

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

**Modelos e Mecanismos de Sucessão Secundária na Floresta Atlântica em  
Linhares (ES)**

**Samir Gonçalves Rolim**

**Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em  
Recursos Florestais, com opção em Silvicultura e Manejo  
Florestal.**

**Piracicaba  
2006**



**Samir Gonçalves Rolim**  
**Engenheiro Agrônomo**

**Modelos e Mecanismos de Sucessão Secundária na Floresta Atlântica em Linhares (ES)**

**Orientador:**  
**Prof. Dr. HILTON THADEU Z. DO COUTO**

**Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em Recursos Florestais, com opção em Silvicultura e Manejo Florestal.**

**Piracicaba**  
**2006**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Rolim, Samir Gonçalves

Modelos e mecanismos de sucessão secundária na Floresta Atlântica em  
Linhares (ES) / Samir Gonçalves Rolim. - - Piracicaba, 2006.  
168 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2006.  
Bibliografia.

1. Biodiversidade
2. Ecologia florestal
3. Reabilitação de áreas degradadas
4. Solo de tabuleiro costeiro
5. Solos – Dispersão
6. Sucessão florestal I. Título

CDD 634.94

**“Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor”**

**Para Valeria e Amanda.  
Dedico**

## AGRADECIMENTOS

Tive o prazer de ter três pessoas que foram essenciais na minha formação. Agradeço ao amigo Renato, pelas lições diárias e por não medir esforços para me ajudar e incentivar a terminar este trabalho. Agradeço ao amigo Thadeu, pela contínua orientação desde a graduação e pela confiança em me aceitar e orientar, mesmo à distância. A meu pai, Zacharias, pelo exemplo, incentivo e apoio incondicional.

Não posso deixar de agradecer à Companhia Vale do Rio Doce, por me proporcionar o prazer de trabalhar na Reserva Natural da Vale do Rio Doce, que ao longo dos últimos 6 anos foi uma verdadeira universidade de fazer, fazer e fazer, errar e aprender com os erros.

A todos os companheiros da Reserva, em especial aos amigos que compartilharam comigo seu conhecimento: Jonacir, Domingos, Geovani e Natalino.

Aos professores que fizeram uma leitura crítica do trabalho, Henrique Nascimento, Sérgio Gandolfi, Waldir Mantovani e Ricardo Rodrigues. Aos Professores Luiz Carlos e Leonardo, pelo apoio e aos colegas do departamento Marialice, Jeferson, Paulinho e Catarina, pela presteza e simpatia com que sempre me receberam. Ao amigo Édson com quem tive o prazer de conviver e brindar por uma centena de vezes quando estive em Piracicaba.

## SUMÁRIO

<b>RESUMO.....</b>	<b>7</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>8</b>
<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>9</b>
<b>1.1 De Cowles (1899) a Whittaker (1953): os fundamentos das mudanças na vegetação .....</b>	<b>9</b>
1.1.1 Tema central e organização da tese .....	9
1.1.2 As observações iniciais sobre sucessão .....	10
1.1.3 A influência de H.C. Cowles no período pré-clementsiano .....	12
1.1.4 A teoria de F.E. Clements.....	16
1.1.5 A hipótese individualística .....	21
1.1.6 O conceito de contínuo .....	25
1.1.7 O conceito de mosaico.....	28
1.1.8 Conceito da comunidade como um organismo.....	31
1.1.9 Whittaker e a reformulação do conceito de clímax .....	33
1.1.10 Conceito de estabilidade.....	35
1.1.11 Variável indicadora de estabilidade.....	39
1.1.12 Múltiplos estados estáveis .....	40
1.1.13 Conceito de resiliência e resistência.....	46
1.1.14 Conceito de sucessão .....	48
1.1.15 Hipóteses da tese .....	50
<b>1.2 A floresta atlântica de tabuleiro no Espírito Santo .....</b>	<b>53</b>
1.2.1 Localização.....	53
1.2.2 Geologia e geomorfologia .....	53
1.2.3 Clima .....	55
1.2.4 Solos .....	57
1.2.5 Classificação da vegetação .....	58
1.2.6 Flora.....	59
1.2.7 O projeto 001/80 da Reserva Natural da Vale do Rio Doce.....	61
<b>Referências .....</b>	<b>64</b>
<b>2 SUCESSÃO SECUNDÁRIA APÓS CORTE RASO NA FLORESTA ATLÂNTICA DE TABULEIRO: UMA ANÁLISE DA DIVERGÊNCIA E HETEROGENEIDADE DA COLONIZAÇÃO .....</b>	<b>87</b>
<b>Resumo .....</b>	<b>87</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>87</b>
<b>2.1 Introdução .....</b>	<b>88</b>
<b>2.2 Materiais e métodos.....</b>	<b>91</b>
2.2.1 Coleta de dados.....	91
2.2.2 Análise dos dados .....	92

<b>2.3 Resultados .....</b>	<b>95</b>
2.3.1 A Floresta antes do corte raso .....	95
2.3.2 A floresta secundária aos 6 anos e aos 22 anos .....	96
2.3.3 Variação na abundância de espécies.....	103
2.3.4 Variação da riqueza de espécies .....	114
2.3.5 Espécies indicadoras da sucessão .....	116
2.3.6 Análise da trajetória da sucessão secundária.....	117
<b>2.4 Discussão .....</b>	<b>119</b>
2.4.1 Colonização inicial .....	119
2.4.2 Ciclo das espécies.....	123
2.4.3 Riqueza de espécies.....	125
2.4.4 Espécies indicadoras da sucessão .....	126
2.4.5 Trajetória da sucessão secundária.....	127
2.4.6 Modelo sucessional .....	128
<b>2.5 Conclusões .....</b>	<b>130</b>
<b>Referências .....</b>	<b>132</b>

### **3 ESTOQUE DE REGENERAÇÃO AVANÇADA APÓS 24 ANOS DE SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA FLORESTA ATLÂNTICA DE TABULEIRO ----- 143**

<b>Resumo .....</b>	<b>143</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>143</b>
<b>3.1 Introdução .....</b>	<b>144</b>
<b>3.2 Materiais e métodos.....</b>	<b>146</b>
3.2.1 Coleta de dados.....	146
3.2.2 Análise dos dados .....	147
<b>3.3 Resultados .....</b>	<b>148</b>
3.3.1 Riqueza e abundância .....	148
3.3.2 Similaridade entre parcelas da floresta secundária e primária .....	152
3.3.3 Riqueza regional e local .....	154
<b>3.4 Discussão .....</b>	<b>155</b>
3.4.1 Alta riqueza de espécies numa floresta secundária aos 24 anos.....	155
3.4.2 Evidências para limitação da dispersão .....	156
3.4.3 Influência da floresta do entorno .....	157
3.4.4 Um modelo sucessional regulado pelo efeito de estoque.....	157
<b>3.5 Conclusões .....</b>	<b>160</b>
<b>Referências .....</b>	<b>162</b>

## RESUMO

### Modelos e Mecanismos de Sucessão Secundária na Floresta Atlântica em Linhares (ES)

Este trabalho avaliou modelos e mecanismos de sucessão secundária em 5 parcelas de 0,5 ha (50 x 100 m) que sofreram corte raso na floresta atlântica de tabuleiro. Em cada parcela, todos os indivíduos arbóreos com  $dap \geq 10$  cm foram inventariados ao longo do período de estudo em intervalos regulares. A análise de correspondência corrigida mostrou que existe uma alta heterogeneidade de colonização, resultando em uma divergência da composição florística entre as 5 parcelas analisadas, pelo menos para os primeiros 22 anos de sucessão. Embora houvesse um predomínio de espécies pioneiras na colonização inicial (a partir dos 6 anos), algumas espécies não pioneiras colonizaram ao mesmo tempo. Não foram encontradas espécies indicadoras de comunidades discretas se alternado ao longo do tempo, assim como não foi encontrada uma obrigatoriedade de substituição de espécies, mas as espécies se misturam gradualmente ao longo do processo de sucessão, sem a necessidade de eliminação de pioneiras para colonização das não pioneiras. Logo nos primeiros anos de sucessão, as espécies predominantes na floresta do entorno não dominaram a sucessão, nem existiu uma inibição de colonização de outras espécies pela espécie dominante da sucessão (*Joannesia princeps*). Os modelos sucessionais que enfatizam o papel das espécies que chegam primeiro são mais adequados que modelos de inibição ou substituição de espécies, embora o papel da luz também seja importante como filtro inicial de colonização. Entretanto, tais modelos precisam ser reavaliados, pois a estrutura da futura floresta não é determinada apenas por estas espécies, já que também foi mostrada a importância da contínua chegada de novas espécies ao longo da sucessão. Para fornecer um teste mais rigoroso do estudo anterior e obter uma visão mais acurada da sucessão, foi realizado um censo, em junho de 2004, da regeneração avançada nas mesmas 5 parcelas que sofreram corte raso. Todos os indivíduos arbóreos com altura maior que 1 m e  $DAP < 10$  cm foram amostrados nas 5 parcelas. Os resultados enfatizaram a importância da dispersão na estruturação de comunidades durante a sucessão secundária de florestas tropicais. A regeneração avançada em cada parcela da floresta secundária foi mais semelhante floristicamente à parcela vizinha de regeneração da floresta primária do que com outras parcelas secundárias. Foi encontrado que 64% das espécies conhecidas da Reserva (riqueza total) ou 74% das espécies presentes no entorno de cada parcela (riqueza regional) conseguiram se estabelecer nas 5 parcelas em menos de 24 anos, indicando que foram criadas nas 5 parcelas de floresta secundária condições tão adequadas à colonização como aquelas encontradas nas 5 parcelas de floresta primária. Houve uma correlação significativa entre a flora regional e a flora local, indicando uma comunidade insaturada em espécies na escala de 50 x 100m, embora tenha ocorrido saturação em escalas menores que 50 x 100 m. Existe uma limitação de dispersão para estabelecimento de todas as espécies, mas a alta disponibilidade de sítios de estabelecimento enfatiza a importância do mecanismo de efeito de estoque em florestas tropicais para permitir a coexistência de espécies, regulando as flutuações temporais no ambiente (nichos temporais). Portanto, as espécies não se distinguem tanto pelos recursos que usam, mas principalmente quando eles são mais ativamente utilizados.

Palavras-chave: sucessão, limitação da dispersão, efeito de estoque, regeneração avançada, comunidade insaturada, riqueza regional, divergência.

## ABSTRACT

### **Models and Mechanisms of Secondary Succession in Atlantic Tropical Moist Forest at Linhares (ES)**

This paper evaluated models and mechanisms of secondary succession in 5 0.5-ha plots (50 X100 m) which were clearcut within in a Tabuleiro Atlantic Tropical Forest, Vale do Rio Doce Natural Reserve (CVRD), Linhares, southeastern Brazil. In each plot, all trees  $\geq 10$  cm DBH were inventoried in regular census intervals over the study period. Detrended correspondence analysis showed a high heterogeneity of plant colonization, i.e., a divergence in floristic composition among the 5 plots, at least for the first 22 years of succession. Although there was a dominance of pioneer species after the 6<sup>th</sup> year of succession, many non-pioneer species colonized all sites at same time. Thus, there were no discreet communities which would indicate species replacing themselves throughout the years, as well as an obligatory substitution of species, but rather different light-demanding species gradually mixed up with each other throughout the succession process with no elimination of the pioneer species at expenses of later successional species. In the begining of succession, surrounding forest species neither colonized nor dominated the successional process. Moreover, there was no inhibition of colonization by other species to the most abundant species (*Joannesia princeps*) during the study period. Successional models that emphasize the role of the initial species first arriving in a site are more adequate than those which consider inhibition or substitution of species, even though initially the role of the light is an important filter for colonization. However, such models must be re-evaluated, because the structure of the forest after a long period of succession is not determinated by only these species and the importance of the continuous arriving of new species throughout the succession process has been demonstrated. In order to provide a more rigorous test on the previous study and obtain a more accurate analysis on successional process, a new census of the advanced regeneration (individuals greater than 1 meter of heighr and less than 10 cm DBH) was done in June of 2004 in the 5 plots. Whithin each plot all plants were counted and identified. The results show the importance of dispersal mechanism in structuring tree communities during the secondary succession process of tropical forests. The regeneration of secondary forests was more similar floristically to surrounding primary forests than among plots of regenerating secondary regrowth. Nearly 64% of the known species of the reserve (total richness) or 74% of the species present in the surrounding primary forests (regional richness) were able to establish in the 5 sites within 25 years of secondary succession, indicating that as adequate conditions were created to species colonization in the 5 secondary forest sites as in the 5 plots of the primary forest. There was a significant linear relationship between the regional flora and local flora, indicating an unsaturated community in terms of tree species in the 50 x 100 meters scale; however, there was a saturation of species in scales smaller than 50 x 100 meters. Thus, there is limitation of dispersion for the establishment of all species, but the high availability of sites for establishment emphasizes the importance of stock effect mechanism in tropical forests. This allows the coexistence of species, regulating the temporal flow (temporal niches). Therefore, species are not distinguished by the resources that they use, but mainly when the resorces are more actively used.

**Key-words:** succession, limitation of dispersion, storage effect, advanced regeneration, unsaturated community, regional richness, divergence.

# 1 INTRODUÇÃO

## 1.1 De Cowles (1899) a Whittaker (1953): os fundamentos das mudanças na vegetação

“It is small wonder that within this complex of cycle within cycle, each moving independently of the others and at times in different directions, dynamic plant geography has accomplished so little in unraveling the mysteries of succession”.

H. C. Cowles, 1911

### 1.1.1 Tema central e organização da tese

Numa amostra de 700 membros da Sociedade Britânica de Ecologia “Sucessão” apareceu em segundo lugar na citação dos mais importantes conceitos-chaves em ecologia, depois de “Ecossistema” (CHERRET, 1989). Entretanto, embora sucessão venha sendo estudada há mais de 100 anos, em dunas de areia, após erupções vulcânicas, após retrocessos de geleiras, em ambientes aquáticos, em florestas temperadas, tropicais, etc., sua complexidade e a ausência de uma teoria unificadora moderna têm levado à frustração muitos ecólogos (McINTOSH, 1999). Na Reserva Natural da Vale do Rio Doce, em Linhares (ES), existe um experimento conduzido desde 1980, que permite testar algumas hipóteses sobre sucessão secundária de florestas tropicais. Os dados deste experimento serão utilizados aqui para testar as hipóteses descritas no item 1.12.

Esta tese apresenta este capítulo introdutório, no qual é feita uma revisão sobre sucessão e cujo objetivo, obviamente, não é esgotar todos os autores, mas apresentar as visões predominantes e alternativas até a década de 50, que porporcionaram os fundamentos da teoria sucessional. Ela foi arbitrariamente dividida em:

- Um período inicial baseado principalmente na revisão de Clements (1916) sobre estudos de sucessão anteriores a Warming (1895);
- Um período de 1895 a 1916, que marca a influência de Cowles (1899) antes do trabalho clássico de Clements (1916);

- Uma apresentação sintética de alguns tópicos do trabalho clássico de Clements (1916);
- Algumas considerações sobre a hipótese individualística de Gleason, Ramensky e Lenoble, na década de 20, até trabalhos do final da década de 30, marcada pelo trabalho clássico de Tansley (1935) que conceituou ecossistema;
- Uma clássica revisão de clímax por Whittaker (1953) que contrariou o paradigma clementsiano.
- O estabelecimento do conceito de mosaico (AUBREVILLE, 1938; WATT, 1947) e contínuo (CURTIS; McINTOSH, 1951; WHITTAKER, 1951; 1956);
- Uma análise dos conceitos de organismo, estabilidade e sucessão;

No Capítulo 1 é apresentada ainda uma descrição geral da área de estudo; no Capítulo 2 são testadas algumas hipóteses referentes principalmente a modelos de sucessão com dados de 22 anos de monitoramento; no Capítulo 3 são testadas hipóteses referentes a mecanismos que explicam o processo de sucessão e no Capítulo 4 são apresentadas as conclusões gerais.

### **1.1.2 As observações iniciais sobre sucessão**

A mudança na vegetação através do tempo é um fenômeno observado pelo menos desde Theophrastus, 300 AC (DRURY; NISBET, 1973) e foi amplamente reconhecido por naturalistas (McINTOSH, 1999). Clements (1916) cita vários trabalhos (quando não informado, os autores anteriores a 1895 são citações de CLEMENTS, 1916). Por exemplo, King (1685) e Degner (1729) descrevem o processo de renovação da vegetação na Irlanda e Holanda, principalmente em pântanos, brejos e lagos. Clements cita ainda outros trabalhos anteriores que não pôde consultar (citados em DEGNER, 1729). Buffon (1742) discutiu a importância da luz e a importância de arbustos para proteger árvores durante o crescimento, principalmente contra o frio e o vento. Para este autor as espécies dominantes, após se estabelecerem na sombra de outras espécies, as suprimem do local. Bilberg (1749) descreveu um processo sucessional em áreas rochosas, que seriam primeiramente ocupadas por líquens, que posteriormente formariam húmus para crescimento de herbáceas e arbustos.

Ainda de acordo com Clements (1916) foi De Luc (1806) quem primeiramente utilizou o termo “sucessão” para descrever as mudanças na vegetação de turfeira, brejos e lagos na Alemanha. Rennie (1810) analisou ambientes semelhantes e destacou a importância de alguns fatores externos como a presença e a estagnação da água para dirigir o processo sucessional. Dureau de La Malle (1825), um proprietário de terras na França pode observar a sucessão pessoalmente ao longo de anos após o corte de uma floresta. Ele destaca que se não existissem árvores no entorno e se as sementes não fossem trazidas pelo vento, a dormência das sementes no solo ou na água, seria um dos motivos de algumas espécies se estabelecerem numa área. Uma citação deste autor é apresentada por Clements (1916):

The alternance or alternative succession in reproduction of plants, especially when one forces them to live in societies, is a general law of nature, a condition essential to their conservation and development (DUREAU de la MALLE, 1825).

De Candolle (1855) distinguiu o processo de sucessão, que ocorreria nas áreas queimadas ou cortadas, do processo de sucessão sem estes fatores e na visão de Clements ele estaria intuitivamente distinguindo a sucessão primária da secundária. Reissek (1856) descreve os estágios de sucessão nos moldes da teoria de Clements (1916), cada qual com suas espécies arbóreas características e destaca que após a destruição de um estágio, um novo desenvolvimento da vegetação seria iniciado e as pioneiras morreriam tão logo se iniciasse o sombreamento pelas secundárias. Hill (1858) observou que as espécies que aparecem após o fogo ou corte não são as mesmas da vegetação original. Clements (1916) cita ainda os trabalhos de Lund (1835) e Reinhardt (1856) nos cerrados do Brasil, no qual os autores concluíram que os cerrados seriam derivados da floresta devido ao fogo, embora o último autor considerasse o papel do fogo secundário.

Thoreau (1860, citado por SPURR, 1952) também reconheceu as mudanças na vegetação de *Pinus* no estado de New England, EUA, após exploração, nomeando-as de "sucessão". Middendorff (1864) considerou que a presença de espécies dominantes típicas na sucessão de florestas queimadas da Sibéria seria a exceção melhor do que a regra, principalmente devido à interferência humana. Hult (1885, 1887) também cita uma sequência sucessional em florestas da Finlândia nos moldes do que seria a teoria de Clements (1916). A ele Clements (1916) atribui o conceito de clímax e como sendo o primeiro a reconhecer a importância do desenvolvimento da

vegetação, embora Braun-Blanquet (1932) coloque Kerner (1863) como o fundador dos estudos de desenvolvimento da vegetação.

Embora Clements (1916) não tenha feito uma revisão completa, deixando os trabalhos de Thoreau (1860) e outros citados por Miles (1987), tais como Cochon (1846), Dawson (1847) e Douglas (1875, 1889), a revisão apresentada ilustrou bem a visão da época e serviu de base para complementar suas observações antes de organizar a sua teoria de sucessão. Apesar destas observações iniciais, no final do século XVIII a visão de um mundo estático era generalizada e não era muito diferente para vegetação.

A noção de um “balanço da natureza”, termo atribuído a Linnaeus (1749, citado por HIXON et al., 2002) onde as espécies eram reguladas divinamente, de tal maneira que nunca se extinguíam nem se desenvolviam era predominante (NAEEM, 2002). Segundo Cooper (1926) foi provavelmente com o trabalho de Darwin (1859) que a visão de mundo, inclusive no sentido da mudança na vegetação, começou a mudar, ganhando mais adeptos com os trabalhos de E. Warming e H. C. Cowles, na virada para o século XX, descritos a seguir.

### **1.1.3 A influência de H.C. Cowles no período pré-clementsiano**

É normal em qualquer disciplina que seja atribuído a um ou outro autor o papel de “pai” de um determinado conceito, como sucessão, clímax, etc. Mas é amplamente reconhecido atualmente que o trabalho de grande influencia para os ecologistas no início do século 20 foi o livro de Warming (1895, versão em inglês de 1909, reedição em 1977), no qual enfatiza o papel da temperatura, umidade e solo nos processos de mudança da vegetação. Neste livro ele resgata a palavra “ecologia”, desde seu aparecimento inicial no trabalho de Haeckel em 1866, e faz a afirmação da universalidade da mudança na vegetação:

In early times plant societies were looked upon as stable groups, which were in a state of quiescence, complete in their development, and peacefully living side by side. In reality no such relations exist in the plant world. Everywhere and continuously there is going on a struggle between plant societies; each individual society constantly strives to invade the field of others, and each small change in the living conditions immediately produces shiftings and changes in the mutual relations of these groups (WARMING, 1895).

Loefgren (1896, citado por RODRIGUES, 1999) também deu importantes contribuições a aspectos de sucessão baseando-se em estudos de florestas do estado de São Paulo, e embora tenha sido contemporâneo de E. Warming, seu trabalho foi divulgado em um periódico de pouca audiência, não tendo muita influência sobre a comunidade científica da época. Nesse início de século as comunidades de plantas eram estudadas como sendo independentes das comunidades animais, mas Cooper (1926), destaca essa dependência mútua entre ambos e cita outros trabalhos anteriores (ADAMS, 1908; VESTAL, 1914) que também chamaram a atenção para o fato.

Entusiasmado com E. Warming, Cowles (1899) apresentou os resultados de sua tese com sucessão em dunas de areia do lago Michigan, nos Estados Unidos. Ele reconheceu a influência do ambiente físico e biótico na distribuição das plantas e ilustrou através de diversas fotos as várias fases de sucessão pelas quais uma duna passaria. Ele descreveu as mudanças caracterizando que algumas populações precediam outras durante o desenvolvimento da vegetação, mas cada associação de plantas nas dunas podia seguir para várias direções ou caminhos. Além disso, reconheceu que a sucessão podia ser frequentemente retrogressiva a partir de qualquer ponto no tempo e usou o termo rejuvenescimento para caracterizar o retorno de um estágio mais avançado para um inicial. Os seguidores dos estudos de Cowles marcaram uma escola conhecida como “Escola de Chicago” (EGLER, 1951).

Num trabalho seguinte, Cowles (1901) retoma a mesma discussão do trabalho anterior para a vegetação nas vizinhanças de Chicago (EUA) e descreve a retrogressão como parte do processo sucessional. Embora descreva as associações de plantas como entidades discretas, ele diz que a sucessão pode ser lenta ou rápida, direta ou tortuosa. Nesse trabalho ele caracteriza bem o conceito de clímax (ou *culminating type*), o qual constituiria o estágio final da sucessão, mas para ele algumas vezes o “clímax” poderia surgir no início de um processo e num mesmo clima mais de um estágio clímax seria possível. Entretanto ele reconhecia que o clímax era um estágio subjetivo:

The condition of equilibrium is never reached, and when we say that there is an approach to the mesophitic forest, we speak only roughly approximately. As a matter of fact we have a variable approaching of variabel rather than a constant (COWLES, 1901).

Estimulado por Cowles, Whitford (1901) descreveu processos sucessionais em formações, rochosas, florestais, brejosas, dunas, etc., e destacou os fatores históricos como importantes variáveis da sucessão. Nessa época Clements (1904) trouxe para a ecologia o conceito de que a vegetação deveria ser compreendida como um organismo. Posteriormente Cowles (1911) fez uma revisão sobre os fatores que influenciam a sucessão, destacando o que chamou de complexo húmico (água, microorganismos, toxidez, nutrientes, aeração e temperatura do solo), o sombreamento, plantas invasoras e o próprio homem. Ele conclui que dadas todas as combinações possíveis de causas da sucessão seria impossível determinar a direção de um processo e onde ele culminaria.

Gleason (1910) também já iniciava suas próprias observações sobre a sucessão, rejeitando a existência de um clímax único e apresentando uma noção mais moderna de sucessão (as citações abaixo são de McINTOSH, 1975):

It is impossible to state whether there is one definite climax association in each province; it is probable that there are several such associations each characteristic of a limited portion. [...] The presence of a particular flora in the sand is due partly to the selection from the surrounding associations of various species with certain physiological requirements. [...] No two areas of vegetation are exactly similar, either in species, the relative number of individuals of each or their spatial arrangement. [...] The more widely the different areas of an association are separated the greater are the floral discrepancies (GLEASON, 1910).

Após a erupção vulcânica que atingiu a ilha de Krakatoa, entre Java e Sumatra, em agosto de 1883, Campbell (1909) relata que algumas expedições botânicas foram imediatamente programadas. Nas segunda e terceira delas, em 1897 e 1905, foram encontradas 62 e 137 espécies vasculares, respectivamente, números considerados altos, mesmo sem terem alcançado o centro da ilha na terceira expedição. Os principais agentes de dispersão discutidos foram o vento, a água e as aves. Snow (1913) estudou as dunas de Delaware (EUA) após duas visitas com intervalos de 10 anos, concluindo que o tempo foi pequeno, mas notou algumas tendências de mudanças progressivas e retrogressivas na vegetação.

Estudando a sucessão em litoral rochoso, Cooper (1913) descreve o que chamou de subsucessão, que ocorreria nas fendas das rochas. Traz neste trabalho uma das primeiras citações colocando que árvores, inclusive algumas consideradas típicas do clímax, podiam colonizar

juntas com herbáceas e arbustos, nestas fendas. Portanto não existiria uma dependência rigorosa de se preparar o local para estabelecimento de outras populações. Descreveu um processo de sucessão secundária após fogo, mostrando a importância da severidade do fogo em dirigir o processo sucessional e das estruturas de rebrota nas plantas, principalmente árvores que irão dominar o processo, junto com uma rica vegetação arbustiva. Destaca ainda as aves como importantes agentes no processo sucessional de ilhas e apresenta uma breve visão do mosaico que só muitos anos depois seria conceituado:

The result in the forest in general is a mosaic or patchwork, which is in a state of continual change. The forest as a whole remains the same, the changes in various parts balancing the other (Cooper, 1913).

Em outro trabalho Cooper (1916) descreve a sucessão no Monte Robson (EUA) e não encontra um estágio pré-florestal e observa que a floresta clímax da região se estabeleceu muito inicialmente em condições adversas, provavelmente devido à sombra das rochas que fariam o papel das espécies pré-clímax. Também cita que as habilidades de crescimento são características importantes entre as populações, determinando o sucesso de estabelecimento.

Outros autores como Matthews (1914), Weaver (1914) e Fuller (1914) caracterizaram associações discretas de plantas se alternando no tempo durante o processo sucessional, em direção ao clímax. Os dois últimos autores enfatizaram ainda a evaporação/umidade como sendo um dos principais fatores controlando a sucessão. Moore (1916) também descreve os processos sucessionais na mesma tradição dos trabalhos anteriores, mas cita dois aspectos interessantes: plantas com mais eficiente mecanismo de disseminação de sementes ou velocidade de brotação podem ser mais eficientes na sucessão de áreas abertas. Cita ainda que outros fatores como a história da região, a vegetação do entorno, solo e umidade, trazem uma complexidade ao processo sucessional e as interpretações não podem ser meramente extrapoladas de uma localidade para outra. Num dos poucos trabalhos em área tropical na época Bews (1916) descreve os estádios sucessionais no sul da África, mas não consegue definir um só clímax, pois muitas espécies podem ser dominantes e cita a necessidade de mais pesquisas para elucidar a questão.

Podemos sintetizar esta fase, de 1895 a 1916, colocando que os três principais autores que desenvolveram uma visão do que seria a moderna ecologia foram Cowles, Cooper e Gleason. Muitos autores citados anteriormente (como Whitford e Cooper) foram alunos de Cowles,

refletindo em seus trabalhos a sua influência. Pode ser observado que embora ainda existisse uma crença generalizada na existência de associações de plantas funcionando como entidades discretas, se alternando em direção ao clímax, Cooper (1913; 1916) mostrou que uma rigidez nesta alternância de associações não era uma hipótese apropriada e Gleason (1910) não aceitava as associações de forma tão rígida. Alguns deles também não encontraram evidências de um clímax único para cada condição climática (COWLES, 1901, 1911; GLEASON, 1910). Ao contrário, citavam a existência de vários estádios clímax, dominados por diferentes espécies. A seguir é mostrado como F. E. Clements organizou uma teoria geral de sucessão na qual não ignora essas observações iniciais, mas coloca a maioria delas como uma exceção, melhor que a regra.

#### **1.1.4 A teoria de F.E. Clements**

Após percorrer boa parte da paisagem dos Estados Unidos, Clements (1916) organizou a teoria geral de sucessão baseando-se em suas próprias observações e numa revisão de vários estudos sucessionais (Item 1.2 e 1.3 anteriores). Os seguidores deste trabalho marcaram a escola que ficou conhecida como a “Escola de Nebraska” (EGLER, 1951). Os pontos mais discutidos da teoria de Clements são: o conceito da comunidade como um organismo, a existência de associações discretas se alternando deterministicamente, a direcionalidade do processo e o conceito de clímax.

O conceito da comunidade como um organismo foi trazido para a ecologia por Clements (1904) e ele manteve essa hipótese no trabalho de 1916:

The developmental study of vegetation necessarily rests upon the assumption that the unit or climax formation is an organic entity. As an organism the formation arises, grows, matures, and dies (CLEMENTS, 1916).

Um ponto forte do trabalho é a divisão do processo sucessional em: nudação, migração, ecesis, competição, reação e estabilização. Nudação nada mais é que distúrbio, e foram abordadas causas como topografia, erosão, fogo, sedimentação, mudanças climáticas e causas bióticas. Portanto, embora o conhecimento de distúrbios na época fosse muito precário, para uma discussão mais aprofundada, a concepção continua atual. Migração é analisada como o processo de saída e chegada do propágulo numa área. Ele descreveu tipos de propágulos e relacionou a

ordem de chegada com a forma de vida das plantas. Citou agentes de dispersão como o vento, animais, a água e o homem. Relatou a importância da produção de sementes e relacionou com o potencial de invasão, discutindo a viabilidade de sementes, a dormência e a predação. Nada mais atual que a discussão destes aspectos, que só mais recentemente tem voltado à discussão científica, com estudos sobre a limitação de dispersão e o seu papel na imigração e o tempo de chegada das sementes. Todos eles previstos na teoria, como observamos a seguir:

An area surrounded by a community of the successional series will be quickly colonized by immigration from all sides. [...] The toll taken by nut-crackers, jays, and squirrels is so complete that no viable seed has yet been found in hundreds of mature cones examined. [...] The number of seeds is often correlated with size, but the exceptions are too numerous to permit the recognition of a general rule. The periodic variation in the total seed-production is a factor of much importance, especially in trees and shrubs. This is due to the fact that birds and rodents consume practically the entire crop in the case of conifers, oaks, etc., during poor seed-years. The efficient production is high only during good years, and the invasion of such species is largely dependent upon the occurrence of good seed-years. [...] Migrules are carried into an area more or less continually during the course of its development. As a rule, however, species reach the area concerned at different times, the time of appearance depending chiefly upon mobility and distance (CLEMENTS, 1916).

Clements descreve ecesis como o ajuste, adaptação ou estabelecimento da planta no habitat e o esforço de migração seria ineficiente sem ela. Dividiu em três processos: germinação, crescimento e reprodução. Os processos interativos como competição, predação, alelopatia, herbivoria foram pouco explorados, embora Clements tenha devotado algumas páginas a competição, como intimamente relacionada com a ecesis. Reação foi definida como o efeito que a planta ou a comunidade exerce sobre seu habitat, como a mudança no nível de sombreamento, de umidade, matéria orgânica, etc. Ele cita que, em essência, reação exerceria o papel chave da sucessão, sendo responsável pela ordenada progressão em direção ao clímax. Veja a seguir:

The reactions of pioneer stage may be unfavorable to the pioneers themselves, or they may merely produce conditions favorable for new invaders, which succeed gradually in the course of competition, or become dominant and produce a new reaction unfavorable to the pioneers. Naturally, both causes may and often do operate at same time. The general procedure is essentially the same for each successive stage. Ultimately, however, a time comes when the reactions are more favorable to occupants than to invaders, and existing community becomes more or less permanent, constituting a climax or subclimax. In short, a climax vegetation is completely dominant, its reactions being such as to exclude all others species (CLEMENTS, 1916).

Muitos destes aspectos de reação são atuais, embora algumas concepções sejam ultrapassadas, como o fato de uma comunidade clímax excluir as outras espécies. Por outro lado, uma observação que não pode deixar de ser feita aqui é que Clements assume (como excessão) que a sucessão pode ser gradual, o que é uma característica contraditória com outra que marca sua teoria: que ao longo do processo sucessional as associações de plantas se alternariam, sendo que cada uma tornaria o local inapropriado para si e mais apropriado para a próxima. Existem outras passagens no texto que mostram que existem excessões, ou seja, não existe uma regra obrigatória de mudança como já previsto por Cooper (1913).

Most species disappear wholly, though some persist through more than one stage, usually in this case becoming subordinate. Others are reduced to a small or insignificant number of individual, which may persist as relicts for a long time. Plants disappear for one or more of the following reasons: (1) unfavorable conditions due to reactions; (2) competition; (3) unfavorable conditions or actual destruction due to parasites, animals, or man; (4) old age. [...] In the great majority of cases where a species appears out of order, it is due to local variations in the area. The premature development of an entire stage is caused by agencies, which suddenly or rapidly change the habitat in the direction of the reactions. This is particularly true of areas, which are affected in this way by animals or man. The number of stages omitted will depend upon the rate and degree of change. It is not unusual for this telescoping effect to eliminate two or more stages (CLEMENTS, 1916).

As principais justificativas para as excessões, foram denominadas de: sucessão anômala (quando uma sequência é destruída por adição ou subtração de estágios), sucessão imperfeita (quando um estágio não se estabelece e um estágio mais adiantado aparece antes do tempo) e sucessão interpolada (quando se insere um estágio invasor no meio da sucessão). Um outro traço marcante do trabalho foi propor que todo o processo sucessional caminhava em direção a um só estágio clímax. Portanto, além de determinístico o processo seria unidirecional. Mas Clements também admitia divergência, embora achasse que ela seria muito rara. Nesse sentido ele não contrariou a visão de Cowles de que poderiam existir vários estádios clímax, mas a colocou como excessão:

It is obvious that all seres of climax formation converge to the final community. No matter how widely different they may be in the pioneer stages, their development is marked by a steady approach to the highest type of phyad possible in the climatic habitat and to a corresponding water-content (CLEMENTS, 1916).

Graphic representations of the development to a climax often show divergence as well as convergence. This is frequently due to the ability of a particular consociates to develop in one seral area but not in another. [...] Within the same climax formation actual divergence is rare if not impossible (CLEMENTS, 1916).

Estabilização foi definida como o aumento da dominância que culminava no clímax. A dominância seria transitória nos estágios iniciais e intermediários de sucessão, mas no clímax seria a habilidade de produzir uma reação suficiente para controlar a comunidade da entrada de outras espécies.

Every complete sere ends in a climax. This point is reached when the occupation and reaction of a dominant are such as to exclude the invasion of another dominant. It does not prevent the entrance of subordinates, and it is conceivable that a codominant might enter also, though no case of this known. [...] But the most stable association is never in complete equilibrium, nor is it free from disturbed areas in which secondary succession is evident (CLEMENTS, 1916).

Junto com o conceito de organismo, o conceito de clímax de Clements é muito criticado. Entretanto, pode ser notada uma passagem muito sutil de que nenhuma comunidade estaria em completo equilíbrio, justamente devida a distúrbios. Uma característica da grande maioria dos trabalhos de sucessão desde os tempos mais remotos é que eles baseavam-se em cronosequências de tipologias vegetais na paisagem, para montar um quebra cabeça que pudesse descrever como seriam as fases da sucessão, pois não existiam estudos de longo prazo e pouca ou nenhuma evidência direta de como ocorria a sucessão, mas apenas evidências empíricas. Isso foi reconhecido por Clements:

[...] the study of succession so far has been little more than the arrangement in probable sequence of stages contemporaneous in different areas (CLEMENTS, 1916).

O trabalho de Clements mereceu imediato elogio de Tansley (1916), que também teceu algumas críticas, pois não acreditava na generalização de populações preparando o ambiente para outras, baseando-se no trabalho de Cooper (1916) no mesmo ano, onde não existia uma obrigatoriedade na ordem da sucessão. Baseado ainda em sua experiência também criticou a existência de um estágio clímax determinado pelo clima. Gleason (1917) também elogiou o trabalho, embora também apresentasse vários argumentos contra alguns conceitos (veja na sequência). Outra revisão de seu livro foi feita por Cowles (1919) que também teceu elogios à

obra, afirmando que o livro era um compêndio sobre sucessão, que deveria estar na mesa de cada ecologista de plantas e que os originais revistos por Clements nem precisavam ser consultados, tão completa era sua revisão. Mas Cowles também criticou o conceito de organismo, a direcionalidade do processo sucessional e a não consideração da retrogressão como parte do processo.

Entretanto nenhuma das críticas conseguiu impedir a propagação da teoria sucessional organizada por Clements, que perdurou amplamente até meados do século XX. É difícil interpretar o porque de sua teoria ter sido propagada com tanto sucesso, quando existiam visões muito diferentes na sua época. Miles (1987) cita que o sucesso desta teoria deve-se em parte à necessidade inata do Homem em estabelecer ordem nas coisas. O Homem se sente muito mais seguro com objetos classificados e ordenados segundo algum critério. As diversas tentativas de se estabelecer sistemas taxonômicos para o reino vegetal e animal ou um sistema de classificação da vegetação (MOSS, 1910) iam de encontro à proposição de Clements de ordenar a sucessão.

Clements impressionou profissionais ligados a manejo do solo, agricultura e florestas, com a ordenação compreensível da natureza e seu estilo de escrever, distinto e superior para a época, mesmo que inconscientemente, também pode ter contribuído para aceitação de suas idéias (EGLER, 1951). Uma outra interpretação é que Clements publicou livros, enquanto Cowles escreveu pouco, mas produziu pelos menos quatro gerações de alunos (McINTOSH, 1999). Muitos deles, embora contestassem aspectos da teoria de Clements, não lograram um êxito imediato mesmo com diversos artigos em periódicos, mas propagaram suas idéias para o futuro. Provavelmente, como hoje, os livros atingiram um público imediato muito maior que os artigos.

Uma leitura rigorosa de Clements mostra que ele teve uma concepção de sucessão muito mais ampla do que retrata a literatura e que hoje é pouco explorada. Muito do que ele escreveu continua atual, embora hoje ele seja mais citado para ser refutado do que como referencial teórico (McINTOSH, 1999). É plenamente aceitável pelas várias passagens citadas anteriormente em seu próprio trabalho que talvez Clements não fosse tão rigoroso na sua visão de sucessão como faz acreditar a literatura corrente. Ele enxergou e aceitou as excessões, mas ao mesmo tempo devemos admitir que ele sentia necessidade de um mundo mais ordenado, assim como era para a

taxonomia e fitogeografia. Então, se não logrou êxito em “organizar” a sucessão, não pode deixar de ser reconhecido que Clements organizou as idéias iniciais.

### **1.1.5 A hipótese individualística**

Em meados da década de 20 três autores em três continentes propuseram independentemente um conceito semelhante que ficou conhecido como hipótese individualística: Gleason (1917; 1926; 1939) nos Estados Unidos, Lenoble (1926; 1928, citado por WHITTAKER, 1953) na França e Ramensky (1924, citado por WHITTAKER, 1953) na Rússia. Estes dois últimos autores só ficaram conhecidos nos Estados Unidos a partir dos trabalhos de Whittaker (1953; 1956).

Os trabalhos de Clements foram um estímulo para a elaboração da hipótese individualística por Gleason, principalmente para contrapor o conceito de associação como entidade discreta e para argumentar contra o conceito da comunidade como um organismo (McINTOSH, 1975). Uma característica marcante na hipótese individualística é que ela propôs que a composição da comunidade varia continuamente no tempo e no espaço e cada espécie responde individualmente ao ambiente e às relações com outras espécies (WHITTAKER, 1953; 1956). A descontinuidade na vegetação estaria associada a condições especiais:

The individualistic concept postulates a continuous variation in space and time. [...] If vegetation varies continuously in space, how can we explain the abrupt transitions from community to another, which are so conspicuous a feature of natural vegetation in many regions? [...] Some abrupt changes in environmental are due to physical conditions, notably the soil, which may change notably within a short distance (GLEASON, 1939).

Essa continuidade na distribuição das plantas já revelava para Gleason (1939), assim como para Cooper (1913) alguns aspectos do conceito de mosaico, formulado por Watt (1947):

Nevertheless, it is difficult or impossible to find in any community two quadrats, which are precisely similar. The community is a complex or mosaic of slight irregularities, all of which blend into an entirely of apparent homogeneity (GLEASON, 1939).

Basicamente os fatores envolvidos na formação das comunidades seriam a imigração, o ambiente e as interrelações com outras espécies:

It (the migration) brings the organisms into variout places and to varying distances, but only those organisms wich have reached a favorable environment are able to continue their life. Into this favorable environment other species also immigrate, and from all of the arrivals the environment selects those species, which may live and doom the others (GLEASON, 1939).

Mas o conceito individualístico também foi estendido para a sucessão e Gleason (1927) teve um estímulo ímpar para checar todos os aspectos da teoria de Clements com suas próprias observações (McINTOSH, 1975). Suas idéias se harmonizavam mais com Cooper e Cowles defendendo que a sucessão seria mais dependente dos indivíduos e de fatores de oportunidade, com resultados imprevisíveis. Por exemplo:

One association merges gradually into the next whitout any aparent transition (GLEASON, 1926). Succession is an extraordinary mobile phenomenon, whose processes are not to be stated as fixed laws, but only as general principes of exceedingly broad nature, and whose results need not, and frequently do not, ensue in any definitely predictable way (GLEASON, 1927). The vegetation of every spot of ground is therefore also continually in a state of flux, showing constant variations in the kinds of species present, in the number of individuals of each, and in the vigor and reproductive capacity of the plants (GLEASON, 1939).

Gleason (1927) também enfatizou o papel dos distúrbios e em 1939 antecipou a importância da limitação da dispersão, duas das mais debatidas hipóteses dos últimos 25 anos que explicam os padrões de distribuição de espécies:

Even physiographic or biotic process may undergo unexpected changes of such magnitude that they seriously affect the vegetation and influence the trend of its succession. [...] Succession is further complicated by the fact that two causes of vegetation change diametrically opposite in their effects may be in action simultaneously. [...] Stability of all vegetational causes never exists: physiographic changes never cease; climatic changes are probably always in operation; migration of plants is constant, although for some species it waits on further environmental change (GLEASON, 1927). The relatively rare appearence of a new species for the same cause, is due primarily to the time-factor involved in plant migration (GLEASON, 1939).

Um livro texto que apareceu nessa época e que apresentou uma visão mais contrastante com Clements (1916) foi o de Elton (1930) que defendia a não existência de um “balanço da natureza”, mas também foi largamente ignorado pelos ecologistas de plantas:

“The balance of nature does not exist, and perhaps never has existed. The numbers of wild animals are constantly varying to a greater or less extent, and

the variations are usually irregular in period and always irregular in amplitude. Each variation in the numbers of one species causes direct and indirect repercussions on the numbers of the others, and since many of the latter are themselves independently varying in numbers, the resultant confusion is remarkable” (ELTON, 1930).

Braun-Blanquet (1932), num outro livro texto, atribuiu o conceito de organismo e o determinismo da sucessão a um vôo da imaginação de Clements. No entanto, os paradigmas predominantes até meados da década de 50 foram embasados em Clements (1916), com Gleason largamente ignorado. A maioria dos trabalhos eram pró-Clements e as observações divergentes, como sempre, eram as excessões dentro de seu modelo geral.

Alguns dos trabalhos que ilustram a visão após 1916 são apresentados na sequência. Por exemplo, McLean (1919) apresentou um dos primeiros trabalhos de ecologia na mata atlântica brasileira, tecendo comentários (dedutivos e sem evidências, como ele mesmo afirma), sobre as florestas dos vales na Serra do Mar do Rio de Janeiro como sendo o clímax da região e as florestas montanas como sendo um estágio anterior. Mas Mclean (1919) não explorou o conceito de clímax da época de que deveria existir uma espécie dominante e provavelmente se o tivesse feito encontraria os mesmos resultados que a maioria daqueles que trabalharam com a floresta tropical. Um ponto de destaque é que ele faz referência ao fato de que algumas espécies não se regeneram em grandes aberturas, mas só em aberturas temporárias formadas pelas quedas de alguns indivíduos maiores. Isso pode ter sido um marco na concepção de dinâmica de clareiras, embora seja um trabalho relativamente pouco referenciado.

Cain (1928) mostra a influência da drenagem de áreas agrícolas na sucessão de áreas naturais próximas, mas seu modelo sucessional segue basicamente a visão de Clements. Cooper (1928) não encontrou mudança significativa nas espécies durante uma sucessão primária de 17 anos, no qual deu sequência a um trabalho anterior (Cooper, 1913), mas encontrou na sucessão secundária após incêndio. Adamson (1931) apresenta um detalhado estudo de sucessão de uma vegetação montanhosa herbácea na África do Sul, antes e dois anos e meio após incêndio. Faz uma análise de acordo com as formas de vida de Raunkier e encontra um padrão de mudança, mas não encontrou um padrão ao nível de espécie, concluindo que não existe uma universalidade na alternância de populações e que dependendo das condições ambientais determinadas espécies poderiam alcançar a dominância.

Kenoyer (1929) cita pelo menos 17 espécies como dominantes de clímax na floresta tropical do Panamá. Cita inclusive uma espécie de *Bombacopsis* que persistia do estágio pioneiro ao estágio clímax. Estudando a floresta tropical primária na Guiana Inglesa Davis; Richards (1934) encontraram cinco comunidades dominantes, limitadas pelo tipo de solo e definiram todas elas como estando em um estado clímax.

Phillips (1935) apresentou uma excelente revisão à época sobre os conceitos mais debatidos em sucessão. Ele revisou os principais críticos de Clements como Cowles, Cooper, Gleason e Tansley, e inclui a visão de vários autores que na década de 20 admitiam uma teoria do “policlímax”. Ele levou todos eles para o campo das excessões como já havia feito Clements (1916) e fez fortes contra argumentos, principalmente à visão de Gleason (1917; 1926; 1927). Ele manteve a mesma visão de Clements sobre a comunidade como um organismo, a direcionalidade da sucessão e o clímax, mas apresentou uma visão mais ponderada reiterando que o clímax não seria estático, mas em equilíbrio dinâmico e que podia haver um mosaico de tipos de clímax em função do tipo de solo.

A ênfase clementsiana do trabalho de Phillips (1935) foi tanta que serviu de estímulo para que Tansley (1935) voltasse a tratar de sucessão, no seu trabalho clássico em que definiu o conceito de “ecossistema”. Tansley criticou a visão monoclímax de Clements, segundo o qual, num determinado clima, os estágios serais sempre culminariam numa mesma comunidade estável e imutável até a ocorrência de outro distúrbio, que removesse a vegetação. Para Tansley, vários tipos de comunidades poderiam ocorrer sob um mesmo clima.

Num trabalho posterior Clements (1936) reviu parte de sua teoria sucessional, se preocupando mais em discutir as excessões sobre clímax que apareceram desde seu trabalho original de 1916 e ressaltou que a sua definição de clímax continuava completa e suficientemente detalhada. Ele ainda faz uma apologia ao trabalho de Phillips (1935) que numa ampla revisão defendeu seu conceito de clímax e de organismo, mas ignorou Cowles, Cooper e Gleason. Isso é um fato estranho, principalmente em relação à radical visão de Gleason em relação a sua teoria. Gleason (1939) também teve a oportunidade de apresentar uma revisão de sua hipótese individualística, mantendo a base de seus conceitos apresentados em 1917, 1926 e 1927, mas encontrando mais argumentos a favor de sua hipótese.

Uma especulação válida sobre duas visões tão radicalmente opostas de sucessão, entre Clements e Gleason, é apresentada por McIntosh (1975), que cita as áreas onde eles formaram suas carreiras como influentes nas suas visões. Clements iniciou-se nos campos de Nebraska onde a vegetação seria mais homogênea, enquanto Gleason iniciou-se na área de contato de pradarias e florestas em Illinois, muito mais heterogêneas. Apesar da experiência de ambos com várias vegetações, o autor perguntou se existiria um fenômeno que imprime essa experiência inicial na memória do ecólogo? E cita Richardson (1980) que também acredita que os ecólogos seriam modelados pelo ambiente que estudam.

Segundo El-Hani (2000) é comum, numa abordagem do organismo, a atenção recair sobre as entradas (*inputs*) e saídas (*outputs*) de um dado sistema (como a tradicional abordagem dada por Odum, 1988), sendo a estrutura interna tratada como uma “caixa preta”. Embora isso não tenha sido ainda explorado por nenhum autor, é possível que isso também tenha ocorrido com Clements e Gleason. O primeiro era fitogeógrafo e preocupado com a classificação e ordenação da natureza. Centrou-se mais no todo e principalmente nas espécies dominantes. Já Gleason era botânico e via com muito mais detalhes o “interior da caixa-preta”.

### **1.1.6 O conceito de contínuo**

Nos anos 50, algumas referências já nitidamente criticavam o modelo sucessional proposto por Clements e Egler (1951) fez provavelmente a mais sintética delas:

On the other hand, we have Clements the uncompromising idealist, the speculative philosopher, driven by some demon to set up a meticulously orderly system of nature, as neatly organized and arranged as the components of Dante's Inferno (EGLER, 1951).

Entretanto, um novo paradigma e um marco para o resgate da hipótese individualística foram os trabalhos que estabeleceram o conceito de contínuo na distribuição das espécies (CURTIS; McINTOSH, 1951; WHITTAKER, 1951; 1953; 1956). R. H. Whittaker concluiu sua tese em 1948 e concebeu a vegetação como distribuída de maneira contínua em relação a um gradiente e não como uma entidade discreta. Antes mesmo da divulgação deste trabalho, independentemente Curtis; McIntosh (1951) também apresentaram resultados na mesma direção de Whittaker (1953; 1956). Sua visão pode ser sintetizada num trabalho mais recente:

The broad overlap and scattered centres of species populations along a gradient imply that most communities intergrade continuously along environmental gradients, rather than forming distinct, clearly separated zones (WHITTAKER, 1975).

Ainda nesta mesma época Egler (1954) apresentou um modelo sucessional de substituição florística que era uma adequação ao modelo clementsiano, mas seu modelo de composição florística inicial era um refinamento para as hipóteses alternativas ao modelo clementsiano. Mostrava que a futura comunidade seria principalmente determinada pelas espécies que chegassem primeiro na área, enfatizando a dispersão e as condições iniciais, numa visão muito mais próxima a Gleason.

Muitos resultados passaram a suportar a hipótese individualística e o conceito de contínuo alterou a percepção de muitos ecólogos sobre a vegetação (AUSTIN, 1985). Todas as análises conduzidas posteriormente mostravam uma distribuição contínua das plantas ao longo dos gradientes (CALLAWAY, 1997), embora os métodos de ordenação frequentemente utilizados nessas análises também tenham sido questionados quanto a sua eficácia (AUSTIN, 1985). Estudos recentes de ordenação através de técnicas mais refinadas de correspondência canônica enfatizam a importância dos fatores abióticos em estruturar comunidades ou populações de plantas, mas também mostram que as espécies se distribuem continuamente nos gradientes, variando essencialmente em abundância (OLIVEIRA-FILHO et al., 1994; OLIVEIRA-FILHO et al., 1998; OLIVEIRA-FILHO et al., 2001; ESPÍRITO SANTO et al., 2002; DALANESI et al., 2004). Isso enfatiza que a formação de comunidades discretas pode ser menos importante que a distribuição contínua. Mesmo numa escala fitogeográfica, como a que ocorre entre as diferentes formações florestais do sudeste do Brasil (floresta ombrófila e floresta semidecídua), o padrão de distribuição das espécies é melhor interpretado do ponto de vista do contínuo do que de formações discretas (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Tal continuidade de distribuição inclusive torna possível a classificação de florestas tropicais fora dos trópicos, como é o caso da floresta subtropical atlântica em Santa Catarina (NEGRELLE, 2002).

Uma visão mais extrema da ecologia argumenta que a existência do contínuo na distribuição das plantas ao longo de gradientes contrapõe a existência de comunidades como unidades naturais de populações co-evoluídas formando uma unidade reconhecível (AUSTIN, 1985; CALLAWAY, 1997). Antes de entrar neste debate é preciso esclarecer que muitos autores

têm uma visão errônea dos trabalhos de Gleason (1917; 1926; 1927; 1939) acreditando que a hipótese individualística implicava em anarquia e desordem e que as espécies não apresentavam qualquer relação entre si e se reuniam por pura obra do acaso (McINTOSH, 1998). Isso cria uma falsa dicotomia, pois, embora Gleason tenha enfatizado pouco o papel das interações, ele não descartou esse papel. Essa leitura errada acaba por misturar a hipótese individualística com uma visão mais extrema da ecologia, que utiliza modelos nulos, onde o resultado da observação não difere do esperado numa simulação aleatória (NICHOLSON; McINTOSH, 2002).

Embora Gleason não tenha sido radical em suas hipóteses e Clements também aceitasse as excessões é certo que a radicalização do debate, entre um conceito de comunidade como um organismo, onde associações de plantas se alternam deterministicamente em direção a um clímax imutável, e a visão de completa ausência de interação entre espécies, não é adequada. Nenhum dos extremos tem produzido modelos e mecanismos sucessionais capazes de explicar observações de campo (FINEGAN, 1984). Assim, este trabalho não se detém sobre nenhuma visão mais extrema e é explícito que uma reformulação de conceitos e uma visão intermediária são necessárias para descrever os fenômenos de mudança na vegetação. Como colocado por El-Hani (2000) não se trata de ficar “em cima do muro”, mas de “derrubar o muro”. Para isso, três questões são inicialmente colocadas.

Primeiro, a existência de um contínuo é um padrão que não identifica os processos que o determinaram. Assim, a hipótese individualística e a distribuição contínua das plantas não excluem a possibilidade de que as relações interespecíficas dentro de uma comunidade (p.e., competição e herbivoria) também afetem a distribuição das plantas ao longo de gradientes (CALLAWAY, 1997). Os mais atuais estudos mostram que existem muitas explicações possíveis para a coexistência de espécies (HUBBELL; FOSTER, 1990), variando a escala espacial e temporal em que cada uma é mais importante (CALEY; SCHLUTER, 1997; ZOBEL, 1997; HUSTON, 1999; LOREAU, 2000; TURNBULL et al., 2000; FOSTER; TILMAN, 2003; MOUQUET et al., 2003).

Segundo, que as comunidades de plantas podem ser entidades reais (VAN der MAAREL, 1996), sem que necessariamente apresentem limites discretos (CALLAWAY, 1997). Processos ecológicos exibem propriedades fractais, com detalhes em todos os níveis hierárquicos ou escalas

espaciais, ou seja, não existe uma escala correta de observação (PALMER, 1988; SUGIHARA; MAY, 1990; LEVIN 1992; SoLé; MANRUBIA, 1995; LI, 2000; SOUZA; BUCKERIDGE, 2004). Assim, comunidade pode ser definida como o conjunto de organismos vivos, presentes dentro de uma unidade espaço-tempo, de qualquer magnitude (PALMER; WHITE, 1994).

A maioria dos principais textos em ecologia, incluindo entre eles Odum (1988), um dos textos mais clássicos dentro da visão holística da ecologia, define comunidade nesse sentido, podendo o critério ser arbitrário, puramente operacional e dependente dos objetivos do pesquisador (PALMER; WHITE, 1994). A definição de comunidade é irrelevante para um debate mais fundamental que é a existência de interações entre populações (BEGON, 1996), a definição dos mecanismos que permitem a coexistência de espécies, a determinação do nível de perturbação suportado pelas populações e quão grande deve ser uma área para viabilizar a conservação destas populações.

