub>9</sub>	X <sub>10</sub>	X <sub>11</sub>	X <sub>12</sub>	X <sub>13</sub>	X <sub>14</sub>	X <sub>15</sub>	X <sub>16</sub>	X <sub>17</sub>	X <sub>18</sub>
X <sub>1</sub> densidade	1,00	<b>0,72</b>	0,00	<b>-0,27</b>	-0,04	<b>-0,26</b>	<b>-0,34</b>	0,16	0,15	0,23	<b>-0,55</b>	-0,17	-0,20	-0,03	-0,16	0,21	0,08	0,18
X <sub>2</sub> área basal		1,00	0,07	<b>-0,44</b>	-0,25	<b>0,43</b>	0,23	<b>0,45</b>	0,03	<b>0,45</b>	<b>-0,29</b>	-0,06	-0,15	0,10	-0,02	-0,03	-0,05	-0,02
X <sub>3</sub> rebrotos			1,00	-0,12	0,01	0,07	-0,11	-0,08	<b>-0,36</b>	-0,06	0,01	-0,04	-0,10	-0,17	0,14	-0,24	0,05	-0,14
X <sub>4</sub> mortalidade				1,00	<b>0,39</b>	<b>-0,32</b>	-0,23	<b>-0,31</b>	-0,03	<b>-0,45</b>	0,09	0,09	0,10	-0,16	-0,06	0,10	0,08	0,10
X <sub>5</sub> recrutamento					1,00	<b>-0,36</b>	<b>-0,29</b>	-0,20	<b>-0,27</b>	<b>-0,37</b>	0,03	-0,06	-0,05	-0,18	-0,08	0,21	0,13	0,22
X <sub>6</sub> diâmetro						1,00	<b>0,88</b>	<b>0,37</b>	-0,16	<b>0,29</b>	0,25	0,09	0,05	0,17	0,12	<b>-0,34</b>	-0,12	<b>-0,26</b>
X <sub>7</sub> altura							1,00	<b>0,32</b>	-0,04	0,14	0,30	0,18	0,22	0,15	0,00	-0,25	-0,02	-0,11
X <sub>8</sub> n° de folhas								1,00	-0,05	<b>0,36</b>	-0,02	-0,08	-0,10	-0,04	-0,04	-0,08	0,00	0,05
X <sub>9</sub> crescimento altura									1,00	0,08	-0,14	0,15	0,17	0,17	-0,08	0,16	0,04	0,09
X <sub>10</sub> crescimento diâmetro										1,00	0,04	-0,13	-0,19	0,18	0,14	-0,24	<b>-0,32</b>	-0,26
X <sub>11</sub> *declividade											1,00	0,16	0,06	0,24	<b>0,30</b>	<b>-0,56</b>	-0,18	<b>-0,39</b>
X <sub>12</sub> *serapilheira fina												1,00	<b>0,46</b>	<b>0,47</b>	0,26	0,01	-0,19	-0,07
X <sub>13</sub> *serapilheira folha													1,00	0,05	-0,06	-0,03	0,00	0,01
X <sub>14</sub> *serapilheira galho														1,00	0,15	-0,17	-0,21	-0,13
X <sub>15</sub> *Índice de área foliar															1,00	<b>-0,38</b>	<b>-0,73</b>	<b>-0,77</b>
X <sub>16</sub> *abertura do dossel																1,00	0,22	<b>0,77</b>
X <sub>17</sub> *radiação direta																	1,00	<b>0,60</b>
X <sub>18</sub> *radiação difusa																		1,00

Orbel 2 - Nesta localidade, a análise de componentes principais revelou uma maior importância do fator radiação difusa na estrutura e dinâmica da comunidade de plântulas (Tabela 2.9, Figura 2.6). Foram extraídos os quatro primeiros eixos de acordo com o critério da raiz latente (Hair *et al.* 2005), correspondendo a 72,9% da variância dos dados. No primeiro eixo destacaram-se pelas contribuições as variáveis: diâmetro (24%), área basal (18%), altura (18%), número de folhas (12%), mortalidade (8%) e recrutamento (7%) (Tabela 2.9). O fator declividade correlacionou-se com este eixo ( $r = -0,23$ ) e com a mortalidade mais especificamente ( $r = -0,26$ ,  $p = 0,04$ ) (Tabela 2.10). Além deste, os fatores serapilheira fração folha ( $r = 0,14$ ) e radiação difusa ( $r = -0,13$ ) também foram fracamente correlacionados com o eixo 1. O eixo 2, por sua vez, foi composto na sua maior parte pelas variáveis: densidade (44%), área basal (18%), altura (11%) e rebrotos (8%). O fator que mais explicou este eixo foi a radiação difusa ( $r = -0,38$ ), que exibiu correlações positivas com a densidade ( $r = 0,33$ ,  $p < 0,01$ ) e área basal ( $r = 0,27$ ,  $p = 0,03$ ). O terceiro eixo foi formado pelas variáveis: crescimento em altura (40%), serapilheira fração folha (20%) e rebrotos (12%) e apresentou as maiores correlações com a radiação direta ( $r = -0,16$ ) e com o IAF ( $r = 0,14$ ), embora estas tenham sido baixas. No quarto eixo o crescimento em diâmetro contribuiu com 67% da variância e a mortalidade com 12%. Neste, os fatores serapilheira fração galho ( $r = 0,27$ ) e radiação difusa ( $r = -0,19$ ) foram correlacionados com o eixo e com o crescimento em diâmetro mais especificamente ( $r = -0,32$ ,  $p = 0,01$  e  $r = 0,36$ ,  $p = 0,04$ , serapilheira fração galho e radiação difusa, respectivamente).

**Tabela 2.9.** Coordenadas (autovetores) das variáveis ativas (descritoras) e suplementares (\*) nos quatro primeiro eixos extraídos baseados na matriz de correlações da localidade ORBEL 2. As maiores correlações foram marcadas em negrito.

	<b>Eixo 1</b> <b>31,3%</b>	<b>Eixo 2</b> <b>18,2%</b>	<b>Eixo 3</b> <b>12,5%</b>	<b>Eixo 4</b> <b>11,0%</b>
<b>densidade</b>	-0,21	<b>-0,90</b>	0,12	0,01
<b>área basal</b>	<b>-0,76</b>	<b>-0,57</b>	0,10	-0,11
<b>rebrotos</b>	-0,34	<b>-0,40</b>	-0,39	0,32
<b>mortalidade</b>	<b>0,50</b>	0,20	-0,32	-0,37
<b>recrutamento</b>	<b>0,48</b>	-0,30	-0,33	0,20
<b>diâmetro</b>	<b>-0,88</b>	0,27	0,02	-0,17
<b>altura</b>	<b>-0,77</b>	<b>0,45</b>	-0,28	0,02
<b>n° de folhas</b>	<b>-0,63</b>	0,15	-0,51	0,16
<b>crescimento em diâmetro</b>	-0,12	-0,24	-0,15	<b>-0,86</b>
<b>crescimento em altura</b>	0,35	-0,19	<b>-0,71</b>	-0,06
<b>*declividade</b>	<b>-0,23</b>	-0,02	0,06	<b>0,20</b>
<b>*serapilheira fina</b>	-0,10	-0,10	-0,08	-0,10
<b>*serapilheira folha</b>	0,15	<b>-0,20</b>	-0,01	-0,15
<b>*serapilheira galho</b>	-0,06	0,11	-0,05	<b>0,27</b>
<b>*Índice de área foliar</b>	0,02	0,17	0,15	0,14
<b>*abertura do dossel</b>	-0,02	-0,14	0,04	-0,17
<b>*radiação direta</b>	0,03	<b>-0,24</b>	-0,16	0,11
<b>*radiação difusa</b>	-0,13	<b>-0,38</b>	-0,05	-0,19



**Figura 2.6.** ACP da localidade ORBEL 2 com a projeção das variáveis descritoras (ativas) e dos fatores ambientais (variáveis suplementares) no plano-fator 1 x 2. As variáveis descritoras da comunidade (ativas) estão em azul e os fatores ambientais (suplementares) em vermelho. **Variáveis descritoras:** densidade ('dens'), área basal ('abasal'), densidade de rebrotos ('rebotos'), diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('folhas'), recrutamento ('recrut'), mortalidade ('mort'), crescimento em diâmetro ('cresc diâm') e crescimento em altura ('cresc alt'). **Fatores ambientais:** serapilheira fração fina ('fine'), serapilheira fração folha ('folha'), serapilheira fração galho ('galho'), abertura do dossel ('abertura'), índice de área foliar ('IAF'), radiação direta ('rad dir'), radiação difusa ('rad dif'), declividade ('decliv').

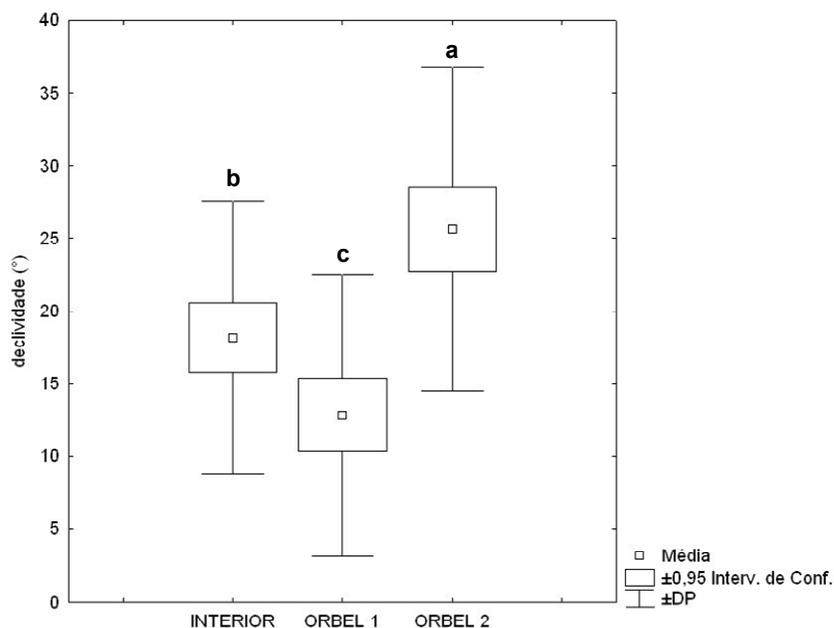
**Tabela 2.10.** Matriz de correlações entre as variáveis na localidade ORBEL 2. Variáveis ativas descritoras da comunidade na parte superior e variáveis suplementares (fatores ambientais) na parte inferior. Correlações marcadas em vermelho indicam significância estatística ( $p < 0,05$ ). Variáveis ativas: densidade, área basal, densidade de rebrotos ('rebrotos'), mortalidade, recrutamento, diâmetro médio ('diâmetro'), altura média ('altura'), número de folhas médio ('n° de folhas'), crescimento em altura e crescimento em diâmetro. Variáveis suplementares: local, declividade, serapilheira fração fina, serapilheira fração folha, serapilheira fração galho, índice de área foliar, abertura do dossel, radiação direta e radiação difusa.

Variável	Correlações entre variáveis																	
	X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>	X <sub>3</sub>	X <sub>4</sub>	X <sub>5</sub>	X <sub>6</sub>	X <sub>7</sub>	X <sub>8</sub>	X <sub>9</sub>	X <sub>10</sub>	X <sub>11</sub>	X <sub>12</sub>	X <sub>13</sub>	X <sub>14</sub>	X <sub>15</sub>	X <sub>16</sub>	X <sub>17</sub>	X <sub>18</sub>
X <sub>1</sub> densidade	1,00	<b>0,72</b>	0,25	-0,21	0,02	-0,11	-0,25	0,03	0,06	0,11	0,01	0,18	0,17	-0,06	-0,12	0,13	0,14	<b>0,34</b>
X <sub>2</sub> área basal		1,00	<b>0,33</b>	<b>-0,39</b>	-0,23	<b>0,57</b>	<b>0,31</b>	<b>0,31</b>	-0,19	0,22	0,19	0,17	0,00	0,00	-0,06	0,10	0,02	<b>0,28</b>
X <sub>3</sub> rebrotos			1,00	-0,13	0,09	0,16	0,14	<b>0,26</b>	0,00	0,02	0,12	0,00	-0,13	0,06	-0,07	-0,04	0,24	0,08
X <sub>4</sub> mortalidade				1,00	0,08	<b>-0,35</b>	-0,23	-0,15	0,22	0,08	<b>-0,26</b>	0,09	-0,05	0,04	0,06	-0,03	-0,16	-0,23
X <sub>5</sub> recrutamento					1,00	<b>-0,42</b>	<b>-0,31</b>	-0,24	<b>0,27</b>	0,02	0,07	-0,12	0,13	0,01	-0,17	-0,09	0,23	0,08
X <sub>6</sub> diâmetro						1,00	<b>0,80</b>	<b>0,43</b>	<b>-0,34</b>	0,18	0,19	0,06	-0,15	0,07	0,00	-0,10	-0,11	0,02
X <sub>7</sub> altura							1,00	<b>0,61</b>	-0,14	0,00	0,15	0,01	-0,16	0,11	0,02	-0,12	-0,09	-0,10
X <sub>8</sub> n° de folhas								1,00	0,05	-0,03	0,17	0,16	-0,16	0,13	-0,08	0,08	0,03	0,11
X <sub>9</sub> crescimento altura									1,00	0,08	-0,20	0,07	0,22	-0,04	-0,10	-0,01	0,14	0,09
X <sub>10</sub> crescimento diâmetro										1,00	-0,09	0,05	0,18	<b>-0,32</b>	<b>-0,26</b>	0,22	0,08	<b>0,37</b>
X <sub>11</sub> *declividade											1,00	-0,20	-0,16	0,00	0,16	0,07	-0,05	0,03
X <sub>12</sub> *serapilheira fina												1,00	0,16	<b>0,34</b>	-0,24	-0,06	0,16	0,15
X <sub>13</sub> *serapilheira folha													1,00	-0,25	-0,23	0,01	0,14	0,19
X <sub>14</sub> *serapilheira galho														1,00	0,18	-0,17	-0,16	-0,25
X <sub>15</sub> *Índice de área foliar															1,00	-0,12	<b>-0,64</b>	<b>-0,58</b>
X <sub>16</sub> *abertura do dossel																1,00	0,14	<b>0,60</b>
X <sub>17</sub> *radiação direta																	1,00	<b>0,63</b>
X <sub>18</sub> *radiação difusa																		1,00

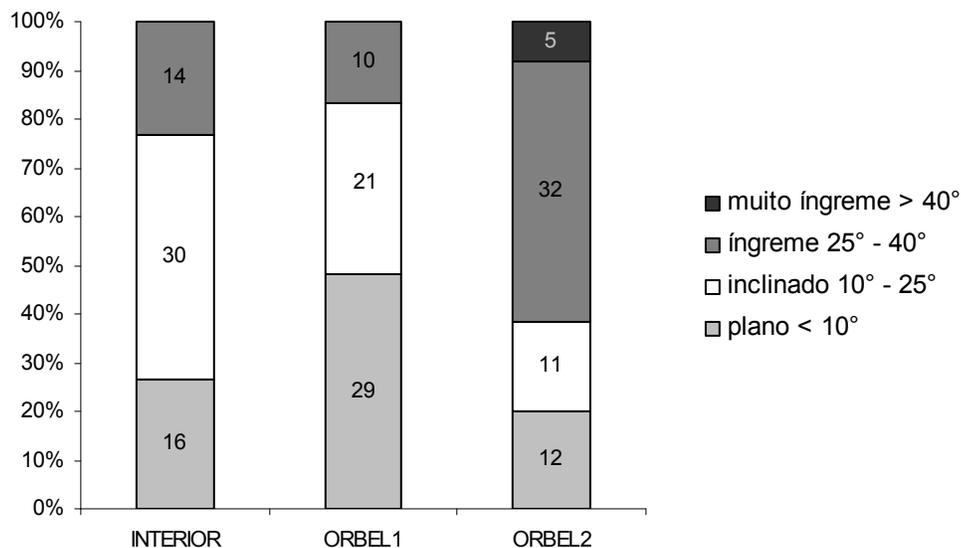
### 2.3.3. Os fatores ambientais nas localidades

#### Declividade

Foi possível verificar que a declividade média dos *plots* diferiu significativamente entre as localidades ( $F_{2,150} = 144,36$ ,  $p < 0,001$ ). ORBEL 2 apresentou declividade média maior do que INTERIOR, que por sua vez foi maior do que ORBEL 1 (Figura 2.7). Além disso, quando separados entre as quatro categorias de declividade – plano ( $\leq 10^\circ$ ), inclinado ( $>10^\circ$  até  $\leq 25^\circ$ ), íngreme ( $> 25^\circ$  até  $\leq 40^\circ$ ), e muito íngreme ( $> 40^\circ$ ) – a distribuição de frequência dos *plots* foi bastante distinta. A maior proporção dos *plots* de ORBEL1 foi plana ( $\approx 50\%$ ), de INTERIOR foi inclinada ( $\approx 50\%$ ) e de ORBEL 2 foi íngreme ( $\approx 50\%$ ), sendo este último o único local com *plots* de mais de  $40^\circ$  de declividade (Figura 2.8).



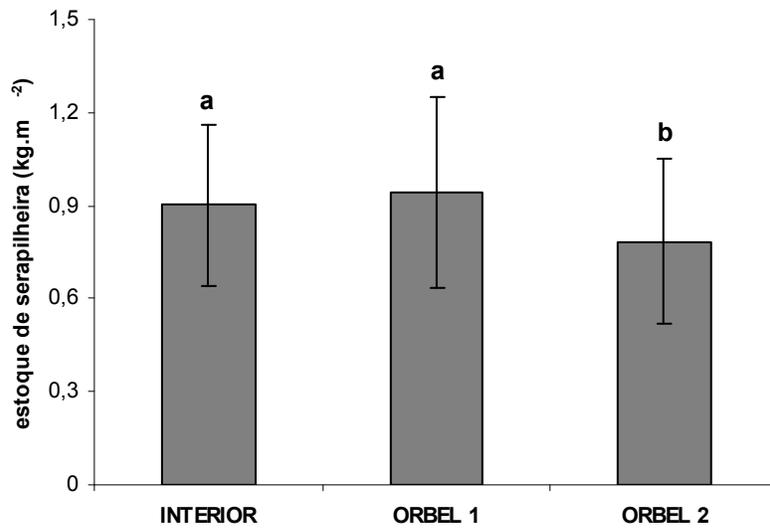
**Figura 2.7.** Declividade média dos *plots* em cada local. Todas as três localidades diferem significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ ).



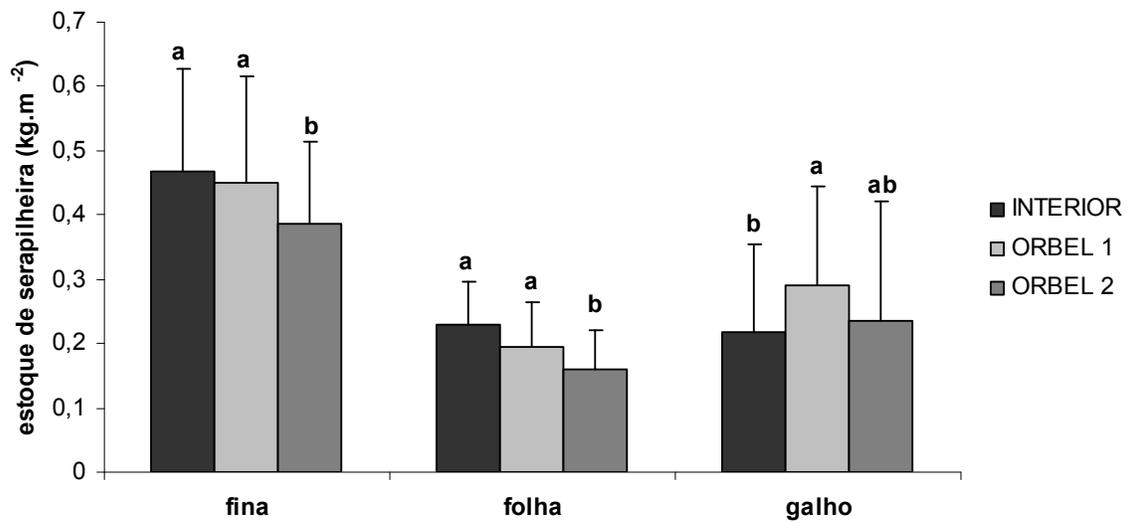
**Figura 2.8.** Frequência de *plots* nas categorias de declividade (plano, inclinado, íngreme e muito íngreme) em cada localidade estudada (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2).

### Estoque de serapilheira

A massa total do estoque de serapilheira foi significativamente maior nas localidades INTERIOR e borda ORBEL 1 do que na borda ORBEL 2 ( $F_{2,150} = 5,87$ ;  $p = 0,003$ ; Figura 2.9). Este padrão também se manteve para as frações ‘serapilheira fina’ ( $F_{2,150} = 5,57$ ;  $p = 0,004$ ) e ‘folha’ ( $F_{2,150} = 9,25$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 2.10). Já a fração ‘galho’ foi maior na localidade ORBEL 1 do que no INTERIOR ( $F_{2,150} = 3,89$ ;  $p = 0,022$ ). Da mesma forma, nos percentuais de cada fração da massa total, ORBEL 1 também exibiu maior percentual de ‘galho’ do que o INTERIOR (Tabela 2.11). Nas três localidades a fração ‘fina’ foi mais representativa da massa total seguida pelas frações ‘galho’ e ‘folha’.



**Figura 2.9.** Estoque total de serapilheira (kg.m<sup>-2</sup>) nas três localidades estudadas. Barras verticais representam os desvios padrão. As médias das respectivas localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente (teste Tukey; p<0,05).



**Figura 2.10.** Estoque das frações de serapilheira coletada nas três localidades estudadas. Barras verticais representam os desvios padrão. As médias das respectivas localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente (teste Tukey; p<0,05).

**Tabela 2.11.** Média e desvios padrão do percentual das frações de serapilheira em relação ao total de cada localidade. As frações marcadas (\*) indicam a existência de diferenças significativas. As médias das respectivas localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ ).

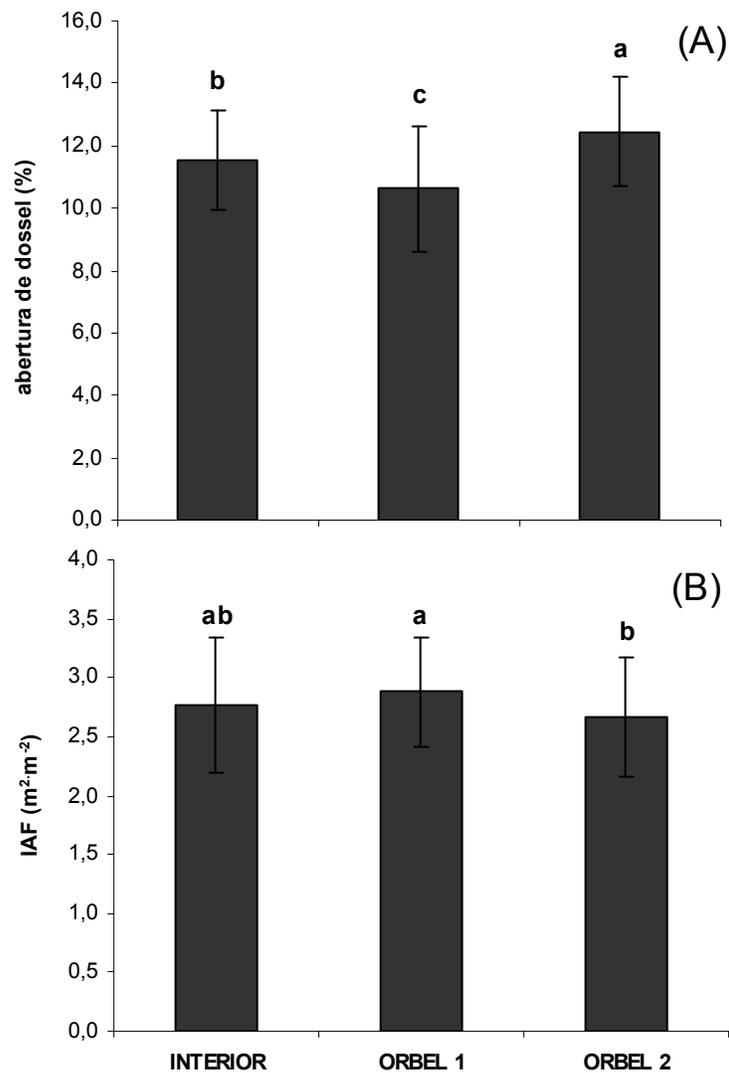
<b>serapilheira</b>	<b>INTERIOR</b>	<b>ORBEL 1</b>	<b>ORBEL 2</b>
fina (%)	51,7 ± 5,3	47,9 ± 3,4	49,6 ± 3,8
folha (%)	23,3 ± 4	21 ± 3,5	20,9 ± 5,6
galho (%)*	24,1 ± 6,1 b	30,6 ± 3,9 a	29,1 ± 6,9 ab
outros (%)	0,9 ± 1,3	0,5 ± 0,6	0,5 ± 0,4

### Estrutura do dossel e radiação

O dossel das localidades estudadas na Rebio Tinguá caracteriza-se, de modo geral, por uma grande abertura com valores por *plot* variando de 6,44% em ORBEL 1 até 17,91% em ORBEL 2, mantendo baixos coeficientes de variação em cada localidade (Tabela 2.12). O IAF também não exibiu grandes variações nas localidades, apresentando baixos coeficientes de variação (CV) (Tabela 2.12) e amplitude de 1,90 a 5,08. No entanto, houve diferenças na abertura de dossel e no IAF entre as localidades ( $F_{2,150} = 38,23$ ;  $p < 0,001$  e  $F_{2,150} = 3,06$ ;  $p = 0,049$ , respectivamente; Figura 2.11). A borda ORBEL 2 apresentou a maior abertura de dossel e o menor IAF, sendo que para este último só ORBEL 1 foi significativamente diferente. A borda ORBEL 1, por sua vez, apresentou a menor abertura e o maior IAF, ficando o INTERIOR com os valores intermediários.

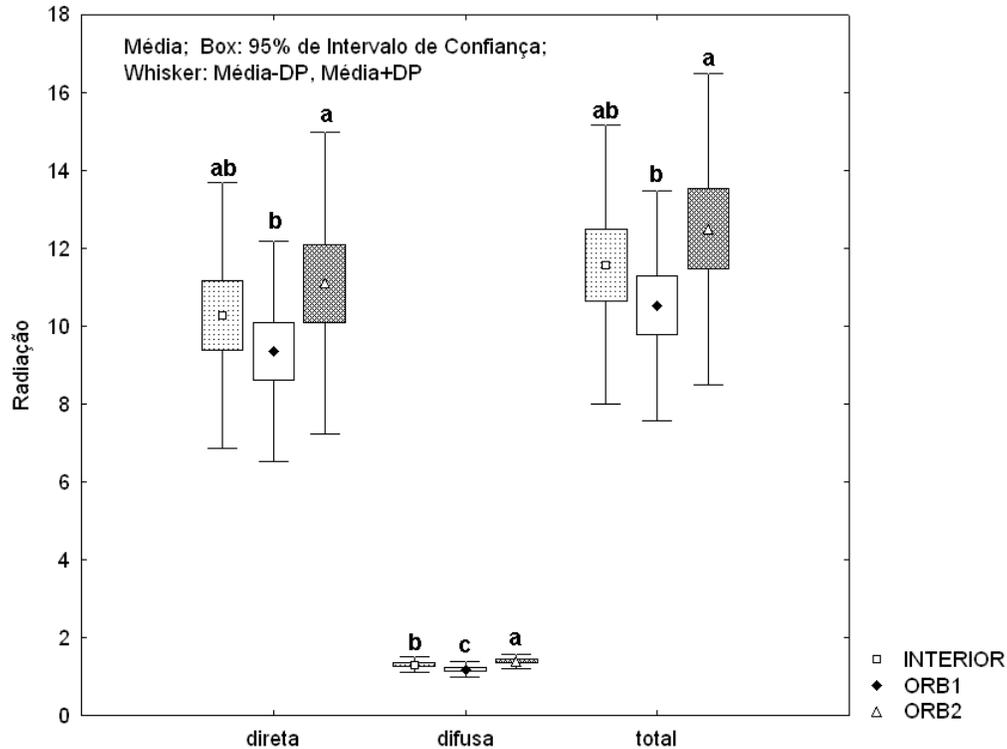
**Tabela 2.12.** Sumário dos parâmetros ambientais avaliados nas três localidades estudadas da Reserva Biológica do Tinguá – RJ no período de agosto de 2007. IAF = Índice de área foliar.

