

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS  
CÂMPUS DE BOTUCATU

**REGENERAÇÃO NATURAL SOB TALHÕES PUROS DE ESPÉCIES  
NATIVAS COM DIFERENTES ATRIBUTOS FUNCIONAIS**

**DIMITRIO FERNANDES SCHIEVENIN**

Dissertação apresentada à Faculdade de  
Ciências Agronômicas da UNESP – Campus  
de Botucatu, para obtenção do título de  
Mestre em Ciência Florestal.

BOTUCATU - SP

Abril – 2016

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS  
CÂMPUS DE BOTUCATU

**REGENERAÇÃO NATURAL SOB TALHÕES PUROS DE ESPÉCIES  
NATIVAS COM DIFERENTES ATRIBUTOS FUNCIONAIS**

**DIMITRIO FERNANDES SCHIEVENIN**

**Orientador: Prof.<sup>a</sup> Dra. Vera Lex Engel**

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências Agronômicas da UNESP – Campus de Botucatu, para obtenção do título de Mestre em Ciência Florestal.

BOTUCATU - SP

Abril – 2016

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO - SERVIÇO TÉCNICO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - UNESP - FCA - LAGEADO- BOTUCATU (SP)

S332r Schievenin, Dimitrio Fernandes, 1989-  
Regeneração natural sob talhões puros de espécies nativas com diferentes atributos funcionais / Dimitrio Fernandes Schievenin. - Botucatu : [s.n.], 2016  
viii, 79 f.: ils., grafs., tabs.

Dissertação (Mestrado)- Universidade Estadual Paulista Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu, 2016  
Orientador: Vera Lex Engel  
Inclui bibliografia

1. Recuperação ecológica. 2. Comunidades vegetais. 3. Restauração de ecossistemas. 4. Plantas - Efeito do nitrogênio. I. Engel, Vera Lex. II. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Campus de Botucatu). Faculdade de Ciências Agrônômicas de Botucatu. III. Título.

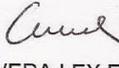
**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

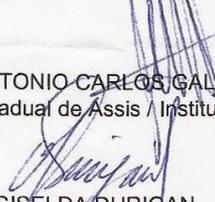
TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: REGENERAÇÃO NATURAL SOB TALHÕES PUROS DE ESPÉCIES NATIVAS COM DIFERENTES ATRIBUTOS FUNCIONAIS

**AUTOR: DIMITRIO FERNANDES SCHIEVENIN**

**ORIENTADORA: VERA LEX ENGEL**

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em CIÊNCIA FLORESTAL, pela Comissão Examinadora:

  
Profa. Dra. VERA LEX ENGEL  
Dep de Ciencia Florestal / Faculdade de Ciencias Agronomicas de Botucatu

  
Prof. Dr. ANTONIO CARLOS GALVÃO DE MELO  
Floresta Estadual de Assis / Instituto Florestal / Secretaria do Meio Ambiente

  
Profa. Dra. GISELDA DURIGAN  
Divisão de Florestas e Estações Experimentais - Floresta Estadual de Assis / Instituto Florestal do Estado de São Paulo - Assis/SP

Botucatu, 06 de abril de 2016

## Agradecimentos

Agradeço, primeiramente, à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” e à Faculdade de Ciências Agronômicas pela oportunidade do mestrado.

Ao Cnpq pela concessão da bolsa.

À minha orientadora, Dra. Vera Lex Engel, pela valiosa injeção de conhecimento e por todas as ideias para o projeto.

Aos membros da banca de qualificação Antonio Carlos Galvão de Melo e Giselda Durigan, pelas sugestões.

Aos amigos da República Google: Carlos, Vinícius, Ciro, Guilherme, Felipe e Eddie, pelos bons momentos de descontração e companheirismo.

Aos amigos do LERF pelas conversas, ajudas no campo, risadas e comemorações, em especial: Gisele, Vânia, Deivid, Diana, Rodrigo, Leonardo e Rita.

A todos que ajudaram no árduo trabalho de campo: Vânia, Luana, Nayara, Lucas, Mariane, Poliana, Gabriela, Aline, Gabriel, Andra, Marina, Maira, Jader, João e Roman.

Ao Leonardo Martins pela ajuda na identificação do material botânico.

À Turma 09 de Engenharia Florestal da UFSCar.

Aos amigos de Poá e região, que mesmo após terem estudado comigo por doze anos, ainda insistem em saídas mensais (no mínimo): Cauê, Deniz, Richard, Guto, Jean, Robertha e Nicole.

Aos meus pais, Mauro e Isabel pelo amor e pelo trabalho de educação e incentivo. À minha irmã Carolina pelo afeto, convivência e incentivo.

Ao Sítio Jatobá (que originalmente não tinha nenhum jatobá), por ser um eterno local de aprendizado, cova de minhas primeiras experiências em restauração ecológica.

## Sumário

LISTA DE FIGURAS .....	VI
LISTA DE TABELAS .....	VII
RESUMO .....	1
SUMMARY .....	3
1. INTRODUÇÃO.....	5
2. OBJETIVOS.....	8
3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	9
3.1. As regras de montagem e as teorias sucessionais na Restauração Ecológica....	9
3.2. Facilitação, tolerância e inibição da regeneração natural .....	11
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	15
4.1. Localização e descrição da área de estudo.....	15
4.2. Espécies estudadas .....	17
4.2.1. <i>Anadenanthera colubrina var. cebil</i> .....	17
4.2.2. <i>Araucaria angustifolia</i> .....	17
4.2.3. <i>Piptadenia gonoacantha</i> .....	18
4.2.4. <i>Hymenaea courbaril</i> .....	18
4.3. Delineamento experimental .....	19
4.4. Coleta de dados .....	19
4.4.1. <i>Solo</i> .....	19
4.4.2. <i>Índice de Área Foliar (IAF)</i> .....	19
4.4.3. <i>Temperatura e umidade relativa do ar</i> .....	19
4.4.4. <i>Serapilheira</i> .....	20
4.4.5. <i>Comunidade vegetal</i> .....	20
4.5. Análise dos dados .....	20
5. RESULTADOS .....	23
5.1. Estrutura dos talhões .....	23
5.1.1. <i>Classe I: a comunidade vegetal dos indivíduos maiores que 1,3 m de altura</i>	23
5.1.2. <i>Classe II: a comunidade vegetal dos indivíduos entre 0,5 e 1,3 m de altura</i>	27
5.2. O dossel como filtro ecológico .....	31
5.2.1. <i>Classe I: a comunidade vegetal dos indivíduos maiores que 1,3 m de altura</i>	31
5.2.5. <i>Classe II: a comunidade vegetal dos indivíduos entre 0,5 e 1,3 m de altura</i>	40
5.3. O solo dos talhões .....	48
5.4. Influência das espécies nas características dos talhões.....	49
5.4.1. <i>Temperatura e umidade relativa do ar</i> .....	49

5.4.2.	<i>Serapilheira acumulada no solo</i> .....	50
5.4.3.	<i>Índice de Área Foliar</i> .....	51
5.4.4.	<i>Fatores atuantes sobre a densidade e a riqueza da regeneração natural</i> .....	51
6.	DISCUSSÃO.....	55
6.1.	Plantios florestais podem tanto facilitar quanto inibir a regeneração natural..	55
6.2.	As espécies do dossel atuam como filtros ecológicos .....	58
6.3.	O solo dos talhões .....	61
6.4.	Influência das espécies plantadas nas características dos talhões.....	62
7.	CONCLUSÕES .....	66
8.	IMPLICAÇÕES PARA A PRÁTICA.....	67
9.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	68

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Localização das áreas de estudo na Fazenda Lageado. **Ac**: área de *Anadenanthera colubrina*; **Aa**: área de *Araucaria angustifolia*; **Pg**: área de *Piptadenia gonoacantha*; **Hc**: área de *Hymenaea courbaril*..... 16
- Figura 2: Porcentagem de indivíduos por talhão pertencentes à Classe I, em Botucatu, SP. Preto: indivíduos plantados e seus descendentes; traços diagonais: indivíduos de *Coffea arabica* L.; tracejados: espécies alóctones. .... 25
- Figura 3: Curva de acumulação de espécies (rarefação) para os indivíduos da Classe I para as quatro áreas estudadas (traços contínuos) e intervalos de confiança a 95% (linhas pontilhadas). Botucatu, SP. A: comunidade total; B: somente indivíduos regenerantes (excluindo indivíduos plantados, seus descendentes e cafeeiros). .... 26
- Figura 4: Distribuição diamétrica de todos os indivíduos com diâmetro maior que 5 cm em Botucatu, SP. A=área de angico, B=área de araucária, C=área de pau-jacaré, D=área de jatobá. Em preto: espécies plantadas e seus descendentes; em tracejado espécies regenerantes (alóctones). .... 27
- Figura 5: Porcentagem de indivíduos por talhão pertencentes à Classe II, em Botucatu, SP. Preto: indivíduos plantados e seus descendentes; traços diagonais: indivíduos de *Coffea arabica* L.; tracejados: espécies alóctones. .... 29
- Figura 6: Curva de acumulação de espécies (rarefação) para os indivíduos da Classe II para as quatro áreas estudadas (traços contínuos) e intervalos de confiança a 95% (linhas pontilhadas). Botucatu, SP. A: comunidade total; B: somente indivíduos regenerantes (excluindo indivíduos plantados, seus descendentes e cafeeiros). .... 30
- Figura 7: Análise de correspondência simples realizada com as espécies regenerantes (alóctones) da Classe I, em Botucatu, SP. Elipse em preto, o talhão angico; elipse em vermelho o talhão araucária; elipse em azul o talhão pau-jacaré; elipse e em verde o talhão jatobá. Pontos azuis representam as espécies, Eixo 1: 13,48%, Eixo 2: 10,82%. 39
- Figura 8: Análise de correspondência simples realizada com as espécies regenerantes (alóctones) da Classe II, em Botucatu, SP. Elipse em preto, o talhão angico; elipse em vermelho o talhão araucária; elipse em azul o talhão pau-jacaré; elipse e em verde o talhão jatobá. Pontos azuis representam as espécies. Eixo 1: 12,10%, Eixo 2: 10,18%. 48
- Figura 9: Análises microclimáticas durante seis meses do ano de 2015, nas quatro áreas experimentais em Botucatu, SP. A) Médias de temperatura máxima e desvios padrão; B) Médias de temperatura mínima e desvios padrão; C) Médias de umidade relativa do ar máxima e desvios padrão; D) Médias de umidade relativa do ar mínima e desvios padrão. .... 50

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Parâmetros fitossociológicos calculados para os indivíduos da Classe I ( $\geq 1,30$ m de altura) em talhões de plantios puros de diferentes espécies com cerca de 80 anos de idade.....	24
Tabela 2: Parâmetros fitossociológicos calculados para os indivíduos da Classe II (entre 0,5 e 1,30 m de altura) em talhões de plantios puros de diferentes espécies com cerca de 80 anos de idade. ....	28
Tabela 3: Espécies encontradas nas quatro áreas agrupadas por abundância (ind.ha <sup>-1</sup> ) em Botucatu, SP. Indivíduos maiores que 1,3 m de altura.....	33
Tabela 4: Espécies regenerantes oriundas do conjunto regional nas quatro áreas, em Botucatu, SP. ....	38
Tabela 5: Resultados da classificação dicotômica Twinspan para espécies indicadoras para cada área em Botucatu, SP. Plantas maiores que 1,3 m de altura. Os asteriscos representam o nível de significância (‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05).....	38
Tabela 6: Espécies encontradas nas quatro áreas agrupadas por abundância (ind.ha <sup>-1</sup> ) em Botucatu, SP. Indivíduos entre 0,5 e 1,3 m de altura. ....	42
Tabela 7: Resultados da Twinspan para espécies indicadoras para cada área em Botucatu, SP. Plantas da Classe II. Os asteriscos representam o nível de significância (‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05). ....	47
Tabela 8: Resultados das análises física e química do solo das áreas experimentais em duas profundidades em Botucatu, SP. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% de probabilidade. Teste A: Análise de Variância (ANOVA) seguida de Teste Tukey; Teste KW: Teste de Kruskal-Wallis seguido de teste de Mann-Whitney. ....	49
Tabela 9: Médias mensais (período de abril a setembro de 2015) das variáveis microclimáticas para cada talhão em Botucatu, SP. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% de probabilidade. Teste A: Análise de Variância (ANOVA) seguida de Teste Tukey; Teste KW: Teste de Kruskal-Wallis seguido de teste de Mann-Whitney. ....	50
Tabela 10: Valores relativos à serapilheira acumulada em cada talhão em Botucatu, SP. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% de probabilidade. Teste A: Análise de Variância (ANOVA) seguida de Teste Tukey; Teste KW: Teste de Kruskal-Wallis seguido de teste de Mann-Whitney. ....	51
Tabela 11: Médias dos Índices de Área Foliar por talhão nas estações chuvosa e seca em Botucatu, SP. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% de probabilidade entre colunas. Teste A: Análise de Variância (ANOVA) seguida de Teste Tukey; Teste KW: Teste de Kruskal-Wallis seguido de teste de Mann-Whitney.....	51
Tabela 12: Resultados dos modelos lineares generalizados por stepwise para variáveis explanatórias da densidade e riqueza dos indivíduos regenerantes, considerando-se os quatro talhões em conjunto em Botucatu, SP. ....	52

Tabela 13: Resultados dos modelos lineares generalizados por stepwise para variáveis explanatórias da densidade dos indivíduos regenerantes no talhão de angico, em Botucatu, SP. .... 52

Tabela 14: Resultados dos modelos lineares generalizados por stepwise para variáveis explanatórias da densidade dos indivíduos regenerantes no talhão de araucária, em Botucatu, SP. .... 53

Tabela 15: Resultados dos modelos lineares generalizados por stepwise para variáveis explanatórias da densidade dos indivíduos regenerantes no talhão de pau-jacaré, em Botucatu, SP. .... 53

Tabela 16: Resultados dos modelos lineares generalizados por stepwise para variáveis explanatórias da densidade dos indivíduos regenerantes no talhão de jatobá, em Botucatu, SP. .... 50

REGENERAÇÃO NATURAL SOB TALHÕES PUROS DE ESPÉCIES NATIVAS  
COM DIFERENTES ATRIBUTOS FUNCIONAIS. Botucatu, 2016, 74 p. Dissertação  
(Mestrado em Ciência Florestal) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade  
Estadual Paulista.