Terceiro, que tanto a hipótese individualística como a hipótese de comunidades como entidades discretas já foram falseadas (SHIPLEY; KEDDY, 1987), podendo ser ambas, visões simplificadas e distorcidas da complexidade dos fenômenos ecológicos (LEVINS; LEWONTIN, 1985).

### **1.1.7 O conceito de mosaico**

Quase que simultaneamente ao contínuo surgiu o conceito de comunidades como um mosaico de unidades sucessionais de diferentes idades (AUBREVILLE, 1938; WATT, 1947). Trabalhando nas florestas africanas Aubréville (1938) testou se as espécies do dossel teriam regeneração que garantisse a sua permanência, mas estudos posteriores mostraram que as espécies escolhidas para testar a hipótese eram pioneiras grandes, que dificilmente se regeneram sob o dossel (SWAINE; HALL, 1988). Apesar disso, suas conclusões proporcionaram uma bela caracterização de uma floresta tropical. Ele descreveu que, embora existam muitas espécies, poucas são muito abundantes e essa abundância varia no espaço e no tempo, ora mais alta, ora mais baixa. A colonização de áreas abertas, como clareiras, dependeria da distância e habilidade de dispersão, sazonalidade e abundância da produção de sementes, agentes de dispersão, predação, competição e adaptação ao regime de luz.

Embora Aubréville (1938) não mencione um ciclo de mudança, faz menção à mudança de dominância num mesmo local com o tempo, das árvores do presente às árvores do futuro, conceito que seria utilizado por Oldeman (1983) para formular a teoria da silvigênese, no qual divide o mosaico em três fases: conjunto de árvores do passado, do presente e do futuro. Essa teoria por sua vez também é estritamente relacionada com a teoria de mosaico de Watt (1947), que embasou os estudos de dinâmica de clareiras (WHITMORE, 1975; BROKAW, 1985).

O conceito de mosaico, já anteriormente previsto por Cooper (1913), foi formulado por Watt (1947) pela necessidade de descrever alguma unidade maior que o indivíduo e menor que a comunidade, que seria a unidade sucessional ou “patch” ou ecounidade no senso de Oldeman (1983). Estas ecounidades poderiam estar em uma das seguintes fases: abertura da clareira, construção, madura e senescência, ocorrendo uma ao lado da outra e que juntas constituiriam o mosaico. Posteriormente este conceito de mosaico também foi destacado por Whitmore (1975) que estabeleceu os ciclos de regeneração na dinâmica de clareiras (fase de clareira, construção e madura); e por Borman; Likens (1979) que dividiram o processo em reorganização, agradação, transição e estado estável.

A teoria de mosaico tornou-se um paradigma na ecologia, capturando a ligação entre padrão da vegetação na paisagem e processo sucessional (GILLSON, 2004). A unidade sucessional ou ecounidade ficou definida como uma unidade discreta diferindo da unidade vizinha por algum critério natural (WIENS, 1976), podendo ser caracterizada por seu tamanho, forma, complexidade estrutural, vizinhança, etc. (WU; LOUCKS, 1995), com ênfase no papel dos distúrbios naturais nessa dinâmica (WHITE; JENTSCH, 2001; JENTSCH et al., 2002). Em linhas gerais, a teoria de mosaico permite supôr um estado estável na comunidade, pois embora algumas ecounidades estivessem numa fase de construção ou reorganização, elas seriam compensadas pela presença de ecounidades mais maduras. Entretanto, essa também foi a visão de Phillips (1935) que admitia um mosaico de tipos de clímax em equilíbrio dinâmico e por Clements, embora de um modo muito menos elaborado, em seu trabalho de 1938:

[...] each climax consists not merely of the stable portions that represent its original mass but also of all successional areas, regardless of the kind or stage of development (WEAVER; CLEMENTS, 1938, citados por McINTOSH, 1981).

Nesta revisão não pode ser deixado de observar que esta conceituação inicial de ecounidade como uma entidade discreta no espaço remete ao conceito de associação de Clements (1916), embora não tenha sido encontrado nenhum trabalho criticando este fato. Isso é importante para mostrar que são dadas algumas voltas para chegar à conclusão de que a teoria clementsiana também fornece significativas contribuições à ecologia moderna, de uma maneira menos elaborada, além de seu papel meramente histórico.

A teoria do mosaico foi aplicada na biologia da conservação, mostrando que áreas naturais precisariam ser suficientemente grandes para abranger todas as ecounidades do mosaico e suportar naturalmente os distúrbios (WRIGHT, 1974; PICKETT; THOMPSON, 1978), embora nenhum tamanho de paisagem possa ser grande o suficiente para escapar de uma dramática mudança devido a um distúrbio raro ou de muito longo prazo (TURNER et al., 1993). Assim, ficou claro que o conceito também era altamente dependente da escala, pois leva à questão de quão grande uma área precisa ser para abranger uma apropriada distribuição estatística de ecounidades de um mosaico (McINTOSH, 1981).

Para algumas comunidades essa distribuição tem se ajustado ao modelo log-normal (PAINE; LEVIN, 1981). Nas florestas tropicais maduras, apenas uma pequena parte do mosaico, entre 5 e 10%, encontra-se na fase de clareira (HARTSHORN, 1978; UHL; MURPHY, 1981) e cerca de 18% na fase de construção (UHL; MURPHY, 1981). A maior parte das aberturas de clareiras nas florestas tropicais são de até 100 m<sup>2</sup> (BROKAW, 1982), embora distúrbios extremos possam fazer aberturas de dezenas de hectares (Vandermeer et al., 1995).

No entanto, uma das falhas na teoria do mosaico estava na tentativa de delimitar a ecounidade, não podendo ser concebidas como simples entidades discretas, internamente homogêneas. Há necessidade de se considerar tanto a variabilidade interna dentro da ecounidade (WHITMORE, 1978; HARTSHORN, 1978; BAZZAZ; PICKETT, 1980; ORIAN, 1982) como a sobreposição delas ao longo do tempo, que é um fenômeno complexo e muito comum em muitas comunidades (WU; LEVIN, 1994). Além disso, há necessidade de distinguir processos ocorrendo dentro e entre ecounidades, que são influenciados diferentemente por distúrbios de diferentes escalas (SOUZA, 1984; TURNER et al., 1993; WILSON, 1994; COLLINS; GLENN, 1997; ROXBURGH et al., 2004).

Um novo paradigma proposto para a teoria do mosaico foi combiná-lo com a teoria hierárquica surgindo a teoria hierárquica de mosaico, que resultou na ligação entre padrão, processo e escala em ecologia (WU; LOUCKS, 1995). Isso foi necessário pelo fato de que os ecossistemas são considerados estruturalmente complexos e compostos de muitos sub-sistemas, que por sua vez se compõe de outros sub-sistemas, num ambiente heterogêneo no tempo e no espaço (WU; LOUCKS, 1995; GILLSON, 2004). Em cada nível hierárquico do ecossistema diferentes processos podem ser mais ou menos importantes e processos atuando em diferentes escalas também interagem para estruturar a comunidade (TILMAN, 1997; LOREAU; MOUQUET, 1999; JACQUEMYN et al., 2001; FOSTER; TILMAN, 2003; MOUQUET et al., 2004). Em contraste com a definição de mosaico composto por entidades discretas a nova formulação da teoria de mosaico num nível hierárquico tem se mostrado mais realística ao considerar a sobreposição de unidades de diferentes tamanhos e idades no tempo e no espaço (WU; LOUCKS, 1995).

### **1.1.8 Conceito da comunidade como um organismo**

Uma breve consideração sobre o conceito de organismo é útil na discussão, pois o trabalho de Clements é muito fundamentado nessa definição. Para Clements a comunidade seria um organismo, com capacidade de se reproduzir, repetindo com fidelidade os estágios de sucessão. Esse conceito foi imediatamente criticado por Cowles (1919) e outros como Cooper (1926), que aceitava a comparação da vegetação com o organismo no sentido figurativo, mas como uma pedra fundamental da teoria sucessional, seu uso não seria justificado. Gleason (1917) criticou o conceito por acreditar que o fenômeno da vegetação dependia do fenômeno do indivíduo, pressupondo que cada espécie respondia individualisticamente ao ambiente. Tansley (1920, 1935) acreditava que algumas características da comunidade, como a capacidade de se regenerar, permitiam a analogia com um “*quasi-organism*”.

Na visão da comunidade como um organismo as espécies responderiam de maneira integrada às mudanças ambientais. Dados paleoecológicos a partir da década de 60 mostraram que as espécies migravam diferentemente em resposta a mudanças climáticas, como os avanços de geleiras, se reagrupando de diferentes maneiras após retrocesso das mesmas (DAVIS, 1969). Estudos palinológicos diversos, citados em Salgado-Labouriau (1994), mostram que a

composição de vários tipos de florestas foi diferente em cada interglacial na América do Norte. Mesmo nos últimos 12.000 anos a composição das florestas decíduais e de coníferas variou à medida que cada espécie chegava e se estabelecia numa região, sendo que o sentido de movimento e a velocidade de migração são diferentes e independentes das outras espécies arbóreas. Diversas situações permitem supôr que o mesmo tenha acontecido nas florestas da América do Sul e outras zonas tropicais. Esses resultados também dão suporte à hipótese individualística (McINTOSH, 1998) e sob nenhuma circunstância uma associação de plantas migra e se reproduz como uma unidade. Em cada lugar no tempo e no espaço ela é única (GLEASON, 1939).

Em meados do século XX Margalef (1963) e Odum (1969) exploraram muito o conceito através da teoria de sistemas de que o todo é maior que a soma de suas partes, implicando que o todo exibe atributos ou propriedades emergentes que não existem nas partes isoladamente. Entretanto, alguns autores (p.e., MILES, 1987) entendem que os processos da comunidade podem ser explicados por processos populacionais. De maneira prática, metafórica ou não, as palavras “cicatrização” ou “regeneração” são amplamente usadas para designar o fechamento de clareiras. Aceitar a existência de comportamentos emergentes, como diversidade, estabilidade e autoregulação é essencial para o conhecimento das comunidades vegetais, muito mais do que o estudo do conjunto das populações como objetos teoricamente desconectados (KIRCHNER, 2003), embora isso não indique que esteja sendo aceita uma concepção de organismo.

Mais recentemente uma visão ainda mais ampla surgiu, defendendo que a biosfera possui um sistema adaptativo para manter a homeostase da Terra (CHARLSON et al., 1987; LOVELOCK, 1986, 1990; LENTON; LOVELOCK, 2000; mas veja KIRCHNER, 1989, 2003, para uma crítica). A visão holística do organismo na ecologia devotou respeito ético, moral e religioso à natureza, e isso pode inclusive ter influenciado sua aceitação incontestável até meados do século XX, mas não é um conceito sujeito a análise científica (McINTOSH, 1998), ou seja, não é falseável (KIRCHNER, 1989; 2003). Segundo Kirchner (1989) a metáfora de que a Terra é um ser vivo é um dos principais erros desta visão holística, que ainda hoje leva a uma má interpretação da teoria, na medida que confunde afirmações poéticas com proposições científicas. Entretanto não deve ser descartado que Lovelock e colaboradores tem mudado a argumentação e estão cada vez mais embasados de argumentos científicos (TAVARES, 2002). Uma metáfora é

uma ferramenta poderosa, mas algumas vezes uma maneira perigosa de indicar a relação entre diferentes coisas (McINTOSH, 1998). Segundo Orlóci (2000), a analogia do organismo é desnecessária para mostrar que as comunidades são complexas e organizadas.

### **1.1.9 Whittaker e a reformulação do conceito de clímax**

A seguinte frase crítica resume o conceito de clímax de F. E. Clements:

The climax, and God, have certain things in common for certain botanical atheist (EGLER, 1947).

Passar da teoria monoclímax de Clements (1916) ao policlímax (COWLES, 1901; TANSLEY, 1935) ou mosaico de clímax em equilíbrio dinâmico (PHILLIPS, 1935; WEAVER; CLEMENTS, 1938; e dezenas de outros autores europeus citados por WHITTAKER, 1953) foi um grande avanço, pois não era possível suportar como hipótese que sob uma mesma condição climática existiria um clímax onde uma espécie dominante regularia a entrada de outras espécies na comunidade.

A mudança mais significativa deste conceito, sem dúvida, surgiu com o trabalho de Whittaker (1953). Sua base teórica incluiu uma rica literatura europeia (principalmente em russo e alemão), com visões modernas da ecologia, no que diz respeito à sucessão, hipótese individualística e clímax, muito pouco consideradas nos trabalhos de língua inglesa, provavelmente devido ao difícil acesso ou limite de alcance destes trabalhos.

Ele mostrou a existência, até os anos 50, de mais de 30 diferentes termos para clímax e seus derivados, gerando uma confusão que levou Egler (1947) a sugerir o abandono do termo e posteriormente ele próprio a sugerir sua substituição por estado estável, termo primeiramente aplicado por ecólogos russos. Margalef (1963) e Odum (1971) também sugeriram a substituição do termo para “maduro”.

A conceituação de Whittaker (1953) evoluiu por admitir que uma comunidade poderia alcançar o estado estável em termos de formas de crescimento, diversidade, produtividade, etc., mas nunca em termos populacionais, pois as populações nunca são as mesmas e estão em contínua mudança, formando um mosaico na área. Mais do que isso, sua revisão cita trabalhos

em língua alemã que já na década de 20 interpretavam clímax como um estado estável representado pela máxima produtividade que uma dada condição ambiental poderia suportar.

Uma análise mais detalhada foi apresentada por MacArthur (1955) onde desenvolveu a idéia de que comunidades mais complexas, com mais espécies, apresentam mais níveis tróficos e por isso, seriam mais estáveis, embora as populações flutuassem. Elton (1958) também apresentou um argumento teórico para afirmar que os modelos populacionais oscilam muito mais que modelos mais complexos, como comunidades. Até meados da década de 70 a relação direta entre diversidade e estabilidade era um conceito amplamente aceito, mostrando que quanto maior a diversidade maior a estabilidade. Mas, o trabalho de May (1973), no qual construiu uma comunidade de forma aleatoria, desafiou essa relação propondo um modelo inverso que criou um paradigma na ecologia.

A definição de estabilidade de May (1973) foi essencialmente uma definição que enfatizou as populações: a probabilidade de que cada espécie na comunidade retorne ao equilíbrio após distúrbio. Pimm (1979) também definiu estabilidade enfatizando as populações: a capacidade de a espécie persistir frente a distúrbios. O problema com ambas as definições é a ênfase populacional ou esperar que todas as espécies respondam aos distúrbios da mesma maneira (MIKKESON, 1997). May (1973) não ignorou esse fato e reconheceu que a estabilidade no nível populacional é diferente da estabilidade ao nível de comunidade. Mesmo no nível populacional, uma crítica ao modelo de May (1973) é que ele usou um perfeito balanço entre interações positivas e negativas na comunidade, levando a um valor médio igual a zero, fato que tendenciou o modelo (JANSEN; KOKKORIS, 2003). Hoje, May (2000) reconhece a limitação da simulação, a partir das evidências do mundo real.

Modelos e análises mais recentes (LEHMAN; TILMAN, 2000; WILMERS et al., 2002) mostram que uma maior diversidade leva a uma maior estabilidade da comunidade, e por outro lado, a uma menor estabilidade das populações, o que confirma as previsões de MacArthur (1955) e Elton (1958) no nível de comunidade e de May (1973) e Pimm (1979) no nível populacional, unificando o debate ao menos parcialmente. Nessa visão, Huston (1979) construiu a hipótese do equilíbrio dinâmico, onde mostra que nem distúrbio, nem predação e nem competição sozinhos determinam o nível de diversidade de uma comunidade. A diversidade neste

sentido é melhor compreendida pelas periódicas reduções nas populações ou baixas taxas de deslocamento competitivo permitindo a estabilidade da diversidade através do tempo.

Muitos trabalhos apontam que em comunidades com maior diversidade, mais espécies ou mais grupos funcionais estão disponíveis para substituir aquelas que forem mais afetadas pelos distúrbios, aumentando assim a capacidade de resposta da comunidade (TILMAN; DOWNING, 1994; McCANN, 2000). Isso leva a uma menor variabilidade na flutuação de variáveis da comunidade (McNAUGHTON, 1977; KING; PIMM, 1983; NAEEM; LI, 1997; TILMAN, 1999; YACHI; LOUREAU, 1999), enquanto que o contrário pode levar a uma maior variação (SANKARAN; McNAUGHTON, 1999). Esse aparente paradoxo, de que as populações não são estáveis, mas que a soma das populações leva a uma estabilidade é interpretável pela mudança compensatória na abundância de cada uma delas (McNAUGHTON, 1977; TILMAN, 1996; SYMSTAD et al., 2003).

Entretanto, um fator adicional complica essa interpretação, pois Doak et al. (1998) citam que o grande número de variáveis aleatórias existentes na comunidade também pode minimizar a variabilidade da flutuação e levar à estabilidade (para uma réplica veja TILMAN et al., 1998; LHOMME; WINKEL, 2002).

Nesse debate é essencial conceituar corretamente estabilidade e suas propriedades, bem como a definição do que se quer descrever (populações ou comunidades?), da variável de interesse (composição florística, diversidade, densidade ou biomassa?), a escala espacial, temporal e os distúrbios envolvidos (GRIMM; WISSEL, 1997; MIKKESON, 1997).

#### **1.1.10 Conceito de estabilidade**

Assim como foi na conceituação de clímax, o debate em torno da estabilidade nos leva a uma situação onde existem mais de 160 definições e 70 diferentes conceitos de estabilidade de tal maneira que acreditar que é possível abandonar esse termo seria ingenuidade (GRIMM; WISSEL, 1997). Dentro da proposta de uma teoria unificadora, foi seguida a recomendação de Grimm; Wissel (1997) e pôde ser observado que suas principais conclusões remetem aos conceitos propostos por Pimm (1984). A partir daí foram definidos os conceitos de estabilidade e três de suas propriedades principais - variabilidade, resiliência e resistência – e apresentados

modelos que se propõe a medir estas variáveis. Além disso, é apresentada uma discussão sobre múltiplos estados estáveis ou de equilíbrio.

Pode ser dito que um sistema é estável numa determinada escala quando a variabilidade de seus parâmetros ao longo do tempo é significativamente representada por uma linha horizontal. Entretanto, como nenhum sistema biológico é absolutamente constante (LUDWIG et al., 1997; MICHELI et al., 1999; COTTINGHAM et al., 2001), deve ser admitida uma amplitude de oscilação da variável ao redor da medida central (FORMAN; GODRON, 1986). Então, estabilidade é um estado de referência que pode ser também denominado o domínio de atração, no qual a comunidade oscila, flutua e para o qual uma variável tende a retornar após sair do domínio.

Embora estabilidade seja um estado de referência (ou domínio de atração), pode ser medida a variabilidade da oscilação ou flutuação da variável dentro deste estado e isso é essencialmente um conceito estatístico, que pode ser traduzido por uma medida de dispersão, como o coeficiente de variação CV (PIMM, 1984; WILMERS et al., 2002). Quanto maior o CV, mais largo é o domínio de atração e menor a estabilidade. Lehman; Tilman (2000) sugerem que para se ter uma relação diretamente proporcional deve ser usado o recíproco do coeficiente de variação (a média dividida pelo desvio padrão). A essa medida de variabilidade eles dão o nome de estabilidade temporal e assim, quanto maior o valor obtido, maior a estabilidade temporal.

Embora essa medida seja simples, ela é aplicada a populações de espécies e para representar a estabilidade de toda a comunidade Lehman; Tilman (2000) sugerem incluir uma medida de interação entre espécies, num modelo mais complexo:

$$S_T(n) = \frac{\sum_i \bar{B}_i(n)}{\sqrt{\sum_i \text{Var}[B_i(n)] + \sum_{i \neq j} \text{Cov}[B_i(n), B_j(n)]}}$$

Onde  $S_T(n)$  é a medida de variabilidade ou estabilidade temporal e  $B_i(n)$  é a média da espécie  $i$  (por exemplo, a média de biomassa), numa comunidade com  $n$  espécies em competição.  $\text{Var}$  é a variância e  $\text{Cov}$  é a covariância entre o par de espécies “ $i$ ” e “ $j$ ”. Cada par de espécies

entra no modelo duas vezes, uma vez como  $Cov(B_i, B_j)$  e outra vez como  $Cov(B_j, B_i)$  e devido a simetria da matriz de covariância os valores são iguais.

Para que a estabilidade temporal aumente com diversidade é preciso que a soma das médias de todas as espécies aumente, ou a soma das variâncias das espécies diminua, ou a soma das covariâncias diminua, ou outras combinações destes parâmetros. Covariância mede a interação entre espécies e se a covariância é positiva, as duas espécies tendem a aumentar ou diminuir juntas. Se for negativa, uma espécie aumenta e a outra diminui. Se a covariância é zero elas não variam ou variam independentemente uma da outra (LEHMAN; TILMAN, 2000).

É preciso definir claramente o papel dos distúrbios em relação à estabilidade. Bazzaz (1983) define distúrbio como uma súbita mudança numa unidade da paisagem que é expressa como uma mudança rapidamente detectável pelas respostas das populações. Para White; Pickett (1985) distúrbio é qualquer evento relativamente discreto no tempo que rompe com a estrutura do ecossistema, comunidades ou populações e muda a disponibilidade de recursos e o ambiente físico. Uma das críticas feita por Clark (1989) em relação à estas definições diz respeito à idéia de distúrbio como uma ruptura no "estado normal" do ecossistema, comunidades ou populações. Devido ao fato de que muitas espécies dependem de distúrbios para sua existência, a idéia de distúrbio como uma ruptura no estado normal é inapropriada. Segundo o autor uma definição mais apropriada para distúrbios em ecossistemas terrestres seria: "um evento relativamente discreto causando uma mudança na estrutura física do ambiente".

A amplitude de flutuação de uma variável num período de 10 ou 20 anos pode não ser a mesma num período de 100 anos (LUDWIG et al., 1997), pois distúrbios podem operar sobre uma ampla variedade de escalas temporais e espaciais (WHITE; PICKETT, 1985) e a amplitude pode ser maior ou menor, em cada comunidade, dependendo principalmente do tipo, duração, intensidade e frequência de distúrbios a que ela está adaptada. Nesse sentido não se tem um completo conhecimento das comunidades, principalmente aquelas de organismos de vida centenária, para que seja inferida a escala adequada de estimativa da estabilidade temporal. Portanto, o primeiro problema é determinar qual a escala temporal e espacial de abordagem que existe para determinar os limites do domínio de atração e caracterizar a estabilidade temporal das comunidades.

Especificamente para o caso das florestas tropicais os estudos em parcelas permanentes variam geralmente até 40 anos, em parcelas de 1 a 50 ha (veja MANOKARAN; KOCHUMMEN, 1987; CONDIT et al., 2000; LEWIS et al., 2004), e esta é a escala de trabalho que se pode vislumbrar atualmente, visando determinar o domínio de atração e estimar a estabilidade temporal em cada comunidade de floresta tropical. Nessa escala estão incluídos os principais distúrbios que ocorrem nas florestas tropicais, como furacões (CROW, 1980; VANDERMEER, 1990; HERWITZ; YOUNG, 1994), chuvas e ventos de alta intensidade (CLARK, 1990), secas prolongadas (LEIGHTON; WIRAWAN, 1986; WALSH, 1996; CONDIT et al., 1996; WILLIANSOON et al., 2000; ROLIM et al., 2001; 2005).

A representatividade da variável em estudo é importante e deve ser determinada através de simples estatística. Por exemplo, Chave et al. (2003) sugerem que uma área de 6 a 10 ha deve ser o mínimo necessário para uma estimativa da mudança de biomassa em floresta tropical. Isso, obviamente vai depender do tamanho e número de parcelas, pelo erro admitido e pela variabilidade da variável que se quer analisar. Numa outra situação, por exemplo, Kohyama et al. (2001) e Rolim et al. (2005) conseguiram estimativas adequadas em respectivamente 2,0 e 2,5 ha de monitoramento. Somente a continuidade do monitoramento de estudos deste tipo é que indicará se o padrão de oscilação encontrado em até 20 ou 30 anos está dentro de um padrão de mais longo prazo.

Distúrbios naturais extremos (muito raros) que realmente rompem com a estrutura da floresta tropical como incêndios (SANFORD et al., 1985) e erupções vulcânicas (CAMPBELL, 1909; WARD; THORNTON, 2000) não devem ser usados para definir os limites do domínio de atração. Pelo mesmo motivo, não têm sentido discutir esses limites frente à ocorrência de mudanças geomorfológicas e flutuações climáticas, como as do terciário e quaternário, que operam como distúrbios numa escala geológica.

Comunidades sujeitas a distúrbios antrópicos como aqueles causados por fragmentação, desmatamentos, incêndios e extração de madeira (UHL; KAUFFMAN, 1990; VERÍSSIMO et al., 1992; FEARNSTIDE, 1996; KAUFFMAN et al., 1995; NEPSTAD et al., 1999; CURRAN et al., 1999; LAURANCE, 1999; TABARELLI et al., 1999; COCHRANE; SCHULZE, 1998) também não devem ser usadas para definir os limites do domínio de atração. No entanto, devem ser

consideradas num outro contexto. Se a variável ultrapassar os limites do domínio de atração, por distúrbios naturais ou antrópicos, o comportamento do sistema pode mudar abruptamente (HOLLING, 1973). Então é muito importante definir os limites do domínio de atração, para avaliar a capacidade de resposta da floresta frente às intensidades de manejo que a floresta pode suportar (veja na sequência a definição de resiliência e resistência). Essa discussão entraria no tema de ecologia da paisagem e não é abordada na presente revisão.

#### **1.1.11 Variável indicadora de estabilidade**

Num determinado sistema ecológico, como uma floresta tropical, algumas variáveis podem flutuar erráticamente, enquanto outras flutuam mais estavelmente (CHESSON; CASE, 1986). Determinar quais das variáveis são bons indicadores da saúde da comunidade ou da sua estrutura e funcionamento é essencial para a ecologia da restauração ou manejo (ARONSON et al., 1993; CONSTANZA; MAGEAU, 1999). Existe uma fundamental diferença entre usar como medida de estabilidade a composição de espécies e atributos estruturais como biomassa, diversidade e produtividade (TURNER et al., 1993), embora todos eles variem muito com a sucessão (ODUM, 1969).

Espécies são variáveis qualitativas e podem tornar-se extintas, local ou regionalmente, enquanto os outros atributos são variáveis quantitativas e simplesmente são substituídos ou recuperados na comunidade. Para transformar a composição de espécies em uma variável quantitativa, podemos usar a distância euclidiana entre dois intervalos de tempo e medir a taxa de mudança na composição florística. Isso seria uma medida de estabilidade diferente em relação ao uso do número de espécies por incluir as mudanças nas abundâncias relativas das espécies.

A estabilidade da biomassa em comunidades é resistente à força das interações competitivas (HUGHES; ROUGHGARDEN, 1998; IVES et al., 1999), sensível às mudanças nas taxas de formação de clareiras e de crescimento da floresta (KOHYAMA et al., 2001) e é uma adequada medida de estabilidade, mesmo com populações instáveis demograficamente (WHITTAKER, 1953; McNAUGHTON, 1977; TILMAN, 1996; LEHMAN; TILMAN, 2000). Muitos modelos de estabilidade de comunidades usam biomassa por que além de ser facilmente medida, é uma variável relacionada ao fluxo de energia na comunidade (CHRISTENSEN, 1995).

Desde o final dos anos 90, que o acúmulo de biomassa em florestas tropicais, estimado por medidas de fotossíntese e respiração ou parcelas permanentes (GRACE et al., 1995; MALHI et al., 1998; PHILLIPS et al., 1998; 2002a; 2002b; CLARK, 2002; CHAVE et al. 2003; SALESKA et al. 2003; BAKER et al., 2004; LEWIS et al., 2004; CHAMBERS et al., 2004; CLARK, 2004; NASCIMENTO; LAURANCE, 2004; ROLIM et al., 2005) tem sido utilizados como indicadores de respostas das comunidades às mudanças climáticas. Algumas destas evidências recentes baseadas em parcelas permanentes sugerem que mesmo as florestas Neotropicais em equilíbrio dinâmico podem estar capturando mais carbono em resposta a aumento de CO<sub>2</sub> e deposição de nutrientes. Nesse caso, haveria um maior acúmulo de biomassa florestal com conseqüências ainda imprevisíveis sobre o futuro estado de equilíbrio destas florestas.

Modelos que enfatizam conjuntamente a biomassa e o conjunto de espécies regionais têm se mostrado mais realistas (GRACE, 2001). É importante que a biomassa esteja relacionada com a estabilidade da diversidade local, significando que as espécies que irão compor essa biomassa devem ser representativas da flora regional, que deve estar apta a fornecer continuamente propágulos para manter a diversidade genética ao nível de paisagem. Assim, a conservação da biomassa não é tão importante se a conservação da diversidade genética das espécies não for conseguida.

#### **1.1.12 Múltiplos estados estáveis**

Desde os anos 70 que uma série de trabalhos tem mostrado que um mesmo ambiente poderia suportar mais de uma comunidade distinta numa situação estável e, por conseqüência, múltiplos estados estáveis seriam possíveis (LEWONTIN, 1969).

As seguintes definições de convergência e divergência apresentadas por Grover; Lawton (1994) mostram praticamente o mesmo paradigma da era clementsiana. Convergência de comunidades implica que num dado ambiente uma ou mais comunidades alcançam o mesmo estado em termos de identidade, abundância absoluta e relativa das espécies constituintes. Essa noção é muito relacionada com a noção de clímax em equilíbrio de Phillips (1935) e Weaver; Clements (1938). Divergência de comunidades implica que sob as mesmas condições duas comunidades não convergem para um mesmo estado, mas para estados alternativos estáveis.

Neste sentido pode ser encontrada uma aproximação maior com a hipótese individualística de que dois quadrados nunca são os mesmos numa comunidade (GLEASON, 1939).

A teoria de múltiplos estados estáveis é baseada no fato de que a formação de uma comunidade é altamente dependente, por exemplo, das condições iniciais, da ordem de entrada de cada espécie na comunidade, da abundância inicial de cada espécie e das interações competitivas. Existem vários trabalhos onde essa discussão pode ser encontrada, alguns rejeitando, outros defendendo a existência de múltiplos estados estáveis (CONNELL; SOUZA, 1983; SUTHERLAND, 1990; LAW; MORTON, 1993; SCHEFFER et al., 2001; BERTNESS et al., 2002; BEISNER et al., 2003; SHURIN et al., 2004; PETRAITS; DUDGEON, 2004; KNOWLTON, 2004; FOLKE et al., 2004). Mas as principais críticas podem ser sintetizadas pelo trabalho de Connell; Souza (1983), principalmente em relação à escala espacial e temporal e a exigência de um ambiente idêntico, embora seja admissível a mudança no ambiente devido aos próprios organismos (PETERSON, 1984; SOUZA; CONNELL, 1985; KNOWLTON, 2004).

Nota-se então que a discussão passou do clímax para a noção de estabilidade das comunidades (CONNELL; SOUZA, 1983; TURNER et al., 1993; LAW; MORTON, 1993; WU; LOUCKS, 1995; LEHMAN, 2000; LEHMAN; TILMAN, 2000; SCHEFFER et al., 2001; BERTNESS et al., 2002; BEISNER et al., 2003; SHURIN et al., 2004; PETRAITS; DUDGEON, 2004; KNOWLTON, 2004; FOLKE et al., 2004). Entretanto, diferentemente do início do século onde métodos descritivos eram usados, a questão agora é encontrar modelos matemáticos que expliquem as evidências em várias escalas espaciais e temporais (SUTHERLAND, 1974; MAY, 1977; LAW; MORTON, 1993).

A simples comprovação da existência de múltiplos estados em algumas comunidades nega a universalidade de um único estado. Por outro lado, uma característica que pode ser extraída deste debate é que estes múltiplos estados estão geralmente relacionados ao aspecto taxonômico destas comunidades. Por exemplo, em savanas africanas pode haver uma alternância na dominância do habitat entre gramíneas, arbustos e árvores, num processo parcialmente controlado pelo fogo e que se alterna a cada 40-60 anos (FOLKE et al., 2004). As alternâncias entre algas e corais nos oceanos (PETRAITS; DUDGEON, 2004; KNOWLTON, 2004), entre plantas aquáticas em lagos (SCHEFFER et al., 2001; FOLKE et al., 2004) ou entre espécies

arbóreas dominantes nas florestas temperadas (FOLKE et al., 2004) são interpretações de múltiplos estados de equilíbrio.

Existem vários outros trabalhos mostrando que a composição das comunidades não é previsível, indicando que as comunidades não retornam a um mesmo estado florístico após distúrbio (FASTIE, 1995; del MORAL, 1999; ENGLE et al., 2000; WIEGLEB; FELINKS, 2001; SARMIENTO et al., 2003). Também existem estudos indicando predictibilidade (HALPERN, 1988; SAMUELS; DRAKE, 1997; GRAU et al., 1997) e até estudos indicando que numa mesma área os dois padrões podem ser encontrados, sendo o processo predominante dependente da escala, fatores abióticos, etc. (THORNTON et al., 1992; WARD; THORNTON, 2000; INOUE; TILMAN, 1988; 1995).

Uma característica que emerge da análise dos múltiplos estados de equilíbrio é que distúrbios naturais como furacões, eventos climáticos, ou antrópicos como agrotóxicos, acumulação de nutrientes (nos lagos), corte de árvores, doenças (nas plantas), pressão de pesca e caça, etc., são os responsáveis pela “mudança de estado”. Nesse sentido, como nenhuma comunidade é imutável em composição florística e se existe alternância da dominância entre duas ou mais espécies, isso simplesmente pode ser interpretado como um mosaico temporal.

Mais especificamente para a floresta tropical, é aceito que a composição de espécies pode ter forte influência do acaso e diferentes combinações de espécies podem existir (WEB et al., 1972; HUBBELL et al., 1999; BROKAW; BUSING, 2000), mas existe um balanço entre extinção local e imigração de novas espécies mantendo o número de espécies estável (HUBBELL; FOSTER, 1987; PRIMACK; HALL, 1992; ROLIM et al., 2001). Daí é possível obter uma estabilidade com respeito ao número de espécies ao mesmo tempo em que se tem um desequilíbrio em relação à composição taxonômica (HUBBELL; FOSTER, 1987). Neste caso, numa comunidade mudando continuamente em composição florística não é provável a mesma composição florística em dois instantes diferentes.

Apesar desta inerente variabilidade da composição florística, as várias parcelas permanentes em florestas tropicais exibem flutuações estáveis para densidade, área basal, mortalidade, recrutamento, biomassa e número de espécies, em torno de um valor médio. Alguns

estudos mostram ainda que estes parâmetros tendem a retornar a um valor médio após um distúrbio mais intenso, a despeito das mudanças no ambiente e na composição de espécies (CROW, 1980; MANOKARAN; KOCHUMMEN, 1987; LIEBERMAN; LIEBERMAN, 1987; PERALTA et al., 1987; SWAINE et al., 1987; LIEBERMAN et al., 1990; CONDIT et al., 1992; PRIMACK; HALL, 1992; CAREY et al., 1994; HERWITZ; YOUNG, 1994; CONDIT et al. 1996; ROLIM et al., 1999, VANDERMEER et al., 2000; ROLIM et al., 2001; CLARK 2002; CLARK et al., 2003; CHAVE et al., 2003; NASCIMENTO; LAURANCE, 2004; ROLIM et al., 2005).

Então pode se argumentar se existem estudos em florestas tropicais mostrando estados estáveis alternativos que não levem em consideração a composição florística. Num conceito de múltiplos estados estáveis devem ser admitidos outros níveis de estabilidade ao qual um sistema pode se adaptar sem comprometer sua sustentabilidade (GUNDERSON, 2000). Diversos estudos têm mostrado que não existem estados alternativos capazes de conservar a integridade das comunidades tropicais. Modelos de manejo florestal foram desenvolvidos para uma ampla variedade de tipologias de florestas tropicais (PANAYOTOU; ASHTON, 1992), mas a viabilidade na conservação de biodiversidade é ainda controversa (BARROS; UHL, 1995; BAWA; SEIDLER, 1998; BOWLES et al., 1998; CHAZDON, 1998; SIMBERLOFF, 1999; PUTZ et al., 2001; ROLIM; CHIARELLO, 2004) e a idéia de que as florestas tropicais podem indefinidamente servir para múltiplos usos, inclusive produção de madeira e manter todas as espécies, é uma hipótese não testada (SIMBERLOFF, 1999). Nas florestas tropicais a abertura excessiva no dossel da floresta, facilita a ocupação de gramíneas (WOODS, 1989), lianas (ULH; VIEIRA, 1989; SCHNITZER et al., 2000; ALVIRA et al., 2004) e torna o interior mais seco, o que combinado com maior acúmulo de resíduos aumenta os riscos de incêndios florestais (UHL and KAUFFMAN, 1990; HOLDSWORTH and UHL, 1997; NEPSTAD et al., 1999).

No principal Parque Nacional de Borneo a disponibilidade de sementes e o estabelecimento de plântulas têm declinado como resultado de exploração intensiva em áreas adjacentes (CURRAN et al., 1999). Na floresta amazônica do Brasil, Peru e Bolívia a simples coleta de sementes de *Bertholletia excelsa* mostra que sítios explorados intensamente não permitem um recrutamento de juvenis suficiente para manter a população que entra em colapso demográfico (PERES et al., 2003). Em Kutai, leste de Kalimantan, para que a floresta continue

como um rico habitat para a fauna as práticas de exploração necessitam ser modificadas (WHITMORE, 1991). Fragmentos florestais, embora sejam importantes depositores da biodiversidade podem não ser sustentáveis fora de um contexto de planejamento da paisagem (REDFORD, 1992; VIANA, 1995; LAURANCE et al., 1997; SILVA; TABARELLI, 2000; TABARELLI et al., 2004).

Assim, embora possa ser definida a existência de “múltiplas composições de espécies”, ainda não existem informações de que as florestas tropicais submetidas a distúrbios antrópicos possam conservar a biodiversidade quando se muda em certo grau a sua estrutura (através do manejo, extração seletiva, fragmentação, etc.). Obviamente que existe a possibilidade de viabilizar as práticas de manejo se estas se adequarem ao nível de perturbação que a floresta pode suportar, espacial e temporalmente. Isso também está no contexto da ecologia de paisagem e este trabalho não se prolongará sobre isso.

O que pode ser concluído é que num mesmo local múltiplas combinações de espécies são possíveis. Todas elas mantendo a estabilidade da comunidade. Nesse sentido é possível compatibilizar a visão do equilíbrio dinâmico com “múltiplos estados florísticos”. Uma questão adicional que também aborda uma falsa dicotomia e que segue a mesma discussão é a de que alguns autores citam que apenas a visão de múltiplos estados enfatiza o papel dos distúrbios, da heterogeneidade, da história e estocasticidade na estruturação das comunidades (WU; LOUCKS, 1995). Em ecologia, estabilidade ou equilíbrio não é meramente uma constância através do tempo (LEHMAN, 2000) e não tem sentido trazer para a discussão que uma condição de estado estável ou de equilíbrio não seja, por sua própria natureza, dinâmica.

Intuitivamente ou não, e mesmo com uma limitada visão de clímax, nenhum dos autores clássicos nos idos de 1900, como Cooper (1913), Clements (1916), Phillips (1935) e Weaver; Clements (1938) acreditava numa condição de equilíbrio sem distúrbio. Para todos eles os distúrbios desempenhavam um papel na comunidade e eles defendiam um equilíbrio dinâmico, embora de uma maneira muito menos elaborada. Trabalhos recentes também incorporam o papel dos distúrbios em comunidades estáveis (COLLINS, 2000; JENTSCH et al., 2002).

Desde a década de 50 que Whittaker (1953) reconhecia a mudança contínua das populações e a heterogeneidade espacial dentro da visão de equilíbrio. Vários trabalhos na floresta tropical do Panamá (HUBBEL; FOSTER, 1986; 1987; 1990) mostraram a importância da história e a estocasticidade das mudanças na composição florística dentro de um conceito de estabilidade do número de espécies. Além disso, pesquisas recentes com dados paleoecológicos indicam que existem fortes evidências para forças estabilizadoras nas comunidades e que a estocasticidade, associada com colonização, crescimento e sobrevivência são importantes fatores nesse processo (CLARK; McLACHLAN, 2003). Mesmo em comunidades formadas aleatoriamente por simulações, existe estabilidade, sendo o processo altamente dependente das interações entre espécies (IVES; JANSEN, 1998; McCANN et al., 1998; JANSEN; KOKKORIS, 2003).

Pode se admitido que a visão das comunidades tropicais como um mosaico de ecounidades de várias idades sucessionais é de uma paisagem em desequilíbrio (ou múltiplos estados de equilíbrio, ou múltiplas combinações de espécies) com respeito a contínua mudança na composição de espécies dentro e entre ecounidades e mosaicos ao longo do tempo. Todavia, também pode ser admitido que o padrão geral da comunidade é um mosaico de unidades sucessionais em equilíbrio (LEVIN, 1976), pois a despeito das mudanças no ambiente e na composição de espécies, certas propriedades como o fluxo de energia, biomassa, produtividade, fluxo de nutrientes, flutuam em torno de uma média ao longo do tempo (ERNEST; BROWN, 2001).

Este é o ponto fundamental que pode unificar o debate, ou seja, admitir que distúrbios são inerentes às comunidades (WHITE; JENTSCH, 2001; JENTSCH et al., 2002) e que história, aleatoriedade e interações locais (HURTT; PACALA, 1995; HUBBELL; FOSTER, 1986; CHASE, 2003; CHESSON, 2000) e eventos regionais (RICKLEFS, 1987; CORNELL; LAWTON, 1992; HUSTON, 1999; GRACE, 2001; MOUQUET et al., 2004) contribuem para sua estruturação. A teoria hierárquica de mosaico é um novo paradigma para unificar essa disputa, por incorporar escala e heterogeneidade nos modelos, embora boa parte da discussão seja devida simplesmente a enorme quantidade e ambigüidade de definições (WU; LOUCKS, 1995).

### 1.1.13 Conceito de resiliência e resistência

Resiliência é uma medida de estabilidade (HOLLING, 1973; PIMM, 1984; GRIMM; WISSEL, 1997) e pode se dizer que existe um consenso de que resiliência é uma propriedade emergente dos ecossistemas e está relacionada à sua capacidade de auto-organização ao longo do tempo (GUNDERSON, 2000). Entretanto, existem vários problemas tanto na conceituação como no uso de sinônimos para a palavra “resiliência” (GRIMM; WISSEL, 1997), que Gunderson et al. (2002) consideram que os sinônimos podem tornar-se paradigmas opostos.

A definição mais utilizada diz que resiliência é o tempo ou a taxa de retorno de um estado perturbado, devido a um distúrbio, para um estado anterior de equilíbrio ou pré-distúrbio (PIMM, 1984). Vários trabalhos têm usado esta definição: DeAngelis (1980), Begon et al. (1996), Halpern (1988), Cottingham; Carpenter (1994), Ives (1995), Tilman (1996), Neubert; Caswell (1997), Chazdon (1998), Hughes; Roughgarden (1998); Herbert et al. (1999), Schlöpfer; Schmid (1999), McCann (2000), Loreau (2000), Knapp et al. (2001), Wootton (2001), Jentsch et al. (2002), Allinson (2004), Giller et al. (2004), Kozlowsky-Suzuki; Bozelli (2004). Alguns sinônimos são: elasticidade (ORIAN, 1975; CONNELL; SOUSA, 1983), tempo de retorno (MAY, 1973) e resiliência da engenharia (HOLLING, 1996).

Entretanto, alguns autores afirmam que esse conceito está associado a sistemas que possuem um único estado estável de equilíbrio (HOLLING, 1996; LUDWIG et al., 1997; PETERSON et al., 1998; GUNDERSON, 2000; CARPENTER et al., 2001; GUNDERSON et al., 2002), contrariando as evidências de que comunidades podem possuir múltiplos estados de equilíbrio e transitar entre eles. Pela discussão apresentada anteriormente, essa afirmação pode ser considerada uma falsa dicotomia, pois depende das variáveis que serão usadas para analisar a estabilidade (por exemplo: composição florística ou biomassa?). Para esses casos estes autores optam pela denominação “resiliência da engenharia” e citam que para sistemas que admitem múltiplos estados estáveis, com possíveis transições entre eles, a resiliência seria mais adequadamente medida pela magnitude do distúrbio que pode ser absorvido antes que o sistema redefina sua estrutura e mude as variáveis e processos que controlam seu comportamento. Esta definição foi denominada “resiliência ecológica” (HOLLING, 1996; GUNDERSON, 2000) e resistência é um sinônimo para ela (PIMM, 1984). Recentemente vários trabalhos (além dos já

citados no início do parágrafo) têm estudado resiliência com esta definição (CARPENTER; COTTINGHAM, 1997; CONSTANZA; MAGEAU, 1999; SCHEFFER et al., 2001; ELMQVIST et al., 2003; KOPPEL; RIETKERK, 2004).

Podemos dizer que existe um debate filosoficamente legítimo entre cientistas pela definição mais adequada (MIKKELSON, 1997), como por exemplo, as duas definições de resiliência (resiliência da engenharia vs resiliência ecológica, *sensu* HOLLING, 1996), contra o conceito de resiliência e resistência (*sensu* PIMM, 1984). Ambas refletem medidas da estabilidade de comunidades (GRIMM; WISSEL, 1997; LOREAU; BEHERA, 1999; McCANN, 2000), mas a questão não é facilmente resolvida, pois resiliência pode realmente refletir resistência ou tempo de retorno.

Por exemplo, o dicionário Aurélio da língua portuguesa (FERREIRA, 1999) define resiliência como: “1. *Fís.* Propriedade pela qual a energia armazenada em um corpo deformado é devolvida quando cessa a tensão causadora duma deformação elástica. 2. *Fig.* Resistência ao choque.” Resistência apresenta uma ampla lista de conceitos, todas semelhantes e das quais destacamos: “1. Ato ou efeito de resistir. 6. *Fís.* Força que se opõe ao movimento de um sistema.”

No dicionário Webster (MERRIAM-WEBSTER, 1994) resiliência é definida como: “1. A capacidade de um corpo recuperar sua forma e tamanho original após ser comprimido, esticado ou tensionado. 2. Habilidade de se recuperar ou se ajustar à mudanças.”

Visando a unificação de conceitos proposta por Grimm; Wissel (1997) e seguindo Pimm (1984), resiliência pode ser definida como tempo de retorno ao domínio de atração. Resistência é uma medida do deslocamento da variável em relação ao domínio de atração. Como medidas de resiliência e resistência podem ser citados os índices de Orwin; Wardle (2004), mais adequados que a maioria dos índices da literatura por apresentarem um limite entre zero e um, que é mais facilmente interpretável.

$$\text{Resistência } RS_{(t_0)} = 1 - \frac{2|D_0|}{(C_0 + |D_0|)}$$

$$\text{Resiliência } RL_{(t_x)} = \frac{2|D_0|}{(|D_0| + |D_x|)} - 1$$

onde  $D_0$  é igual a  $(C-P_0)$ , ou seja, a diferença entre a média da variável no estado de equilíbrio (C) e o valor para o qual a média foi deslocada ( $P_0$ ) após cessar o distúrbio.

#### 1.1.14 Conceito de sucessão

A palavra “sucessão” foi cunhada numa época em que se acreditava que comunidades discretas se sucediam umas às outras. Existem vários problemas com muitas definições encontradas na literatura, tais como:

- a. É um universal processo de mudança da vegetação (COOPER, 1926);
- b. A mudança vegetacional no tempo sejam elas meras flutuações ou drásticas mudanças (GLEASON, 1927);
- c. Um ordenado, direcional e predizível processo de desenvolvimento de uma comunidade culminando numa estabilização (ODUM, 1969);
- d. Uma sequência de colonização e de substituição espécies que ocorre após um sítio ser perturbado (CONNELL; SLATYER, 1977);
- e. Uma mudança na estrutura e composição de uma comunidade (GRIME, 1979; PICKETT; MACDONNELL, 1989);
- f. Um não-sazonal, não-direcional e contínuo padrão de colonização e extinção de populações num sítio (BEGON et al., 1996).

Nenhuma comunidade é estática, mas tem sua composição mudando continuamente (HUBBELL; FOSTER, 1987; PRIMACK; HALL, 1992; FOSTER; TILMAN, 2000; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; ROLIM et al., 2001), independente de estarem num estado estável ou não, já que se constituem em sistemas abertos. Então em qualquer definição que admita a “mudança da composição” ou “contínuo padrão de colonização e extinção”, a palavra sucessão poderia ser considerada um sinônimo para dinâmica da vegetação. Se isso for admitido é preciso admitir também que as comunidades vegetais estariam em processo contínuo e interminável de sucessão. Isso é possível, mas não permite separar uma comunidade fora do seu

estado estável de outra dentro do seu estado estável, pois ambas estariam “em sucessão”. Se for feita essa separação é preciso refutar as definições (a), (b), (d), (e) e (f).

Então, uma visão mais prática precisa permitir separar as comunidades em estado estável daquelas que estão se recuperando de algum distúrbio. Aquela comunidade cuja variável (por exemplo, composição florística medida pela distância euclidiana, ou a biomassa da comunidade) encontra-se oscilando em torno de um valor médio, não está em sucessão. Obviamente, que isso é dependente da escala e pode existir uma micro sucessão numa clareira, enquanto o mosaico encontra-se estável. Por outro lado, uma comunidade cuja variável analisada saiu do estado estável (domínio de atração), encontra-se em sucessão, independente se a mudança foi pequena (por exemplo, uma área com exploração seletiva de madeira) ou grande (várias e intensas explorações ou um incêndio ou um desmatamento), até que a variável alcance novamente o estado estável.

Também é amplamente aceito que as comunidades nem sempre são discretas, mas as populações que as formam se misturam gradualmente através do tempo e do espaço, num processo complexo e difícil de ser subdividido (GÓMEZ-POMPA; VAZQUEZ-YANES, 1981). Nesse sentido, incluir “substituição de espécies” na definição de sucessão torna-se inadequado. Além disso, as espécies continuam se substituindo indefinidamente, mesmo no estado estável. Isso refuta novamente a definição (d).

Definir sucessão como um processo ordenado, direcional e predizível também é inadequado, pois isso não é uma universalidade da sucessão, de acordo com diversos estudos mostrando comunidades não ordenadas, não direcionais e imprevisíveis (FASTIE, 1995; del MORAL, 1999; WARD; THORNTON, 2000; SARMIENTO et al., 2003), embora não possa ser descartada a predictibilidade em alguns tipos de comunidades e situações (HALPERN, 1988; SAMUELS; DRAKE, 1997; GRAU et al., 1997). Isso refuta a definição (c).

Desenvolvimento é uma palavra inadequada (TANSLEY, 1920), pois a sucessão pode ser retrogressiva, como por exemplo, em fragmentos florestais de tamanho reduzido, dominados por espécies pioneiras, lianas e gramíneas invasoras. Mas, não pode ser negado que existe um processo de mudança e a seguinte definição é possível:

- g. Uma mudança na estrutura da comunidade até a sua estabilização.

Essa é uma proposta conciliadora das definições de Odum (1969) e Pickett; MacDonnel (1989), que não inclui mudança na composição, nem predictibilidade, nem desenvolvimento, mas enfatiza o aspecto estrutural que é adequado pelo fato que variáveis como biomassa, área basal, riqueza, produtividade, etc., caracterizam o aspecto estrutural e variam muito com a sucessão (ODUM, 1969). Outras variáveis como distribuição diamétrica, relação espécie-abundância, número de níveis tróficos, etc., são potenciais para mostrar a mudança na estrutura.

No entanto, dado o grande número de trabalhos que tem usado biomassa como indicadora de resposta de comunidades a distúrbios, seu uso pode ser preferido como indicador estrutural, considerando ainda que as espécies devem ser aquelas características da flora regional (ou seja, devem ser excluídas as exóticas). Já o uso do conceito de estabilização dentro da definição é útil para mostrar se a comunidade já entrou novamente num estado estável, oscilando ao redor da medida central. Essa medida deve ser obtida através de levantamentos florestais, representativos de cada fisionomia vegetacional, em cada região. Ou seja, ela representa o que pode ser esperado para a variável em análise, numa situação de distúrbios naturais.

#### **1.1.15 Hipóteses da tese**

A ciência não existe meramente para contestação ou declaração de vencedores e perdedores, mas é um processo, uma jornada em busca de um melhor conhecimento coletivo (KIRCHNER, 2003). Muitas das discussões aqui apresentadas caem dentro da análise pluralística da ecologia de McIntosh (1980), do uso abusivo de termos, conceitos e definições que formam uma verdadeira babel na ecologia (GRIMM; WISSEL, 1997) ou dentro do tribalismo da ecologia (OKEY, 2004), em que a discussão fica sendo um embate entre escolas radicais, que leva a uma polarização do discurso e muitas vezes perpetuam uma falsa dicotomia, que traz mais confusão que luz para os modelos em ecologia. Essa discussão é extensa e às vezes é mais fisológica que ecológica.

O pluralismo da ecologia é uma questão que merece mais atenção, pois tem intrigado os pesquisadores o fato de muitas hipóteses não serem mutuamente exclusivas. Isso tem refletido que a busca por paradigmas em ecologia não é tão óbvia, como nas ciências físicas, dificultando a

aplicação do conceito kuhniano de revolução científica (PAINE, 2002). Para a ecologia o nível de conhecimento é cada vez mais detalhado, mostrando a existência de múltiplas causas para explicar um mesmo fenômeno (McINTOSH, 1980; PAINE, 2002; GRAHAM; DAYTON, 2002).

Então deve ser considerado que nem sempre a aceitação de uma hipótese requer a rejeição universal de outra e a situação é mais complexa que isso, pois muitas vezes precisaremos avaliar quais os fatores que levam a aceitação de uma e a rejeição de outra em cada diferente situação. Uma teoria unificadora é um desafio de pesquisa, inclusive em relação à sucessão secundária em florestas tropicais, embora ainda nem se saiba se tal teoria pode comportar os mais diversos padrões detectados nos mais diversos estudos.

No Capítulo 2 deste trabalho testa-se a divergência na composição florística durante o processo sucessional. Dentro do período abrangido de 22 anos, é perguntado se na floresta tropical, cinco áreas próximas que sofreram corte raso, seriam colonizadas pelas mesmas espécies? Prevalece o determinismo de F. Clements ou os efeitos oportunisticos de H.A. Gleason? Estas áreas apresentariam uma convergência da composição florística para um ponto comum no futuro. Existe uma substituição ordenada de espécies ao longo do tempo?

O Capítulo 3 foi elaborado como complementação ao Capítulo 2 e testa alguns mecanismos que podem influenciar a sucessão, como a influência da riqueza regional sobre a riqueza local, durante um processo de colonização e fatores que poderiam ter limitado a colonização da floresta após corte raso. A discussão é estendida para o efeito de estoque em florestas tropicais, que é um modelo que permite uma coexistência regulada por flutuações temporais no ambiente (nichos temporais), em que as espécies não se distinguem tanto pelos recursos que usam, mas principalmente quando eles são mais ativamente utilizados.

O experimento que propicia o teste destas hipóteses não foi montado especificamente para respondê-las. Ele foi montado num outro contexto e, portanto, apresenta algumas limitações. A composição florística não era bem definida na época, o reconhecimento de plântulas durante a sucessão era mais difícil ainda, não houve um planejamento para se avaliar o banco e a chuva de sementes. Mas nada disso impede que aquelas hipóteses sejam razoavelmente discutidas dentro do período disponível de 22 anos de coleta de dados, principalmente considerando o fato de que

não existem muitos trabalhos similares na região tropical, com tal amplitude de monitoramento do aspecto sucessional. A reprodução de um experimento semelhante a este em regiões amplamente florestadas, como na maior parte da Amazônia, é altamente recomendável para se ter um maior controle experimental.

## 1.2 A floresta atlântica de tabuleiro no Espírito Santo

“As espessa florestas que sombreiam suas margens impedem a ação do sol; a evaporação das águas transbordadas se efetua lentamente, continuando de um ano para o outro, e em qualquer estação é perigoso descer ou subir o rio [...]. As margens do rio são perfeitamente planas, cobertas por inteiro por árvores, que são tanto mais robustas quanto mais se afastam da foz”.