	<b>INTERIOR</b>			<b>ORBEL 1</b>			<b>ORBEL 2</b>		
	<i>média</i>	<i>± DP</i>	<i>CV (%)</i>	<i>média</i>	<i>± DP</i>	<i>CV (%)</i>	<i>média</i>	<i>± DP</i>	<i>CV (%)</i>
Declividade (°)	18,18	9,35	51,4	12,87	9,70	75,4	25,65	11,15	43,5
Serapilheira Total (g.2m <sup>-2</sup> )	28,17	8,12	28,8	29,57	9,51	32,1	24,52	8,37	34,1
Serapilheira Fina (g.2m <sup>-2</sup> )	14,62	4,98	34,0	14,15	5,14	36,3	12,10	3,97	32,8
Serapilheira Folha (g.2m <sup>-2</sup> )	6,46	2,07	32,0	6,08	2,20	36,1	4,98	1,90	38,2
Serapilheira Galho (g.2m <sup>-2</sup> )	6,80	4,24	62,4	9,18	4,71	51,3	7,37	5,79	78,5
Abertura do dossel (%)	11,54	1,61	14,0	10,63	2,01	18,9	12,44	1,76	14,1
IAF (m <sup>2</sup> .m <sup>-2</sup> )	2,77	0,57	20,8	2,88	0,47	16,2	2,67	0,51	19,2
Radiação Direta (mol.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup> )	10,28	3,43	33,4	9,35	2,83	30,2	11,10	3,88	34,9
Radiação Difusa (mol.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup> )	1,31	0,21	16,1	1,19	0,21	17,4	1,40	0,18	13,1
Radiação Total (mol.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup> )	11,59	3,57	30,8	10,54	2,95	28,0	12,50	3,99	32,0



**Figura 2.11.** Percentual de abertura do dossel (A) e índice de área foliar (B) das três localidades na Reserva Biológica do Tinguá - RJ. Barras verticais representam os desvios padrão. As médias das respectivas localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ ).

As radiações direta, difusa e total também foram distintas entre os locais ( $F_{2,150} = 4,24$  ;  $p = 0,016$ ,  $F_{2,150} = 38,06$ ;  $p < 0,001$  e  $F_{2,150} = 5,08$ ;  $p = 0,007$  respectivamente). ORBEL 2 foi o local com maior radiação, ORBEL 1 com menor e INTERIOR apresentou valores intermediários (Figura 2.12).



**Figura 2.12.** Radiação direta, difusa e total ( $\text{mol.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$ ) sob o dossel por dia em cada local. As médias das respectivas localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente (teste Tukey;  $p < 0,05$ ).

### Coeficientes de Variação

Os coeficientes de variação (espacial) dos fatores ambientais por parcela em geral não foram elevados ( $CV < 30\%$ ), sendo mais destacados apenas os valores da serapilheira fração galho (Tabela 2.13). Por localidade, no entanto, os coeficientes foram um pouco maiores, sendo os de declividade e serapilheira fração galhos de maior destaque (Tabela 2.12). Entre as localidades foram verificadas diferenças somente entre os coeficientes de declividade e abertura do dossel, sendo encontradas maiores heterogeneidades espaciais da declividade na borda ORBEL 1 e da abertura do dossel na borda ORBEL 2 (Tabela 2.13).

Na matriz de correlações entre os coeficientes de variação dos fatores ambientais e das variáveis descritoras não foram verificadas correlações de grande caráter explanatório (Tabela 2.14). Esperavam-se correlações positivas entre os coeficientes de variação da

abertura de dossel e da densidade e recrutamento de plântulas, no entanto, o inverso foi encontrado. Logo, parcelas mais heterogêneas em relação à abertura do dossel não corresponderam às parcelas de maior heterogeneidade nos parâmetros de densidade e recrutamento de plântulas, e sim o contrário.

**Tabela 2.13.** Sumário das ANOVAs *one-way* para os coeficientes de variação por parcela dos parâmetros ambientais nas três localidades estudadas da Rebio Tinguá – RJ no período de agosto de 2007. IAF = Índice de área foliar.

	INTERIOR	ORBEL 1	ORBEL 2	ANOVA
Declividade (°)	19,2 <sup>b</sup>	36,9 <sup>a</sup>	20,9 <sup>b</sup>	$F_{2,27} = 1,48; p = 0,015$
Serapilheira Total (g.2m <sup>-2</sup> )	25,1	29,1	29,6	$F_{2,27} = 0,58; p = 0,565$
Serapilheira Fina (g.2m <sup>-2</sup> )	27,3	33,3	31,4	$F_{2,27} = 0,93; p = 0,403$
Serapilheira Folha (g.2m <sup>-2</sup> )	27,3	30,6	34,1	$F_{2,27} = 0,53; p = 0,593$
Serapilheira Galho (g.2m <sup>-2</sup> )	53,8	45,7	60,9	$F_{2,27} = 2,48; p = 0,143$
Abertura do dossel (%)	6,7 <sup>c</sup>	9,1 <sup>b</sup>	11,7 <sup>a</sup>	$F_{2,27} = 16,1; p = 0,000$
IAF (m <sup>2</sup> .m <sup>-2</sup> )	16,8	11,1	17,6	$F_{2,27} = 2,96; p = 0,068$
Radiação Direta (mol.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup> )	26,6	25,2	34,1	$F_{2,27} = 1,48; p = 0,244$
Radiação Difusa (mol.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup> )	7,7	9,9	11,1	$F_{2,27} = 2,56; p = 0,095$
Radiação Total (mol.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup> )	24,2	22,9	31,0	$F_{2,27} = 1,46; p = 0,249$

**Tabela 2.14.** Matriz de correlações entre os coeficientes de variação das variáveis descritoras e ambientais. Correlações marcadas em vermelho indicam significância estatística ( $p < 0,05$ ). Variáveis descritoras: densidade, área basal, mortalidade e recrutamento. Variáveis ambientais: abertura do dossel, índice de área foliar, radiação difusa, radiação direta, serapilheira fração fina, serapilheira fração folha, serapilheira fração galho e declividade.

Variável	Correlações entre variáveis											
	X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>	X <sub>3</sub>	X <sub>4</sub>	X <sub>5</sub>	X <sub>6</sub>	X <sub>7</sub>	X <sub>8</sub>	X <sub>9</sub>	X <sub>10</sub>	X <sub>11</sub>	X <sub>12</sub>
X <sub>1</sub> densidade	1,00	<b>0,64</b>	-0,17	0,32	<b>-0,41</b>	<b>-0,39</b>	-0,20	-0,23	0,35	0,23	0,14	-0,13
X <sub>2</sub> área basal		1,00	-0,13	0,30	-0,28	-0,15	-0,23	-0,21	0,26	<b>0,40</b>	-0,04	-0,17
X <sub>3</sub> mortalidade			1,00	0,23	-0,02	-0,15	-0,21	-0,13	0,03	0,32	0,22	-0,08
X <sub>4</sub> recrutamento				1,00	<b>-0,42</b>	-0,07	-0,10	-0,18	-0,01	0,18	0,27	-0,35
X <sub>5</sub> *abertura do dossel					1,00	0,07	0,30	0,19	0,08	0,04	0,01	0,08
X <sub>6</sub> *Índice de área foliar						1,00	<b>0,46</b>	<b>0,57</b>	-0,21	-0,21	0,34	-0,28
X <sub>7</sub> *radiação difusa							1,00	<b>0,64</b>	0,09	-0,13	0,06	0,10
X <sub>8</sub> *radiação direta								1,00	-0,02	-0,07	0,14	-0,06
X <sub>9</sub> *serapilheira fina									1,00	0,26	0,14	-0,31
X <sub>10</sub> *serapilheira folha										1,00	0,21	-0,23
X <sub>11</sub> *serapilheira galho											1,00	<b>-0,63</b>
X <sub>12</sub> *declividade												1,00

## 2.4. DISCUSSÃO

### Estrutura do conjunto geral de dados

O fator local, que indica a presença de efeitos de borda, se destacou como um dos mais importantes para a estrutura e dinâmica da comunidade de plântulas. As possíveis alterações bióticas e abióticas decresceriam em intensidade da borda recente (ORBEL 2) em direção à localidade interior, passando pela borda antiga (ORBEL 1). Desta forma, o fator local parece influenciar positivamente as variáveis de tamanho (diâmetro, altura e número de folhas) e densidade de rebrotas e negativamente o recrutamento de plântulas, com as quais foram encontradas correlações significativas. Logo, em direção à borda mais recente, a comunidade de plântulas exibiria uma estrutura de tamanhos maior além de maiores densidades de rebrotas e menores taxas de recrutamento. De fato, alguns trabalhos com plântulas em ambientes fragmentados verificaram maiores taxas de dano por serapilheira na borda (Scariot 2000), o que poderia estar causando este incremento no rebrotamento das partes vegetativas. Além disso, menores taxas de recrutamento nos fragmentos do que na floresta contínua também têm sido freqüentemente reportadas para algumas espécies (Santos & Tellería 1997; Jules 1998; Cordeiro & Howe 2001). As variáveis de diâmetro, altura e número de folhas, no entanto, além de correlacionadas com o 'local', também foram correlacionadas com a declividade, o que poderia confundir as relações de causa e efeito. Porém, a ausência de correlação entre a declividade e as variáveis de tamanho em cada local (exceto para altura na borda ORB1) revelou que o efeito geral da declividade só existia na medida em que os locais apresentavam diferentes declividades médias, sendo o efeito de borda responsável pelas maiores estruturas de tamanho observadas. Entretanto, são desconhecidos na literatura trabalhos que tenham

encontrado padrões semelhantes para os efeitos de borda na estrutura de tamanho em comunidades de plântulas.

Em seguida, outro fator que também parece influenciar a comunidade de plântulas estudada é a declividade. Este fator parece ser responsável pelos padrões de densidade e mortalidade, de forma que *plots* mais inclinados apresentam menores densidades de plântulas e maiores percentuais de sobrevivência para estes poucos indivíduos. Porém, quando as localidades foram avaliadas individualmente, verificou-se que esse padrão geral não ocorre nas três localidades. A relação entre densidade e declividade, por exemplo, só ocorre em ORBEL 1. Como este local também é o único em que maiores declividades correspondem às maiores alturas médias dos indivíduos, é possível que esta redução na densidade (e área basal também) seja função da limitação de espaço e recursos causada pela presença de indivíduos maiores. Além disso, dificuldades de estabelecimento nestes ambientes mais inclinados e, portanto, instáveis (Poorter *et al.* 1994), podem atuar de forma a limitar o tamanho dos indivíduos, já que indivíduos pequenos teriam menores chances de sobreviver, gerando assim, estruturas de tamanho com indivíduos maiores.

Da mesma forma, a correlação geral entre declividade e mortalidade é apenas um reflexo do que acontece em ORBEL 2, pois nas demais localidades não houve tal correlação. Não havendo correlação entre a declividade e o tamanho nesta localidade, nem entre a declividade e a serapilheira, embora em média a quantidade de serapilheira seja menor, é provável que a declividade por si só responda pela maior sobrevivência dos indivíduos. Ainda que, de maneira geral, Daws *et al.* (2005) tenham verificado maior sobrevivência de plântulas nos locais planos do que nos inclinados, esse padrão foi invertido durante a época seca, tendo sido este resultado atribuído ao maior potencial

hídrico de ambientes inclinados (Becker *et al.* 1988), o que teria favorecido a sobrevivência.

Outros fatores ambientais, menos relevantes para a comunidade em questão, mantiveram correlações gerais com as variáveis descritoras de estrutura e dinâmica. Os padrões gerais de mortalidade, por exemplo, também parecem ser negativamente influenciados pela quantidade de radiação difusa, ou seja, ambientes com maiores quantidades de radiação difusa favorecem a sobrevivência dos indivíduos da comunidade, uma vez que esse recurso é um dos mais limitantes para a fase de plântula em florestas tropicais (Denslow 1987; Crawford 1994; Press *et al.* 1996). A radiação direta, por outro lado, não parece ser tão importante para as plantas quanto a radiação difusa, pois esta última, devido ao seu caráter multidirecional, é mais aproveitada pelas folhas (Pezzopane 2001). Este incremento na sobrevivência com a radiação difusa se dá principalmente pelo aumento das taxas fotossintéticas e de assimilação de carbono, o que também é ilustrado pela correlação positiva entre radiação difusa e número de folhas. Porém, mais uma vez, este padrão geral não foi mantido nas três localidades, apenas no INTERIOR. Neste ambiente, é provável que a luz corresponda a um fator mais limitante do que nos ambientes de borda, onde a penetração de luz lateral e a maior quantidade de clareiras (Ferreira & Laurance 1997) aumentam a quantidade deste recurso (Lovejoy *et al.* 1986; Kapos 1989; Pohlman *et al.* 2007). Esta limitação também parece se refletir na correlação positiva entre o crescimento relativo em altura e a abertura do dossel nesta localidade. Resultado semelhante foi observado por van der Meer *et al.* (1998), que também encontraram relação entre a disponibilidade de luz e crescimento em altura para plântulas de três espécies tropicais na Guiana Francesa.

A serapilheira fração folha apresentou correlações tanto com o crescimento em altura, quanto com o número de folhas. Com o primeiro a correlação foi positiva, ou seja, *plots* em que o estoque de serapilheira fração folha foi maior, o crescimento médio em altura também foi maior, indicando possíveis relações entre a quantidade de serapilheira e a disponibilidade de nutrientes, embora não tenha ocorrido relação do crescimento com a serapilheira fração fina. Além de aumentar a disponibilidade de nutrientes, a serapilheira também pode atuar melhorando as condições de umidade e reduzindo a competição através da diminuição da densidade de plantas (Facelli & Pickett 1991; Xiong *et al.* 2003). Por último, o crescimento em diâmetro e a área basal não se correlacionaram com nenhum dos fatores ambientais analisados, podendo ser explicados por outros fatores não contemplados neste estudo.

#### Avaliação por localidade

Na avaliação das relações entre variáveis nas localidades ficou evidente que alguns fatores ambientais são mais importantes para a estrutura e dinâmica de algumas comunidades do que de outras. Na borda ORBEL 1, por exemplo, a declividade se revelou um fator de grande influência na estrutura desta comunidade de plântulas. A densidade e área basal da comunidade foram influenciadas negativamente pela declividade e a altura média das plântulas foi correlacionada de forma positiva com este fator. Compreende-se, portanto, que locais mais íngremes dificultam o recrutamento de plântulas e limitam o estabelecimento de indivíduos pequenos, dando origem a uma comunidade com poucos indivíduos de maior tamanho. Este resultado provavelmente se deve ao fato desta localidade, embora com a menor declividade média, apresentar maior variação topográfica do que as demais.

Em ORBEL 2, por outro lado, o fator radiação difusa foi o mais importante para a comunidade de plântulas deste local. A radiação difusa influenciou as variáveis: densidade, área basal e crescimento em diâmetro, com as quais exibiu correlações positivas. Portanto, nesta localidade, incrementos nestes parâmetros são fortemente dependentes da quantidade de radiação difusa presente, embora este não pareça ser um recurso escasso neste ambiente. A importância da radiação difusa neste local talvez seja explicada em função da maior heterogeneidade espacial deste recurso, como indicado pelos maiores coeficientes de variação da abertura do dossel. A localidade INTERIOR, por sua vez, não exibiu alta heterogeneidade de nenhum dos fatores avaliados. Talvez por este motivo, nenhum dos fatores tenha assumido uma posição de destaque correlacionando-se fortemente com os eixos da ACP. Nesta localidade, apenas pequenas contribuições dos fatores abertura, IAF, radiação difusa e serapilheira fina foram observadas.

#### Os fatores ambientais nas localidades

O dossel das localidades estudadas na Reserva Tinguá caracteriza-se, de modo geral, por uma grande abertura. No entanto, as localidades foram distintas entre si e, de acordo com as expectativas, a borda mais recente (ORBEL 2) foi a de maior abertura do dossel, menor IAF, além de maior heterogeneidade espacial da estrutura do dossel. Da mesma forma, Iguatemy (2008), comparando bordas de idades distintas (30 e 50 anos) com o interior florestal em uma reserva de Mata Atlântica, também verificou maiores valores de abertura para a borda mais recente. Além deste, outros trabalhos já apontavam para altos percentuais de abertura de dossel nas localidades de borda (Williams-Linera 1990a). Estes resultados podem estar associados à maior frequência de distúrbios nestes ambientes em função do alto grau de exposição aos ventos, que provocam a queda de galhos e árvores

(Ferreira & Laurance 1997). Além disso, as menores umidades do solo e do ar relatadas para ambientes de borda (Kapos 1989; Camargo & Kapos 1995) também podem resultar na mortalidade de árvores por dessecação. Com isso, altera-se a estrutura da vegetação repercutindo novamente no meio físico e na comunidade de plântulas. Em ORBEL 2, a comunidade arbórea ( $DAP \geq 10$  cm) já se caracteriza por maiores densidades e menores áreas basal e altura média do que as demais localidades, indicando mudanças nos padrões estruturais (P.J.F.P. Rodrigues, *dados não publicados*). Por outro lado, Ramos & Santos (2006) e Portela & Santos (2007) não encontraram quaisquer diferenças entre a abertura do dossel no interior e nas bordas, o que foi atribuído à grande heterogeneidade espacial e complexidade estrutural dentro de cada local.

O estoque de serapilheira também exibiu diferenças entre as localidades, porém não da maneira esperada. Embora a serapilheira fração galho tenha sido maior na borda ORBEL 1 do que no INTERIOR, tanto em valores absolutos quanto relativos, o total de serapilheira e as demais frações não foram maiores nas bordas. A queda de folhas de uma árvore pode se dar tanto por senescência, quanto por dessecação ou por distúrbios, principalmente ventos e queda de árvores. Em ambientes de borda florestal, a exposição à turbulência de ventos e à incidência de raios solares favoreceriam a queda de folhas por todos os três motivos citados. Além disso, a dessecação nestes ambientes reduziria as taxas de decomposição aumentando também o acúmulo de serapilheira (Didham 1998). Ao mesmo tempo, como indicado por alguns estudos (Laurance *et al.* 1998a; Tabarelli *et al.* 1999; Laurance *et al.* 2006), a composição de espécies na borda sofre grandes modificações tendendo para o grupo funcional das pioneiras em detrimento das espécies de estágios sucessionais avançados, o que aumentaria a produção de serapilheira nas bordas, uma vez

que estas espécies de crescimento rápido e ciclo de vida curto produzem grande quantidade de fitomassa e apresentam altas taxas de renovação (Ewel 1976; Oliveira-Filho 1997; Martins & Rodrigues 1999). Alguns trabalhos em ambientes fragmentados confirmam tais previsões, como, por exemplo, na Amazônia, em que foram reportados incrementos na queda de serapilheira logo após a criação de uma borda (Sizer *et al* 2000). No entanto, estes incrementos foram restritos a um curto período de tempo e com 1,5 anos os padrões já eram os mesmos de antes. Portela & Santos (2007), trabalhando na Mata Atlântica com bordas antigas (aproximadamente 40 anos), também não verificaram diferenças entre borda e interior na produção e espessura da camada de serapilheira. Na área de estudo, as duas bordas estudadas não são tão recentes como as bordas ‘recentes’ frequentemente reportadas na literatura e, talvez por isso, o estoque de serapilheira nas bordas não tenha sido maior do que o do interior. Entretanto, na borda recente (ORBEL 2), o estoque de serapilheira total, fina e folha foi ainda menor do que no interior. Estes padrões talvez reflitam um outro viés dos efeitos de borda em relação ao acúmulo de serapilheira, como foi visto por Feeley (2004) na Venezuela, onde os fortes ventos carrearam para longe a serapilheira das ilhas com maior efeito de borda, que passaram a apresentar menores profundidades de serapilheira. Porém, devido a matriz antrópica da área de estudo ser caracteristicamente estreita (faixa de 20-30 metros aproximadamente), é improvável que a forte influência dos ventos verificada por Feeley (2004) se repita nesta localidade.

A maior declividade média de ORBEL 2 também poderia ser uma possível explicação para o reduzido acúmulo de serapilheira neste local, porém, não foram encontradas correlações entre a declividade e a serapilheira. Sendo assim, a mais provável explicação para o reduzido estoque de serapilheira na borda recente ORBEL 2 é a simplificação estrutural desta localidade, que implicaria em menor produção de

serapilheira. Em uma floresta semidecídua com diferentes graus de perturbação (Ouro Preto, MG), Werneck *et al.* (2001) verificaram que a produção de serapilheira não estava associada à maior presença de espécies pioneiras em locais mais degradados, e sim, à estrutura da floresta e à formação de um dossel mais fechado nos locais mais preservados. Da mesma forma, Vidal *et al.* (2007), trabalhando em uma paisagem fragmentada da Floresta Atlântica de planalto em Ibiúna (SP), também encontraram menor produção de serapilheira em ambientes de borda do que no interior preservado. Estes autores atribuíram tal resultado às características da estrutura da floresta, como o menor porte das árvores e maior abertura do dossel nas bordas. Na área de estudo foi observado padrão estrutural semelhante na borda ORBEL 2, onde a densidade, área basal e altura de árvores (DAP  $\geq$  10 cm) foram menores, a abertura do dossel foi maior e o índice de área foliar menor, sugerindo menor quantidade de massa vegetal nesta localidade. A correlação geral negativa entre a abertura do dossel e a massa de serapilheira fração galho fortalece tal explicação, embora não tenha sido verificada correlação entre serapilheira e IAF. Além disso, quando verificada a relação entre a altura média do dossel (árvores com DAP  $\geq$  10 cm) e a serapilheira fração folha, foi encontrada uma correlação positiva ( $r = 0,44$ ;  $p = 0,014$ ), confirmando a influência da estrutura do estrato arbóreo no estoque de serapilheira.

#### Gradiente de efeitos de borda

De modo geral, as localidades estudadas na área de estudo se caracterizaram de forma distinta ao gradiente de efeitos de borda esperado em relação aos fatores ambientais mensurados. No gradiente esperado, a localidade INTERIOR, não submetida aos efeitos de borda e que atua como o controle do experimento, estaria situada num dos extremos do

gradiente. Enquanto isso, a borda ORBEL 1, mais antiga e provavelmente tamponada com relação a estes efeitos, ficaria em posição intermediária e, por fim, viria a borda recente ORBEL 2, mais submetida aos efeitos de borda, colocando-se no outro extremo do gradiente. No entanto, de acordo com os fatores ambientais avaliados referentes à estrutura do dossel e ao ambiente de luz, INTERIOR ficou em situação intermediária às duas bordas para a maioria dos casos, com valores intermediários de abertura do dossel, IAF e radiação. Sendo assim, as duas localidades de borda ocuparam os extremos opostos do gradiente de efeitos nos fatores ambientais no que se refere à estrutura do dossel e ao ambiente de luz. ORBEL 2, a borda mais recente, caracteriza-se como o ambiente de maior abertura do dossel, menor IAF, maior radiação direta e difusa e, no extremo oposto, ORBEL 1, a localidade de borda mais antiga, exibe menor abertura de dossel, maior IAF e menores radiação direta e difusa. Esta inversão pode estar associada com o processo de tamponamento da borda antiga ORBEL 1. Nesta borda, o adensamento do sub-bosque pode ter causado os incrementos observados no IAF que, por sua vez, refletem em menor abertura do dossel e radiação.

Quanto ao estoque de serapilheira, o gradiente esperado foi em parte contemplado para a serapilheira fração galho, que foi maior em ORBEL 1, mas não em ORBEL 2. No entanto, para serapilheira total, fina e folha, o gradiente foi o inverso. Esperava-se que houvesse um maior acúmulo do interior em direção à borda recente (ORBEL 2), porém a borda antiga (ORBEL 1) e o interior apresentaram os maiores acúmulos. Como dito acima, é mais provável que este resultado reflita as diferenças estruturais de cada localidade, sendo INTERIOR e ORBEL 1 mais semelhantes estruturalmente. Estes locais apresentaram IAF e altura média de indivíduos arbóreos maiores e densidade e área basal de indivíduos arbóreos vivos e mortos menores do que ORBEL 2.

## 2.5. CONCLUSÕES

- Os resultados demonstraram a importância do fator local na estrutura e dinâmica geral da comunidade de plântulas da área de estudo. As variáveis de tamanho (diâmetro, altura e número de folhas), densidade de rebrotas e recrutamento foram as mais influenciadas pelos efeitos de borda. O tamanho e a densidade de rebrotas aumentariam do interior em direção à borda recente (ORBEL 2) e o recrutamento diminuiria. Estes resultados de recrutamento e densidade de rebrotas condizem com outros trabalhos para fragmentos florestais nos trópicos. Já relatos sobre a influência dos efeitos de borda na estrutura de tamanhos do estrato de plântulas são desconhecidos na literatura, embora sejam compreendidos à luz das mudanças nos padrões estruturais amplamente relatados.
- Alguns fatores ambientais foram mais importantes para a estrutura e dinâmica de algumas comunidades do que de outras. Em ORBEL 1 a declividade foi o fator mais importante influenciando negativamente os padrões de densidade e área basal e positivamente a altura média dos indivíduos. Em ORBEL 2 a radiação difusa foi o fator de maior destaque influenciando positivamente os padrões de densidade, área basal e crescimento em diâmetro. No INTERIOR, por outro lado, nenhum fator apresentou maior destaque. Estas diferenças talvez residam nas distintas variações espaciais destes fatores em cada local, pois a declividade foi mais heterogênea em ORBEL 1, a abertura do dossel em ORBEL 2 e no INTERIOR nenhum fator foi destacadamente heterogêneo.

- De acordo com a literatura, na área de estudo também houve influência dos efeitos de borda nos fatores abertura do dossel, índice de área foliar e radiação (total, direta e difusa), sendo a borda recente (ORBEL 2) a localidade de maior abertura, menor IAF e maiores radiação direta e difusa. Este resultado provavelmente se relaciona com a maior incidência de ventos e de distúrbios no dossel desta localidade que, juntamente com a penetração lateral de luz, aumentam os níveis de radiação no sub-bosque. Na borda antiga (ORBEL 1), em função do processo de tamponamento, tais distúrbios são menos freqüentes.
- No entanto, ao contrário do que se esperava, a borda antiga (ORBEL 1) exibiu menor abertura de dossel e menor radiação difusa do que o INTERIOR, invertendo o gradiente de efeitos de borda esperado. Embora o IAF não tenha diferido significativamente entre estes locais, é provável que o processo de adensamento do sub-bosque na borda ORBEL 1 tenha causado tais padrões.
- Confirmou-se a influência dos efeitos de borda no acúmulo de serapilheira. A serapilheira fração galho, como esperado, foi maior na borda ORBEL 1 do que no INTERIOR. Já o estoque de serapilheira total, fina e folha foram menores na borda recente ORBEL 2 do que nas demais localidades, ao contrário do gradiente esperado e sugerindo outros aspectos de atuação dos efeitos de borda, tais como simplificação estrutural e maior abertura do dossel, que reduziriam a produção e, conseqüentemente, o estoque de serapilheira.