Autor: DIMITRIO FERNANDES SCHIEVENIN

Orientadora: VERA LEX ENGEL

## RESUMO

A facilitação e a inibição da regeneração natural por plantações florestais já foram demonstradas em regiões tropicais. Os mecanismos de facilitação e a influência das espécies plantadas na trajetória do sistema em regeneração, no entanto, ainda não estão completamente elucidados. Objetivou-se neste estudo investigar se, a partir das características funcionais das espécies do dossel, há diferenças nos processos de colonização do sub-bosque. O estudo foi realizado na região central do Estado de São Paulo, no município de Botucatu. Foram comparadas quatro espécies arbóreas plantadas há cerca de 80 anos como sombreadoras de cafezais: *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altschul (fixadora de nitrogênio); *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. (não fixadora); *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F. Macbr. (fixadora); *Hymenaea courbaril* L. (não fixadora). Todos os indivíduos arbustivo-arbóreos maiores que 0,5 m de altura foram medidos e identificados, em 25 parcelas de 10 x 10 m em cada talhão. O Índice de Área Foliar (IAF) de cada parcela foi determinado ao final da estação chuvosa (março) e ao final da estação seca (Setembro), de modo a detectar diferenças no padrão de sombreamento das áreas. No início da estação seca, foi coletada a serapilheira depositada no piso florestal com auxílio de um gabarito, de modo a verificar sua massa seca e sua influência na densidade e riqueza da regeneração natural. Levantamentos microclimáticos foram feitos durante um semestre, de modo a verificar eventuais diferenças entre os talhões. Os resultados mostraram altas taxas de auto recrutamento nos talhões de *A. colubrina* var. *cebil* e *P. gonoacantha*, o que pode ter inibido, em parte, a colonização no sub-bosque por outras espécies, especialmente na primeira área. A síndrome de dispersão das espécies plantadas pode ter afetado a proporção de indivíduos regenerantes de dispersão zoocórica, mas não a proporção de espécies. O Índice de Área Foliar não se

mostrou um bom indicador da capacidade de colonização das áreas por espécies alóctones. A densidade de indivíduos autóctones e massa seca de serapilheira no solo afetaram negativamente a densidade e a riqueza da regeneração natural, quando consideradas as quatro áreas; enquanto que a área basal mostrou efeitos positivos nestas variáveis. Variáveis abióticas também podem ter exercido efeito no processo de colonização do sub-bosque, considerando que existem diferenças em características microclimáticas e edáficas entre os talhões. Foi constatado que as quatro áreas seguiram trajetórias sucessionais distintas e que as espécies plantadas constituem filtro seletivo para a colonização do sub-bosque por espécies alóctones.

NATURAL REGENERATION IN PURE STANDS OF NATIVE SPECIES WITH DIFFERENT FUNCTIONAL ATTRIBUTES. Botucatu, 2016, 74 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) - Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista.

Author: DIMITRIO FERNANDES SCHIEVENIN

Advisor: VERA LEX ENGEL

## SUMMARY

Facilitation and inhibition of natural regeneration through forest plantations have been demonstrated in tropical regions. However, the facilitation mechanisms and its influence on succession trajectory are not so clear. We aimed at investigating whether there were differences amongst colonization processes of the understory, based on functional characteristics of the canopy species. The study site was located in central São Paulo State, Southeastern Brazil. We compared four abandoned forest stands that were used as shaded coffee plantations around 80 years ago: 1) *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altschul (nitrogen-fixing); 2) *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze. (non-fixing); 3) *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr. (nitrogen-fixing); and 4) *Hymenaea courbaril* L. (non-fixing). All understory individuals above 0.5 m tall were measured and identified at the species level, in 25 plots of 10 x 10 m in each stand. Leaf Area Index (LAI) was determined inside each plot at the end of the rainy season (March) and at the end of the dry season (September), in order to detect differences in shading pattern among the areas. Ground litterfall was collected in each plot using a 0.25 m<sup>2</sup> template, in order to assess the dry weight and its influence on natural regeneration. Microclimate data were also collected during six months, to check for differences among stands. The results show high rates of self-recruiting on *A. colubrina* var. *cebil* and *P. gonoacantha* stands, which may have partially inhibited understory colonization, especially in the first area. Dispersal syndrome of planted species affected the proportion of zoochoric dispersion regenerating individuals, but not the proportion of species. Leaf area index was not a good indicator for colonization capacity of areas by other species. Planted individuals density and its descendants and litterfall negatively affected natural regeneration density and richness, when analysed all four areas. Basal area, however, showed positive effects on these variables. Abiotic variables may have had some effect upon understory

colonization process, since we found differences in microclimate and soil characteristics among plots. It is clear that the four areas have taken different successional trajectories and that planted species work as selective filters for understory colonization by other species.

## 1. INTRODUÇÃO

Desde que se iniciaram os estudos em ecologia vegetal, a montagem dos ecossistemas ainda intriga a comunidade científica (GÖTZENBERGER et al., 2011; TEMPERTON et al., 2004). O termo "Regras de Montagem" - do inglês *Assembly Rules* - passou a se referir, em ecologia de comunidades, a interações entre organismos que ditam a trajetória das mudanças ocorridas e, conseqüentemente, sua estruturação em assembleias (DIAMONDS, 1975; NUTTLE et al., 2004). Tais interações resultam de filtros ecológicos abióticos e bióticos, que acabam por selecionar as espécies, a partir de um conjunto regional, que compõem a comunidade em estruturação (HOBBS; NORTON, 2004 ; GÖTZENBERGER et al., 2011).

A teoria das Regras de Montagem tem se tornado importante para a ciência da Ecologia da Restauração na medida em que, conhecer os processos que influem na trajetória desejada para um estado estável, auxilia na tomada de decisões. Dessa forma, restauradores podem tanto tentar reproduzir a trajetória original, como seguir por um caminho alternativo, almejando o mesmo estado final estável (NUTTLE et al., 2004).

Dentre os filtros bióticos estudados na teoria das Regras de Montagem, tem-se os processos de facilitação e inibição (HOBBS; NORTON, 2004). No primeiro caso, a chegada e o estabelecimento de uma espécie em questão facilita a entrada de outra espécie no sistema, por meio de mudanças ambientais. No segundo, uma espécie que coloniza uma área pode restringir a entrada e o estabelecimento de propágulos de outra espécie, principalmente via competição (BROOKER, 2008; CONNELL; SLATYER, 1997).

A facilitação e a inibição têm sido largamente estudadas nas últimas décadas, devido ao reconhecimento da importância destes processos nas comunidades vegetais. Contudo, ainda são necessárias mais pesquisas considerando a facilitação como ferramenta no processo de restauração de ecossistemas degradados (BROOKER et al., 2008).

As plantações florestais, inclusive as homogêneas, podem agir como facilitadoras da regeneração natural, contribuindo para a restauração do ecossistema (PARROTA et al., 1997). Mudanças nas condições locais promovidas pelas árvores plantadas são as responsáveis pela facilitação, tornando o ambiente menos inóspito à colonização por outras espécies (VIANI et al., 2010). As espécies arbóreas que facilitam a regeneração sob suas copas são comumente chamadas de *nurse-trees*, as quais poderiam ser utilizadas com sucesso para catalisar a sucessão durante a restauração florestal (ASHTON et al., 1997; GÓMEZ-APARICIO, 2004; PADILLA; PUGNAIRE, 2006; SAKAI et al., 2009).

No entanto, a capacidade de os plantios florestais atuarem como filtros bióticos, promovendo processos de facilitação ou inibição, dependerá de sua densidade, da espécie plantada, do clima local e da proximidade com fragmentos florestais nativos (PARROTA et al., 1997; CARNEVALE; MONTAGNINI, 2002; MODNA et al., 2010; ONOFRE et al., 2010; VIANI et al., 2010). Em áreas de Cerradão, a espécie *Pinus elliottii* Engelm facilita o estabelecimento da regeneração em seu sub-bosque, mas partir de certa idade, o *Pinus* passa a competir com a regeneração, inibindo-a (MODNA et al., 2010). Healey e Indiogara (2003) encontraram efeitos inibitórios por parte da teca (*Tectona grandis* L.f) na regeneração do sub-bosque em estudo conduzido na Costa Rica, mas ressaltaram a importância de estudos mais aprofundados para se determinar as causas.

Como as espécies podem atuar como filtros de maneira diferenciada, é importante conhecer os atributos do sub-bosque formado naturalmente sob os plantios para entender o papel das espécies plantadas na dinâmica dos ecossistemas e de áreas em processo de restauração ecológica. A atuação de uma espécie como filtro, direcionando processos facilitadores ou inibitórios para o estabelecimento de um sub-bosque diverso, está ligada a características tais como deciduidade, quantidade e qualidade da serapilheira produzida, nível de sombreamento, consumo de água, entre outros (DUPUY; CHAZDON, 2006; GARBIN, 2006; AUGSPURGER, 2008; NIINEMETS, 2010; MEJÍA-DOMÍNGUEZ et al., 2011;

MELO et al., 2015). A fixação biológica de nitrogênio atmosférico também é uma característica que pode influenciar na atuação da espécie como filtro facilitador (GÓMEZ-APARICIO, 2004). Estudos apontam que dosséis compostos por leguminosas que realizam associação simbiótica proporcionam alta disponibilidade de nitrogênio no sistema, o que pode ser evidenciado em análises de serapilheira e de concentração de nutrientes nas folhas (VITOUSEK; SANDFORD, 1986).

A maior parte dos estudos sobre facilitação e inibição por florestas plantadas aborda espécies exóticas, exploradas comercialmente, em especial dos gêneros *Eucalyptus* e *Pinus* (BONE et al., 1997; GELDENHUYS, 1997; LOUMETO; HUTTEL, 1997). Estudos com espécies nativas já foram realizados nos Estados do Rio de Janeiro e do Paraná (SANSEVERO et al., 2011; BARBOSA et al., 2009); mas são, em geral, escassos. Conhecer o papel de espécies nativas no direcionamento de trajetórias sucessionais por meio de processos de facilitação e inibição torna-se relevante, não só do ponto de vista de responder questões ecológicas, mas para atingir objetivos conservacionistas e de restauração.

## 2. OBJETIVOS

Visamos investigar as trajetórias sucessionais em monocultivos de quatro espécies florestais brasileiras, estabelecidos há mais de sete décadas, com o intuito de reponder às seguintes questões:

1) Qual o papel de diferentes espécies plantadas para o estabelecimento de plantas que se regeneram em seu sub-bosque?

2) Quais características funcionais das espécies componentes do dossel (fixação biológica de nitrogênio, produção de serapilheira, deciduidade, síndrome de dispersão e potencial de recrutamento) explicam este papel, afetando processos de facilitação/inibição e, conseqüentemente, a estrutura e composição da comunidade regenerante? Nosso pressuposto é de que espécies fixadoras de nitrogênio e decíduas, com grande capacidade de produção e acúmulo de serapilheira tenham papel facilitador da sucessão, promovendo uma comunidade de regenerantes mais densa e mais rica em espécies. Nosso segundo pressuposto é que espécies zoocóricas no dossel promoverão maior riqueza de espécies zoocóricas no sub-bosque.

### 3. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

#### 3.1. As regras de montagem e as teorias sucessionais na Restauração Ecológica

Tentativas de se prever a organização biótica em ecossistemas iniciaram-se em meados do século XX, por meio de estudos de interações positivas e negativas entre indivíduos, e como estas afetavam a estrutura da comunidade. O termo "Regras de Montagem" (*Assembly Rules*, em inglês), foi usado pela primeira vez em um estudo de 1975 de Jared Diamonds, que afirmava haver encontrado padrões não aleatórios de ocorrência de espécies de aves na Nova Guiné. Muitos estudos foram publicados questionando estes padrões, atribuindo-os à casualidade, enquanto que outros trabalhos encontraram combinações de espécies que não poderiam ser explicadas somente pela aleatoriedade (GÖTZENBERGER et al., 2011; TEMPERTON; HOBBS, 2004).