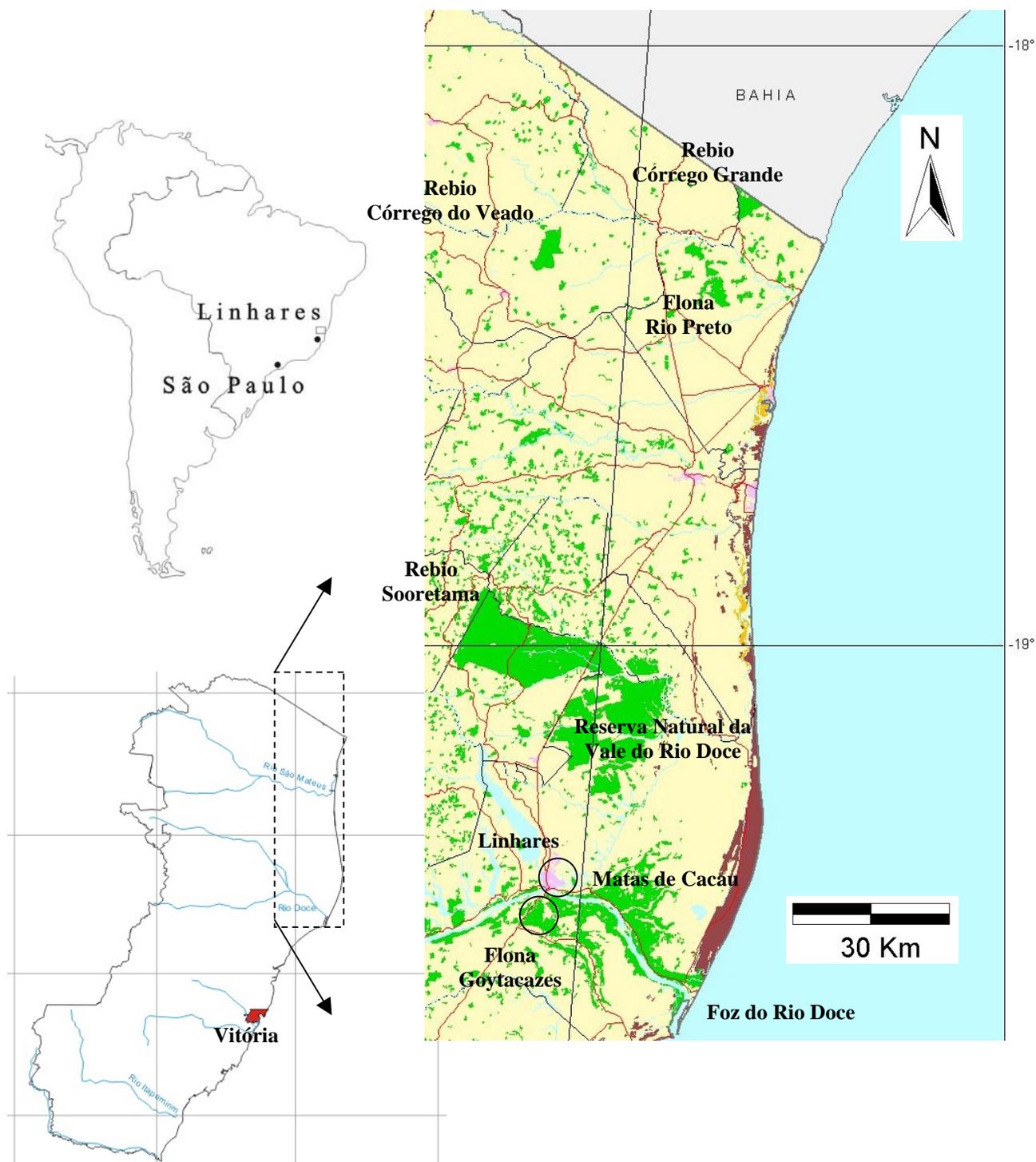
A.S.Hilarie (1833, reedição 1974, tradução M. Amado).

### 1.2.1 Localização

O estudo foi desenvolvido na Reserva Natural da Vale do Rio Doce, localizada 30 Km ao norte do município de Linhares (RNVRD), no norte do Estado do Espírito Santo, entre os paralelos 19° 06' a 19° 18' de latitude sul e os meridianos 39° 45' a 40° 19' de longitude oeste (Figura 1.1). Um total de 104 propriedades foram compradas pela Companhia Vale do Rio Doce para formar os 21.787 ha da reserva e o processo de tentativas de compra segue até hoje. As compras iniciais se deram na década de 50, quando a CVRD planejava manejar a floresta para produzir dormentes para a estrada de ferro Vitória-Minas. Foi realizado um inventário florestal na década de 60 (HEINSDIJK et al., 1965) e a madeira extraída numa pequena área foi processada na serraria de Itaciba, em Cariacica (ES), de propriedade da CVRD. Os resultados mostraram que o projeto não era economicamente viável e a floresta foi mantida como reserva.

### 1.2.2 Geologia e geomorfologia

Na região norte do ES, de Linhares até a divisa com a Bahia, a floresta atlântica dos tabuleiros está assentada sobre rochas pré-cambrianas, recobertas por até 250 m de sedimentos inconsolidados de origem continental, depositados durante o Terciário Superior, denominado de Grupo Barreiras (ABREU, 1943; BRAJNIKOV, 1954; AMADOR, 1982). Trata-se de uma faixa com altitude média variando entre 28 a 65 m, sobre relevo plano a suavemente ondulado inserido entre a planície litorânea do quaternário e o início das escarpas das serras interioranas do pré-cambriano, a oeste (SUGUIO et al., 1982). Esta deposição se deu em um clima mais seco que o atual, árido ou semi-árido, sujeito a violentas tempestades, tendo sido a deposição interrompida quando o clima se inverteu no início da transgressão mais antiga (VILAS BOAS et al., 2001).



Figuras 1.1 – Localização da área de estudo, detalhe da fragmentação e áreas protegidas da Floresta de Tabuleiro, entre o Rio Doce e a Bahia (adaptado de SOS Mata Atlântica)

### 1.2.3 Clima

O clima da região dos tabuleiros no Espírito Santo é do tipo Awi de Köppen, tropical quente e úmido, com estação chuvosa no verão e seca no inverno. Os dados de 26 anos do posto agrometeorológico da Reserva (1975 a 2000), indicam uma precipitação pluviométrica média anual de 1.202 mm (Figura 1.2), temperatura média de 23,3°C, com média mínima de 14,8 °C e máxima de 34,2 °C. A precipitação total na Reserva exhibe uma forte variabilidade anual, com alguns anos apresentando valores abaixo de 1.000 mm, como foi a sequência de anos de 1986 a 1990, mais os anos de 1993, 1996 e 1998, compensados por precipitações de 1400 a 1640 mm. A umidade relativa apresenta pouca variabilidade, com médias anuais de 80,6 a 86,6% e médias mensais de 82,1 a 84,7%, provavelmente devido à proximidade do oceano atlântico, distante entre 20 e 40 km da Reserva.

A precipitação apresenta ainda uma outra característica peculiar. Pode ser observado que a queda da precipitação entre maio e agosto (período mais seco) é bem caracterizada na Figura 1.2 A soma da precipitação nesse período seco foi de 172 mm em média ao longo dos 26 anos de dados, ou cerca de 14,3% do total de 1.202 mm. Mas em alguns anos de extrema seca a soma dessa precipitação nesse período cai para menos que 50 mm, como foram os anos de 1987 (23 mm) e 1998 (31 mm), na Figura 1.3.

Estas secas extremas são recorrentes e estão associadas aos anos de extremo “*El Niño-Southern Oscillation*” (ENSO), que é a interação de dois fenômenos: um aquecimento na superfície do oceano pacífico, na região equatorial (próximo ao Peru e Equador) e uma diferença de pressão ao nível do mar entre a Austrália e o Tahiti (IZAURREALDE et al., 1999; WANG et al., 1999). ENSO ocorre irregularmente, embora sua frequência seja estimada em uma vez a cada três a seis anos (ALLAN et al., 1996) ou a cada 7 a 10 anos para os mais fortes eventos (STERNS, 1992). Durante sua ocorrência anomalias climáticas tem sido observadas no mundo: as chuvas tornam-se excessivas em algumas regiões, as secas aumentam de intensidade em outras e vários efeitos sobre os ecossistemas são relatados (KOGAN, 2000; HOLMGREN et al., 2001). Embora ENSO possa ser considerado um distúrbio natural, cuja ocorrência tem sido detectada a centenas de anos (STERNS, 1992; AN, 2000), sua frequência pode estar aumentando em vista

dos efeitos de mudanças climáticas globais (TIMMERMANN et al., 1999) e uma grande dúvida é saber como isso poderá afetar a dinâmica das florestas tropicais.

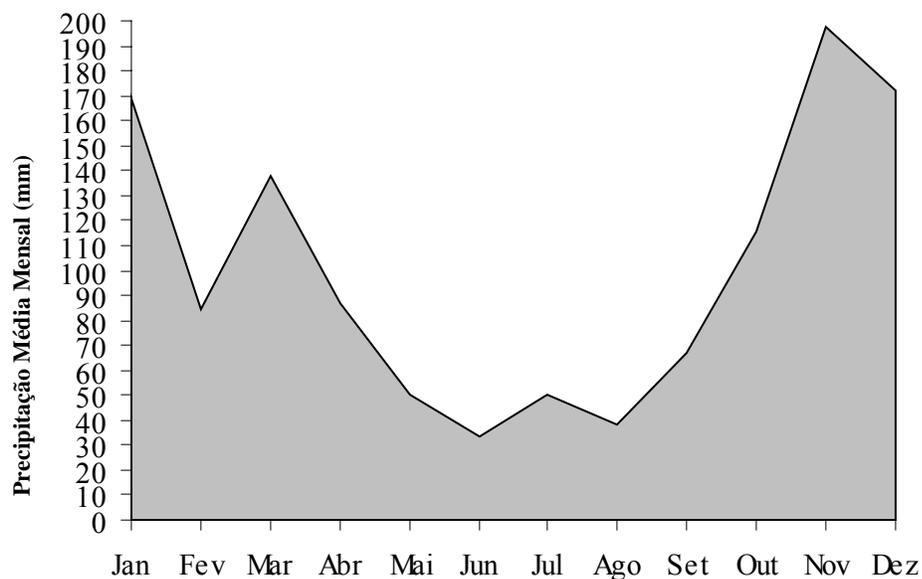


Figura 1.2 – Precipitação média mensal (1975-2000) no posto meteorológico da Reserva Natural da Vale do Rio Doce, Linhares (ES)

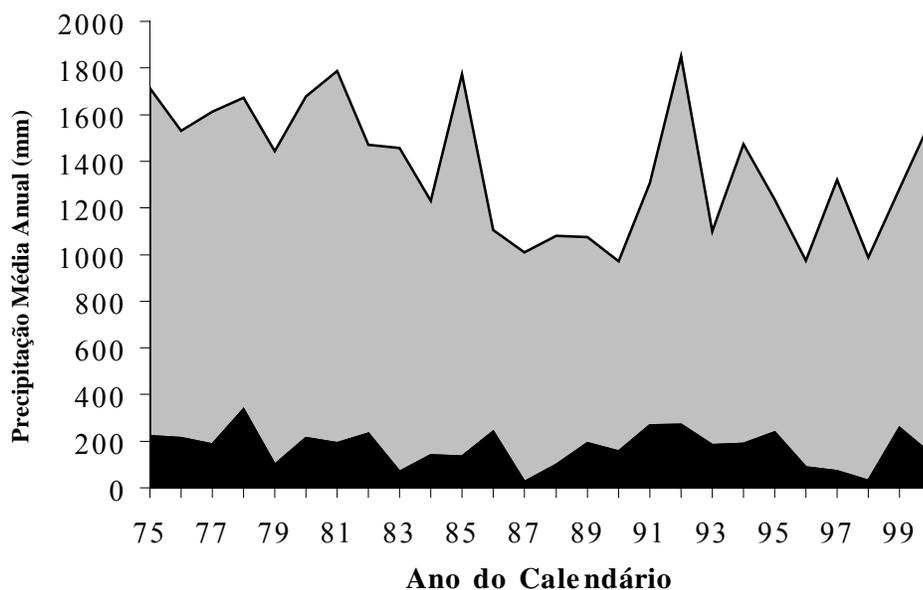


Figura 1.3 – Precipitação média anual (ton claro) e precipitação média anual dos meses secos (ton escuro, maio a agosto), nos anos de 1975 a 2000 na Reserva Natural da Vale do Rio Doce, Linhares (ES)

#### 1.2.4 Solos

Os solos da RNVRD foram divididos por Embrapa (1994) em 4 classes: podzólico amarelo, podzol, hidromórfico e areia quartzosa. O podzólico amarelo é dominante não só na reserva, mas em todo norte capixaba, sendo formado por sedimentos do Grupo Barreiras, característicos dessa região. As áreas deste estudo encontram-se sobre um podzólico amarelo álico abrupto, com horizonte A moderado, normalmente até 20 cm e textura arenosa a média, e um B textural, com cerca de 1,2 a 2,0 m de profundidade e textura média a argilosa. A fração areia nos primeiros 20 cm chega facilmente a 80-90%, sem pedregosidade. São solos bem lixiviados, com argilas de baixa atividade ( $CTC < 24 \text{ meq}/100 \text{ g}$ ) e composição química pobre (EMBRAPA, 1994; GARAY et al., 1995; KINDEL, 2001).

Os aporte de matéria orgânica nos solos da reserva foram estudados por Louzada (2004), que encontrou um total de  $4.960 \text{ kg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  para folhas,  $2.140 \text{ kg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  para galhos (diâmetro  $\leq 2 \text{ cm}$ ) e  $470 \text{ kg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  para flores, sementes e frutos, totalizando um aporte de  $7.570 \text{ kg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ . A queda destas frações ocorre principalmente de setembro a novembro, ou seja, com um atraso em relação ao período seco que vai de maio a agosto, padrão também encontrado por Engel (2001) num estudo fenológico de 41 espécies arbóreas da reserva.

Já Kindel (2001) estudou a fração de serapilheira dos solos da reserva, encontrando  $3.915 \text{ kg ha}^{-1}$  de matéria orgânica na fração foliar e folhiço (diâmetro  $\leq 2 \text{ mm}$ ), mais  $2.900 \text{ kg ha}^{-1}$  de galhos (diâmetro  $\leq 2 \text{ cm}$ ), totalizando um estoque de  $6.815 \text{ kg ha}^{-1}$ . A taxa de decomposição de folhas (aporte/acumulado) estimada pelos resultados de ambos trabalhos é de  $1,27 \text{ ano}^{-1}$ , resultado similar a florestas semidecíduas (MORELLATO, 1992).

A forma de húmus é do tipo *mull* mesotrófico tropical, ou seja, com uma saturação de bases em torno de 50%, indicando uma rápida troca da matéria orgânica (KINDEL, 2001). O funcionamento do subsistema de decomposição é extremamente superficial, já que os nutrientes encontram-se concentrados nos 3 primeiros centímetros (GARAY et al., 1995; KINDEL, 2001), contrastando com a baixa fertilidade dos solos. A débil acumulação orgânica e a ausência de horizonte orgânico de transição evidenciam para a reserva um modo de funcionamento caracterizado pela rápida ciclagem de nutrientes (KINDEL, 2001).

Nesta faixa extremamente superficial também existe uma surpreendente acumulação de agregados argilosos em solos caracteristicamente arenosos na superfície. Tal fato pode ser explicado pelo transporte por térmitas humívoros, que os trazem do horizonte Btextural ou devido à desestruturação de murunduns que também são associados às atividades dos térmitas (GARAY et al., 1995; KINDEL, 2001).

### **1.2.5 Classificação da vegetação**

Vários enquadramentos fitogeográficos já foram propostos para a floresta da região. Ruschi (1950) a denominou Floresta dos Tabuleiros Terciários, denominação também adotada por Rizzini (1979), que já a destacava como uma fisionomia distinta dentro do complexo atlântico. Andrade-Lima (1966) a incluiu na Floresta Ombrófila Hileiana e de acordo com a classificação oficial do IBGE (VELOSO et al., 1991) a floresta pode ser enquadrada como Floresta Estacional Semidecidual de Terras Baixas. Já na década de 50 Egler (1951) destacava o caráter semidecíduo da vegetação dos tabuleiros no ES e Azevedo (1962) a denominou Floresta Mesófila dos Tabuleiros. Strang (1970) também destacou este caráter, denominando-a Floresta Estacional Tropical Semidecidual. Peixoto; Gentry (1990) a denominaram Floresta Ombrófila Semidecídua.

Nota-se que sempre houve uma certa confusão entre a ombrofilia e a estacionalidade do clima, provavelmente devido à escala de trabalho adotada, pois nas escalas mais reduzidas sempre existiu uma tendência de classificar como Ombrófila as florestas mais litorâneas. A estacionalidade do clima pode ser facilmente observada na série de 26 anos de dados climatológicos, confirmando a presença de uma estação seca de maio a agosto (veja item 2.3 Clima). A região precisava então de estudos mais detalhados sobre a fenologia das espécies.

Tal estudo foi conduzido por Engel (2001) e com base em 11 anos de monitoramento de 41 espécies do dossel (5 indivíduos cada), 43,9% foram classificadas como sempre-verde, 43,9% como brevidecíduas e 12,2% como caducifólias. A autora encontrou um índice de sazonalidade para mudança foliar bem superior a outros estudos na costa atlântica, inclusive um no sul da Bahia (MORI et al., 1982). Os resultados levaram a autora a classificar a floresta de tabuleiro como Floresta Tropical Estacional Perenifólia, uma classificação baseada em Longman; Jeník (1987), que é intermediária entre a Floresta Ombrófila Densa e a Floresta Estacional Semidecídua

do IBGE (VELOSO et al., 1991). Provavelmente a regularidade anual e mensal da umidade relativa (veja item 2.3 Clima) compensa o estresse hídrico que ocorre nos meses mais secos, o que torna esta floresta estacional litorânea diferente da floresta estacional do interior. A Figura 1.4 apresenta o mapa de vegetação da área da reserva.

### 1.2.6 Flora

Coletas sistemáticas têm sido feitas na Reserva nos últimos 25 anos e o herbário local (Herbário CVRD) contém uma coleção de 6,8 mil excicatas da Reserva, representando mais de 2100 plantas vasculares, com 1800 identificadas até espécie. Ao nível de famílias, a composição é similar a outros sítios neotropicais de terras baixas, com acentuada riqueza nas famílias Leguminosae, Myrtaceae, Annonaceae, Sapotaceae, Rubiaceae e Bignoniaceae (PEIXOTO; SILVA, 1997).

Peixoto et al. (1995), na elaboração de diagrama de perfil e de cobertura da Floresta de Tabuleiro, verificaram a presença de três estratos arbóreos, estratos arbustivos e estratos herbáceos ralos. O estrato arbóreo superior apresenta-se descontínuo, as árvores têm alturas entre 19-31 m (média de 24 m) e emergentes até 40 m. O estrato intermediário é constituído por árvores de 11 a 18 m de altura (média de 14 m). O estrato inferior, árvores de 6 a 10 m (altura média de 8 m). Os estratos determinados por Jesus; Rolim (2005) são semelhantes e as espécies de maior valor de cobertura são: *Rinorea bahiensis*, *Dialium guianense*, *Senefeldera multiflora*, *Hydrogaster trinervis*, *Eugenia ubensis*, *Ecclinusa ramiflora*, *Quararibea penduliflora*, *Terminalia kuhlmannii*, *Pterocarpus rohrii*, *Viola gardneri*, *Eriotheca macrophylla*. Como emergentes (acima de 30 m) destacam-se *Pterygota brasiliensis*, *Cariniana legalis*, *Astronium concinnum*. Cerca de 45% das espécies se distribuem num padrão agrupado e 55% aleatório (JESUS; ROLIM, 2005).

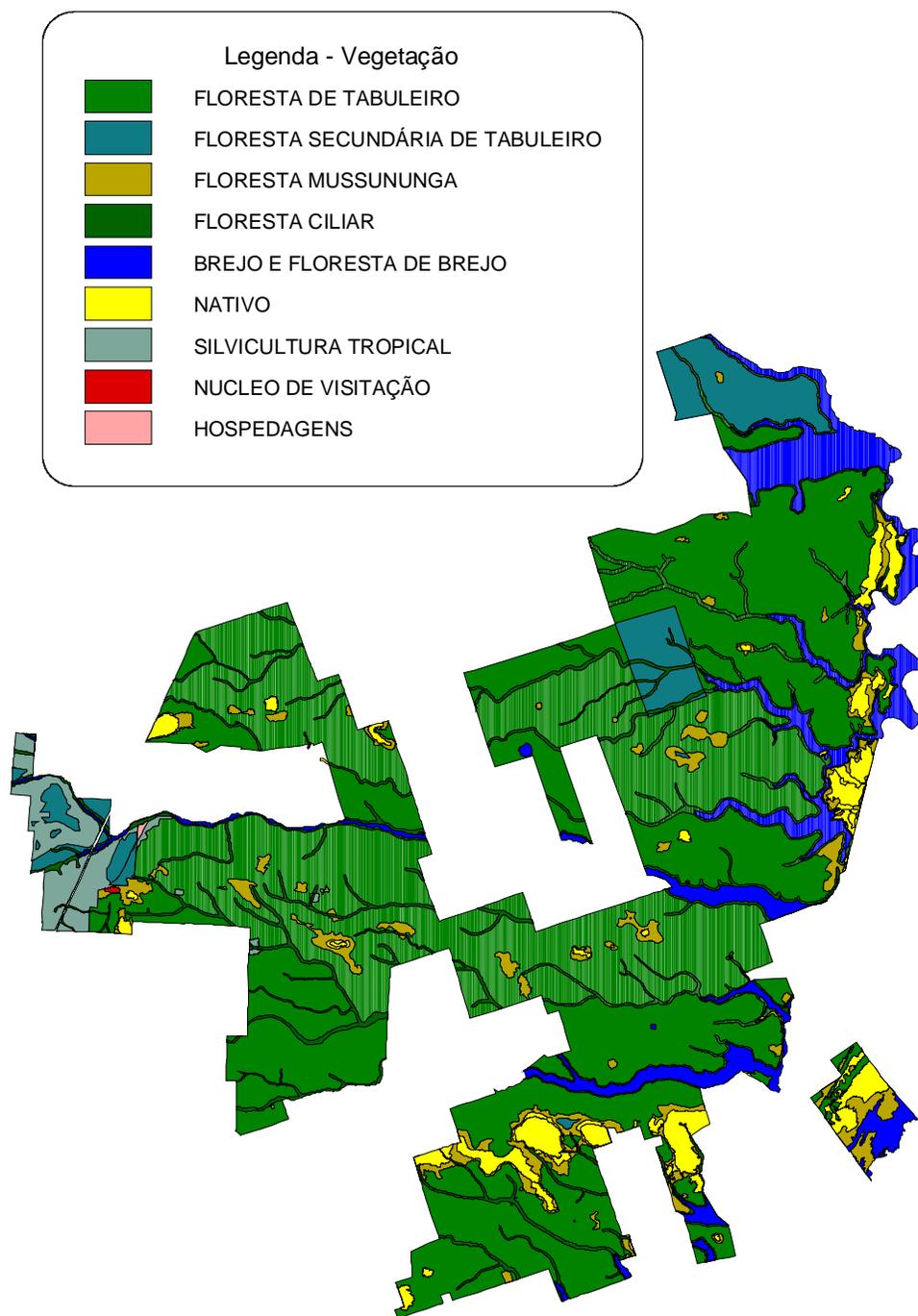


Figura 1.4 – Mapa de vegetação da Reserva Natural da Vale do Rio Doce, Linhares (ES)

### 1.2.7 O projeto 001/80 da Reserva Natural da Vale do Rio Doce

Na RNVRD, desde 1978 vem sendo conduzido um estudo de longo prazo sobre a dinâmica da comunidade vegetal, instalado em 5 blocos ao acaso (Figura 1.5), com 9 tratamentos (Figuras 1.6 e 1.7), que se caracterizam por diferentes níveis de redução da área basal, a partir dos maiores indivíduos e seletivamente (detalhes em BATISTA, 1994; JESUS, 2001). Os tratamentos podem ser tratados como diferentes intensidades de distúrbios experimentais. Cada uma das 45 parcelas do experimento mede 50 x 100 m. Todos os tratamentos foram utilizados neste trabalho, embora o foco seja sobre o T7, no qual foi efetuado um corte raso.

Apenas os dados do Tratamento 1 (testemunha) se referem ao levantamento pré-exploratório do ano de 1978, e não ao ano de 1980, como nos outros tratamentos. Previamente à aplicação dos tratamentos foi realizado um levantamento pré-exploratório, de abril a agosto de 1978, que propiciou o planejamento da exploração, inclusive com a marcação das árvores que seriam exploradas. Em todos os tratamentos, excetuando-se a testemunha, foram cortados os cipós existentes, como medida prévia de manejo, 12 meses antes da aplicação do distúrbio experimental. Todas as árvores, após serem abatidas e desganhadas, foram transportadas, com o auxílio de um trator MF95X com guincho, para as margens das parcelas, onde a toragem e o empilhamento foram feitos. As toras serráveis e toda a lenha foram medidas, por tratamento e por parcela. A medição das toras se deu depois da eliminação das galhadas e das partes não-serráveis. A lenha foi desdobrada de metro em metro e, posteriormente, empilhada.

Para proporcionar informações a respeito da dinâmica de sucessão natural, frente às diferentes intensidades de distúrbios experimentais, cada unidade experimental foi medida em intervalos de três anos, de 1980 até 1995, mais as medições de 1997, 1999, 2000 e 2002 sendo medidos e marcados todos os indivíduos com dap maior ou igual a 10 cm na altura do peito (1,30 m de altura). Todas as árvores classificadas como ingresso foram também identificadas, numeradas e etiquetadas.

A identificação das espécies antes do corte não foi plenamente satisfatória e cerca de 428 árvores de um total de 12.036 com DAP  $\geq$  10 cm medidas em 22,5 ha no ano de 1980 (3,6% de todos os 9 tratamentos do experimento) ainda não possuem identificação por que foram cortadas

(Jesus, 2001). Muitas que não foram cortadas só foram identificadas ao longo do contínuo monitoramento do experimento e existe atualmente um esforço em identificação de brotação de algumas daquelas espécies cortadas, visando diminuir aquela porcentagem não identificada.

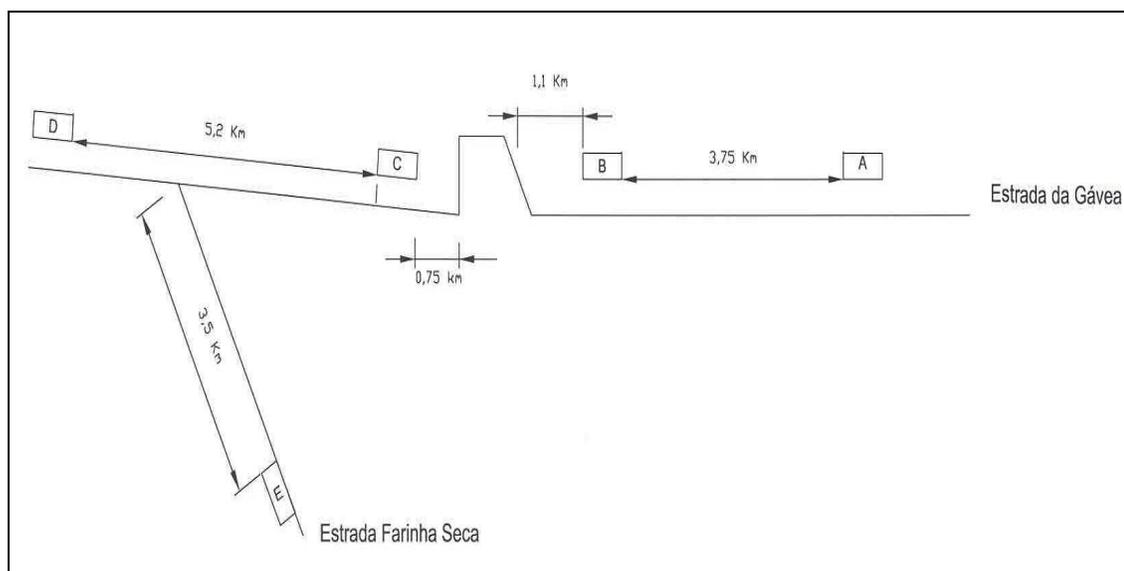


Figura 1.5 – Detalhe esquemático, mostrando a distância entre blocos (A, B, C, D e E) na Reserva Natural da Vale do Rio Doce, Linhares (ES)

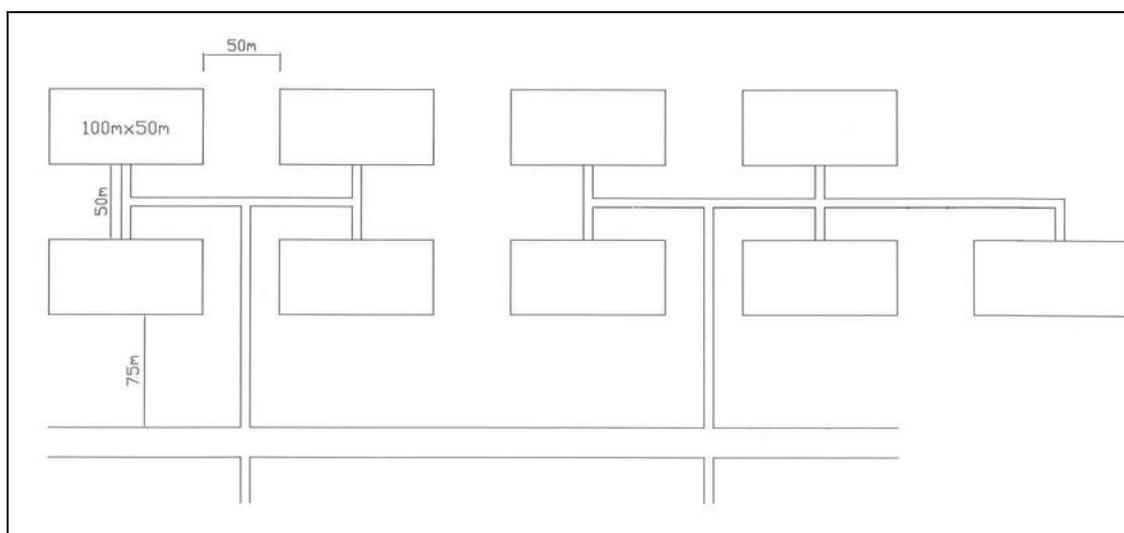


Figura 1.6 – Detalhe esquemático, mostrando a distância entre tratamentos dentro do bloco e a distância da estrada

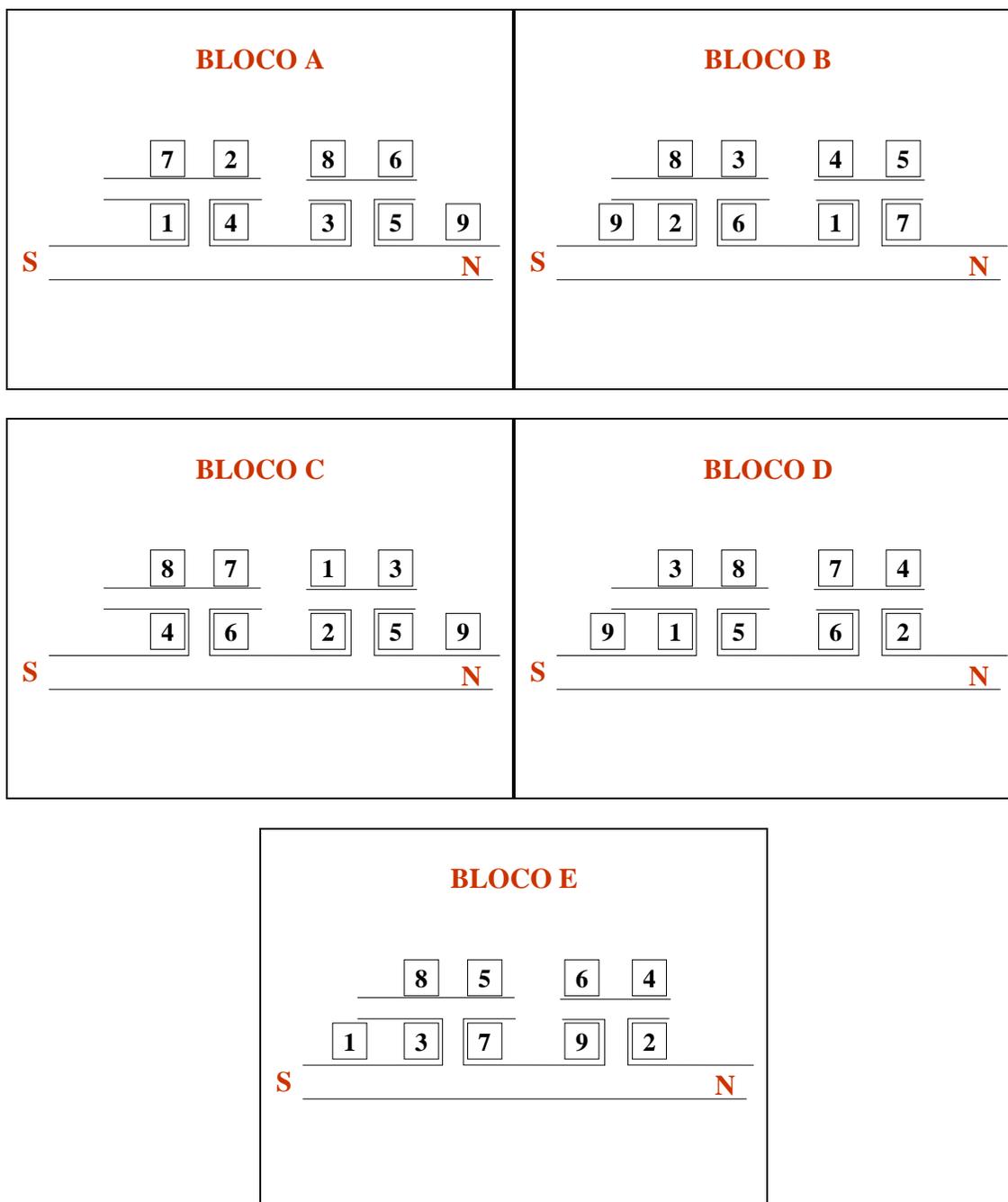


Figura 1.7 – Esquema de distribuição dos tratamentos (1 a 9) dentro dos blocos, onde cada tratamento corresponde a uma área de 0,5 ha

## Referências

- ABREU, S. F. Feições morfológicas e demográficas do litoral do Espírito Santo. **Revista Brasileira de Geografia**, Rio de Janeiro, v.5, n.2, p.215-234, 1943.
- ADAMSON, R.S. The plant communities of table mountain: II. Life-form dominance and succession. **Journal of Ecology**, Oxford, v.19, p.304-320, 1931.
- ALLAN, R.; LINDESAY, J.; PARKER, D. **El niño southern oscillation and climatic variability**. Collingwood: CSIRO Publishing, 1996. 405p.
- ALLISON, G. The influence of species diversity and stress intensity on community resistance and resilience. **Ecological Monographs**, Durham, v.74, p.117-134, 2004.
- ALVIRA, D.; PUTZ, F.E.; FREDERICKSEN, T.S. Liana loads and post-logging liana densities after liana cutting in a lowland forest in Bolivia. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.190, p.73-86, 2004.
- AMADOR, E. da S. Depósitos relacionados à unidade inferior do Grupo Barreiras no Estado do Espírito Santo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 32, 1982, Salvador. **Anais...** Salvador, v.4, p.1-61.
- AN, Z. The history and variability of the East Asian Paleomonsoon climate. **Quaternary Science Reviews**, v.19, p.171-189, 2000.
- ANDRADE-LIMA, D. Vegetação. In: **Atlas Nacional do Brasil**. Rio de Janeiro: IBGE, 1966.
- ARONSON, J.; FLORET, C.; FLOCH, E.; OVALLE, C.; PONTANIER, R. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands: a view from the south. **Restoration Ecology**, Oxford, v.1, p.8-17, 1993.
- AUBRÈVILLE, A. La forêt coloniale: les forêts d'Afrique équatoriale. **Annales de L'Académie des Sciences Coloniales**, Paris, v.9, p.1-245, 1938.
- AUSTIN, M.P. Continuum concept ordination methods and niche theory. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.16, p.39-61, 1985.
- AZEVEDO, L.G. Tipos de vegetação do Estado do Espírito Santo. **Revista Brasileira de Geografia**, Rio de Janeiro, v.24, n.1, p.111-115, 1962.
- BAKER, T.R.; PHILLIPS, O.L.; MALHI, Y.; ALMEIDA, S.; ARROYO, L.; DI FIORE, A.; KILLEEN, T.; LAURANCE, S.G.; LAURANCE, W.F.; LEWIS, S.L.; LLOYD, J.; MONTEAGUDO, A.; NEILL, D.A.; PATIÑO, S.; PITMAN, N.C.A.; SILVA, N.; VÁSQUEZ MARTÍNEZ, R. Increasing biomass in Amazonian forest plots? **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, London, v.359, p.353-365, 2004.
- BARROS, A.; UHL, C. Logging along the Amazon river and estuary: patterns, problems and potential. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.77, p.87-105, 1995.
- BATISTA, J.L.F. **Spatial dynamics of trees in a Brazilian Atlantic Tropical Forest under natural and managed condition**. 1994. 327p. Thesis (PhD) University of Washington. Washington, 1994.

- BAZZAZ, F.A.; PICKETT, S.T.A. Physiological ecology of plant succession: a comparative review. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.11, p.287-310, 1980.
- BAZZAZ, F.A. Characteristics of population in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystem. In: MOONEY, H.A.; GODRON, M. (Ed.). **Disturbance and ecosystems**. New York: Springer-Verlag, 1983. p.259-275.
- BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. **Ecology**: individuals, populations and communities. Oxford: Blackwell Science, 1996. 1068p.
- BEISNER, B.; HAYDON, D.T.; CUDDINGTON, K. Alternative conceptions of alternative stable states in ecology. **Frontiers in Ecology and the Environment**, Silver Spring, v.1, p.376-382, 2003.
- BERTNESS, M.; TRUSSELL, G.C.; EWANCHUK, P.J.; SILLIMAN, B.R. Do alternate stable community states exist in the gulf of maine rocky intertidal zone? **Ecology**, Brooklyn, v.83, p.3434-3448, 2002.
- BEWS, J.W. An account of the chief types of vegetation in South Africa, with notes on the plant succession. **Journal of Ecology**, Oxford, v.4, p.129-59, 1916.
- BORMANN, F.H.; LIKENS, G.E. **Patterns and process in a forested ecosystem**. New York: Springer-Verlag, 1979. 253p.
- BOWLES, I.A.; RICE, R.E.; MITTERMEIER, R.A.; FONSECA, G.A.B. Logging and tropical forest conservation. **Science**, Washington, v.280, p.1899-1900, 1998.
- BRAJNIKOV, B. **Carta geográfica do estado do Espírito Santo**. Rio de Janeiro: Conselho Nacional de Geografia, 1954.
- BRAUN-BLANQUET, J. **Plant sociology**: the study of plant communities. New York: McGraw-Hill Book, 1932. 451.
- BROKAW, N.V.L. Treefalls: frequency, timing, and consequences. In: LEIGH, E.G.; RAND, A.S.; WINDSOR, D.M. (Ed.). **The ecology of a tropical forest**: seasonal rhythms and long-term changes. Washington: Smithsonian Institution Press, 1982. p.101-108.
- BROKAW, N.V.L. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forest. In: PICKETT, S.T.A.; WHITE, P.S. (Ed.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. Orlando: Academic Press, 1985. p.53-68.
- BROKAW, N.V.L.; BUSING, R.T. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.15, n.5, p.183-188, 2000.
- CAIN, S. Plant succession and ecological history of a Central Indiana Swamp. **Botanical Gazette**, Chicago, v.86, p.384-401, 1928.
- CALEY, M.J.; SCHLUTER, D. The relationship between local and regional diversity. **Ecology**, Brooklyn, v.78, p.70-80, 1997.
- CALLAWAY, R.M. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. **Oecologia**, Berlin, v.112, p.143-149, 1997.

- CAMPBELL, D.H. The new flora of Krakatau. **The American Naturalist**, Chicago, v.43, p.449-460, 1909.
- CAREY, E.V.; BROWN, S.; GILLESPIE, A.J.R.; LUGO, A.E. Tree mortality in mature lowland Tropical moist and tropical lower montane moist forests of Venezuela. **Biotropica**, Lawrence, v.26, p.255-265, 1994.
- CARPENTER, S.R.; COTTINGHAM, K.L. Resilience and restoration of lakes. **Conservation Ecology**, Waterloo, v.1, n.1, 1997.
- CARPENTER, S.R.; WALKER, B.; ANDERIES, J.M.; ABEL, N. From metaphor to measurement: resilience of what to what? **Ecosystems**, New York, v.4, p.765-781, 2001.
- CHAMBERS JQ, HIGUCHI N, TEIXEIRA LM, dos SANTOS J, LAURANCE SG, TRUMBORE SE Response of tree biomass and wood litter to disturbance in a Central Amazon forest. **Oecologia**, Berlin, v.141, p.596-611, 2004.
- CHARLSON, R.J.; LOVELOCK, J.E.; ANDREAE, M.O.; WARREN, S.G. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. **Nature**, London, v.326, p.655-661, 1987.
- CHASE, J.M. Community assembly: when should history matter? **Oecologia**, Berlin, v.136, p.489-498, 2003.
- CHAVE, J.; CONDIT, R.; LAO, S.; CASPERSEN, J.P.; FOSTER, R.B.; HUBBELL, S.P. Spatial and temporal variation in biomass of a tropical forest: results from a large census plot in Panama. **Journal of Ecology**, Oxford, v.91, p.240-252, 2003.
- CHAZDON, R.L. Tropical forests – log‘em or leave‘em? **Science**, Washington, v.281, p.1295-1296, 1998.
- CHERRETT, M. Key concepts: the results of a survey of our members’ opinions. In: CHERRETT, M. (Ed.). **Ecological concepts**. Oxford: Blackwell, 1989. p.1-16. (British Ecological Symposium, 29).
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.31, p.343-66, 2000.
- CHESSON, P.L.; CASE, T.J. Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. In: DIAMOND, J.; CASE, T.J. (Ed.). **Community ecology**. Harper and Row, 1986. p.229-239.
- CHRISTENSEN, V. Ecosystem maturity - towards quantification. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v.77, p.3-32, 1995.
- CLARK, D.A. Are tropical forests an important carbon sink? Reanalysis of the long-term plot data. **Ecological Applications**, Washington, v.12, p.3-7, 2002.
- CLARK D.A. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, London, v.359, p.477-491, 2004.

- CLARK, D.A.; PIPER, S.C.; KEELING, C.D.; CLARK, D.B. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v.100, p.5852-5857, 2003.
- CLARK, J.S. Ecological disturbance as a renewal process: theory and application to fire history. **Oikos**, Copenhagen, v.56, p.17-30, 1989.
- CLARK, D.B.. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests. In: BAWA, K.S.; HADLEY, M. (Ed.). **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Man and biosphere series, Unesco. Paris, Unesco: Parthenon Carnforth: Publishing, 1990. p.291-315.
- CLARK, J.S.; McLACHLAN, J.S. Stability of forest diversity. **Nature**, London, v.423, p.635-638, 2003.
- CLEMENTS, F.E. **Plant Succession**. Carnegie Institute of Washington, 1916. 512p. (Publication 242).
- CLEMENTS, F.E. Nature and structure of the climax. **Journal of Ecology**, Oxford, v.24, p.252-284, 1936.
- CLEMENTS, F.E. The development and structure of vegetation. **Botanical Survey of Nebraska**, New York, v.7, p.1-175, 1904.
- COCHRANE, M.A.; SCHULZE, M.D. Forest fires in the Brazilian Amazon. **Conservation Biology**, Cambridge, v.12, p.948-950, 1998.
- COLLINS, S.L.; GLENN, S.M. Intermediate disturbance and its relationship to within - and between - patch dynamics. **New Zealand Journal of Ecology**, Rotorua, v.21, p.103-110, 1997.
- COLLINS, S.L. Disturbance frequency and community stability in native tallgrass prairie. **The American Naturalist**, Chicago, v.155, p.311-325, 2000.
- CONDIT, R.; ASHTON, P.S.; BAKER, P.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; GUNATILLEKE, S.; GUNATILLEKE, N.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B.; ITOH, A.; LAFRANKIE, J.V.; LEE, H.S.; LOSOS, E.; MANOKARAN, N.; SUKUMAR, R.; YAMAKURA, T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. **Science**, Washington, v.288, p.1414-1418, 2000.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Changes in tree species abundance in a Neotropical forest over eight years: impact of climate change. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.12, p.231-256, 1996.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Short-term dynamics of a neotropical forest. **Bioscience**, Washington, v.42, p.822-828, 1992.
- CONNELL, H.J.; SOUSA, W.P. On the evidence needed to judge ecological stability of persistence. **The American Naturalist**, Chicago, v.121, p.789-825, 1983.
- CONNELL, J.H.; SLATYER, R.O. Mechanisms succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, Chicago, v.111, p.1119-1144, 1977.
- CONSTANZA, R.; MAGEAU, M. What is a healthy ecosystem? **Aquatic Ecology**, v.33, p.105-115, 1999.

- COOPER, W.S. Plant Succession in the Mount Robson region, British Columbia. **The Plant World**, Brooklyn, v.19, p.211-238, 1916.
- COOPER, W.S. Seventeen years of successional change upon Isle Royale, Lake Superior. **Ecology**, Brooklyn, v.9, p.1-5, 1928.
- COOPER, W.S. The climax forest of Isle Royale, Lake Superior, and its development. **Botanical Gazette**, Chicago, v.55, p.1-44, p.115-140, p.189-235, 1913.
- COOPER, W.S. The fundamentals of vegetation change. **Ecology**, Brooklyn, v.7, p.391-413, 1926.
- CORNELL, H.V.; LAWTON, J.H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **Journal of Animal Ecology**, London, v.61, p.1-12, 1992.
- COTTINGHAM, K.L.; CARPENTER, S.R. Predictive indices of ecosystem resilience: Consistency and testability in models of north temperate lakes. **Ecology**, Brooklyn, v.75, p.2127-2138, 1994.
- COTTINGHAM, K.L.; BROWN, B.L.; LENNON, J.T. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. **Ecology Letters**, Oxford, v.4, p.72-85, 2001.
- COWLES, H.C. The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. **Botanical Gazette**, Chicago, v.27, p.95-117, p.167-202, p.281-308, p.361-391, 1899.
- COWLES, H.C. The physiographic ecology of Chicago and vicinity: a study of the origin, development, and classification of plant societies. **Botanical Gazette**, Chicago, v.31, p.73-108, p.145-182, 1901.
- COWLES, H.C. The causes of vegetative cycles. **Botanical Gazette**, Chicago, v.51, p.161-183, 1911.
- COWLES, H.C. Review of "Plant Succession" by F.E. Clements. **Botanical Gazette**, Chicago, v.68, p.477-478, 1919.
- CROW, T.R. A rainforest chronicle: a 30 year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. **Biotropica**, Lawrence, v.12, p.42-55, 1980.
- CURRAN, L.M.; CANIAGO, I.; PAOLI, G.D.; ASTIANTI, D.; KUSNETI, M.; LEIGHTON, M.; NIRARITA, C.E.; HAERUMAN, H. Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. **Science**, Washington, v.286, p.2184-2188, 1999.
- CURTIS, J. T.; McINTOSH, R.P. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. **Ecology**, Brooklyn, v.32, p.476-496, 1951.
- DALANESI, P.E.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Flora and structure of the arboreal component of the forest of the Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, Lavras, Minas Gerais State, and correlations between species distribution and environmental variables. **Acta Botanica Brasílica**, São Paulo, v.18, n.4, p.331-356, 2004.
- DAVIS, M.B. Palynology and environmental history during the Quaternary period. **American Scientist**, New Haven, v.57, p.317-332, 1969.

- DAVIS, T.A.W.; RICHARDS, P.W. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: An ecological study of a limited area of tropical rainforest. Part II. **Journal of Ecology**, Oxford, v.22, p.106-155, 1934.
- DEANGELIS, D.L. Energy flow, nutrient cycling, and ecosystem resilience. **Ecology**, Brooklyn, v.61, p.764-771, 1980.
- DEL MORAL, R. Succession and local species turnover on Mount St. Helens, Washington. **Acta Phytogeographica Sueca**, Uppsala, v.85, p.51-60, 1999.
- DOAK, D.F.; BIGGER, D.; HARDING, E.K.; MARVIER, M.A.; MALLEY, R.E.; THOMSON, D. The statistical inevitability of stability–diversity relationships in community ecology. **The American Naturalist**, Chicago, v.151, p.264–276, 1998.
- DRURY, W.H.; NISBET, I.C.T. Succession. **Journal of Arnold Arboretum**, Harvard, v.54, p.331-368, 1973.
- EGLER, F.E. Arid Southeast Oahu Vegetation, Hawaii. **Ecological Monographs**, Durham, v.17, p.385-435, 1947.
- EGLER, F.E. A commentary on American plant ecology, based on the textbooks of 1947-49. **Ecology**, Brooklyn, v.32, p.673-95, 1951.
- EGLER, F.E. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition-a factor in old-field vegetation development. **Vegetatio**, Dordrecht, v.4, p.412-417, 1954.
- EGLER, W.A. A zona pioneira do norte do Rio Doce. **Revista Brasileira de Geografia**, Rio de Janeiro, v.13, n.2, p.223-264, 1951.
- EL-HANI, C.N. **Níveis da ciência, níveis da realidade**. Evitando o dilema holismo reducionismo no ensino de ciências e biologia. São Paulo, 2000. 391p. Tese (Doutorado em Educação) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000.
- ELMQVIST, T.; FOLKE, C.; NYSTRÖM, M.; PETERSON, G.; BENGTTSSON, J.; WALKER, B.; NORBERG, J. Response diversity, ecosystem change, and resilience. **Frontiers in Ecology and the Environment**, Silver Spring, v.1, p.488–494, 2003.
- ELTON, C.S. **Animal ecology and evolution**. London: Clarendon Press, 1930. 296p.
- ELTON, C.S. **The ecology of invasions by plants and animals**. London: Chapman and Hall, 1958. 181p.
- EMBRAPA. Levantamento expedito dos solos da Reserva Florestal de Linhares no estado do Espírito Santo. **Documentos Embrapa**, 1999. 75p.
- ENGEL, V.L. **Estudo Fenológico de Espécies Arbóreas de uma Floresta Tropical em Linhares - ES**. 2000. 137p. Tese (Doutorado em Ecologia), Universidade de Campinas. Campinas, 2000.
- ENGLE, D.M.; PALMER, M.W.; CROCKETT, J.S.; MITCHELL, R.L.; STEVENS, R. Influence of late season fire on early successional vegetation of an Oklahoma prairie. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.11, p.135-144, 2000.

- ERNEST, S.K.M.; BROWN, J.H. Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability. **Ecology**, Brooklyn, v.82, p.2118-2132, 2001.
- ESPÍRITO-SANTO, F.D.B.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; MACHADO, E.L.M.; SOUZA, J.S.; FONTES, M.A.L.; MARQUES, J.J.G.S.M. Variáveis ambientais e a distribuição de espécies arbóreas em um remanescente de Floresta Estacional Semidecídua Montana no campus da Universidade Federal de Lavras, MG. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v.16, n.3, p.331-356, 2002.
- FASTIE, C. L. Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. **Ecology**, Brooklyn, v.76, p.1899–1916, 1995.
- FEARNSIDE, P.M. Amazonian deforestation and global warming: carbon stocks in vegetation replacing Brazil's Amazon forest. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.80, p.21–34, 1996.
- FERREIRA, A. **Novo dicionário Aurélio - Século XXI**. v.3.0. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1999. 1838p.
- FINEGAN, B. Forest succession. **Nature**, London, v.312, p.109-114, 1984.
- FOLKE, C.; CARPENTER, S.; WALKER, B.; SCHEFFER, M.; ELMQVIST, T.; GUNDERSON, L.; HOLLING, C.S. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v.35, p.557-581, 2004.
- FORMAN, T.T.R.; GODRON, M. **Landscape Ecology**. New York: John Wiley, 1986. 619p.
- FOSTER, B.L.; TILMAN, D. Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. **Journal of Ecology**, Oxford, v.91, p.999–1007, 2003.
- FOSTER, B.L.; TILMAN, D. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. **Plant Ecology**, Dordrecht, v.146, p.1-10, 2000.
- FULLER, G.D. Evaporation and soil moisture in relation to the succession of plant associations. **Botanical Gazette**, Chicago, v.58, p.193–234, 1914.
- GARAY, I.; KINDEL, A.; JESUS, R.M. Diversity of humus forms in the Atlantic forest ecosystems (Brazil): the tableland Atlantic forest. **Acta Oecologica**, Montreal, v.16, p.553-570, 1995.
- GILLER, P.; HILLEBRAND, H.; BERNINGER, U.G.; GESSNER, M.O.; HAWKINS, S.; INCHAUSTI, P.; INGLIS, C.; LESLIE, H.; MALMQVIST, B.; MONAGHAN, M.T.; MORIN, P.J.; O'Mullan, G. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. **Oikos**, Copenhagen, v.104, p.423-436, 2004.
- GILLSON, L. Evidence of hierarchical patch dynamics in an East African Savanna. **Landscape Ecology**, Dordrecht, v.19, p.883-894, 2004.
- GLEASON, H.A. Further views on the succession concept. **Ecology**, Brooklyn, v.8, p.299-326, 1927.
- GLEASON, H.A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, New York, v.53, p.1-20, 1926.

- GLEASON, H.A. The individualistic concept of the plant association. **American Midland Naturalist**, Notre Dame, v.21, p.92-110, 1939.
- GLEASON, H.A. The structure and development of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, New York, v.43, p.463-481, 1917.
- GÓMEZ-POMPA, A.G.; VÁZQUEZ-YANES, C.N. Successional studies of a rain forest in Mexico. In: WEST, D.C.; SCHUGART, H.H.; BOTKIN, D.B. (Ed.). **Forest concepts and application**. New York: Springer-Verlag, 1981. p.247-266.
- GRACE, J.; LLOYD, J.; McINTYRE, J.; MIRANDA, A.C.; MEIR, P.; MIRANDA, H.S.; NOBRE, C.; MONCRIEFF, J.M.; MASSHEDER, J.; MALHI, Y.; WRIGHT, I.R.; GASH, J. Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in Southwest Amazonia, 1992–93. **Science**, Washington, v.270, p.778–780, 1995.
- GRACE, J.B. The roles of community biomass and species pools in the regulation of plant diversity. **Oikos**, Copenhagen, v.92, p.193-297, 2001.
- GRAHAM, M.H.; DAYTON, P.K. On the evolution of ecological ideas: paradigms and scientific progress. **Ecology**, Brooklyn, v. 83, p.1481–1489, 2002.
- GRAU, H.R.; ARTURI, M.F.; BROWN, A.D.; ACEÑOLAZA, P.G. Floristic and structural changes along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.95, p.161–171, 1997.
- GRIME, J.P. **Plant strategies and vegetation processes**. New York: John Wiley, 1979, 203p.
- GRIMM, V.; WISSEL, C. Babel, or the ecological stability discussions—an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. **Oecologia**, Berlin, v.109, p.323–34, 1997.
- GROVER, J.P.; LAWTON, J.H. Experimental studies on community convergence and alternative states: comments on a paper by Drake et al. **Journal of Animal Ecology**, London, v.63, p.484-487, 1994.
- GUARIGUATA, M.R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.148, p.185-206, 2001.
- GUNDERSON, L.H. Ecological resilience: in theory and application. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.31, p.425–439, 2000.
- GUNDERSON, L.H.; HOLLING, C.S.; PETERSON, G. Surprises and sustainability: cycles of renewal in the Everglades. In: GUNDERSON, L.; HOLLING, C.S. (Ed.). **Panarchy: understanding transformations in human and natural systems**. Washington: Island Press, 2002. p.315-322.
- HALPERN, C.B. Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. **Ecology**, Brooklyn, v.69, p.1703-1715, 1988.
- HARTSHORN, G.S. Treefalls and tropical forest dynamics. In: TOMLINSON, P.B.; ZIMMERMAN, M.H. (Ed.). **Tropical trees as living systems**. Cambridge: University Press, 1978. p.617-638.
- HEINSDIJK, D.; MACEDO, J.G.; ANDEL, S.; ASCOLY, R.B. A floresta do norte do Espírito Santo. **Boletim do Setor de Inventário Florestal**, Rio de Janeiro, v.7, p.1-69, 1965.