## **CAPÍTULO 3**

# **OS EFEITOS DE BORDA NA ESTRUTURA E DINÂMICA DA COMUNIDADE DE PLÂNTULAS DE FRAGMENTOS FLORESTAIS EM TRECHO DE MATA ATLÂNTICA NO SUDESTE BRASILEIRO**

### 3.1. INTRODUÇÃO

Estudos abordando os efeitos da fragmentação de ecossistemas são cada vez mais abundantes (eg. Saunders *et al.* 1991; Fahrig 2003; Ries *et al.* 2004; Harper *et al.* 2005; Laurance *et al.* 2007) chamando a atenção para uma das maiores ameaças à biodiversidade mundial (Laurance & Bierregaard 1997; Laurance *et al.* 2002). De forma semelhante, na Mata Atlântica, onde cerca de 92,4% da cobertura original já foi desmatada e os 7,6% restantes estão sob grande ameaça na forma de pequenos fragmentos espalhados (Morellato & Haddad 2000), diversos trabalhos investigam as conseqüências da fragmentação para a biodiversidade. Nestes trabalhos, são freqüentemente apontadas fragilidades na estrutura e funcionamento deste ecossistema (Ranta *et al.* 1998; Tabarelli *et al.* 1999; Morellato & Haddad 2000; Tabanez & Viana 2000; Oliveira *et al.* 2004), onde muitas espécies já correm o risco de extinção (Machado & Fonseca 2000; Myers 2000). No entanto, ainda existem lacunas no conhecimento que impossibilitam medidas mais abrangentes de manejo destes ecossistemas. Sendo assim, faz-se necessário o estudo contínuo destes ambientes fragmentados como maneira de compreender o processo e visando práticas futuras de mitigação ou prevenção dos possíveis efeitos danosos à biodiversidade.

Dentre os aspectos envolvidos no processo de fragmentação, o efeito de borda sem dúvida é um dos mais relevantes (Saunders *et al.* 1991; Harper *et al.* 2005; Rodrigues & Nascimento 2006), ou seja, as alterações bióticas e abióticas na região da borda ocasionadas pela proximidade com a matriz antrópica (Murcia 1995). A identificação dos efeitos de borda e suas variações foram a preocupação de muitos grupos de pesquisa, porém a busca por padrões ainda persiste, dado a grande heterogeneidade de respostas encontrada até o momento (Laurance *et al.* 2007). No entanto, alguns padrões têm sido sugeridos (Saunders *et al.* 1991; Murcia 1995), por exemplo, com relação às alterações no microclima

e na estrutura e dinâmica da comunidade arbórea. Dentre os efeitos de caráter abiótico destacam-se a turbulência de ventos, maior penetração de luz e alterações microclimáticas, que incluem aumento da temperatura e redução da umidade relativa do ar e do solo (Lovejoy *et al.* 1986; Kapos, 1989; Williams-Linera 1990a; MacDougall & Kellman 1992; Camargo & Kapos 1995; Didham & Lawton 1999; Pohlman *et al.* 2007). Estas novas condições físicas, por sua vez, repercutem diretamente na biota, tendo sido observados primeiramente danos estruturais (Ferreira & Laurance 1997), elevada mortalidade arbórea (Lovejoy *et al.* 1986; Ferreira *et al.* 1997; Laurance *et al.* 1998; Laurance *et al.* 2000), queda de folhas (Sizer *et al.* 2000), proliferação de lianas (Laurance *et al.* 2001) e incrementos nas taxas de crescimento e recrutamento de árvores, principalmente de espécies pioneiras (Laurance *et al.* 1998a; Nascimento & Laurance 2006). Efeitos bióticos de segunda ordem também são reportados, tais como maior quantidade de clareiras (Ferreira & Laurance 1997), reduções na biomassa vegetal (Laurance *et al.* 1997, 2002) e aceleração da dinâmica da comunidade (Laurance *et al.* 1998b, Laurance 2002), ou seja, aumento das taxas de substituição de indivíduos e espécies (*'turnover'*). Por último, têm sido verificadas alterações nas interações entre as espécies e na composição e diversidade da comunidade vegetal (Aizen & Feinsinger 1994; Restrepo *et al.* 1999; Tabarelli *et al.* 1999; Murren 2002; Cramer *et al.* 2007; Laurance *et al.* 2006).

Este conjunto de modificações, por sua vez, afeta negativamente a regeneração da floresta, como foi possível verificar no capítulo 1. Porém, como também visto no capítulo 1, estas respostas dependem do tempo de criação da borda e o processo de regeneração pode passar tanto por uma fase dinâmica, quanto por uma fase de estagnação ou até de retorno às condições iniciais. No período dinâmico, quando a borda é recém-criada, a floresta experimental incrementa na densidade e nas taxas de recrutamento, mortalidade

e crescimento de plântulas (Williams-Linera 1990b; Sizer & Tanner 1999), principalmente em decorrência do aumento na oferta de recursos. Posteriormente, com a formação de uma densa camada de vegetação secundária, o tamponamento destas alterações (Williams-Linera 1990b; Matlack 1994; Kapos *et al.* 1997) criaria um cenário no qual a regeneração é desfavorecida, tendo sido constatadas reduções no recrutamento de plântulas (Santos & Tellería 1997; Jules 1998; Cordeiro & Howe 2001, 2003), com repercussões para os parâmetros estruturais densidade e riqueza (Turton & Freiburger 1997; Benítez-Malvido 1998; Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003; Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005). Ao final desta fase poderia existir ainda uma tendência ao retorno dos padrões iniciais de regeneração (Lawes *et al.* 2005).

Este trabalho, portanto, procurou investigar em uma área de floresta atlântica na Reserva Biológica do Tinguá (RJ), se os padrões de regeneração, tendo por análise a comunidade de plântulas, também foram modificados com a presença de corredores desmatados que formam duas extensas bordas florestais. No capítulo 2, ao analisar a importância relativa de alguns fatores ambientais na comunidade de plântulas da Reserva, o efeito de borda foi identificado como um dos mais importantes fatores de influência na comunidade. As variáveis de tamanho (diâmetro, altura e número de folhas), densidade de rebrotas e recrutamento foram as mais afetadas pelos efeitos de borda, de forma que o tamanho e a densidade de rebrotas mostraram correlações positivas, aumentando do interior em direção à borda recente (ORBEL 2), enquanto o recrutamento exibiu correlação negativa. Além disso, no capítulo 2 foi confirmada a atuação dos efeitos de borda nos fatores ambientais relacionados ao estoque de serapilheira e ao ambiente de luz no sub-bosque, sugerindo também interações entre estes fatores e os efeitos de borda na determinação dos padrões da comunidade de plântulas. Verificou-se que a borda recente

(ORBEL 2) apresentava maior abertura de dossel com maiores quantidades de radiação no sub-bosque e menor estoque de serapilheira do que a borda ORBEL 1 e o INTERIOR, que praticamente não se diferenciaram. Este resultado sugere que a borda recente, mesmo que com ca. de 30 anos, ainda sofre influência forte dos efeitos de borda, enquanto que a borda antiga parece estar tamponada e mais semelhante ao interior.

Sendo assim, o objetivo deste trabalho foi avaliar a estrutura e dinâmica da comunidade de plântulas da Reserva Biológica do Tinguá comparando localidades de borda com o interior florestal de forma a verificar a existência de efeitos de borda nestes parâmetros. Procurou-se então responder às seguintes perguntas:

1. A comunidade de plântulas da área de estudo está submetida aos efeitos de borda como sugerido no capítulo 2? Ou seja, os padrões de estrutura e dinâmica da comunidade diferem entre as bordas e o interior?
2. Caso difiram, estes efeitos de borda são ainda mais intensos na borda recente do que na antiga?
3. A borda recente poderia ser ainda considerada como estando na fase dinâmica do processo de regeneração?

## **3.2. MÉTODOS**

### Cálculos dos parâmetros descritores

Para efetuar a comparação entre as localidades (INTERIOR, ORBEL1 e ORBEL2) e entre os censos (Jul/05, Jan/06, Jul/06, Jan/07 e Jul/07) foram utilizados os parâmetros densidade, área basal e taxas de crescimento, mortalidade, recrutamento e *turnover* por *plot*, densidade de rebrotas e coeficientes de variação por parcela e estrutura de tamanhos (DAS e Altura) por localidade.

As áreas basais dos indivíduos foram calculadas através da fórmula:

$$AB = \pi.(DAS/2)^2$$

As taxas de mortalidade anual foram calculadas pela fórmula (Sheil *et al.* 1995):

$$m = 1 - (N_t/N_0)^{1/t}$$

onde,

$N_t$  = número de plântulas vivas no final do intervalo,

$N_0$  = número de plântulas no início do intervalo e

$t$  = intervalo em anos.

De forma a complementar a informação das taxas de mortalidade, foram confeccionados gráficos de sobrevivência para cada localidade considerando todas as coortes (coorte original ou 1ª coorte e 2ª, 3ª e 4ª coortes).

As taxas de recrutamento anual foram calculadas através da fórmula (Sheil *et al.* 2000):

$$r = 1 - (1 - n_r/N_t)^{1/t}$$

onde,

$n_r$  = número de recrutas por intervalo,

$N_t$  = número de plântulas vivas no final do intervalo,

$t$  = intervalo em anos.

As taxas de 'turnover' foram calculadas de acordo com a fórmula (Phillips *et al.* 1994):

$$turnover = (r + m) / 2$$

onde,

$r$  = taxa de recrutamento

$m$  = taxa de mortalidade

As taxas de crescimento relativo em altura, diâmetro e número de folhas (*Relative growth rate*, RGR) foram calculadas através da fórmula modificada de Evans (1972), que usava valores de biomassa.

$$\text{RGR} = (\ln V_2 - \ln V_1) / (t_2 - t_1)$$

onde,

$V_2$  = valor final da medida

$V_1$  = valor inicial da medida

$t_2$  = final do intervalo

$t_1$  = início do intervalo, medido em anos

Os coeficientes de variação (CV) de cada parâmetro foram calculados como:

$$\text{CV} = \text{Desvio Padrão} / \text{Média}$$

A densidade, área basal, taxa de mortalidade, crescimento e recrutamento foram analisados por *plot* considerando cada intervalo de seis meses, enquanto a densidade de rebrotas, em função dos seus baixos valores, foi avaliada por parcela, levando em conta o total nos dois anos de estudo.

### Comparações entre os locais

Estes dados foram comparados a partir de análises de variância *one-way* ANOVAs ou *two-way* ANOVAs hierárquicas, considerando os diferentes níveis amostrais (*plot nested in* parcela e parcela *nested in* localidade). O teste *a posteriori* para comparação de médias utilizado foi o Tukey HSD ( $p < 0,05$ ) para tamanhos amostrais iguais. Todas as análises foram realizadas no programa Statistica 6.0 (StatSoft, 2001). Para verificar se os

dados atendiam às premissas de normalidade e homocedasticidade para análises de variância foram utilizados os testes Kolmogorov-Smirnov e Bartlett, respectivamente. Quando necessário, foram efetuadas transformações normalizadoras para  $\log(x + 1)$  e no caso de dados percentuais foi feita transformação para arcoseno (Zar, 1999). Porém, nos casos onde estas premissas não foram atendidas nem mesmo com as transformações citadas, foram utilizadas a análises de variância não-paramétricas Kruskal-Wallis com testes posteriores de comparações múltiplas ( $p < 0,05$ ).

A estrutura de tamanhos de cada período foi descrita para as comunidades locais através de histogramas de distribuição de tamanhos (diâmetro e altura) e comparadas através do teste não-paramétrico Kolmogorov-Smirnov ( $p < 0,05$ ) para duas amostras independentes, que verificou a existência de diferenças entre as curvas de distribuição dos locais e das remedições.

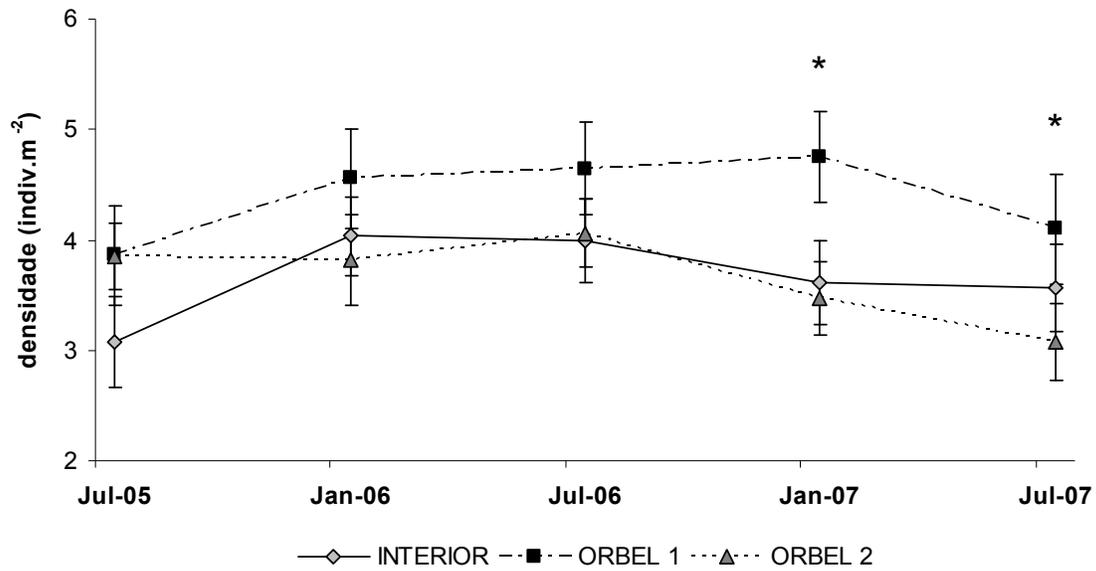
#### Tabelas de dinâmica

Foram confeccionadas para cada localidade tabelas de dinâmica baseadas em classes de diâmetro para melhor visualizar a dinâmica da comunidade a cada intervalo. Os parâmetros considerados nas tabelas foram: número de indivíduos ( $n$ ), no início e no final do intervalo; mudança (MU), que corresponde à variação no número de indivíduos ( $n_2 - n_1$ ); indivíduos novos ou recrutas (NW); indivíduos mortos (MO); indivíduos não encontrados (Ne); entrada de classe (ENT); saída de classe (SA) e indivíduos reencontrados (Re). Foi avaliada ainda a dinâmica dos parâmetros densidade de recrutas, densidade de mortos e densidade total por *plot*, considerando-se com isso as variações espaciais de cada localidade.

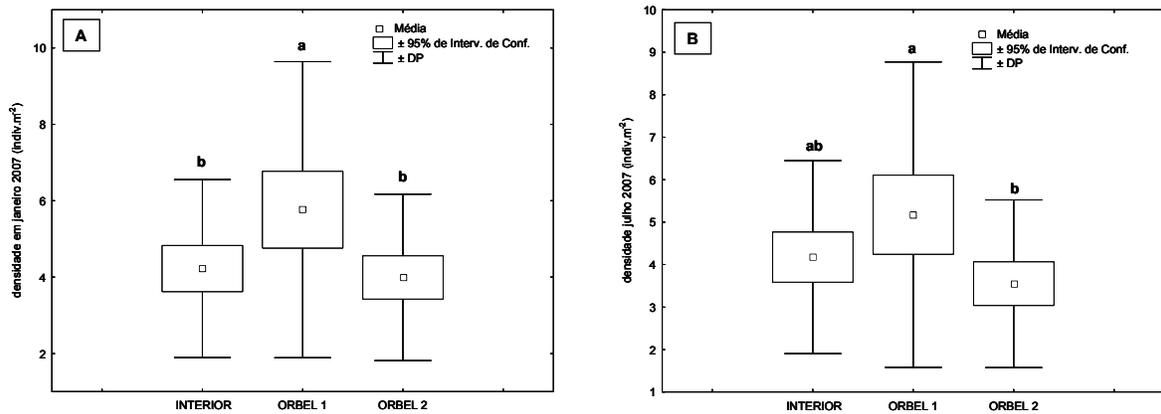
### 3.3. RESULTADOS

#### 3.3.1. Densidade e Área Basal

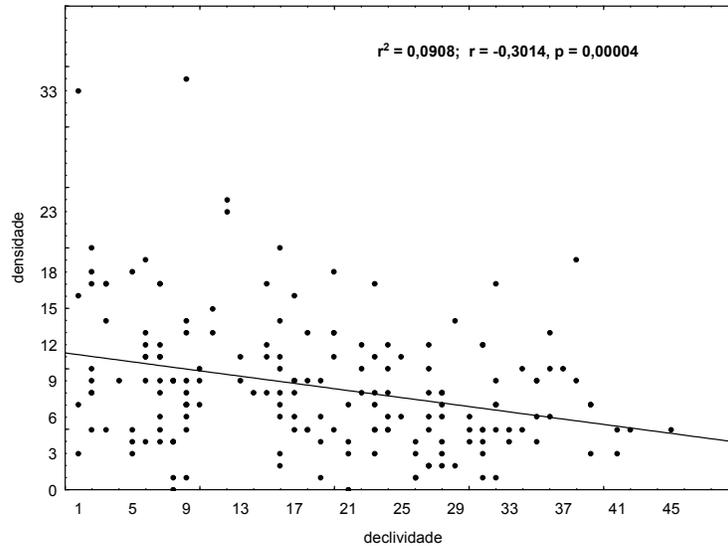
A densidade média de plântulas da Rebio Tinguá, em geral, variou de 3,55 a 5,77 indiv.m<sup>-2</sup> (Anexo IV). Não foi observada diferença entre as remedições para nenhuma das três localidades (Figura 3.1), sendo o coeficiente de variação temporal baixo (CV < 30%) para no mínimo metade dos *plots* de cada localidade (Figura 3.11) e não significativamente diferente entre as localidades ( $F_{2,150} = 1,34$ ,  $p = 0,262$ ). No entanto, entre as localidades, a densidade foi significativamente diferente em janeiro e julho de 2007 ( $F_{2,150} = 6,33$ ,  $p < 0,01$  e  $F_{2,150} = 3,58$ ,  $p < 0,05$ , respectivamente; ver Tabela 3.1) Em janeiro, ORBEL 1 apresentou mais indivíduos por m<sup>2</sup> do que as demais localidades (Figura 3.2). Em julho deste mesmo ano, ORBEL 1 também foi mais denso, mas só diferiu significativamente de ORBEL 2 (Figura 3.2). Porém, como visto no capítulo 2, existe uma grande dependência entre a densidade e a declividade (Figura 3.3). Quando a declividade foi incluída como covariável, a densidade não diferiu entre os locais nas quatro últimas medições ( $F_{2,176} = 0,41$ ,  $p = 0,660$ ;  $F_{2,176} = 1,50$ ,  $p = 0,224$ ;  $F_{2,176} = 1,41$ ,  $p = 0,244$  e  $F_{2,176} = 0,44$ ,  $p = 0,639$ ). Apenas em Jul/05 o INTERIOR apresentou menor densidade do que as bordas ( $F_{2,176} = 5,30$ ,  $p = 0,005$ ).



**Figura 3.1.** Densidade média (indiv.m<sup>-2</sup>) nas três localidades durante os dois anos de estudo. Barras verticais representam os desvios padrão. (\*) indicam diferença significativa entre as localidades ( $p < 0,05$ ) verificada pela ANOVA *two-way*.

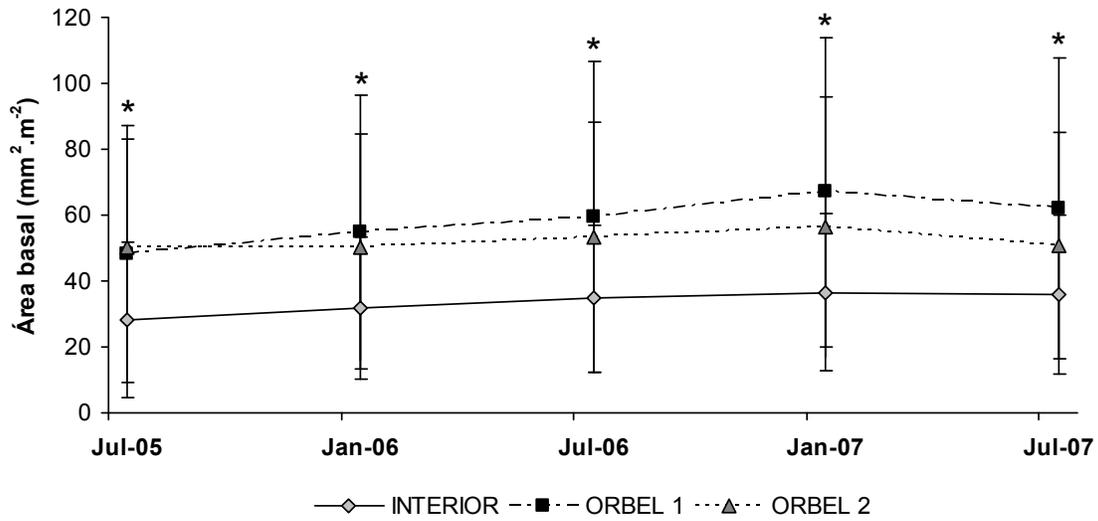


**Figura 3.2.** Densidade média (indiv.m<sup>-2</sup>) em janeiro (A) e julho (B) de 2007. As localidades seguidas pela mesma letra não diferiram significativamente ( $p < 0,05$ ). Para a ANOVA os dados foram transformados em  $\log(x+1)$ .

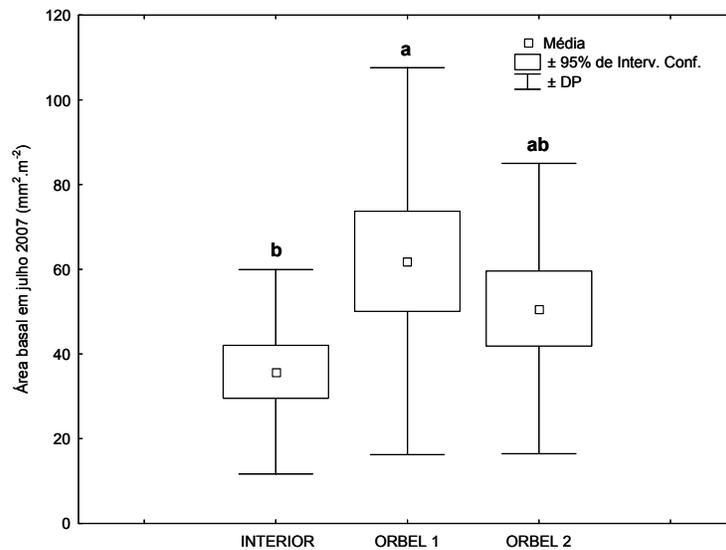


**Figura 3.3.** Relação entre densidade de plântulas por *plot* em julho de 2007 e declividade do *plot* em cada uma das localidades da área de estudo.

A área basal ( $\text{mm}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ ) também não variou significativamente ao longo do tempo dentro das localidades (Figura 3.4). No entanto, diferenças significativas foram verificadas entre as localidades em cada campanha de medição, com os menores valores encontrados nas parcelas de INTERIOR (Tabela 3.1). Este local apresentou área basal menor do que as duas bordas até Jan/07. Porém em Jul/07 as médias foram menores do que em ORBEL 1 apenas (Figura 3.5).



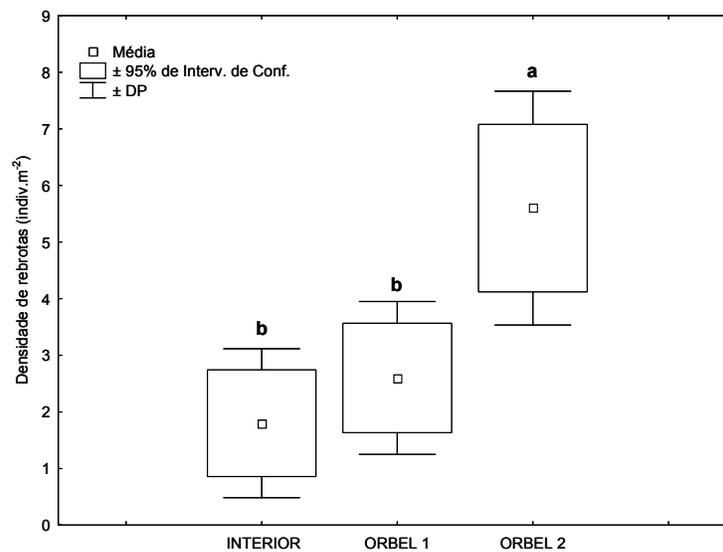
**Figura 3.4.** Área basal média.m<sup>-2</sup> ao longo de dois anos de estudo nas três localidades. Barras verticais representam os desvios padrão. (\*) indicam diferença significativa entre as localidades (p<0,05).



**Figura 3.5.** Área Basal média (mm<sup>2</sup>.m<sup>-2</sup>) em Jul/07. As localidades seguidas pela mesma letra não diferem significativamente (p<0,05). Para ANOVA os dados foram transformados em log (x + 1).

### 3.3.2. Densidade de Rebrotas

Na comparação entre as localidades, a densidade de rebrotas revelou que ORBEL 2, a borda mais recente, apresenta maior densidade de rebrotas por parcela (indiv.12m<sup>-2</sup>) do que as demais localidades (Figura 3.6, Tabela 3.1).



**Figura 3.6.** Densidade média de rebrotas por parcela (12 m<sup>2</sup>) considerando o intervalo total de 2 anos. As localidades seguidas pela mesma letra não diferiram significativamente (teste Tukey; p<0,05).

**Tabela 3.1.** Sumário das comparações entre as comunidades de plântulas (1 mm < DAS < 10 mm e até 1 m de altura) nas localidades INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2 no período de Jul/05 a Jul/07 na Reserva Biológica do Tingá - RJ. Os valores de F marcados (\*) indicam diferença significativa. As médias ± dp seguidas pelas mesmas letras nas linhas não diferem significativamente (teste Tukey; p<0,05).