Wilson (1999) definiu as Regras de Montagem como “as restrições ecológicas nos padrões observados de presença ou abundância de espécies que são dependentes da presença ou abundância de uma ou mais espécies (não simplesmente a resposta de espécies ao ambiente físico)”. Entretanto, tem havido divergências quanto ao termo, uns atribuindo somente a fatores bióticos a presença ou abundância de espécies e outros incluindo fatores abióticos (TEMPERTON; HOBBS, 2004). Estudos sobre regras de montagem, em geral, visam prever qual parte do conjunto regional de espécies estará presente em um habitat. Para tanto, convém prognosticar primeiramente a presença e a ausência de espécies para, em seguida, prever a sua abundância (KEDDY, 1992).

De acordo com Temperton e Hobbs (2004), três teorias são consideradas em montagem em comunidades. Na Teoria Determinística, tanto a trajetória do ecossistema na sucessão quanto seu estado final são previsíveis em condições ambientais semelhantes. Dessa forma, quando aplicado à Restauração Ecológica, esta teoria envolveria reproduzir as condições ambientais de antes do distúrbio e deixar a sucessão tomar curso. A Teoria Estocástica advoga que a composição e a estrutura da comunidade são frutos da aleatoriedade, dependendo apenas da ordem de chegada dos indivíduos e da presença de nichos vagos. Aplicando esta teoria à Restauração Ecológica, vê-se que não é possível prever a trajetória do ecossistema após o distúrbio, uma vez que infinitas possibilidades podem mudar o curso. Além disso, como as comunidades estão em permanente mutação, não há um estágio de equilíbrio final. A terceira teoria, dos Estados Alternativos Estáveis, é posta como uma teoria intermediária entre as duas primeiras. Esta última postula que as comunidades podem, sim, ser restringidas e estruturadas até certo ponto; contudo, não descarta os eventos estocásticos, que podem alterar a trajetória sucessional e levar o ecossistema a um estado alternativo estável. Dessa forma, quando da restauração de uma área, pode-se esperar que esta siga uma das muitas possíveis trajetórias sucessionais e atinja diferentes pontos de equilíbrio, dependendo dos atratores (fatores ambientais).

Posto que as Regras de Montagem determinam limitações de estrutura e composição em uma comunidade, são consideradas resultado da seleção de algumas espécies do conjunto total disponível (GÖTZENBERGER et al., 2011; HOBBS; NORTON, 2004). Três filtros ecológicos foram descritos após extensa revisão de Götzenberger et al. (2011): a dispersão, o ambiente abiótico e as interações bióticas. Hobbs e Norton (2004), por sua vez, consideram que no âmbito da Restauração Ecológica, podem ser destacados três tipos de filtros, os abióticos, os bióticos e os socioeconômicos. No primeiro grupo encontram-se aspectos climáticos (precipitação, por exemplo), substrato (fertilidade, textura e capacidade de retenção de água, por exemplo), e estrutura da paisagem (histórico de utilização da área e isolamento, por exemplo). No segundo grupo estão as interações entre os seres vivos (competição, predação, mutualismos etc.), a ordem de chegada das espécies e o legado biológico (composição passada e atual).

### 3.2. Facilitação, tolerância e inibição da regeneração natural

Considerando-se como filtro biótico a ordem de chegada das espécies, tem-se três processos que ditam a sucessão em comunidades florestais: facilitação, tolerância e inibição. No primeiro caso, as espécies pioneiras modificam o ambiente, facilitando o recrutamento e a sobrevivência das espécies tardias. No segundo caso, considera-se que o recrutamento e a sobrevivência das espécies tardias independem das modificações ambientais promovidas pelas espécies iniciais. No terceiro caso, as espécies de início de sucessão inibem o recrutamento de novos indivíduos, sendo que este só ocorrerá quando os indivíduos dominantes sofrerem danos (CONNEL; SLATYER, 1977). Entretanto, é difícil demonstrar o papel destes três processos na trajetória sucessional de uma comunidade, uma vez que podem ocorrer simultaneamente ou ainda aumentar ou diminuir de importância ao longo da sucessão (TEMPERTON; ZIRR, 2004)

As plantas que possuem a capacidade de facilitar o estabelecimento de outras são conhecidas como *nurse plants* – ou *nurse trees*, quando são árvores. Estas geralmente estão associadas a alterações de microhabitat. As mudanças promovidas pela planta facilitadora auxiliam na superação de filtros ecológicos e no estabelecimento de outras plantas (PADILLA; PUGNAIRE, 2006). Tanto a facilitação quanto a inibição podem ocorrer sob a mesma espécie, dependendo da densidade e do tamanho das árvores do plantio (MODNA et al., 2010). A facilitação ocorre, então, quando os benefícios excedem os efeitos negativos (REN et al., 2008).

No Estado do Mato Grosso, constatou-se o efeito facilitador de *Trema micrantha* (L.) e de *Schyzolobium amazonicum* Huber ex Ducke na regeneração natural em área de mineração de ouro (RODRIGUES et al. (2004). Os autores ressaltaram a presença de fragmentos florestais bem conservados nas proximidades, que agiriam como fonte de propágulos. As espécies facilitadoras não foram plantadas no local, sendo oriundas também de regeneração natural.

É por meio do processo de facilitação que plantações florestais, originalmente destinadas a fins produtivos, podem catalisar a restauração em seu sub-bosque. A floresta plantada funciona como abrigo para a fauna, que traz propágulos. Esta estrutura ajuda ainda a vencer o filtro biológico das gramíneas competidoras através de sua supressão por sombreamento, o que aumenta o sucesso do estabelecimento de plântulas nativas dispersadas dos arredores. Seguem-se a

modificação do microclima e a ciclagem de nutrientes como serviços prestados pelo plantio, que propiciam o sucesso no estabelecimento de um sub-bosque regenerante (PARROTA et al., 1997; LUGO, 1997).

O processo de regeneração natural em áreas abertas pode ser inviabilizado quando existem barreiras à chegada e ao estabelecimento de propágulos. Tais barreiras podem estar relacionadas a características do solo (compactação, deficiência de nutrientes e matéria orgânica), ao microclima inóspito (excesso de insolação e baixa umidade do ar) e à competição com gramíneas (ENGEL; PARROTA, 2008). Dessa forma, mesmo as monoculturas florestais podem proporcionar condições mais favoráveis à sucessão (LUGO, 1997), embora existam evidências de que um plantio mais variado proporciona maior diversidade na regeneração do que monocultivos, e de que espécies folhosas catalisam melhor a sucessão do que coníferas (CARNEVALE; MONTAGNINI 2002; PARROTA et. al, 1997). O efeito facilitador dos plantios florestais é tanto maior quanto mais degradada for a área e em regiões de clima mais seco, diminuindo proporcionalmente à distância das fontes de propágulos (PARROTA et al. 1997).

A espécie plantada pode influenciar na estrutura e diversidade do sub-bosque regenerante, ou ainda facilitar algumas espécies em detrimento de outras, alterando a trajetória sucessional e trazendo resultados diferentes dos encontrados em florestas naturais maduras (BARBIER, 2008; KEENAN et al., 1997; LUGO, 1997). A densidade do plantio também afeta a formação do sub-bosque regenerante. Um plantio muito denso pode ser de grande valia no início do processo, uma vez que elimina as gramíneas competidoras de forma mais eficaz e modifica o microclima mais rapidamente. Contudo, a densidade pode inibir a regeneração posteriormente, devido à competição dos indivíduos regenerantes com as espécies já estabelecidas (MODNA et al., 2010). Algumas espécies simplesmente não possuem atributos que facilitam a regeneração, seja pelo excesso de sombreamento, pela competição por água ou pela alta capacidade de recrutamento destas no próprio sub-bosque (PARROTA, 1995).

Em geral, os estudos que comparam a regeneração natural sob plantações de nativas e de exóticas apontam que há maior diversidade sob talhões de nativas, enquanto a densidade de indivíduos regenerantes depende de características de folhas e copa (KEENAN et al., 1997). Carnevale e Montagnini (2002) estudaram plantios puros e mistos de espécies nativas na Costa Rica e constataram que os plantios

mistos abrigavam maior diversidade que os puros, mas que existiam diferenças na diversidade também entre as espécies plantadas no sistema de monocultura.

A influência da composição do dossel na regeneração natural parece ocorrer devido a características da espécie plantada. A diversidade de regenerantes pode variar de acordo com a mistura de diferentes grupos de espécies, como coníferas e folhosas (BARBIER, 2008), ou ainda devido à presença de espécies zoocóricas que atraíam dispersores de sementes (SANSEVERO et al., 2011). A densidade de regenerantes pode ser influenciada pela capacidade de associação simbiótica da espécie do dossel para fixação de nitrogênio (OTSAMO et al., 1999), mas este mesmo dossel pode ser menos eficiente que outra espécie em recompor a diversidade do sistema (POWERS et al., 1997).

A construção de uma estrutura florestal que facilite a regeneração da floresta nativa também é a abordagem adotada no método das *framework species*, ou espécies-alicerce que envolve seleção de um leque de espécies que possuam características adequadas para formar o "esqueleto" da floresta futura (BLAKESLEY; HARDWICK; ELLIOTT, 2002). Este "esqueleto" deve ser capaz de permitir a entrada e o estabelecimento dos propágulos regenerantes.

Neste método, as árvores selecionadas para compor esta estrutura florestal são, em geral, provenientes de todos os grupos sucessionais. A escolha de espécies que funcionem para tal propósito passa por observações prévias do seu comportamento na vegetação nativa, estudos fenológicos e posteriormente, propagação em viveiro e desenvolvimento em campo. Em seguida, verifica-se a capacidade de efetivamente catalisar a regeneração natural (BLAKESLEY; HARDWICK; ELLIOTT, 2002).

As *framework species* podem ou não fazer parte da estrutura futura da floresta, dependendo das suas características. As vinte ou trinta espécies selecionadas para tal finalidade devem possuir, além de atributos como altas taxas de sobrevivência, rápido crescimento e copas capazes de eliminar as gramíneas, a característica de serem *nurse-trees*.

A capacidade de associação simbiótica de algumas espécies arbóreas com organismos fixadores de nitrogênio também é uma característica interessante, presente em algumas espécies facilitadoras (GOOSEM; TUCKER, 1995; GÓMEZ-APARICIO, 2004). Considerando que o nitrogênio pode ser fator limitante em ecossistemas em início de sucessão (MCLENDON; REDENTE, 1991), a fixação

biológica deste nutriente desempenha papel fundamental na acumulação do elemento nos ecossistemas, pois os organismos fixadores levam o suprimento de nitrogênio próximo ao equilíbrio com outros recursos limitantes (VITOUSEK et al., 2002). Muito embora existam plantas de outras famílias capazes de fixar nitrogênio de maneira simbiótica, parte das pertencetes à família Fabaceae são as mais importantes nas florestas tropicais (SPRENT; PARSONS, 2000; VITOUSEK et al., 2002) e podem ajudar a acelerar a recuperação de áreas severamente degradadas (CHAER et al.; 2011)..

Em estudo conduzido na Costa Rica, Nichols e Carpenter (2006) comprovaram que o plantio de *Inga edulis* Mart. consorciado com *Terminalia amazonia* (J.F.Gmel.) Exell acarretava em múltiplos benefícios para a segunda espécie, notadamente a disponibilidade de nitrogênio, rapidamente acumulado na biomassa de *T. amazonica*. Também já foram reportados diferentes padrões de sub-bosque sob dossel de leguminosas fixadoras e não fixadoras (CUSACK; MACCLEERY, 2014). Os resultados deste estudo mostraram que o efeito da introdução de espécies fixadoras pode ser benéfico desde que estas sejam intolerantes à sombra, caso contrário, podem se perpetuar no sistema além do desejado.

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1. Localização e descrição da área de estudo

O estudo foi realizado no município de Botucatu, localizado no centro-sul do Estado de São Paulo, na Fazenda Lageado, propriedade da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP/FCA). A vegetação original é classificada como Floresta Estacional Semidecidual (IBGE, 2012), sobre NITOSSOLO VERMELHO Distrófico (MAHL et al., 2004) e elevação de 800 m, no topo da Cuesta de Botucatu. O clima da região é classificado de acordo com Köppen como Cfa, clima temperado quente úmido, com a temperatura média do mês mais quente superior a 22°C e precipitação média de 1428 mm anuais (CUNHA; MARTINS, 2009).