- HERBERT, D.A.; FOWNES, J.H.; VITOUSEK, P.M. Hurricane damage to a Hawaii forest: nutrient supply rate affects resistance and resilience. **Ecology**, Brooklyn, v.80, p.908-920, 1999.
- HERWITZ, S.R.; YOUNG, S.S. Mortality, recruitment and growth rates of montane tropical rain forest canopy trees on Mount Bellenden-Ker, Northeast Queensland, Australia. **Biotropica**, Lawrence, v.26, p.350-361, 1994.
- HIXON, M.A.; PACALA, S.W.; SANDIN, S.A. Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. **Ecology**, Brooklyn, v.83, p.1490-1508, 2002.
- HOLDSWORTH, A.R.; UHL, C. Fire in Amazonian selectively logged rain forest and the potential for fire reduction. **Ecological Applications**, Washington, v.7, p.713-725, 1997.
- HOLLING, C.S. Resilience and stability of ecological systems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.4, p.2-23, 1973.
- HOLLING, C.S. Engineering resilience vs. ecological resilience. In: SCHULZE, P.C. (Ed.). **Engineering Within Ecological Constraints**. Washington: National Academy Press, 1996. p.32-43.
- HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; EZCURRA, E.; GUTIERRES, J.R.; MOHREN, G.M.J. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.16, p.89-94, 2001.
- HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Biology, chance, and history and structure of tropical rainforest tree communities. In: DIAMOND J.; CASE, T. (Ed.). **Community ecology**. New York: Harper and Row, 1986. p.314-330.
- HUBELL, S.P.; FOSTER, R.B. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. **Revista de Biología Tropical**, San Jose, v.35, p.7-22, 1987.
- HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Structure, dynamics and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. In: GENTRY, A.H. (Ed.). **Four neotropical rainforests**. New Haven: Yale University Press, 1990. p.522-541.
- HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B.; O'BRIEN, S.T.; HARMS, K.E.; CONDIT, R.; WECHSLER, B.; WRIGHT, S.J.; LAO, S.L. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. **Science**, Washington, v.283, p.554-557, 1999.
- HUGHES, J.; ROUGHGARDEN, J. Aggregate community properties and the strength of species interactions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v.95, p.6837-6842, 1998.
- HURTT, G.C.; PACALA, S.W. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history, and competitive differences between plants. **Journal of Theoretical Biology**, London, v.176, p.1-12, 1995.
- HUSTON, M. A general hypothesis of species diversity. **The American Naturalist**, Chicago, v.113, p.81-101, 1979.
- HUSTON, M.A. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. **Oikos, Copenhagen**, v.86, p.393-401, 1999.

- INOUYE, R.S.; TILMAN, D. Convergence and divergence of oldfield plant communities along experimental nitrogen gradients. **Ecology**, Brooklyn, v.69, p.995–1004, 1988.
- INOUYE, R.S.; TILMAN, D. Convergence and divergence of old-field vegetation after 11 years of nitrogen addition. **Ecology**, Brooklyn, v.76, p.1872-1887, 1995.
- IVES, A.R.; JANSEN, V.A.A. Complex dynamics in stochastic tritrophic models. **Ecology**, Brooklyn, v.79, p.1039–1052, 1988.
- IVES, A.R. Measuring resilience in stochastic systems. **Ecological Monographs**, Durham, v.62, p.217-233, 1995.
- IVES, A.R.; GROSS, K.; KLUG, J.L. Stability and variability in competitive ecosystems. **Science**, Washington, v.286, p.542-544, 1999.
- IZAURRALDE, R.C.; ROSENBERG, N.J.; BROWN, R.A.; LEGLER, D.M.; TISCARENO LOPEZ, M.; SRINIVASAN, R. Modeled effects of moderate and strong Los Niños on crop productivity in North America. **Agriculture and Forest Meteorology**, Amsterdam, v.94, p.259-268, 1999. BAWA, K.; SEIDLER, R. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. **Conservation Biology**, Cambridge, v.12, p.46-55, 1998.
- JACQUEMYN, H.; BUTAYE, J.; HERMY, M. Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. **Journal of Biogeography**, Danvers, v.28, p.801–812, 2001.
- JANSEN, V.A.A.; KOKKORIS, G.D. Complexity and stability revisited. **Ecology Letters**, Oxford, v.6, p.498-502, 2003.
- JENTSCH, A.; BEIERKUHNLEIN, C.; WHITE, P.S. Scale, the dynamic stability of forest ecosystems, and the persistence of biodiversity. **Silva Fennica**, Helsinki, v.36, p.393-400, 2002.
- JESUS, R.M. **Manejo florestal: impactos da exploração na estrutura da floresta e sua sustentabilidade econômica**. 2001. 244p. Tese (Doutorado em Ecologia), Universidade de Campinas. Campinas, 2001.
- JESUS, R.M.; ROLIM, S.G. Fitossociologia da floresta atlântica de tabuleiro. **Boletim Técnico SIF**, Viçosa, v.19, p.1-150, 2005.
- KAUFFMAN, J.B.; CUMMINGS, D.L.; WARD, D.E.; BABBITT, R. Fire in the Brazilian Amazon: 1. Biomass, nutrient pools, and losses in slashed primary forests. **Oecologia**, Berlin, v.104, p.397-408, 1995.
- KENOYER, L.A. General and successional ecology of the lower tropical rain forest at Barro Colorado Island, Panama. **Ecology**, Brooklyn, v.10, p.201-222, 1929.
- KINDEL, A. **A fragmentação real: heterogeneidade de remanescentes florestais e valor indicador das formas de húmus**. 2001. Tese (Doutorado em Geografia) - Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, 2001.
- KING, A.W.; PIMM, S.L. Complexity, diversity and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results. **The American Naturalist**, Chicago, v.122, p.229–239, 1983.

- KIRCHNER, J.W. The Gaia hypothesis: Can it be tested? **Reviews of Geophysics**, Washington, v.27, p.223-235, 1989.
- KIRCHNER, J.W. The Gaia hypothesis: Conjectures and refutations. **Climatic Change**, Dordrecht, v.58, p.21-45, 2003.
- KNAPP, R.A.; MATHEWS, K.R.; SARNELLE, O. Resistance and resilience of alpine lake fauna to fish introductions. **Ecological Monographs**, Durham, v.71, p.401–421, 2001.
- KNOWLTON, N. Multiple "stable" states and the conservation of marine ecosystems. **Progress in Oceanography**, Pergamon, v.60, p.387-396, 2004.
- KOHYAMA, T.; SUZUKI, E.; PARTOMIHARDJO, T.; YAMADA, T. Dynamic steady-state of patch-mosaic tree size structure of a mixed dipterocarp forest regulated by local crowding. **Ecological Research**, Tokyo, v.16, p.85-98, 2001.
- KOGAN, F. Satellite-observed sensitivity of world land ecosystems to El Niño/La Niña. **Remote Sensing of Environment**, Pergamon, v.74, p.445-462, 2000.
- KOPPEL, J.; RIETKERK, M. Spatial Interactions and Resilience in Arid Ecosystems. **The American Naturalist**, Chicago, v.163, p.113–121, 2004.
- KOZLOWSKY-SUZUKI, B.; BOZELLI, R.L. Resilience of a zooplankton community subjected to marine intrusion in a tropical coastal lagoon. **Hydrobiologia**, The Hague, v.522, p.165-177, 2004.
- LAURANCE, W.F.; COCHRANE, M.A. Synergistic effects in fragmented landscapes. **Conservation Biology**, Cambridge, v.15, p.1488–1535, 2001.
- LAURANCE, W.F.; DELAMÔNICA, P.; LAURANCE, S.G.; VASCONCELOS, H.L.; LOVEJOY, T.E. Rainforest fragmentation kills big trees. **Nature**, London, v.404, p.836, 2000.
- LAURANCE W.F.; FERREIRA, L.V.; RANKIN-DE-MERONA J.; LAURANCE, S.G.; HUTCHINGS, R.G.; LOVEJOY, T.E. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. **Conservation Biology**, Cambridge, v.12, p.460–464, 1998.
- LAURANCE W.F.; LAURANCE, S.G.; FERREIRA, L.V.; RANKIN-DE-MERONA J.M.; HUTCHINGS, R.G.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.E. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. **Science**, Washington, v.278, p.1117–1118, 1997.
- LAW, R.; MORTON, R.D. Alternative permanent states of ecological communities. **Ecology**, Brooklyn, v.74, p.1347–1361, 1993.
- LEHMAN, C.L. Concept of stability. **Encyclopedia of Biodiversity**, Linn, v.5. p.467-479, 2000.
- LEHMAN, C.L.; TILMAN, D. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. **The American Naturalist**, Chicago, v.156, p.534-552, 2000.
- LEIGHTON, M.; WIRAWAN, N. Catastrophic drought and fire in Borneo tropical rain forest associated with the 1982-83 El Niño Southern Oscillation event. In: PRANCE, G.T. (Ed.). **Tropical forests and the world atmosphere**. Boulder: West view Press, 1986. p.75-102.

LENTON, T.M.; LOVELOCK, J.E. Daisyworld is Darwinian: Constraints on adaptation are important for planetary self-regulation. **Journal of Theoretical Biology**, London, v.206, p.109-114, 2000.

LEVIN, S.A. Population dynamic models in heterogeneous environments. **Annual Reviews of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.7, p.287-310, 1976.

LEVIN, S.A. The problem of pattern and scale in ecology. **Ecology**, Brooklyn, v.73, p.1943-1967, 1992.

LEVINS, R.; LEWONTIN, R. **The dialectical biologist**. Cambridge: Harvard University Press, 1985. 303p.

LEWIS, S.L.; PHILLIPS, O.L.; BAKER, T.R.; LLOYD, J.; MALHI, Y.; ALMEIDA, S.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W.F.; NEILL, D.A.; SILVA, J.N.M.; TERBORGH, J.; TORRES LEZAMA, A.; VÁSQUEZ MARTÍNEZ, R.; BROWN, S.; CHAVE, J.; KUEBLER, C.; NÚÑEZ VARGAS, P.; VINCETI, B. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, London, v.359, p.421-436, 2004.

LEWONTIN, R.C. The meaning of stability. In: **Diversity and stability in ecological systems**. New York: editora, 1969. p.13-24. (Brookhaven Symposia in Biology Number, 22).

LHOMME, J.P.; WINKEL, T. Diversity–Stability Relationships in Community Ecology: Re-Examination of the Portfolio Effect. **Theoretical Population Biology**, New York, v.62, p.271–279, 2002.

LI, B. Fractal geometry applications in description and analysis of patch patterns and patch dynamics. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v.132, p.33–50, 2000.

LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.3, p.347-358, 1987.

LIEBERMAN, D.; HARTSHORN, G.S.; LIEBERMAN, M.; PERALTA, R. Forest dynamics at La Selva Biological Station, 1969-1985. In: GENTRY, A.H. (Ed.) **Four neotropical rainforests**. New Haven: Yale University Press, 1990. p.509-521.

LONGMAN, K.; JENÍK, J. **Tropical forest and its environment**. Essex: Longman Scientific & Technical, 1987. 347p.

LOREAU, M.; MOUQUET, N. Immigration and the maintenance of local species diversity. **The American Naturalist**, Chicago, v.154, p.427-440, 1999.

LOREAU, M. Are communities saturated? On the relationship between alpha e beta diversity. **Ecology Letters**, Oxford, v.3, p.73-76, 2000.

LOREAU, M.; BEHERA, N. Phenotypic diversity and stability of ecosystem process. **Theoretical Population Biology**, New York, v.56, p.29–47, 1999.

LOUZADA, M.A.P. **As características quantitativas e qualitativas dos aportes orgânicos em Floresta Atlântica de Tabuleiros: uma avaliação do papel da diversidade arbórea no funcionamento do ecossistema**. 2004. Tese (Doutorado em Geografia) - Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, 2004.

- LOVELOCK, J.E. Gaia: The world as a living organism. **New Scientist**, London, v.112, p.25-28, 1986.
- LOVELOCK, J.E. Hands up for the Gaia hypothesis. **Nature**, London, v.344, p.100-102, 1990.
- LUDWIG, D.; WALKER, B.; HOLLING, C.S. Sustainability, stability and resilience. **Conservation Ecology**, Waterloo, v.1, n.1, 1-20, 1997.
- MACARTHUR, R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. **Ecology**, Brooklyn, v.36, p.533-536, 1955.
- MALHI, Y.; NOBRE, A.D.; GRACE, J.; KRUIJT, B.; PEREIRA, M.G.P.; CULF, A.; SCOTT, S. Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. **Journal of Geophysical Research D**, Washington, v.103, p.31593-31612, 1998.
- MANOKARAM, N.; KOCHUMMEN, K.M. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.3, p.315-330, 1987.
- MARGALEF, R. On certain unifying principles in ecology. **The American Naturalist**, Chicago, v.97, p.357, 1963.
- MATTHEWS, J.R. The White Moss Loch: a Study in Biotic Succession. **New Phytologist**, London, v.13, p.134-148, 1914.
- MAY, R.M. **Stability and complexity in model ecosystems**. Princeton: Princeton University Press, 1973. 235p.
- MAY, R.M. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. **Nature**, London, v.269, p.471-477, 1977.
- MAY, R.M. Relation Between Diversity and Stability in the Real World. **Science**, Washington, v.290, p.714-715, 2000.
- McCANN, K.S. The diversity-stability debate. **Nature**, London, v.405, p.228-233, 2000.
- McCANN, K.S.; HASTINGS, A.; HUXEL, G.R. Weak trophic interactions and the balance of nature. **Nature**, London, v.395, p.794-798, 1998.
- McINTOSH, R.P. Gleason, H.A. "individualistic ecologist", 1882-1975: his contribution to ecological theory. **Bulletin of the Torrey Botany Club**, New York, v.102, p.253-273, 1975.
- McINTOSH, R.P. Succession and ecological theory. In: WEST, D.C., SHUGART, H.H.; BOTKIN, D.B. (Ed.). **Forest succession, concepts and application**. New York: Springer, 1981, p.10-23.
- McINTOSH, R.P. The myth of community as organism. **Perspectives in Biology and Medicine**, Baltimore, v.41, n.3, p.426-438, 1998.
- McINTOSH, R.P. The succession of succession: a lexical chronology. **Bulletin of the Ecological Society of America**, New York, v.80, p.256-265, 1999.

- McINTOSH, R.P. Pluralism in ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.18, p.321-341, 1987.
- McLEAN, R.C. Studies in the ecology of tropical rain-forest: with special reference to the forests of south Brazil. **Journal of Ecology**, Oxford, v.7, p.5-54, 122–174, 1919.
- McNAUGHTON, S.J. Diversity and Stability of Ecological Communities: A Comment on the Role of Empiricism in Ecology. **The American Naturalist**, Chicago, v.111, p.515-25, 1977.
- MERRIAM-WEBSTER. **Merriam-Webster's Collegiate Dictionary**. Springfield: Merriam-Webster. 1994. 1557p.
- MICHELI, F.; COTTINGHAM, K.L.; BASCOMPTE, BJØRNSTAD, J. O.N.; ECKERT, G.L.; FISCHER, J.M.; KEITT, T.H.; KENDALL, B.E.; KLUG, J.L.; RUSAK, J.A. The dual nature of community variability. **Oikos**, Copenhagen, v.85, p.161–169.
- MIKKELSON, G.M. Methods and metaphors in community ecology: the problem of defining stability. **Perspectives on Science**, Cambridge, v.5, p.481-498, 1997.
- MILES, J. Vegetation succession: past and present perceptions. In: GRAY, A.J.; CRAWLEY, M.J.; EDWARDS, P.J. (Ed.). **Colonization, succession and stability**. Oxford: Blackwell Scientific, 1987. p.1-29.
- MOORE, B. Notes on Succession from Pine to Oak. **Botanical Gazette**, Chicago, v.61, p.59-66, 1916.
- MORELLATO, L.P.C. Nutrient cycling in two south-east Brazilian forests: I. Litterfall and litter standing crop. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.8, n.2, p.205-215, 1992.
- MORI, S.A.; LISBOA, G.; KALLUNKI, J.A. Fenologia de uma mata higrófila sul-baiana. **Revista Theobroma**, Itabuna, v.12, p.217-230, 1982.
- MOSS, C.E. The fundamental units of vegetation: historical development of the concepts of plant association and the plant formation. **New Phytologist**, London, v.9, p.18-53, 1910.
- MOUQUET, N.; LEADLEY, P.; MERIGET, J.; LOREAU, M. Immigration and local competition in herbaceous plant communities: a three-year seed-sowing experiment. **Oikos**, Copenhagen, v.104, p.77-90, 2004.
- MOUQUET, N.; MUNGUÍA, P.; KNEITEL, J.M.; MILLER, T.E. Community assembly time and the relationship between local and regional richness. **Oikos**, Copenhagen, v.103, p.618-626, 2003.
- NAEEM, S. Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. **Ecology**, Brooklyn, v.83, p.1537-1552, 2002.
- NAEEM, S.; LI, S. Biodiversity enhances ecosystem reliability. **Nature**, London, v.390, p.507-509, 1997.
- NASCIMENTO, H.E.M.; LAURANCE, W.F. Biomass dynamics in Amazonian forest fragments. **Ecological Applications**, Washington, v.14, n.4, p.127-138, 2004.
- NEGRELLE, R.R.B. The Atlantic forest in the Volta Velha Reserve: a tropical rain forest site outside the tropics. **Biodiversity and Conservation**, Heidelberg, v.11, p.887-919, 2002.

- NEPSTAD, D.C.; VERISSIMO, A.; ALENCAR, A.; NOBRES, C.; LIMA, E.; LEFEBVRE, P.; SCHLESINGER, P.; POTTER, C.; MOUTINHO, P.; MENDOZA, E.; COCHRANE, M.; BROOKS, V. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. **Nature**, London, v.398, p.505–508, 1999.
- NEUBERT, M.G.; CASWELL, H. Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbations. **Ecology**, Brooklyn, v.78, p.653-665, 1997.
- NICOLSON, M.; McINTOSH, R.P. H.A. Gleason and the individualistic hypothesis revisited. **Bulletin of the Ecological Society of America**, New York, v.83, p.133-142, 2002.
- ODUM, E.P. The strategy of ecosystem development. **Science**, Washington, v.164, p.262–270, 1969.
- ODUM, E.P. **Fundamentals of ecology**. Philadelphia: W.B. Saunders, 1971. 574p.
- ODUM, E.P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Guanabara, 1988. 446p.
- OKEY, T.A. **Shifted community states in four marine ecosystems: some potential mechanisms**. 2004. 185p. Thesis (PhD) University of British Columbia.
- OLDEMAN, R.A.A. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis, and diversity. In: SUTTON, S.L.; WHITMORE, T.C.; CHADWICK, A.C. (Ed.). **Tropical rain forest: ecology and management**. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1983. p.131-50.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil, and the influence of climate. **Biotropica**, Lawrence, v.32, p.793-810, 2000.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; CURI, N.; VILELA, E.A.; CARVALHO, D.A. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a Central Brazilian Deciduous Dry Forest. **Biotropica**, Lawrence, v.30, p.362-375, 1998.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; CURI, N.; VILELA, E.A.; CARVALHO, D.A. Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in southeastern Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, Edinburgh, v.58, p.139-158, 2001.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; VILELA, E.A.; CARVALHO, D.A.; GAVILANES, M.L. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.10, p.483-508, 1994.
- ORIAN, G.H. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: VAN DOBBEN, W.H.; LOWE-McCONNELL, R.H (Ed.). **Unifying concepts in ecology**. The Hague, 1975. p.39-150.
- ORIAN, G.H. The influence of tree falls in tropical forest on tree species richness tropical. **Ecology**, Brooklyn, v.23, p.255-279, 1982.
- ORLÓCI, L. **From order to causes: a personal view, concerning the principles of syndynamics**. Disponível em: <http://sites.netscape.net/lorloci>, 2000.
- ORWIN, K.H.; WARDLE, D.A. New indices for quantifying the resistance and resilience of soil biota to exogenous disturbances. **Soil Biology & Biochemistry**, Oxford, v.36, p.1907–1912, 2004.

- PAINE, R.T. Advances in ecological understanding: by Kuhnian revolution or conceptual evolution? **Ecology**, Brooklyn, v.83, p.1553-1559, 2002.
- PAINE, R.T.; LEVIN, S.A. Intertidal landscape: disturbance and the dynamics of pattern. **Ecological Monographs**, Durham, v.51, p.145-178, 1981.
- PALMER, M.W. Fractal Geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. **Vegetatio**, Dordrecht, v.75, p.91-102, 1988.
- PALMER, M.W.; WHITE, P.S. On the existence of communities. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.5, p.279-282, 1994.
- PANAYOTOU, T.; ASHTON, P.S. **Not by timber alone: economics and ecology for sustaining tropical forests**. Washington: Island Press, 1992. 282p.
- PEIXOTO, A.L.; GENTRY, A.H. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.13, p.19-25, 1990.
- PEIXOTO, A.L.; SILVA, I.M. Tabuleiro forests of northern Espírito Santo, South-eastern Brazil. In: DAVIS, S.D.; HEYWOOD, V.H.; HERRERA-MACBRYDE, O.; VILLA-LOBOS, J.; HAMILTON, A.C. (Ed.). **Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for Their Conservation**. WWF/IUCN. 1997, p.369-372.
- PEIXOTO, A.L.; ROSA, M.M.; JOELS, L.C. Diagramas de perfil e de cobertura de um trecho de floresta de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v.9, n.2, p.1-17, 1995.
- PERALTA, R.; HARTSHORN, G.S.; LIEBERMAN, D.; LIEBERMAN, M. Reseña de estudios a largo plazo sobre composición florística y dinámica del bosque tropical en La Selva, Costa Rica. **Revista de Biología Tropical**, San Jose, v.35, p.23-39, 1987.
- PERES, C.A.; BAIDER, C.; ZUIDEMA, P.A.; WADT, L.H.O.; KAINER, K.A.; GOMES-SILVA, D.A.P.; SALOMÃO, R.P.; SIMÕES, L.L.; FRANCIOSI, E.R.N.; CORNEJO VALVERDE, F.; GRIBEL, R.; SHEPARD JR., G.H.; KANASHIRO, M.; COVENTRY, P.; YU, D.W.; WATKINSON, A.R.; FRECKLETON, R.P. Demographic Threats to the Sustainability of Brazil Nut Exploitation. **Science**, Washington, v.302, p.2112-2114, 2003.
- PETERSON, G.; ALLEN, C.; HOLLING, C.S. Ecological resilience, biodiversity, and scale. **Ecosystems**, New York, v.1, p.6-18, 1998.
- PETERSON, C.H. Does a rigorous criterion for environmental identity preclude the existence of multiple stable points? **The American Naturalist**, Chicago, v.124, p.127-133, 1984.
- PETRAITIS, P.S.; DUDGEON, S.R. Detection of alternative stable states in marine communities. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, v.300, p.343-371, 2004.
- PHILLIPS, O.L.; MALHI, Y.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W.F.; NUNEZ, P.V.; VASQUEZ MARTINEZ, R.; LAURANCE, S.G.; FERREIRA, L.V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. **Science**, Washington, v.282, p.439-442, 1998.

PHILLIPS, O.L.; MALHI, Y.; VINCETI, B.; BAKER, T.; LEWIS, S.L.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W.F.; VARGAS, P.N.; VASQUEZ MARTINEZ, R.; LAURANCE, S.G; FERREIRA, L.V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Changes in growth of tropical forests: evaluating potential biases. **Ecological Applications**, Washington, v.12, p.576-587, 2002a.

PHILLIPS, O.L.; VASQUEZ MARTINEZ, R.; ARROYO, L.; BAKER, T.; KILLEEN, T.; LEWIS, S.L.; MALHI, Y.; MENDOZA, A.M.; NEILL, D.; VARGAS, P.N.; ALEXIADES, M.; CERON, C.; DI FIORE, A.; ERWIN, T.; JARDIM, A.; PALACIOS, W.; SALDIAS, M.; VINCETI, B. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. **Nature**, London, v.418, p.770-774, 2002b.

PHILLIPS, J. Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts: II. Development of the climax. **Journal of Ecology**, Oxford, v.23, p.210-246, 1935.

PICKETT, S.; THOMPSON, J.N. Patch dynamics and the design of nature reserves. **Biological Conservation**, London, v.13, p.27-37, 1978.

PICKETT, S.T.A.; McDONNELL, M.J. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest. In: LECK, M.A.; PARKER, V.T.; SIMPSON, R.L. (Ed.). **Ecology of soil seed banks**. San Diego: Academic Press, 1989. p.123-147.

PICKETT, S.T.A.; WHITE, P.S. **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. Orlando: Academic Press, 1985. 472p.

PIMM, S.L. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. **Oikos**, Copenhagen, v.33, p.351-357, 1979.

PIMM, S.L. The complexity and stability of ecosystems. **Nature**, London, v.307, p.321-326, 1984.

PRIMACK, R.B.; HALL, P. Biodiversity and forest change in Malaysian Borneo. **Bioscience**, Washington, v.42, p.11, p.829-837, 1992.

PUTZ, F.E.; BLATE, G.M.; REDFORD, K.H.; FIMBEL, R.; ROBINSON, J. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. **Conservation Biology**, Cambridge, v.15, p.7-20, 2001.

REDFORD, K.H. The empty forest. **Bioscience**, Washington, v.42, p.412-422, 1992.

RICKLEFS, R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, Washington, v.235, p.167-171, 1987.

RIZZINI, C.T. **Tratado de Fitogeografia do Brasil**. São Paulo: Ed. Hucitec, 2 v., 1979. 374p.

RODRIGUES, R.R. A vegetação de Piracicaba e municípios do entorno. **Circular Técnica IPEF**, Piracicaba, v.189, p.1-18, 1999.

ROLIM, S.G.; CHIARELLO, A.G. Slow death of Atlantic forest trees in cocoa agroforestry in Southeastern Brazil. **Biodiversity and Conservation**, Heidelberg, v.13, p.2679-2694, 2004.

ROLIM, S.G.; COUTO, H.T.Z.; JESUS, R.M. Mortalidade e recrutamento de árvores na floresta atlântica em Linhares (ES). **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v.55, p.49-69, 1999.

ROLIM, S.G.; COUTO, H.T.Z.; JESUS, R.M. Fluctuaciones temporales en la composición florística del bosque tropical atlántico. **Biotropica**, Lawrence, v.33, p.12-22, 2001.

ROLIM, S.G.; JESUS, R.M.; NASCIMENTO, H.E.M.; COUTO, H.T.Z.; CHAMBERS, J. Q. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the Enso effect in permanent sample plots over a 22-year period. **Oecologia**, Berlin, v.142, p.238-246, 2005.

ROXBURGH, S.H.; SHEA, K.; WILSON, J.B. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. **Ecology**, Brooklyn, v.85, p.359-371, 2004.

RUSCHI, A. Fitogeografia do estado do Espírito Santo. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (Série Botânica)**, Belém, v.1, p.1-353, 1950.

SALESKA, S.R.; MILLER, S.D.; MATROSS, D.M.; GOULDEN, M.L.; WOFSY, S.C.; ROCHA, H.R.; CAMARGO, P.B.; CRILL, P.; DAUBE, B.C.; FREITAS, H.C.; HUTYRA, L.; KELLER, M.; KIRCHHOFF, V.; MENTON, M.; MUNGER, J.W.; PYLE, E.H.; RICE, A.H.; SILVA, H. Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. **Science**, Washington, v.302, p.1554-1557, 2003.

SALGADO-LABOURIAU, M.L. **História Ecológica da Terra**. Editora Edgard Blucher, 1994, 307p.

SAMUELS, C.L.; DRAKE, J.A. Divergent perspectives on community convergence. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.12, p.427-432, 1997.

SANFORD, R.L.; SALDARRIAGA, J.; CLARK, K.E.; UHL, C.; HERRERA, R. Amazon rainforest fires. **Science**, Washington, v.227, p.53-55, 1985.

SANKARAN, M.; McNAUGHTON, S.J. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. **Nature**, London, v.401, p.691-693, 1999.

SARMIENTO, L.; LLAMBI, L.D.; ESCALONA, A.; MARQUEZ, N. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in a old-field succession in the high tropical Andes. **Plant Ecology**, Dordrecht, v.166, p.63-74, 2003.

SCHEFFER, M.; CARPENTER, S.; FOLEY, J.A.; FOLKE, C.; WALKER, B. Catastrophic shifts in ecosystems. **Nature**, London, v.413, p.591-596, 2001.

SCHLÄPFER, F.; SCHMID, B. Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results. **Ecological Applications**, Washington, v.9, p.893-912, 1999.

SCHNITZER, S.A.; DALLING, J.W.; CARSON, W.P. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: Evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. **Journal of Ecology**, Oxford, v.88, p.655-666, 2000.

SHIPLEY, B.; KEDDY, P.A. The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypothesis. **Vegetatio**, Dordrecht, v.69, p. 47-55, 1987.

SHURIN, J.B.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J.M. HOLT, R.D.; HOOPEES, M.F.; LEIBOLD, M.A. Alternative stable states and regional community structure. **Journal of Theoretical Biology**, London, v.227, p.359-368, 2004.

- SILVA, J.M.C.; TABARELLI, M. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. **Nature**, London, v.404, p.72–73, 2000.
- SIMBERLOFF, D. The role of science in the preservation of forest biodiversity. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.115, p.110-111, 1999.
- SNOW, L. progressive and retrogressive changes in the plant association of the Delaware coast. **Botanical Gazette**, Chicago, v.55, p.45-55, 1913.
- SOLÉ, R.V.; MANRUBIA, S.C. Are rainforests self-organized in a critical state? **Journal of Theoretical Biology**, London, v.173, p.31-40, 1995.
- SOUSA, W.P.; CONNELL, J.H. Further comments on the evidence for multiple stable points in natural communities. **The American Naturalist**, Chicago, v.125, p.612–615, 1985.
- SOUZA, G.M.; BUCKERIDGE, M.S. Sistemas complexos: novas formas de ver a botânica. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.27, p.407-419, 2004.
- SOUZA, W.P. The role of disturbance in natural communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.15, p.352-391, 1984.
- SPURR, S.H. **Forest Inventory**. New York: The Ronald Press, 1952. 476p.
- STERNS, B. Salt water fishing: The el niño effect. **Field and Stream**, Montreal, v.97, p.110-113, 1992.
- STRANG, H. E. Panorama da Botânica brasileira. **Boletim Geográfico do IBGE**, Rio de Janeiro, v.217, p.71-102, 1970.
- SUGIHARA, G.; MAY, R.M. Applications of fractals in ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.5, p.79–86, 1990.
- SUGUIO, K.; MARTIN, L.; DOMINGUEZ, J.L.M. Evolução da planície costeira do Rio Doce (ES) durante o quaternário: Influência das flutuações do nível do mar. In: SIMPÓSIO DO QUATERNÁRIO NO BRASIL, 4, 1982. Rio de Janeiro. **Anais...** São Paulo: ACIESP, 1982, p.93-116.
- SUTHERLAND, J.P. Multiple stable points in natural communities. **The American Naturalist**, Chicago, v.108, p.859-873, 1974.
- SUTHERLAND, J.P. Perturbations, resistance, and alternative views of the existence of multiple stable points in nature. **The American Naturalist**, Chicago, v.136, p.270–275, 1990.
- SWAINE, M.D.; HALL, J.B. The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.4, p.253-269, 1988.
- SWAINE, M.D.; HALL, J.B.; ALEXANDER, I.J. Tree population dynamics at Kade, Gana (1968-1982). **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.3, p.331-345, 1987.
- SYMSTAD, A.J.; CHAPIN, F.S.; WALL, D.H.; GROSS, K.L.; HUENNEKE, L.F.; MITTELBACH, G.G.; PETERS, D.C.; TILMAN, G.D. Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. **Bioscience**, Washington, v.53, p.89-98, 2003.

- TABARELLI, M.; MANTOVANI, W.; PERES, C.A. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation**, London, v.91, p.119–127, 1999.
- TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C.; GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, Heidelberg, v.13, p.1419–1425, 2004.
- TANSLEY, A.G. The classification of vegetation and the concept of development. **Journal of Ecology**, Oxford, v.8, p.118-149, 1920.
- TANSLEY, A.G. Review of “Plant Succession” by F.E. Clements. **Journal of Ecology**, Oxford, v.4, p.198-204, 1916.
- TANSLEY, A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. **Ecology**, Brooklyn, v.16, p.284-307, 1935.
- TAVARES, M.L. **Uma análise da cientificidade da Teoria Gaia de acordo com a metodologia dos programas de pesquisa de Lakatos**. 2002. 190p. Dissertação (Mestrado em Ensino, Filosofia e História da Ciência), Universidade Federal da Bahia e Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, 2002.
- THORNTON, I.W.B.; WARD, S.A.; ZANN, R.A.; NEW, T.R. Anak Krakatau - a Colonization Model within a Colonization Model? **GeoJournal**, Dordrecht, v.28, p.271-286, 1992.
- TILMAN, D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. **Ecology**, Brooklyn, v.77, p.350-363, 1996.
- TILMAN, D. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. **Ecology**, Brooklyn, v.78, p.81-92, 1997.
- TILMAN, D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. **Ecology**, Brooklyn, v.80, p.1455-1474, 1999.
- TILMAN, D.; DOWNING, J.A. Biodiversity and stability in grasslands. **Nature**, London, v.367, p.363-365, 1994.
- TILMAN, D.; LEHMAN, C.L.; BRISTOW, C.E. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? **The American Naturalist**, Chicago, v.151, p.277-282, 1998.
- TIMMERMANN, A.; OBERHUBER, J.; BACHER, A.; ESCH, M.; LATIF, M.; ROECKNER, E. Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming, **Nature**, London, v.398, p.694-697, 1999.
- TURNBULL, L.A.; CRAWLEY, M.J.; REES, M. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. **Oikos**, Copenhagen, v.88, p.225-238, 2000.
- TURNER, M.G.; ROMME, W.H.; GARDNER, R.H.; O’NEILL, R.; KRATZ, T.K. A revised concept of landscape equilibrium: disturbance and stability on scaled landscapes. **Landscape Ecology**, Dordrecht, v.8, p.213–227, 1993.

- UHL, C.; KAUFFMAN, J.B. Deforestation fire susceptibility and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. **Ecology**, Brooklyn, v.71, p.437-449, 1990.
- UHL, C.; MURPHY, P.G. Composition, structure and regeneration of a tierra-firme forest in the Amazon Basin Venezuela. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.35, p.1-22, 1981.
- UHL, C.; VIEIRA, I. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: A case study from the Paragominas Region of the state of Para. **Biotropica**, Lawrence, v.21, p.98-106, 1989.
- VAN DER MAAREL, E. Pattern and process in the plant community: fifty years after A.S. Watt. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.7, p.19-28, 1996.
- VANDERMEER, J.; ZAMORA, N.; YIH, K.; BOUCHER, D. Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana. **Revista de Biología Tropical**, San Jose, v.38, p.347-359, 1990.
- VANDERMEER, J.; MALLONA, M.A.; BOUCHER, D.; YIH, K.; PERFECTO, I. Three years of ingrowth following catastrophic hurricane damage on the Caribbean coast of Nicaragua: evidence in support of the direct regeneration hypothesis. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.11, p.465-471, 1995.
- VANDERMEER, J.; GRANZOW DE LA CERDA, I.; VOUCHER, D.; PERFECTO, I.; RUIZ, J. Hurricane disturbance and tropical tree species diversity. **Science**, Washington, v.290, p.788-719, 2000.
- VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R.; LIMA, J.C.A. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991. 92p.
- VERÍSSIMO, A.; BARRETO, P.; MATTOS, M.; TARIFA, R.; UHL, C. Logging impacts and prospects for sustainable forest management in an old Amazonia frontier: the case of Paragominas. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.55, p.169-199, 1992.
- VIANA, V.M. Conservação da biodiversidade de fragmentos de florestas tropicais em paisagens intensivamente cultivadas. In: CONFERÊNCIA INTERNACIONAL: ABORDAGENS INTERDISCIPLINARES PARA A CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE E DINÂMICA DO USO DA TERRA. Belo Horizonte, 1995 **Anais...** Belo Horizonte: Conservation International do Brasil, 1995.
- VILAS BOAS, G.S.; SAMPAIO, F.J.; PEREIRA, A.M.S. The Barreiras Group in the Northeastern coast of the State of Bahia, Brazil: depositional mechanisms and processes. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, São Paulo, v.73, p.417-427, 2001.
- WALSH, R.P.D. Drought frequency changes in Sabah and adjacent parts of northern Borneo since the late nineteenth century and possible implications for tropical rain forest dynamics. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.12, p.385-407, 1996.
- WANG, H.J.; ZHANG, R.H.; COLIE, J.; CHAVEZ, F. El Nino and the related phenomenon Southern Oscillation (ENSO): The largest signal in interannual climate variation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v.96, p.11071-11072, 1999.
- WARD, S.A.; THORNTON, I.W.B. Chance and determinism in the development of isolated communities. **Global Ecology and Biogeography**, Danvers, v.9, p.7-18, 2000.

- WARMING, E. **Oecology of plants: an introduction to the study of plant communities**. Oxford: Clarendon Press, 1909. 422p. (Original publ. as *Plantesamfund*. 1895) (Reprint. New York: Arno Press, 1977. 422p.)
- WATT, A.S. Pattern and process in the plant community. **Journal of Ecology**, Oxford, v.35, p.1-22, 1947.
- WEAVER, J.E. Evaporation and plant succession in south-Eastern Washington and adjacent Idaho. **The Plant World**, Brooklyn, v.17, p.273-294, 1914.
- WEAVER, J.E.; CLEMENTS, F.E. **Plant ecology**. New York: McGraw-Hill, 1938. 601p.
- WEBB, L.J.; TRACEY, J.G.; WILLIAMS, W.T. Regeneration and pattern in the subtropical rain forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v.60, p.675-695, 1972.
- WHITE, P.S., JENTSCH, A. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. **Progress in Botany**, Heidelberg, v.62, p.399, 2001.
- WHITE, P.S.; PICKETT, S.T.A. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: PICKETT, S.T.A.; WHITE, P.S. (Ed.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. Orlando: Academic Press, 1985. p.3-13.
- WHITFORD, H.N. The genetic development of the forests of northern Michigan: a study in physiographic ecology. **Botanical Gazette**, Chicago, v.31, p.289-325, 1901.
- WHITMORE, T.C. **Tropical rain forest of the Far East**. Oxford: Clarendon, 1975. 352p.
- WHITMORE, T.C. Gaps in the forest canopy. In: TOMLINSON, P.B.; ZIMMERMAN, M.H. (Ed.). **Tropical trees as living systems**. Cambridge: University Press, 1978, p.535-560.
- WHITMORE, T.C. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In: GOMÉZ-POMPA, A.; WHITMORE, T.C.; HADLEY, M. (Ed.). **Rain forest regeneration and management**. New York: Blackwell, 1991. p.67-89.
- WHITTAKER, R.H. A criticism of the plant association and climatic climax concepts. **Northwest Science**, Washington, v.25, p.17-31, 1951.
- WHITTAKER, R.H. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. **Ecological Monographs**, Durham, v.23, p.41-78, 1953.
- WHITTAKER, R.H. Vegetation of the Great Smoky Mountains. **Ecological Monographs**, Durham, v.26, p.1-80, 1956.
- WHITTAKER, R.H. **Communities and ecosystems**. New York: Macmillan Publishing, 1975. 387p.
- WIEGLEB, G.; FELINKS, B. Predictability of early stages of primary succession in post-mining landscapes of Lower Lusatia. **Applied Vegetation Science**, Uppsala, v.4, p.5-18, 2001.
- WIENS, J.A. Population response to patchy environments. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.7, p.81-129, 1976.

- WILLIAMSON, G.B.; LAURANCE, W.F.; OLIVEIRA, A.A.; DELAMONICA, P.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.E.; POHL, L. Amazonian tree mortality during the 1997 El Nino drought. **Conservation Biology**, Cambridge, v.14, p.1538-1542, 2000.
- WILMERS, C.C.; SINHA, S.; BREDE, M. Examining the effects of species richness on community stability: an assembly model approach. **Oikos**, Copenhagen, v.99, p.363-367, 2002.
- WILSON, J.B. The intermediate disturbance hypothesis of species coexistence is based on patch dynamics. **New Zealand Journal of Ecology**, Rotorua, v.18, p.176-181, 1994.
- WOODS, P. Effects of logging drought and fire on structure and composition of tropical forests in Sabah, Malaysia. **Biotropica**, Lawrence, v.21, p.290-298, 1989.
- WOOTTON, J.T. Mechanisms of successional dynamics: Consumers and the rise and fall of species dominance. **Ecological Research**, Tokyo, v.17, p.249-260, 2002.
- WRIGHT, H.E. Landscape development, forest fires, and wilderness management. **Science**, Washington, v.186, p.487-495, 1974.
- WU, J.; LEVIN, S.A. A spatial patch dynamic modeling approach to pattern and process in an annual grassland. **Ecological Monographs**, Durham, v.64, p.447-464, 1994.
- WU, J.; LOUCKS, O.L. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: A paradigm shift in ecology. **The Quarterly Review of Biology**, Chicago, v.70, p.439-466, 1995.
- YACHI, S.; LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v.96, p.1463-1468, 1999.
- ZOBEL, M. The relative role of species pools in determining plant species richness - an alternative explanation for species coexistence? **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.12, p.266-269, 1997.

## 2 SUCESSÃO SECUNDÁRIA APÓS CORTE RASO NA FLORESTA ATLÂNTICA DE TABULEIRO: UMA ANÁLISE DA DIVERGÊNCIA E HETEROGENEIDADE DA COLONIZAÇÃO

“No two areas of vegetation are exactly similar, either in species, the relative number of individuals of each or their spatial arrangement. [...] The more widely the different areas of an association are separated the greater are the floral discrepancies”.

H.A. Gleason, 1910.

### Resumo

Foi analisada a sucessão secundária após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro, da Reserva Natural da Vale do Rio Doce, em Linhares (ES), com dados de 22 anos de monitoramento após corte raso de 5 parcelas de 50 x 100 m, onde foram amostrados todos os indivíduos arbóreos com  $\text{dap} \geq 10$  cm. Com estes dados foi possível avaliar alguns importantes modelos sucessionais e testar a hipótese de heterogeneidade da colonização e divergência da composição florística após corte raso. A análise de correspondência corrigida mostrou que embora uma espécie pioneira domine a sucessão (*Joannesia princeps* Vell.) ao longo dos 22 anos após corte raso, existe uma alta heterogeneidade de colonização, que leva a uma divergência da composição florística, pelo menos para os primeiros 22 anos de sucessão. Embora exista um predomínio de pioneiras na colonização inicial (a partir dos 6 anos), algumas espécies não pioneiras colonizam juntas. Não existem espécies indicadoras de comunidades discretas se alternado ao longo do tempo, nem existe uma obrigatoriedade de substituição de espécies, mas as espécies se misturam gradualmente ao longo da sucessão, sem a necessidade de eliminação de pioneiras para colonização das não pioneiras. Nesse período avaliado não foram as espécies pré-existentes antes do corte, nem as predominantes na floresta do entorno que dominaram a sucessão, nem existiu uma inibição de colonização de outras espécies pela espécie dominante da sucessão (*J. princeps* Vell.). Os modelos sucessionais que enfatizam o papel das espécies que chegam primeiro são mais adequados que modelos de inibição ou substituição de espécies, para explicar o processo, embora o papel da luz também seja importante como filtro inicial de colonização. Entretanto, tais modelos precisam ser reavaliados, pois a estrutura da futura floresta não é determinada apenas por estas espécies, já que também foi mostrada a importância dos distúrbios e da contínua chegada de novas espécies ao longo da sucessão.

Palavras-chave: divergência, sucessão, colonização, análise de correspondência, floresta atlântica.

### Abstract

This study analysed the secondary succession after clearcut in a Tabuleiro Atlantic Tropical Forest, Vale do Rio Doce Natural Reserve (CVRD), Linhares, southeastern Brazil. In 5 0.5-ha plots (50 x 100 meters) within the study area, all stems  $\geq 10$  cm DBH were monitored over a 22-year period in regular census intervals. With this data we were able to evaluate some important successional models and test the hypothesis of heterogeneity of colonization and divergence of floristic composition of secondary succession. Although one pioneer species (*Joannesia princeps* Vell.) dominated the succession over the study period, detrended correspondence analysis showed that there was a high heterogeneity of plant colonization, which resulted in a divergence in the floristic composition, at least for first 22 years of succession. This is a result of some non-pioneer species colonize all sites at same time. Thus, there were

no discreet communities which would indicate species replacing themselves throughout the years, as well as an obligatory substitution of species, but rather different light-demanding species gradually mixed up with each other over the succession process with no elimination of the pioneer species at expenses of later successional species. During the study period, there was no species that were present before clearcut, surrounding forest species neither colonized nor dominated the successional process, and there was no inhibition of colonization by other species to the most abundant species (*J. princeps*). Thus, successional models that emphasize the role of the initial species first arriving in a site are more adequate than those which consider inhibition or substitution of species, even though the role of the light is an important filter for initial colonization. However, such models must be re-evaluated, because the structure of the forest after a long period of succession is not determined by only these species and the importance of the continuous arriving of new species throughout the succession process has been demonstrated

Key-words: divergence, succession, colonization, detrend correspondence analysis, Atlantic Forest.

## 2.1 Introdução

Estudos sobre sucessão estão entre os mais antigos da ecologia, com alguns, segundo Clements (1916), datando de 300 anos atrás, sendo provavelmente o mais antigo paradigma da ecologia (FINEGAN, 1984; MILES, 1987; PEET, 1992). Embora os debates sobre as mudanças na estrutura da vegetação sejam antigos, a causa de um padrão na vegetação ainda é difícil de ser reconhecida devido a efeitos passados (CLAYTON, 1958; GREIG-SMITH, 1979) e à necessidade de separar efeitos bióticos, de efeitos abióticos e de efeitos aleatórios (CHESSON; WARNER, 1981; McCUNE; ALLEN, 1985; HUBBELL; FOSTER, 1986; DRAKE, 1990; HURTT; PACALLA, 1995; INOUE; TILMAN, 1995; van der MAAREL et al., 1995; TURNER et al., 1998; del MORAL, 1999; BROKAW; BUSING, 2000; WARD; THORNTON, 2000; WILSON, 1999; HIURA, 2001), com muitos complexos resultados. Uma das características da sucessão mais discutidas é a composição florística e sua variação no tempo e espaço. Dentro deste contexto, existem duas questões muito importantes: i) na floresta tropical, duas áreas próximas que sofreram corte raso, seriam colonizadas pelas mesmas espécies? ii) estas áreas apresentariam uma convergência da composição florística para um ponto comum no futuro?

Questões como essas são estimulantes nos estudos sucessionais e são reportadas desde o início do século até nossos dias (COWLES, 1899; COWLES, 1911; CLEMENTS, 1916; GLEASON, 1917, 1926; COOPER, 1926; EGLER, 1954; WEBB et al., 1972; DRURY; NISBET, 1973; HORN, 1974, 1975a, 1975b; CONNELL; SLATYER, 1977; EWEL, 1980; AWETO, 1981; CHRISTENSEN; PEET, 1984; McCUNE; ALLEN, 1985; PICKETT et al., 1987; MILES, 1987; MYSTER; PICKETT, 1990; INOUE; TILMAN, 1995; MYSTER;

WALKER, 1997; SHANKAR RAMAN et al., 1998; del MORAL, 1998; del MORAL, 1999; ARÉVALO et al., 2000; McALISTER et al., 2000; van der PUTTEN et al., 2000; PALMER et al., 2000; WIEGLEB; FELINKS, 2001; HIURA, 2001; MESQUITA et al., 2001; WARD; THORNTON, 2000; GANADE; BROWN, 2002). Não se pode afirmar que exista um consenso entre os resultados e, geralmente, neles está implícita ou intuitivamente considerada a distinção entre dois antagônicos processos: um determinístico e outro estocástico.

A separação entre esses processos é claramente notada nos estudos de Gleason (1917; 1926), que colocava que uma associação de espécies em sucessão seria muito influenciada pela vegetação ao redor, pela oportunidade de imigração e pelas características do sítio (NICOLSON; McINTOSH, 2002), discordando implicitamente do modelo Clements (1916), que embora também enfatizasse o papel da vegetação do entorno e da disponibilidade de propágulos, descrevia o processo como sendo composto por comunidades discretas sucedendo-se deterministicamente em direção a um só estado clímax (unidirecional). Egler (1954) acreditava que as condições iniciais tinham profundo impacto sobre a composição da comunidade, implicando que a colonização seria determinada pela oportunidade. Olson (1958), com base na sucessão de dunas de areia no lago Michigan, sugeriu que a divergência na sucessão pode ser a regra, ao invés da exceção. Margalef (1963) também sugeriu que a composição de uma comunidade pioneira poderia ser determinada pela oportunidade de chegada durante a colonização inicial. Walker (1970) reconheceu que embora certas seqüências sucessionais sejam mais comuns, heterogeneidade seria a chave para sucessões hidroserais. Webb et al. (1972) aceitaram que o padrão da vegetação seria parcialmente determinístico, controlado por diferenças nos microsítios, mas sugeriram que o padrão seria também probabilístico, já que diferentes combinações de espécies são possíveis de existir, sugerindo uma heterogeneidade na colonização. Para Webb et al. (1972) a oportunidade desempenharia o maior papel durante a sucessão. Outros autores contemporâneos acreditavam em heterogeneidade e divergência, ou seja, diferentes combinações de espécies seguindo diferentes caminhos durante a sucessão, com múltiplas possibilidades finais (LEWONTIN, 1969; SUTHERLAND, 1974; MAY, 1977).

Recentemente vários estudos têm direcionado para este tópico. Na sucessão primária após erupções vulcânicas nas Ilhas de Krakatau, Indonésia, em 1883, os resultados têm mostrado a importância do determinismo nos estágios iniciais do processo de colonização (THORNTON et

al., 1992). Em três destas ilhas a vegetação desenvolveu-se similarmente até a década de 30 com nítida interação entre 3 espécies mais abundantes, mas após este período uma divergência na composição começou a ser notada, tanto nas espécies dominantes como em lianas lenhosas (WARD; THORNTON, 2000). Na vegetação dos páramos andinos, a divergência durante a sucessão também foi confirmada (SARMIENTO et al., 2003). Mesmo em vegetação de pradarias norte-americanas pode ocorrer divergência (ENGLE et al., 2000) e típicas sequências sucessionais têm sido rejeitadas até mesmo em sucessão primária de áreas mineradas na Alemanha (WIEGLEB; FELINKS, 2001) ou após retrocesso de geleiras em montanhas da Noruega (MATTHEWS, 1979) e Alasca (FASTIE, 1995). Na sucessão primária de erupções vulcânicas em regiões temperadas, como no monte Santa Helena (del MORAL, 1999), os resultados apontam para processos estocásticos de colonização e divergência durante a sucessão.

A revisão de Drury; Nisbet (1973) enfatizou que não existe uma seqüência unidirecional de mudança. Entretanto, vários estudos recentes também apontam para convergência (SAMUELS; DRAKE, 1997). Halpern (1988) encontrou convergência em florestas de *Pseudotsuga* durante 21 anos de sucessão secundária. Christensen; Peet (1984) também encontraram uma convergência numa cronoseqüência de florestas de *Pinus*, embora ela não tenha sido monotônica. Inouye; Tilman (1988, 1995) encontraram evidências para convergência em parcelas de gramíneas com a mesma disponibilidade de recursos, embora também tenham encontrado divergência em parcelas que receberam diferentes doses de nitrogênio. Grau et al. (1997) encontraram convergência na sucessão de uma cronoseqüência numa floresta montana Argentina.

Provavelmente a questão da escala espacial possa ser o viés da interpretação de tão diferentes resultados em diferentes ecossistemas (INOUE; TILMAN, 1988), mas a própria definição dos limites da comunidade analisada é também importante e, além disso, diferentes metodologias têm sido utilizadas para analisar convergência (SAMUELS; DRAKE, 1997). Um método que tem se mostrado adequado é a ordenação através da análise de correspondência corrigida (DCA; HILL; GAUCH, 1980). Esta análise permite comparar no espaço ordenado a heterogeneidade e tendências na direção de mudança da composição florística através do tempo (AUSTIN, 1977; HALPERN, 1988; GUARIGUATA, 1990; SAMUELS; DRAKE, 1997; del MORAL, 1999; ENGLE et al., 2000; KAHMEN et al., 2002; SARMIENTO et al., 2003).

Neste trabalho, através de 5 parcelas de 50 x 100 m que sofreram corte raso e foram monitoradas por um período de 22 anos, é apresentada uma análise focando sobre dois aspectos da sucessão: se existe heterogeneidade espacial na composição florística entre parcelas e se existe convergência na composição florística das parcelas para um mesmo ponto no espaço ordenado. A hipótese admitida é que devido à elevada riqueza de espécies da floresta tropical, com muitas possíveis combinações de espécies, não existe convergência florística, ou seja, cada parcela tem uma direção de mudança para diferentes pontos no espaço, que seria resultado da existência de heterogeneidade na colonização das parcelas após corte raso. Os resultados também permitem discutir como os principais modelos sucessionais propostos na literatura se ajustam aos dados.

## **2.2 Materiais e métodos**

### **2.2.1 Coleta de dados**

Na RNVRD, desde 1978, um estudo de longo prazo sobre a dinâmica da comunidade, sob diferentes intensidades de distúrbios experimentais, é conduzido em 45 parcelas permanentes (9 tratamentos com 5 repetições). Aqui foi realizada uma análise do padrão sucessional da floresta utilizando-se dos dados do Tratamento 7, que teve o primeiro levantamento realizado em 1978 e sofreu corte raso em meados de 1980 (Figura 2.1). Embora tenha se procurado maximizar a remoção do material vegetal, um mosaico de resíduos, composto por galhos finos e folhas, permaneceu na área e não houve destoca. O Tratamento consta de 5 parcelas de 100 x 50 m (total de 2,5 ha), sendo aqui utilizados os levantamentos dos anos 6, 9, 12, 15, 19 e 22 após corte raso, onde foram amostrados todos os indivíduos com dap (diâmetro a altura do peito medido a 130 cm) maior ou igual a 10 cm. Como ainda existem evidências das árvores que foram cortadas, uma checagem da brotação foi feita em 2002 nos indivíduos adultos (maior que 10 cm de dap). No Capítulo 1, a Figura 1.5 ilustra a distância aproximada entre parcelas.



Figura 2.1 – Detalhe da Parcela 1, em dezembro de 1981, pouco mais de 1 ano após o corte raso

### 2.2.2 Análise dos dados

Considera-se que a escala de 0,5 ha utilizada neste trabalho é adequada para estudos sucessionais, pois estudos prévios mostram que nesta escala existe uma estabilidade (flutuação em torno da média) para algumas variáveis da comunidade como abundância (ROLIM et al., 1999), número de espécies (ROLIM et al., 2001) e biomassa (ROLIM et al., 2005). Para testar se existe heterogeneidade espacial na composição florística entre parcelas e se existe convergência na composição florística das parcelas para um mesmo ponto no espaço ordenado, foi realizada uma análise de correspondência corrigida (DCA, Hill; GAUCH, 1980) usando o programa PC-Ord 4.0 (McCUNE; MEFFORD, 1999). Dada a natureza contínua da comunidade a ordenação pelo DCA é um método mais adequado aos nossos objetivos, em detrimento de um processo de classificação.

Foram usadas todas as 5 parcelas com as idades de 6, 9, 12, 15, 19 e 22 anos de sucessão e a abundância de cada espécie foi transformada pela raiz quadrada. As espécies raras não foram excluídas, já que os poucos trabalhos que têm analisado sua influência na ordenação não encontraram justificativa para sua eliminação (CAO et al., 2001; HIURA, 2001) e os eixos foram corrigidos para 26 segmentos. O procedimento DCA nesta versão do PC-Ord está atualizado para

evitar os problemas de instabilidade, devido à ordem de entrada das parcelas (TAUSCH et al., 1995; OKSANEN; MINCHIN, 1997).

A direção de mudança na composição florística de cada parcela foi analisada traçando-se um vetor entre anos consecutivos no espaço bi-dimensional (del MORAL, 1999; ENGLE et al., 2000; PALMER et al., 2000; KAHMEN et al., 2002; SARMIENTO et al., 2003; TAVERNA et al., 2005). No DCA cada eixo representa um gradiente ambiental (GAUCH, 1982) e a escala dos eixos é uma medida de beta diversidade, ou seja, da variação na composição florística ao longo de um gradiente (PALMER, 2005). Para interpretar se o tempo de sucessão é um destes gradientes foi feita uma análise de correlação de Pearson entre os valores dos três primeiros eixos com o tempo de sucessão (FOSTER; TILMAN, 2000; SARMIENTO et al., 2003; TAVERNA et al., 2005).