		INTERIOR	ORBEL 1	ORBEL 2	ANOVAS
		Média ± dp	Média ± dp	Média ± dp	
<b>Densidade</b> <i>plot</i> <sup>-1</sup>	Jul-05	6,14 ± 0,82	7,72 ± 0,91	7,70 ± 0,59	F(2,150)=1,34 <sup>ns</sup> ; p=0,264
	Jan-06	8,07 ± 0,72	9,11 ± 0,89	7,63 ± 0,83	F(2,150)=1,72 <sup>ns</sup> ; p=0,182
	Jul-06	7,98 ± 0,77	9,29 ± 0,83	8,12 ± 0,62	F(2,150)=1,34 <sup>ns</sup> ; p=0,264
	Jan-07	7,23 ± 0,76 <sup>b</sup>	9,50 ± 0,83 <sup>a</sup>	6,95 ± 0,67 <sup>b</sup>	F(2,150)=6,33*; p=0,002
	Jul-07	7,13 ± 0,80 <sup>ab</sup>	8,20 ± 1,00 <sup>a</sup>	6,14 ± 0,70 <sup>b</sup>	F(2,150)=3,58*; p=0,030
<b>Area Basal</b> <i>plot</i> <sup>-1</sup>	Jul-05	36,15 ± 2,02 <sup>b</sup>	60,66 ± 1,95 <sup>a</sup>	74,86 ± 1,34 <sup>a</sup>	F(2,150)=8,77*; p<0,001
	Jan-06	47,98 ± 1,34 <sup>b</sup>	74,86 ± 1,69 <sup>a</sup>	74,86 ± 1,29 <sup>a</sup>	F(2,150)=5,76*; p=0,003
	Jul-06	51,48 ± 1,4 <sup>b</sup>	78,43 ± 1,82 <sup>a</sup>	82,18 ± 1,19 <sup>a</sup>	F(2,150)=5,43*; p=0,005
	Jan-07	53,95 ± 1,34 <sup>b</sup>	101,33 ± 1,19 <sup>a</sup>	82,18 ± 1,45 <sup>a</sup>	F(2,150)=9,86*; p<0,001
	Jul-07	51,48 ± 1,57 <sup>b</sup>	84,11 ± 1,88 <sup>a</sup>	71,44 ± 1,69 <sup>ab</sup>	F(2,150)=4,15*; p=0,017
<b>Rebrotas</b> <i>sítio</i> <sup>-1</sup>	total	1,80 ± 1,18 <sup>b</sup>	2,60 ± 1,23 <sup>b</sup>	5,60 ± 1,97 <sup>a</sup>	F(2,27)=15,39*; p<0,001

### 3.3.3. Estrutura de Tamanhos

A estrutura de diâmetros e alturas (Figuras 3.7 e 3.8), de modo geral, apresentou padrão de distribuição “J-reverso” da frequência de indivíduos por classes de tamanhos,

onde existe grande abundância de indivíduos menores e poucos indivíduos pertencentes às classes maiores. Esse padrão de distribuição foi mais acentuado para as alturas do que para os diâmetros. Neste último, em alguns momentos a classe 2 (2-4 mm) foi superior à classe 1 (1-2 mm), principalmente nas bordas ORBEL 1 e ORBEL 2 em 2007.

Entre as localidades foram encontradas diferenças marcantes nas distribuições de tamanhos (Tabela 3.2). Todas as localidades diferiram entre si tanto em altura quanto em diâmetro, com a exceção de INTERIOR x ORBEL1 em julho 2005. Foi possível perceber que ORBEL 2 exibe estruturas de tamanhos maiores, tanto de diâmetro quanto de altura, com relativamente menos indivíduos nas classes menores e mais nas classes maiores (Figura 3.7 e 3.8).

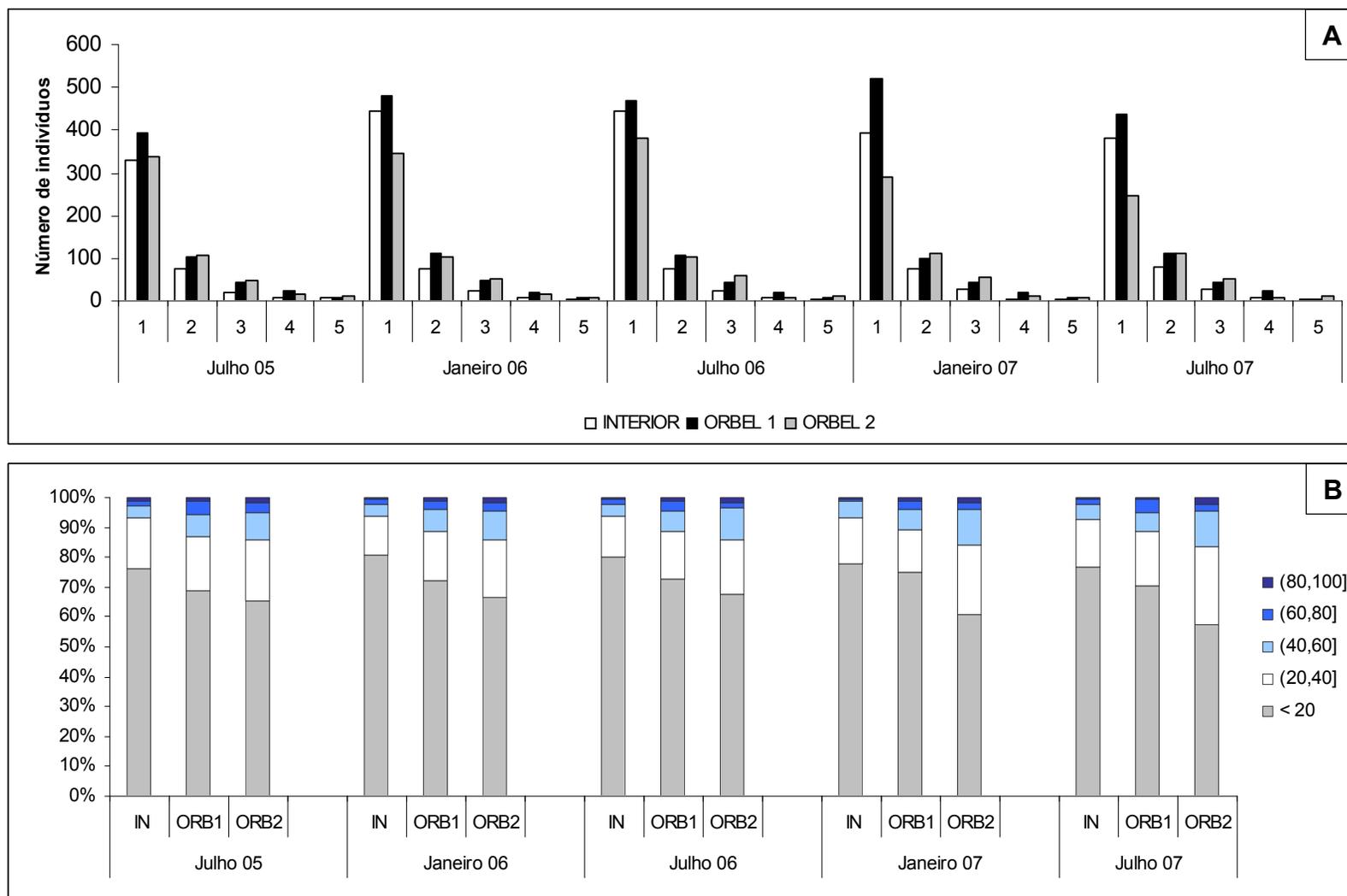
As distribuições de diâmetros e alturas em geral também sofreram variações ao longo do tempo de estudo (Tabela 3.3). Nas localidades INTERIOR e ORBEL 2 a distribuição de diâmetros foi distinta a partir de Jan/07, quando as classes 1 e 2 praticamente se igualaram em abundância, tanto pela saída de indivíduos da classe 1 (seja por morte ou crescimento para classe 2), quanto pela entrada de indivíduos na classe 2 (novos ou ingresso da classe 1). Já em ORBEL 1, a distribuição de diâmetros foi distinta a partir de Jul/06, quando a classe 2 se tornou mais abundante, mas neste caso superou os valores da classe 1. Com relação às distribuições de alturas não foram verificadas grandes modificações, exceto em ORBEL 2, onde, assim como com os diâmetros, a partir de Jan/07 a distribuição foi em geral distinta devido a perdas na classe 1. INTERIOR teve sua distribuição alterada de Jul/05 para Jan/06 e Jul/06, com aumento na frequência da primeira classe, e posterior redução em julho/07, que foi diferente de julho/06.

**Tabela 3.2.** Sumário das comparações pelo teste Kolmogorov-Smirnov das distribuições de diâmetro e altura entre as localidades para cada período. Valores marcados de ‘p’ (\*) indicam diferença estatística ( $p < 0,05$ ).

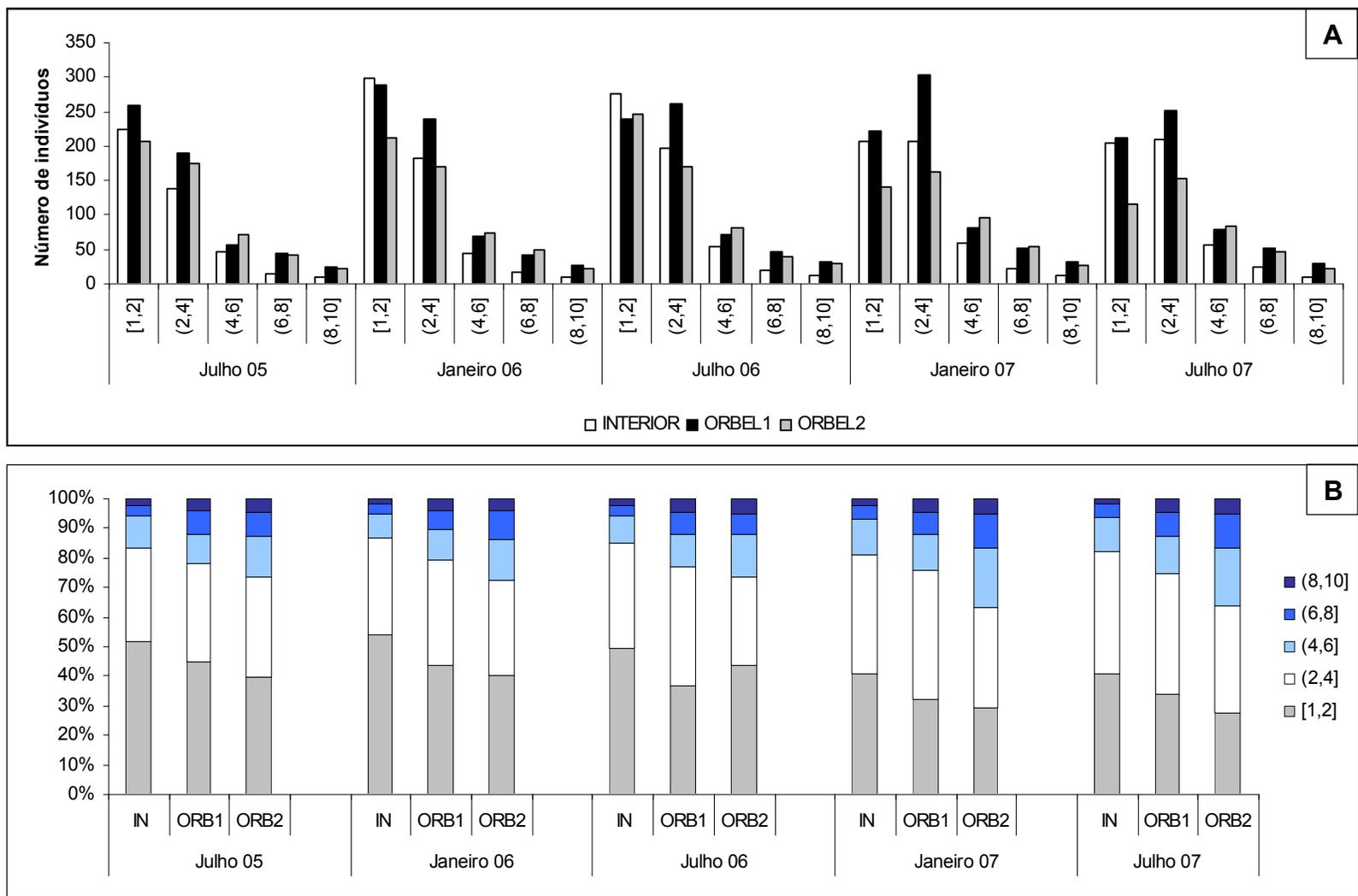
	<b>Interior x Orbel 1</b>	<b>Interior x Orbel 2</b>	<b>Orbel 1 x Orbel 2</b>
<b><i>Diâmetro</i></b>			
Jul-05	d=0,074; $p > 0,10$	d=0,149; $p < 0,001^*$	d=0,096; $p < 0,025^*$
Jan-06	d=0,131; $p < 0,001^*$	d=0,191; $p < 0,001^*$	d=0,085; $p < 0,005^*$
Jul-06	d=0,151; $p < 0,005^*$	d=0,158; $p < 0,001^*$	d=0,097; $p < 0,01^*$
Jan-07	d=0,108; $p < 0,005^*$	d=0,222; $p < 0,001^*$	d=0,142; $p < 0,001^*$
Jul-07	d=0,120; $p < 0,001^*$	d=0,238; $p < 0,001^*$	d=0,136; $p < 0,001^*$
<b><i>Altura</i></b>			
Jul-05	d=0,083; $p < 0,10$	d=0,140; $p < 0,001^*$	d=0,188; $p < 0,001^*$
Jan-06	d=0,156; $p < 0,001^*$	d=0,141; $p < 0,001^*$	d=0,146; $p < 0,001^*$
Jul-06	d=0,160; $p < 0,001^*$	d=0,128; $p < 0,001^*$	d=0,169; $p < 0,001^*$
Jan-07	d=0,096; $p < 0,01^*$	d=0,174; $p < 0,001^*$	d=0,140; $p < 0,001^*$
Jul-07	d=0,140; $p < 0,001^*$	d=0,200; $p < 0,001^*$	d=0,126; $p < 0,001^*$

**Tabela 3.3.** Sumário das comparações pelo teste Kolmogorov-Smirnov das distribuições de diâmetro e altura entre as medições. Para cada local, os valores de diferença máxima (Dmáx) estão localizados no triângulo inferior e os valores de ‘p’ no triângulo superior. Valores marcados de ‘p’ (\*) indicam diferença estatística (p<0,05).

Local		Diâmetro					Altura				
		Jul-05	Jan-06	Jul-06	Jan-07	Jul-07	Jul-05	Jan-06	Jul-06	Jan-07	Jul-07
INTERIOR	Jul-05	-	p>0,10	p<0,10	p<0,005*	p<0,001*	-	p<0,005*	p<0,001*	p<0,10	p>0,10
	Jan-06	0,054	-	p>0,10	p<0,001*	p<0,001*	0,121	-	p>0,10	p>0,10	p>0,10
	Jul-06	0,039	0,061	-	p<0,01*	p<0,005*	0,135	0,051	-	p>0,10	p<0,05*
	Jan-07	0,119	0,136	0,1	-	p>0,10	0,082	0,048	0,072	-	p>0,10
	Jul-07	0,134	0,154	0,112	0,032	-	0,071	0,059	0,086	0,035	-
ORBEL 1	Jul-05	-	p>0,10	p<0,005*	p<0,001*	p<0,001*	-	p>0,10	p>0,10	p>0,10	p>0,10
	Jan-06	0,051	-	p<0,025*	p<0,001*	p<0,001*	0,051	-	p>0,10	p>0,10	p>0,10
	Jul-06	0,105	0,086	-	p>0,10	p>0,10	0,061	0,02	-	p>0,10	p>0,10
	Jan-07	0,137	0,117	0,062	-	p>0,10	0,061	0,033	0,036	-	p>0,10
	Jul-07	0,133	0,118	0,068	0,055	-	0,034	0,035	0,037	0,06	-
ORBEL 2	Jul-05	-	p>0,10	p>0,10	p<0,001*	p<0,001*	-	p>0,10	p>0,10	p<0,01*	p<0,005*
	Jan-06	0,048	-	p>0,10	p<0,001*	p<0,001*	0,037	-	p>0,10	p<0,10	p<0,005*
	Jul-06	0,063	0,062	-	p<0,001*	p<0,001*	0,059	0,036	-	p<0,005*	p<0,001*
	Jan-07	0,126	0,135	0,147	-	p>0,10	0,104	0,083	0,107	-	p>0,10
	Jul-07	0,146	0,154	0,161	0,039	-	0,115	0,122	0,142	0,064	-



**Figura 3.7.** Distribuição de abundância absoluta (A) e relativa (B) dos indivíduos nas classes de altura 1 (<20), 2 (20,40], 3 (40,60], 4 (60,80] e 5 (80,100] para cada localidade (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2) em cada medição (Jul/05, Jan/06, Jul/06, Jan/07 e Jul/07).



**Figura 3.8.** Distribuição de abundância absoluta (A) e relativa (B) dos indivíduos nas classes de diâmetro (mm): [1,2], (2,4], (4,6], (6,8] e (8,10] para cada localidade (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2) em cada medição (Jul/05, Jan/06, Jul/06, Jan/07 e Jul/07).

### 3.3.4. Tabelas de Dinâmica

#### Dinâmica por localidade (Anexos I, II e III)

A dinâmica foi sempre mais acelerada nas duas menores classes de diâmetro em todas as localidades e intervalos. Nestas, os valores de mudança ( $n_2-n_1$ ) foram sempre maiores indicando grande substituição de indivíduos, em função dos altos valores de indivíduos mortos e recrutados (novos) na classe 1, além dos maiores valores de saída da classe 1 e entrada na classe 2. Os valores de saída de classe (SA) em ORBEL 1 e ORBEL 2 muitas vezes eram maiores na classe 2 do que na 1. No entanto, os valores de entrada não eram maiores na classe 3, mas sim na classe 2. Portanto, essa maior saída (SA) da classe 2 indica que, além do crescimento para classe 3, existe uma parcela de regressão significativa da classe 2 para classe 1.

Foi possível verificar ainda um padrão de mortalidade dependente do tamanho nas três localidades, sendo as classes 1 e 2 as que apresentam maior porcentagem de indivíduos mortos em cada período (Anexos I, II e III). Isso pôde ser verificado também pelas curvas de sobrevivência (Figura 3.9) que demonstraram maior fragilidade das coortes mais novas (2<sup>a</sup>, 3<sup>a</sup> e 4<sup>a</sup>) em relação à coorte original multi-idades, presente na primeira medição (1<sup>a</sup> coorte, Jul/05).

De maneira geral, o primeiro intervalo (Jul/05-Jan/06) foi favorável em todas as localidades. Estas mostraram valores de mudança positivos, sendo ORBEL 2 a única localidade com baixo valor ( $MU=6$ ). Este período corresponde ao final da época úmida, pois na área de estudo os meses chuvosos são dezembro e janeiro (ver Área de Estudo) e, portanto, na medição de Jan/06 é provável que as plântulas já tenham respondido às boas

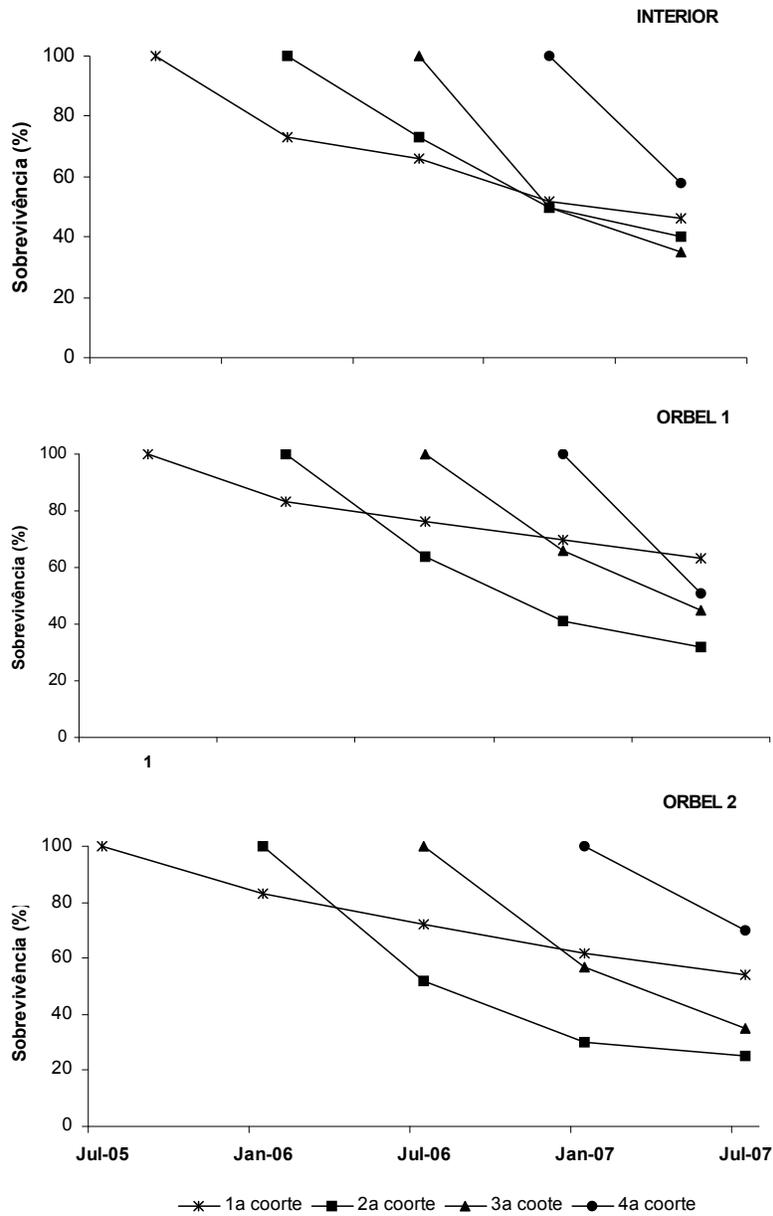
condições de dezembro. Logo, justificam-se os altos valores de recrutamento observados nas três localidades neste período.

O último período (Jan/07-Jul/07) também apresentou uma relação geral de todas as localidades com a periodicidade das chuvas. Neste, os valores de mudança foram negativos para as três localidades, caracterizando o período como desfavorável, o que era esperado por corresponder ao final da época seca (de abril a agosto; ver Área de Estudo). Em ORBEL 1 e ORBEL 2 os valores de recrutamento foram os mais baixos, sendo que para ORBEL 1 a mortalidade também foi a mais alta. Já para INTERIOR, apesar de negativa, a mudança foi baixa ( $MU=-5$ ).

Nos demais períodos não foi possível identificar um comportamento geral das três localidades, já que cada comunidade apresentou uma performance distinta. ORBEL 1 foi a única localidade que acompanhou o padrão de sazonalidade esperado, em que períodos favoráveis (Jul/05-Jan/06 e Jul/06-Jan/07) foram alternados com períodos desfavoráveis (Jan/06-Jul/06 e Jan/07-Jul/07). Neste local, as densidades de recrutas foram maiores no final das chuvas (Jan/06 e Jan/07) e as densidades de mortos maiores no final da seca (Jul/06 e Jul/07), levando aos valores de mudança positivos para os primeiros e negativos para os últimos. Quanto à localidade ORBEL 2, situada no município de Miguel Pereira, é possível que o período seco tenha sido concentrado em julho e agosto de 2006 e, portanto, os efeitos desse período só foram percebidos na medição de Jan/07, ou seja, no 3º período e não no 2º como se esperava (Anexo III).

Foi observado ainda, principalmente em ORBEL 1, que os picos de recrutamento muitas vezes eram acompanhados de picos de mortalidade e que, por isso, os períodos

negativos (MU negativa) acabavam coincidindo com os de maior densidade inicial (Anexo II).



**Figura 3.9.** Percentual de sobrevivência das plântulas para cada coorte (Jul/05, Jan/06, Jul/06, Jan/07 e Jul/07) nas três localidades estudadas (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2).

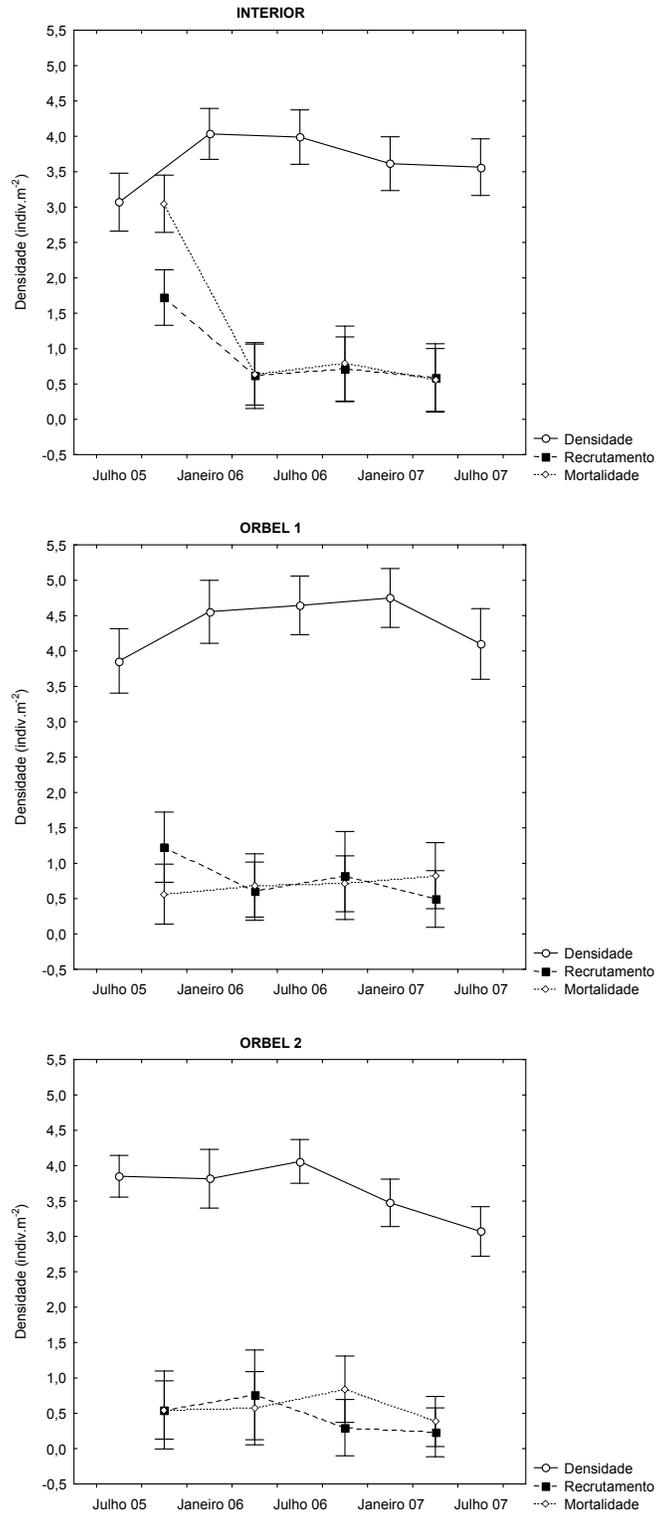
### Dinâmica por *plot*

Nas variações de densidade total ( $n$ ), densidade de recrutas (NW) e densidade de mortos (MO) por *plot* foram constatadas flutuações temporais semelhantes às das tabelas de dinâmica por localidade (Figura 3.10). No entanto, alguns padrões mais claros na tabela de dinâmica por localidade foram mascarados quando consideradas as variações espaciais. ORBEL 1, por exemplo, não apresentou flutuações tão sazonais como previamente, somente as densidades de recrutas tiveram comportamento claramente sazonal e, como a mortalidade praticamente não variou, parte das flutuações da densidade total acompanhou a sazonalidade do recrutamento (Figura 3.10).