A amostragem foi realizada em quatro talhões florestais implantados há 75-80 anos como parcelas de observação de espécies para sombreamento de café:

- 1) *Anadenanthera colubrina* – Plantio puro de angico (*Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altschul) com 80 anos de idade e área de 1,69 ha. Está situado nas coordenadas 22K 764033,99 m E, 7472742,92 m S, próximo a plantios de café, cultivos anuais e um talhão misturando angico e *Eucalyptus* sp.
- 2) *Araucaria angustifolia* – Plantio puro de pinheiro-do-paraná (*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze.), com 75 anos de idade e área de 1,44 ha. Está situado nas coordenadas 22K 764388,30 m E, 7473360,10 m S, rodeado de cultivos anuais e pasto.
- 3) *Piptadenia gonoacantha* – Plantio puro de pau-jacaré (*Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F. Macbr.), com 75 anos de idade e 1,42 ha de área. Está situado nas coordenadas 22K 764746,18 m E, 7472222,37 m S, próximo a talhões que misturam

pau-jacaré e *Eucalyptus* sp., uma linha de árvores de araucária e uma pista de teste de máquinas agrícolas.

**4) *Hymenaea courbaril*** – Plantio puro de jatobá (*Hymenaea courbaril* L.) com 75 anos de idade e área de 0,5 ha. Está situado nas coordenadas 22K 763832,65 m E, 7472573,71 m S, próximo aos terrenos da estação de tratamento de esgotos da fazenda, plantações de lichia, pasto e um talhão misto de pau-jacaré e tipuana (*Tipuana tipu* (Benth.) O. Kuntze).

As florestas foram plantadas entre 1935 e 1940, com a finalidade de sombreamento de café, durante o período em que a Fazenda Lageado era uma estação experimental do Instituto Brasileiro do Café. O espaçamento utilizado variou de 8 x 8 m a 10 x 10 m, e não há registros de manejo madeireiro (BRASIL, 1947). Estima-se que as áreas tenham sido abandonadas na década de 1960. A localização dos talhões é apresentada na Figura 1.



Figura 1: Localização das áreas de estudo na Fazenda Lageado. **Ac**: área de *Anadenanthera colubrina*; **Aa**: área de *Araucaria angustifolia*; **Pg**: área de *Piptadenia gonoacantha*; **Hc**: área de *Hymenaea courbaril*.

## 4.2. Espécies estudadas

### 4.2.1. *Anadenanthera colubrina* var. *cebil*

Árvore pertencente à família Fabaceae, a espécie *A. colubrina* var. *cebil* é considerada semidecídua a decídua (CARVALHO, 2003; LORENZI, 2008). Também conhecida popularmente como angico-vermelho, atinge de 10 a 20 m de altura, podendo chegar a até 35 m no interior de florestas (CARVALHO, 2003). É uma espécie heliófita e pioneira, ocorrendo na Floresta Ombrófila Densa, na Floresta Estacional Semidecidual e em menor densidade na Floresta Ombrófila Mista (CARVALHO, 2003; LORENZI, 2008).

As sementes do angico-vermelho são dispersas por autocoria e barocoria, germinando com facilidade. Possuem, no entanto, baixa viabilidade de armazenamento. A espécie é recomendada para projetos de restauração ecológica, pois o crescimento das plantas é considerado rápido (LORENZI, 2008). É espécie fixadora de nitrogênio, associando-se a bactérias do gênero *Rhizobium* (FARIA et al., 1984; CARVALHO, 2003).

### 4.2.2. *Araucaria angustifolia*

Espécie pertencente à família Araucariaceae, a araucária, que também é conhecida como pinheiro-do-paraná, é árvore alta e de forma característica contrastante com as demais árvores da flora brasileira. Ocorre majoritariamente no Sul do Brasil e em regiões de altitude do Sudeste, constituindo a fisionomia conhecida como Floresta Ombrófila Mista. Pode atingir até 50 m de altura e 250 cm de Diâmetro à Altura do Peito (DAP) quando adulta, constituindo o primeiro estrato da vegetação (CARVALHO, 2003; LORENZI, 2008). Trata-se de uma espécie perenifólia, longa e de crescimento médio, mas considerada pioneira dado o seu caráter de colonizadora de campos (CARVALHO, 2003).

As sementes, dispersas por animais, germinam com facilidade, mas de forma irregular (CARVALHO, 2003; LORENZI, 2008). Mesmo assim, apresenta baixas taxas de regeneração natural em ambientes pouco perturbados. Já foi relatada a sua associação com micorrizas (CARVALHO, 2003).

#### 4.2.3. *Piptadenia gonoacantha*

Árvore pertencente à família Fabaceae. Conhecida popularmente como pau-jacaré é uma planta semidecídua, de 8 a 20 m de altura e 20 a 50 cm de DAP. Há relatos de árvores maiores, de até 30 m de altura. É encontrada na Floresta Ombrófila Densa e na Floresta Estacional Semidecidual, principalmente no Sudeste do Brasil. Há controvérsias quando ao grupo sucessional ao qual pertence, sendo classificada de pioneira a clímax exigente de luz (CARVALHO, 2003; LORENZI, 2008).

Suas sementes são dispersas por autocoria e anemocoria. Apresenta altas taxas de germinação e crescimento rápido, sendo útil na restauração ecológica. Além disso, associa-se com bactérias do gênero *Rhizobium* que atuam na fixação de nitrogênio atmosférico, contribuindo para a melhora do solo onde vegeta (CARVALHO, 2003).

#### 4.2.4. *Hymenaea courbaril*

O jatobá, como é conhecido popularmente, é uma árvore semidecídua que pode atingir até 20 m de altura e 100 cm de diâmetro. Ocorre na Floresta Estacional Semidecidual, nos Cerradões e na Floresta Ombrófila Densa, em porções das regiões Centro-Oeste, Nordeste e Sul e em toda a região Sudeste (LORENZI, 2008). É considerada secundária tardia, tolerante a sombra e pode viver por longo período (CARVALHO, 2003).

As sementes, dispersas por animais, apresentam rápida germinação, porém em baixo índice em condições naturais. Apesar de pertencer à família Fabaceae, não realiza associação simbiótica com bactérias fixadoras de nitrogênio. O jatobá possui médio a lento ritmo de crescimento. Mesmo assim, é recomendado para projetos de restauração ecológica (CARVALHO, 2003; LORENZI, 2008).

### **4.3.Delineamento experimental**

O estudo foi conduzido em 100 parcelas de 10 x 10m, distribuídas aleatoriamente em cada uma das áreas, totalizando 25 parcelas por talhão. Respeitou-se 10 m de bordadura.

### **4.4.Coleta de dados**

Neste estudo, foram consideradas como variáveis descritivas as características do solo, o índice de área foliar, as temperaturas e a umidade relativa do ar no interior dos plantios. Como variáveis predictoras, consideramos as características dos plantios (espécies plantadas, sua área basal e densidade, e o acúmulo de serapilheira no solo). Como variáveis resposta foram consideradas a densidade e a riqueza de espécies que colonizaram o sub-bosque dos plantios descritos anteriormente.

#### *4.4.1. Solo*

Amostras de solo foram coletadas em cada parcela, em duas profundidades (até 15 cm e de 15 a 30 cm), de modo a comporem cinco amostras de cada profundidade por talhão. A análise física e química foi conduzida no Laboratório de Solos do Departamento de Solos e Recursos Ambientais da Faculdade de Ciências Agronômicas (Unesp).

#### *4.4.2. Índice de Área Foliar (IAF)*

O Índice de Área Foliar (IAF) dos talhões foi estimado com um interceptômetro AccuPar (AccuPAR, Decagon, Washington, USA). Os valores de radiação foram medidos em três pontos (para compor uma observação) por parcela em todos os talhões, confrontados com duas medidas a céu aberto. O procedimento foi realizado em duas épocas: uma ao final da estação chuvosa (março de 2015), e outra ao final da estação seca (setembro de 2015).

#### *4.4.3. Temperatura e umidade relativa do ar*

Para caracterização do microclima das áreas estudadas, foram feitas coletas de dados microclimáticos (temperaturas máxima e mínima do ar, umidade

relativa do ar) com termohigrômetros digitais (Instrutherm – Modelo: HT 210) Cinco aparelhos foram instalados mensalmente por talhão, por um período de seis meses, de abril a setembro (estação seca). As coletas eram realizadas em três dias consecutivos de cada mês, registrando as temperaturas máximas e mínimas, e a umidade relativa do ar máxima e mínima de cada dia.

#### 4.4.4. *Serapilheira*

A amostragem da serapilheira ocorreu em maio de 2015, na transição entre a estação chuvosa e a estação seca. Retirou-se uma amostra de 0,25 m<sup>2</sup> por parcela, usando-se um gabarito circular. Foram recolhidas as folhas, os galhos finos e os galhos grossos. Os materiais foram secos em estufa até peso constante para determinação da massa seca. Após a trituração, formaram cinco amostras compostas por talhão que seguiram para análise de nutrientes (N, P, K) (PULROLNIK et al., 2009).

#### 4.4.5. *Comunidade vegetal*

Foram registrados todos os indivíduos arbustivos e arbóreos com altura superior a 0,5 m presentes nas parcelas. Dos indivíduos maiores que 1,3 m de altura, foram tomadas as medidas de diâmetro à altura do peito (DAP=1,3 m) e a altura total, que foi estimada com o auxílio de varas graduadas. As plantas com alturas entre 0,5 e 1,3 m foram apenas contadas. Todos os indivíduos foram identificados em campo ou com auxílio de material de apoio no Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal da Unesp/FCA.

### **4.5. Análise dos dados**

Os dados da comunidade vegetal foram separados em plantados (todos os indivíduos de angico, araucária, pau-jacaré, jatobá e descendentes, em suas respectivas áreas, espécies autóctones), indivíduos de café e regenerantes (espécies alóctones). Também foram separados em duas classes, sendo Classe I os indivíduos com altura igual ou maior que 1,3 m e Classe II aqueles com altura entre 0,5 m e 1,3 m. Os valores foram processados no software FITOPAC 2 (SHEPHERD, 2009) para o

cálculo dos parâmetros densidade por hectare e dominância por espécie, além das estimativas de área basal por hectare e índices de diversidade. Para comparar a riqueza entre os talhões, foram geradas curvas de acumulação de espécies em função dos indivíduos amostrados por meio de técnica de *bootstrap*, utilizando o software PAST 3.09 (HAMMER et al., 2001).

Baseado nos estudos de Fonseca (2000) e Cassola (2008), além do relatório técnico de Martins e Engel (2007), fez-se uma lista com as espécies que pertenceriam ao conjunto regional. Nesta lista optou-se por incluir somente as identificadas até o nível de epíteto específico, excluindo-se morfoespécies ou as passíveis de confirmação. Foram consideradas somente as espécies nativas da Floresta Estacional Semidecidual. Para a obtenção dos dados de síndrome de dispersão e tolerância à sombra das espécies, foram utilizadas as publicações de Barbosa et al. (2015), Durigan et al. (2004), Carvalho (2003) e Lorenzi (2008).

Os valores de densidade, área basal, variáveis de solo e serapilheira foram processados no software "R" (R Core Team, 2015) para verificação da normalidade de distribuição de erros (Teste de Shapiro-Wilk) e homogeneidade das variâncias (Teste de Bartlett). Quando atendidos os pressupostos, os valores médios foram comparados por meio de Análise de Variância (ANOVA) a 5% de probabilidade para verificar diferenças entre os talhões. Quando não atendidos os pressupostos optou-se pela transformação logarítmica ou via *box cox* dos dados. Se ainda assim os dados não possuísem distribuição normal e homogeneidade de variâncias, foi aplicado o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, seguido de teste de Mann-Whitney.

Verificou-se também a distribuição diamétrica de todos os indivíduos maiores que 5 cm de diâmetro da comunidade regenerante e da comunidade plantada para verificação da estrutura das quatro comunidades e como os indivíduos estavam agrupados nas classes de tamanho.

Fez-se uma análise de correspondência simples de modo a verificar o agrupamento das áreas em relação às espécies, excluindo-se as plantadas e as que apresentavam somente um indivíduo (software PAST). Por meio de classificação hierárquica Twinspan (do inglês *two-way indicator species analysis*), foram detectadas espécies consideradas indicadoras em cada talhão e em cada classe (Software R).

Por meio de regressões stepwise utilizando Modelos Lineares Generalizados (GLM), verificou-se a influência de fatores como área basal e densidade da espécie plantada (indivíduos maiores que 1,3 m de altura) e acúmulo de serapilheira

em aspectos da regeneração natural (indivíduos maiores que 1,3 m de altura), como riqueza e densidade. O processamento também foi feito no software “R” utilizando o valor de AIC para inclusão ou exclusão de variáveis.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Estrutura dos talhões

#### 5.1.1. Classe I: a comunidade vegetal dos indivíduos maiores que 1,3 m de altura

A densidade total foi maior no talhão de pau-jacaré e de angico, que diferiram dos demais (Tabela 1). Nota-se, contudo, que metade da densidade no talhão de angico é devido à espécie plantada e cerca de 20% devido à presença de *Coffea arabica* L (Tabela 1; Figura 2). Embora a densidade de espécies autóctones seja alta também no talhão de pau-jacaré, neste a maior parte da densidade total é explicada pelas espécies colonizadoras. Os talhões de jatobá e araucária apresentaram os menores valores de densidade total e de densidade de plantadas, com cerca de 90% da densidade no talhão araucária sendo explicada pela comunidade regenerante (Tabela 1; Figura 2). Nesta área, os cafeeiros não estiveram presentes, ao passo que constituem cerca de 30% da densidade total no talhão de jatobá.