Para identificar se existem espécies indicadoras caracterizando cada idade sucessional foi utilizado o método IndVal (DUFRENE; LEGENDRE, 1997). Este método avalia o valor indicador de cada espécie numa dada condição ambiental. O método é dependente de um agrupamento prévio dos dados e em nosso caso consideramos os agrupamentos aos 6, 9, 12, 15, 19 e 22 anos de sucessão, pois o objetivo é determinar espécies indicadoras nas diferentes idades. Cada um destes agrupamentos tem 5 parcelas de 50 x 100 m. A análise foi recomendada em substituição ao método Twinspan, amplamente usado em ecologia, mas com a vantagem de se obter um valor indicador que é independente da abundância de outras espécies, não necessitando das pseudoespécies do Twinspan (McGEOCH; CHOW, 1998; CHINEA, 2002; CHYTRÝ et al., 2002; BEAUGRAND et al., 2003; SLIK et al., 2003a, 2003b; SALOVAARA et al., 2004; MOOLA; VASSEUR, 2004; TAVERNA et al., 2005). O valor indicador é o produto de dois índices:

$$IndVal_i = \max_j [100 A_{ij} B_{ij}]$$

onde  $A_{ij}$  (uma medida da especificidade) é a média de abundância da espécie  $i$  no agrupamento  $j$ , dividido pela soma das médias das abundâncias em todos os agrupamentos.  $B_{ij}$  (uma medida de fidelidade) é o número de parcelas em que ocorreu a espécie  $i$  no agrupamento  $j$ , dividido pelo total de parcelas do agrupamento  $j$ , ou seja, é uma medida de frequência dentro de cada

agrupamento. O índice é máximo quando todos os indivíduos da espécie são encontrados em todas as parcelas de um único agrupamento, ou seja, a espécie é um indicador simétrico, pois sua presença contribui para a especificidade daquele agrupamento e pode ser predita. Espécies com  $\text{Indval} < 25\%$  são consideradas indicadoras acidentais ou assimétricas, pois sua presença não pode ser predita em todas as amostras de um agrupamento, mas contribui para caracterizá-lo (DUFRENE; LEGENDRE, 1997). Após calcular o valor indicador em cada agrupamento, retém-se aquele de valor máximo em cada espécie. Aqueles maiores que 25% são testados estatisticamente através de simulação Monte Carlo com 1000 aleatorizações. Esse procedimento foi feito no programa PC-Ord 4.0 (McCUNE; MEFFORD, 1999).

A taxa de recrutamento para três espécies pioneiras mais abundantes foi calculada conforme o modelo algébrico (SHEIL; MAY, 1996):

$$r = \left[ \left( \frac{N_0 + N_r}{N_0} \right) \right]^{1/t} - 1$$

onde:

$r$  é a taxa anual de recrutamento;

$N_0$  é o número de indivíduos no início do intervalo;

$N_r$  é o número de indivíduos que recrutaram no intervalo;

$t$  é o tempo de observação em anos.

As espécies foram ainda separadas em grupos ecológicos: pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e climácicas, numa tentativa de simplificar a complexidade de um contínuo existente entre as espécies arbóreas da floresta tropical para níveis interpretáveis. A classificação é baseada no Herbário CVRD, que contém um banco de dados que é alimentado por informações sobre o comportamento das espécies em plantios sob diferentes condições de sombreamento, em viveiro (germinação e crescimento), em laboratório (qualidade de luz) e características de história de vida (síndromes de dispersão, tamanho do fruto, densidade da madeira, etc.). Também foi feita uma checagem da classificação com a literatura existente (p.e., MANTOVANI, 1993; TABARELLI et al., 1994; GANDOLFI et al., 1995; RODRIGUES, 1999; GANDOLFI, 2000; MARTINS; RODRIGUES, 2002; SILVA et al., 2003; PEIXOTO et al., 2004).

## 2.3 Resultados

### 2.3.1 A Floresta antes do corte raso

O levantamento realizado nas 5 parcelas em 1978, antes do corte, permitiu caracterizar a estrutura da floresta (Tabela 2.1).

Tabela 2.1 – Abundância e grupo ecológico (GE) das 31 espécies com maior abundância (dap maior ou igual a 10 cm), antes do corte raso na floresta atlântica, em 5 parcelas de 0,5 ha, Linhares, ES

<b>Espécie</b>	<b>GE</b>	<b>P1</b>	<b>P2</b>	<b>P3</b>	<b>P4</b>	<b>P5</b>	<b>Total</b>
<i>Rinorea bahiensis</i> (Moric.) Kuntze	CL	16	23	29	46	52	166
<i>Eugenia excelsa</i> Berg	ST	26	18	16	30	17	107
<i>Eugenia microcarpa</i> Berg	ST	3	7	10	10	22	52
<i>Quararibea penduliflora</i> (A.St.Hil.) K. Schum.	CL	9	4	10	17	10	50
<i>Eugenia involucrata</i> DC.	ST	3	18	3	9	16	49
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	ST	9	8	2	11	9	39
<i>Neoraputia alba</i> (Nees et Mart.) Emerich	CL	1	2	14	16	1	34
<i>Carpotroche brasiliensis</i> (Raddi.) A. Gray	CL	12	5	8	2	4	31
<i>Plinia involucrata</i> (Berg) McVaugh.	ST	1	5	11		10	27
<i>Hidrogaster trinervis</i> Kuhlmann.	SI	9	1	4	10	2	26
<i>Pouteria</i> aff. <i>bapeba</i> Pennington	CL	3	7	4	7	4	25
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	ST	1	8	1	11	2	23
<i>Eriotheca macrophylla</i> (K. Schum.) A. Robyns	SI	5	6	3	1	6	21
<i>Oxandra</i> sp.	CL	5		2	2	10	19
<i>Caryodendron grandifolius</i> (M.Arg.) Pax.	ST	6		11	2		19
<i>Trattinnickia mensalis</i> Dally	SI	1	8	2	3	4	18
<i>Terminalia</i> cf. <i>kuhlmannii</i> Alwan & Stace	SI	4	3	4	2	5	18
<i>Ocotea conferta</i> Coe-Teixeira	ST	9	3	3	1	2	18
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz.	SI	2	12	3	1		18
<i>Manilkara salzmannii</i> (A.DC.) Lam.	CL	2	3		7	3	15
<i>Schoepfia oblongifolia</i> Turez	CL	3	6	1		4	14
<i>Pavonia calyculosa</i> St.-Hilaire & Naudin	PI	2	3	8			13
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	PI	2	4	5	2		13
<i>Virola gardneri</i> (A.DC.) Warb.	CL	1	5	1	3	2	12
<i>Senefeldera multiflora</i> Mart.	CL	3	1	7		1	12
<i>Cordia</i> sp.	PI	1	2	6		3	12
<i>Eschweilera</i> cf. <i>ovata</i> (Cambess.) Miers.	ST	1	7			4	12
<i>Stephanopodium blanchetianum</i> Baill.	CL	2	7	2			11
<i>Manilkara bella</i> Monach.	CL	1			9	1	11
<i>Licania kunthiana</i> Hook f.	CL		5	1	3	2	11
<i>Sterculia speciosa</i> Ducke	CL	4	2	1	3	1	11
<b>SUBTOTAL 31 ESPÉCIES</b>		<b>147</b>	<b>183</b>	<b>172</b>	<b>208</b>	<b>197</b>	<b>907</b>
<b>OUTRAS 86 ESPÉCIES</b>		<b>65</b>	<b>93</b>	<b>65</b>	<b>57</b>	<b>74</b>	<b>354</b>
<b>ÁRVORES NÃO IDENTIFICADAS</b>		<b>43</b>	<b>47</b>	<b>59</b>	<b>55</b>	<b>42</b>	<b>246</b>
<b>TOTAL</b>		<b>255</b>	<b>323</b>	<b>296</b>	<b>320</b>	<b>313</b>	<b>1507</b>

Muitas espécies ainda não eram identificadas na época, mas a maioria delas eram espécies de baixa densidade e típicas da floresta madura da reserva.. Uma das poucas espécies muito abundante ainda desconhecida na época era *Eugenia cf. ubensis*, que em meados de 1980 foi identificada.

### 2.3.2 A floresta secundária aos 6 anos e aos 22 anos

Um total de 866 árvores se estabeleceram nas 5 parcelas aos 6 anos, mas existe uma razoável diferença na porcentagem de ocupação entre parcelas. A parcela 3 apresentou apenas 89 árvores contra 237 árvores na parcela 4 e 242 árvores na parcela 1. Aos 22 anos 1592 indivíduos arbóreos com dap  $\geq 10$  cm ocupavam as 5 parcelas, mas apenas a parcela 5 destaca-se das demais (371 árvores) e a parcela 3, antes com relativamente menos indivíduos igualou as demais parcelas (cerca de 300 árvores) (Figura 2.2).

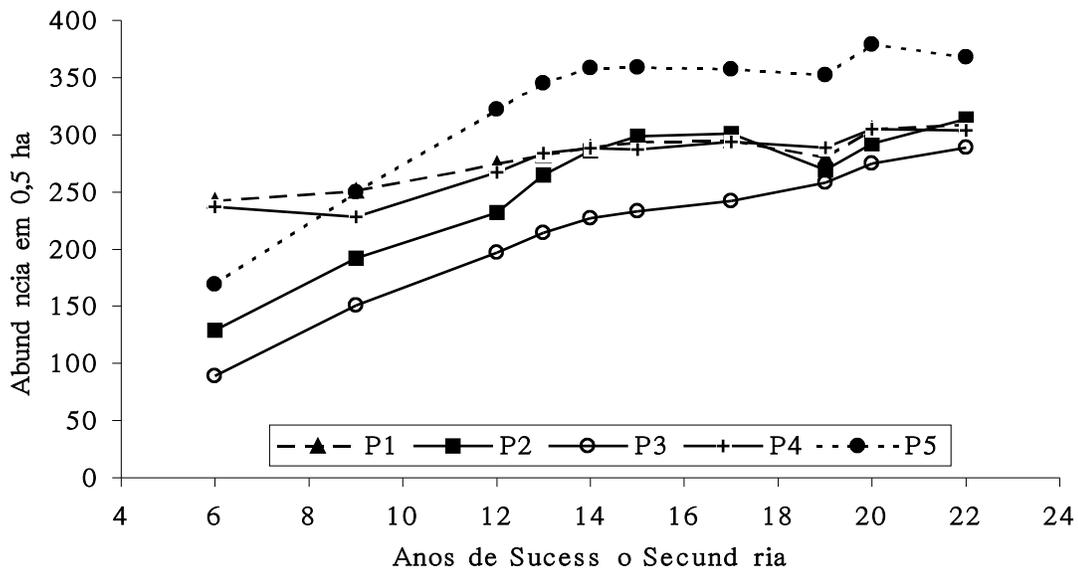


Figura 2.2 – Variação temporal e espacial na abundância de árvores com dap  $\geq 10$  cm, para 5 parcelas de 0,5 ha (P1, P2, P3, P4 e P5), após o corte raso efetuado em 1980

Após o corte raso efetuado em 1980 e até 2002, um total de 122 espécies arbóreas foram amostradas nas 5 parcelas permanentes. Para a composição florística aos 6 anos de sucessão foram amostradas 31 espécies e 22 famílias, sendo que 14 espécies (45%) ocorreram exclusivamente em 1 das parcelas, 8 (26%) em duas parcelas e 4 (13%) em três parcelas, com

apenas 5 espécies (16%) presentes em 4 ou 5 parcelas (Tabela 2.2). Portanto, cerca de 70% das espécies foram restritas no seu estabelecimento inicial (apareceram em até duas parcelas). Para a floresta secundária aos 22 anos o aumento na riqueza é muito significativo, com um total de 117 espécies (Tabela 2.3), sendo que 55 (47%) foram restritas a uma parcela e 86 (73,5%) a até duas parcelas, mantendo a porcentagem de espécies restritas observadas aos 6 anos de sucessão.

Do total de 866 árvores amostradas aos 6 anos 91% são de pioneiras, sendo que a espécie *Joannesia princeps* dominou amplamente a colonização da área, respondendo por 68,6% da abundância total (Tabela 2.2). Aos 22 anos após o corte raso 3% das árvores apresentaram sinais de serem brotação (Tabela 2.2). Três espécies características de estádios mais avançados de sucessão (tardias e climáticas) estavam presentes aos 6 anos, sendo uma delas devido à ocorrência de brotação após o corte. Outras espécies que apresentaram sucessos na colonização foram: *Vernonia diffusa*, *Cecropia glaziovii*, *Spondias venulosa*, *Rollinia laurifolia* e *Inga thibaudiana*, entretanto, todas com muito menor densidade que a espécie *Joannesia princeps*.

A floresta aos 22 anos continuou dominada por *Joannesia princeps*, mas a porcentagem de árvores pioneiras declinou para 67% e ocorreram significativas alterações na abundância das espécies. Para as três espécies pioneiras mais abundantes houve um forte decréscimo do recrutamento em função do tempo, embora pequenos aumentos possam acontecer em determinados períodos, como ocorreu entre os 19 e 20 anos de sucessão (Figura 2.3). A espécie pioneira *Vernonia diffusa* continua entre as mais abundantes, mas diminuiu sua abundância em relação ao início da sucessão. Outras pioneiras como *Cecropia glaziovii*, *Aegiphila sellowiana* e *Trema micrantha* diminuíram mais drasticamente o tamanho populacional. Uma pioneira não presente aos 6 anos, mas que esteve entre as mais abundantes aos 22 anos foi *Guazuma crinita*. Outra pioneira que aumentou em tamanho populacional foi *Senna multijuga*. Algumas não pioneiras como *Inga thibaudiana* também diminuíram drasticamente a população inicial, enquanto outras como *Sterculia speciosa*, *Rollinia laurifolia* e *Astronium concinnum* aumentaram significativamente suas populações (Tabelas 2.2 e 2.3).

Tanto para a floresta secundária aos 6 como aos 22 anos, as espécies pioneiras ou secundárias iniciais, colonizaram as parcelas de maneira diferenciada, apresentando alta abundância em uma ou outra parcela, ausência ou baixa abundância em outra (Tabelas 2.2 e 2.3).

Uma análise de regressão mostrou que não existe relação significativa entre a elevada abundância de *J. princeps* e a abundância de outras espécies (Figura 2.4). Apenas duas espécies foram amostradas em todas as parcelas aos 6 anos: *Joannesia princeps* e *Cecropia graziovi*. Todas as outras surgiram em cada parcela em diferentes anos na primeira amostragem (Tabela 2.4), com algumas sendo amostradas aos 6 ou 9 anos numa parcela e só aos 20 ou 22 anos em outra como, *Senna multijuga*, *Lonchocarpus cultratus*, *Astronium concinnum*, *Byrsonima stipulacea* e *Eriotheca macrophylla*.

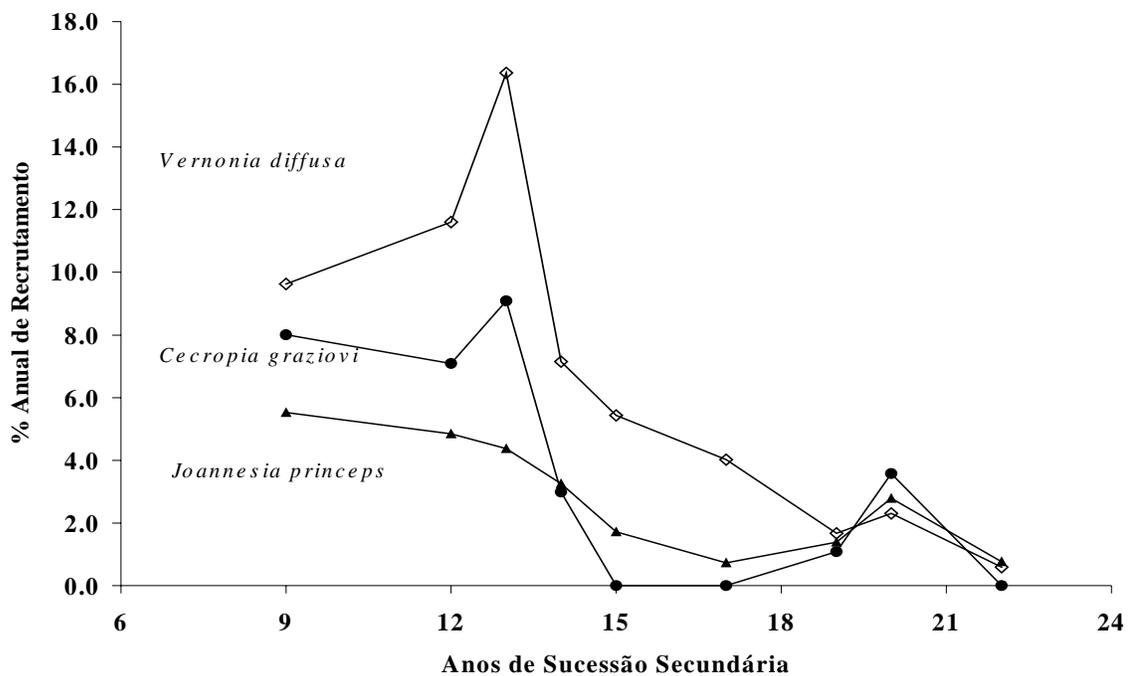


Figura 2.3 – Recrutamento anual após corte raso em 1980, na floresta atlântica, para três espécies pioneiras, com dap maior ou igual a 10 cm

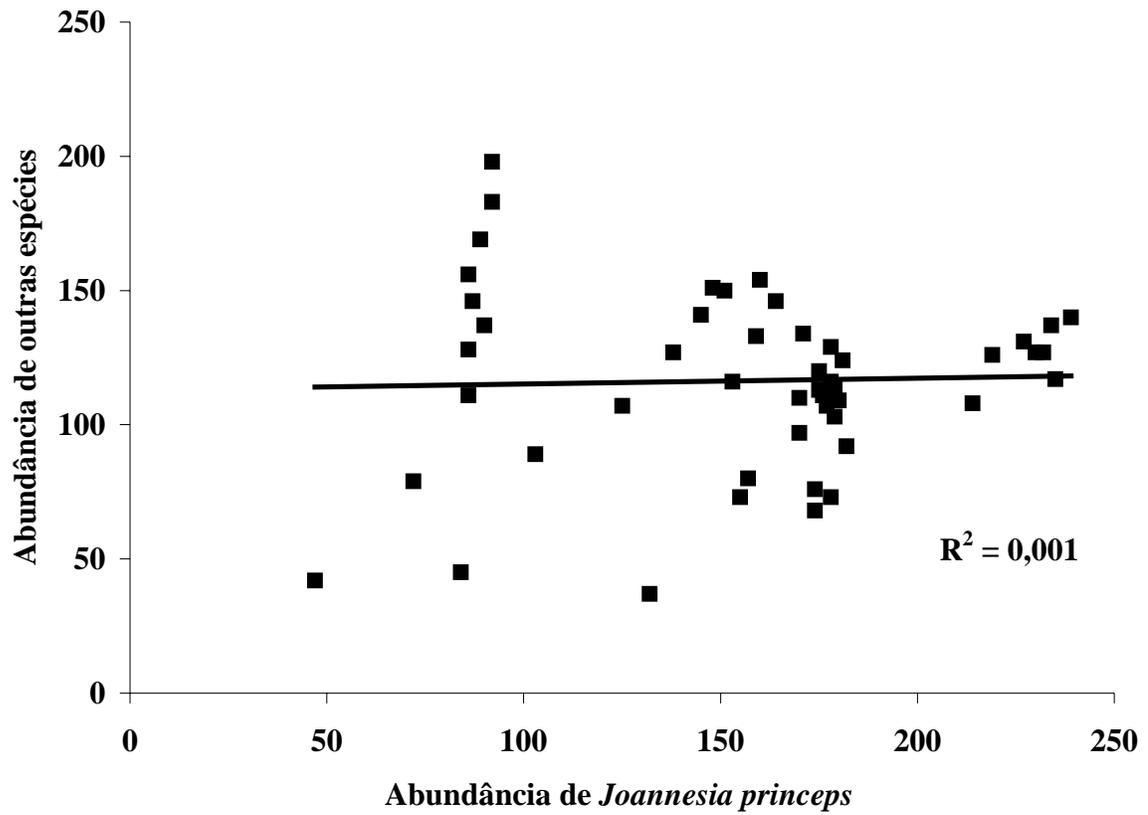


Figura 2.4 – Regressão não significativa entre a abundância de *Joannesia princeps* e a abundância de outras espécies para todo o período de estudo (6 aos 22 anos)

Tabela 2.2 – Abundância e grupo ecológico (GE) de todas as 31 espécies que se estabeleceram com dap maior ou igual a 10 cm, seis anos após corte raso na floresta atlântica, em 5 parcelas de 0,5 ha, Linhares, ES. Entre parênteses está o número de indivíduos originados de rebrota

<b>Espécie</b>	<b>GE</b>	<b>P1</b>	<b>P2</b>	<b>P3</b>	<b>P4</b>	<b>P5</b>	<b>Total</b>
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	PI	174	84	47	157	132	594(16)
<i>Vernonia diffusa</i> Lees.	PI	10	4		43	28	85
<i>Cecropia glaziovi</i> Snethl.	PI	1	19	2	23	5	50
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	PI			22	1		23
<i>Inga thibaudiana</i> ssp. <i>thibaudiana</i> T.D. Penn.	SI	12	10				22
<i>Spondias venulosa</i> Mart. ex Engl.	SI	6	1	6	2		15(1)
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	PI	5	4	6			15
<i>Annona cacans</i> Warm.	SI	8		1			9
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	PI	2	2	2	3		9
<i>Rollinia laurifolia</i> Schldtl.	SI	6					6
<i>Spondias</i> cf. <i>macrocarpa</i> Engl.	SI	3			1	1	5
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Mull. Arg.	SI	4					4
<i>Sparattosperma leucanthum</i> (Vell.) K. Schum.	PI	1	1		1		3
<i>Terminalia kuhlmannii</i> Alwan & Stace	SI	1	1			1	3(2)
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) Irwin & Barneby var. <i>verrucosa</i> (Vogel) Irwin & Barneby	PI	1		1			2
<i>Sterculia speciosa</i> Ducke	CL		1		1		2(1)
<i>Solanum inaequale</i> Vell.	PI	1			1		2
<i>Simaruba amara</i> Aubl.	SI		1		1		2
<i>Eriotheca macrophylla</i> (K. Schum.) A. Robyns	SI	1			1		2
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	SI			2			2(2)
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	SI	1					1
<i>Chrysophyllum splendens</i> Spreng.	CL					1	1(1)
<i>Aegiphila tomentosa</i> Cham.	PI	1					1
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	PI	1					1
<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax.	SI	1					1
<i>Pourouma velutina</i> Miq.	SI		1				1
<i>Cecropia hololeuca</i> Miq.	PI				1		1
<i>Luehea mediterranea</i> (Vell.) Angely	SI	1					1(1)
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze.	ST					1	1
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Allemao ex Benth.	SI	1					1(1)
<i>Bixa arborea</i> Huber	PI				1		1
<b>TOTAL</b>		<b>242</b>	<b>129</b>	<b>89</b>	<b>237</b>	<b>169</b>	<b>866</b>

Tabela 2.3 – Lista das 30 espécies com maior abundância (dap maior ou igual a 10 cm) e respectivos grupos ecológicos (GE), 22 anos após corte raso na floresta atlântica, em 5 parcelas de 0,5 ha, Linhares, ES

<b>Espécie</b>	<b>GE</b>	<b>P1</b>	<b>P2</b>	<b>P3</b>	<b>P4</b>	<b>P5</b>	<b>Total</b>
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	PI	164	160	92	178	234	828
<i>Rollinia laurifolia</i> Schlttdl.	SI	13	9	20	14	10	66
<i>Vernonia diffusa</i> Lees.	PI	1	1		30	26	58
<i>Guazuma crinita</i> Mart.	PI	17		23			40
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & R.C. Barneby var. <i>verrucosa</i> (Vogel) H.S.Irwin & R.C. Barneby	PI	1	1	33	1		36
<i>Spondias venulosa</i> Mart. ex Engl.	SI	11	3	13	6	2	35
<i>Astronium concinnum</i> (Engl.) Schott	SI	9	1	19	2	4	35
<i>Sterculia speciosa</i> Ducke	CL	2	15	1	11	1	30
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) Tozzi & Lima	SI	2	12		2	12	28
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	SI	6	5	8		3	22
<i>Cecropia glaziovi</i> Sneathl.	PI	3	7		6	5	21
<i>Poeppigia procera</i> C. Presl.	SI			15	4		19
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	SI	5	8	2	2	1	18
<i>Terminalia kuhlmannii</i> Alwan & Stace	SI	4	2	5		4	15
<i>Sparattosperma leucanthum</i> (Vell.) K. Schum.	PI	10	2		3		15
<i>Protium</i> aff. <i>warmingianum</i> Marchand Vell.	ST	2	9			4	15
<i>Byrsonima cacaophila</i> W.R. Anderson	PI	8	3	1			12
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	SI	1	4	1		6	12
<i>Spondias</i> cf. <i>macrocarpa</i> Engl.	SI	4	2	3	1	1	11
<i>Pavonia calyculosa</i> St.-Hilaire & Naudin	PI		3	7			10
<i>Solanum alatirameum</i> Bitter	PI	7			2		9
<i>Aegiphila tomentosa</i> Cham.	PI	1		1	6		8
<i>Annona cacans</i> Warm.	SI	2	3	2		1	8
<i>Simaruba amara</i> Aubl.	SI		1		7		8
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	PI		1	3	4		8
<i>Chrysophyllum splendens</i> Spreng.	CL					8	8
<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax.	SI		3			4	7
<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.) Lewis & Lima	SI		1	6			7
<i>Inga thibaudiana</i> subsp. <i>thibaudiana</i> T.D. Penn.	SI	6	1				7
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	SI			6			6
<b>TOTAL DAS 30 ESPÉCIES</b>		<b>279</b>	<b>257</b>	<b>261</b>	<b>279</b>	<b>326</b>	<b>1.402</b>
<b>OUTRAS 87 ESPÉCIES</b>		<b>31</b>	<b>57</b>	<b>29</b>	<b>28</b>	<b>45</b>	<b>190</b>
<b>TOTAL 117 ESPÉCIES</b>		<b>310</b>	<b>314</b>	<b>290</b>	<b>307</b>	<b>371</b>	<b>1.592</b>

Tabela 2.4 – Ano da primeira amostragem para 38 espécies mais abundantes (árvores com dap maior ou igual a 10 cm) ao longo dos 22 anos na floresta atlântica, em 5 parcelas de 0,5 ha, Linhares, ES

Espécie	Ano/Parcelas					
	GE	P1	P2	P3	P4	P5
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	PI	6	6	6	6	6
<i>Vernonia diffusa</i> Lees.	PI	6	6		6	6
<i>Cecropia glaziovii</i> Snehl.	PI	6	6	6	6	6
<i>Spondias venulosa</i> Mart. ex Engl.	SI	6	6	6	6	12
<i>Inga thibaudiana</i> subsp. <i>thibaudiana</i> T.D. Penn.	SI	6	6			9
<i>Rollinia laurifolia</i> Schlttdl.	SI	6	9	9	12	9
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & R.C. Barneby var. <i>verrucosa</i> (Vogel) H.S. Irwin & R.C. Barneby	PI	6	22	6	19	
<i>Sterculia speciosa</i> Ducke	CL	9	6	9	6	13
<i>Guazuma crinita</i> Mart.	PI	12	9	9		
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	PI			6	6	
<i>Sparattosperma leucanthum</i> (Vell.) K. Schum.	PI	6	6		6	
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	SI	13	9	12	9	12
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	SI	6	9	9		13
<i>Spondias cf. macrocarpa</i> Engl.	SI	6	13	9	6	6
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) Az.- Tozzi & H.C. Lima	SI	12	9		22	9
<i>Astronium concinnum</i> (Engl.) Schott	SI	9	20	12	22	15
<i>Terminalia kuhlmannii</i> Alwan & Stace	SI	6	6	9		6
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	PI	6	6	6	6	12
<i>Annona cacans</i> Warm.	SI	6	13	6		19
<i>Poeppigia procera</i> C. Presl.	SI			12	17	
<i>Aegiphila tomentosa</i> Cham.	PI	6		13	9	
<i>Chrysophyllum splendens</i> Spreng.	CL				19	6
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	SI	19	13	14		9
<i>Solanum alatirameum</i> Bitter	PI	13			13	12
<i>Simaruba amara</i> Aubl.	SI		6		6	
<i>Byrsonima cacaophila</i> W.R. Anderson	PI	12	12	12		
<i>Solanum inaequale</i> Vell.	PI	6		12	6	
<i>Protium aff. warmingianum</i> Marchand Vell	ST	20	13			19
<i>Sapium glandulatum</i> (Vell.) Pax.	SI	6	12			9
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	PI	6	9			14
<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.) G.P.Lewis & M.P.M.de Lima	SI		14	12		
<i>Pourouma velutina</i> Miq.	SI		6			
<i>Byrsonima stipulacea</i> (Juss.) Nied.	ST	22	14	14	9	
<i>Rhamnidium glabrum</i> Reissek	SI	9				14
<i>Pavonia calyculosa</i> St.-Hilaire & Naudin	PI		13	19		
<i>Eriotheca macrophylla</i> (K. Schum.) A. Robyns	SI	6	9	22	6	
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	SI			9		
<i>Cecropia hololeuca</i> Miq.	PI		9		6	

### 2.3.3 Variação na abundância de espécies

As 20 espécies mais abundantes foram plotadas em função do tempo, em cada parcela (Figuras 2.5 a 2.24). Para a maioria das espécies mais tempo de sucessão seria necessário para se tirar conclusões mais gerais e precisas sobre seu ciclo, mas pode ser notado que algumas delas reduziram rapidamente sua abundância no período, como *Inga thibaudiana* (Figura 2.9). Outras apresentam um padrão de aumento na abundância, algumas desde os 6 anos de sucessão (*Sterculia speciosa* na Figura 2.12), outras a partir dos 9 ou 12 anos (*Rollinia laurifolia* na Figura 2.10; *Lonchocarpus cultratus* na Figura 2.19; *Poeppigia procera* na Figura 2.24). Os ciclos em várias espécies mostram mais nitidamente os diferentes tempos de chegada em diferentes parcelas, apresentados na Tabela 2.4, mesmo para aquelas que mostraram ampla capacidade de colonização, que ocorreram em 4 ou 5 parcelas, como as espécies *Sterculia speciosa*, *Cordia ecalyculata*, *Astronium graveolens* e *Annona cacans*. Mostram ainda que o sucesso alcançado em cada parcela, em termos de quantidade de indivíduos, é diferente. Por exemplo, *Vernonia diffusa*, *Cecropia graziovi*, *Inga thibaudiana* e *Aegiphila sellowiana* colonizaram com alta densidade em uma parcela e baixa ou nenhuma abundância em outras.

Para analisar mais detalhadamente estes ciclos é necessário entender um pouco mais sobre os fatores de mortalidade envolvidos. Na Tabela 2.5 são apresentados os resultados de mortalidade para todos os indivíduos que ingressaram com dap maior ou igual a 10 cm em 1986 (aos 6 anos de sucessão), ou seja, não estão incluídos aqueles que ingressaram após 1986 nas parcelas. Nota-se que a maior porcentagem de árvores mortas ocorreu entre 1986 e 1989 e entre 1997 e 1999, que foram os períodos em que ocorreram as mais baixas precipitações na Reserva durante a estação seca (ver Capítulo 1, Clima).

Tabela 2.5 – Variação na mortalidade absoluta (m) e percentual (m%) considerando os 866 indivíduos que ingressaram na parcela em 1986, aos 6 anos de sucessão

<b>Parcela</b>	<b>1989</b>	<b>1992</b>	<b>1993</b>	<b>1994</b>	<b>1995</b>	<b>1997</b>	<b>1999</b>	<b>2000</b>	<b>2002</b>	<b>Total</b>
P1	26	7	7	4	3	6	18	2	6	79
P2	9	1	1	2	2	3	17	3	2	40
P3	11	4	7	1	3	5	11	0	4	46
P4	29	10	9	5	7	3	14	4	4	85
P5	11	1	2	4	6	9	6	0	9	48
<b>m</b>	<b>86</b>	<b>23</b>	<b>26</b>	<b>16</b>	<b>21</b>	<b>26</b>	<b>66</b>	<b>9</b>	<b>25</b>	<b>298</b>
<b>m%</b>	<b>28,9</b>	<b>7,72</b>	<b>8,72</b>	<b>5,37</b>	<b>7,05</b>	<b>8,72</b>	<b>22,1</b>	<b>3,02</b>	<b>8,39</b>	<b>100</b>

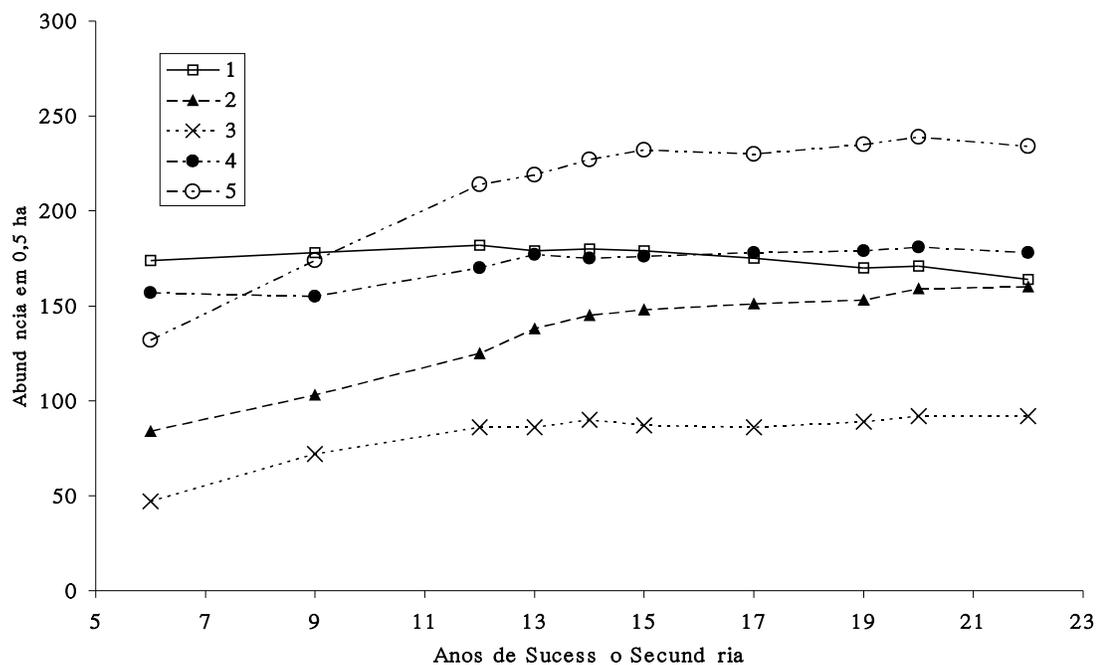


Figura 2.5 – Abundância de *Joannesis princeps* Vell. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

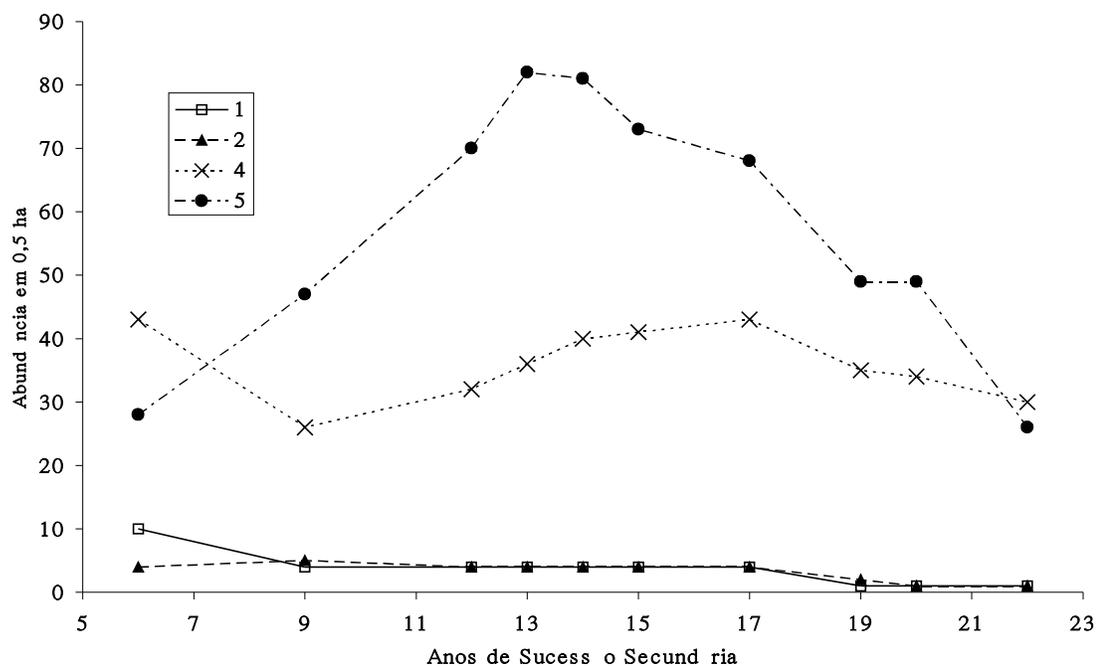


Figura 2.6 – Abundância de *Vernonia diffusa* Lees em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

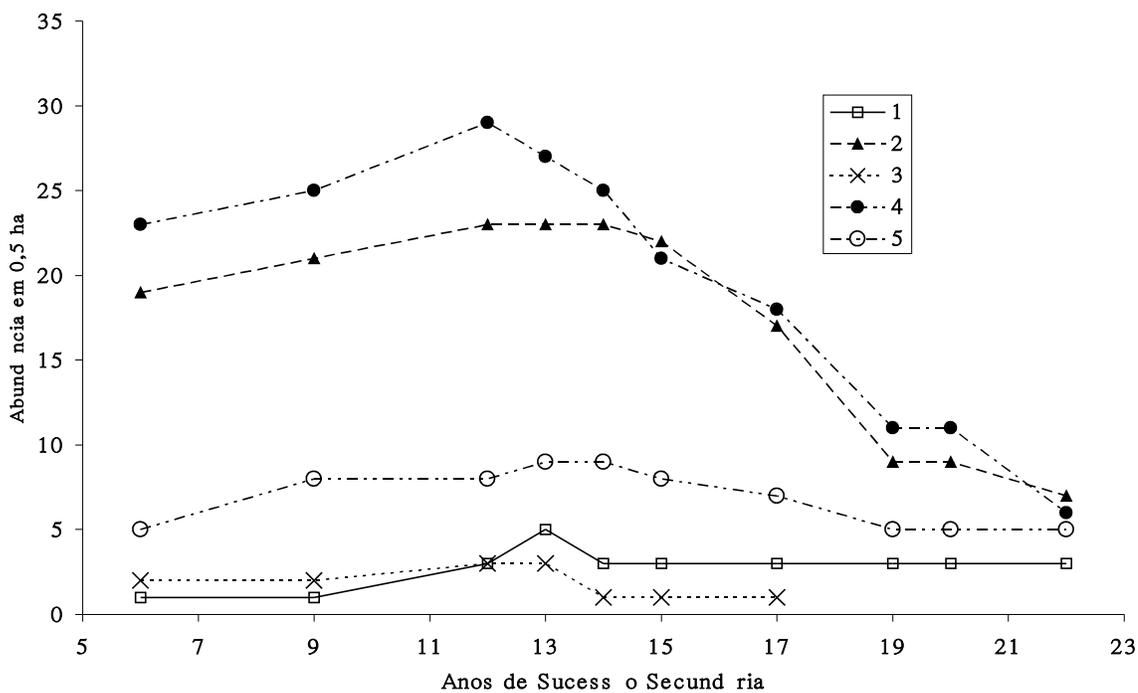


Figura 2.7 – Abundância de *Cecropia glaziovii* Snethl. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

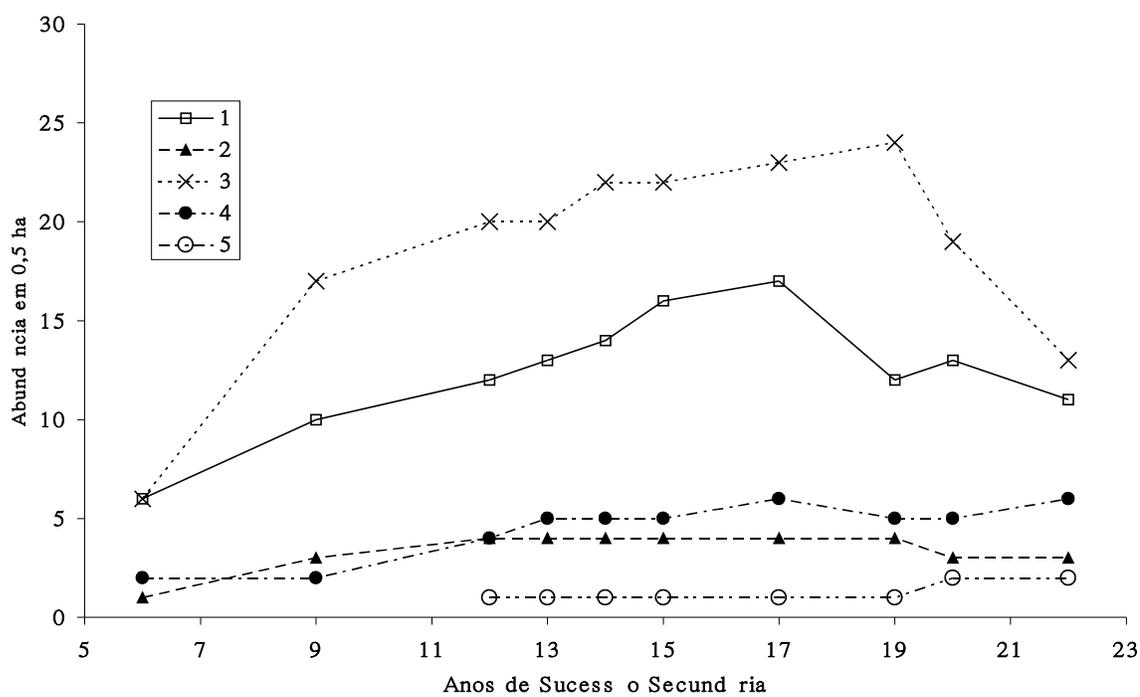


Figura 2.8 – Abundância de *Spondias venulosa* Mart. ex Engl. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

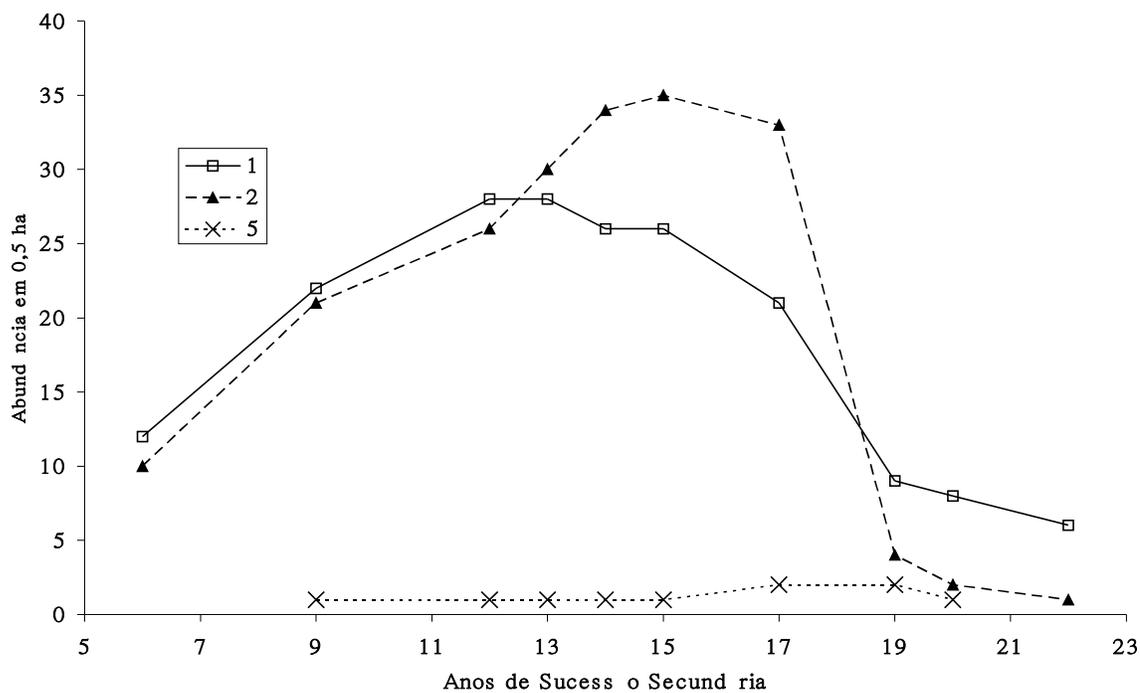


Figura 2.9 – Abundância de *Inga thibaudiana* subsp. *thibaudiana* T.D. Penn. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

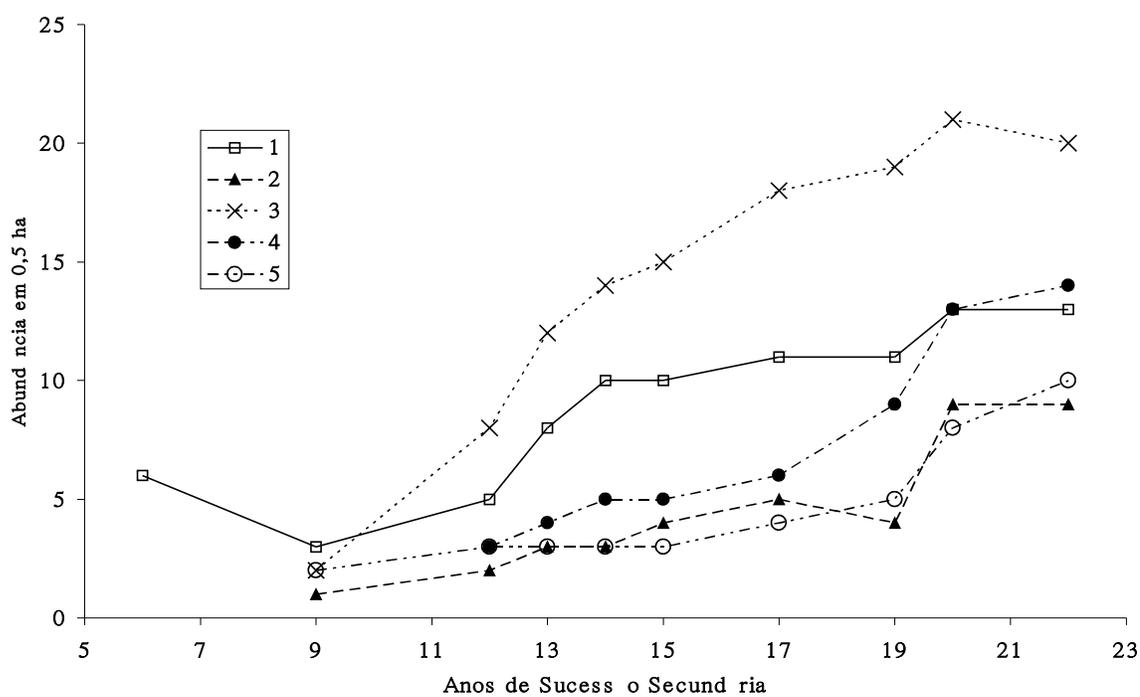


Figura 2.10 – Abundância de *Rollinia laurifolia* Schldl. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

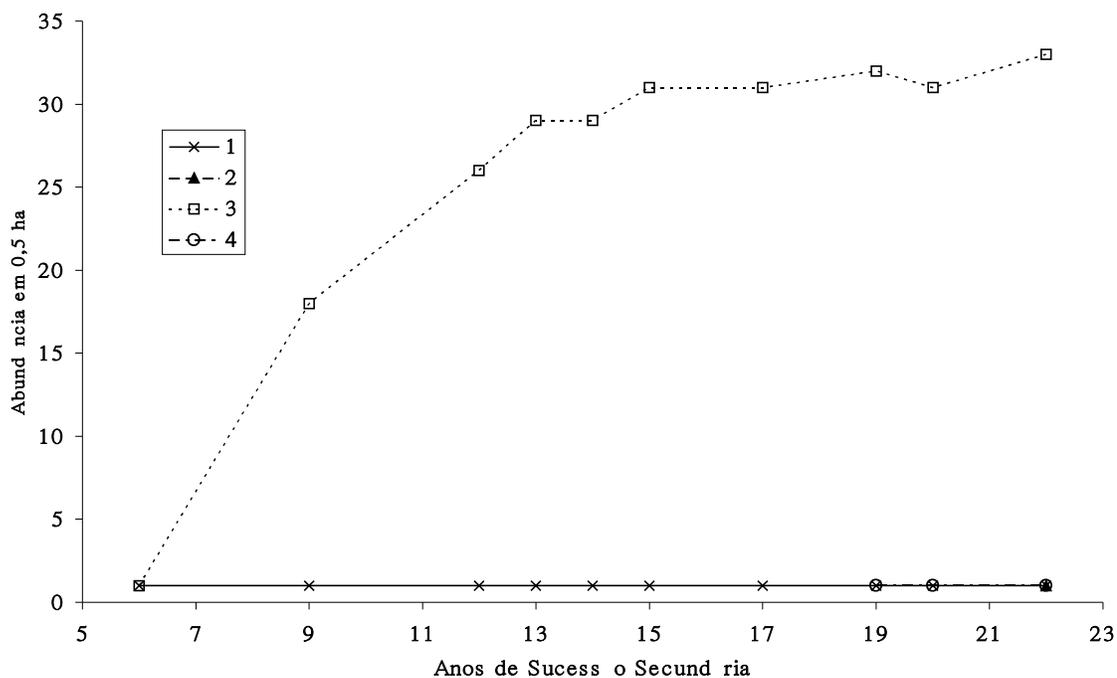


Figura 2.11 – Abundância de *Senna multijuga* (Rich.) var. *verrucosa* (Vogel) H.S. Irwin & R.C. Barbeby em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

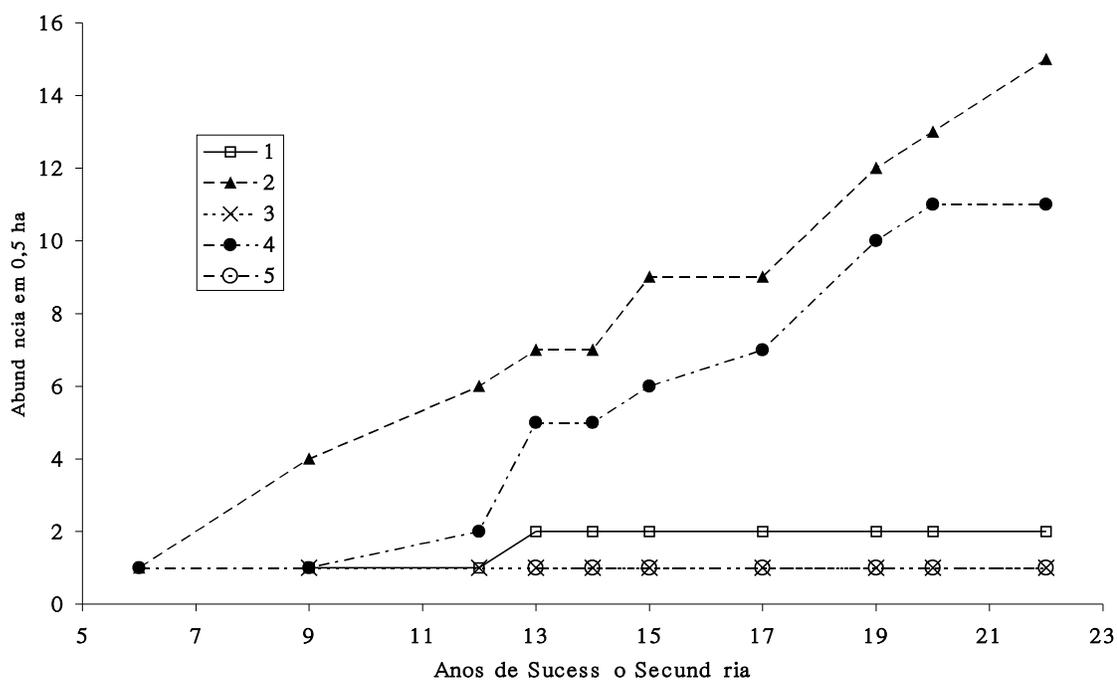


Figura 2.12 – Abundância de *Sterculia speciosa* Ducke em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

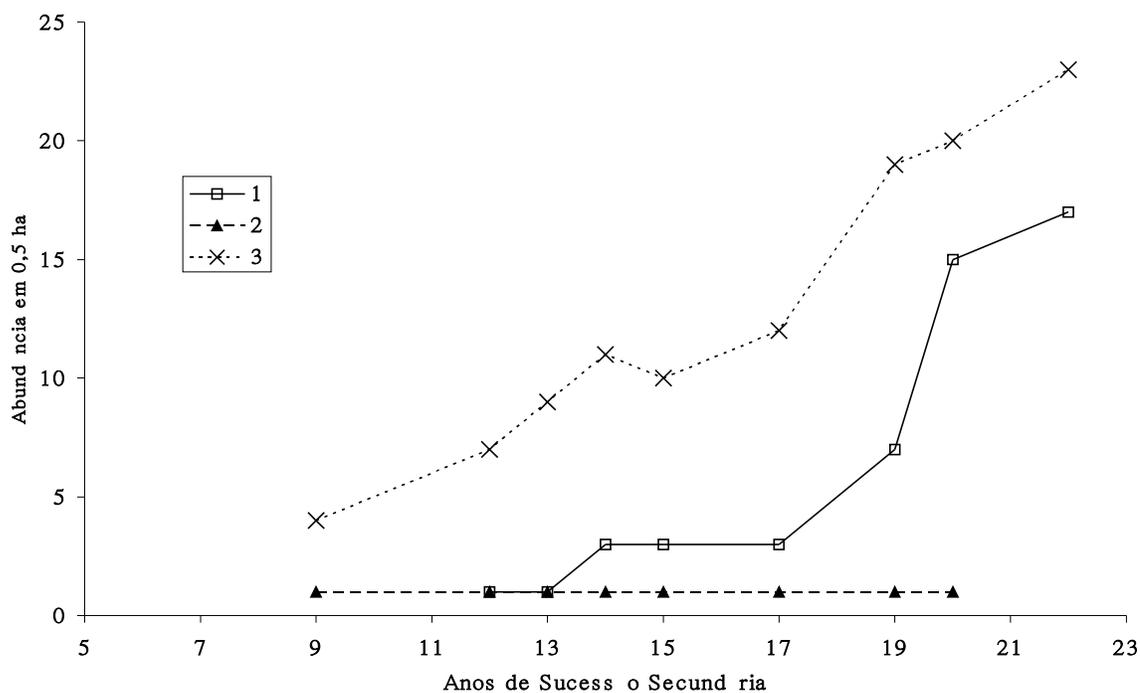


Figura 2.13 – Abundância de *Guazuma crinita* Mart. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

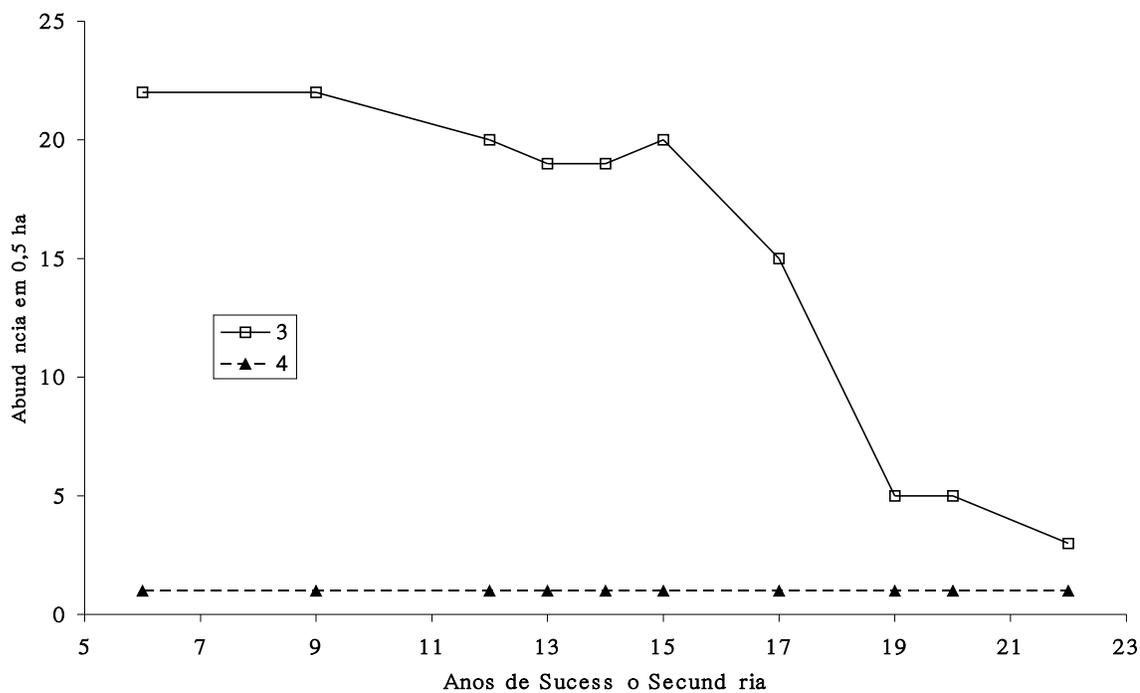


Figura 2.14 – Abundância de *Aegiphila sellowiana* Cham. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