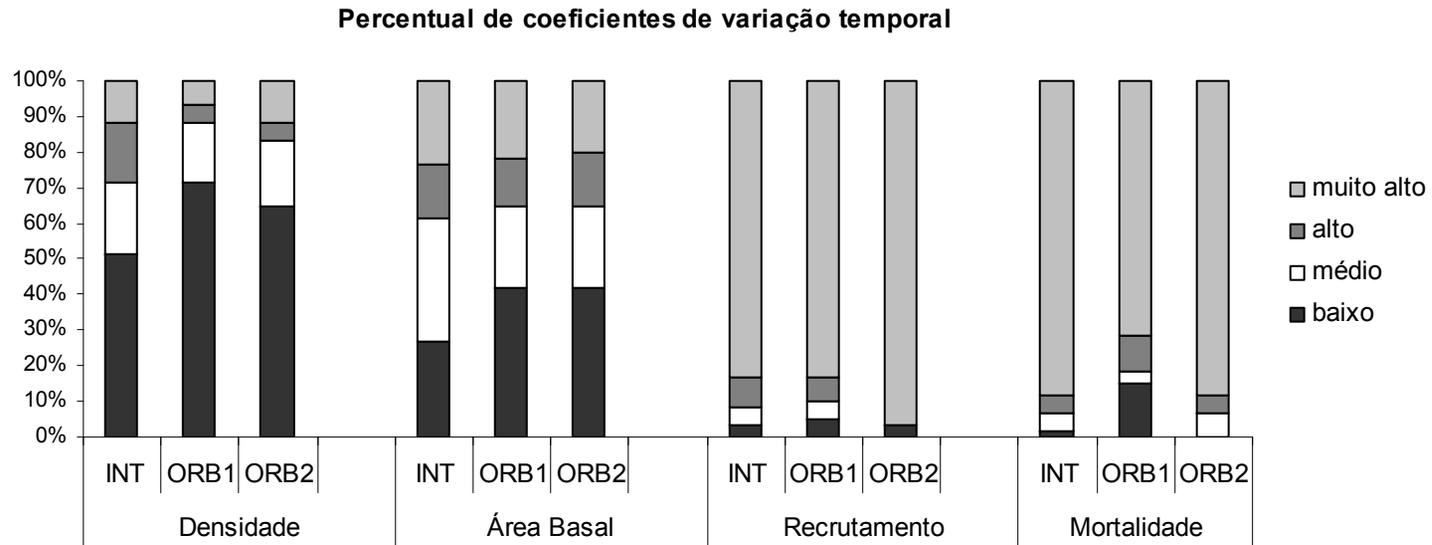
Adicionalmente, a dinâmica dos parâmetros demográficos por *plot* também possibilitou a visualização de variações espaciais e temporais dentro das localidades e entre as mesmas (Anexo IV; Figura 3.11). Constataram-se, para as três localidades, altas variações espaciais na densidade (CV = 54,2, 65,5, 56,8 e 61,6%, INT, ORB1, ORB2 e Total, respectivamente), área basal (CV = 69,2, 75,9, 67,2 e 77,6%, INT, ORB1, ORB2 e Total, respectivamente), densidade de recrutas (CV = 108,6, 123,8, 179,6 e 132,8%, INT, ORB1, ORB2, e Total, respectivamente) e densidade de mortos (CV = 109,0, 99,0, 132,5 e 119,7%, INT, ORB1, ORB2 e Total, respectivamente) em todos os períodos (Anexo IV). Porém as variações nas densidades de recrutas e mortos foram superiores às das densidades e áreas basais, chegando ao dobro destas. Similarmente, as variações temporais das densidades de recrutas e mortos também foram maiores do que as das densidades e áreas basais de vivos (Figura 3.11). Com relação às densidades, pelo menos 50% dos *plots* em todas as localidades apresentaram coeficiente de variação temporal baixo (CV < 30%),

enquanto para recrutamento e mortalidade pelo menos 70% dos *plots* em todas as localidades apresentaram coeficientes muito altos ( $CV > 50\%$ ).

Entre as localidades, embora aparentemente o INTERIOR tenha apresentado maiores coeficientes de variação temporal na densidade e área basal do que as bordas, este resultado não diferiu significativamente ( $F_{2,150} = 1,34$ ;  $p = 0,26$  e  $F_{2,150} = 1,30$ ;  $p = 0,27$ , densidade e área basal, respectivamente). Nas variações espaciais das densidades e áreas basais também não houve diferença significativa entre os coeficientes das localidades. Quanto ao recrutamento, todas as localidades apresentaram enormes variações temporais e espaciais com ORBEL 2 mais variável que as demais temporalmente ( $F_{2,150} = 11,84$ ;  $p < 0,001$ ). Também não houve diferença entre os coeficientes de variação espacial do recrutamento. De forma semelhante, em relação à mortalidade, todas as localidades mostraram altas variações espaciais e temporais, mas ORBEL 1 foi um pouco menos variável temporalmente ( $F_{2,150} = 4,74$ ;  $p = 0,01$ ). Espacialmente, não houve grandes diferenças entre os locais, apenas no primeiro intervalo INTERIOR foi menos variável do que as bordas ( $F_{2,27} = 8,12$ ;  $p = 0,001$ ).



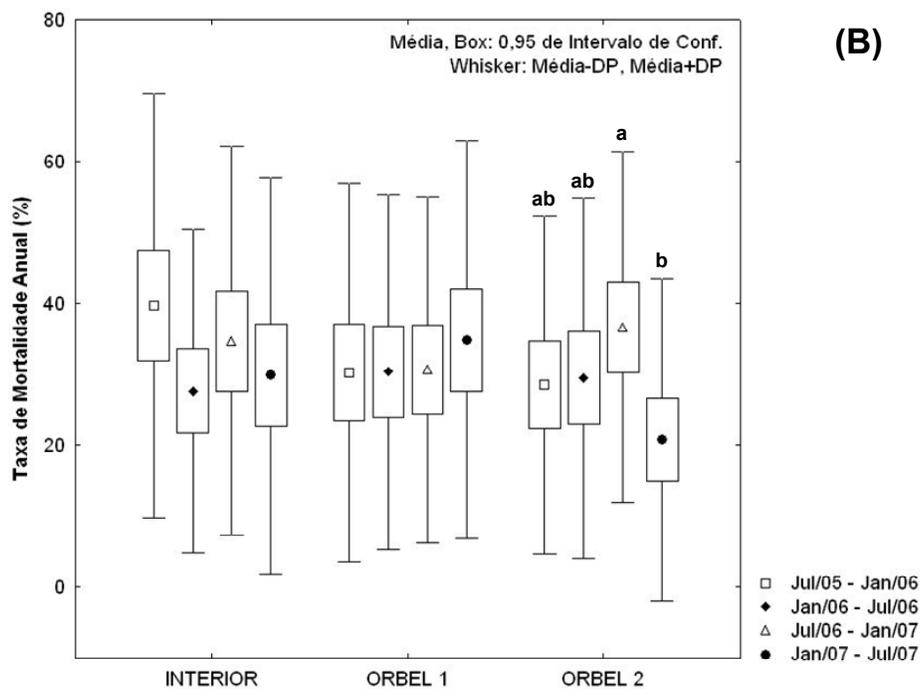
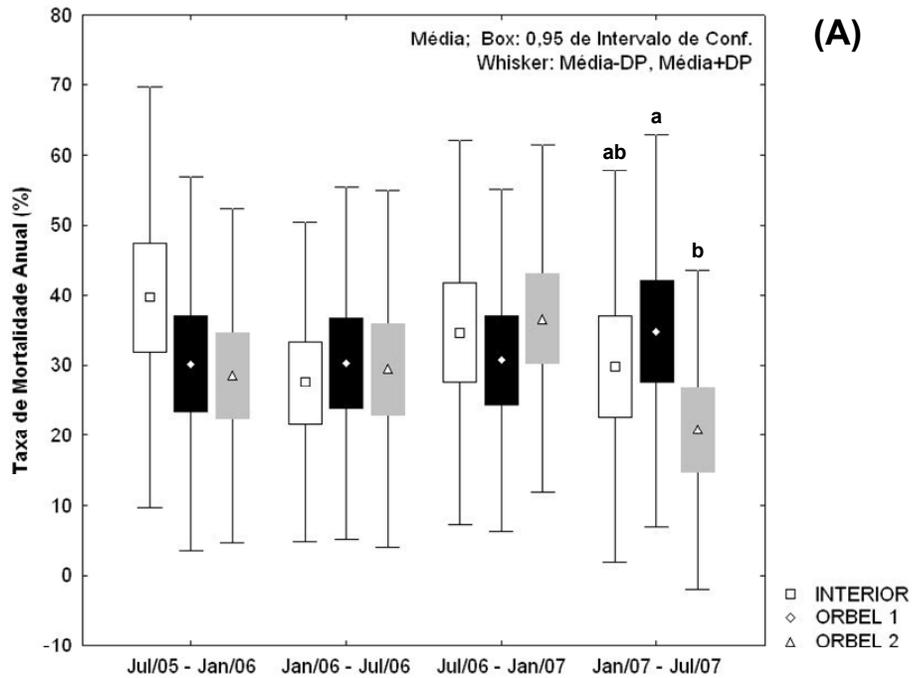
**Figura 3.10.** Variações temporais (julho 2005 - julho 2007) na densidade (indiv.m<sup>-2</sup>), recrutamento e mortalidade de plântulas (1 mm < DAS < 10 mm) das localidades Interior, Orbel 1 e Orbel 2. Os pontos correspondem às médias e as barras verticais aos desvios padrão.



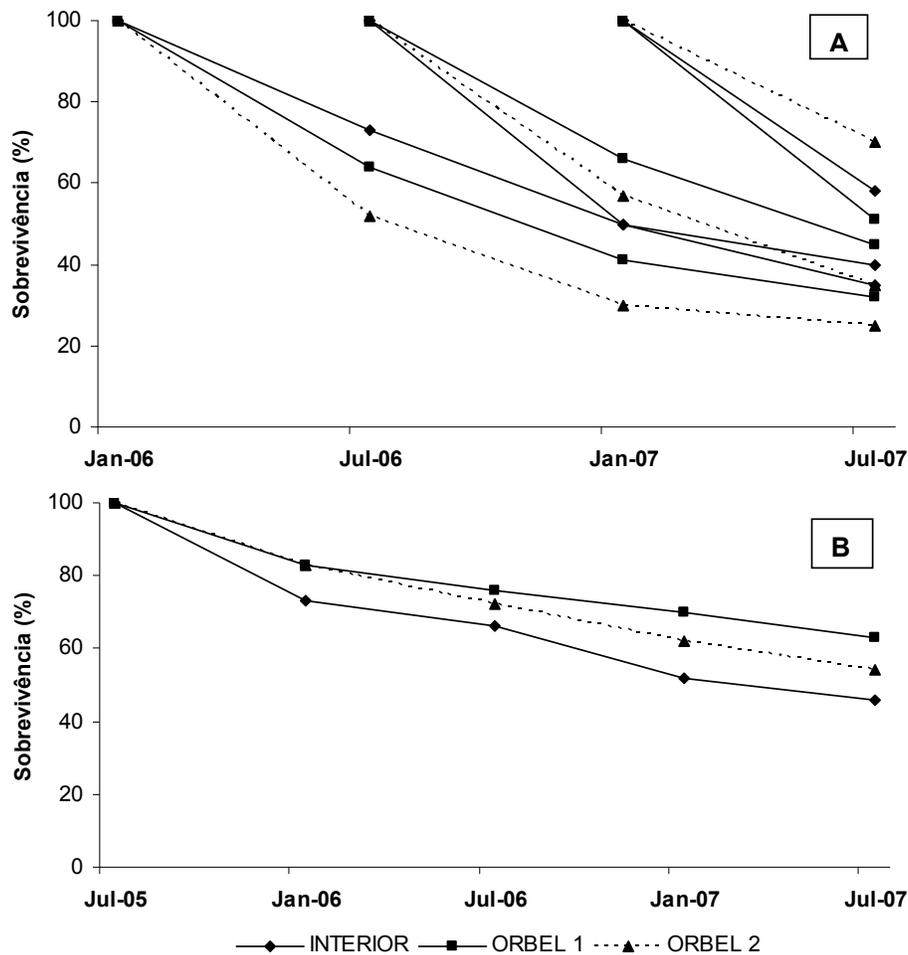
**Figura 3.11.** Percentual de coeficiente de variação temporais dos 60 plots de cada localidade (INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2) nas categorias baixo ( $CV \leq 30\%$ ), médio ( $30\% < CV \leq 40\%$ ), alto ( $40\% < CV \leq 50\%$ ) e muito alto ( $CV > 50\%$ ).

### 3.3.5. Taxas anuais de Mortalidade, Recrutamento, *Turnover* e Crescimento

As médias das taxas anuais de mortalidade por *plot* (2m<sup>2</sup>) calculadas para cada intervalo semestral variaram de 20,8% a 39,7%, com um alto coeficiente de variação espacial para as três localidades (CV<sub>mín</sub>: 75, 80 e 68% para IN, ORB1 e ORB2, respectivamente). Nas comparações entre as localidades pela análise de variância foi encontrada diferença apenas no último intervalo (Jan/07-Jul/07), quando ORBEL 1 apresentou maior mortalidade que ORBEL 2 ( $F_{2,150} = 4,43$ ,  $p = 0,013$ ; Figura 3.12 A). No entanto, apesar da pouca diferença entre as mortalidades, a perda de indivíduos da coorte original multi-idades (Jul/05) ocorreu mais rapidamente em INTERIOR (Fig. 3.13 B). Já a perda de indivíduos das coortes novas não mostrou qualquer padrão, ocorrendo aparentemente ao acaso (Fig. 3.13 A). Nas comparações temporais também não foram verificadas diferenças significativas, mas em ORBEL 2 houve uma diminuição nas taxas do penúltimo para o último intervalo ( $F_{3,200} = 4,393$ ;  $p = 0,005$ ; Figura 3.12 B), de modo que no período chuvoso de Jul/06-Jan/07 a mortalidade foi maior do que no seco de Jan/07-Jul/07.



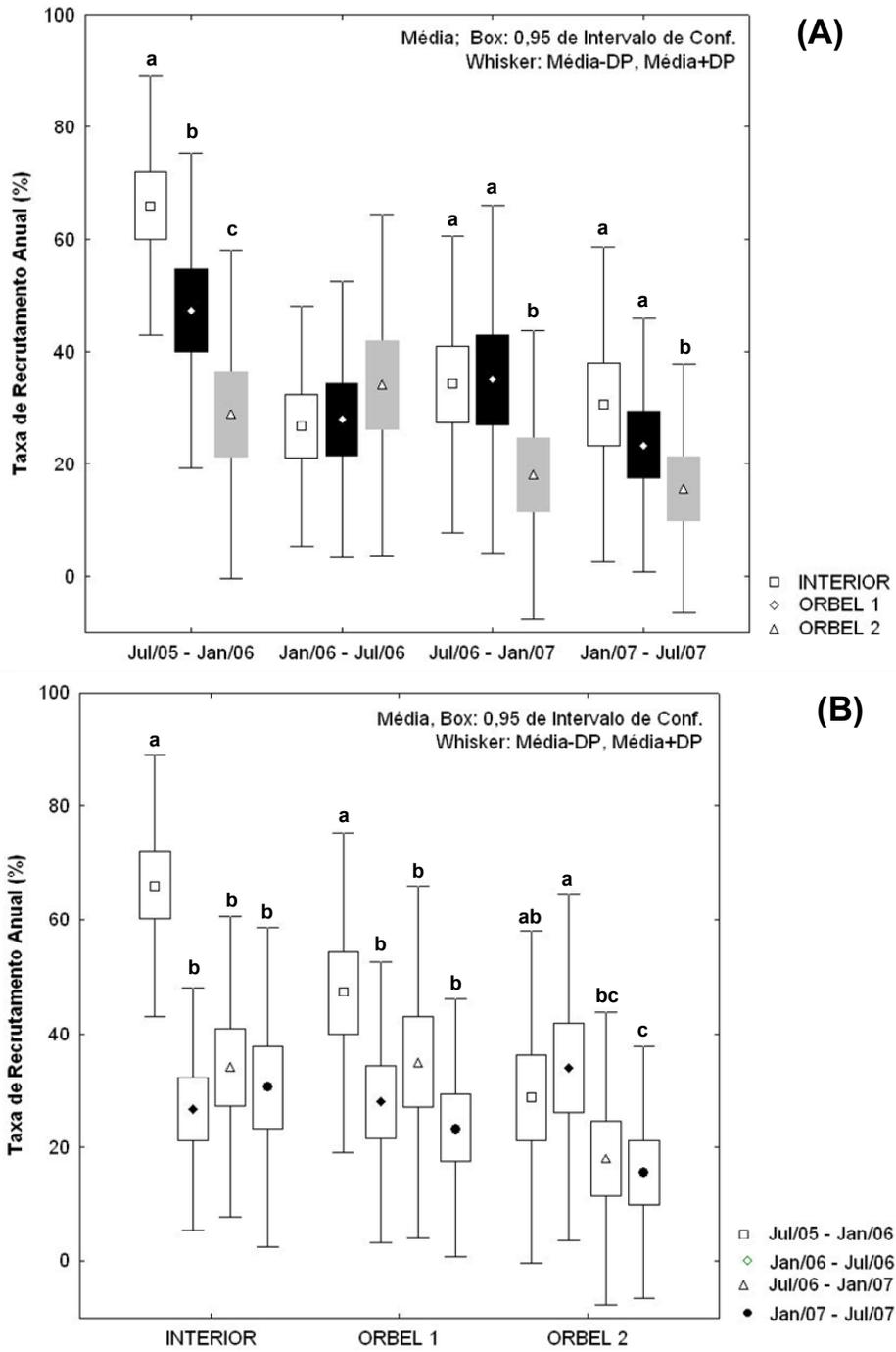
**Figura 3.12.** Comparações das taxas de mortalidade anual (%) entre as três localidades (A) e entre os quatro intervalos de medição (B). As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ). As análises foram realizadas com os dados transformados para o arco-seno, porém nesta representação gráfica foram utilizados os dados originais ou não transformados.



**Figura 3.13.** Percentual de sobrevivência das coortes 2 - 4 (A) e original (multi-idades) (B) de plântulas nas três localidades estudadas durante o intervalo de estudo.

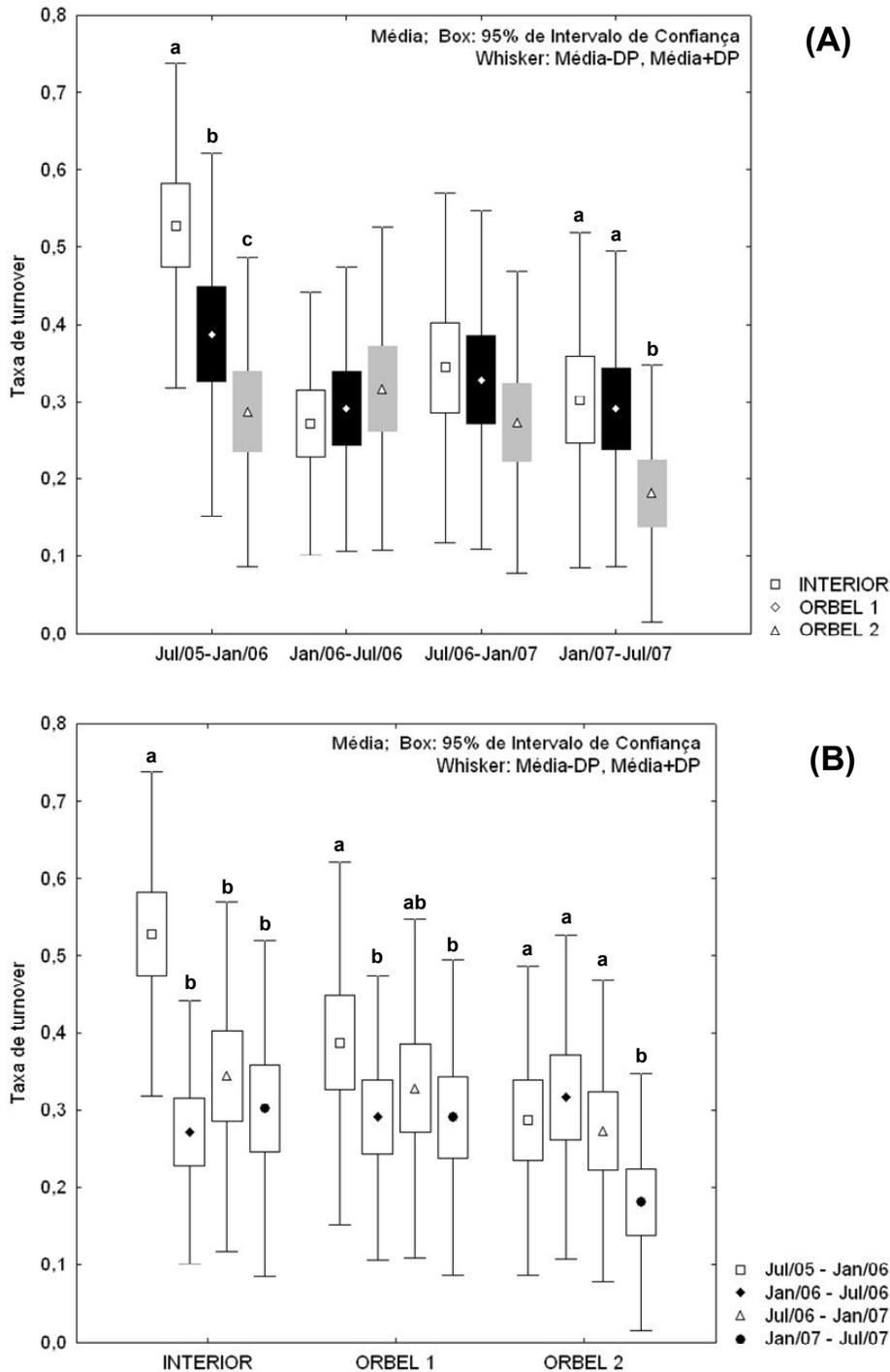
Para as taxas médias de recrutamento anual por *plot* (2m<sup>2</sup>) também foi observada grande variação espacial (CVmín: 35, 59 e 90% para IN, ORB1 e ORB2, respectivamente). No entanto, foi possível detectar diferenças entre os locais em três dos quatro intervalos (Figura 3.14 A). No primeiro intervalo, as três localidades foram distintas ( $F_{2,150} = 35,03$ ;  $p < 0,001$ ), sendo INTERIOR com as maiores taxas de recrutamento e ORBEL 2 com as menores. ORBEL 2 também apresentou as menores taxas nos dois últimos intervalos, diferindo significativamente das outras duas localidades ( $F_{2,150} = 8,60$ ;  $p < 0,001$ ;  $F_{2,150} =$

7,02;  $p = 0,001$ , intervalos Jul/06-Jan/07 e Jan/07-Jul/07, respectivamente). Comparando a seqüência temporal das taxas de recrutamento para cada localidade foi observado que tanto em INTERIOR quanto em ORBEL 1 o primeiro intervalo (Jul/05-Jan/06) apresentou maiores taxas que todos os demais ( $F_{3,200} = 36,76$ ;  $p < 0,001$ ;  $F_{3,200} = 9,96$ ;  $p < 0,001$ , INTERIOR e ORBEL 1, respectivamente; Figura 3.14 B). Já a localidade ORBEL 2 demonstrou um padrão distinto, com o segundo intervalo apresentando as maiores taxas e diferindo dos dois últimos ( $F_{3,200} = 7,641$ ;  $p < 0,001$ ).



**Figura 3.14.** Comparações das taxas de recrutamento anual (%) entre as três localidades (A) e entre os quatro intervalos de medição (B). As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ). As análises foram realizadas com os dados transformados para o arcoseno, porém nesta representação gráfica foram utilizados os dados originais ou não transformados.

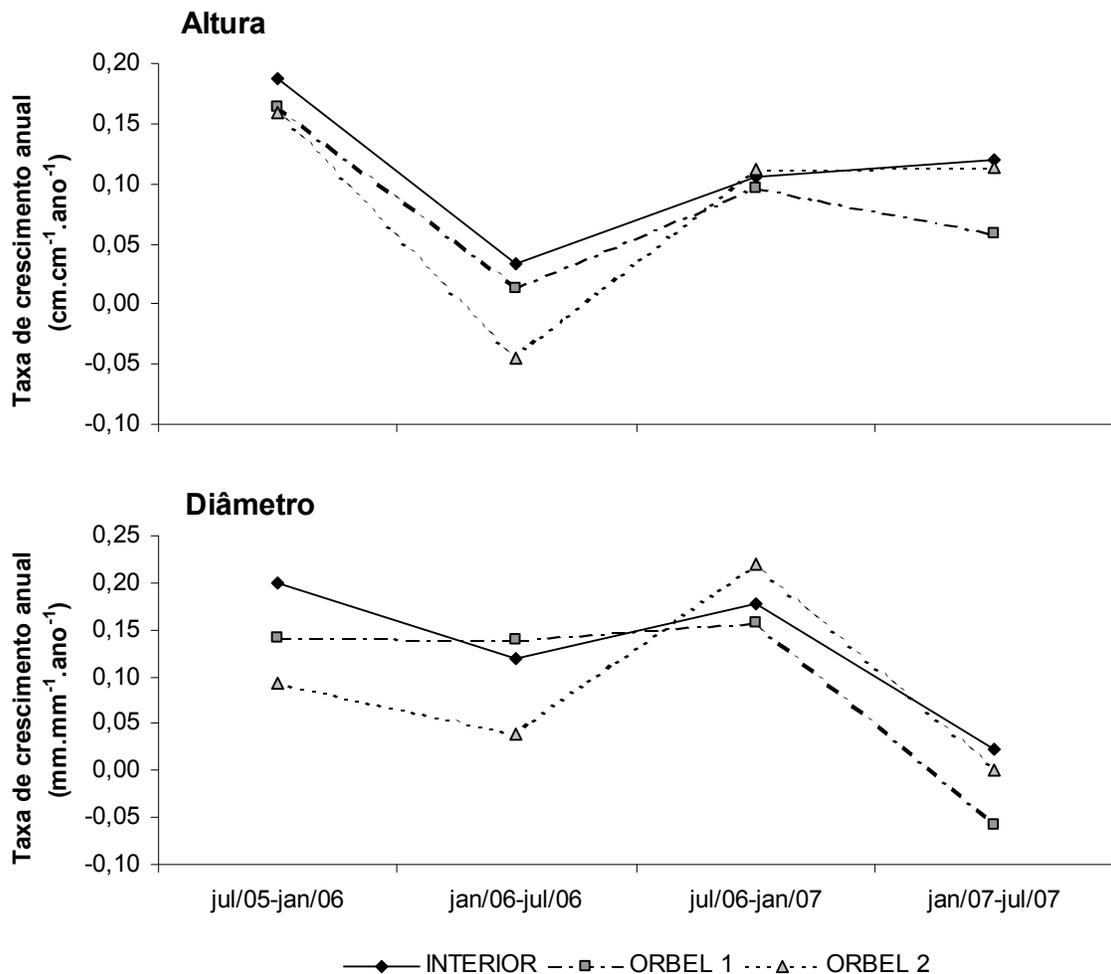
As taxas de *turnover* anual por *plot* também exibiram grande variação espacial (CVmín: 40, 61 e 66%, IN, ORB1 e ORB2, respectivamente). Porém, as diferenças entre os locais ainda assim foram marcantes para dois dos intervalos, Jul/05-Jan/06 e Jan/07-Jul/07 (Figura 3.15 A). No primeiro todas as localidades diferiram entre si com valores decrescentes de INTERIOR para ORBEL 1 e ORBEL 2 ( $F_{2,150} = 20,88$ ;  $p < 0,001$ ). No último, INTERIOR e ORBEL 1 também apresentaram as maiores taxas de *turnover* diferindo significativamente de ORBEL 2 ( $F_{2,150} = 7,66$ ;  $p < 0,001$ ). Nas comparações entre os intervalos de medições foram detectadas diferenças para cada uma das localidades (Figura 3.15 B). Em INTERIOR o 1º intervalo (Jul/05-Jan/06) apresentou maior taxa do que todos os demais ( $F_{3,200} = 19,83$ ;  $p < 0,001$ ), em ORBEL 1 o 1º intervalo foi maior do que o 2º e o 4º ( $F_{3,200} = 3,48$ ;  $p = 0,016$ ) e em ORBEL 2 o último intervalo (Jan/07-Jul/07) apresentou menor taxa que os demais ( $F_{3,200} = 5,67$ ;  $p < 0,001$ ).