Tabela 1: Parâmetros fitossociológicos calculados para os indivíduos da Classe I ( $\geq 1,30$  m de altura) em talhões de plantios puros de diferentes espécies com cerca de 80 anos de idade

	Parâmetros	angico	araucária	pau-jacaré	jatobá	Teste <sup>(3)</sup>
<b>Total Comunidade</b> (1)	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	9184a	3916c	9212a	5940b	A
	Área Basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	30,25b	50,8a	38,92b	33,2b	KW
	Número de Espécies	37c	66b	69a	53b	A
	Número de Famílias	25c	30b	32a	25b	A
	Índice Alfa de Fisher	6,264c	15,97ab	13,39a	10,74b	A
	Equabilidade (J)	0,46c	0,69ab	0,69a	0,6b	KW
	Índice de Shannon-Wiener (H')	1,66c	2,89b	2,9a	2,4b	KW
<b>Indivíduos plantados e descendentes</b> (2)	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	4516a	324c	1812b	120d	KW
	Área Basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	28,08bc	41,8a	30,76b	20,04c	KW
<b>Comunidade Regenerante (espécies alóctones)</b>	Densidade (ind.ha <sup>-1</sup> )	2912c	3592bc	7028a	4328b	A
	Área Basal (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	0,49c	2,25b	2,07b	3,25b	KW
	Número de Espécies	35c	65b	67a	51b	A
	Número de Famílias	25c	29b	32a	25b	A
	Índice Alfa de Fisher	7,67c	16,09a	13,80b	11,11a	KW
	Equabilidade (J)	0,56b	0,68ab	0,70a	0,61b	KW
	Índice de Shannon-Wiener (H')	1,98c	2,83b	2,95a	2,39b	A

<sup>(1)</sup>: inclui indivíduos plantados, de cafeeiros e de espécies alóctones. <sup>(2)</sup> não inclui cafeeiros. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% de probabilidade.

<sup>(3)</sup> A: Análise de Variância (ANOVA) seguida de Teste Tukey; KW: Teste de Kruskal-Wallis seguido de teste de Mann-Whitney.

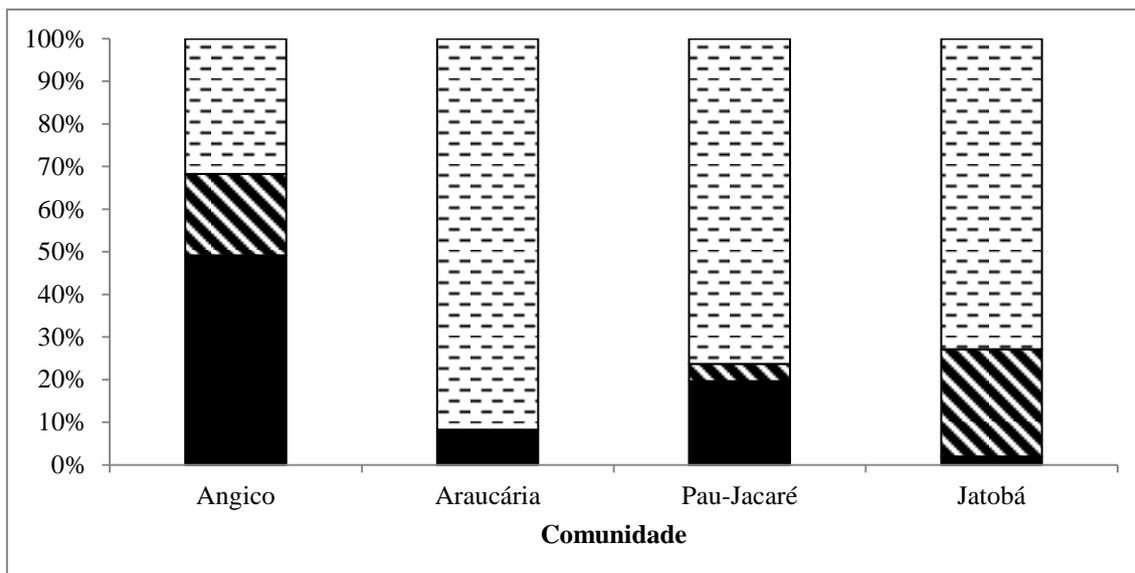


Figura 2: Porcentagem de indivíduos por talhão pertencentes à Classe I, em Botucatu, SP. Preto: indivíduos plantados e seus descendentes; traços diagonais: indivíduos de *Coffea arabica* L.; tracejados: espécies alóctones.

Embora o número de espécies amostradas nos talhões de araucária e pau-jacaré tenham sido semelhantes (Tabela 2), as curvas de rarefação indicam que para amostras iguais (cerca de 900 indivíduos) a riqueza foi maior no talhão de araucária, seguido por pau-jacaré e jatobá, que não diferem ao nível de 5% de probabilidade, e o angico como o talhão mais pobre (Figura 3A). A exclusão das espécies plantadas e dos cafeeiros aproxima os resultados, mas aponta novamente o talhão de araucária como a área de maior riqueza e o angico como a de menor (Figura 3B).

O índice Alfa de Fisher é maior na área de araucária (valores absolutos), seguido da área de pau-jacaré, jatobá e angico (Tabela 1). Excluindo-se os indivíduos plantados e cafeeiros, os valores absolutos dos índices sobem ligeiramente em todos os talhões. O mesmo acontece com a Equabilidade (J), exceto no talhão de araucária onde mostra ligeira queda. O índice de Shannon-Wiener comportou-se de maneira distinta, apresentando alta discreta nos talhões de angico e pau-jacaré, quando excluídas plantadas e cafeeiros, e pequena queda nos talhões de araucária e jatobá.

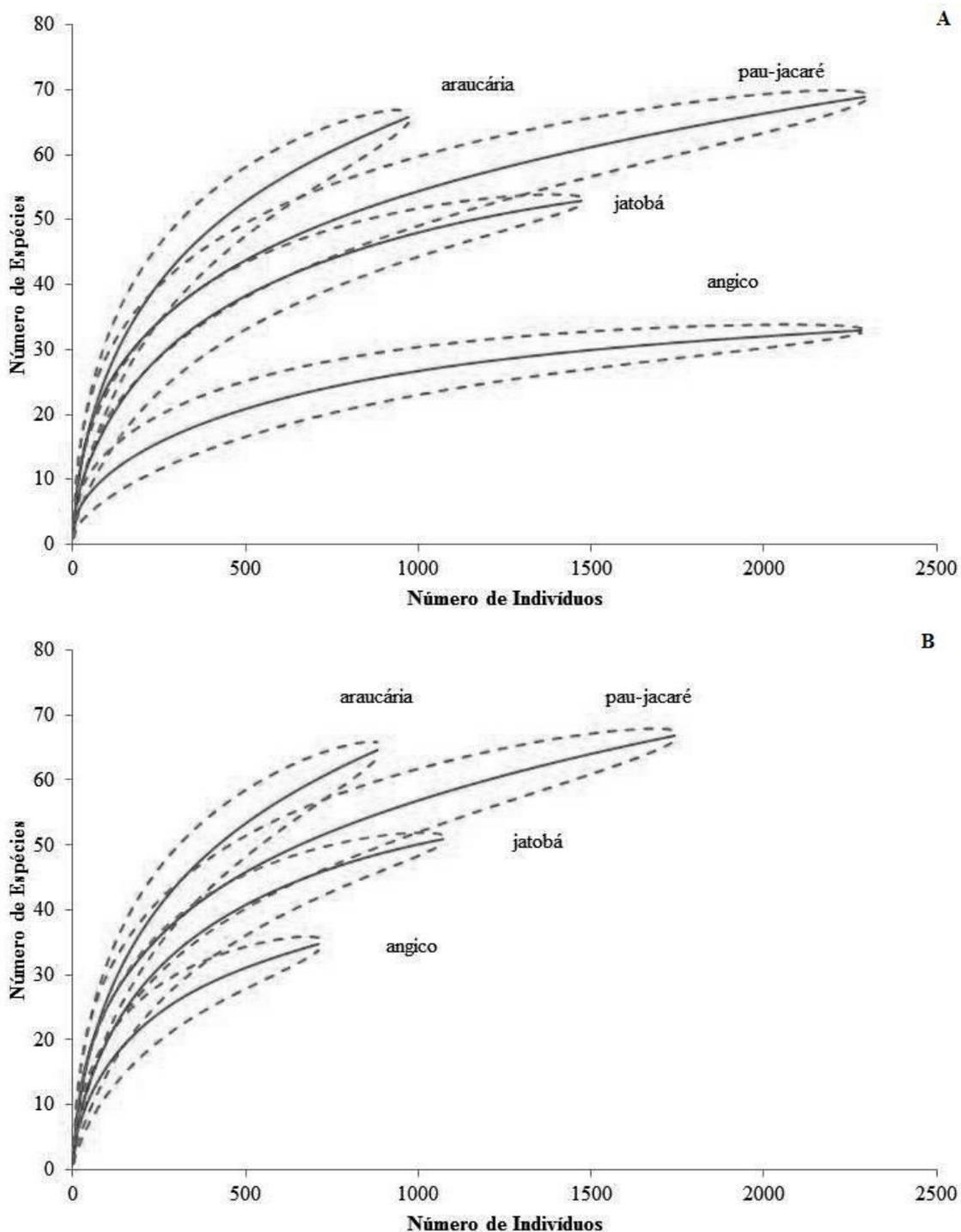


Figura 3: Curva de acumulação de espécies (rarefação) para os indivíduos da Classe I para as quatro áreas estudadas (traços contínuos) e intervalos de confiança a 95% (linhas pontilhadas). Botucatu, SP. A: comunidade total; B: somente indivíduos regenerantes (excluindo indivíduos plantados, seus descendentes e cafeeiros).

Observa-se que todas as áreas seguem a distribuição conhecida como j-reverso (distribuição binomial), na qual há mais indivíduos nas menores classes de tamanho (Figura 4). Entretanto, ao se analisar a distribuição diamétrica das espécies

plantadas (indivíduos plantados e descendentes), nota-se distribuições contrastantes entre os plantios de araucária e jatobá em relação aos demais, sendo que para aqueles as curvas são mais próximas de uma distribuição normal. Não foram encontrados indivíduos da espécie *Coffea arabica* L. com diâmetro superior ou igual a 5 cm.

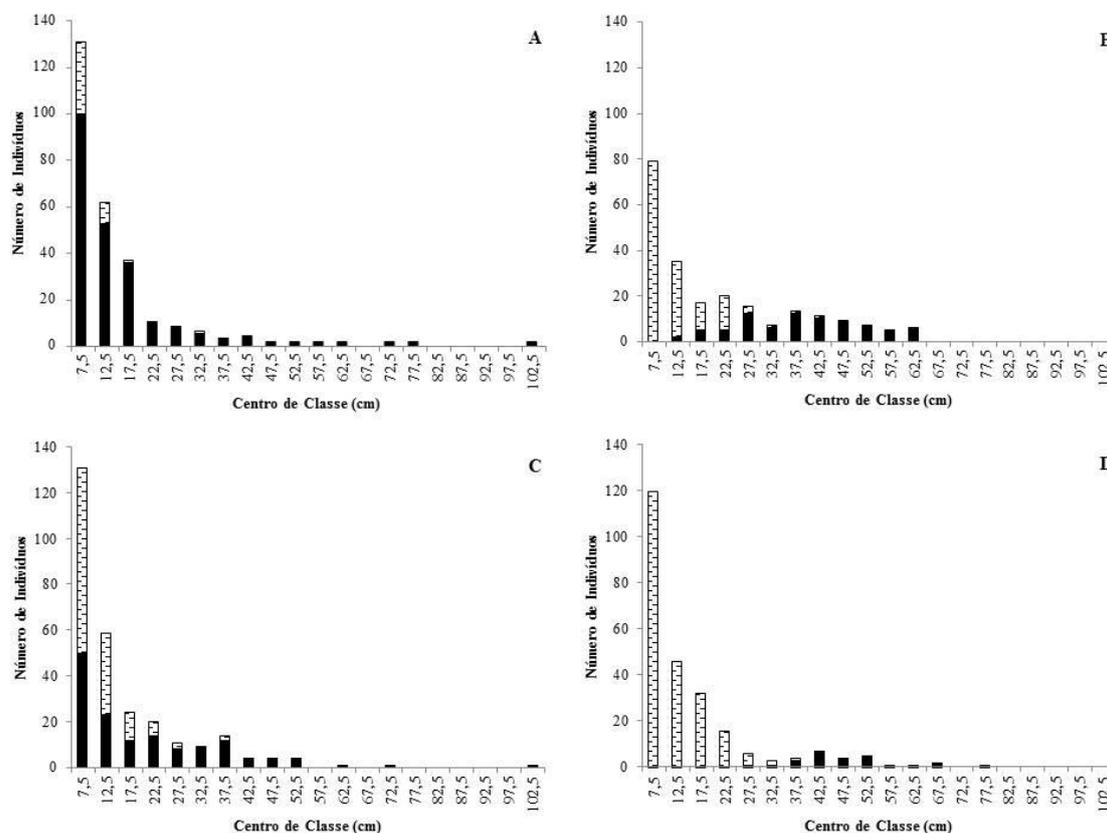


Figura 4: Distribuição diamétrica de todos os indivíduos com diâmetro maior que 5 cm em Botucatu, SP. A=área de angico, B=área de araucária, C=área de pau-jacaré, D=área de jatobá. Em preto: espécies plantadas e seus descendentes; em tracejado espécies regenerantes (alóctones).