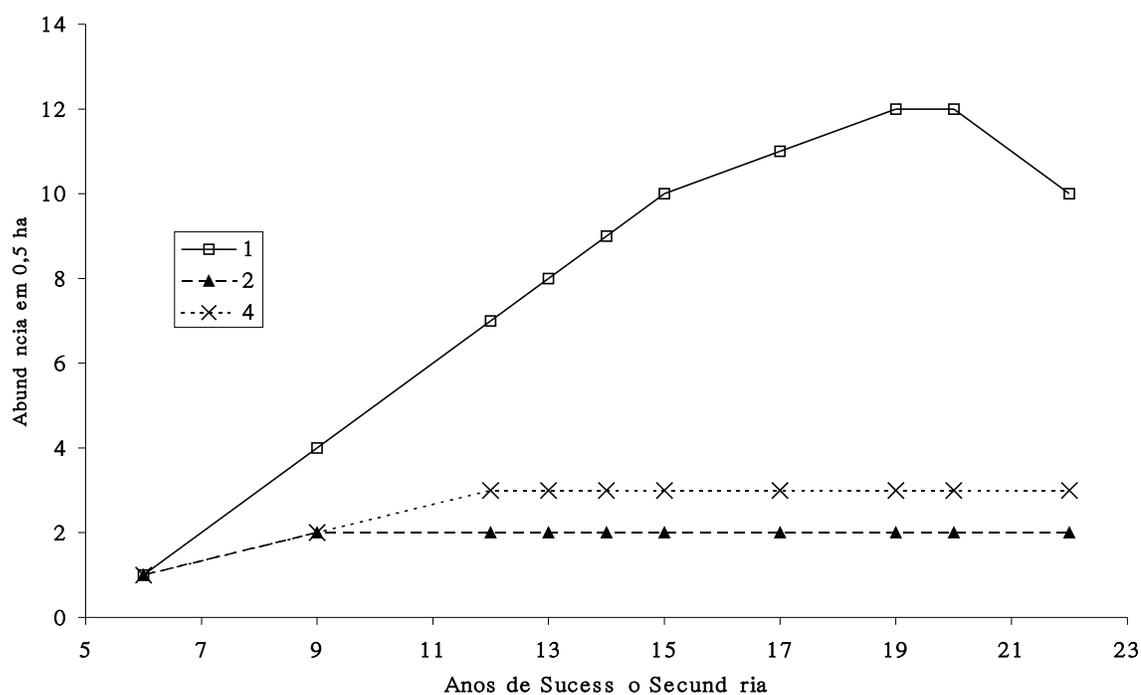


Figura 2.15 – Abundância de *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

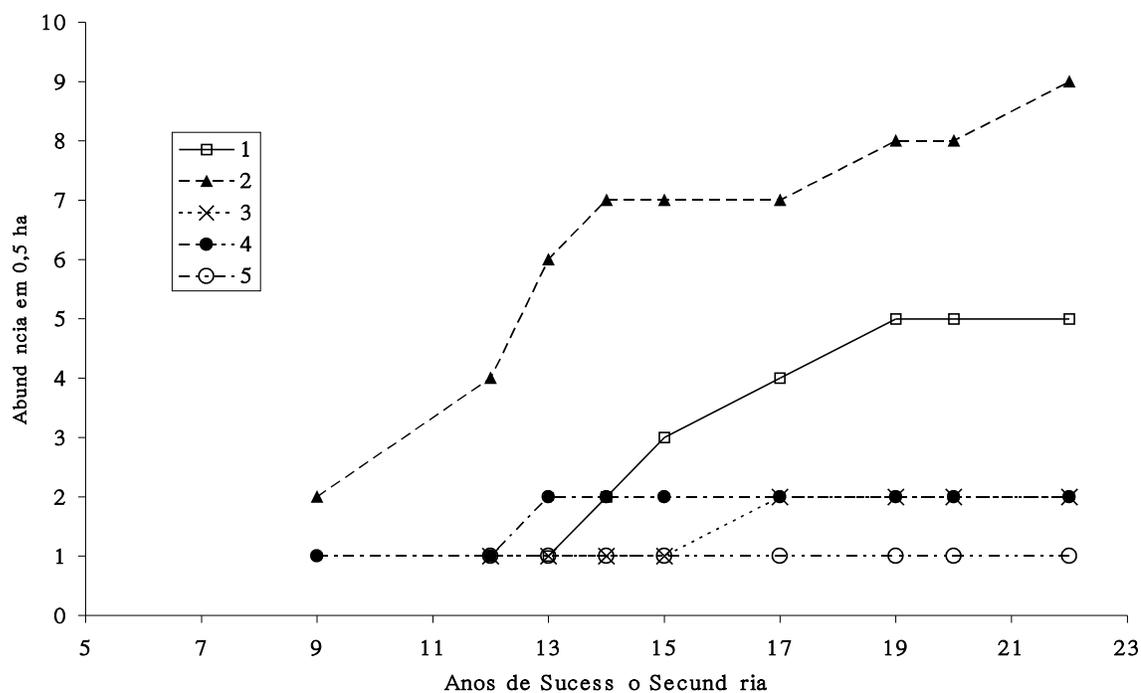


Figura 2.16 – Abundância de *Cordia ecalyculata* Vell. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

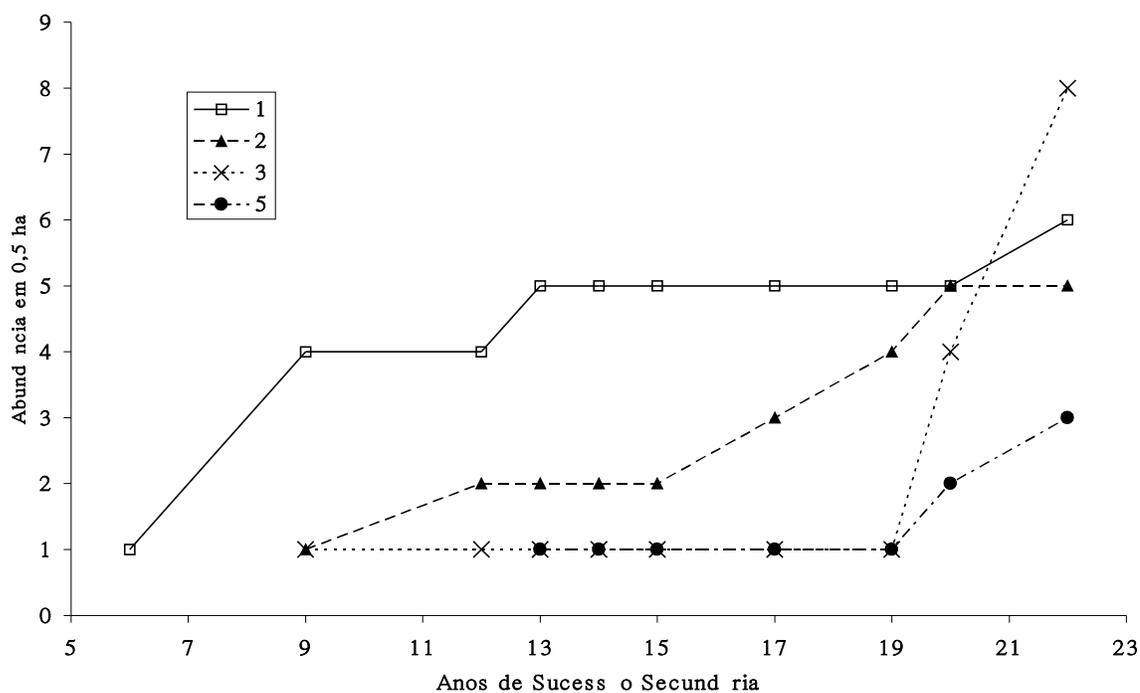


Figura 2.17 – Abundância de *Astronium graveolens* Jacq. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

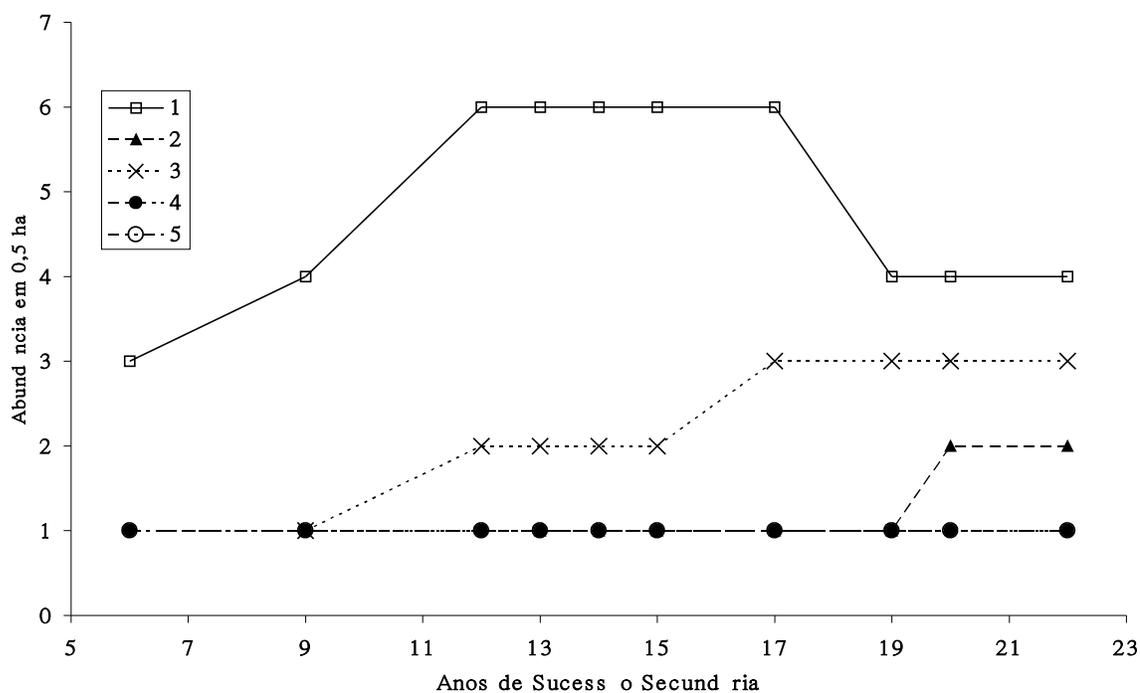


Figura 2.18 – Abundância de *Spondias cf. macrocarpa* Engl. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

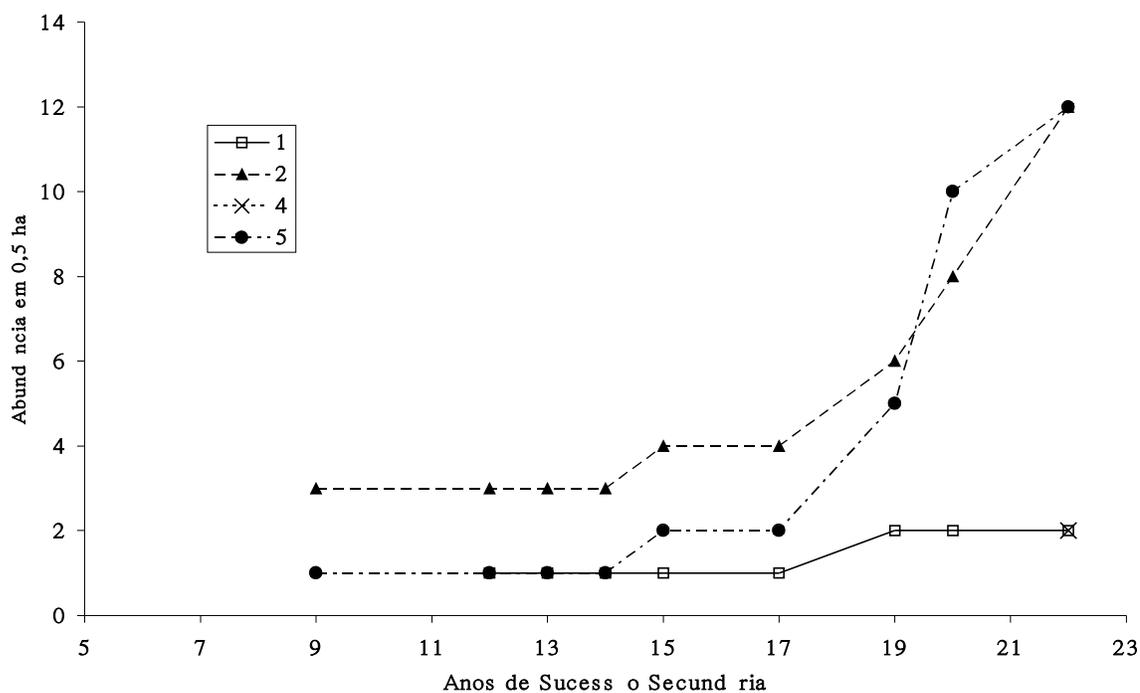


Figura 2.19 – Abundância de *Lonchocarpus cultratus* (Vell.) Az.- Tozzi & Lima em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

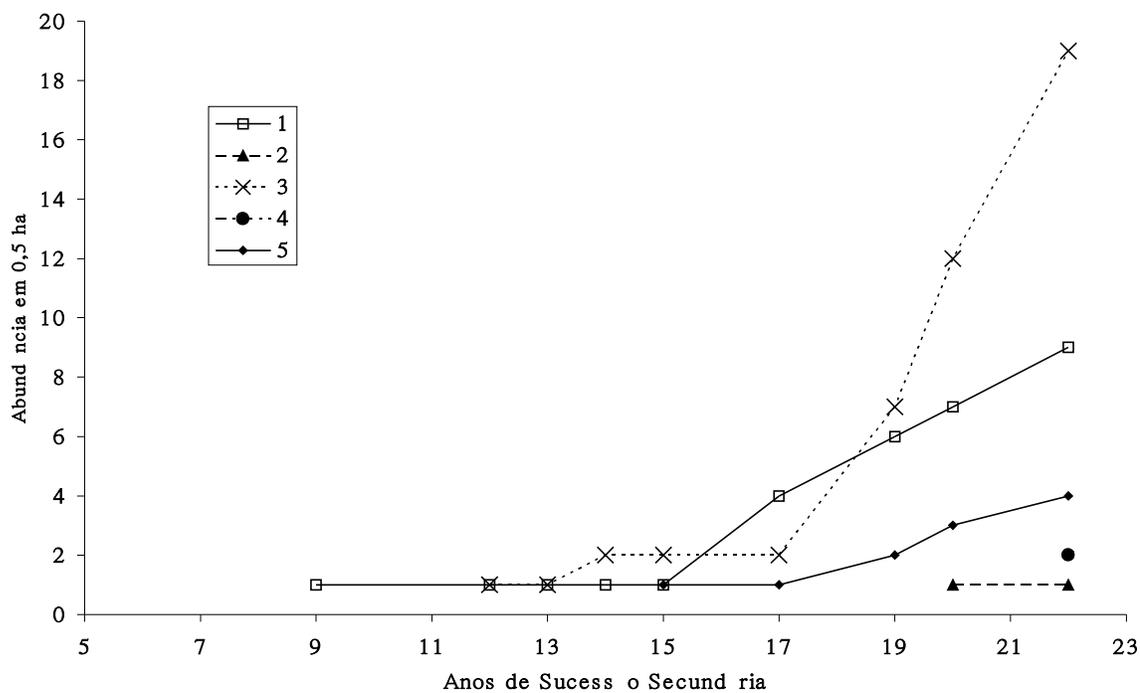


Figura 2.20 – Abundância de *Astronium concinnum* (Engl.) Schott em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

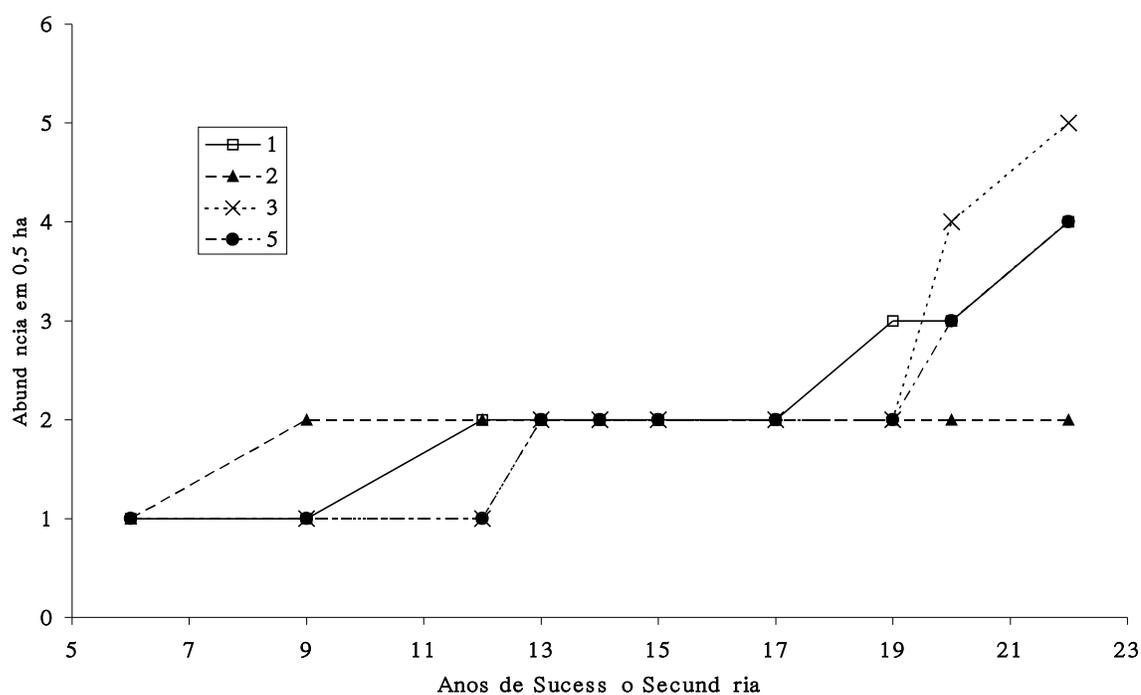


Figura 2.21 – Abundância de *Terminalia kuhlmannii* Alwan & Stace em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

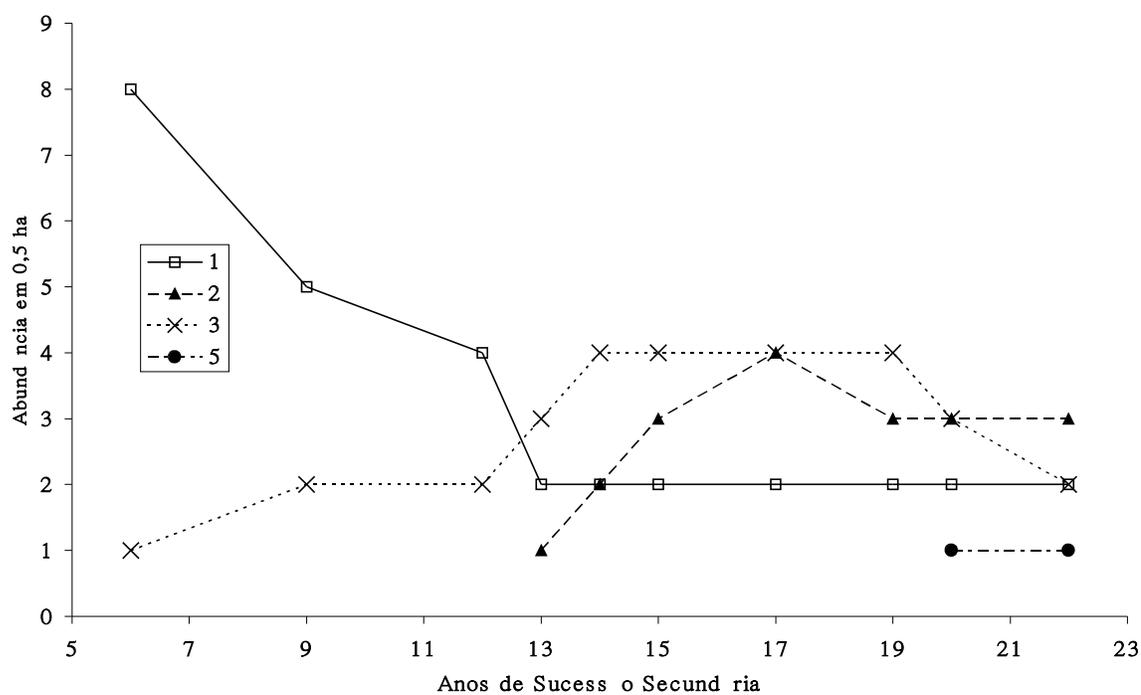


Figura 2.22 – Abundância de *Annona cacans* Warm. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

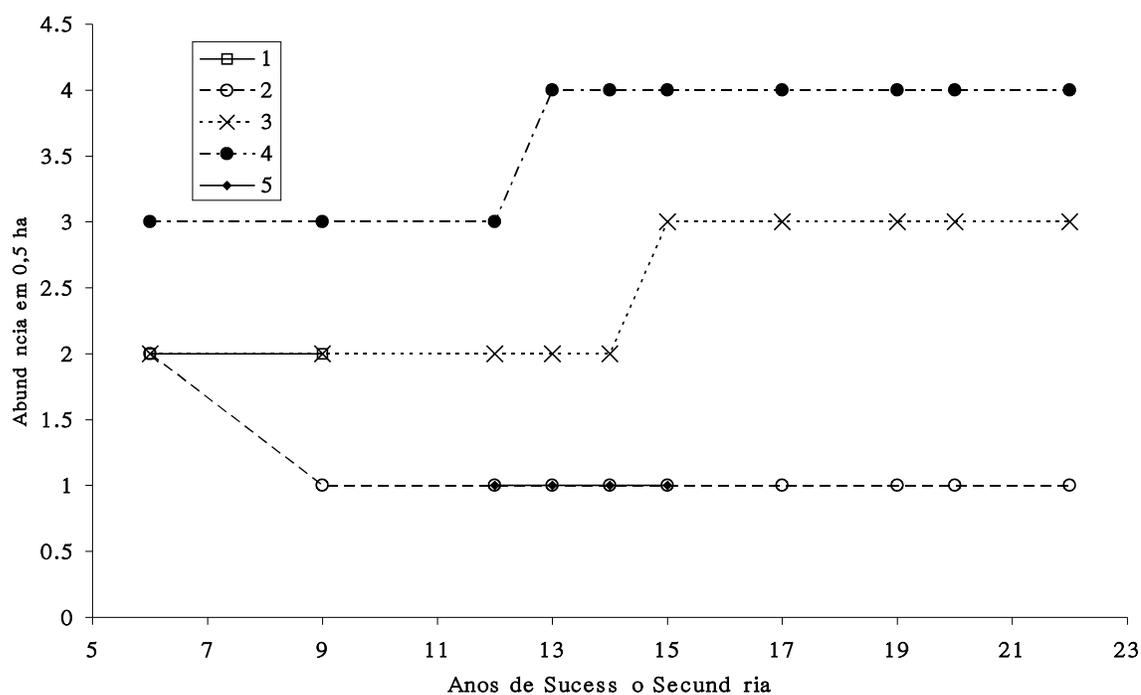


Figura 2.23 – Abundância de *Jacaratia spinosa* (Aubl.) A. DC. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

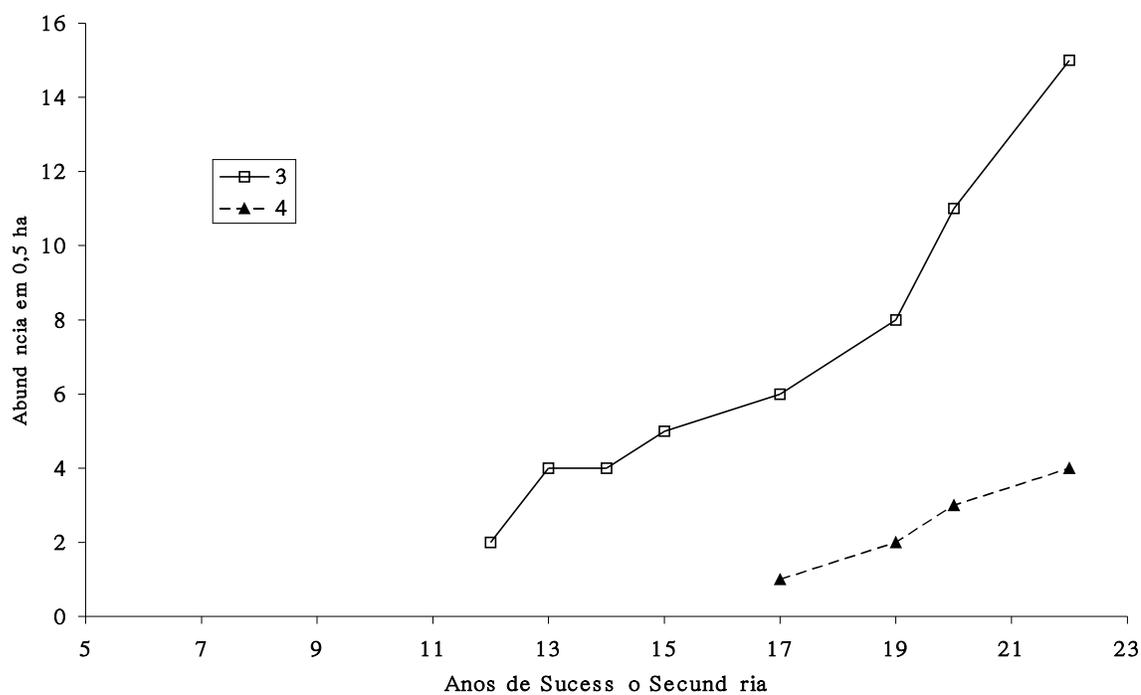


Figura 2.24 – Abundância de *Poeppegia procera* C. Presl. em parcelas de 50 x 100 m, após corte raso na floresta atlântica de tabuleiro (ES)

### 2.3.4 Variação da riqueza de espécies

Na Figura 2.25 pode ser verificado que o aumento na riqueza ocorreu em todas as parcelas ( $R^2=63\%$ ,  $P<0,01$ ), praticamente acompanhando o aumento na abundância que ocorreu ao longo da sucessão (Figura 2.2). O aparecimento de espécies novas nas parcelas tende a diminuir nos primeiros anos, mas após 17 anos um novo aumento em espécies novas ocorreu em todas as parcelas, causando uma inflexão na curva (Figura 2.26).

Embora tenha havido aumento na riqueza de espécies em todas as parcelas (Figura 2.25), o coeficiente de similaridade (coeficiente de Jaccard) entre parcelas em função do tempo pouco se altera, aumentando um pouco em algumas parcelas, diminuindo em outras, com média de 28,6% (Tabela 2.6).

Tabela 2.6 – Coeficiente de similaridade de Jaccard (J%) entre 5 parcelas permanentes (por exemplo, P12 significa similaridade entre as parcelas 1 e 2), dos 6 aos 22 anos, e riqueza em espécies após corte raso

J %	Tempo de Sucessão										
	6	9	12	13	14	15	17	19	20	22	Média
<b>P12</b>	36,0	34,1	39,5	38,5	37,0	33,9	34,5	32,8	39,7	35,0	<b>36,1</b>
<b>P13</b>	29,2	34,4	34,1	39,5	37,8	37,8	33,3	30,2	28,3	25,0	<b>33,0</b>
<b>P14</b>	33,3	30,3	25,6	29,3	29,3	29,3	26,7	25,0	22,4	25,0	<b>27,6</b>
<b>P15</b>	20,8	27,3	28,9	37,5	38,1	36,4	34,0	28,3	28,6	25,7	<b>30,6</b>
<b>P23</b>	31,3	23,1	22,9	25,0	28,8	28,3	26,2	22,9	24,3	24,7	<b>25,7</b>
<b>P24</b>	44,4	29,7	29,3	26,0	26,4	25,9	26,8	24,2	22,9	27,8	<b>28,3</b>
<b>P25</b>	26,7	17,5	29,3	32,7	30,9	29,3	26,2	26,9	31,5	31,3	<b>28,2</b>
<b>P34</b>	27,8	24,1	29,7	30,8	34,1	34,1	32,6	27,5	30,8	30,0	<b>30,2</b>
<b>P35</b>	14,3	20,7	23,1	26,2	25,0	26,5	24,1	23,7	25,8	24,6	<b>23,4</b>
<b>P45</b>	23,5	12,9	27,3	31,4	27,5	26,2	21,7	18,5	20,0	22,9	<b>23,2</b>
<b>Média</b>	<b>28,7</b>	<b>25,4</b>	<b>29,0</b>	<b>31,7</b>	<b>31,5</b>	<b>30,8</b>	<b>28,6</b>	<b>26,0</b>	<b>27,4</b>	<b>27,2</b>	<b>28,6</b>
<b>Riqueza</b>	<b>31</b>	<b>56</b>	<b>64</b>	<b>71</b>	<b>74</b>	<b>77</b>	<b>84</b>	<b>92</b>	<b>99</b>	<b>117</b>	

Para testar o efeito da elevada abundância de *J. princeps* sobre a riqueza de espécies da comunidade foi plotada uma curva de regressão, não sendo encontrada relação significativa (Figura 2.27).

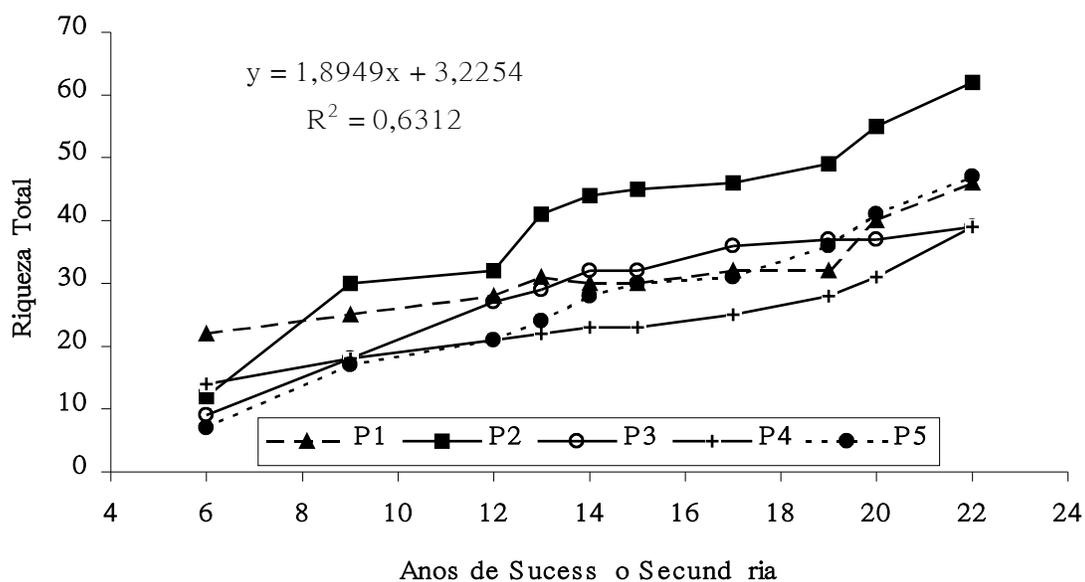


Figura 2.25 – Variação temporal e espacial na riqueza de espécies em 5 parcelas de 50 x 100 m, considerando indivíduos acima de 10 cm de dap. A regressão entre riqueza e tempo de sucessão considerou todas as parcelas ( $P < 0,05$ )

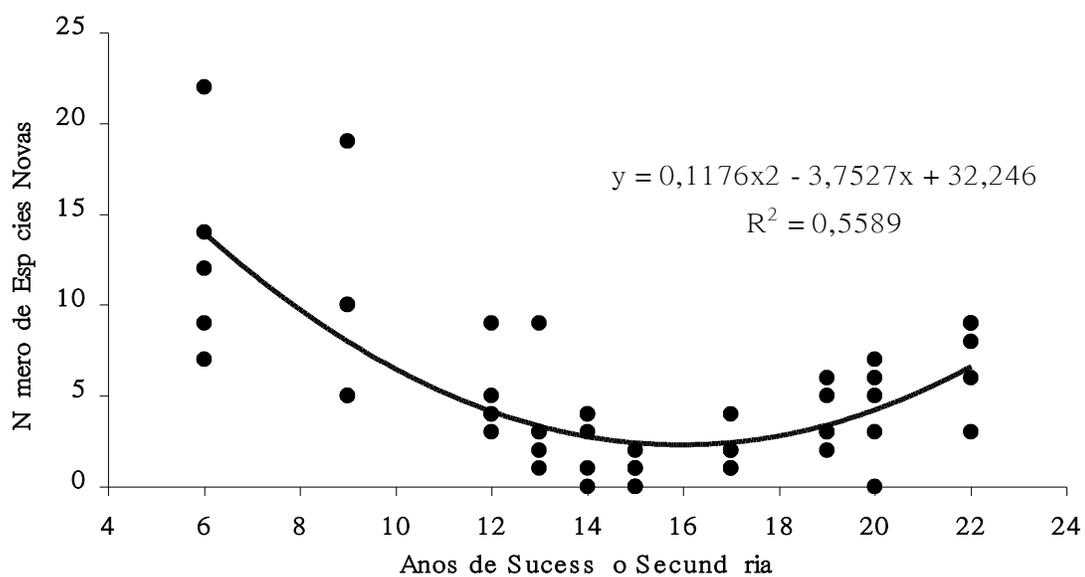


Figura 2.26 – Ocorrência de espécies novas ao longo do tempo em 5 parcelas de 0,5 ha, considerando indivíduos acima de 10 cm de dap

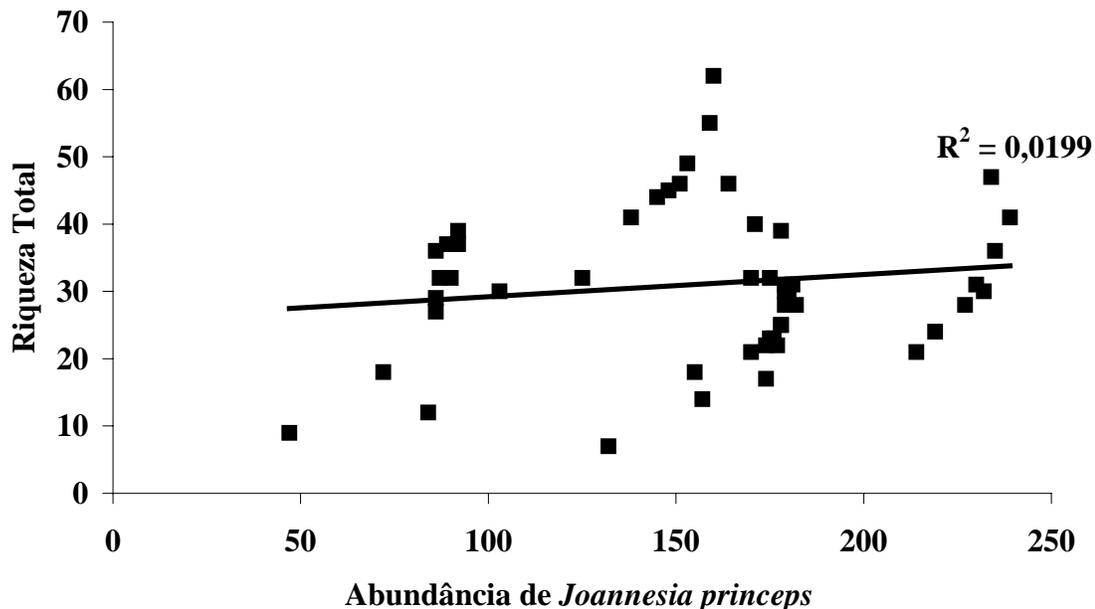


Figura 2.27 – Regressão não significativa entre a abundância de *Joannesia princeps* e a riqueza nas parcelas dos 6 aos 22 anos ( $R^2=1,99\%$ ,  $P>0,05$ )

### 2.3.5 Espécies indicadoras da sucessão

O método IndVal indicou que apenas 22 das 122 espécies apresentaram valor indicador maior que 25% e destas apenas 8 espécies diferem do esperado numa simulação aleatória do processo sucessional ( $P<0,05$ ), podendo ser consideradas como indicadoras simétricas de alguma das idades sucessionais. *Trema micrantha* pode ser considerada indicadora aos 6 anos de sucessão, já que não estava presente nos anos posteriores. Todas as outras sete espécies têm seu máximo valor indicador aos 22 anos, com algumas espécies presentes no início da sucessão, mas com aumento crescente em abundância até os 22 anos (*Astronium concinnum* e *Rollinia laurifolia*), enquanto as outras são indicadoras por serem ausentes dos anos anteriores. Uma maior restrição na análise estatística ( $P<0,01$ ) deixaria apenas duas espécies como indicadoras (*A. concinnum* e *Z. juriperinum*, Tabela 2.7).

Tabela 2.7 – Valor indicador das espécies em cada idade sucessional e valor indicador máximo (Máx). São apresentadas apenas aquelas com valor maior que 25 e cujo teste de significância na simulação Monte Carlo foi significativo ( $P < 0,05$ )

Espécie	Valor Indicador							Máx	$P < 0,05$
	6	9	12	15	19	22			
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	60	0	0	0	0	0	60	0,011	
<i>Rollinia laurifolia</i> Schtdl.	1	3	11	20	26	36	36	0,014	
<i>Astronium concinnum</i> (Engl.) Schott	0	0	1	4	16	61	61	0,007	
<i>Sorocea guilleminiana</i> Gaudich.	0	0	0	2	9	40	40	0,016	
<i>Inga</i> aff. <i>cylindrica</i> (Vell.) Mart.	0	0	0	0	5	45	45	0,047	
<i>Zanthoxylum</i> cf. <i>juriperinum</i> Poeppig	0	0	0	0	4	64	64	0,002	
<i>Machaerium fulvovenosum</i> H.C.Lima	0	0	0	0	0	60	60	0,018	
<i>Cordia trichoclada</i> DC.	0	0	0	0	0	60	60	0,011	

### 2.3.6 Análise da trajetória da sucessão secundária

A análise de correspondência corrigida para a floresta secundária dos 6 aos 22 anos é mostrada na Figura 2.28. Os autovalores para o primeiro e segundo eixo explicam 40,8% da variância total. A idade de 6 anos em cada parcela é oposta com a idade de 22 anos, indicando a mudança na composição. A regressão entre o Eixo 2 da DCA com os anos de sucessão apresentou uma elevada correlação, confirmando que o tempo é uma adequada interpretação do gradiente do eixo 2 (Tabela 2.8). Mas isso não chega a ser uma regra, já que na parcela 4 o eixo 1 se destaca como eixo temporal. Embora não tenhamos uma escala espacial para analisar a correlação, o primeiro eixo pode ser associado a um gradiente espacial, pois mostra uma separação entre parcelas no espaço ordenado.

Tabela 2.8 – Coeficiente de correlação de Pearson entre a idade da sucessão e os eixos, da análise de correspondência corrigida

Idade		Eixo1	Eixo2	Eixo3
6 aos 22 anos	Parcela 1	0,980	-0,968	-0,783
	Parcela 2	0,933	-0,947	-0,627
	Parcela 3	0,881	-0,964	-0,972
	Parcela 4	0,979	-0,669	-0,950
	Parcela 5	0,719	-0,920	-0,868

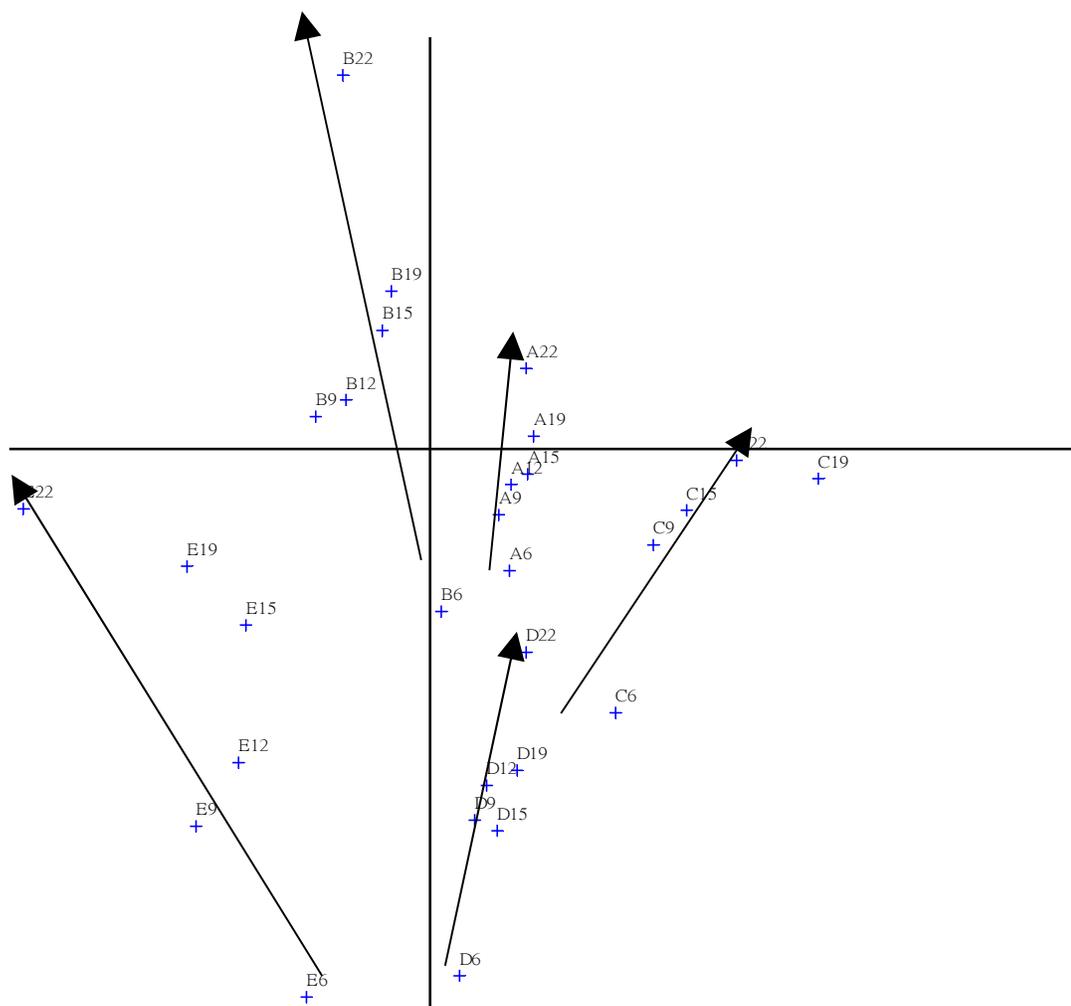


Figura 2.28 – Diagrama da análise de correspondência corrigida para a composição florística de 5 parcelas (listadas aqui como A, B, C, D e E, respectivamente) após corte raso, dos 6 aos 22 anos. Os autovalores dos eixos 1 (gradiente espacial) e 2 (gradiente temporal), foram respectivamente iguais a 34,6 e 14,1 e a variância explicada por estes dois eixos foi igual a 40,8%

## 2.4 Discussão

### 2.4.1 Colonização inicial

A característica do processo sucessional em uma determinada área pode ser variável em função principalmente das características do distúrbio atuante: se houve apenas corte raso, se houve corte, queima e cultivo agrícola intensivo com posterior abandono, remoção do solo superficial, compactação do solo, deslizamento de terras e distância das fontes de sementes (UHL et al., 1982; MANTOVANI et al., 1990; GUARIGUATA; DUPUY, 1997; HOLL, 1999; RODRIGUES, 1999). O que difere este estudo de outros que analisaram o processo sucessional nos trópicos é principalmente a existência de uma ampla matriz florestal no entorno das parcelas que sofreram corte raso e de um banco de sementes não degradado.

Após o corte raso as cinco parcelas de estudo poderiam ser consideradas como grandes clareiras de 5000 m<sup>2</sup> no interior da floresta, com a diferença que o material lenhoso foi removido, restando apenas resíduos menores (galhos, folhas, etc.). Além disso, a não compactação do solo também garantiu condições adequadas para regeneração a partir do banco de sementes. Como este mosaico de resíduos e o arraste de troncos pode ter influenciado a sucessão é um processo que não dá para ser discutido aqui. Mas, provavelmente os principais efeitos que definiram a colonização inicial foram devidos às espécies que estavam presentes no banco de sementes e aquelas com alta capacidade de dispersão ou que estavam dispersando na época da remoção da vegetação. O banco de sementes tem um importante papel na regeneração inicial de uma área, mas que tende a diminuir em áreas intensamente perturbadas (RODRIGUES, 1999) ou mesmo durante a sucessão, já que é constituído principalmente de espécies pioneiras (HALL; SWAINE, 1980; GARWOOD, 1989; DANIEL; JANKAUSKIS, 1989; SAULEI; SWAINE, 1988; NUNES, 1996; DALLING et al., 1998; BAIDER et al., 1999) que não irão encontrar um ambiente adequado para germinação quanto mais o dossel se fecha.

A regeneração por rebrota é formada por espécies previamente existentes no sítio e tem se mostrado importante após furacões, pastagens intensivas ou incêndios (UHL et al., 1981; UHL et al., 1988; VANDERMEER et al., 1990, 1995; PACIOREK et al., 1994; RODRIGUES, 1999), mas não foi um processo dominante na área de estudo. Cerca de um ano e meio após o corte 12%

das plântulas e arvoretas eram originadas de brotação (25 parcelas de 3 x 3 m, dados não publicados) e só 3% das árvores com dap maior ou igual a 10 cm apresentavam sinal de rebrota após 22 anos. Esses dados são compatíveis com outros estudos de brotação em florestas tropicais e, além disso, a sobrevivência de árvores rebrotadas diminui ao longo do tempo, chegando a 62% em 5 anos (PACIOREK et al., 1994). A baixa porcentagem de brotação pode ser explicada pela retirada do material vegetal, sendo que o vigor das brotações para dirigir o processo sucessional deve ser diferenciado entre as raízes e as cepas.

O nítido predomínio de espécies pioneiras nos primeiros anos de sucessão é esperado, pois o ambiente de luz é altamente favorável para estabelecimento destas espécies. Mas deve ser destacada a presença de várias espécies não pioneiras, como já relatado em outros estudos (WEBB et al., 1972; SWAINE; HALL, 1983; UHL; JORDAN, 1984; UHL et al., 1988; GUARIGUATA, 1990; VANDERMEER et al., 1990; VANDERMEER et al., 1995; DENSLOW; GUZMAN, 2000; KENNARD, 2002; HOOPER et al., 2004), mostrando que o sucesso na conquista de áreas abertas não é exclusividade de pioneiras.

Inúmeros projetos de recomposição florestal já estabelecidos (NOGUEIRA, 1977; PIÑA-RODRIGUES et al., 1997; JOLY et al., 2000; SIQUEIRA, 2002; SORREANO, 2002), ou mesmo os modelos propostos (MACEDO, 1993; JESUS, 1994; RODRIGUES; GANDOLFI, 1998; KAGEYAMA; GANDARA, 2000; BARBOSA, 2000), são evidências de que é possível que muitas espécies secundárias tardias e climácicas tenham sucesso no estabelecimento inicial quando plantadas a pleno sol junto com pioneiras, embora as exigências para germinação após semeadura direta destas espécies sejam ainda pouco conhecidas, já que são poucos os projetos que utilizam a técnica de recomposição com sementes (BARBOSA et al., 1992; PARROTTA; KNOWLES, 1999; CAMARGO et al., 2002).

Por outro lado, a hipótese de que as espécies mais bem estabelecidas ao redor colonizam inicialmente a área (HORN, 1976) é rejeitada pelos resultados aqui encontrados, pois as espécies mais bem estabelecidas na floresta secundária adulta aos 22 anos não são as mesmas na floresta antes do corte (veja Tabela 2.1) nem na floresta ao redor (veja Capítulo 3), as quais teoricamente poderiam ser abundantes na regeneração após corte raso, pela proximidade do local. Algumas destas espécies como *Lonchocarpus guilleminianus*, *Eriotheca macrophylla*, *Hydrogaster*

*trinervis*, *Guapira opposita* e *Sterculia speciosa* são encontradas com mais de 10 cm de dap, em baixa a média densidade nas parcelas, mas outras como *Rinorea bahiensis*, *Dialium guianense*, *Senefeldera multiflora*, *Eugenia ubensis*, *Quararibea penduliflora*, *Stephanopodium blanchetianum*, *Caryodendron grandifolius*, *Helicostylis tomentosa*, *Ecclinusa ramiflora*, *Micropholis crassipedicellata*, *Virola gardneri*, *Licania salzmännii* e *Schoepfia oblongifolia* (PEIXOTO et al., 2006; JESUS; ROLIM, 2005) não foram ainda amostradas na floresta secundária aos 22 anos. Se elas são mais exigentes em ambientes, se tem alguma limitação de dispersão ou crescimento muito lento das plântulas, ainda é uma questão a discutir. Uma análise do estoque de regeneração abaixo de 10 cm de dap nestas 5 parcelas poderia elucidar se estas espécies já alcançaram a área e dar boas respostas a estas questões (veja Capítulo 3).

Embora esta elevada abundância de pioneiras caracterize o início de sucessão, não existem claras evidências para caracterizar um modelo de facilitação (sensu CONNELL; SLATYER, 1977), substituição florística (EGLER, 1954) ou sucessão obrigatória (HORN, 1976). Em tais modelos está implícita a substituição ordenada de espécies, com as pioneiras sendo deslocadas pelas espécies secundárias. Estas, por sua vez, melhorariam o sítio para espécies finais de sucessão, que se perpetuariam a não ser que algum distúrbio as remova do ambiente. Assim, cada fase na sucessão seria considerada um requisito para o desenvolvimento da outra, caracterizando comunidades discretas no tempo. Neste estudo, embora exista uma predominância de espécies pioneiras, as espécies não pioneiras continuam a se estabelecer desde o início da sucessão, através de uma mistura gradual de espécies ao longo do tempo e do espaço, num processo complexo e difícil de ser subdividido (GÓMEZ-POMPA; VAZQUEZ-YANES, 1981). Os resultados mostraram que não há necessidade de desaparecimento das pioneiras para estabelecimento de secundárias e climácicas.

Na escala analisada também não foram encontradas evidências para o modelo de inibição (CONNELL; SLATYER, 1977), o qual prediz que qualquer espécie pode colonizar, mas posteriormente existirá uma resistência ao estabelecimento de outras espécies. Para ele ser razoavelmente aceito como modelo geral deve ser considerado que a ampla abundância de *J. princeps* deveria inibir a colonização das parcelas por outras espécies e essa hipótese foi rejeitada (Figura 2.4). Uma análise mais detalhada, espécie x espécie em pequenos quadrados, poderia dar melhores informações sobre inibição em escalas mais reduzidas.

Uma característica que deve ser observada é que apenas duas pioneiras (*Joannesia princeps* e *Cecropia glaziovii*) ingressaram aos 6 anos em todas as parcelas no dap mínimo considerado, havendo uma nítida heterogeneidade, mesmo entre pioneiras, apesar da baixa riqueza em espécies pioneiras das florestas tropicais (HARTSHORN, 1978; MARTÍNEZ-RAMOS, 1985; WHITMORE, 1989). O papel que estas espécies desempenharam nos primeiros anos de sucessão foi muito importante. Com a rápida chegada nas 5 parcelas, em menos de 20 anos a densidade de árvores já é equivalente a de uma floresta madura na mesma área (ROLIM et al., 1999). Em linhas gerais pode ser argumentado que havendo um substrato adequado e uma fonte de sementes próxima (banco de sementes ou dispersão) a floresta pode restabelecer sua densidade de árvores em menos de 20 anos, discordando da visão geral que florestas secundárias apresentam baixa abundância de árvores acima de 10 cm de dap (BROWN; LUGO, 1990).

A elevada abundância de *J. princeps* não é um artifício de sua presença anteriormente ao corte na área, pois o número de árvores de *J. princeps* antes do corte era de apenas 2, 4, 5, 2 e 0, respectivamente nas 5 parcelas (Tabela 2.1), que está de acordo com o esperado para a floresta madura na área (JESUS; ROLIM, 2005). *J. princeps* é uma espécie de rápido crescimento, madeira de baixa densidade, mas não forma banco de sementes (NUNES, 1996) não se enquadrando dentro das características de uma pioneira típica. Tem ciclo longo, com alguns indivíduos atingindo 80 a 100 cm de dap na floresta madura (ROLIM; COUTO, 2000; RIZZINI, 2000; JESUS; ROLIM, 2005) e também não forma banco de plântulas (NUNES, 1996).

Seus frutos são grandes e pesados, dispersos primariamente por gravidade ao redor da planta-mãe. Mas existe uma dispersão secundária que é predominantemente feita por roedores, como cutias (*Dasyprocta leporina*), que geralmente acabam esquecendo algumas sementes enterradas (SMYTHE, 1989; VIEIRA et al., 2003) e contribuem para o estabelecimento de novos indivíduos. *J. princeps* frutifica ao longo de quase todo o ano na Reserva, mas com picos durante os meses de dezembro a abril. A provável participação da fauna dispersora neste processo de colonização, transportando frutos para áreas abertas, o modo como estes frutos são dispersos (eles são enterrados, regurgitados, defecados, etc), é um processo que precisa ser mais bem estudado, existindo poucos trabalhos em florestas tropicais sobre este tipo de relação (TABARELLI; MANTOVANI, 1996; PIZO; SIMÃO, 2001; TERBORGH et al., 2002; LEVEY et al., 2002; CASTRO; GALETTI, 2004).

### 2.4.2 Ciclo das espécies

A mesma espécie pode chegar em diferentes épocas em parcelas diferentes (Tabela 2.4), demonstrando que o processo de dispersão têm importância na história de cada parcela. Pelos ciclos das espécies analisados nas 5 parcelas não existe evidência direta de uma substituição ordenada e obrigatória de espécies pioneiras por secundárias e climáticas, como revisto por Drury; Nisbet (1973), ou seja, não existem comunidades discretas se alternando nos primeiros 22 anos de sucessão. Além disso, os resultados mostram que embora algumas espécies pioneiras desapareçam do processo sucessional nos primeiros anos, outras se mantêm por cerca de 10 a 20 e outras podem se manter por mais de 30 anos de sucessão, que são as pioneiras de ciclo-longo (WEBB et al., 1972; SWAINE; HALL, 1983; GUARIGUATA 1990).

Quando se observa a abundância em função do tempo de uma mesma espécie pioneira em várias parcelas, ocorrem padrões congruentes de variação na abundância. Isso leva a crer que mesmo com a existência de um processo competitivo as espécies pioneiras parecem cumprir seu ciclo de vida antes de desaparecer das parcelas (SWAINE; HALL, 1983; FINEGAN, 1984; SUGDEN et al., 1985). Como mostrado na Figura 2.3, o ingresso na classe mínima de dap das três principais espécies pioneiras (*Joannesia princeps*, *Vernonia difusa* e *Cecropia gratiovi*) durante o processo sucessional diminuiu em função do tempo e isto pode ser atribuído à diminuição de luz no ambiente, devido ao crescimento dos próprios indivíduos destas espécies, como de outras. Dessa maneira, não encontrando espaço para regeneração, elas diminuem sua participação no processo sucessional.

Entretanto, a Figura 2.3 também mostra um novo aumento no ingresso das três principais espécies pioneiras, entre 19 e 20 anos. Nestes anos, provavelmente ocorreu uma resposta a um evento de seca severa, associada com o El Niño de 1998, que ocorre naturalmente na região e resulta em alta mortalidade de árvores (ROLIM et al., 2005), propiciando novos recrutamentos pela abertura de clareiras que fornecem novos espaços para estabelecimento de espécies da regeneração avançada (veja Capítulo 3). Essa mudança na disponibilidade de luz durante o início do processo sucessional evidencia que não é só a composição inicial que tem efeito para determinação da estrutura da futura floresta, mas os distúrbios aleatórios, mesmo no início do processo também contribuem para tal (ver detalhes em 3.4.6).