**Figura 3.15.** Comparações das taxas de *turnover* anual (%) entre as três localidades (A) e entre os quatro intervalos de medição (B). As médias seguidas pela mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ). As análises foram realizadas com os dados transformados para o arcoseno, porém nesta representação gráfica foram utilizados os dados originais ou não transformados.

De maneira geral, os crescimentos em diâmetro e em altura exibiram certo padrão de variação sazonal, ou seja, aumentaram em períodos favoráveis (Jul/05-Jan/06 e Jul/06-Jan/07, final da época chuvosa) e diminuíram em períodos desfavoráveis (Jan/06-Jul/06 e Jan/07-Jul/07, final da época seca) (Figura 3.16). As exceções foram INTERIOR e ORBEL 2, que não diminuíram o crescimento em altura no último intervalo (desfavorável) e ORBEL 1, que não diminuiu o crescimento em diâmetro no 2º intervalo (desfavorável).

Quanto ao incremento em número de folhas não houve nenhum padrão temporal claro.

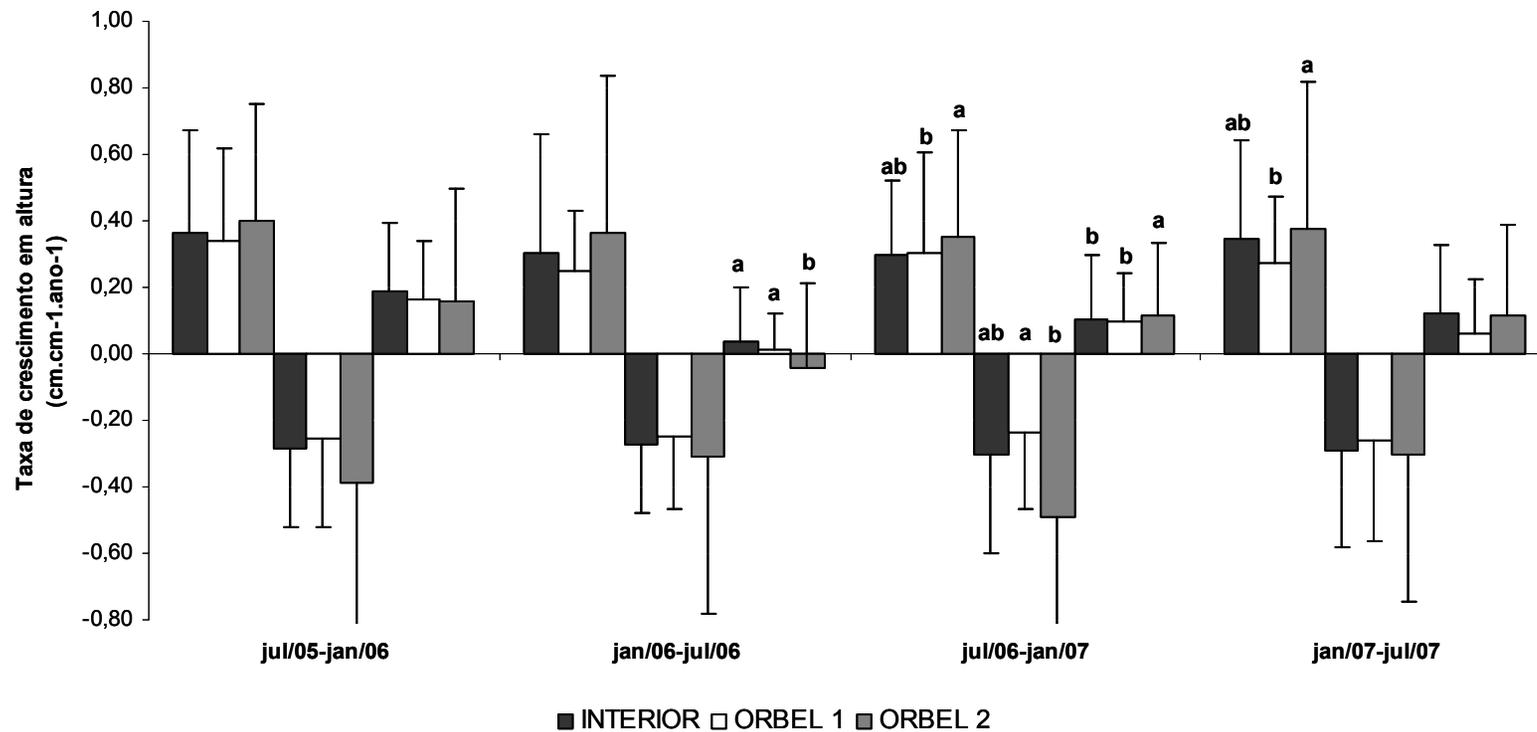


**Figura 3.16.** Taxa de crescimento anual em altura e diâmetro para cada intervalo ( $t=0,5$  ano) durante todo o período de estudo (2 anos) nas três localidades: borda recente (ORBEL 2), borda antiga (ORBEL 1) e interior.

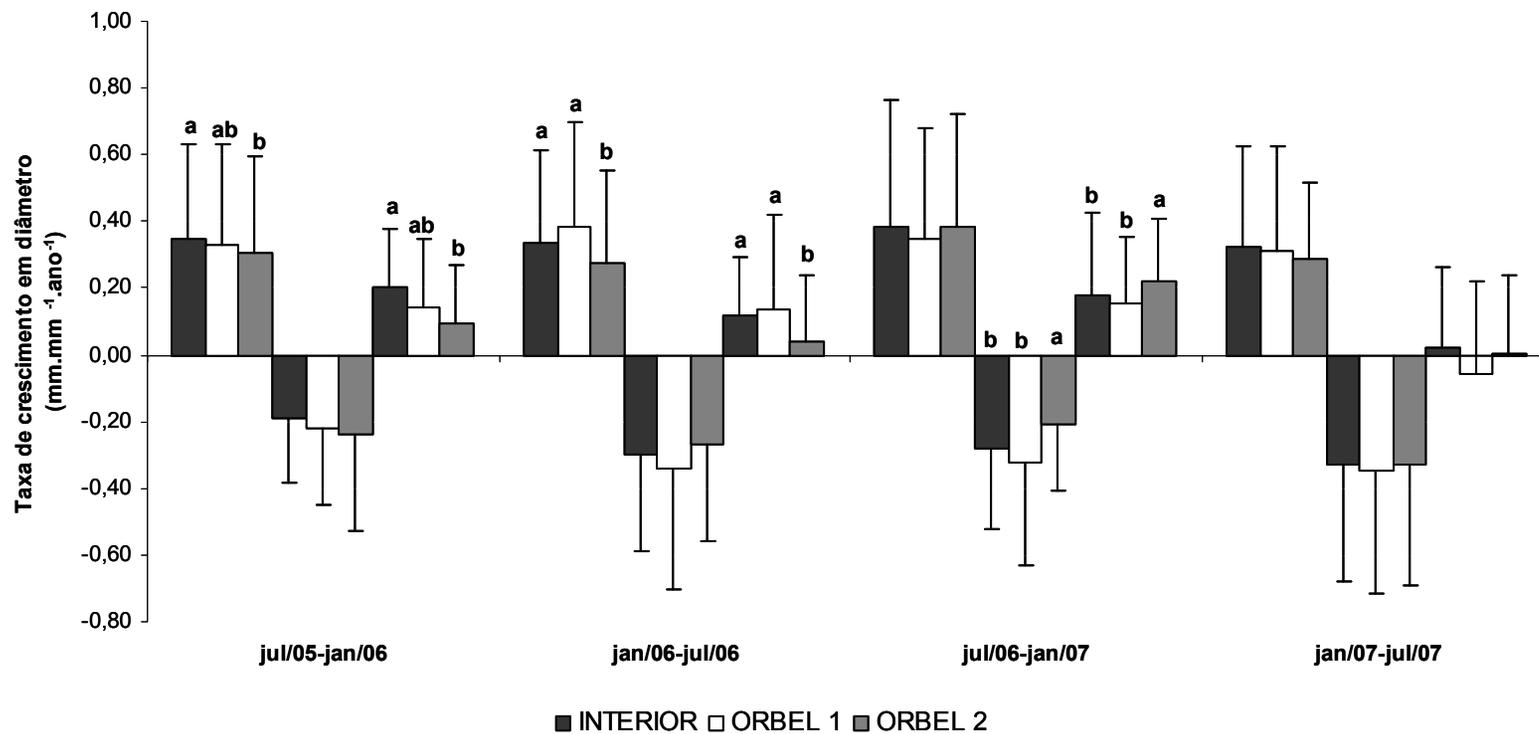
As taxas de crescimento anual em número de folhas também não diferiram entre as localidades em nenhum dos intervalos estudados (Anexo V). Quanto ao crescimento em diâmetro e altura foram encontradas diferenças significativas entre as localidades em alguns períodos. Tanto no crescimento em diâmetro quanto em altura, ORBEL 2 se destacou mais em geral, com taxas às vezes superiores às vezes inferiores, enquanto ORBEL 1 e INTERIOR apresentaram taxas semelhantes. No primeiro período, a borda ORBEL 2 apresentou crescimento em diâmetro inferior às demais localidades, mas esta diferença só foi significativa para INTERIOR. No 2º período (Jan/06-Jul/06) esta mesma localidade também cresceu menos que as demais tanto em diâmetro quanto em altura. No 3º período (Jul/07-Jan/07), ORBEL 2 também se diferenciou das outras áreas, mas desta vez com crescimento em altura e diâmetro superiores. No último intervalo nenhuma das localidades exibiu diferenças significativas.

Decompondo esse crescimento total nas taxas de crescimento positivo e negativo também foram encontradas algumas diferenças entre as localidades. Para o crescimento em altura no 3º período (Jul/06-Jan/07), ORBEL 2 exibiu maior crescimento do que ORBEL 1, tanto positivo quanto negativo, mas no saldo final o crescimento foi positivo (Figura 3.17). Da mesma forma, no 4º período (Jan/07-Jul/07) ORBEL 2 também apresentou maior crescimento positivo em altura do que ORBEL 1. Quanto ao crescimento em diâmetro, no 1º período (Jul/05-Jan/06), INTERIOR apresentou maiores crescimentos positivo e total do que ORBEL 2 (Figura 3.18). No 2º período ORBEL 2 também exibiu menores taxas de crescimento positivo e total do que as demais localidades. Porém, no 3º período esta mesma localidade de borda passou a crescer mais no total do que as demais localidades em função das menores taxas de crescimento negativo em relação à INTERIOR e ORBEL 1. O

crescimento em número de folhas também não diferiu entre as localidades quanto aos crescimentos positivo e negativo nos períodos (Anexo V).



**Figura 3.17.** Taxas de crescimento anual positivo, negativo e total em altura para cada intervalo ( $t=0,5$  ano) durante o período de estudo nas três localidades: INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2. As barras verticais representam os desvios padrão e as localidades seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente ( $p < 0,05$ ).



**Figura 3.18.** Taxas de crescimento anual positivo, negativo e total em diâmetro para cada intervalo ( $t=0,5$  ano) durante o período de estudo nas três localidades: INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2. As barras verticais representam os desvios padrão e as localidades seguidas pelas mesmas letras não diferem estatisticamente ( $p<0,05$ ).

### 3.4. DISCUSSÃO

#### Estrutura da comunidade de plântulas

Os padrões de densidade de plântulas para as comunidades encontrados nesse trabalho foram distintos daqueles reportados por outros estudos com comunidades de plântulas em florestas tropicais. Metz *et al.* (2008), por exemplo, reportaram densidades variando entre 8,9 (Pasoh, Malásia) e 12,2 (Ilha de Barro Colorado, Panamá) plântulas.m<sup>-2</sup>, valores no mínimo 1,5 vezes maiores do que os aqui encontrados. No entanto, a amostragem destes autores incluiu também as plântulas de espécies arbustivas, o que pode explicar tais diferenças. Da mesma forma, na Costa Rica, ao incluir no censo de plântulas espécies arbustivas, arbóreas e lianas (< 50 cm de altura), Li *et al.* (1996) também encontraram valores maiores de densidade (6,6 plântulas.m<sup>-2</sup> na primeira coorte e 20,0 plântulas.m<sup>-2</sup> nas demais coortes).

Com relação aos padrões encontrados para ambientes fragmentados, as densidades de INTERIOR, ORBEL 1 e ORBEL 2 também foram menores do que as reportadas. No Panamá, verificou-se densidade média de 9,0 plântulas.m<sup>-2</sup> nas bordas (Williams-Linera 1990b), o que corresponde a 1,5 vez o encontrado para ORBEL 1 e 2 vezes o encontrado para ORBEL 2, enquanto no interior a média foi de 6,1 plântulas.m<sup>-2</sup> (Williams-Linera 1990b), 1,5 vez a densidade de INTERIOR na Rebio Tinguá. Porém, no referido trabalho, os indivíduos já considerados juvenis (100-200 cm de altura) também foram incluídos, podendo ter ocasionado uma superestimação da densidade de plântulas. Já na Amazônia, a densidade de plântulas de espécies arbóreas tolerantes à sombra (5-100 cm de altura, excluídas lianas e palmeiras) variou de 5,3, nos fragmentos de 1 ha, a 17,2 plântulas.m<sup>-2</sup> na floresta contínua (Benítez-Malvido 1998), valores também até quatro vezes maiores que os encontrados neste estudo. Em outro trabalho desenvolvido na Mata Atlântica, porém de

baixada, Iguatemy (2008) verificou densidades de 4,7 a 8,8 plântulas.m<sup>-2</sup> na borda e 9,9 a 13,7 no interior da mata, valores também maiores do que os reportados aqui. Sendo assim, é possível que a Mata Atlântica da Reserva Biológica do Tinguá, neste trecho de floresta montana, apresente caracteristicamente menos plântulas de espécies arbóreas m<sup>-2</sup> do que outras florestas tropicais. Dentre os possíveis fatores determinantes deste padrão está a alta competição no ambiente de sub-bosque, onde muitas espécies de herbáceas, lianas, bromélias de chão e pteridófitas puderam ser observadas (observação pessoal).

### **Os efeitos de borda na estrutura da comunidade**

Na medida em que a borda envelhece, uma densa camada de vegetação, formada principalmente pela proliferação de lianas e de vegetação secundária, atua de modo a tamponar as alterações microclimáticas (Williams-Linera 1990b; Matlack 1994; Kapos *et al.* 1997). Com isso, cria-se um cenário no qual é desestimulada a regeneração, em função da baixa disponibilidade de luz, da elevada competição por recursos e da baixa disponibilidade de propágulos (ver capítulo 1). Esta última se daria tanto pela morte de árvores mais fecundas (Laurance *et al.* 2000; Laurance *et al.* 2003), quanto pela ausência da fauna de vetores polinizadores e dispersores (Aizen & Feinsinger 1994a, 1994b; Galetti *et al.* 2006; Melo *et al.* 2006; Cramer *et al.* 2007). Deste modo, as densidades de plântulas nas bordas mais antigas são geralmente menores do que no interior da floresta, como foi verificado para plântulas de dicotiledôneas no nordeste da Austrália (Turton & Freiburger 1997), para plântulas de árvores tolerantes à sombra na Amazônia (Benítez-Malvido 1998), e para arbóreas e arbustivas no México (Benítez-Malvido & Lemus-Albor 2005). Em contrapartida, bordas recém-criadas seriam mais favoráveis à regeneração, uma vez que nestas há maior oferta de luz (Kapos 1989), um dos recursos mais limitantes em florestas

tropicais (Chazdon & Fetcher 1984; Crawford 1994). Este fator gera um incremento nas taxas de recrutamento com repercussão para densidade de plântulas, o que foi visto por Williams-Linera (1990) no Panamá em bordas com menos de 1 ano. No entanto, no presente estudo, ao ser excluída a influência da declividade nos padrões de densidade não foi encontrado efeito da borda na densidade de plântulas na maioria dos períodos. Provavelmente ambas as bordas já estão tamponadas quanto a este parâmetro, pois, mesmo a borda recente, que tem aproximadamente 30 anos, não constitui uma borda tão recente como as dos trabalhos anteriormente citados, sendo considerada recente somente quando comparada a ORBEL 1. Sendo assim, a ausência de diferença nas densidades entre ORBEL 2 e INTERIOR pode significar que esta borda também já esteja submetida ao tamponamento dos fatores externos proporcionando com isso o retorno às condições iniciais, tal como no INTERIOR. Lawes *et al.* (2005), em estudo desenvolvido na África do Sul, encontrou padrão semelhante para a comunidade de plântulas. Estes autores não detectaram nenhum efeito de borda ou de área nos parâmetros de densidade e riqueza para 31 fragmentos isolados há mais de 60 anos. Neste caso, é provável que o sistema de fragmentos envoltos por uma matriz natural graminóide já esteja estável no que se refere aos padrões e processos naturais que o mantém, sendo difícil a detecção de diferenças entre as partes. Da mesma forma, na área de estudo alguns parâmetros podem ter se estabilizado, como parece ser o caso da densidade.

Com relação aos padrões de biomassa, em estudos sobre a fragmentação enfocando a comunidade arbórea (DAP > 10 cm) é freqüentemente descrito o efeito da perda de biomassa arbórea (Nascimento & Laurance 2006) na medida em que árvores de grande porte morrem por vento ou dessecação (Laurance *et al.* 2000) e não são prontamente substituídas em termos de biomassa por indivíduos recrutantes de menor porte. No entanto,

no que se refere à comunidade de plântulas, não existem (ou são desconhecidos) trabalhos que verifiquem os efeitos da fragmentação na biomassa. Este estudo, portanto, seria o primeiro a reportar incrementos consideráveis na área basal de plântulas em ambientes de borda. Tanto em ORBEL 1 quanto em ORBEL 2 o somatório de área basal excedeu os valores de INTERIOR para todo o período avaliado. Considerando que as densidades são semelhantes entre as localidades, este resultado se deve ao maior tamanho dos indivíduos, principalmente em ORBEL 2. Ambas as bordas obtiveram maior frequência de indivíduos nas maiores classes de diâmetro e altura do que o interior, mas em ORBEL 2 a estrutura de tamanhos foi ainda maior do que em ORBEL 1. Este padrão de resposta da estrutura de tamanhos aos efeitos de borda parece estar intimamente ligado à estrutura da comunidade arbórea. Assim como em outras florestas, na área de estudo as bordas parecem apresentar maior mortalidade de indivíduos arbóreos ( $DAP \geq 10$  cm), como pode ser constatado pelas maiores densidades e áreas basais de mortos e menores áreas basais de indivíduos vivos em relação ao interior desde 2003 (P.J.F.P. Rodrigues, *dados não publicados*). Deste modo, a regeneração nestes ambientes desde então seria favorecida, fazendo com que o estrato de regeneração atualmente seja mais desenvolvido nas bordas, ainda que as densidades sejam semelhantes.

Ainda caracterizando a estrutura das comunidades de plântulas do interior e bordas, o parâmetro densidade de rebrotas atua como um indicador do grau de dano físico ao qual a comunidade estaria submetida. A queda de um galho no chão da floresta pode causar danos às plântulas ali presentes, podendo ainda levar à morte das mesmas (Clark & Clark 1989, 1991; Drake & Pratt 2001; Gillman & Ogden 2001; Gillman *et al.* 2004), e uma estratégia comum a estes organismos de crescimento modular é o rebrotamento das partes vegetativas

perdidas (Harper 1977; Bellingham 2000; Simões & Marques 2007). Em ambientes fragmentados têm sido reportados incrementos nas taxas de queda de folhas e galhos das árvores imediatamente após a criação da borda (Sizer *et al.* 2000), o que levaria ao acréscimo nas taxas de dano mecânico (Scariot 2000). Nesse sentido, ainda que a borda ORBEL 2 não seja mais tão recente (30 anos), já era esperado que esta localidade exibisse maior quantidade de indivíduos rebrotando, como foi observado. Em outro trabalho desenvolvido na Mata Atlântica também foi detectada maior densidade de rebrotas em uma borda de mais de 40 anos (Iguatemy 2008). Além disso, no capítulo 2 foi observada correlação positiva entre a densidade de rebrotas e o fator 'local', mostrando uma tendência de aumento da densidade de rebrotas do interior em direção à borda recente ORBEL 2. Nesta localidade, embora tenham sido constatadas as maiores densidades e áreas basais de indivíduos adultos ( $DAP \geq 10$  cm) mortos (P.J.F.P. Rodrigues, *dados não publicados*), o que poderia sugerir maior queda de galhos e outros restos de biomassa vegetal, não foi isso que aconteceu. ORBEL 2 apresentou o menor estoque de serapilheira total e frações fina e folha das três localidades, já o estoque de serapilheira fração galho, embora não tenha sido o menor, não diferiu das outras localidades (capítulo 2, Anexo VII). Além disso, não foi encontrada nenhuma relação entre a densidade de rebrotas e a serapilheira. No entanto, a avaliação do estoque de serapilheira foi restrita ao período de agosto de 2007 e, portanto, pode não refletir o período em que os danos ocorreram. Quanto à borda ORBEL 1 (ca. 200 anos), embora o estoque de serapilheira fração galho tenha sido maior nesta localidade do que no interior, a densidade de rebrotas não diferiu do interior. De forma semelhante, Gabriel (2007) também não encontrou influência da borda nas taxas de danos físicos em plântulas artificiais em bordas de Mata Atlântica baixo montana. A borda antiga ORBEL 1,

portanto, assemelha-se ao interior florestal neste aspecto da estrutura da comunidade. As demais frações de serapilheira e o total de serapilheira desta localidade também não diferiram do interior, indicando que esta borda provavelmente possui uma camada de vegetação secundária bem desenvolvida diminuindo assim a exposição aos ventos, um dos principais fatores que promovem a queda de serapilheira após a criação da borda (Sizer *et al.* 2000). Porém, como já foi dito, não houve nenhuma relação entre a densidade de rebrotas e a serapilheira, apenas entre a densidade de rebrotas e o fator ‘local’, ou seja, os efeitos de borda.

### **Dinâmica da comunidade de plântulas**

Um padrão bastante documentado para diversas populações de espécies arbóreas tropicais (De Steven 1994; Gilbert *et al.* 2001; Ramos *et al.* 2005b; Norden *et al.* 2007), é o da sobrevivência dependente do tamanho. Este padrão geralmente está relacionado com a maior fragilidade dos estágios iniciais de desenvolvimento em relação aos mais avançados (Harper 1977). Nas comunidades de plântulas estudadas, os números de indivíduos mortos também foram maiores nas duas menores classes de diâmetro (1-2 e 2-4 mm, respectivamente), corroborando tal padrão. Da mesma forma, as curvas de sobrevivência exibiram perdas mais acentuadas nas coortes mais novas e, portanto, formadas por indivíduos de menor tamanho, do que na coorte original.

As flutuações temporais observadas nas comunidades de plântulas parecem indicar um padrão de variação sazonal para o recrutamento, sendo este padrão verificado em INTERIOR e ORBEL 1 apenas. Embora a reserva abrigue uma vegetação predominantemente perenifólia, o regime de chuvas periódicas influenciou fortemente os padrões de recrutamento. A mortalidade, por sua vez, deve sofrer influência mais marcante

de outros fatores não respondendo ao regime de pluviosidade. Sendo assim, as flutuações na densidade das comunidades de plântulas foram, em maior parte, conseqüências das variações temporais na densidade de recrutas. Na Guiana Francesa também foi verificado que os pulsos temporais no recrutamento foram os verdadeiros causadores da grande variação na densidade de plântulas no sub-bosque (Norden *et al* 2007).

### **Os efeitos de borda na dinâmica**

O chão da floresta corresponde a um habitat caracteristicamente imune aos extremos de temperatura, exposição a ventos e dessecação, sendo contemplado por um fornecimento de água relativamente equitativo ao longo do ano (Crawford 1994). No entanto, quando existe a proximidade de uma área aberta, como no caso das bordas, essas propriedades do habitat ficam bastante modificadas. Nesse sentido, a localidade de interior florestal deve corresponder a um ambiente com menores amplitudes diárias de temperatura e umidade, sendo as variações sazonais menos perceptíveis nesta localidade do que nas de borda, como foi observado. As bordas, por sua vez, também diferiram quanto aos padrões de sazonalidade na área de estudo, e a comunidade de ORBEL 1, embora mais tamponada e mais semelhante ao interior, apresentou comportamento mais sazonal do que em ORBEL 2. Esta última borda, por outro lado, foi ligeiramente mais variável temporalmente em relação ao recrutamento do que as demais localidades, o que provavelmente indica um fornecimento de propágulos não equitativo ao longo do ano nesta localidade.

De forma semelhante, em relação à mortalidade, todas as localidades mostraram altas variações espaciais e temporais, mas ORBEL 1 foi um pouco menos variável temporalmente. Especialmente, não houve grandes diferenças entre os locais, apenas no primeiro intervalo INTERIOR foi menos variável do que as bordas. Outros estudos na Mata

Atlântica do sudeste brasileiro também verificaram menor heterogeneidade espacial em parâmetros da comunidade de plântulas na localidade de interior florestal do que nas bordas, atribuindo tal resultado à influência dos efeitos de borda (Rodrigues 2004; Iguatemy 2008).

Em bordas recentes é reportada aceleração na dinâmica da comunidade arbórea com repercussões para o estrato de regeneração de plântulas. Na Amazônia central e no Panamá, bordas recentes de menos de dois anos exibiram taxas de recrutamento e crescimento de plântulas maiores do que no interior (Williams-Linera 1990; Sizer & Tanner 1999). No entanto, neste trabalho, tal aceleração não foi verificada, pois tanto as taxas de recrutamento, quanto de *turnover* foram reduzidas na localidade ORBEL 2, sugerindo que esta borda não se encontra mais em uma fase dinâmica da regeneração. De fato, as bordas recentes estudadas por Williams-Linera (1990) no Panamá e Sizer & Tanner (1999) na Amazônia tinham menos de dois anos de criação, enquanto na área de estudo a borda recente existe há aproximadamente 30 anos. Isto significa que tal dinamismo do processo de regeneração se mantém restrito aos poucos anos após a criação da borda, como visto no capítulo 1. Portanto, no que se refere aos padrões de recrutamento, a borda recente ORBEL 2 está fortemente submetida aos efeitos de borda de maneira em que o processo de regeneração é desfavorecido. Existem duas possíveis causas por trás destes baixos valores de recrutamento: baixa disponibilidade de propágulos e condições desfavoráveis à germinação. Como constatado no capítulo 1, a perda de importantes interações polinizador-planta influencia de forma negativa a reprodução em bordas e em fragmentos de floresta (Jennersten 1988; Aizen & Feinsinger 1994; Renner 1996; Jules & Rathcke 1999; Aguilar *et al.* 2006; Girão *et al.* 2007). Além disso, reduções na riqueza e abundância de espécies da fauna em bordas também comprometem processos importantes como a dispersão de

sementes (Restrepo *et al.* 1999; Cordeiro & Howe 2001, 2003; Galetti *et al.* 2006; Cramer *et al.* 2007). Por outro lado, a germinação, que a princípio seria um fator negativamente influenciado pela fragmentação, não foi afetada na maioria dos trabalhos avaliados no capítulo 1 (Jules & Rathcke 1999; Restrepo & Vargas 1999; Guariguata *et al.* 2002). Assim sendo, a baixa disponibilidade de propágulos nas bordas, principalmente em ORBEL 2, parece ser a causa preponderante para as baixas taxas de recrutamento observadas.