### 5.1.2. Classe II: a comunidade vegetal dos indivíduos entre 0,5 e 1,3 m de altura

Desta vez os talhões que apresentaram maior densidade foram o pau-jacaré e o jatobá, diferente do ocorrido na Classe I, quando o angico também figurava entre as áreas mais densas (Tabela 2). O número de espécies continuou mais baixo no angico, mas desta vez aproximou-se dos valores das outras áreas (Figura 6A). Novamente o pau-jacaré apresentou maior número de espécies, seguido do jatobá, ambos com altas densidades. Os talhões menos densos apresentaram variações na riqueza, sendo a araucária o mais rico dentre eles (Tabela 2).

Tabela 2: Parâmetros fitossociológicos calculados para os indivíduos da Classe II (entre 0,5 e 1,30 m de altura) em talhões de plantios puros de diferentes espécies com cerca de 80 anos de idade.

	Parâmetros	angico	araucária	pau-jacaré	jatobá	Teste <sup>(3)</sup>
<b>Total Comunidade</b> (1)	<b>Densidade (ind.ha<sup>-1</sup>)</b>	5944b	3948c	10016a	9580a	KW
	<b>Número de Espécies</b>	45c	56c	63a	58b	KW
	<b>Número de Famílias</b>	26c	28bc	29a	27b	A
	<b>Índice Alfa de Fisher</b>	8,755c	12,86ab	11,74a	10,71b	KW
	<b>Equabilidade (J)</b>	0,6343a	0,6714a	0,6661a	0,5675b	KW
	<b>Índice de Shannon-Wiener (H')</b>	2,414b	2,703b	2,76a	2,304a	A
<b>Indivíduos plantados e descendentes</b> (2)	<b>Densidade (ind.ha<sup>-1</sup>)</b>	1208a	4c	2476a	428b	KW
	<b>Densidade (ind.ha<sup>-1</sup>)</b>	4116bc	3928c	7012a	7408ab	A
<b>Comunidade Regenerante (espécies alóctones)</b>	<b>Número de Espécies</b>	43c	54b	61a	56c	KW
	<b>Número de Famílias</b>	26c	27bc	29a	27b	A
	<b>Índice Alfa de Fisher</b>	9,072b	12,29a	12,28a	10,89b	A
	<b>Equabilidade (J)</b>	0,6144a	0,6723a	0,6982a	0,5322b	KW
	<b>Índice de Shannon-Wiener (H')</b>	2,311b	2,682b	2,87a	2,142c	KW

<sup>(1)</sup>: inclui indivíduos descendentes dos plantados, de cafeeiros e de espécies alóctones. <sup>(2)</sup> não inclui cafeeiros. Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% de probabilidade. <sup>(3)</sup> A: Análise de Variância (ANOVA) seguida de Teste Tukey; Teste KW: Teste de Kruskal-Wallis seguido de teste de Mann-Whitney.

Na área de angico, quando se retiraram os indivíduos da espécie plantada e do café do total para análise, houve diminuição na equabilidade e no índice de Shannon-Wiener (Tabela 2). O índice Alfa de Fisher, contudo, apresenta pequena alta. No caso da araucária, contabilizar somente os indivíduos regenerantes provocou pequena queda nos índices Alfa de Fisher e Shannon-Wiener, com o valor da equabilidade subindo. Aplicando o mesmo ao talhão de pau-jacaré, verifica-se que a não contabilização da espécie plantada e dos cafeeiros acarretou em aumento de todos os

índices e da equabilidade. No talhão jatobá, houve diminuição da equabilidade e do índice de Shannon-Wiener e aumento do índice Alfa de Fisher.

Sessenta por cento da densidade no talhão de angico é agora explicada por espécies regenerantes, diferente do ocorrido na Classe I (Figura 4), embora a porcentagem de cafeeiros continue a mesma. No talhão de araucária, praticamente toda a densidade é explicada por indivíduos em regeneração. A área de pau-jacaré teve a participação de regenerantes na densidade diminuída, devido à abundância de cafeeiros. No talhão de jatobá, a espécie plantada volta a ter importância, com maior número de descendentes, sendo que a abundância de *C. arabica* pouco se alterou.

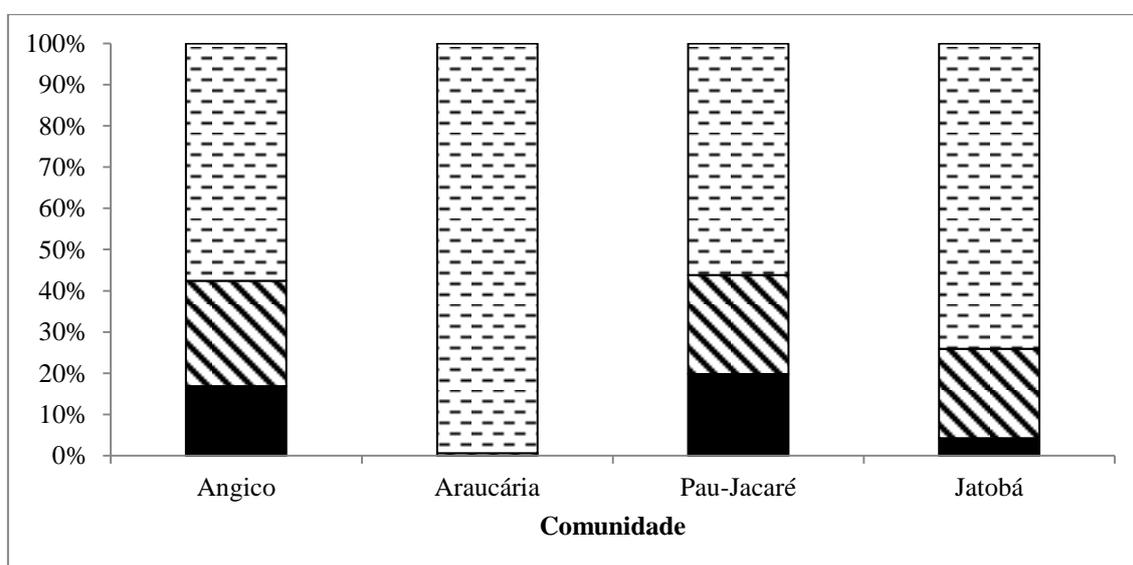


Figura 5: Porcentagem de indivíduos por talhão pertencentes à Classe II, em Botucatu, SP. Preto: indivíduos plantados e seus descendentes; traços diagonais: indivíduos de *Coffea arabica* L.; tracejados: espécies alóctones.

Embora o número de espécies ainda seja superior na área de pau-jacaré para esta classe (Tabela 2), as curvas de rarefação indicam que as riquezas estão mais próximas (Figura 6A), especialmente quando desconsideradas as espécies plantadas e os cafeeiros (Figura 6B).

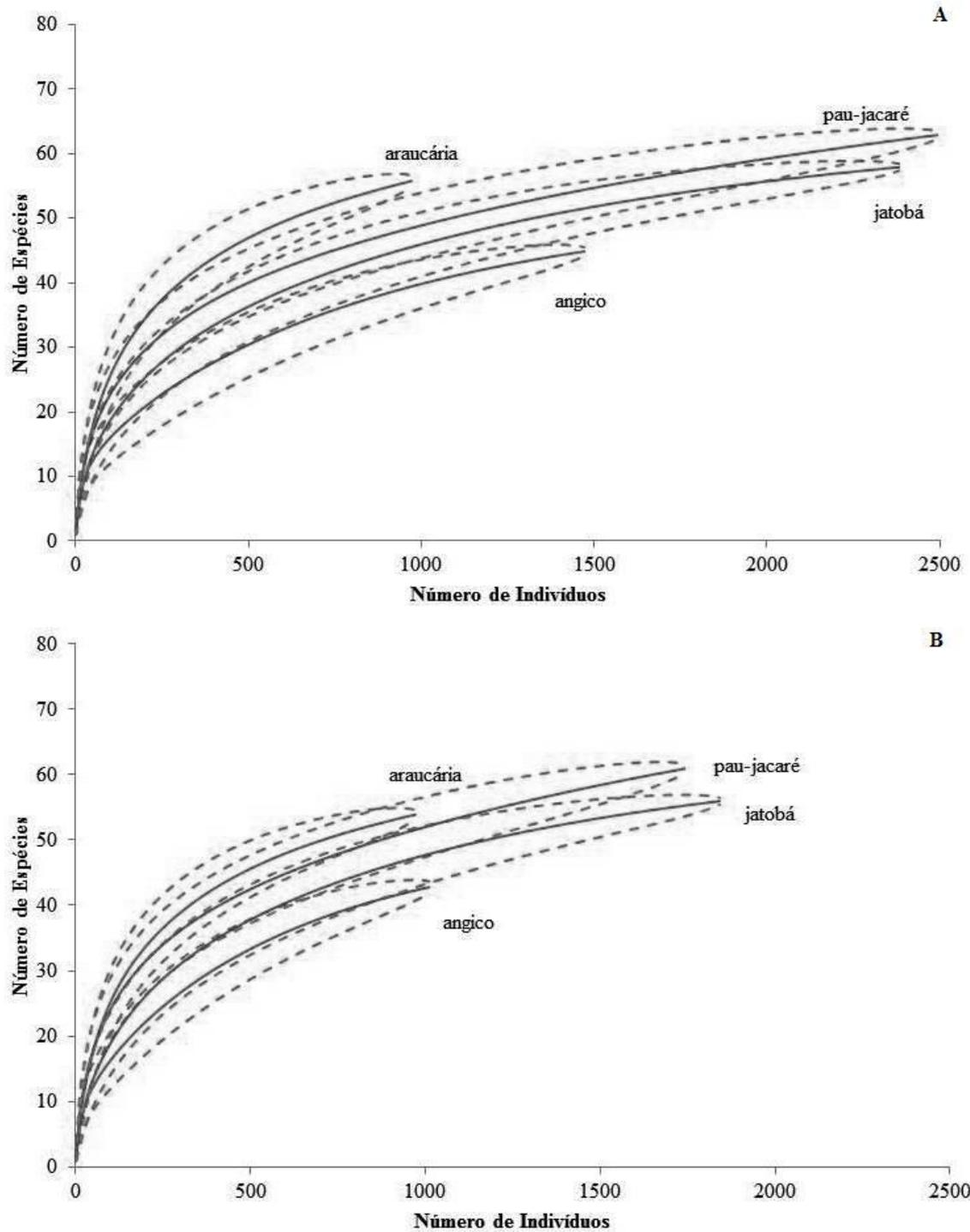


Figura 6: Curva de acumulação de espécies (rarefação) para os indivíduos da Classe II para as quatro áreas estudadas (traços contínuos) e intervalos de confiança a 95% (linhas pontilhadas). Botucatu, SP. A: comunidade total; B: somente indivíduos regenerantes (excluindo indivíduos plantados, seus descendentes e cafeeiros).

## 5.2.O dossel como filtro ecológico

### 5.2.1. Classe I: a comunidade vegetal dos indivíduos maiores que 1,3 m de altura

A espécie mais abundante no talhão de angico foi o próprio angico (*A. colubrina* var. *cebil*), seguido de *C. arabica* (Tabela 3). *Randia armata* é a espécie regenerante com maior densidade, seguida por *P. gonoacantha*. Única espécie do gênero, típico de florestas mais maduras, *Trichilia elegans* ocupa a sétima posição. O gênero *Piper*, típico de sub-bosques está ausente na área.

Oitenta por cento das espécies encontradas no talhão de angico também estão presentes no conjunto regional de espécies e, provavelmente, tiveram aí sua origem (Tabela 4). No talhão angico, 62,91% dos indivíduos regenerantes alóctones amostrados são dispersos via zoocoria. Dentre as espécies regenerantes deste talhão, 68,57% apresentam esta síndrome de dispersão. Novamente 62,91% dos indivíduos regenerantes alóctones são considerados tolerantes à sombra. Quando considerada a proporção de espécies regenerantes, tem-se que 61,71% delas possuem esta característica.