Embora esta seca tenha afetado a comunidade como um todo, ela deve ter efeitos diferenciados ao nível de populações, com algumas sendo mais sensíveis que outras. Por exemplo, dos 594 indivíduos de *J. princeps* que ingressaram nas parcelas em 1986 (Tabela 2.2), apenas 15,5% morreram até 2002, indicando que a população se mantém por longevidade e não por contínua substituição de indivíduos. Além disso, a população desta espécie foi relativamente estável em relação ao período seco de 1998 (S.G. Rolim, dados não publicados).

Para as pioneiras os resultados permitem distinguir a ocorrência de três tipos de ciclos:

a) **Pioneiras de ciclo médio a longo:** espécies que mantêm sua abundância além dos 20 anos. Para este grupo podem ser citadas as espécies *Joannesia princeps*, *Senna multijuga* e *Guazuma crinita* (Figuras 2.5, 2.11 e 2.13, respectivamente);

b) **Pioneiras de ciclo curto:** espécies que pela distribuição apresentada já começam a desaparecer das parcelas entre 10 e 20 anos. Para este grupo podem ser citadas as espécies, *Vernonia diffusa*, *Cecropia graziovi* e *Aegiphila sellowiana* (Figuras 2.6, 2.7 e 2.14, respectivamente);

c) **Pioneiras de ciclo muito curto:** espécies que desaparecem com menos de 10 anos. O único exemplo é *Trema micrantha*, que ocorreu em 3 parcelas até os 6 anos e depois desapareceu.

Pode ser notado nas Figuras 2.6, 2.7 e 2.14 que *Cecropia*, *Vernonia* e *Aegiphila* já vinham num declínio populacional, então, embora possam ter sido afetadas pelo período seco, provavelmente já estavam no final do seu ciclo. Já a população de *Inga thibaudiana* (Figura 2.9) pode ter diminuído sua população apenas em função de ter sido mais sensível ao período seco que ocorreu em 1998. Outras espécies também parecem indiferentes ao evento de seca (Figura 2.11 e 2.23) e outras podem inclusive aumentar sua população, como resposta à mudança no regime de luz e pelo fato de terem regeneração avançada, como foi o caso de *Joannesia*, *Cecropia* e *Vernonia* (Figura 2.3). A importância da luz nos processos de crescimento de plântulas nos estágios iniciais de sucessão tem sido relatada em vários estudos (DENSLOW et al., 1990; GANADE; BROWN, 2002), sendo provavelmente mais importante que disponibilidade de nutrientes, como P e K (GANADE; BROWN, 2002), embora Brokaw; Busing (2000) mostrem não haver evidências de que a luz seja mais importante que fatores de oportunidade.

Analisar esta dinâmica populacional, espécie por espécie foge dos testes de hipóteses previstos neste trabalho. Mas apenas esta análise mais detalhada pode esclarecer sobre os ciclos da maioria das espécies, principalmente pelo fato que muitos indivíduos que são recrutados após estes distúrbios podem ser das mesmas espécies que perderam seus indivíduos durante o distúrbio, mascarando a análise gráfica (S.G. Rolim, dados não publicados).

### 2.4.3 Riqueza de espécies

A elevada abundância de *J. princeps* e sua constância em 22 anos de sucessão (Figura 2.5) não interferiu no aumento significativo da riqueza de espécies dos 6 aos 22 anos (Figura 2.27). A riqueza média de espécies por parcela aos 22 anos (47 espécies) ainda está longe do esperado para uma parcela de 0,5 ha de floresta madura em Linhares que seria de aproximadamente 110 espécies (ROLIM et al., 2001), denotando que a riqueza de espécies com dap acima de 10 cm se recupera lentamente após corte raso (43% em 22 anos).

Embora o aumento na riqueza seja reconhecidamente não linear, o modelo linear simples se ajusta bem para os primeiros anos de sucessão, prevendo que o tempo necessário para a riqueza chegar a 110 espécies por parcela seria de aproximadamente 56 anos, embora a composição não seja necessariamente equivalente ao existente anteriormente ao corte (SIMBERLOFF, 1978). Esse tempo varia entre parcelas sendo de 76 anos na parcela 1, 40 anos na parcela 2, 59 anos na parcela 3, 79 anos na parcela 4 e 50 anos na parcela 5. Entretanto em algum ponto ao longo da sucessão a curva de riqueza tende a se estabilizar e um modelo não linear seria mais real a partir desta estabilização. Uma análise de cronosequência feita por Rizzini (2000) para uma área próxima a deste estudo e que também sofreu corte raso estima a restauração da riqueza em cerca de 50 anos. Também através de análises de cronosequências Tabarelli; Mantovani (1999) estimam que após corte e queima a floresta atlântica montana pode restaurar a riqueza em 40 anos, enquanto Guariguata; Dupuy (1997) em áreas intensamente perturbadas por arraste de toras estimam que seriam necessários mais de 80 anos. Entretanto áreas intensamente perturbadas por ciclos de queima e agricultura, como aquelas estudadas na Amazônia, podem levar muito mais tempo para serem recompostas (UHL et al., 1982).

O aparente declínio no ingresso de novas espécies até o ano de 1997 (Figura 2.26) foi rompido pelo El Niño de 1998 (ROLIM et al., 2005) que propiciou a abertura de novas clareiras pela elevada mortalidade relativa (22% contra uma média de 7% nos anos não secos) que causou neste período. Os próximos anos serão interessantes para mostrar como se comporta a curva de ingresso de novas espécies. Mas, mesmo com o contínuo ingresso de espécies nas parcelas (Figura 2.26), conseqüentemente aumentando a riqueza, não ocorre aumento na similaridade entre parcelas, ou seja, embora novas espécies possam ser comuns a duas parcelas quaisquer, o número de espécies exclusivas de uma ou outra também aumenta, mantendo a heterogeneidade florística entre elas ao longo do tempo de sucessão, caracterizando a formação de um mosaico. Isto também é uma interpretação de que não são as mesmas espécies que colonizaram a área após corte raso e a presença nos estágios iniciais da sucessão estaria associada à ocorrência na mata vizinha, na disponibilidade no banco de sementes, de estar dispersando sementes na época do distúrbio (neste caso o corte raso), da capacidade de rebrota, da velocidade de crescimento, ou ainda, de alcançar o sítio nos primeiros anos de sucessão.

#### 2.4.4 Espécies indicadoras da sucessão

Apesar das evidências anteriores contra sucessão obrigatória, é necessário saber se existe alguma espécie indicadora da sucessão. A baixa porcentagem de espécies que estatisticamente diferem do esperado numa simulação aleatória do processo sucessional enfatiza que as espécies podem conviver juntas durante o início do processo sucessional, não havendo uma regra forte o suficiente para determinar que as espécies são exclusivas de uma determinada idade sucessional. *Trema* é uma espécie indicadora generalista, característica atribuída a espécies pioneiras, enquanto as outras espécies são indicadoras especialistas, característica de espécies secundárias (DUFRÊNE; LEGENDRE, 1997). Mas, mesmo para estas poucas espécies consideradas indicadoras, precisamos interpretar o resultado considerando o ciclo da espécie. Por exemplo, *Trema* foi indicadora devido ao seu ciclo curto e não pela alta densidade de indivíduos. *Joannesia* não foi indicadora devido ao seu ciclo longo, embora apresente alta densidade desde o início da sucessão. Numa idade mais avançada da sucessão, quando *J. princeps* diminuir drasticamente sua abundância, ela deverá apresentar um valor indicador significativo.

As outras 7 espécies consideradas indicadoras têm provavelmente uma grande influência da época da dispersão, ou seja, quando as sementes conseguiram se estabelecer nas parcelas. Isso seria uma explicação mais plausível do que dizer que elas só aparecem, obrigatoriamente, após os 19 ou 22 anos de sucessão. Na verdade o método IndVal, em nosso caso, serve muito mais como um teste para rejeitar espécies indicadoras, mostrando a heterogeneidade da colonização, mesmo entre pioneiras, do que para confirmar a existência delas.

#### **2.4.5 Trajetória da sucessão secundária**

Não existem duas parcelas com mesmo padrão de colonização de espécies ao longo dos 22 anos de sucessão, ou seja, cada parcela tem uma história diferente de colonização. A importância do sítio e do tempo como gradientes na sucessão tem sido mostrada em outros estudos (AUSTIN, 1977; ENGLE et al., 2000; del MORAL, 1999; SARMIENTO et al., 2003). Pode ser observado que as idades de 6 anos em cada parcela estão bastante afastadas no espaço, sendo que esta ausência de sobreposição entre idades no início da colonização é um forte indício de que existe uma distinção nas espécies que se estabeleceram em cada parcela, provavelmente devido à diferença na vegetação anterior ou então ao redor de cada parcela cortada. O fato das espécies que se estabeleceram serem diferentes entre as parcelas e que as novas espécies que se estabeleceram posteriormente também são diferentes leva a uma trajetória divergente na sucessão, como encontrado em vários estudos, em diferentes ecossistemas, desde dunas (OLSON, 1958), florestas tropicais (WEBB et al., 1972; MYSTER; WALKER, 1997) e outros (WALKER, 1970; DRURY; NISBET, 1973; McCUNE; ALLEN, 1985; SAMUELS; DRAKE, 1997).

Mesmo considerando que as 5 parcelas sofreram o mesmo distúrbio (corte raso) e situam-se em áreas fisiograficamente semelhantes (por exemplo, solo, topografia e microclima), a tendência dessa divergência é aumentar com o tempo, devido a processos locais que caracterizaram cada uma das parcelas, como a dinâmica de clareiras. Isso levará à formação do mosaico, onde cada uma terá suas características vegetacionais próprias (RODRIGUES, 1999).

Embora o eixo 2 seja geralmente mais correlacionado com o tempo de sucessão, a alta correlação da idade com mais de um eixo do DCA é devida à característica de divergência do processo. As parcelas não caminham apenas num único plano, mas cada uma delas pode assumir

qualquer direção em qualquer tempo num espaço ordenado. Chase (2003) sugere que múltiplos estados de equilíbrio e sítios com composição dissimilar serão alcançados em sistemas com grande conjunto de espécies regionais, baixa taxa de dispersão (muitas espécies limitadas por dispersão), alta produtividade e baixa taxa de distúrbios naturais. Todos estes fatores, inclusive limitação da dispersão (veja Capítulo 3), são característicos da RNVRD (Rolim et al., 2001; 2005; Jesus; Rolim, 2005). Assim, considerando-se a análise até os 22 anos, a convergência para um ponto comum no futuro (CLEMENTS, 1916) não pode ser considerada uma característica universal da sucessão (MATTHEWS, 1979).

Ao contrário, a hipótese de divergência é muito mais adequada como característica universal pelo simples fato que um dos múltiplos caminhos possíveis durante a sucessão, pode ser o de convergência, ou seja, a divergência não descarta a convergência, embora esta última seja restrita a situações mais específicas, contrárias àquelas previstas por Chase (2003).

#### **2.4.6 Modelo sucessional**

Refutar os modelos existentes em prol de apenas um é no mínimo questionável em estudos sucessionais. Vários estudos têm colocado que os modelos de sucessão não são mutuamente exclusivos (McCOOK, 1994; GANADE; BROWN, 2002) e vários são os trabalhos que apontam para um ou outro modelo como o mais indicado para explicar um determinado padrão (ou mesmo a própria ausência de padrão). Aqui um fator limitante na discussão dos modelos é que não está considerado o período anterior a 6 anos de sucessão e que o tempo de sucessão (22 anos) é relativamente curto. Portanto, este não é um teste definitivo para rejeição dos mesmos.

Embora a alta densidade de pioneiras seja uma característica marcante neste estudo de sucessão, a maioria das espécies, pioneiras ou não, parece ter um comportamento relacionado a eventos aleatórios como previsto no modelo geral de Lawton (1987). Para os 22 anos de estudo do processo sucessional após corte raso na floresta atlântica, não existem associações discretas de plantas se alternando na dominância da comunidade, nem existe uma espécie dominante impedindo outras espécies de se estabelecer.

Existe, no entanto, um grupo de modelos sucessionais que enfatiza o papel das espécies que chegam primeiro na área que são: composição florística inicial (EGLER, 1954), hierarquia competitiva (HORN, 1976) e tolerância (CONNELL; SLATYER, 1977). Não existem diferenças suficientes para separar estes modelos (MILES, 1987) e neles pode ser assumido que várias espécies podem colonizar a área ao mesmo tempo ou nos primeiros anos de sucessão ou já estão presentes na hora do distúrbio no banco de sementes, como rizomas, plântulas ou arvoretas. É um modelo aplicável aos resultados aqui encontrados, visto que as espécies pioneiras e muitas não pioneiras podem se estabelecer juntamente. Não deve ser descartado o papel da luz como filtro inicial de colonização, mas outros fatores podem determinar o sucesso no estabelecimento, como a capacidade de dispersão, a velocidade de crescimento de cada espécie e a ocorrência de distúrbios. As que cumprem seu ciclo podem ceder lugar quando não encontram ambiente adequado de regeneração ou então, antes de cumprir o ciclo, os indivíduos podem ser removidos por distúrbios.

Pode-se então assumir, baseado em Wootton (2002), que a troca de espécies na comunidade pode ser dividida em dois processos fundamentais: a conquista da dominância e a perda da dominância. A conquista da dominância depende de dois processos, a colonização (densidade de plantas ao redor da área perturbada, inclusive no banco de sementes, habilidade de dispersão da espécie e tempo de chegada no sítio) e interação (interação com espécies pré-estabelecidas e o ambiente abiótico). A perda da dominância se dá por mortalidade devida a senescência, distúrbio físico (ventos, secas, fogo), competição e consumidores (doenças, parasitas, predadores, herbivoria).

Isso se aproxima bastante do modelo geral de sucessão descrito por Gómez-Pompa; Vazquez-Yanes (1981) numa floresta mexicana e por Finegan (1996) para florestas neotropicais, com espécies diferindo devido a sua taxa de crescimento, tolerância à sombra, habilidade competitiva e longevidade, com a maioria das quais colonizando após o abandono da área.

Entretanto, os dados aqui apresentados mostram que o modelo geral de sucessão nos neotrópicos precisa ser reavaliado. Primeiro que neste trabalho não pode ser assumido que as espécies pioneiras de vida longa aparecem sob o dossel de espécies pioneiras de vida curta e só dominarão a comunidade após 30 anos do processo sucessional. Ao contrário, a espécie *J.*

*princeps*, uma pioneira de vida longa, é dominante desde os primeiros anos de sucessão, não se ajustando ao modelo geral descrito em Finegan (1996).

Segundo, a ocorrência de distúrbios desde o início da sucessão e o fato da imigração de espécies para a área continuar ocorrendo indica que a composição num estágio mais maduro não é resultado apenas da composição inicial. A composição florística inicial (até os 6 ou 9 anos) é marcadamente dominada pela abundância de espécies pioneiras que, independente do ciclo curto ou longo, serão componentes de menor importância na estrutura da floresta madura. A Figura 2.26 mostra um grande número de espécies ingressando no diâmetro mínimo, após um período inicial de declínio de colonização, em resposta a um distúrbio mais recente que foi o El Niño de 1998.

Embora não seja o caso neste trabalho, em algumas situações uma mudança como esta também pode refletir um conjunto de espécies de crescimento mais lento, ou com tempo de chegada atrasado em relação àquelas que chegaram inicialmente. Então, não se pode assumir que a composição florística futura será dependente apenas da colonização inicial e, no caso aqui estudado, deve ser considerado que mais importante do que a chegada nos primeiros 6 anos deste estudo é a contínua chegada de espécies não pioneiras ao longo de todo o período de 22 anos e o papel contínuo dos distúrbios neste processo. Estas espécies compõem um estoque de regeneração que será a base da formação da estrutura da floresta, reguladas pela distribuição temporal de nichos (veja Capítulo 3, item 3.4.5).

## **2.5 Conclusões**

Embora uma espécie pioneira domine a sucessão ao longo dos 22 anos após corte raso, existe uma alta heterogeneidade de colonização, que leva a uma divergência da composição, pelo menos para os primeiros 22 anos de sucessão. Mesmo com um predomínio de pioneiras na colonização inicial (a partir dos 6 anos), algumas espécies não pioneiras podem colonizar juntas. Não existem espécies indicadoras de comunidades discretas se alternado ao longo do tempo, nem existe uma obrigatoriedade de substituição de espécies, mas as espécies se misturam gradualmente ao longo da sucessão, sem a necessidade de eliminação de pioneiras para colonização das não pioneiras. Logo nos primeiros anos de sucessão, não são as espécies presentes anteriormente ao corte, nem as predominantes na floresta do entorno que dominam a

sucessão, nem existe uma inibição de colonização de outras espécies pela espécie dominante da sucessão (*Joannesia princeps* Vell.). Os modelos sucessionais que enfatizam o papel das espécies que chegam primeiro são mais adequados que modelos de inibição ou substituição de espécies, embora o papel da luz também seja importante como filtro inicial de colonização. Entretanto tais modelos precisam ser reavaliados, pois a estrutura da futura floresta não é determinada apenas por estas espécies, já que também foi mostrada a importância dos distúrbios e da contínua chegada de novas espécies ao longo da sucessão.

## Referências

- ARÉVALO, J.R., DECOSTER, J.M., McALISTER, S.D.; PALMER, M.W. Changes in two Minnesota forests during fourteen years following catastrophic windthrow. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.11, p.833-840, 2000.
- AUSTIN, M.P. Use of ordination and other multivariate descriptive methods to study succession. **Vegetatio**, Dordrecht, v.35, p.165–175, 1977.
- AWETO, A.O. Secondary succession and soil fertility restoration in south-western Nigeria. I. Succession. **Journal of Ecology**, Oxford, v.69, p.601-607, 1981.
- BAIDER, C.; TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. O banco de sementes de um trecho de floresta atlântica montana (São Paulo, Brasil). **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v.59, n.2, p.319-328, 1999.
- BARBOSA, L.M. Considerações gerais sobre modelos de recuperação de formações ciliares. In: RODRIGUES, R.R.; LEITÃO FILHO, H.F. (Ed.). **Matas ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo: Edusp, 2000. p.289-312.
- BARBOSA, J.M.; BARBOSA, L.M.; SILVA, T.S.; GATUZZO, E.H.; FREIRE, R.M. Capacidade de estabelecimento de indivíduos de espécies da sucessão secundária a partir de sementes em sub-bosque de uma mata ciliar degradada do Rio Mogi-Guaçu/SP. In: SIMPÓSIO NACIONAL SOBRE RECUPERAÇÃO DE ÁREAS DEGRADADAS, 1, 1992. Curitiba. **Anais...** Curitiba, FUPEF, 1992. p.400-406.
- BEAUGRAND G.; IBANEZ, F.; LINDLEY, J.A. An overview of statistical methods applied to CPR data. **Progress in Oceanography**, Pergamon, v.58, p.235-262, 2003.
- BROKAW, N.V.L.; BUSING, R.T. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.15, n.5, p.183-188, 2000.
- BROWN, S.; LUGO, A. Tropical Secondary Forests. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.6, p.1-32, 1990.
- CAMARGO, J.L.P.; FERRAZ, I.D.K.; IMAKAWA, A.M. Rehabilitation of degraded areas of Central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. **Restoration Ecology**, Oxford, v.10, n.4, p.636–644, 2002.
- CAO, Y.; LARSEN, D.P.; THORNE, R. St-J. Rare species in multivariate analysis for bioassessment: some considerations. **Journal of North American Benthological Society**, Lawrence, v.20, p.144-153, 2001.
- CASTRO, E.R.; GALETTI, M. Frugivoria e dispersão de sementes pelo lagarto teiú *Tupinambis merianae* (Reptilia: Teiidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v.44, n.6, p.91-97, 2004.
- CHASE, J.M. Community assembly: when should history matter? **Oecologia**, Berlin, v.136, p.489–498, 2003.
- CHESSON, P.L.; WARNER, R.R. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. **The American Naturalist**, Chicago, v.117, p.923-43, 1981.

- CHINEA, J.D. Tropical forest succession on abandoned farms in the Humacao Municipality of eastern Puerto Rico. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.167, p.195–207, 2002.
- CHRISTENSEN, N.L.; PEET, R.K. Convergence during secondary forest succession. **Journal of Ecology**, Oxford, v.72, p.25-36, 1984.
- CHYTRÝ, M.; TICHÝ, L.; HOLT, J.; BOTTA-DUKÁT, Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.13, p.79-90, 2002.
- CLAYTON, W.D. Secondary vegetation and the transition to savanna near Ibadan, Nigeria. **Journal of Ecology**, Oxford, v.46, p.217-37, 1958.
- CLEMENTS, F.E. **Plant Succession**. Carnegie Institute of Washington Publication 242, 1916. 512p.
- CONNELL, J.H.; SLATYER, R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, Chicago, v.111, p.1119-1144, 1977.
- COOPER, W.S. The fundamentals of vegetation change. **Ecology**, Brooklyn, v.7, p.391–413, 1926.
- COWLES, H.C. The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. **Botanical Gazette**, Chicago, v.27, p.95-117, p.167-202, p.281-308, p.361-391, 1899.
- COWLES, H.C. The causes of vegetative cycles. **Botanical Gazette**, Chicago, v.51, p.161–183, 1911.
- DALLING, J. W.; SWAINE, M. D.; GARWOOD, N. C. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. **Ecology**, Brooklyn, 79, p.564-578, 1998.
- DANIEL, O.; JANKAUSKIS, J. Avaliação da metodologia para o estoque de sementes do solo em floresta de terra firme na Amazônia brasileira. **Revista IPEF**, Piracicaba, v.41/42, p.18-36, 1989.
- DEL MORAL, R. Early succession on lahars spawned by Mount St. Helens. **American Journal of Botany**, New York, v.85, p.820-828, 1998.
- DEL MORAL, R. Succession and local species turnover on Mount St. Helens, Washington. **Acta Phytogeographica Sueca**, Uppsala, v.85, p.51-60, 1999.
- DENSLOW, J.S.; GUZMAN, S.G. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.11, p.201-212, 2000.
- DENSLOW, J.S.; SCHULTZ, J.C.; VITOUSEK, P.M.; STRAIN, B.R. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. **Ecology**, Brooklyn, v.71, p.165-179, 1990.
- DRAKE, J.A. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.5, p.159-164, 1990.
- DRURY, W.H.; NISBET, I.C.T. Succession. **Journal Arnold Arboretum**, Harvard, v.54, p.331-368, 1973.
- DUFRENE, M.; LEGENDRE, P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs**, Durham, v.67, p.345-366, 1997.

- EGLER, F.E. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition-a factor in old-field vegetation development. **Vegetatio**, Dordrecht, v.4, p.412-417, 1954.
- ENGLE, D.M.; PALMER, M.W.; CROCKETT, J.S.; MITCHELL, R.L.; STEVENS, R. Influence of late season fire on early successional vegetation of an Oklahoma prairie. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.11, p.135-144, 2000.
- EWEL, J. Tropical succession: manifold routes to maturity. **Biotropica**, Lawrence, v.12, p.2-7, 1980.
- FASTIE, C.L. Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. **Ecology**, Brooklyn, v.76, p.1899-1916, 1995.
- FINEGAN, B. Forest succession. **Nature**, London, v.312, p.109-114, 1984.
- FINEGAN, B. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.11, p.119-124, 1996.
- FOSTER, B.L.; TILMAN, D. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. **Plant Ecology**, Dordrecht, v.146, p.1-10, 2000.
- GANADE, G.; BROWN, V.K. Succession in old pastures of central Amazonia: Role of soil fertility and plant litter. **Ecology**, Brooklyn, v.83, p.743-754, 2002.
- GANDOLFI, S. **História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil)**. 2000. 520p. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade Estadual de Campinas. Campinas, 2000.
- GANDOLFI, S.; LEITÃO FILHO, H.F.; BEZERRA, C.L. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta mesófila semidecídua no Município de Guarulhos, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v.55, p.753-767, 1995.
- GARWOOD, N.C. Tropical soil seed banks: a review. In: LECK, M.A.; PARKER, V.T.; SIMPSON, R.L. (Ed.). **Ecology of soil seed banks**. San Diego: Academic Press, 1989. p.149-209.
- GAUCH, H.G. **Multivariate analysis in community ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.
- GLEASON, H.A. The structure and development of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, New York, v.43, p.463-481, 1917.
- GLEASON, H.A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botany Club**, New York, v.53, p.1-20, 1926.
- GÓMEZ-POMPA, A.G.; VÁZQUEZ-YANES, C.N. Successional studies of a rain forest in Mexico. In: WEST, D.C.; SCHUGART, H.H.; BOTKIN, D.B. (Ed.). **Forest concepts and application**. New York: Springer-Verlag, 1981. p.247-266.
- GRAU, H.R.; ARTURI, M.F.; BROWN, A.D.; ACEÑOLAZA, P.G. Floristic and structural changes along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.95, p.161-171, 1997.

- GREIG-SMITH, P. Pattern in vegetation. **Journal of Ecology**, Oxford, v.67, p.755-779, 1979.
- GUARIGUATA, M.R. Landslide disturbance and forest regeneration in the upper Luquillo mountains of Puerto Rico. **Journal of Ecology**, Oxford, v.78, p.814-832, 1990.
- GUARIGUATA, M.R.; DUPUY, J.M. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. **Biotropica**, Lawrence, v.29, p.15-28, 1997.
- HALL, J.B.; SWAINE, M.D. Seed stocks in Ghanaian forests soils. **Biotropica**, Lawrence, v.12, p.256-263, 1980.
- HALPERN, C.B. Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. **Ecology**, Brooklyn, v.69, p.1703-1715, 1988.
- HARTSHORN, G.S. Treefalls and tropical forest dynamics. In: TOMLINSON, P.B.; ZIMMERMAN, M.H. (Ed.). **Tropical trees as living systems**. Cambridge University Press, 1978. p.617-638.
- HILL, M.O.; GAUCH, H.G. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. **Vegetatio**, Dordrecht, v.42, p.47-58, 1980.
- HIURA, T. Stochasticity of species assemblage of canopy trees and understorey plants in a temperate secondary forest created by major disturbances. **Ecological Research**, Tokyo, v.16, p.887-893, 2001.
- HOLL, K.D. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. **Biotropica**, Lawrence, v.31, n.2, p.229-242, 1999.
- HOOPER, E.R.; LEGENDRE, P.; CONDIT, R. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. **Ecology**, Brooklyn, v.85, p.3313-3326, 2004.
- HORN, H.S. The ecology of secondary succession. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.5, p.25-37, 1974.
- HORN, H.S. Forest Succession. **Scientific American**, New York, v.232, p.90-98, 1975a.
- HORN, H.S. Markovian properties of forest succession. In: CODY, M.L.; DIAMOND, J.M. (Ed.). **Ecology and Evolution of Communities**. Cambridge: Harvard University Press, 1975b. p.196-211.
- HORN, H.S. Succession. In: MAY, R. (Ed.) **Theoretical ecology: principles and applications**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1976. p.187-204.
- HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Biology, chance, and history and structure of tropical rainforest tree communities. In: DIAMOND J.; CASE, T. (Ed.). **Community ecology**. New York: Harper and Row, 1986, p.314-30.
- HURTT, G.C.; PACALA, S.W. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history, and competitive differences between plants. **Journal of Theoretical Biology**, London, v.176, p.1-12, 1995.
- INOUYE, R.S.; TILMAN, D. Convergence and divergence of oldfield plant communities along experimental nitrogen gradients. **Ecology**, Brooklyn, v.69, p.995-1004, 1988.

INOUYE, R.S.; TILMAN, D. Convergence and divergence of old-field vegetation after 11 years of nitrogen addition. **Ecology**, Brooklyn, v.76, p.1872-1887, 1995.

JESUS, R.M. Revegetação: da teoria à prática: técnicas de Implantação. In: SIMPÓSIO NACIONAL SOBRE RECUPERAÇÃO DE ÁREAS DEGRADADAS, 2, 1994, Foz do Iguaçu. **Anais...** Foz do Iguaçu: FUPEF, 1994, p.123-134.

JESUS, R.M. **Manejo florestal: impactos da exploração na estrutura da floresta e sua sustentabilidade econômica**. 2001. 244p. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade de Campinas. Campinas, 2001.

JESUS, R.M.; ROLIM, S.G. Fitossociologia da floresta atlântica de tabuleiro. **Boletim Técnico SIF**, Viçosa, v.19, p.1-150, 2005.

JOLY, C.A.; SPIGOLON, J.R.; LIEBERG, S.A.; SALIS, S.M. de; AIDAR, M.P.M.; METZGER, J.P.W.; ZICKEL, C.S.; LOBO, P.C.; SHIMABUKURO, M.T.; MARQUES, M.C.M.; SALINO, A. Projeto Jacaré-Pepira: desenvolvimento de um modelo de recomposição da mata ciliar com base na florística regional. In: RODRIGUES, R.R.; LEITÃO FILHO, H.F. (Ed.). **Matas ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo: Edusp, 2000. p.271-287.

KAGEYAMA, P. Y; GANDARA, F. Recuperação de áreas ciliares. In: RODRIGUES, R.R.; LEITÃO FILHO, H.F. (Ed.). **Matas ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo: Edusp, 2000. p.249-269.

KAHMEN, S.; POSCHLOD, P.; SCHREIBER, K.F. Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. **Biological Conservation**, London, v.104, p.319-328, 2002.

KENNARD, D.K. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.18, p.53-66, 2002.

LAWTON, J.H. Are there assembly rules for successional communities? In: GRAY, A.J.; CRAWLEY, M.J.; EDWARDS, P.J. (Ed.). **Colonization, succession and stability**. Oxford: Blackwell Scientific, 1987. p.225-245.

LEVEY, D.J.; SILVA, W.R.; GALETTI, M. (Ed.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. Wallingford: CAB International Publishing, 2002. 511p.

LEWONTIN, R.C. The meaning of stability. In: Diversity and stability in ecological systems. **Brookhaven Symposia in Biology Number**, New York, n.22, p.13-24, 1969.

MACEDO, A.C. **Revegetação: matas ciliares e de proteção**. São Paulo: Fundação Florestal, 1993. 27 p.

MANTOVANI, W. **Estrutura e dinâmica da floresta atlântica na Juréia (SP)**. 1993. Tese (Livre Docência), Universidade de São Paulo. São Paulo, 1993.

MANTOVANI, W.; RODRIGUES, R.R., ROSSI, L.; ROMANIUC-NETO, S.; CATHARINO, E.L.M.; CORDEIRO, I. A vegetação na Serra do Mar em Salesópolis (SP). In: SIMPÓSIO SOBRE ECOSISTEMAS DA COSTA SUL E SUDESTE BRASILEIRA. 2, 1990, São Paulo. **Anais...** São Paulo: Academia de Ciências do Estado de São Paulo, 1990. p.348-384.

- MARGALEF, R. On certain unifying principles in ecology. **The American Naturalist**, Chicago, v.97, p.357, 1963.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneracion natural de las selvas altas perenifolias. In: GÓMEZ-POMPA, A.; DEL AMO, S.R. (Ed.). **Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas en Vera Cruz, México**. Alhambra Mexicana: INIRB, v.2, 1985. p.191-240.
- MARTINS, S.V.; RODRIGUES, R.R. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. **Plant Ecology**, Dordrecht, v.163, p.51-62, 2002.
- MATTHEWS, J.A. A study of the variability of some successional and climax plant assemblage types using multiple discriminant analysis. **Journal of Ecology**, Oxford, v.67, p.255-271, 1979.
- MAY, R. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. **Nature**, London, v.269, p.471-477, 1977.
- McALISTER, S.D.; PALMER, M.W.; DECOSTER, J.K.; AREVALO, J.R. Species composition on tipup mounds and pits created by catastrophic windthrow in a Minnesota forest. In: IAVS SYMPOSIUM, Uppsala, 2000, Proceedings, Uppsala, 2000. p.104-107.
- McCOOK, L.J. Understanding ecological community succession causal models and theories: a review. **Vegetatio**, Dordrecht, v.110, p.115-147, 1994.
- McCUNE, B.; ALLEN, T.F.H. Will similar forests develop on similar sites? **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v.63, p.367-376, 1985.
- McCUNE, B.; MEFFORD, M.J. **PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data**. v.4.0 for DOS. MjMSoftware Design, Oregon, 1999.
- McGEOCH, M.A.; CHOWN, S.L. Scaling up the value of bioindicators. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.13, p.47-48, 1998.
- MESQUITA, R.C.G.; ICKES, K.; GANADE, G.; WILLIAMSON, G.B. Alternative successional pathways following deforestation in the Amazon Basin. **Journal of Ecology**, Oxford, v.89, p.528-537, 2001.
- MILES, J. Vegetation succession: past and present perceptions. In: GRAY, A.J.; CRAWLEY, M.J.; EDWARDS, P.J. (Ed.). **Colonization, succession and stability**. Oxford: Blackwell Scientific, 1987. p.1-29.
- MOOLA, F.M.; VASSEUR, L. Recovery of late-seral vascular plants in a chronosequence of post-clearcut forest stands in coastal Nova Scotia, Canada. **Plant Ecology**, Dordrecht, v.172, p.183-197, 2004.
- MYSTER, R.W.; PICKETT, S.T.A. Initial conditions, history and successional pathways in ten contrasting old fields. **American Midland Naturalist**, Notre Dame, v.124, p.101-109, 1990.
- MYSTER, R.W.; WALKER, L.R. Plant successional pathways on Puerto Rican landslides. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.13, p.165-173, 1997.
- NICOLSON, M.; McINTOSH, R.P. H.A. Gleason and the individualistic hypothesis revisited. **Bulletin of the Ecological Society of America**, New York, v.83, p.133-142, 2002.

- NOGUEIRA, J.C.B. Reflorestamento heterogêneo com essências indígenas. **Boletim Técnico do Instituto Florestal**, São Paulo, v.24, p.1-71, 1977.
- NUNES, M.F.S.Q.C. **Estudo do potencial de regeneração das espécies de uma floresta tropical de tabuleiros – Linhares, ES**. 1996. 212p. Tese (Doutorado em Biologia) Universidade Federal de São Carlos. São Carlos, 1996.
- OKSANEN, J.; MINCHIN, P.R. Instability of ordination results under changes in input data order: explanations and remedies. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.8, p.447-454, 1997.
- OLSON, J.S. Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. **Botanical Gazette**, Chicago, v.119, p.125-170, 1958.
- PACIOREK, C.J.; CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. The demographics of resprouting in tree and shrub species of a moist tropical forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v.88, p.765-777, 2000.
- PALMER, M.W. **Ordination methods for ecologists**. Disponível em <http://www.okstate.edu/artsci/botany/ordinate/>. Acessado em 14 de Janeiro de 2005.
- PALMER, M.W.; McALISTER, S.D.; AREVALO, J.A.; DECOSTER, J.K. Changes in the understory during 14 years following catastrophic windthrow in two Minnesota forests. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.11, p.841-854, 2000.
- PARROTTA, J.A.; KNOWLES, O.H. Restoration of tropical moist forests on bauxite-mined lands in the Brazilian Amazon. **Restoration Ecology**, Oxford, v.7, p.103-116, 1999.
- PEET, R.K. Community structure and ecosystem properties. In: GLENN-LEWIN, D.C.; PEET, R.K.; VEBLER, T.T. (Ed.). **Plant succession: theory and prediction**. London: Chapman and Hall, 1992. p.102-151.
- PEIXOTO, A.L.; SILVA, I.M.; PEREIRA, O.J.; SIMONELLI, M.; ROLIM, S.G. Tabuleiro Forests North of the Rio Doce: Their Representation in the Vale do Rio Doce Natural Reserve, Espírito Santo, Brazil. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, New York, in press, 2006.
- PEIXOTO, G.L.; MARTINS, S.V.; SILVA, A.F.; SILVA, E. Composição florística do componente arbóreo de um trecho de Floresta Atlântica na Área de Proteção Ambiental da Serra da Capoeira Grande, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v.18, p.151-160, 2004.
- PICKETT, S.T.A.; COLLINS, S.L.; ARMESTO, J.J. Models, mechanisms and pathways of succession. **Botanical Review**, New York, v.53, p.335-371, 1987.
- PIÑA-RODRIGUES, F.C.M.; LOPES, L.; BLOOMFIELD, V.K. Análise do desenvolvimento de espécies arbóreas da mata atlântica em sistema de plantio adensado para a revegetação de áreas degradadas em encosta, no entorno do Parque Estadual do Desengano (RJ). In: SIMPÓSIO NACIONAL DE RECUPERAÇÃO DE ÁREAS DEGRADADAS, 4, 1997. Ouro Preto. **Anais...** Viçosa, Sobrade: Universidade Federal de Viçosa, 1997. p.283-291.
- PIZO, M.A.; SIMÃO, I. Seed deposition patterns and the survival of seeds and seedlings of the palm *Euterpe edulis*. **Acta Oecologica**, Montreal, v.22, p.229-233, 2001.

- RIZZINI, M.C. **Diversidade funcional do estrato arbóreo como indicador do status da biodiversidade em floresta atlântica de tabuleiros (Linhares – ES)**. 2000. 315p. Tese (Doutorado em Geografia) Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, 2000.
- RODRIGUES, R.R. **Rebrota de espécies arbustivo-arbóreas quatro meses após a ocorrência de fogo, num fragmento florestal urbano, Fazenda Santa Elisa, Campinas, SP**. 1999. Tese (Livre Docência), Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo. Rio de Janeiro, 1999.
- RODRIGUES, R.R.; GANDOLFI, S. Restauração de florestas tropicais: subsídios para uma definição metodológica e indicadores de avaliação e monitoramento. In: DIAS, L.E.; MELLO, J.W.V. (Ed.). **Recuperação de áreas degradadas**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, Sociedade Brasileira de Recuperação de Áreas Degradadas, 1998. p.203-215.
- ROLIM, S.G.; COUTO, H.T.Z. Dinâmica de populações arbóreas na floresta atlântica de tabuleiro. In: SIMPÓSIO DE ECOSSISTEMAS BRASILEIROS: CONSERVAÇÃO. 5, 2000, Vitória. **Anais...** Academia de Ciências do Estado de São Paulo, 2000. p.205-220.
- ROLIM, S.G.; COUTO, H.T.Z.; JESUS, R.M. Mortalidade e recrutamento de árvores na floresta atlântica em Linhares (ES). **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v.55, p.49-69, 1999.
- ROLIM, S.G.; COUTO, H.T.Z.; JESUS, R.M. Fluctuaciones temporales en la composición florística del bosque tropical atlántico. **Biotropica**, Lawrence, v.33, n.1, p.12-22, 2001.
- ROLIM, S.G.; JESUS, R.M.; NASCIMENTO, H.E.M.; COUTO, H.T.Z.; CHAMBERS, J. Q. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the Enso effect in permanent sample plots over a 22-year period. **Oecologia**, Berlin, v.142, p.238-246, 2005.
- SALOVAARA, K.; CÁRDENAS, G.; TUOMISTO, H. Forest classification in an Amazonian rainforest landscape using pteridophytes as indicator species. **Ecography**, Lund, v.27, p.689-700, 2004.
- SAMUELS, C.L.; DRAKE, J.A. Divergent perspectives on community convergence. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.12, p.427-432, 1997.
- SARMIENTO, L.; LLAMBI, L.D.; ESCALONA, A.; MARQUEZ, N. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in a old-field succession in the high tropical Andes. **Plant Ecology**, Dordrecht, v.166, p.63-74, 2003.
- SAULEI, S.M.; SWAINE, M.D. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua-Nova Guiné. **Journal of Ecology**, Oxford, v.62, p.675-719, 1988.
- SHANKAR RAMAN, T.R.S.; RAWAT, G.S.; JOHNSINGH, A.J.T. Recovery of tropical rainforest avifauna in relation to vegetation succession following shifting cultivation in Mizoram, northeast India. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v.35, p.214-231, 1998.
- SHEIL, D.; MAY, R. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. **Journal of Ecology**, Oxford, v.84, p.91-100, 1996.
- SIMBERLOFF, D. Use of rarefaction and related methods in ecology. In: DICKSON K.L., CAIRNS J.; LIVINGSTON R.J. (Ed.). **Biological Data in Water Pollution Assessment: Quantitative and Statistical Analyses**, ASTM STP 652. Philadelphia: American Society for Testing and Materials, 1978. p.150-165.

SILVA, A.F.; OLIVEIRA, R.V.; SANTOS, N.R.L.; PAULA, A. Composição florística e grupos ecológicos das espécies de um trecho de floresta semidecídua submontana da Fazenda São Geraldo, Viçosa-MG. **Revista Árvore**, Viçosa, v.27, p.311-319, 2003.

SIQUEIRA, L.P. **Monitoramento de áreas restauradas no interior do estado de São Paulo, Brasil**. 2002. 116p. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Agroecossistemas), Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo. Piracicaba, 2002.

SLIK, J.W.F.; KEBLER, P.J.A.; WELZEN, P.C. *Macaranga* and *Mallotus* species (Euphorbiaceae) as indicators for disturbance in the mixed lowland dipterocarp forest of East Kalimantan (Indonesia). **Ecological Indicators**, Devon, v.2, p.311-324, 2003b.

SLIK, J.W.F.; POULSEN, A.D.; ASHTON, P.S.; CANNON, C.H.; EICHHORN, K.A.O.; KARTAWINATA, K.; LANNIARI, I.; NAGAMASU, H.; NAKAGAWA, M.; VAN NIEUWSTADT, M.G.L.; PAYNE, J.; PURWANINGSIH, SARIDAN, A.; SIDYASA, K.; VERBURG, R.W.; WEBB, C.O.; WILKIE, P. A floristic analysis of the lowland dipterocarp forests of Borneo. **Journal of Biogeography**, Danvers, v.30, p.1517-1531, 2003a.

SMYTHE, N. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: Evidence for dependence upon its seed dispersers. **Biotropica**, Lawrence, v.21, p.50-56, 1989.

SORREANO, M.C.M. **Avaliação de aspectos da dinâmica de florestas restauradas com diferentes idades**. 2002. 145p. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Agroecossistemas), Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo. Piracicaba, 2002.

SUGDEN, A.M.; TANNER, E.V.J.; KAPOV, V. Regeneration following clearing in a Jamaican montane forest: results of a ten-year study. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.1, p.329-351, 1985.

SUTHERLAND, J.P. Multiple stable points in natural communities. **The American Naturalist**, Chicago, v.108, p.859-873, 1974.

SWAINE, M.D.; HALL, J.B. Early succession on cleared forest land in Ghana. **Journal of Ecology**, Oxford, v.71, p.601-627, 1983.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. Remoção de sementes de *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) por animais em uma floresta de terra firme na amazonia central, Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v.56, n.4, p.755-760, 1996.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo – Brasil). **Revista Brasileira de Biologia**, Sao Carlos, v.59, n.2, p.239-250, 1999.

TABARELLI, M.; VILLANI, J.P.; MANTOVANI, W. Estudo comparativo da vegetação de dois trechos de floresta secundária no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, SP. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v.6, p.1-11, 1994.

TAUSCH, R.J.; CHARLET, D.A.; WEIXELMAN, D.A.; ZAMUDIO, D.C. Patterns of ordination and classification instability resulting from changes in input data order. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.6, p.897-902, 1995.

TAVERNA, K.; PEET, R.K.; PHILLIPS, L. Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests of the North Carolina Piedmont, USA. **Journal of Ecology**, Oxford, v.93, p.202-213, 2005.

- TERBORGH, J.; PITMAN, N.; SILMAN, M.; SCHICHTER, H.; NÚÑEZ V. Maintenance of Tree Diversity in Tropical Forests. In: LEVEY, D.J.; SILVA, W.; GALETTI, M. (Ed.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. Oxford: CAB International, Oxford University Press, 2002. p.1-17.
- THORNTON, I.W.B.; WARD, S.A.; ZANN, R.A.; NEW, T.R. Anak Krakatau - a Colonization Model within a Colonization Model? **GeoJournal**, Dordrecht, v.28, p.271-286, 1992.
- TURNER, M.G.; BAKER, W.L.; PETERSON, C.; PEET, R.K. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. **Ecosystems**, New York, v.1, p.511-523, 1998.
- UHL, C.; JORDAN, C.F. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. **Ecology**, Brooklyn, v.65, p.1476-1490, 1984.
- UHL, C.; CLARK, K.; CLARK, H.; MURPHY, P. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazonian Basin. **Journal of Ecology**, Oxford, v.69, p.631-649, 1981.
- UHL, C.; BUSCHBACHER, R.; SERRÃO, E.A.S. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. **Journal of Ecology**, Oxford, v.76, p.633-681, 1988.
- UHL, C.; JORDAN, C.; CLARK, K.; CLARK, H.; HERRERA, R. Ecosystem recovery in Amazon caatinga forest after cutting, cutting and burning and bulldozer clearing treatments. **Oikos, Copenhagen**, v.38, p.313-320, 1982.
- VAN der MAAREL, E.; NOEST, V.; PALMER, M.W. Variation in species richness on small grassland quadrats: niche structure or small-scale plant mobility? **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.6, p.741-752, 1995.
- VAN der PUTTEN, W.H.; MORTIMER, S.R.; HEDLUND, K.; VAN DIJK, C.; BROWN, V.K.; LEPS, J.; RODRIGUEZ-BARRUECO, C.; ROY, J.; DIAZ LEN, T.A.; GORMSEN, D.; KORTHALS, G.W.; LAVOREL, S.; SANTA REGINA, I.; SMILAUER, P. Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. **Oecologia**, Berlin, v.124, p.91-99, 2000.
- VANDERMEER, J.; ZAMORA, N.; YIH, K.; BOUCHER, D. Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana. **Revista de Biología Tropical**, San Jose, v.38, n.2b, p.347-359, 1990.
- VANDERMEER, J.; MALLONA, M.A.; BOUCHER, D.; YIH, K.; PERFECTO, I. Three years of ingrowth following catastrophic hurricane damage on the Caribbean coast of Nicaragua: evidence in support of the direct regeneration hypothesis. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.11, p.465-471, 1995.
- VIEIRA, E.M.; PIZO, M.A.; IZAR, A. Fruit and seed exploitation by small rodents of the Brazilian Atlantic forest. **Mammalia**, Apple Valey, v.67, p.533-539, 2003.
- WALKER, D. Direction and rate in some British post-glacial hydroseres. In: WALKER, D.; WEST, R.G. (Ed.). **Studies in the Vegetational History of the British Isles**. Cambridge: Cambridge University Press, 1970. p.117-139.
- WARD, S.A.; THORNTON, I.W.B. Chance and determinism in the development of isolated communities. **Global Ecology and Biogeography**, Danvers, v.9, p.7-18, 2000.

WEBB, L.J.; TRACEY, J.G.; WILLIAMS, W.T. Regeneration and pattern in the subtropical rain forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v.60, p.675-695, 1972.

WHITMORE, T.C. Canopy gaps and the major groups of forest trees. **Ecology**, Brooklyn, v.70, p.536-538, 1989.

WIEGLEB, G.; FELINKS, B. Predictability of early stages of primary succession in post-mining landscapes of Lower Lusatia. **Applied Vegetation Science**, Uppsala, v.4, p.5-18, 2001.

WILSON, J.B. Assembly rules in plant communities. In: WEIHER, E.; KEDDY, P.A. (Ed.). **Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. p.130-164.

WOOTTON, J.T. Mechanisms of successional dynamics: Consumers and the rise and fall of species dominance. **Ecological Research**, Tokyo, v.17, n.2, p.249-260, 2002.

### 3 ESTOQUE DE REGENERAÇÃO AVANÇADA APÓS 24 ANOS DE SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA FLORESTA ATLÂNTICA DE TABULEIRO

“The result in the forest in general is a mosaic or patchwork, which is in a state of continual change. The forest as a whole remains the same, the changes in various parts balancing the other”.

W. S. Cooper, 1913

#### Resumo

Para complementar o Capítulo anterior e obter uma visão mais acurada da sucessão, foi feito um censo, em junho de 2004, da regeneração avançada nas mesmas 5 parcelas que sofreram corte raso. Como regeneração avançada foram consideradas as plantas arbóreas com altura maior que 1 m e dap < 10 cm. Esses dados foram comparados com a regeneração de outras 5 parcelas vizinhas de 50 x 100 m de floresta primária que não sofreu distúrbio antrópico, com a riqueza regional (45 parcelas de 50 x 100 m) e com a riqueza total da Reserva (consulta ao Herbário CVRD). Os resultados enfatizaram a importância da dispersão na estruturação e dinâmica de comunidades durante a sucessão secundária de florestas tropicais. Foram encontradas 64% das espécies conhecidas da Reserva (riqueza total) ou 74% das espécies presentes no entorno de cada parcela (riqueza regional) como estabelecidas nas 5 parcelas em menos de 24 anos. Foi encontrada também uma relação linear entre a flora regional e a flora local, indicando uma comunidade insaturada em espécies na escala de 50 x 100 m, embora tenha ocorrido saturação em escalas menores que 50 x 100 m. A similaridade florística foi maior entre parcelas de floresta secundária e primária vizinhas do que entre parcelas de floresta secundária, enfatizando a importância da dispersão no processo sucessional. A elevada riqueza encontrada é interpretada como uma alta disponibilidade de sítios para estabelecimento e enfatiza a importância do mecanismo de efeito de estoque em florestas tropicais em permitir a coexistência de espécies, regulando as flutuações temporais no ambiente (nichos temporais). As espécies não se distinguem tanto pelos recursos que usam, mas principalmente quando eles são mais ativamente utilizados.

Palavras-chave: limitação da dispersão, efeito de estoque, regeneração avançada, comunidade insaturada, riqueza regional, sucessão.

#### Abstract

In order to provide a more rigorous test on the previous study and obtain a more accurate analysis on successional process, a new census of the advanced regeneration (individuals greater than 1 meter of height and less than 10 cm DBH) was done in June of 2004 in the same 5 plots. Within each plot all plants were counted and identified. This sampling was compared with another sampling collected in 5 0.5-ha plots in the surrounding primary forests which did not suffer any anthropic interferences, regional richness (45 plots of 50 x 100 meters), and with total richness of the reserve (from the specimens deposited in the CVRD Herbarium). The results show the importance of dispersal mechanism in structuring tree communities during the secondary succession process of tropical forests. The regeneration of secondary forests was more similar floristically to surrounding primary forests than among plots of regenerating secondary regrowth. Nearly 64% of the known species of the reserve (total richness) or 74% of the species present in the surrounding primary forests (regional richness) were able to establish in the 5 sites over the 25 years of secondary succession, indicating that as adequate conditions were created to species colonization in the 5 secondary forest sites as in the 5 plots of the primary forest. There was a

significant linear relationship between the regional flora and local flora, indicating an unsaturated community in terms of tree species in the 50 x 100 meters scale; however, there was a saturation of species in scales smaller than 50 x 100 meters. Thus, there is limitation of dispersion for the establishment of all species, but the high availability of sites for establishment emphasizes the importance of stock effect mechanism in tropical forests. This allows the coexistence of species, regulating the temporal flow (temporal niches). Therefore, species are not distinguished by the resources they use, but mainly when the resources are more actively used.

Key words: dispersal limitation, storage effect, advanced regeneration, unsaturated community, regional richness, succession.

### 3.1 Introdução

Florestas tropicais são muito ricas em espécies (GENTRY 1988; PHILLIPS et al., 1994; VALÊNCIA et al., 1994; ROLIM; NASCIMENTO, 1997; OLIVEIRA; Mori, 1999; THOMAS et al., 2006). Se imaginarmos a vegetação sendo removida numa pequena área do interior de uma destas florestas, existirá um conjunto grande de espécies disponíveis para preencher este “espaço desocupado” (LIEBERMAN et al., 1985), a partir do banco de sementes (GaRwood, 1989), rebrotação (PACIOREK et al., 2000) ou dispersão (NATHAN; MULLER-LANDAU, 2000).

Os mecanismos que governam a reunião destas espécies, que permitem a coexistência e mantêm a diversidade são temas centrais em ecologia e a maioria deles enfatiza o papel das interações locais (WILSON, 1990; TILMAN; PACALA, 1993; CHESSON, 2000; TERBORGH et al., 2002; BROWN et al., 2001; HILL; HILL, 2001; WRIGHT, 2002). Neste caso, processos como competição e predação, limitam e mantêm a diversidade, tornando as comunidades saturadas em espécies (RICKLEFS, 1987; CORNELL; LAWTON, 1992).

Mais recentemente também tem sido dada importância a processos que atuam numa escala regional ou biogeográfica. Neste caso a riqueza local seria linearmente dependente da riqueza regional e as comunidades seriam insaturadas em espécies (RICKLEFS, 1987; CORNELL; LAWTON, 1992; CALEY; SCHLUTER, 1997; SRIVASTAVA, 1999; HUSTON, 1999). A maioria dos estudos testando a relação entre riqueza local e regional encontrou comunidades insaturadas (para críticas metodológicas veja, SRIVASTAVA, 1999; LOREAU 2000; HILLEBRAND, 2005). Isto enfatiza a importância da dispersão na estruturação e dinâmica de comunidades, mas os autores também reconhecem que o efeito regional não exclui os efeitos locais, ao contrário, as interações locais (p.e., competição) combinam com processos regionais

(p.e., dispersão) para a manutenção da diversidade de espécies (TILMAN, 1997; LOREAU; MOUQUET, 1999; JACQUEMYN et al., 2001; FOSTER; TILMAN, 2003; MOUQUET et al., 2004).

O problema então não é que existem poucas, mas que existam muitas explicações possíveis para a coexistência de espécies em alta diversidade e infelizmente muitas não são mutuamente exclusivas (HUBBELL; FOSTER, 1990). Então, permanece a questão de saber como cada mecanismo contribui no processo, entre diferentes grupos taxonômicos e em que escala espacial e temporal cada um é mais importante (CALEY; SCHLUTER, 1997; ZOBEL, 1997; SRIVASTAVA, 1999; HUSTON, 1999; LOREAU, 2000; TURNBULL et al., 2000; FOSTER; TILMAN, 2003; MOUQUET et al., 2003; MUNGLIA, 2004).

Controlar experimentalmente a dispersão, germinação e sobrevivência até a maturidade não é tão simples em comunidades naturais (veja HIGGINS et al., 2003). Então, para verificar o papel da dispersão de sementes sobre a coexistência e diversidade, alguns estudos têm adicionado sementes artificialmente em comunidades. Tais estudos têm mostrado sucesso no estabelecimento de plantas antes ausentes dos sítios, indicando o potencial da dispersão para aumentar a diversidade (TURNBULL et al., 2000; FOSTER; TILMAN, 2003; MOUQUET et al., 2004). Neste trabalho não foram adicionadas sementes artificialmente, mas foram apresentados os resultados de uma fina escala de amostragem onde a vegetação foi removida em 5 parcelas de 50 x 100 m dentro de uma floresta tropical, 24 anos antes deste estudo. Outras 5 parcelas de 50 x 100 m de floresta primária são utilizadas como controle.

Com dados de regeneração avançada (altura  $\geq 1$  m e dap  $< 10$  cm), de adultos (dap  $\geq 10$  cm) e com dados da riqueza local e regional, este estudo foi organizado para responder as seguintes questões: 1) Em relação à flora regional, quantas espécies conseguiram se estabelecer nas parcelas após 24 anos? 2) Qual a similaridade entre as parcelas? 3) Existe uma relação linear entre a riqueza regional e a riqueza local em diferentes escalas? As predições são de que existem diferentes relações entre a riqueza regional e local em função da escala e dada a pouca idade da sucessão também é esperado uma baixa riqueza de espécies em relação à floresta primária e alta similaridade entre as parcelas da floresta secundária.

## 3.2 Materiais e métodos

### 3.2.1 Coleta de dados

Na Reserva Natural da Vale do Rio Doce (RNVRD) existe, desde 1978, um estudo de longo prazo sobre a dinâmica da comunidade em parcelas permanentes, com 9 tratamentos que podem ser considerados como diferentes intensidades de distúrbios experimentais, onde cada um possui 5 repetições (parcelas de 50 x 100 m).

Para representar os dados de riqueza regional os 5 conjuntos de repetições dos 9 tratamentos foram consideradas como 5 regiões (Figuras 1.5, 1.6 e 1.7 do Capítulo 1), considerando as espécies que ocorreram ao longo dos 22 anos de censos (1980 a 2002). Em cada estudo foram amostrados todos os indivíduos com dap (diâmetro a altura do peito medido a 130 cm) maior ou igual a 10 cm.