A mortalidade e o crescimento, por outro lado, não exibiram nenhum efeito geral significativo da borda. Este resultado está de acordo com os trabalhos revisados no capítulo 1, em que a maioria não constatou efeito da borda nestes parâmetros (Restrepo & Vargas 1999; Sizer & Tanner 1999; Bruna 2002; Bach *et al.* 2005). Para os padrões de mortalidade, exceto Williams-Linera (1990), que verificou maior mortalidade em borda de menos de um ano, somente Portela (2002) reportou tais padrões para uma borda de ca. 44 anos na Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. Neste trabalho, os altos danos causados por vertebrados em plântulas artificiais na borda talvez respondam pelas altas taxas de mortalidade neste local. Quanto aos padrões de crescimento, apesar de observadas diferenças, também não foi verificado um padrão mais geral, o que pode se relacionar com uma grande dependência deste parâmetro às flutuações sazonais e às características intrínsecas das diferentes espécies que compõem a comunidade. Segundo Restrepo & Vargas (1999), é possível que processos fisiológicos, tais como o crescimento, sejam menos suscetíveis à fragmentação do que processos mediados por animais. Ou então, que a influência da fragmentação nos processos fisiológicos seja restrita ao momento imediato após o isolamento, como verificado por Williams-Linera (1990) e Sizer & Tanner (1999) em bordas de menos de dois anos.

## 6. CONCLUSÕES

- Confirma-se, como indicado pelo capítulo 2 e pela literatura predominante sobre o assunto, a influência dos efeitos de borda sobre a comunidade de plântulas estudada. Os parâmetros mais influenciados foram: área basal, estrutura de tamanhos, densidade de rebrotas e recrutamento, de forma que os três primeiros apresentaram incrementos nas bordas e o último decrementos, como se esperava.
- Ainda de acordo com as expectativas, a borda ORBEL 2, mais recente, foi ainda mais afetada pelos efeitos de borda, pois apresentou maior densidade de rebrotas, menor recrutamento e estruturas de tamanho com indivíduos maiores do que ORBEL 1 e INTERIOR.
- Os padrões de mortalidade e crescimento não apresentaram diferenças marcantes entre os locais, como já apontado no capítulo 1, em que se verificou a existência de outros trabalhos que também não encontraram respostas distintas em relação a estes parâmetros.
- Apesar de mais recente, a borda ORBEL 2 não se encontra na fase dinâmica de regeneração, tendo em vista que as taxas de recrutamento e de *turnover* foram menores nesta localidade. Em termos absolutos, esta já é uma borda antiga, pois apresenta mais 30 anos desde sua criação, enquanto as bordas recentes, freqüentemente reportadas na literatura, apresentam menos de 5 anos de idade.

## ANEXOS

**Anexo I.** Tabela de dinâmica das plântulas (1 mm < DAS < 10 mm e até 1 m de altura) da localidade Interior (IN) nos quatro intervalos estudados: julho/2005 - janeiro/2006; janeiro/2006 - julho/2006; julho/2006 - janeiro/2007; janeiro/2007 - julho/2007. Os parâmetros analisados para cada classe diamétrica (mm) foram: **n1** - densidade no início do intervalo; **n2** - densidade no final do intervalo; **MU** - mudança (n2-n1); **NW** - indivíduos novos ou recrutas; **MO** - mortos; **Ne** - não encontrados; **SA** - saída de classe; **ENT** - entrada na classe e **Re** - indivíduos reencontrados.

	<b>n1</b>	<b>n2</b>	<b>MU</b>	<b>NW</b>	<b>MO</b>	<b>Ne</b>	<b>SA</b>	<b>ENT</b>	<b>Re</b>
<b>jul/05 - jan/06</b>									
[1,2]	225	298	73	193	83	9	31	3	-
(2,4]	137	182	45	53	28	3	12	35	-
(4,6]	48	45	-3	7	4	3	13	10	-
(6,8]	14	18	4	2	1	0	6	9	-
(8,10]	11	11	0	0	0	0	4	4	-
<b>total</b>	<b>435</b>	<b>554</b>	<b>119</b>	<b>255</b>	<b>116</b>	<b>15</b>	<b>66</b>	<b>61</b>	<b>-</b>
<b>jan/06 - jul/06</b>									
[1,2]	298	276	-22	73	71	8	45	21	8
(2,4]	182	198	16	18	15	5	35	50	3
(4,6]	45	53	8	2	3	0	8	14	3
(6,8]	18	19	1	0	0	0	4	5	0
(8,10]	11	12	1	1	0	0	4	4	0
<b>total</b>	<b>554</b>	<b>558</b>	<b>4</b>	<b>94</b>	<b>89</b>	<b>13</b>	<b>96</b>	<b>94</b>	<b>14</b>
<b>jul/06 - jan/07</b>									
[1,2]	276	206	-70	86	90	27	52	13	0
(2,4]	198	206	8	31	39	10	30	56	0
(4,6]	53	60	7	1	0	0	15	20	1
(6,8]	19	23	4	0	0	0	7	11	0
(8,10]	12	12	0	0	0	0	5	5	0
<b>total</b>	<b>558</b>	<b>507</b>	<b>-51</b>	<b>118</b>	<b>129</b>	<b>37</b>	<b>109</b>	<b>105</b>	<b>1</b>
<b>jan/07 - jul/07</b>									
[1,2]	206	204	-2	73	65	9	33	28	4
(2,4]	206	209	3	29	29	10	33	45	1
(4,6]	60	56	-4	3	0	1	18	12	0
(6,8]	23	24	1	0	1	0	9	11	0
(8,10]	12	9	-3	0	0	0	4	1	0
<b>total</b>	<b>507</b>	<b>502</b>	<b>-5</b>	<b>105</b>	<b>95</b>	<b>21</b>	<b>97</b>	<b>97</b>	<b>5</b>

**Anexo II.** Tabela de dinâmica das plântulas (1 mm < DAS < 10 mm e até 1 m de altura) da localidade Orbel 1 (ORB1) nos quatro intervalos estudados: julho/2005 - janeiro/2006; janeiro/2006 - julho/2006; julho/2006 - janeiro/2007; janeiro/2007 - julho/2007. Os parâmetros analisados para cada classe diamétrica (mm) foram: **n1** - densidade no início do intervalo; **n2** - densidade no final do intervalo; **MU** - mudança (n2-n1); **NW** - indivíduos novos ou recrutas; **MO** - mortos; **Ne** - não encontrados; **SA** - saída de classe; **ENT** - entrada na classe e **Re** - indivíduos reencontrados.

	<b>n1</b>	<b>n2</b>	<b>MU</b>	<b>NW</b>	<b>MO</b>	<b>Ne</b>	<b>SA</b>	<b>ENT</b>	<b>Re</b>
<b>jul/05 - jan/06</b>									
[1,2]	258	289	31	138	78	5	39	15	-
(2,4]	190	238	48	55	16	2	33	44	-
(4,6]	56	69	13	4	0	1	14	24	-
(6,8]	44	43	-1	3	0	2	12	10	-
(8,10]	24	27	3	1	0	0	4	6	-
<b>total</b>	<b>572</b>	<b>666</b>	<b>94</b>	<b>201</b>	<b>94</b>	<b>10</b>	<b>102</b>	<b>99</b>	<b>-</b>
<b>jan/06 - jul/06</b>									
[1,2]	289	238	-51	71	72	11	62	21	2
(2,4]	238	261	23	20	24	2	43	68	4
(4,6]	69	71	2	1	2	1	24	28	0
(6,8]	43	46	3	0	1	0	15	18	1
(8,10]	27	31	4	0	0	0	8	11	1
<b>total</b>	<b>666</b>	<b>647</b>	<b>-19</b>	<b>92</b>	<b>99</b>	<b>14</b>	<b>152</b>	<b>146</b>	<b>8</b>
<b>jul/06 - jan/07</b>									
[1,2]	238	223	-15	98	70	20	46	23	0
(2,4]	261	304	43	63	15	7	54	55	1
(4,6]	71	81	10	0	2	0	21	32	1
(6,8]	46	52	6	0	0	0	9	15	0
(8,10]	31	33	2	1	0	1	6	8	0
<b>total</b>	<b>647</b>	<b>693</b>	<b>46</b>	<b>162</b>	<b>87</b>	<b>28</b>	<b>136</b>	<b>133</b>	<b>2</b>
<b>jan/07 - jul/07</b>									
[1,2]	223	212	-11	72	71	13	40	41	0
(2,4]	304	251	-53	12	61	8	54	56	2
(4,6]	81	78	-3	0	2	0	22	21	0
(6,8]	52	51	-1	0	0	0	12	10	1
(8,10]	33	29	-4	0	0	0	8	4	0
<b>total</b>	<b>693</b>	<b>621</b>	<b>-72</b>	<b>84</b>	<b>134</b>	<b>21</b>	<b>136</b>	<b>132</b>	<b>3</b>

**Anexo III.** Tabela de dinâmica das plântulas ( $1 \text{ mm} < \text{DAS} < 10 \text{ mm}$  e até 1 m de altura) da localidade Orbel 2 (ORB2) nos quatro intervalos estudados: julho/2005 - janeiro/2006; janeiro/2006 - julho/2006; julho/2006 - janeiro/2007; janeiro/2007 - julho/2007. Os parâmetros analisados para cada classe diamétrica (mm) foram: **n1** - densidade no início do intervalo; **n2** - densidade no final do intervalo; **MU** - mudança ( $n2-n1$ ); **NW** - indivíduos novos ou recrutas; **MO** - mortos; **Ne** - não encontrados; **SA** - saída de classe; **ENT** - entrada na classe e **Re** - indivíduos reencontrados.

	<b>n1</b>	<b>n2</b>	<b>MU</b>	<b>NW</b>	<b>MO</b>	<b>Ne</b>	<b>SA</b>	<b>ENT</b>	<b>Re</b>
<b>jul/05 - jan/06</b>									
[1,2]	206	211	5	82	59	8	22	12	-
(2,4]	176	170	-6	30	25	6	33	28	-
(4,6]	72	73	1	2	3	1	21	24	-
(6,8]	42	49	7	2	0	1	10	16	-
(8,10]	23	22	-1	0	1	0	6	6	-
<b>total</b>	<b>519</b>	<b>525</b>	<b>6</b>	<b>116</b>	<b>88</b>	<b>16</b>	<b>92</b>	<b>86</b>	<b>-</b>
<b>jan/06 - jul/06</b>									
[1,2]	211	246	35	114	71	12	15	12	7
(2,4]	170	170	0	21	23	3	27	26	6
(4,6]	73	81	8	7	4	1	16	22	0
(6,8]	49	40	-9	1	1	1	16	7	1
(8,10]	22	29	7	1	0	0	3	9	0
<b>total</b>	<b>525</b>	<b>566</b>	<b>41</b>	<b>144</b>	<b>99</b>	<b>17</b>	<b>77</b>	<b>76</b>	<b>14</b>
<b>jul/06 - jan/07</b>									
[1,2]	246	141	-105	33	101	9	33	3	2
(2,4]	170	162	-8	15	18	6	41	37	5
(4,6]	81	96	15	5	6	2	22	40	0
(6,8]	40	54	14	0	0	1	7	22	0
(8,10]	29	26	-3	1	1	0	9	6	0
<b>total</b>	<b>566</b>	<b>479</b>	<b>-87</b>	<b>54</b>	<b>126</b>	<b>18</b>	<b>112</b>	<b>108</b>	<b>7</b>
<b>jan/07 - jul/07</b>									
[1,2]	141	117	-24	33	31	19	25	17	1
(2,4]	162	154	-8	9	26	9	31	46	3
(4,6]	96	85	-11	0	5	4	26	22	2
(6,8]	54	47	-7	0	0	0	16	9	0
(8,10]	26	23	-3	0	1	1	8	7	0
<b>total</b>	<b>479</b>	<b>426</b>	<b>-53</b>	<b>42</b>	<b>63</b>	<b>33</b>	<b>106</b>	<b>101</b>	<b>6</b>

**Anexo IV.** Sumário dos parâmetros densidade, área basal, densidade de recrutas e densidade de mortos (por *plot*) e seus respectivos coeficientes de variação espacial para a comunidade de plântulas (1 mm < DAS < 10 mm) da Reserva Biológica do Tinguá (RJ) nas localidades estudadas (INTERIOR, ORBEL1 e ORBEL2) durante o período de julho 2005 – julho 2007.

	INTERIOR			ORBEL 1			ORBEL 2			Total		
	<i>média</i>	$\pm DP$	CV (%)									
<i>Densidade (indiv.m<sup>-2</sup>)</i>												
Jul-05	3,63	2,05	56,5	4,77	3,11	65,2	4,33	2,26	52,3	4,24	2,54	60,0
Jan-06	4,62	2,29	49,6	5,55	3,43	61,8	4,38	2,72	62,2	4,85	2,88	59,4
Jul-06	4,65	2,53	54,4	5,39	3,45	63,9	4,72	2,62	55,5	4,92	2,90	58,9
Jan-07	4,23	2,33	55,1	5,77	3,88	67,2	3,99	2,18	54,6	4,66	2,99	64,1
Jul-07	4,18	2,27	54,4	5,18	3,60	69,5	3,55	1,98	55,7	4,30	2,77	64,5
<b>total</b>	<b>4,26</b>	<b>2,31</b>	<b>54,2</b>	<b>5,33</b>	<b>3,49</b>	<b>65,5</b>	<b>4,19</b>	<b>2,38</b>	<b>56,8</b>	<b>4,59</b>	<b>2,83</b>	<b>61,6</b>
<i>Área basal (mm<sup>2</sup>.m<sup>-2</sup>)</i>												
Jul-05	28,1	23,5	83,5	48,4	38,9	80,5	50,2	32,9	65,6	42,2	33,8	80,0
Jan-06	31,9	21,7	68,0	55,0	41,5	75,5	50,3	34,3	68,2	45,7	34,8	76,1
Jul-06	34,8	22,3	63,9	59,6	47,2	79,2	53,5	34,5	64,5	49,3	37,4	75,9
Jan-07	36,5	23,8	65,2	67,0	46,9	70,0	56,4	39,7	70,4	53,3	39,9	74,9
Jul-07	35,8	24,1	67,4	61,9	45,7	73,8	50,7	34,3	67,5	49,5	37,2	75,1
<b>total</b>	<b>33,4</b>	<b>23,1</b>	<b>69,2</b>	<b>58,4</b>	<b>44,3</b>	<b>75,9</b>	<b>52,2</b>	<b>35,1</b>	<b>67,2</b>	<b>48,0</b>	<b>36,8</b>	<b>76,6</b>
<i>Densidade de recrutas (indiv.m<sup>-2</sup>)</i>												
Jul/05 - Jan/06	2,13	1,65	77,8	1,68	1,68	100,1	0,97	1,70	175,8	1,59	1,74	109,1
Jan/06 - Jul/06	0,89	1,00	112,19	0,83	0,88	106,3	1,31	1,86	142,0	1,01	1,33	131,8
Jul/06 - Jan 07	0,99	1,08	108,5	1,36	1,74	128,4	0,48	0,77	162,6	0,94	1,31	139,0
Jan/07 - Jul/07	0,88	1,06	120,7	0,70	0,89	127,0	0,36	0,60	166,7	0,64	0,89	138,1
<b>total</b>	<b>1,22</b>	<b>1,33</b>	<b>108,6</b>	<b>1,14</b>	<b>1,41</b>	<b>123,8</b>	<b>0,78</b>	<b>1,40</b>	<b>179,6</b>	<b>1,05</b>	<b>1,39</b>	<b>132,8</b>
<i>Densidade de mortos (indiv.m<sup>-2</sup>)</i>												
Jul/06 - Jan/06	3,58	1,98	55,3	0,78	0,83	106,0	0,75	0,78	104,5	1,71	1,87	109,6
Jan/06 - Jul/06	0,87	0,89	102,4	0,94	0,93	98,3	0,94	1,53	162,4	0,92	1,15	125,1
Jul/06 - Jan 07	1,15	1,19	103,8	0,92	0,80	87,6	1,18	1,24	105,6	1,08	1,10	101,6
Jan/07 - Jul/07	0,79	0,85	107,4	1,13	1,13	99,8	0,53	0,62	118,2	0,82	0,92	112,8
<b>total</b>	<b>1,60</b>	<b>1,74</b>	<b>109,0</b>	<b>0,94</b>	<b>0,93</b>	<b>99,0</b>	<b>0,85</b>	<b>1,12</b>	<b>132,5</b>	<b>1,13</b>	<b>1,35</b>	<b>119,7</b>

**Anexo V.** Sumário dos testes Kruskal-Wallis das taxas de crescimento anual positiva, negativa e total em altura, diâmetro e número de folhas com as médias dos ranks para cada intervalo (t=0,5 ano) entre as três localidades. As médias dos ranks seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ).

	Taxa de crescimento total				Taxa de crescimento positivo				Taxa de crescimento negativo			
	INT	ORB1	ORB2	Kruskal-Wallis	INT	ORB1	ORB2	Kruskal-Wallis	INT	ORB1	ORB2	Kruskal-Wallis
<b>Diâmetro</b>												
jul/05-jan/06	639 <sup>a</sup>	588 <sup>ab</sup>	550 <sup>b</sup>	H(2,1176)=11,89*; p=0,002	408 <sup>a</sup>	382 <sup>ab</sup>	359 <sup>b</sup>	H(2,763)=5,79*; p=0,055	201	191	191	H(2,387)=0,53 <sup>ns</sup> ; p=0,766
jan/06-jul/06	709 <sup>a</sup>	770 <sup>a</sup>	606 <sup>b</sup>	H(2,1406)=38,36*; p=0,000	457 <sup>a</sup>	486 <sup>a</sup>	379 <sup>b</sup>	H(2,901)=24,74*; p=0,000	240	228	255	H(2,483)=3,08 <sup>ns</sup> ; p=0,213
jul/06-jan/07	671 <sup>b</sup>	627 <sup>b</sup>	721 <sup>a</sup>	H(2,1339)=14,06*; p=0,000	464	441	474	H(2,918)=2,64 <sup>ns</sup> ; p=0,266	195 <sup>b</sup>	188 <sup>b</sup>	237 <sup>a</sup>	H(2,406)=12,77*; p=0,001
jan/07-jul/07	653	645	672	H(2,1311)=1,13 <sup>ns</sup> ; p=0,567	363	348	350	H(2,706)=0,69 <sup>ns</sup> ; p=0,708	295	294	306	H(2,595)=0,53 <sup>ns</sup> ; p=0,765
<b>Altura</b>												
jul/05-jan/06	676	659	643	H(2,1312)=1,54 <sup>ns</sup> ; p=0,461				H(2,773)=2,46 <sup>ns</sup> ; p=0,291	127	140	121	H(2,260)=3,46 <sup>ns</sup> ; p=0,176
jan/06-jul/06	670 <sup>a</sup>	680 <sup>a</sup>	594 <sup>b</sup>	H(2,1312)=11,23*; p=0,003	301	271	296	H(2,574)=3,93 <sup>ns</sup> ; p=0,140	268	297	304	H(2,582)=4,72 <sup>ns</sup> ; p=0,094
jul/06-jan/07	657 <sup>b</sup>	616 <sup>b</sup>	710 <sup>a</sup>	H(2,1312)=13,61*; p=0,001	408 <sup>ab</sup>	389 <sup>b</sup>	444 <sup>a</sup>	H(2,827)=8,01*; p=0,018	169 <sup>ab</sup>	195 <sup>a</sup>	160 <sup>b</sup>	H(2,355)=8,12*; p=0,017
jan/07-jul/07	665	651	655	H(2,1312)=0,31 <sup>ns</sup> ; p=0,855	371 <sup>ab</sup>	329 <sup>b</sup>	374 <sup>a</sup>	H(2,709)=7,69*; p=0,021	183	215	202	H(2,403)=5,31 <sup>ns</sup> ; p=0,070
<b>Folhas</b>												
jul/05-jan/06	573	596	567	H(2,1160)=1,90 <sup>ns</sup> ; p=0,384	227	246	256	H(2,490)=2,99 <sup>ns</sup> ; p=0,224	166	177	171	H(2,344)=0,57 <sup>ns</sup> ; p=0,750
jan/06-jul/06	714	662	722	H(2,1392)=7,23 <sup>ns</sup> ; p=0,026	179	170	178	H(2,351)=0,63 <sup>ns</sup> ; p=0,728	196	178	193	H(2,375)=2,21 <sup>ns</sup> ; p=0,331
jul/06-jan/07	722	693	678	H(2,1392)=2,64 <sup>ns</sup> ; p=0,266	313	276	278	H(2,575)=5,54 <sup>ns</sup> ; p=0,062	177	189	184	H(2,369)=0,73 <sup>ns</sup> ; p=0,694
jan/07-jul/07	672	626	664	H(2,1301)=4,31 <sup>ns</sup> ; p=0,115	188	187	168	H(2,362)=2,73 <sup>ns</sup> ; p=0,254	206	222	213	H(2,430)=1,11 <sup>ns</sup> ; p=0,572

**Anexo VI.** Sumário das comparações entre as localidades borda antiga (ORBEL 1) e borda recente (ORBEL 2) em relação ao interior florestal quanto aos parâmetros estruturais da comunidade de plântulas ( $1 \leq DAS \leq 10$  mm) na Reserva Biológica do Tinguá, RJ.

<b>parâmetros</b>	<b>período</b>	<b>ORBEL 1</b>	<b>ORBEL 2</b>
<i>Estrutura da comunidade de plântulas</i>			
Densidade*	Jul-05	maior	maior
	Jan-06	***	***
	Jul-06	***	***
	Jan-07	***	***
	Jul-07	***	***
Área basal	Jul-05	maior	maior
	Jan-06	maior	maior
	Jul-06	maior	maior
	Jan-07	maior	maior
	Jul-07	maior	maior
Estrutura de diâmetros	Jul-05	maior	maior
	Jan-06	maior	maior
	Jul-06	maior	maior
	Jan-07	maior	maior
	Jul-07	maior	maior
Estrutura de alturas	Jul-05	maior	maior
	Jan-06	maior	maior
	Jul-06	maior	maior
	Jan-07	maior	maior
	Jul-07	maior	maior
Densidade de rebrotas	Jul/05-Jul/07	***	maior

\* Resultado referente à ANCOVA utilizando-se a declividade como covariável

**Anexo VII.** Sumário das comparações entre as localidades borda antiga (ORBEL 1) e borda recente (ORBEL 2) em relação ao interior florestal quanto aos fatores ambientais na Reserva Biológica do Tinguá, RJ.

<b>parâmetros</b>	<b>período</b>	<b>ORBEL 1</b>	<b>ORBEL 2</b>
<i>Fatores ambientais</i>			
Serapilheira total	Ago-07	***	menor
Serapilheira fina	Ago-07	***	menor
Serapilheira folha	Ago-07	***	menor
Serapilheira galho	Ago-07	maior	***
Abertura do dossel	Ago-07	maior	maior
Índice de área foliar	Ago-07	***	menor
Radiação total	Ago-07	***	maior
Radiação direta	Ago-07	***	maior
Radiação difusa	Ago-07	menor	maior

**Anexo VIII.** Sumário das comparações entre as localidades borda antiga (ORBEL 1) e borda recente (ORBEL 2) em relação ao interior florestal quanto aos parâmetros de dinâmica da comunidade de plântulas ( $1 \leq \text{DAS} \leq 10 \text{ mm}$ ) na Reserva Biológica do Tinguá, RJ.

<i>parâmetros</i>	<i>período</i>	<b>ORBEL 1</b>	<b>ORBEL 2</b>
<i>Dinâmica da comunidade de plântulas</i>			
Recrutamento	1° intervalo	menor	menor
	2° intervalo	***	***
	3° intervalo	***	menor
	4° intervalo	***	menor
Mortalidade	1° intervalo	***	***
	2° intervalo	***	***
	3° intervalo	***	***
	4° intervalo	***	***
Turnover	1° intervalo	menor	menor
	2° intervalo	***	***
	3° intervalo	***	***
	4° intervalo	***	menor
Crescimento total em altura	1° intervalo	***	***
	2° intervalo	***	***
	3° intervalo	***	***
	4° intervalo	***	***
Crescimento positivo em altura	1° intervalo	***	***
	2° intervalo	***	menor
	3° intervalo	***	maior
	4° intervalo	***	***
Crescimento negativo em altura	1° intervalo	***	***
	2° intervalo	***	***
	3° intervalo	***	***
	4° intervalo	***	***
Crescimento total em diâmetro	1° intervalo	***	menor
	2° intervalo	***	menor
	3° intervalo	***	***
	4° intervalo	***	***
Crescimento positivo em diâmetro	1° intervalo	***	menor
	2° intervalo	***	menor
	3° intervalo	***	maior
	4° intervalo	***	***
Crescimento negativo em diâmetro	1° intervalo	***	***
	2° intervalo	***	***
	3° intervalo	***	menor
	4° intervalo	***	***

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesta abordagem teórico-empírica sobre os efeitos da fragmentação na regeneração de florestas tropicais, tomando por base a comunidade de plântulas em um trecho da Mata Atlântica fragmentada, foi possível confirmar a ameaça que este processo impõe ao futuro destes ecossistemas. Constatou-se, a partir da revisão da literatura sobre o tema, que a fragmentação, ao afetar processos como polinização, dispersão e estabelecimento de plântulas, compromete a regeneração da floresta como um todo. Este efeito geral negativo, no entanto, seria fortemente dependente do tempo de isolamento do fragmento, ou seja, da idade da borda. A partir do que, se distinguiram três possíveis fases na qual a regeneração poderia se encontrar diante dos efeitos de borda: a fase dinâmica, a fase de estagnação e a fase de retorno aos padrões iniciais. A primeira seria uma fase mais transitória com duração de até cinco anos após a criação da borda. A segunda fase, entretanto, corresponderia à maioria dos estudos existentes, nos quais se verificam, em geral, aspectos negativos da fragmentação sobre a regeneração. Por último, a fase de retorno aos padrões iniciais é ainda pouco relatada, contando com alguns poucos estudos com bordas muito antigas.

No trecho de Mata Atlântica abrigado pela Reserva Biológica do Tinguá, a avaliação do estrato de regeneração das plântulas se revelou em concordância com as fases de estagnação e de retorno. A borda ORBEL 2, embora a mais recente, apresentou dinâmica menos acelerada do que o INTERIOR, como foi verificado pelas menores taxas de recrutamento e de *'turnover'*, o que pode ser entendido considerando-se os cerca de 30 anos desta borda, muito superior à idade das bordas recentes reportadas na literatura. Por

outro lado, a borda antiga ORBEL 1 parece não sofrer influência dos efeitos de borda para a maioria dos parâmetros (densidade de rebrotas, recrutamento, *turnover*, crescimento em altura e diâmetro), sugerindo assim, processos de tamponamento destes efeitos em concordância com outros trabalhos (Restrepo *et al.* 1999; Lawes *et al.* 2005), com a fase de retorno aos padrões iniciais de regeneração e com a idade avançada desta borda (aproximadamente 200 anos).