No talhão de araucária a espécie plantada apareceu somente em quarto lugar nos valores de densidade (Tabela 3). As espécies mais abundantes são as do gênero *Piper* e *N. megapotamica*. Quatro espécies do gênero *Trichilia* estão presentes. Não há indivíduos de café nesta classe. Setenta e quatro por cento das espécies regenerantes encontradas na área pertencem ao conjunto regional de espécies (Tabela 4), com sete que não puderam ser identificadas em nível de espécie e duas espécies exóticas (*Syzygium jambos* e *Tecoma stans*). A síndrome de dispersão zoocórica representou 85,75% do total de indivíduos regenerantes alóctones no talhão de araucária, atingindo 66,15% do total de espécies. Sessenta e três por cento dos indivíduos regenerantes são considerados tolerantes à sombra. Esse número cai para 64,61% quando considerada a proporção de espécies com este comportamento.

À semelhança do talhão de angico, o pau-jacaré como espécie plantada aparece aqui em primeiro lugar em valores de densidade (Tabela 3). É seguido de perto, contudo por espécies típicas do sub-bosque ou tolerantes à sombra, como *T. clausenii*, *T. elegans* e *E. leiocarpa*. O café figura como a sexta espécie mais abundante. O gênero *Piper* também está presente. Duas espécies encontradas regenerando no talhão de pau-jacaré são exóticas, cinco não puderam ser identificadas em nível de espécie e 73,13% das espécies são provenientes do conjunto regional

(Tabela 4). A zoocoria representa 71,94% da síndrome de dispersão dos indivíduos da área de pau-jacaré e 64,18% das espécies. Dentre os indivíduos, 88,62% são tolerantes à sombra, ao passo que a porcentagem de espécies com esta característica chega a 67,16%.

No talhão de jatobá, a espécie mais abundante foi *C. arabica*, seguido por *N. megapotamica* e *P. amalago* (Tabela 3). A espécie plantada (*H. courbaril*) apareceu somente em sétimo lugar para densidade. Estão presentes espécies do gênero *Piper*, *Trichilia* e *Randia*, típicas de sub-bosque. Das espécies regenerantes registradas no talhão de jatobá, 76,47% também estão presentes no conjunto regional de espécies (Tabela 4). Uma delas não pôde ser identificada em nível de espécie e três são exóticas à flora regional. A dispersão zoocórica está presente em 85,40% dos indivíduos e em 72,54% das espécies regenerantes da área de jatobá. Dentre os indivíduos, 81,05% deles são considerados tolerantes à sombra, enquanto que dentre as espécies 72,55% delas possuem essa característica.

Tabela 3: Espécies encontradas nas quatro áreas agrupadas por abundância (ind.ha<sup>-1</sup>) em Botucatu, SP. Indivíduos maiores que 1,3 m de altura.

Família	Espécie	Densidade (indivíduos.ha <sup>-1</sup> )			
		angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.				4
	<i>Mangifera indica</i> L.				8
Annonaceae	<i>Annona</i> sp.	24		12	
	<i>Annona sylvatica</i> A.St.-Hil.			4	
Apocynaceae	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.	4		8	
	<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	144	124	8	60
Araucariaceae	<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze		324		
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman			4	
Asteraceae	Indet. 1		56	24	
	<i>Vernonia diffusa</i> Less.				4
	CF <i>Wulffia</i> sp.		16		
Bignoniaceae	<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	4			
	<i>Handroanthus avellanadae</i> (Lorentz ex Griseb.) Mattos			4	
	<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth		4		
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottshling & J.E.Mill.		8	32	4
	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.			12	20
	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	12	20		
Cactaceae	<i>Cereus hildmannianus</i> K. Schum.	16		16	
Cannabaceae	<i>Celtis fluminensis</i> Carauta	4			4
Caricaceae	<i>Carica quercifolia</i> (A. St.-Hil.) Hieron.		40	4	
Celastraceae	<i>Maytenus aquifolium</i> Mart.	4	4	212	8
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum pelleterianum</i> A.St.-Hil.	60		4	

Família	Espécie	Densidade (indivíduos.ha <sup>-1</sup> )			
		angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	4		32	12
	<i>Croton floribundus</i> Spreng.		8	4	4
	<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan var. <i>cebil</i> (Griseb.) Altschul)	4516		4	
	<i>Bauhinia forficata</i> Link.		12	4	
	<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillemin. Ex Benth.				4
	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong		4		8
	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	24	12	16	8
	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	4			120
	<i>Inga marginata</i> Willd.				12
	<i>Inga vera</i> Willd.				24
Fabaceae	<i>Machaerium scleroxylon</i> Tul.	12	20	84	8
	<i>Machaerium stiptatum</i> (DC.) Vogel	8	16	48	8
	<i>Myroxylon peruiferum</i> L. f.		4	16	32
	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan		56	228	
	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.		4		
	<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	960	24	1812	428
	<i>Pterogyne nitens</i> Tul.		4	8	56
	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S. F. Blake			4	
	<i>Senegalia polyphylla</i> (DC). Britton & Rose	12		280	8
	<i>Senna multijuga</i> (Rich.) Irwin et Barn.			4	
Indet.	Indet. 2		4		
Lamiaceae	<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.		4	8	
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	24	340	104	1116

Família	Espécie	Densidade (indivíduos.ha <sup>-1</sup> )			
		angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze			4	
Malvaceae	<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil) Ravenna	4		4	24
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.		4		
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.		12	4	44
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl				24
	<i>Trichilia elegans</i> A.Juss	88	64	1096	64
	<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.		4	368	8
	<i>Trichilia claussenii</i> C.DC.		4	1388	36
	<i>Trichilia cassaretti</i> C.DC.			56	
	<i>Trichilia pallida</i> Sw.		168	108	36
Monimiaceae	<i>Mollinedia widgrenii</i> A.DC.				8
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg		12		8
	<i>Eugenia florida</i> DC.		12		
	<i>Eugenia</i> sp.			12	
	<i>Eugenia uniflora</i> L.		4	36	
	<i>Myrcia</i> sp.			80	
	<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	16		36	16
	<i>Plinia trunciflora</i> (O. Berg) Kausel			4	
Nyctaginaceae	<i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeels				4
	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston		20		
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	12	4	8	28
Peraceae	<i>Pera obovata</i> (Klotzsch) Baill.		4		

Família	Espécie	Densidade (indivíduos.ha <sup>-1</sup> )			
		angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
Phytolaccaceae	<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	8	20	4	
	<i>Seguiera langsdorffii</i> Moq.	12	4	12	12
	<i>Seguiera</i> sp.			20	
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i> L.		28		48
	<i>Piper amalago</i> L.		692	228	884
	<i>Piper arboreum</i> Aubl.		16		
	<i>Piper</i> C.F. <i>regnellii</i>		8		
	<i>Piper</i> sp.		892		196
	<i>Pothomorphe umbellata</i> (L.) Miq.		8		
Polygonaceae	<i>Coccoloba cordata</i> Cham.	4			
	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	36	8	140	4
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.		20		
	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	4	4	32	
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	4		36	12
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i> L.	1756		372	1492
	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	20	8		
	<i>Ixora venulosa</i> Benth.			8	
	<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	4	16	40	44
	<i>Randia armata</i> (SW.) DC.	992	184	24	12
		<i>Citrus x limonia</i>			8
Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i> Blanco			4	
	<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.		160	596	
	<i>Metrodorea nigra</i> A.St.-Hil.				4
	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	16	8	8	8

Família	Espécie	Densidade (indivíduos.ha <sup>-1</sup> )			
		angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
Salicaceae	<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.		4	20	
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	256	40	288	88
	<i>Prockia crucis</i> P. Browne ex L.			28	
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil) Radlk	80	48	260	804
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.		76	356	4
	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.			4	
	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.		4		
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	8	36	4	16
	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.			4	
Solanaceae	<i>Solanum argenteum</i> Dunal.		96	36	28
	<i>Solanum paniculatum</i> L.	28	4		
	<i>Solanum pseudoquina</i> A. St.-Hill.		12		
	<i>Solanum</i> sp.		8		
Urticaceae	<i>Boehmeria caudata</i> Sw.		16		
	<i>Cecropia pachystachya</i> Trec.		24		4
	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.		4	32	
Verbenaceae	<i>Lantana</i> sp.		4		
Violaceae	<i>Hybanthus atropurpureus</i> (A.St.-Hil.) Taub.		44	444	

Tabela 4: Espécies regenerantes oriundas do conjunto regional nas quatro áreas, em Botucatu, SP.

Número de espécies no conjunto Regional	Número de Espécies Regenerantes	Número de espécies provenientes do conjunto regional	Número de espécies não identificadas	Espécies nativas ausentes nos estudos de flora regional	Número de espécies exóticas
<b>angico</b>					
181	35	28	1	6	0
<b>araucária</b>					
181	65	48	7	8	2
<b>pau-jacaré</b>					
181	67	49	5	11	2
<b>jatobá</b>					
181	51	39	1	8	3

Na Tabela 5 é possível verificar as espécies indicadoras de cada talhão, resultados da análise dicotômica Twinspan. O talhão com maior número de espécies indicadoras é o talhão de pau-jacaré, com 22 espécies, ao passo que os demais apresentaram menos espécies indicadoras, variando de três a cinco.

Tabela 5: Resultados da classificação dicotômica Twinspan para espécies indicadoras para cada área em Botucatu, SP. Plantas maiores que 1,3 m de altura. Os asteriscos representam o nível de significância (‘\*\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*\*’ 0.01 ‘\*’ 0.05).

angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
<i>Randia armata</i> ***	<i>Piper</i> sp. ***	<i>Trichilia clausenii</i> ***	<i>Pterogyne nitens</i> ***
<i>Solanum paniculatum</i> **	<i>Boehmeria caudata</i> *	<i>Maytenus aquifolium</i> ***	<i>Cedrela fissilis</i> **
<i>Erythroxylum pelleterianum</i> *	<i>Myrsine coriacea</i> *	<i>Trichilia elegans</i> ***	<i>Guarea macrophylla</i> **
	<i>Carica quercifolia</i> *	<i>Trichilia catigua</i> ***	<i>Inga vera</i> *
		<i>Cupania vernalis</i> ***	<i>Ceiba speciosa</i> *
		<i>Senegalia polyphylla</i> ***	
		<i>Ruprechtia laxiflora</i> ***	
		<i>Parapiptadenia rigida</i> ***	
		<i>Hybanthus atropurpureus</i> ***	
		<i>Esenbeckia leiocarpa</i> ***	
		<i>Myrcia</i> sp. ***	
		<i>Machaerium scleroxylon</i> ***	
		<i>Trichilia cassaretti</i> ***	
		<i>Urera baccifera</i> ***	

---

*Eugenia uniflora* \*\*\*  
*Machaerium stiptatum* \*\*\*  
*Prockia crucis* \*\*\*  
*Alchornea glandulosa* \*\*  
*Cordia americana* \*\*  
*Casearia gossypiosperma* \*  
*Sequiera* sp. \*  
*Myrsine umbellata* \*

---

A análise de correspondência, que leva em conta a presença e a abundância das espécies, mostrou agrupamentos, conforme pode ser observado na Figura 7. É possível notar as sobreposições entre os talhões de pau-jacaré e araucária, araucária e jatobá, jatobá e angico. Os talhões de pau-jacaré e angico não apresentam intersecções. Algumas espécies são encontradas em todos os talhões em proporções parecidas e, por isso, não estão contidas em nenhuma das elipses.