O tratamento 7 (que sofreu corte raso em 1980) foi utilizado para avaliar a regeneração que se estabeleceu ao longo de 24 anos de estudo (riqueza local). Nas 5 parcelas de 50 x 100 m deste tratamento foi efetuado um censo adicional em junho de 2004, de todas as árvores com altura  $\geq 1$  m e dap  $< 10$  cm. Foi definida esta classe de tamanho como regeneração avançada numa tentativa de se eliminar os indivíduos dependentes de reserva de sementes (plântulas) embora isso seja variável entre espécies (KITAJIMA; FENNER, 2000). URIARTE et al. (2004) consideraram regeneração avançada os indivíduos entre 1 e 4 cm de dap e Condit et al. (1992) entre 1 e 8 cm de dap. As 5 parcelas do tratamento 1 (sem distúrbio experimental) também foram recenseadas pela mesma metodologia, na mesma data, visando comparar os estoques na floresta madura (T1) e na floresta secundária de 24 anos (T7).

A riqueza total da RNVRD (600 espécies arbóreas conhecidas para a terra firme) foi usada como referência do total de espécies que poderiam ter colonizado as 5 parcelas que sofreram corte raso (Consulta ao Herbário CVRD em Julho de 2004). É uma flora bem conhecida, embora novas espécies continuem sendo descobertas nos últimos 20 anos (LIMA, 1983; LANDRUM, 1987; PRANCE, 1989; BARROSO; PEIXOTO, 1991; GENTRY, 1992; MORI, 1995; PENNINGTON, 1997; MAAS et al., 2001).

### 3.2.2 Análise dos dados

Uma análise de agrupamento foi realizada entre as parcelas da regeneração e dos adultos da floresta primária e da floresta secundária. Para a construção do dendrograma utilizou-se o método de ligação pela média aritmética (UPGMA) e como medida de dissimilaridade foi utilizada a distância Euclidiana com os dados transformados em raiz quadrada. A matriz do coeficiente de similaridade de Jaccard é apresentada para mostrar a porcentagem de espécies comuns entre a regeneração e os adultos da floresta secundária e primária. A matriz e o dendrograma foram obtidos com o programa MVSP 3.1 (KOVACH, 1999). Através da rarefação com 1000 re-amostragens, foi comparado o número esperado de espécies na regeneração e nos adultos da floresta secundária e primária (GOTELLI; COLWELL 2001), com o programa EcoSim 7.0 (GOTELLI; ENTSMINGER 2003).

As 5 regiões possuem as mesmas características ambientais e estão separadas uma das outras por pelo menos 3 Km, garantindo uma certa independência espacial entre si (SRIVASTAVA, 1999; LOREAU, 2000; MUNGIA, 2004). A riqueza local foi medida para a regeneração da floresta secundária considerando a escala maior de 50 x 100 m. Subparcelas de 10 x 25 (n=20 em cada parcela de 50 x 100 m), 20 x 25 (n=10), 25 x 50 (n=4) e 50 x 50 m (n=2) também foram usadas para verificar a linearidade entre a riqueza regional e local em escalas menores. A média das subparcelas foi usada como estimativa da riqueza local para evitar problemas de pseudo-replicação (SRIVASTAVA, 1999; LAWES; OBIRI, 2003; MUNGIA, 2004).

Nesta análise está assegurado ainda que as estimativas de riqueza regional são de áreas de mesmo tamanho e os dados são consistentes com as espécies de cada região que estavam aptas a colonizar as 5 parcelas que foram cortadas (veja metodologia em SRIVASTAVA, 1999). A análise de regressão foi utilizada para verificar a qualidade do ajuste entre o modelo linear e quadrático e a significância dos termos (DRAPPER; SMITH, 1966). A análise foi feita com o pacote estatístico Sas 8.01 (Sas Institute Inc., Cary, NC, USA) e não foi forçado o intercepto pela origem (SRIVASTAVA, 1999).

### 3.3 Resultados

#### 3.3.1 Riqueza e abundância

No total foram encontradas 453 espécies arbóreas nas 10 parcelas de 0,5 ha (altura  $\geq 1$  m, floresta primária+secundária). A amostragem da regeneração avançada (altura  $\geq 1$  m e dap  $< 10$  cm) encontrou 13972 indivíduos e 374 espécies na floresta secundária e 13.645 indivíduos e 344 espécies na floresta primária (Tabela 3.1). Quase todas as de maior abundância na regeneração da floresta primária são bem representadas na regeneração avançada da floresta secundária aos 24 anos (Tabela 3.2). Na floresta secundária, apenas 11 espécies com dap  $\geq 10$  cm não se encontram presentes na regeneração avançada. Além disso, 83 espécies da regeneração avançada (22%) foram restritas a uma parcela e 150 (40%) a até duas parcelas. Apenas 27% ocorreram em comum a todas as 5 parcelas. Mesmo após 24 anos de sucessão secundária algumas espécies como *Amphirrhox longifolia*, *Sebastiania discolor* e *Maytenus multiflora* mostraram alta abundância em uma ou outra parcela, mas não ocorreram nas outras, tanto na floresta primária como secundária (Tabela 3.2). A porcentagem de espécies com baixa abundância na regeneração avançada da floresta secundária é alta, com 51 espécies (14% das 374 da regeneração) tendo somente um indivíduo em todas as parcelas e outras 39 (10%) tendo somente dois indivíduos.

Tabela 3.1 – Riqueza de espécies arbóreas na regeneração e adultos nas 5 parcelas de 0,5 ha de floresta secundária e floresta primária e nas 45 parcelas do entorno

<b>Floresta</b>	<b>Classe de Tamanho</b>	<b>A</b>	<b>B</b>	<b>C</b>	<b>D</b>	<b>E</b>	<b>Total</b>
Primária	Regeneração (ano 2004)	219	232	201	215	208	344
	Adultos (ano 2002)	105	126	109	103	111	248
	Total (h $\geq 1$ m)	247	266	229	239	238	389
Secundária	Regeneração (ano 2004)	225	248	211	229	241	374
	Adultos (ano 2002)	46	65	41	40	49	117
	Total (h $\geq 1$ m)	236	272	217	242	248	385
<b>Total incluindo Floresta do Entorno</b>		<b>400</b>	<b>431</b>	<b>374</b>	<b>405</b>	<b>403</b>	<b>523</b>

A amostragem dos adultos (dap  $\geq 10$  cm) detectou 1.696 indivíduos e 117 espécies na floresta secundária e 1.401 indivíduos e 248 espécies na floresta primária (Tabela 3.1). As 30 espécies mais abundantes na floresta primária são apresentadas com as respectivas abundâncias na floresta secundária (Tabela 3.3). Diferentemente do encontrado na regeneração avançada, as

espécies de maior abundância nos adultos da floresta primária não são as mesmas entre os adultos da floresta secundária. Enfatizando esta diferença na composição nota-se que 15 espécies adultas mais abundantes da floresta primária não ocorreram entre as espécies adultas da floresta secundária (Tabela 3.3). As espécies significativas da floresta primária que ocorreram significativamente na floresta secundária (dados de 2002) são: *Joannesia princeps*, *Terminalia kuhlmannii*, *Lonchocarpus cultratus* e *Sterculia speciosa*.

Embora exista uma alta riqueza na regeneração avançada da floresta primária e secundária, ela é uma consequência da quantidade de indivíduos amostrados, pois o número esperado de espécies nos adultos da floresta primária é semelhante ao encontrado na regeneração (Figura 3.1). Por outro lado é nítido que os adultos da floresta secundária apresentam riqueza inferior.

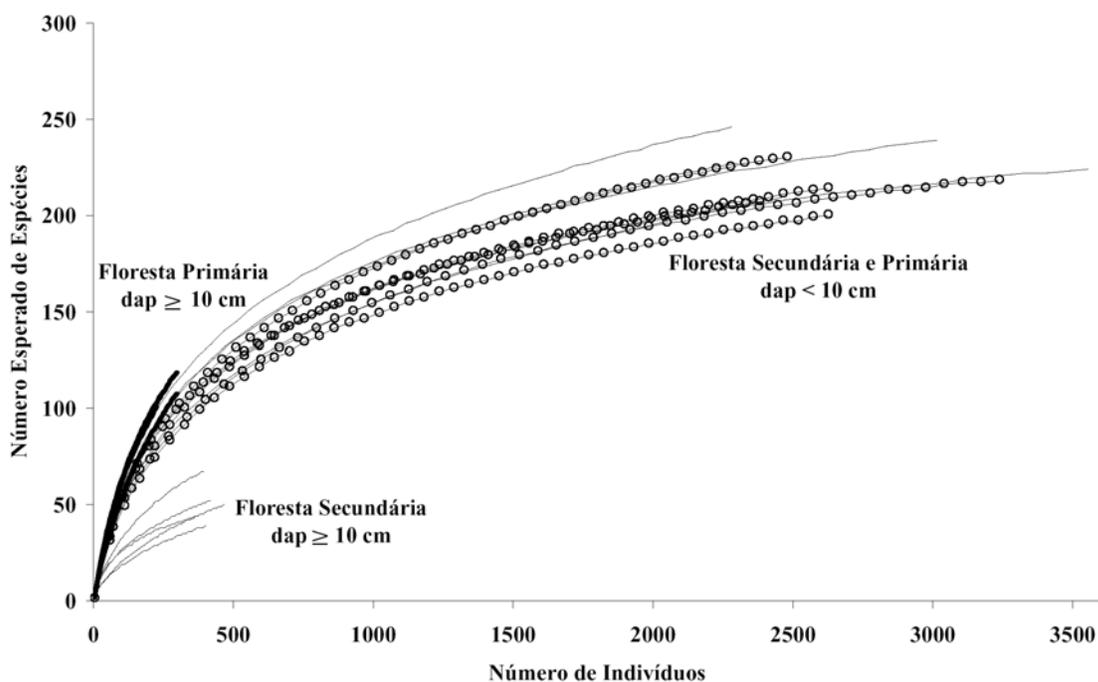


Figura 3.1 – Número esperado de espécies na regeneração (dap  $< 10$  cm) e adultos (dap  $\geq 10$  cm) da floresta primária e secundária

Tabela 3.2 – Lista das 30 espécies arbóreas de maior abundância encontradas na regeneração (altura  $\geq 1$  m e dap  $< 10$  cm) das 10 parcelas de 0,5 ha de floresta primária e floresta secundária. (Dados de 2004)

Espécies	Floresta Primária					Floresta Secundária				
	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E
<i>Quararibea penduliflora</i> (A.St.Hil.) K. Schum.	312	127	209	436	54	160	31	124	143	249
<i>Eugenia excelsa</i> Berg	192	228	73	35	115	114	77	79	35	59
<i>Amphirrhox longifolia</i> (A.St.-Hil.) Spreng	136			208	279	120			51	113
<i>Eugenia cf. ubensis</i> Camb.	123	97	115	104	60	112	46	51	96	94
<i>Sebastiania discolor</i> (Spreng.) Mull. Arg.			546					201		
<i>Eugenia cf. tinguayensis</i> Cambess.	55	96	38	43	96	143	72	43	26	96
<i>Astronium concinnum</i> (Engl.) Schott.	47	15	27	24	10	128	33	129	118	50
<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.	137	9	92	75	15	118	2	47	60	18
<i>Calypttranthes lucida</i> var. <i>polyantha</i> (Berg) Legrand	59	50	108	20	61	102	54	16	17	59
<i>Maytenus multiflora</i> Reiss.	343			3	1	194				1
<i>Ocotea elegans</i> Mez	55	45	72	50	54	61	28	55	41	54
<i>Rinorea bahiensis</i> (Morici.) Kuntze	49	58	56	30	14	77	54	23	31	96
<i>Neoraputia alba</i> (Nees & Mart.) Emmerich		1	62	206		19		76	97	5
<i>Myrciaria floribunda</i> (West. ex Willd.) Berg	95	30	78	28	76	35	12	32	9	59
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	4	6		4	2	25	161	22	94	118
<i>Pavonia calyculosa</i> St.-Hilaire & Naudin	58	193	24			44	23	86	5	
<i>Machaerium fulvovenosum</i> H.C.Lima	13	11	35	39	9	36	34	117	7	45
<i>Carpotroche brasiliensis</i> (Raddi.) A. Gray	31	21	32	39	44	18	20	58	23	57
<i>Cupania cf. scrobiculata</i> L.C. Rich.	27	44	1	4	69	54	61	4	14	51
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	46	43	35	16	19	37	37	18	22	28
<i>Cordia taguahyensis</i> Vell	38	26	10	7	83	63	19	7	9	37
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	6	7	4	5	7	4	73	124	50	6
<i>Terminalia kuhlmannii</i> Alwan & Stace	15	11	9	10	6	136	20	16	35	26
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	6	15	23	22	15	26	33	31	25	71
<i>Eugenia ligustrina</i> Berg	45	38	25	16	35	21	22	8	17	32
<i>Oxandra</i> sp.180	31	33	39	57	31	17	1	17	11	18
<i>Eugenia stictosepala</i> Kiaersk.	4	89	33	7	20	18	28	3	4	23
<i>Solanum alatirameum</i> Bitter	2			28		78	15	3	98	4
<i>Alseis</i> sp. nov.152	12	11	1	3		15	5	78	75	3
<i>Micropholis cuneata</i> Pierre ex Glaziou	24	24	11	6	23	9	23	8	30	44
<b>Total – 30 Espécies</b>	<b>1.965</b>	<b>1.328</b>	<b>1.758</b>	<b>1.525</b>	<b>1.198</b>	<b>1.984</b>	<b>984</b>	<b>1.476</b>	<b>1.243</b>	<b>1.516</b>
<b>Total de todas as 419 Espécies</b>	<b>3.302</b>	<b>2.544</b>	<b>2.690</b>	<b>2.678</b>	<b>2.431</b>	<b>3.638</b>	<b>2.345</b>	<b>2.526</b>	<b>2.367</b>	<b>3.096</b>

Tabela 3.3 – Lista das 30 espécies arbóreas de maior abundância na 5 parcelas de 0,5 ha da floresta primária e respectiva abundância nas 5 parcelas de floresta secundária (dap  $\geq$  10 cm). (Dados de 2002)

Espécie	Floresta Primária					Floresta Secundária				
	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E
<i>Rinorea bahiensis</i> (Moric.) Kuntze	12	19	38	12	13					
<i>Eugenia</i> cf. <i>ubensis</i> Camb.	19	5	29	13	3					
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	8	13	3	2	11					
<i>Carpotroche brasiliensis</i> (Raddi.) A. Gray	3	8	8	6	9					1
<i>Quararibea penduliflora</i> (A.St.Hil.) K. Schum.	7	4	10	7	2					
<i>Eriotheca macrophylla</i> (K. Schum.) A. Robyns	3	11	5	4	7		2	1	1	
<i>Sorocea guillemianiana</i> Gaudich.	3	3	1	4	19		2	2		2
<i>Sebastiania discolor</i> (Spreng.) Mull. Arg.			28							
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	4	9	4	4	4					
<i>Terminalia kuhlmannii</i> Alwan & Stace	5	6	7	1	5	4	2	5		4
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	1	10	1	5	4	171	163	94	183	244
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) Az.- Tozzi & H.C. Lima	1	9	2	8	1	2	12		2	12
<i>Sterculia speciosa</i> Ducke	2	6	2	6	4	2	15	1	11	1
<i>Eugenia excelsa</i> Berg	7	7	1		5					
<i>Schoepfia oblongifolia</i> Turez	1	5	1	2	9					
<i>Caryodendron grandifolium</i> Pax	5		10	2						
<i>Neoraputia alba</i> (Nees & Mart.) Emmerich			1	6	10					
<i>Ocotea elegans</i> Mez	6	5	1	2	2	1				
<i>Eschweilera</i> cf. <i>ovata</i> (Cambess.) Miers.	1	5	3	2	4					
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	3	5	1	2	3	1	4	2		6
<i>Eugenia platysema</i> Berg	6	2	3	1	2					
<i>Allophylus petiolulatus</i> Radlk.	1	7	2	1	1		2			2
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand.	3	3	1		5		1			
<i>Talisia intermedia</i> Radlk	2	4	3	1	2					
<i>Pradosia lactescens</i> (Vellozo) Radlk.	1	3	4	1	3	1				
<i>Senefeldera multiflora</i> Mart.			8	4						
<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.	2		7	1	1				1	
<i>Myrcia lineata</i> (Berg) G.M. Barroso	2	2	2	4	1					
<i>Geissospermum laeve</i> (Vell.) Baill.	1	2	3	2	3					3
<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A.Mori	4		2	3	2				1	1
<b>Total – 30 Espécies</b>	<b>113</b>	<b>154</b>	<b>196</b>	<b>110</b>	<b>125</b>	<b>182</b>	<b>203</b>	<b>105</b>	<b>199</b>	<b>276</b>
<b>Total de todas as 290 Espécies</b>	<b>251</b>	<b>333</b>	<b>310</b>	<b>238</b>	<b>269</b>	<b>328</b>	<b>328</b>	<b>309</b>	<b>325</b>	<b>406</b>

### 3.3.2 Similaridade entre parcelas da floresta secundária e primária

Uma primeira separação obtida na análise de agrupamento foi entre os adultos e a regeneração. Dentro da regeneração avançada um resultado muito interessante é que as 5 parcelas da floresta secundária não são agrupadas entre si, mas com suas parcelas vizinhas na floresta primária (Figura 3.2). A similaridade medida pelo índice de Jaccard (porcentagem de espécies comuns), é detalhadamente apresentada na Tabela 3.4. A similaridade foi alta entre as parcelas da regeneração da floresta secundária (52 a 59%), entre as parcelas da regeneração da floresta primária (53 a 62%) e entre as parcelas da regeneração da floresta secundária e primária (48 a 59%). A similaridade foi menor entre os adultos da floresta secundária (25 a 39%), entre os adultos da floresta primária (29 a 40%) e entre os adultos e a regeneração da floresta primária (25 a 35%). Mas foi muito baixa entre os adultos e a regeneração da floresta secundária (9 a 18%) e entre os adultos da floresta primária e secundária (6 a 20%).

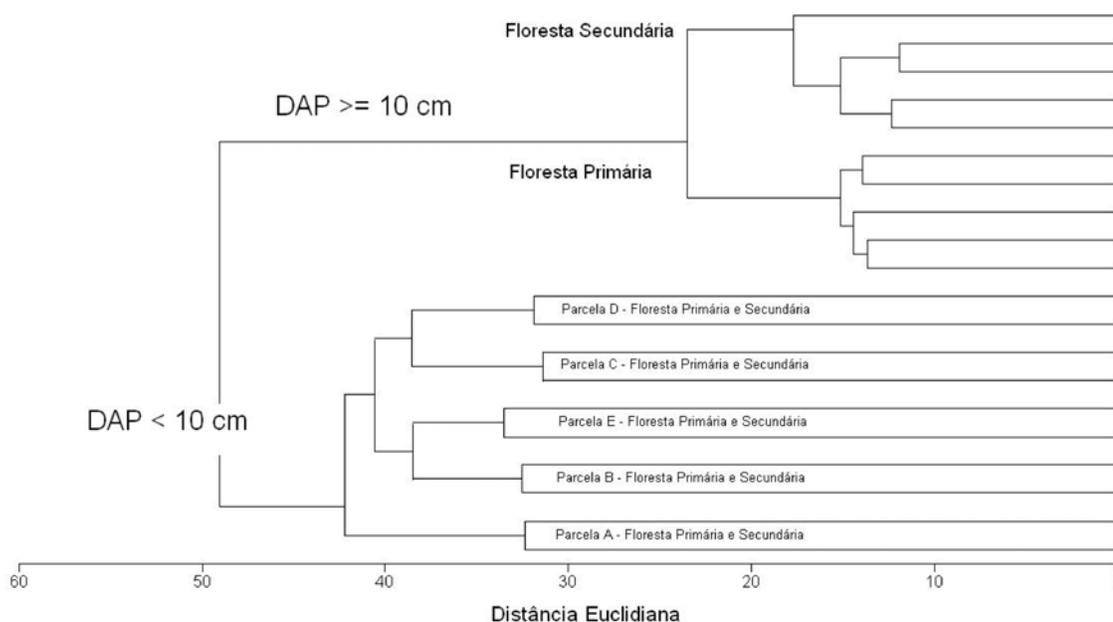


Figura 3.2 – Análise de agrupamento entre as parcelas da regeneração ( $dap < 10\text{ cm}$ ) e dos adultos ( $dap \geq 10\text{ cm}$ ) da floresta primária e da floresta secundária

Tabela 3.4 – Índice de similaridade de Jaccard (%) entre as 5 parcelas de regeneração (Reg) e 5 parcelas de adultos (Adu) na floresta primária (FP) e secundária (FS) na Floresta Atlântica de Tabuleiro, Linhares, ES

Size	Floresta Primária										Floresta Secundária															
	Plots	Regeneração					Adulto					Plots	Regeneração					Adulto								
		A	B	C	D	E	A	B	C	D	E		A	B	C	D	E	A	B	C	D	E				
FP	Reg	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
		B	62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		C	57	58	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		D	62	58	61	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		E	54	57	53	56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Adu	A	30	28	33	32	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		B	32	34	32	32	31	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		C	30	29	35	32	27	36	35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		D	30	26	30	33	25	34	29	34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		E	34	32	31	30	35	35	35	34	32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
FS	Reg	A	59	53	55	55	53	30	30	33	28	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		B	53	57	48	55	50	27	29	28	25	29	56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		C	48	52	57	51	46	30	29	33	29	31	52	53	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		D	52	54	54	57	49	30	31	33	28	29	56	58	59	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		E	58	54	52	52	59	29	32	29	27	33	54	56	52	54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	Adu	A	13	11	11	11	11	16	12	15	16	13	16	14	16	15	14	-	-	-	-	-	-	-	-	
		B	15	14	14	12	11	16	15	18	15	15	16	16	18	17	17	39	-	-	-	-	-	-	-	
		C	11	9	12	9	8	12	7	16	14	6	13	12	16	14	10	31	27	-	-	-	-	-	-	
		D	9	7	9	8	6	9	7	10	14	10	9	9	13	11	9	27	28	33	-	-	-	-	-	
		E	14	12	15	13	12	18	12	20	20	17	17	14	16	15	17	32	32	25	26	-	-	-	-	

### 3.3.3 Riqueza regional e local

Nas menores escalas claramente se rejeita a influência da riqueza regional sobre a riqueza local (Figura 3.3). No entanto, pode ser observado que a significância estatística da regressão linear aumenta com o aumento da escala e existe uma nítida influência da riqueza regional ( $P < 0,05$ ) na riqueza local na escala de 50 x 100 m aos 24 anos da floresta secundária.

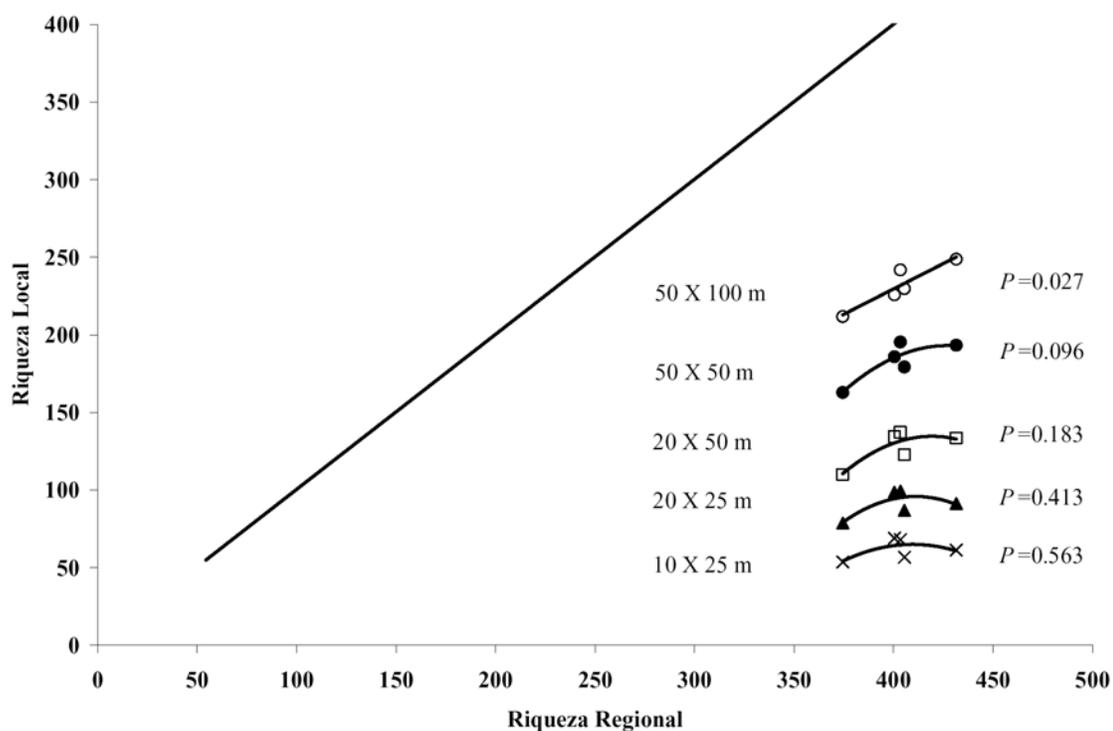


Figura 3.3 – Riqueza regional vs riqueza local sob diferentes tamanhos de comunidades locais numa floresta secundária com 24 anos de sucessão, na floresta atlântica

### 3.4 Discussão

#### 3.4.1 Alta riqueza de espécies numa floresta secundária aos 24 anos

Em geral muitas espécies da floresta são limitadas por dispersão (HURTT; PACALA, 1995; HUBBELL et al., 1999), muitas têm padrão de frutificação irregular (NEWSTRON et al., 1994) e a maioria na RNVRD é rara (JESUS; ROLIM, 2005), possuindo menor probabilidade de ocupar os espaços deixados nas 5 parcelas cortadas em 1980. Mas, chegar não significa necessariamente se estabelecer, pois o estabelecimento depende da probabilidade conjunta de chegar e sobreviver, vencendo barreiras como patógenos, competição, predação e herbivoria (CONNELL, 1989; SCHUPP et al., 1989; HOLL et al., 2000). Com todas estas restrições, podemos considerar que uma riqueza de 385 espécies com mais de 1 m de altura em 5 parcelas de 50 x 100 m de uma sucessão secundária de apenas 24 anos (Tabela 3.1) é um valor muito alto, representando 74% das 523 espécies na floresta ao redor (riqueza regional) ou 64% das 600 na RNVRD (riqueza total). Isso indica uma alta disponibilidade de sítios para estabelecimento e germinação de espécies.

Mas, ainda pode ser admitido que muito mais espécies podem ter se estabelecido nas 5 parcelas cortadas. Primeiro, um censo em espécies abaixo de 1 m de altura nas 5 parcelas de 50x100 m pode aumentar a riqueza de espécies, pelo simples efeito de densidade (DENSLOW, 1995). Prova disso é que desde 1981 a regeneração abaixo de 1 m (não considerada aqui) vem sendo medida em subparcelas de 9 m<sup>2</sup> e mais 45 espécies poderiam ser adicionadas nesta riqueza se estes dados fossem considerados (S. Rolim, dados não publicados). Segundo, se mais parcelas tivessem sido utilizadas no experimento, outras espécies poderiam ter colonizado, já que existem muitas espécies que podem ser restritas a apenas uma parcela (22% restritas a uma das cinco parcelas deste estudo).

Terceiro, muitas espécies pioneiras tem vida curta e já não encontram lugar para regeneração na atual situação desta regeneração (pouca luz direta), mas podem estar presentes no banco de sementes (GARWOOD, 1989). Finalmente, é amplamente conhecido que a mortalidade é intrinsecamente maior nos estágios iniciais de sementes e plântulas. Por exemplo, a mortalidade pode chegar a 38% para a regeneração avançada entre 1 e 10 cm de dap, devido à danos físicos

provenientes da queda de árvores e galhos (UHL, 1982; CLARK; CLARK, 1989) e cerca de 90% das plântulas podem morrer em menos de 1 ano (AUGSPURGER, 1983; CLARK; CLARK, 1984).

Em suma, embora na área de estudo tenham sido registradas 64% das 600 espécies da terra firme da RNVRD (considerando aquelas com altura  $\geq 1$  m, em apenas 2,5 ha), os pressupostos são suficientes para prever que todas as 36% espécies restantes conhecidas da RNVRD (na terra firme) são passíveis de ocorrer numa sucessão secundária em até 24 anos após o corte, na escala deste estudo. Infelizmente não foi feito um censo em anos anteriores para prever a taxa de chegada de espécies, mas havendo fontes próximas de sementes, um rápido acúmulo de espécies da floresta primária pode ser esperado no início da sucessão (DENSLOW; GUZMAN, 2000), concordando com o previsto por Brown; Lugo (1990) de que as oportunidades para estabelecimento das espécies são altas e que florestas secundárias têm um excepcional papel como refúgio de espécies.

### 3.4.2 Evidências para limitação da dispersão

Embora a fração presente na área em 2004 seja de 64% das espécies conhecidas para a Reserva (385/600), pode ser claramente notado, mesmo entre as espécies mais abundantes da regeneração da floresta secundária, que elas não ocuparam as parcelas com a mesma abundância. Para três espécies muito abundantes isso foi muito nítido: *Amphirrhox longifolia*, *Sebastiania discolor* e *Maytenus multiflora* (Tabela 3.2), mostrando que mesmo com alta abundância de sementes a colonização pode ser restrita devido à distância da fonte, mesmo em longos períodos de tempo. Considerando ainda que cerca de 40% das espécies presentes na regeneração foram restritas a até duas parcelas ou que apenas 27% alcançaram todas as 5 parcelas pode ser argumentado que embora as oportunidades para estabelecimento sejam altas, existem restrições para colonização. A principal restrição para que todas as espécies colonizassem todas as parcelas pode ser devida a processos de limitação da dispersão, que pode ser simplesmente definido como a falha de uma espécie em ter regeneração avançada em sítios que lhe são favoráveis (HURTT; PACALA, 1995; HUBBELL et al., 1999). Assim, embora a limitação de dispersão tenha sido um processo muito importante quando consideramos cada parcela isoladamente, deve ser ressaltado

que no prazo de 24 anos a maioria das espécies da Reserva (pelo menos 64%) conseguiu se estabelecer em pelo menos uma das parcelas (Tabela 3.1).

### **3.4.3 Influência da floresta do entorno**

A elevada riqueza encontrada nas parcelas aos 24 anos não pode ser esperada em qualquer condição. Existe uma ampla matriz florestal no entorno das áreas que foram cortadas em 1980 e a análise de agrupamento mostrou que a regeneração em cada uma das 5 parcelas da floresta secundária é mais similar à regeneração das 5 parcelas vizinhas da floresta primária do que entre si (Figura 3.2, Tabela 3.4). Isso contrariou a hipótese inicial deste trabalho de que as parcelas de floresta secundária seriam mais semelhantes entre si e evidencia uma forte influência da floresta ao redor na definição das espécies do processo sucessional (RICKLEFS, 1987; ZOBEL, 1992; HUBBELL et al., 1999; LAWES; OBIRI, 2003). No entanto, embora a influência da floresta ao redor seja uma questão lógica em todas as escalas, a comunidade analisada é insaturada apenas a partir de escalas próximas a 50 x 100 m. Em escalas menores ocorre saturação de espécies ( $P > 0,05$ , Figura 3.3). Estes resultados eram esperados, pois existe um limite físico de espaço para uma insaturação de espécies em escalas muito menores. Podem existir processos em pequena escala (< 20 m) e em escalas maiores (150 m) regulando a variação na riqueza de espécies na floresta tropical (HE et al., 1996). Portanto, embora a maioria dos estudos tenha encontrado comunidades insaturadas em espécies, não pode ser descartado o papel da escala nas análises (CALEY; SCHLUTER, 1997; WESTOBY, 1998; ZOBEL, 1997; MUNGLIA, 2004).

### **3.4.4 Um modelo sucessional regulado pelo efeito de estoque**

Pode ser iniciada uma discussão de um modelo de sucessão baseando-se na hipótese de colonização, sumariamente descrita em Howe; Smallwood (1982) e Wenny (2001). Nessa hipótese é admitido que os habitats mudam com o tempo e assim as espécies dispersam amplamente visando maximizar a ocupação de sítios desocupados e aumentar a probabilidade de que o sítio seja disponível no futuro, através da dinâmica de clareiras. Para construção desta hipótese pode ser admitido ainda que a entrada da espécie para compor o sub-bosque ou o dossel da floresta é regulada por vários filtros, principalmente, migração em escalas geográficas, dispersão em escalas regionais e locais e interações bióticas e abióticas locais (ZOBEL, 1997).

Os filtros iniciais têm um profundo efeito em regular a quantidade de indivíduos de cada espécie que se estabelecerá, já que a quantidade de espaços disponíveis é limitada, muitas espécies são limitadas por luz (CHAZDON; FETCHER, 1984; GANADE; BROWN, 2002), por dispersão (HURTT; PACALA, 1995; HUBBELL et al., 1999) e a mortalidade é intrinsicamente maior nos estágios iniciais de sementes e plântulas, onde são importantes os processos dependentes da densidade (AUGSPURGER, 1983; 1984; CLARK; CLARK, 1984; WEBB; PEART, 1999; WILLIS; CONDIT, 1999; HARMS et al., 2000; HUBBELL et al., 2001).

No entanto, considerando a similaridade florística entre a regeneração na floresta primária e secundária, pode ser assumido que em menos de 24 anos foram criadas nas 5 parcelas de floresta secundária condições tão adequadas à colonização como aquelas encontradas nas 5 parcelas de floresta primária. Fetcher et al. (1985) relatam que após um ano o microclima na altura das plântulas é similar entre uma área de corte de 0,5 ha e uma clareira de 400 m<sup>2</sup> e após dois anos o microclima entre a clareira e o subbosque da floresta primária também são similares. Portanto, a partir desta fase, as espécies podem ser mais generalistas que especialistas na ocupação dos espaços desocupados (WELDEN et al. 1991; LIEBERMAN et al., 1995) e a necessidade de habitats específicos teria um papel relativamente mais limitado na seleção das espécies para estabelecimento (HUBBEL; FOSTER, 1986; WEBB; PEART, 2000; HARMS et al., 2001).

O fluxo de sementes na comunidade é contínuo, chegando em alguns casos a mais de 1.500 sementes m<sup>-2</sup> (PENHALBER; MANTOVANI, 1997; HOLL, 1999). Além disso, embora a produção e dispersão sejam sazonais (NEWSTRON et al., 1994), a diversidade pode chegar a 200-300 espécies em poucas dezenas de metros quadrados num curto período de tempo (HARMS et al., 2000; HARDESTY; PARKER, 2003). Um censo das plântulas em apenas 2.000 m<sup>2</sup> em Barro Colorado, Panamá, também mostrou elevada riqueza de espécies numa pequena escala (136 espécies ou 44% de todas as espécies da parcela de 50 ha, HUBBELL et al., 1999). Uhl et al. (1988) também encontraram 100 espécies na regeneração avançada em apenas 600 m<sup>2</sup> na Amazônia. Grombone-Guaratini (1999) mostrou a existência de 54% das espécies do dossel na regeneração de uma floresta estacional em São Paulo.

Esses dados evidenciam que todas as espécies podem coexistir como sementes, plântulas e arvoretas e que os filtros iniciais não restringem a alta diversidade. Isso está de acordo com o modelo de Loreau; Mouquet (1999) no qual a coexistência de inúmeras espécies pode ser mantida por um fluxo contínuo de sementes na comunidade, mesmo na presença de outros mecanismos (p.e., competição). Assim, em pouco tempo os espaços disponíveis podem ser divididos aleatoriamente entre os indivíduos que chegam, num típico modelo de loteria onde a oportunidade de colonização é proporcional à fecundidade e habilidade de dispersão (SALE, 1977; 1982).

Apesar de não poder ser assumido que todas as espécies podem colonizar ao mesmo tempo, já que possuem diferentes habilidades de dispersão e nunca estão dispersando juntas (NEWSTRON et al., 1994; HOVESTADT et al., 1999), pode ser assumido que num curto espaço de tempo (de 24 anos neste caso), a comunidade tende a maximizar a reunião de espécies, permitindo a coexistência na forma de um banco de sementes, plântulas e ou arvoretas. Numa pequena escala isso pode levar a uma interpretação de equivalência ecológica entre elas (SHMIDA; WILSON, 1985), mas uma amplitude tão grande de similaridade ecológica é pouco provável em condições naturais (SALE, 1982). Uma explicação mais plausível para coexistência de tão elevada diversidade de espécies é o “efeito de estoque”, um modelo que permite uma coexistência regulada por flutuações temporais no ambiente (nichos temporais). Neste modelo, as espécies não se distinguem tanto pelos recursos que usam, mas principalmente quando eles são mais ativamente utilizados (WARNER; CHESSON, 1985; CHESSON, 2000).

Esse modelo de efeito de estoque é plenamente aplicável em florestas tropicais, onde muitas espécies podem sobreviver como suprimidas por dezenas a centenas de anos (UHL et al., 1988; CONNELL; GREEN, 2000; DELISSIO et al., 2002) e são dependentes de clareiras para alcançar a maturidade (HARTSHORN, 1978; BROKAW, 1985; SWAINE; WHITMORE, 1988, DENSLOW, 1995). Muitos estudos têm mostrado que esta regeneração avançada desempenha um importante papel na estruturação e dinâmica de comunidades (BROKAW, 1985; HUBBELL; FOSTER, 1986; UHL et al., 1988; BROKAW; SCHNEIDER, 1989; VANDERMEER et al., 1995; Mesquita, 2000). A mudança do habitat, através da dinâmica de clareiras, gera um imprevisível nível de luz e recursos sob um curto espaço de tempo (BROKAW 1985; DENSLOW, 1987; CONNELL, 1989), permitindo que os indivíduos beneficiados tenham um

pulso de crescimento, embora muitos pulsos possam ser necessários até atingir o dossel (BAZZAZ, 1990).

A habilidade de a espécie persistir como suprimida até a formação da clareira é um complexo padrão que precisa ser mais bem explorado e pode ter profunda influência na manutenção da diversidade através do efeito de estoque (UHL et al., 1988; CANHAM, 1989), embora um fluxo contínuo de sementes ao longo do tempo possa compensar a deficiência em permanecer como suprimida. Para Hubbell; Foster (1986) essa habilidade em sobreviver no sítio seria uma condição necessária, embora não suficiente, para que a planta alcance o dossel. Vale ressaltar que no estágio de regeneração avançada (após o estágio de plântulas) diminui a importância de processos dependentes da densidade, embora exista um efeito da competição das árvores vizinhas (CONDIT et al., 1992; URIARTE et al., 2004). Assim, a velocidade de crescimento, habilidade competitiva e longevidade de cada espécie (FINEGAN, 1996) com processos estocásticos de mortalidade ou recrutamento (HUBBELL; FOSTER, 1986), também são possíveis de contribuir na manutenção da diversidade.

### 3.5 Conclusões

Os resultados enfatizaram a importância da dispersão na estruturação e dinâmica de comunidades durante a sucessão secundária de florestas tropicais. Foram encontradas 64% das espécies conhecidas da Reserva (riqueza total) ou 74% das espécies presentes no entorno de cada parcela (riqueza regional) estabelecidas nas 5 parcelas em menos de 24 anos após corte raso. Essa alta diversidade evidencia que existem condições tão adequadas à colonização na floresta secundária, como aquelas encontradas nas 5 parcelas de floresta primária. Também foi encontrada uma relação linear entre a flora regional e a flora local, indicando uma comunidade insaturada em espécies na escala de 50 x 100 m, embora tenha ocorrido saturação em escalas menores que 50 x 100 m. A regeneração avançada em cada parcela da floresta secundária foi mais semelhante floristicamente à parcela vizinha de regeneração da floresta primária do que com outras parcelas de florestas secundárias, enfatizando novamente a importância da dispersão. Existe uma limitação de dispersão para estabelecimento de todas as espécies em todas as parcelas, mas a alta disponibilidade de sítios, evidenciada pela elevada riqueza de espécies encontradas em 24 anos, enfatiza ainda a importância do mecanismo de efeito de estoque em

florestas tropicais para permitir a coexistência de espécies, regulando as flutuações temporais no ambiente (nichos temporais). Assim, pode ser assumido que as espécies não se distinguem tanto pelos recursos que usam, mas principalmente quando eles são mais ativamente utilizados.

## Referências

- AUGSPURGER, C.K. Offspring recruitment. **Oikos**, Copenhagen, v.40, p.189-196, 1983.
- AUGSPURGER, C.K. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. **Ecology**, Brooklyn, v.65, p.1705-1712., 1984.
- BARROSO, G.M.; PEIXOTO, A.L. Espécies novas de *Myrcia* DC. e *Marlierea* Camb. (Myrtaceae). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v.4, n.2, p.3-19, 1991.
- BAZZAZ, F.A. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. In: GÓMEZ-POMPA, A.; WHITMORE, T.C.; HADLEY, M. (Ed.). **Rainforest regeneration and management**. Paris: UNESCO, 1990. p.91-118.
- BROKAW, N.V.L. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: PICKETT, S.T.A.; WHITE, P.S. (Ed.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. Orlando: Academic Press, 1985. p.53-69.
- BROKAW, N.V.L.; SCHEINER, S.M. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. **Ecology**, Brooklyn, v.70, p.538-541, 1989.
- BROWN, J.H.; ERNEST, S.K.M.; PARODY, J.M.; HASKELL, J.P. Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments. **Oecologia**, Berlin, v.126, p.321–332, 2001.
- BROWN, S.; LUGO, A. Tropical Secondary Forests. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.6, p.1-32, 1990.
- CALEY, M.J.; SCHLUTER, D. The relationship between local and regional diversity. **Ecology**, Brooklyn, v.78, p.70–80, 1997.
- CANHAM, C.D. Different responses to gaps among shade tolerant tree species. **Ecology**, Brooklyn, v.70, p.548-550, 1989.
- CHAZDON, R. L.; FETCHER, N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. **Journal of Ecology**, Oxford, v.72, p.553-564, 1984.
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.31, p.343-66, 2000.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. **The American Naturalist**, Chicago, v.124, p.769-788, 1984.
- CLARK, D.B.; CLARK, D.A. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. **Oikos**, Copenhagen, v.55, p.225-230, 1989.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. **The American Naturalist**, Chicago, v.140, p.261–286, 1992.

- CONNELL, J.H. Some processes affecting the species composition in forest gaps. **Ecology**, Brooklyn, v.70, p.560-562, 1989.
- CONNELL, J.H.; GREEN, P.T. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. **Ecology**, Brooklyn, v.81, p.568-584, 2000.
- COOPER, W.S. The climax forest of Isle Royale, Lake Superior, and its development. **Botanical Gazette**, Chicago, v.55, p.1-44, p.115-140, p.189-235, 1913.
- CORNELL, H.V.; LAWTON, J.H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **Journal of Animal Ecology**, London, v.61, p.1-12, 1992.
- DELISSIO, L.J.; PRIMACK, R.B.; HALL, P.; LEE, H.S. A decade of canopy-tree seedling survival and growth in two Bornean rain forests: persistence and recovery from suppression. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.18, p.645-658, 2002.
- DENSLOW, J.S. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.18, p.431-51, 1987.
- DENSLOW, J.S. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. **Ecological Applications**, Washington, v.5, p.962-968, 1995.
- DENSLOW, J.S.; GUZMAN, S.G. Variation in stand structure, light, and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v.11, p.201-212, 2000.
- DRAPER, N.; SMITH, H. **Applied regression analysis**. New York: John Wiley, 1966. 709p.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S.F.; STRAIN, B.R. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. **International Journal of Biometeorology**, Leiden, v.29, p.145-155, 1985.
- FINEGAN, B. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.11, p.119-124, 1996.
- FOSTER, B.L.; TILMAN, D. Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. **Journal of Ecology**, Oxford, v.91, p.999-1007, 2003.
- GANADE, G.; BROWN, V.K. Succession in old pastures of central Amazonia: Role of soil fertility and plant litter. **Ecology**, Brooklyn, v.83, p.743-754, 2002.
- GARWOOD, N.C.. Tropical soil seed banks: a review. In: LECK, M.A.; PARKER, V.T.; SIMPSON, R.L. (Ed.). **Ecology of soil seed banks**. Academic Press, San Diego: 1989. p.149-209.
- GENTRY, A.W Bignoniaceae – Part II (Tribe Tecomeae). **Flora Neotropica Monographs**, New York, v.25, n.2, p1-370, 1992.
- GENTRY, A.W. Tree species richness of upper Amazonian forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v.85, p.156-159, 1988.

- GOTELLI, N.J.; COLWELL, R.K. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecology Letters**, Oxford, v.4, p.379-391, 2001.
- GOTELLI, N.J.; ENTSMINGER, G.L. **EcoSim: Null models software for ecology**. Version 7.0. Acquired Intelligence & Kesey-Bear. 2001.
- HARDESTY, B.D.; PARKER, V.T. Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a West African tropical forest. **Plant Ecology**, Dordrecht, v.164, p.49-64, 2003.
- HARMS, K.E.; CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Habitat associations of trees and shrubs in a neotropical forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v.89, p.947-959, 2001.
- HARMS, K.E.; WRIGHT, S.J.; CALDERON, O.; HERNANDEZ, A.; HERRE, E.A. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature**, London, v.404, p.493-495, 2000.
- HARTSHORN, G.S. Treefalls and tropical forest dynamics. In: TOMLINSON, P.B.; ZIMMERMAN, M.H. (Ed.). **Tropical trees as living systems**. Cambridge: Cambridge University Press, 1978. p.617-638.
- HE, F.; LEGENDRE, P.; LAFRANKIE, J.V. Spatial pattern of diversity in a tropical rain forest of Malaysia. **Journal of Biogeography**, Danvers, v.23, p.57-74, 1996.
- HIGGINS, S.I.; NATHAN, R.; CAIN, M.L. Are long-distance dispersal events usually caused by nonstandard means of dispersal? **Ecology**, Brooklyn, v.84, p.1945-1956, 2003.
- HILLEBRAND, H. Regressions of local on regional diversity do not reflect the importance of local interactions or saturation of local diversity. **Oikos**, Copenhagen, v.110, n.1, p.195-198, 2005.
- HILL, J.L.; HILL, R.A. Why are tropical rain forests so rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. **Progress in Physical Geography**, London, v.25, p.326-354, 2001.
- HOLL, K.D. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. **Biotropica**, Lawrence, v.31, n.2, p.229-242, 1999.
- HOLL, K. D.; LOIK, M.E.; LIN, E.H.V.; SAMUELS, I.A. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment. **Restoration Ecology**, Oxford, v.8, p.339-349, 2000.
- HOVESTADT, T.; YAO, P.; LINSENMAIR, K. E. Seed dispersal mechanisms and the vegetation of forest islands in a West African forest-savanna mosaic (Comoé National Park, Ivory Coast). **Plant Ecology**, Dordrecht, v.144, p.1-25, 1999.
- HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v.13, p.201-228, 1982.
- HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B.; O'BRIEN, S.T.; HARMS, K.E.; CONDIT, R.; WECHSLER, B.; WRIGHT, S.J.; LAO, S.L. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. **Science**, Washington, v.283, p.554-557, 1999.
- HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Biology, chance, and history and structure of tropical rainforest tree communities. In: DIAMOND, J.; CASE, T. (Ed.). **Community ecology**. New York: Harper and Row. 1986. p.314-330.

- HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. The fate of juvenile trees in a Neotropical forest: Implications for the natural maintenance of tropical tree diversity. In: BAWA, K.S.; HADLEY, M. (Ed.). **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Man and biosphere series, Unesco. Paris, Unesco: Parthenon Carnforth: Publishing, 1990. p.317-341.
- HUBBELL, S.P.; AHUMADA, J.A.; CONDIT, R.; FOSTER, R.B. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. **Ecological Research**, Tokyo, v.16, p.859-875, 2001.
- HURTT, G.C.; PACALA, S.W. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history, and competitive differences between plants. **Journal of Theoretical Biology**, London, v.176, p.1-12, 1995.
- HUSTON, M.A. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. **Oikos**, Copenhagen, v.86, p.393-401, 1999.
- JACQUEMYN, H.; BUTAYE, J.; HERMY, M. Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. **Journal of Biogeography**, Danvers, v.28, p.801-812, 2001.
- JESUS, R.M.; ROLIM, S.G. Fitossociologia da floresta atlântica de tabuleiro. **Boletim Técnico SIF**, Viçosa, v.19, p.1-150, 2005.
- KITAJIMA, K.; FENNER, M. Seedling regeneration ecology. In: FENNER, M. (Ed.). **Seeds: ecology of regeneration in plant communities**. Wallingford: CAB International, 2000. p.331-360.
- KOVACH, W.L. **MVSP – A multivariate statistical package for Windows**, v.3.13. Kovach Computing Services. Pentraeth, Wales, UK, 1999. 133p.
- LANDRUM, L.R. A new species of *Campomanesia* (Myrtaceae) from Brazil. **Brittonia**, v.39, n.2, p.245-247, 1987.
- LAWES, M.J.; OBIRI, J.A.F. Canopy gaps in subtropical forest in South Africa: size of the species pool and not the number of available niches limits species richness. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.19, p.549-556, 2003.
- LIEBERMAN M.; LIEBERMAN D.; HARTSHORN G.S.; PERALTA R. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. **Journal of Ecology**, Oxford, v.73, p.505-516, 1985.
- LIEBERMAN M.; LIEBERMAN D.; PERALTA R. HARTSHORN, G.S. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.11, p.161-178, 1995.
- LIMA, H.C. Novos taxa de Leguminosae - Papilionoideae (Tribo Dalbergieae) do Brasil. **Bradea**, Rio de Janeiro, v.3, n.45, p.399-406, 1983.
- LOREAU, M. Are communities saturated? On the relationship between alpha e beta diversity. **Ecology Letters**, Oxford, v.3, p.73-76, 2000.
- LOREAU, M.; MOUQUET, N. Immigration and the maintenance of local species diversity. **The American Naturalist**, Chicago, v.154, p.427-440, 1999.

- MAAS, P.J.M.; KAMER, H.M.; JUNIKKA, L.; MELLO-SILVA, R.; RAINER, H. Annonaceae from Central-eastern Brazil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v.52, n.80, p.65-98, 2001.
- MESQUITA, R.D.G. Management of advanced regeneration in secondary forests of the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v.130, p.131-140, 2000.
- MORI, S.A. Observações sobre as espécies de Lecythidaceae do leste do Brasil. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v.14, p.1-31, 1995.
- MOUQUET, N.; MUNGUIA, P.; KNEITEL, J.M.; MILLER, T.M. Community assembly time and the relationship between local and regional richness. **Oikos**, Copenhagen, v.103, p.618-626, 2003.
- MOUQUET N.; LEADLEY P.; MERIGET J.; LOREAU M. Immigration and local competition in herbaceous plant communities: a three-year seed-sowing experiment. **Oikos**, Copenhagen, v.104, p.77-90, 2004.
- MUNGUIA, P. Successional patterns on pen shell communities at local and regional scales. **Journal of Animal Ecology**, London, v.73, p.64-74, 2004.
- NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.15, p.278-285, 2000.
- NEWSTRON, L.E.; FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G. A new classification for phenology based on flowering patters in Lowland Tropical Rain Forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica**, Lawrence, v.26, p.141-159, 1994.
- OLIVEIRA, A.A.; MORI, S.A. A central Amazonian terra firme forest. I. High species richness on poor soils. **Biodiversity and Conservation**, Heidelberg, v.8, p.1219-1244, 1999.
- PACIOREK, C.J.; CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. The demographics of resprouting in tree and shrub species of a moist tropical forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v.88, p.765-777, 2000.
- PENHALBER, E.F.; MANTOVANI, W. Floração e chuva de sementes em mata secundária em São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.20, p.205-220, 1997.
- PENNINGTON, T.D. **The genus *Inga***. Royal Botanic Gardens, Kew: 1997. p.1-844.
- PHILLIPS, O.L.; HALL, P.; GENTRY, A.H.; SAWYER, S.A.; VÁSQUEZ MARTÍNEZ, R. Dynamics and species richness of tropical rain forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v.91, p.2805-2809, 1994.
- PRANCE, G.T. Chrysobalanaceae. **Flora Neotropica Monographs**, New York, v.95, p.1-220, 1989.
- RICKLEFS, R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, Washington, v.235, p.167-171, 1987.
- ROLIM, S.G.; NASCIMENTO, H.E.M. Richness, diversity and species-abundance relationships of a tropical tree forest under different sample sizes. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v.52, p.7-16, 1997.
- SALE, P.F. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. **The American Naturalist**, Chicago, v.111, p.337-359, 1977.

- SALE, P.F. Stock-recruit relationships and regional coexistence in a lottery competitive system: a simulation study. **The American Naturalist**, Chicago, v.120, p.139–159, 1982.
- SAS INSTITUTE. **Sas/Stat users guide, version 6**. Cary: NC, 1989.
- SCHUPP, E.W.; HOWE, H.F.; AUGSPURGER, C.K. Arrival and survival in tropical treefall gaps. **Ecology**, Brooklyn, v.70, p.562-564, 1989.
- SHMIDA, A.; WILSON, M.V. Biological determinants of species diversity. **Journal of Biogeography**, Danvers, v.12, p.1–20, 1985.
- SRIVASTAVA, D.S. Using local regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. **Journal of Animal Ecology**, London, v.68, p.1-16, 1999.
- SWAINE, M.D.; WHITMORE, T.C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, Dordrecht, v.75, p.81–86, 1988.
- TERBORGH, J.; PITMAN, N.; SILMAN, M.; SCHICHTER, H.; NÚÑEZ, P. Maintenance of tree diversity in tropical forests. In: LEVEY, D.J.; SILVA, W.; GALETTI, M. (Ed.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. Oxford: Oxford University Press, 2002. p.1-17.
- THOMAS W.W.; CARVALHO, A.M.V.; AMORIM, A.M.A.; GARRISON, J.; SANTOS, T.S. Diversity of Woody Plants in the Atlantic Coastal Forest of Southern Bahia, Brazil. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, New York, in press, 2006.
- TILMAN, D. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. **Ecology**, Brooklyn, v.78, p.81-92, 1997.
- TILMAN, D.; PACALA, S.. The maintenance of species richness in plant communities. In: RICKLEFS, R.; SCHLUTER, D. (Ed.). **Species diversity in ecological communities**. Chicago: University of Chicago Press, 1993, p.13-25.
- TURNBULL, L.A.; CRAWLEY, M.J.; REES, M. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. **Oikos**, Copenhagen, v.88, p.225-238, 2000.
- UHL, C. Recovery following disturbances of different intensities in the Amazon Rain Forest of Venezuela. **Interciencia**, Caracas, v.7, p.19-24, 1982.
- UHL, C.; CLARK, K.; DEZZEO, N.; MAQUIRINO, P. Vegetation dynamics in Amazon treefall gaps. **Ecology**, Brooklyn, v.69, p.751–763, 1988.
- URIARTE, M.; CONDIT, R.; CANHAM, C.D.; HUBBELL, S.P. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? **Journal of Ecology**, Oxford, v.92, p.348-360, 2004.
- VALENCIA, R.; BALSLEV, H.; PAZ, G.; MIÑO, C. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. **Biodiversity and Conservation**, Heidelberg, v.3, p.21-28, 1994.
- VANDERMEER, J.; MALLONA, MA.; BOUCHER, D.; YIH, K.; PERFECTO, I. Three years of ingrowth following catastrophic hurricane damage on the Caribbean coast of Nicaragua: evidence in

support of the direct regeneration hypothesis. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.11, p.465-471, 1995.

WARNER, R.R.; CHESSON, P.L. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. **The American Naturalist**, Chicago, v.125, p.769-787, 1985.

WEBB, C.O.; PEART, D.R. Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. **Ecology**, Brooklyn, v.80, p.2006-2017, 1999.

WEBB, C.O.; PEART, D.R. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v.88, p.464-478, 2000.

WELDEN, C.W.; HEWETT, S.W.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. **Ecology**, Brooklyn, v.72, p.35-40, 1991.

WENNY, D.G. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. **Evolutionary Ecology Research**, The Hague, v.3, p.51-74, 2001.

WESTOBY, M. The relationship between local and regional diversity: comment. **Ecology**, Brooklyn, v.79, p.1825-1827, 1998.

WILLS, C.; CONDIT, R. Similar non-random processes maintain diversity in two tropical rainforests. **Proceedings of Royal Society of London B**, London, v.266, p.1445-1452, 1999.

WILSON, J.B. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'Paradox of the Plankton': evidence from New Zealand plant communities. **New Zealand Journal of Ecology**, Rotorua, v.43, p.17-42, 1990.

WRIGHT, S.J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, Berlin, v.130, p.1-14, 2002.

ZOBEL, M. Plant species coexistence the role of historical, evolutionary and ecological factors. **Oikos**, Copenhagen, v.65, p.314-320, 1992.

ZOBEL, M. The relative role of species pools in determining plant species richness - an alternative explanation for species coexistence? **Trends in Ecology and Evolution**, London, v.12, p.266-269, 1997.