Embora tais efeitos de borda fossem muito prováveis de influenciar a comunidade de plântulas, outros fatores do ambiente, relevantes durante este estágio do ciclo de vida das plantas, também poderiam estar atuando na comunidade de plântulas da área de estudo. Com isso, fez-se necessária uma avaliação experimental que abordasse conjuntamente estes fatores de forma a verificar a importância relativa de cada um destes para a estrutura e dinâmica da comunidade de plântulas estudada. Constatou-se, portanto, uma influência preponderante dos efeitos de borda sobre a comunidade em estudo de uma forma geral, sendo os parâmetros de tamanho (diâmetro, altura e número médio de folhas), densidade de rebrotas e recrutamento mais fortemente influenciados. Esta influência foi posteriormente corroborada nas comparações entre os locais de borda e interior (3º capítulo), que verificaram estruturas com indivíduos de maior diâmetro e altura nas localidades de borda e menor recrutamento e maior densidade de rebrotas na borda ORBEL 2. Este maior tamanho dos indivíduos nas bordas, verificada não só pelos maiores diâmetro e alturas dos indivíduos, mas também pelo maior somatório de área basal em todos os períodos, corresponde a um resultado inédito que pode estar indicando grande desenvolvimento do estrato de regeneração em momentos passados, o que está de acordo com a estrutura da comunidade arbórea. Quanto à densidade de rebrotas e ao

recrutamento, somente a borda recente (ORBEL 2) se destacou em relação ao interior na maioria dos períodos com maior número de rebrotas e recrutamento bastante reduzido, indicando maior incidência de danos físicos e menor aporte de propágulos nesta localidade. Este resultado está em concordância com outros estudos, nos quais a borda recente foi ainda mais influenciada (Matlack 1994; Iguatemy 2008). Além disso, a abertura do dossel e a quantidade de radiação foram maiores neste local, enquanto o índice de área foliar e o acúmulo de serapilheira foram menores, sugerindo maiores níveis de perturbação no dossel em função de uma maior incidência de ventos nesta localidade que, juntamente com a penetração lateral de luz, aumentam os níveis de radiação no sub-bosque. O reduzido acúmulo de serapilheira na borda recente, no entanto veio de encontro com as expectativas, sendo a mais provável explicação para este resultado a simplificação estrutural desta localidade, que implicaria em menor produção de serapilheira. Outros estudos também verificaram que a produção de serapilheira estava associada à estrutura da floresta e à formação de um dossel mais fechado nos locais mais preservados. (Werneck *et al.* 2001; Vidal *et al.* 2007) A estrutura da comunidade arbórea em ORBEL 2 apóia tal explicação, tendo sido verificados menores densidade e área basal de árvores vivas e menores densidade e área basal de árvores mortas em pé ( $DAP \geq 10$  cm). Além disso, como já dito, a abertura do dossel foi maior e o índice de área foliar menor, sugerindo menor quantidade de massa vegetal nesta localidade.

Por outro lado, na borda antiga (ORBEL 1), fatores ambientais como índice de área foliar, radiação total e direta e serapilheira total e frações fina e folha não foram distintos em relação ao interior. Tais efeitos já eram esperados em função do processo de tamponamento, no entanto, contrariando as expectativas, ORBEL 1 exibiu ainda menor

abertura do dossel e radiação difusa do que o interior, invertendo o gradiente de efeitos de borda esperado. É provável que o processo de adensamento do sub-bosque nesta borda também tenha causado tais padrões.

Conclui-se que, de uma maneira geral, a comunidade de plântulas do trecho de Mata Atlântica estudado está fortemente submetida aos efeitos de borda, sendo estes mais intensos na borda mais recente. No entanto, parâmetros como densidade, mortalidade e crescimento não diferiram muito entre os locais, mostrando que alguns parâmetros podem se estabilizar mais rapidamente ou ser influenciados por outros fatores, tais como as flutuações sazonais e características intrínsecas das diferentes espécies que compõem a comunidade. Este resultado concorda com outros trabalhos que também não encontraram efeitos de borda em relação a estes parâmetros (Restrepo *et al.* 1999; Sizer & Tanner 1999; Bruna 2002; Bach *et al.* 2005; Lawes *et al.* 2005).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar R., Ashworth L., Galetto L. & Aizen M.A. (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9, 968-980
- Aizen M.A. & Feinsinger P. (1994a) Hábitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in argentine 'Chaco Serrano'. *Ecological Applications*, 4, 378-392
- Aizen M.A. & Feinsinger P. (1994b) Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology*, 75, 330-351
- Augspurger C.K. (1984) Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, 65, 1705-1712
- Bach C.E., Kelly D. & Hazlett B.A. (2005) Forest edges benefit adults, but not seedlings, of the mistletoe *Alepis flavida* (Loranthaceae). *Journal of Ecology*, 93, 79-86
- Baldissera R. & Ganade G. (2005) Predação de sementes ao longo de uma borda de Floresta Ombrófila Mista e pastagem. *Acta Botanica Brasilica*, 19, 161-165
- Bawa K.S. (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 399-422
- Becker P., Rabenold P.E., Idol J.R. & Smith A.P. (1988) Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *Journal of Tropical Ecology*, 4, 173-184
- Begon M., Harper J.L. & Townsen C.R. (1995) *Ecology: individuals, populations and communities*. 2<sup>nd</sup> ed. Blackwell Science, Cambridge. 945 p.
- Bellingham P.J. (2000) Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, 89, 409-416
- Benítez-Malvido J. (1998) Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology*, 12, 380-389

- Benítez-Malvido J. (2003) Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments. *Biotropica*, 35, 530-541
- Benítez-Malvido J. & Kossmann-Ferraz I.D. (1999) Litter cover variability affects seedling performance and herbivory. *Biotropica*, 31, 598-606
- Benítez-Malvido J. & Lemus-Albor A. (2005) The seedling community of tropical rain forest edges and its interaction with herbivores and pathogens. *Biotropica*, 37, 301-313
- Benítez-Malvido J. & Martínez-Ramos M. (2003) Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology*, 17, 389-400
- Braz D.M., Moura M.V.L.P. & Rosa M.M.T. (2004) Chave de identificação para as espécies de Dicotiledôneas arbóreas da Reserva Biológica do Tinguá, RJ, com base em caracteres vegetativos. *Acta Botanica Brasilica*, 18, 225-240
- Brokaw N.V.L. (1985) Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66, 682-687
- Brokaw N.V.L. & Busing R.T. (2000) Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 183-188
- Bruna E. (1999) Seed germination in rainforest fragments. *Nature*, 402, 139
- Bruna E. (2002) Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia*, 132, 235-243
- Cadenasso M.L. & Pickett T.A. (2000) Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*, 88, 31-44
- Camargo J.L.C. & Kapos V. (1995) Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonia forest. *Journal of Tropical Ecology*, 11, 205-221
- Chapman C.A., Chapman L.J., Vulinec K., Zanne A. & Lawes M.J. (2003) Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica*, 35, 382-393

- Chazdon R. L. (1996) Spatial heterogeneity in tropical forest structure: canopy palms as landscape mosaics. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 8-9
- Chazdon R.L. & Fetcher N. (1984) Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72, 553-564
- Clark D.A. & Clark D.B. (1985) Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology*, 66, 1884-1892
- Clark D.A. & Clark D.B. (1989) The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos*, 55, 225-230
- Clark D.A. & Clark D.B. (1991) The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 79, 447-457
- Cordeiro N.J. & Howe H.F. (2001) Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology*, 15, 1733-1741
- Cordeiro N.J. & Howe H.F. (2003) Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *PNAS*, 100, 14052-14056
- Cramer J.M., Mesquita R.C.G., Bentos T.V., Moser B. & Williamson G.B. (2007) Forest fragmentation reduces seed dispersal of *Duckeodendron cestroides*, a central Amazon endemic *Biotropica*, 39, 709-718
- Crawford R.M.M. (1994) *Studies in plant survival - Ecological case histories of plant adaptation to adversity*. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Crawley M.J. (ed.) (1997) *Plant Ecology*. 2<sup>nd</sup> ed. Blackwell Science. 717 p.
- Cruz M.D.L. & Dirzo R. (1987) A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican rain forest. *Biotropica*, 19, 98-106
- Cunningham S.A. (2000) Effects of hábitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. *Conservation Biology*, 14, 758-768
- Custódio I.A. (2007) *História da paisagem da região de Tinguá e arredores da Baía de Guanabara, Rio de Janeiro, RJ* Dissertação de mestrado, Instituto de Pesquisa

Jardim Botânico do Rio de Janeiro / Escola Nacional de Botânica Tropical, Rio de Janeiro, RJ

- Daws M.I., Pearson T.R.H., Burslem D.F.R.P., Mullins C.E. & Dalling J.W. (2005) Effects of topographic position, leaf litter and seed size on seedling demography in a semi-deciduous tropical forest in Panamá. *Plant Ecology*, 179, 93-105
- Denslow J.S. (1980) Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, 12, 47-55
- Denslow J.S. (1987) Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 431-451
- De Steven D. (1994) Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 10, 369-383
- Dick C.W. (2001) Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268, 2391-2396
- Didham R.K. (1998) Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia*, 116, 397-406
- Didham R.K., Ghazoul J., Stork N.E. & Davis A., J. (1996) Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 255-260
- Didham R.K. & Lawton J.H. (1999) Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, 31, 17-30
- Drake D.R. & Pratt L.W. (2001) Seedling mortality in hawaiian rain forest: the role of small-scale physical disturbance. *Biotropica*, 33, 319-323
- Estrada A., Coates-Estrada R. & Meritt D.J. (1994) Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 17, 229-241

- Evans G. C. (1972) The quantitative analysis of plant growth. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Ewel, J.J. (1976) Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *Journal of Ecology*, 64, 293-308
- Facelli J.M. & Pickett S.T.A. (1991) Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, 57, 1-32
- Facelli J.M. (1994) Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology*, 75, 1727-1735
- Fahrig L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34, 487-515
- Fearnside P.M. (2000) Global warming and tropical land-use change: greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. *Climatic Change*, 46, 115-158
- Feeley K.J. (2004) The effects of forest fragmentation and increased edge exposure on leaf litter accumulation. *Journal of Tropical Ecology*, 20, 709–712
- Fenner M. (1985) *Seed Ecology*. Chapman and Hall, New York, NY (USA).
- Ferreira L.V. & Laurance W.F. (1997) Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in central Amazonia. *Conservation Biology*, 11, 787-801
- Fontoura S.B., Ganade G. & Larocca J. (2006) Changes in plant community diversity and composition across an edge between Araucaria forest and pasture in south Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 29, 79-91
- Gabriel M.M. (2007) Influencia dos efeitos de borda nos danos físicos causados pela queda de serapilheira em plântulas na Mata Atlântica. Monografia (Bacharelado em Ciências Biológicas). Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO), Rio de Janeiro.
- Galetti M., Donatti C.I., Pires A.S., Guimarães Jr. P.R. & Jordano P. (2006) Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic Forest palm: the combined effects of

- defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 141-149
- Gehring C.A. (2004) Seed reserves and light intensity affect the growth and mycorrhiza development of the seedlings of an Australian rain-forest tree. *Journal of Tropical Ecology*, 20, 345-349
- Gerhardt K. (1996) Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management*, 82, 33-48
- Gilbert G.S., Harms K.E., Hamill D.N. & Hubbell S.P. (2001) Effects of seedling size, El Niño drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panamá. *Oecologia*, 127, 509–516
- Gillman L.N. & Ogden J. (2001) Physical damage by litterfall to canopy tree seedlings in two temperate New Zealand forests. *Journal of Vegetation Science*, 12, 671-676
- Gillman L.N., Ogden J., Wright S.D., Stewart K.L. & Walsh D.P. (2004) The influence of macro-litterfall and forest structure on litterfall damage to seedlings. *Austral Ecology*, 29, 305–312
- Girão L.C., Lopes A.V., Tabarelli M. & Bruna E. (2007) Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *Plos One*, 2, e908
- Grubb P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*. 52:107-145.
- Guariguata M.R., Claire H.A.-L. & Jones G. (2002) Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 34, 405-415
- Hair J.F., Anderson R.E., Tatham R.L. & Black W.C. (2005) *Análise multivariada de dados*. trad. Sant'Anna A.S. & Neto A.C. Bookman, Porto Alegre
- Hanson T., Brunsfeld S. & Finegan B. (2006) Variation in seedling density and seed predation indicators for the emergent tree *Dipteryx panamensis* in continuous and fragmented rain forest. *Biotropica*, 38, 770-774

- Harper J.L. (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London. 892 p.
- Harper K.A., MacDonald S.E., Burton P.J., Chen J., Brosnoff K.D., Saunders S.C., Euskirchen D.R., Jaiteh M.S. & Esseen P. (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19, 768-782
- Hartshorn G.S. (1980) Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, 12, 23-30
- IBAMA (2006) *Plano de Manejo da Reserva Biológica do Tinguá*, RJ. MMA/IBAMA disponível em [http://www.ibama.gov.br/rj/index.php?id\\_menu=263](http://www.ibama.gov.br/rj/index.php?id_menu=263)
- IBGE (1992) *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. IBGE, Rio de Janeiro
- Iguatemy M.A. (2008) *Os Efeitos de Borda sobre a dinâmica da estrutura da comunidade de plântulas na Mata Atlântica do centro norte do Estado do Rio de Janeiro*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP, Campinas, SP.
- Janzen D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501-528
- JBRJ (2002) Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Relatório técnico-científico. *Paisagem e Flora da Reserva Biológica do Tinguá: subsídios ao monitoramento da vegetação*.
- Jennersten O. (1988) Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology*, 2, 359-366
- Jules E.S. (1998) Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: Trillium in old-growth forest. *Ecology*, 79, 1645-1656
- Jules E.S. & Rathcke B.J. (1999) Mechanisms of reduced Trillium recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conservation Biology*, 13, 784-793
- Kapos V. (1989) Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 5, 173-185
- Kapos V., Wandelli E., Camargo J.L. & Ganade G. (1997) Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia.

- In: *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities* (eds. Laurance WF & Bierregaard RO), pp. 33-44. The University of Chicago Press, Chicago
- Kitajima K. & Fenner M. (2000) Ecology of seedling regeneration. Pages 331-348 in M. Fenner. (ed.) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2<sup>nd</sup> ed. CABI Publishing, Wallingford.
- Laurance W.F. (2002) Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science*, 13, 595-602
- Laurance W. F. & Bierregaard-Jr R.O. (eds.). (1997) *Tropical Forest Remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago. 616 p.
- Laurance W.F., Delamônica P., Laurance S.G., Vasconcelos H.L. & Lovejoy T.E. (2000) Rain forest fragmentation kills big trees. *Nature*, 404, 836
- Laurance W.F., Ferreira L.V., Rankin-de-Merona J.M., Laurance S.G., Hutchings R.W. & Lovejoy T.E. (1998a) Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology*, 12, 460-464
- Laurance W.F., Ferreira L.V., Rankin-de-Merona J.M. & Laurance S.G. (1998b) Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology*, 79, 2032-2040
- Laurance W.F., Lovejoy T.E., Vasconcelos H.L., Bruna E.M., Didham R.K., Stouffer P.C., Gascon C., Bierregaard R.O., Laurance S.G. & Sampaio E. (2002) Ecosystem decay of amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16, 605-618
- Laurance W.F., Nascimento H.E.M., Laurance S.G., Andrade A., Ewers R.M., Harms K.E., Luizão R.C.C. & Ribeiro J.E. (2007) Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *Plos One*, 10, 1-8

- Laurance W.F., Nascimento H.E.M., Laurance S.G., Andrade A., Fearnside P.M., Ribeiro J.E.L., Chave J. & Muller-Landau (2006) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology*, 87, 469-482
- Laurance W.F., Pérez-Salicrup D., Delamônica P., Fearnside P.M., D'angelo S., Jerzolinski A., Pohl L. & Lovejoy T.E. (2001) Rain forest fragmentation and the structure of amazonian liana communities. *Ecology*, 82, 105-116
- Laurance W.F., Rankin-de-Merona J.M., Andrade A., Laurance S.G., D'angelo S., Lovejoy T.E. & Vasconcelos H.L. (2003) Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 343-347
- Lawes M.J., Lamb B.C.C. & Boudreau S. (2005) Area- but no edge-effect on woody seedling abundance and species richness in old afro-montane forest fragments. *Journal of Vegetation Science*, 16, 363-372
- Lewis S. (2006) Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 361, 195-210
- Li M., Lieberman M. & Lieberman D. (1996) Seedling demography in undisturbed tropical wet forest in Costa Rica Pages 285-314. In: Swaine M.D. (ed.), *The Ecology of tropical forest tree seedlings*. Man & the Biosphere Series; Vol.18, UNESCO
- Lieberman M., Lieberman D. & Peralta R. (1989) Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70(3):550-552.
- Lovejoy T.E., Bierregaard R.O.Jr., Rylands A.B., Malcolm J.R., Quintela C.E., Harper L.H., Brown K.S.Jr., Powell A.H., Powell G.V.N., Schubart H.O.R. & Hays M. (1986) Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. Pages 257-285. In: Soulé, M.E. (ed.), *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates Inc, Sunderland, MA.
- MacDougall A. & Kellman M. (1992) The understorey light regime and patterns of tree seedlings in tropical riparian forest patches. *Journal of Biogeography*, 19, 667-675

- Matlack G.R. (1994) Vegetation dynamics of the forest edge - trends in space and successional time. *Journal of Ecology*, 82, 113-123
- Medina E. (1998) Seedling establishment and endurance in tropical forests: ecophysiology of stress during early stages of growth. *Oecologia Brasiliensis*, 4, 23-43
- Melo F.P.L., Dirzo R. & Tabarelli M. (2006) Biased seed rain in forest edges. *Biological Conservation*, 132, 50-60
- Melo F.P.L., Neto A.V.A., Simabukuro E.A. & Tabarelli M. (2004) Recrutamento e estabelecimento de plântulas. In: *Germinação - do básico ao aplicado*, pp. 237-262. Artmed, Porto Alegre
- Melo L.R., Abreu R.C.R, Reis T.S. & Rodrigues P.J.F.P. (2006) O extrativismo ilegal do palmito (*Euterpe edulis* Mart.) na Mata Atlântica fragmentada: o caso da Reserva Biológica do Tinguá - RJ. In: *Anais do 57º Congresso Nacional de Botânica*, 2006, Gramado.
- Metz M.R., Comita L.S., Chen Y.-Y., Norden N., Condit R., Hubbell S.P., Sun I.-F., Noor N.S.B.M. & Wright J. (2008) Temporal and spatial variability in seedling dynamics: a cross-site comparison in four lowland tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 24, 9-18
- Molofsky J. & Augspurger C.K. (1992) The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*, 73, 68-77
- Montgomery R.A. & Chazdon R.L. (2001) Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forest. *Ecology*, 82, 2707-2718
- Montgomery R.A. & Chazdon R.L. (2002) Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, 131, 165-174
- Morellato L.P.C. & Haddad C.F.B. (2000) Introduction: the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32, 786-792
- Murcia C. (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 58-62

- Murren C.J. (2002) Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology*, 90, 100-107
- Myers N., Mittermeier R.A., Fonseca G.A.B. & Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858
- Nascimento H.E.M. & Laurance W.F. (2006) Efeitos de área e de borda sobre a estrutura florestal em fragmentos de floresta de Terra-Firme após 13-17 anos de isolamento. *Acta Amazonica*, 36, 183-192
- Nicotra A.B., Chazdon R.L. & Iriarte S.V.B. (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, 80, 1908-1926
- Norden N., Chave J., Caubère A., Châtelet P., Ferroni N., Forget P.-M. & Thébaud C. (2007) Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 95, 507-516
- Oliveira-Filho A.T., Mello J.M. & Scolforo J.R.S. (1997) Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, 131, 45-66
- Oliveira M.A., Grillo A.S. & Tabarelli M. (2004) Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx*, 38, 389-394
- Peres C.A., Barlow J. & Laurance W.F. (2006) Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 227-229
- Pezzopane J.E.M. (2001) *Caracterização microclimática, ecofisiológica e fitossociológica em uma floresta estacional semidecidual secundária em Viçosa, MG*. Tese de doutorado. Universidade Federal de Viçosa, UFV, Viçosa, MG
- Phillips O.L., Hall P., Gentry A.H., Sawyer S.A. & Vásquez R. (1994) Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of National Academy of Science, USA*, 91, 2805-2809
- Pires A.S., Fernandez F.A.S. & Barros C.S. (2006) Vivendo em um mundo em pedaços: efeitos da fragmentação florestal sobre comunidades e populações animais. Pages

- 231-260. In: Rocha C.F.D., Bergallo H.G., Sluys M.V., Alves M.A.S. *Biologia da Conservação: Essências*. RiMa, São Carlos. 582p.
- Pohlman C.L., Turton S.M. & Goosem M. (2007) Edge effects of linear canopy openings on tropical rain forest understory microclimate. *Biotropica*, 39, 62-71
- Poorter L., Jans L., Bongers F. & van Rompaey R.S.A.R. (1994) Spatial distribution of gaps along three catenas in the moist forest of Tai National Park, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*, 10, 385-398
- Portela R.C.Q. (2002) *Estabelecimento de plântulas e jovens de espécies arbóreas em fragmentos florestais de diferentes tamanhos*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas UNICAMP, Campinas, SP.
- Portela R.C.Q. & Santos F.A.M. (2007) Produção e espessura da serapilheira na borda e interior de fragmentos florestais de Mata Atlântica de diferentes tamanhos. *Revista Brasileira de Botânica*, 30, 271-280
- Powell A.H. & Powell G.V.N. (1987) Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 19, 176-179
- Press M.C., Brown N.D., Barker, M.G., Zipperlen S.W. (1996) Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings. In: *The ecology of tropical tree seedlings* (ed. Swaine M.D.) pp.41-54, Man & Biosphere Series, vol. 18, UNESCO
- Ramos F.N., José J., Solferini V.N. & Santos F.A.M. (2007) Quality of seeds produced by *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from anthropogenic and natural edges of Atlantic Forest fragment. *Biochemical Genetics*, 45, 441-458
- Ramos F.N. & Santos F.A.M. (2006) Microclimate of Atlantic forest fragments: regional and local scale heterogeneity. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49, 935-944
- Ramos F.N., Silva-Matos D.M. & Santos F.A.M. (2005b) Juvenile dynamics of the endemic and rare *Enterolobium glaziovii* Benth. (Mimosaceae) around reproductive trees in the Atlantic Forest, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 28, 765-772

- Ranta P., Blom T., Niemelä J., Joensuu E. & Siitonen M. (1998) The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation*, 7, 385-403
- Renner S.S. (1996) Effects of habitat fragmentation on plant-pollinator interactions in the tropics. Pages 339-360. In: Newbery D.M., Prins H.H.T. & Brown N. (eds.) *Dynamics of Tropical Communities*, Blackwell Science. 635 p.
- Restrepo C., Gomez N. & Heredia S. (1999) Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. *Ecology*, 80, 668-685
- Restrepo C. & Vargas A. (1999) Seeds and seedlings of two neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia*, 119, 419-426
- Riddoch I., Lehto T. & Grace J. (1991) Photosynthesis of tropical tree seedlings in relation to light and nutrient supply. *New Phytologist*, 119, 137-147
- Ries L., Fletcher R.J., Battin J. & Sisk T.D. (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35, 491-522
- Rodrigues H.C. (1996) *Composição florística e fitossociológica de um trecho de Mata Atlântica na Reserva Biológica do Tinguá, Nova Iguaçu, Rio de Janeiro*. Tese de Mestrado, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ.
- Rodrigues P.J.F.P. (2004) *A vegetação da Reserva Biológica União e os efeitos de borda na Mata Atlântica fragmentada*. Tese de doutorado, Universidade Estadual do Norte Fluminense, UENF, Campos dos Goytacases, RJ
- Rodrigues P.J.F.P. & Nascimento M.T. (2006) Fragmentação florestal: breves considerações teóricas sobre efeitos de borda. *Rodriguésia*, 57, 63-74
- Santos S.L. & Válio I.F.M. (2002) Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a southeast Brazilian tropical forest. *Revista Brasileira de Botânica*, 25, 89-92

- Santos T. & Tellería J.L. (1997) Vertebrate predation on Holm Oak, *Quercus ilex*, acorns on a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management*, 98, 181-187
- Saunders D.A., Hobbs R.J. & Margules C.R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5, 18-32
- Scariot A. (2000) Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 32, 662-669
- Schupp E.W. (1988) Seed and early seedling predation in the forest understorey and in treefall gaps. *Oikos*, 51, 71-78
- Sheil D., Burslem D.F.R.P. & Alder D. (1995) The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology*, 83, 331-333
- Sheil D., Jennings S. & Savill P. (2000) Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 765-800
- Simões C.G. & Marques M.C.M. (2007) The role of sprouts in the restoration of Atlantic rainforest in southern Brazil. *Restoration Ecology*, 15, 53-59
- Sizer N. & Tanner E.V.J. (1999) Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation*, 91, 135-142
- Sizer N.C., Tanner E.V.J. & Ferraz I.D.K. (2000) Edge effects on litterfall mass and nutrient concentrations in forest fragments in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 853-863
- Souza J.C. (2003) *Reserva Biológica do Tinguá: Discutindo o processo de co-gestão a partir de uma iniciativa local*. Dissertação de Mestrado. Escola Nacional de Ciências Estatísticas, ENCE – IBGE, Rio de Janeiro, 234p.
- StatSoft Inc. (2001) STATISTICA (data analysis software system), version 6. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).

- Tabanez A.A.J. & Viana V.M. (2000) Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. *Biotropica*, 32, 925-933
- Tabarelli M., Mantovani W. & Peres C.A. (1999) Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation*, 91, 119-127
- Tanner E.V.J., Teo V.K., Coomes D.A. & Midgley J.J. (2005) Pair-wise competition trials amongst seedlings of ten dipterocarp species; the role of initial height, growth rate and leaf attributes. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 317-328
- Terborgh J. (1992) Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica*, 24, 283-292
- Terborgh J., Lopez L., Nuñez V. P., Rao M., Shahabuddin G., Orihuela G., Riveros M., Ascanio R., Adler G.H., Lambert T.D. & Balbas L. (2001) Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*, 294, 1923
- Tomimatsu H. & Ohara M. (2004) Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments. *Biological Conservation*, 117, 509-519
- Trichon V., Walter J.-M.N. & Laumonier Y. (1998) Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology*, 137, 227-244
- Turner I.M. (1996) Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *The Journal of Applied Ecology*, 33, 200-209
- Válio I.F.M. & Scarpa F.M. (2001) Germination of seeds of tropical pioneer species under controlled and natural conditions. *Revista Brasileira de Botânica*, 24, 79-84
- van der Meer P.J., Sterck F.J. & Bongers F. (1998) Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical rain forest at Nouragues, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 119-137
- Vázquez-Yanes C. & Orozco-Segovia A. (1993) Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 69-87

- Vázquez-Yanes C., Orozco-Segovia A., Rincon E., Sanchez-Coronado M.E., Huante P., Toledo J.R. & Barradas V.L. (1990) Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology*, 71, 1952-1958
- Veloso H.P., Rangel-Filho A.L.R. & Lima J.C.A. (1991) *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro, 123p.
- Vidal M.M., Pivello V.R., Meirelles S.T. & Metzger J.P. (2007) Produção de serapilheira em floresta Atlântica secundária numa paisagem fragmentada (Ibiúna, SP): importância da borda e tamanho dos fragmentos. *Revista Brasileira de Botânica*, 30, 521-532
- Watt A.S. (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35, 1-22
- Werneck M.S., Pedralli G. & Gieseke L.F. (2001) Produção de serapilheira em três trechos de uma floresta semidecídua com diferentes graus de perturbação na Estação Ecológica do Tripuí, Ouro Preto, MG. *Revista Brasileira de Botânica*, 24, 195-198
- Whitmore T. C. (1991) *An introduction to Tropical Rain Forest*. Oxford University Press, New York. 226p.
- Whitmore T. C. (1997) Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. Pages 3-12 in W. F. Laurance and R. O. Bierregaard, (eds.) *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Williams-Linera G. (1990a) Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology*, 78, 356-373
- Williams-Linera G. (1990b) Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica*, 22, 235-241
- WinSCANOPY (2003) version 2003d. Regent instrument Inc., Canadá. disponível em: <http://www.regentinstruments.com>
- Wright S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1-14

Xiong S., Johansson M.E., Hughes F.M.R., Hayes A., Richards K.S. & Nilsson C. (2003) Interactive effects of soil moisture, vegetation canopy, plant litter and seed addition on plant diversity in a wetland community. *Journal of Ecology*, 91, 976-986

Xiong S. & Nilsson C. (1999) The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 87, 984-994

Zar J. (1999) *Biostatistical Analysis*, 4 edn. Prentice Hall, Englewood Cliffs

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)