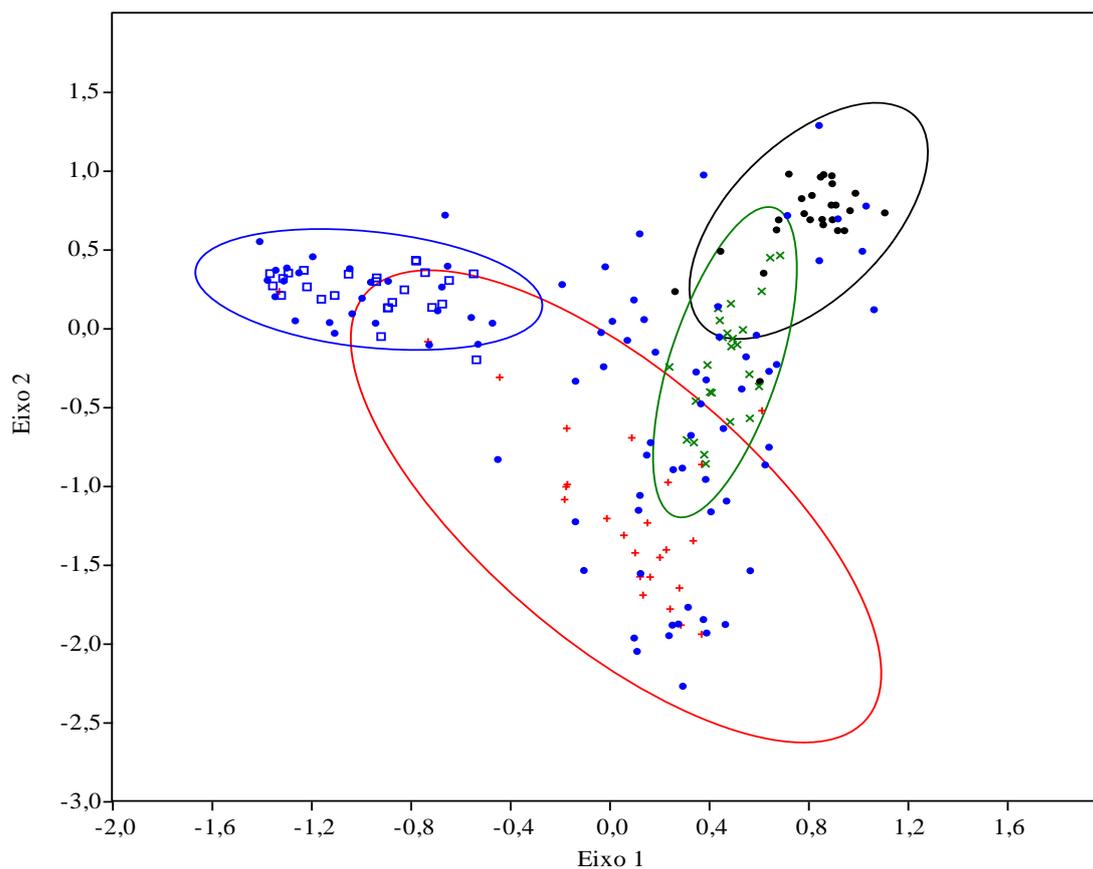


Figura 7: Análise de correspondência simples realizada com as espécies regenerantes (alóctones) da Classe I, em Botucatu, SP. Elipse em preto, o talhão angico; elipse em vermelho o talhão araucária; elipse em azul o talhão pau-jacaré; elipse e em verde o talhão jatobá. Pontos azuis representam as espécies, Eixo 1: 13,48%, Eixo 2: 10,82%.

### 5.2.5. Classe II: a comunidade vegetal dos indivíduos entre 0,5 e 1,3 m de altura

Na área de angico, este ainda é a espécie mais abundante, seguida por *R. armata* (Tabela 6). O pau-jacaré e o café aparecem em terceiro e quarto lugares, respectivamente, repetindo o que foi visto na Classe I, salvas as mudanças de posição. Considerando-se somente as espécies que colonizaram o talhão de angico (regenerantes), tem-se que 65,12% delas possuem a zoocoria como síndrome de dispersão, ao passo que dentre os indivíduos regenerantes, a zoocoria chega a 64,53%. Neste caso, 63,94% dos indivíduos são considerados tolerantes à sombra. Em relação à proporção de espécies tolerantes, chega-se ao valor de 58,14%, ressaltando-se, porém, a alta porcentagem de espécies que não puderam ter essa característica determinada (16,28%).

No talhão de araucária, *Piper* sp. e *P. amalago* voltam a aparecer nas primeiras posições, como ocorrido na Classe I (Tabela 6). *N. megapotamica* agora figura na oitava posição, com o terceiro lugar ocupado por espécie indeterminada. O café aparece nesta classe do talhão araucária, apesar de estar ausente na Classe I. Porém, ocorre em baixa densidade, na 27ª posição. Fato semelhante ocorre com a espécie plantada *A. angustifolia*, que aparece aqui nas últimas posições. Considerando somente as espécies alóctones, tem-se que neste talhão 68,52% delas tem síndrome de dispersão zoocórica. Essa proporção é maior quando consideramos esta síndrome em relação ao número de indivíduos, que atinge 85,03%. Dentre estes últimos, 55,09% deles são considerados tolerantes à sombra. Considerando a proporção de espécies, tem-se que 55,55% delas são tolerantes. Há que se ressaltar novamente o grande número de espécies não classificadas quanto a esta característica (14,81%).

No talhão de pau-jacaré, a espécie plantada continua a ter a maior abundância, novamente seguida por *T. clausenii* (Tabela 6). A terceira posição desta vez é ocupada por *P. amalago*. O café aparece com a sétima maior abundância. Considerando-se somente as espécies alóctones, 62,29% delas têm a zoocoria como síndrome de dispersão. A porcentagem é maior quando considerada a taxa por número de indivíduos, chegando a 73,19%. Dentre estes, 86,99% são considerados tolerantes à sombra, enquanto que a proporção de espécies chega a 62,29%. Cabe ressaltar que, novamente, há um grande número de espécies não classificado (16,32%).

Nesta classe, para a área de jatobá, *Piper amalago* possui maior abundância, seguido de café e *A. edulis* (Tabela 6). A espécie plantada aparece com a

sexta maior densidade, aumentando de importância em comparação à Classe I. A síndrome de dispersão zoocórica representa 69,64% das espécies alóctones e 90,12% de seus indivíduos. Oitenta e três por cento destes são tolerantes à sombra. O número cai para 60,71% quando considerada a proporção por espécie.

Tabela 6: Espécies encontradas nas quatro áreas agrupadas por abundância (ind.ha<sup>-1</sup>) em Botucatu, SP. Indivíduos entre 0,5 e 1,3 m de altura.

Família	Espécie	Densidade (indivíduos.ha <sup>-1</sup> )			
		angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
Acanthaceae	<i>Ruellia brevifolia</i> (Pohl.) C.Ezcurra		20	320	12
Annonaceae	<i>Annona</i> sp.	12	4	12	8
Apocynaceae	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.			8	8
	<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	308	84	28	336
Araucariaceae	<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze		4		
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	8			
Asteraceae	Asteraceae 1	4			
	<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	8			
	Indet. 1		204	112	
	<i>Piptocarpha sellowii</i> (Sch. Bip.) Baker		4		
	<i>Vernonia discolor</i> (Spreng.) Less.		44		
	<i>Vernonia</i> sp.	4			
	<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.		4		
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth		4		
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottshling & J.E.Mill.		12	8	
	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	12		4	44
	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrabida ex Steud.		36		4
	<i>Heliotropium</i> sp.		40		20
Bromeliaceae	<i>Ananas fritzmuelleri</i> Camargo	8			
Cactaceae	<i>Cereus hildmannianus</i> K. Schum.	8		12	
Cannabaceae	<i>Celtis fluminensis</i> Carauta	20		28	8
Celastraceae	<i>Maytenus aquifolium</i> Mart.	4	12	372	4

Família	Espécie	Densidade (indivíduos.ha <sup>-1</sup> )			
		angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
Combretaceae	<i>Terminalia</i> sp.			28	4
Ebenenaceae	<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.		4		
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum pelleterianum</i> A.St.-Hil.	8			
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.		4		4
	<i>Croton floribundus</i> Spreng.				4
Fabaceae	<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i> (Griseb.) Altschul.	1208			
	<i>Bauhinia forficata</i> Link		8		
	<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillemin. ex Benth.			8	
	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	4	12	16	4
	<i>Hymenaea courbaril</i> L.				428
	<i>Inga marginata</i> Willd.				8
	<i>Inga vera</i> Willd.				12
	<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) Tozzi & H.C. Lima			4	8
	<i>Machaerium scleroxylon</i> Tul.	4		124	
	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vog.	4		28	
	<i>Machaerium villosum</i> Vogel		4		
	<i>Myroxylon peruiferum</i> L. f.			12	12
	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	52		36	
	<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	940	8	2476	464
	<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	8		4	48
	<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton			144	8
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S. Irwin & Barneby			4		
<i>Senna pendula</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) H.S. Irwin & Barneby	12			12	

Família	Espécie	Densidade (indivíduos.ha <sup>-1</sup> )			
		angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
Lamiaceae	<i>Lantana</i> sp.		16		
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	52	92	44	260
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze				12
Malvaceae	<i>Ceiba speciosa</i> (A. St.-Hil.) Ravenna			4	4
	<i>Luehea candicans</i> Mart.		4		
	<i>Sida</i> sp.	4	16	16	36
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.				80
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl				32
	<i>Trichilia cassaretti</i> C.DC.	4		12	
	<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	12	12	200	4
	<i>Trichilia clausenii</i> C.DC.			1548	92
	<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	160	60	612	104
	<i>Trichilia pallida</i> Sw.		132	40	32
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	4		4	8
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> Mart. ex O. Berg			4	
	<i>Eugenia florida</i> DC.		20		
	<i>Eugenia uniflora</i> L.			64	
	<i>Myrcia</i> sp.			40	
	<i>Myrciaria floribunda</i> (H. West ex Willd.) O. Berg	8		44	24
	<i>Myrciaria peruviana</i> (Poir.) Mattos			8	
	<i>Plinia trunciflora</i> (O. Berg) Kausel				4
	<i>Psidium guajava</i> L.		8		
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	16	20	92	80

Família	Espécie	Densidade (indivíduos.ha <sup>-1</sup> )			
		angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
Phytolaccaceae	<i>Gallsia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	4		20	
	<i>Petiveria alliacea</i> L.	392			
	<i>Seguiera langsdorffii</i> Moq.				20
	<i>Seguiera</i> sp.			36	
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i> L.		80		76
	<i>Piper amalago</i> L.		844	820	3664
	<i>Piper</i> C.F. <i>regnellii</i>		48		8
	<i>Piper</i> sp.		1156		436
	<i>Pothomorphe umbellata</i> (L.) Miq.		24		
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	12		72	4
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. Ex Roem. & Schult.		16		12
	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	20	8	4	4
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.			4	16
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i> L.	620	16	528	1744
	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.		20		
	<i>Ixora venulosa</i> Benth			8	8
	<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	40	120	236	256
	<i>Psychotria</i> sp.			4	
	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	1120	196	68	36
	Rubiaceae 1			4	
	Rubiaceae 2			4	

Família	Espécie	Densidade (indivíduos.ha <sup>-1</sup> )			
		angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
Rutaceae	<i>Citrus × limonia</i> (L.) Osbeck			4	16
	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	4			
	<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.		116	128	
	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	20	4	8	16
Salicaceae	<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	8		4	4
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	188	12	44	12
	<i>Prockia crucis</i> P. Browne ex L.			8	
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	216	8	292	804
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	8	40	332	76
	<i>Dianopteryx sorbifolia</i> Radlk.	4			
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.		88		28
	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.		4	4	
Solanaceae	<i>Solanum argenteum</i> Dunal.	12	76	68	68
	<i>Solanum paniculatum</i> L.	12	8		
	<i>Solanum pseudoquina</i> A. St.-Hil.		56	4	40
	<i>Solanum</i> sp.		12		
Talinaceae	<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn.	368			
Urticaceae	<i>Boehmeria caudata</i> Sw.		4		
	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul		4		
	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.		36	4	
Verbenaceae	<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.		16		
Violaceae	<i>Hybanthus atropurpureus</i> (A.St.-Hil.) Taub.		44	788	

A análise dicotômica Twinspan (Tabela 7) mostra que a área de pau-jacaré também possui o maior número de espécies indicadoras nesta classe (15 no total), seguida pela área de araucária, enquanto que as demais possuem entre quatro e cinco espécies indicadoras.

Tabela 7: Resultados da Twinspan para espécies indicadoras para cada área em Botucatu, SP. Plantas da Classe II. Os asteriscos representam o nível de significância ('\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05).

angico	araucária	pau-jacaré	jatobá
<i>Randia armata</i> ***	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> ***	<i>Trichilia clausenii</i> ***	<i>Cedrela fissilis</i> ***
<i>Casearia sylvestris</i> ***	<i>PiperC.F.regnellii</i> **	<i>Maytenus aquifolium</i> ***	<i>Pterogyne nitens</i> ***
<i>Talinum paniculatum</i> ***	<i>Cordia trichotoma</i> **	<i>Trichilia catigua</i> ***	<i>Guarea macrophylla</i> **
<i>Petiveria alliacea</i> ***	<i>Vernonia discolor</i> ***	<i>Senegalia polyphylla</i> ***	<i>Cordia ecalyculata</i> **
	<i>Coutarea hexandra</i> **	<i>Cupania vernalis</i> ***	<i>Seguiera langsdorffii</i> **
	<i>Urera baccifera</i> *	<i>Hybanthus atropurpureus</i> ***	
	<i>Aegiphila sellowiana</i> *	<i>Machaerium scleroxylon</i> ***	
	<i>Heliotropium</i> sp. *	<i>Ruellia brevifolia</i> ***	
	<i>Pothomorphe umbellata</i> *	<i>Ruprechtia laxiflora</i> ***	
	<i>Solanum</i> sp. *	<i>Eugenia uniflora</i> ***	
		<i>Myrcia</i> .sp. **	
		<i>Seguiera</i> sp. ***	
		<i>Terminalia</i> sp. **	
		<i>Machaerium stipitatum</i> **	
		<i>Gallesia integrifolia</i> *	

A análise de correspondência simples (Figura 8), feita a partir dos dados de presença e abundância de espécies, mostra a maior parte do talhão de jatobá inserido na elipse do talhão de araucária. Ambos fazem intersecção com pequena parte do talhão de angico, enquanto que a área de pau-jacaré aparece isolada.

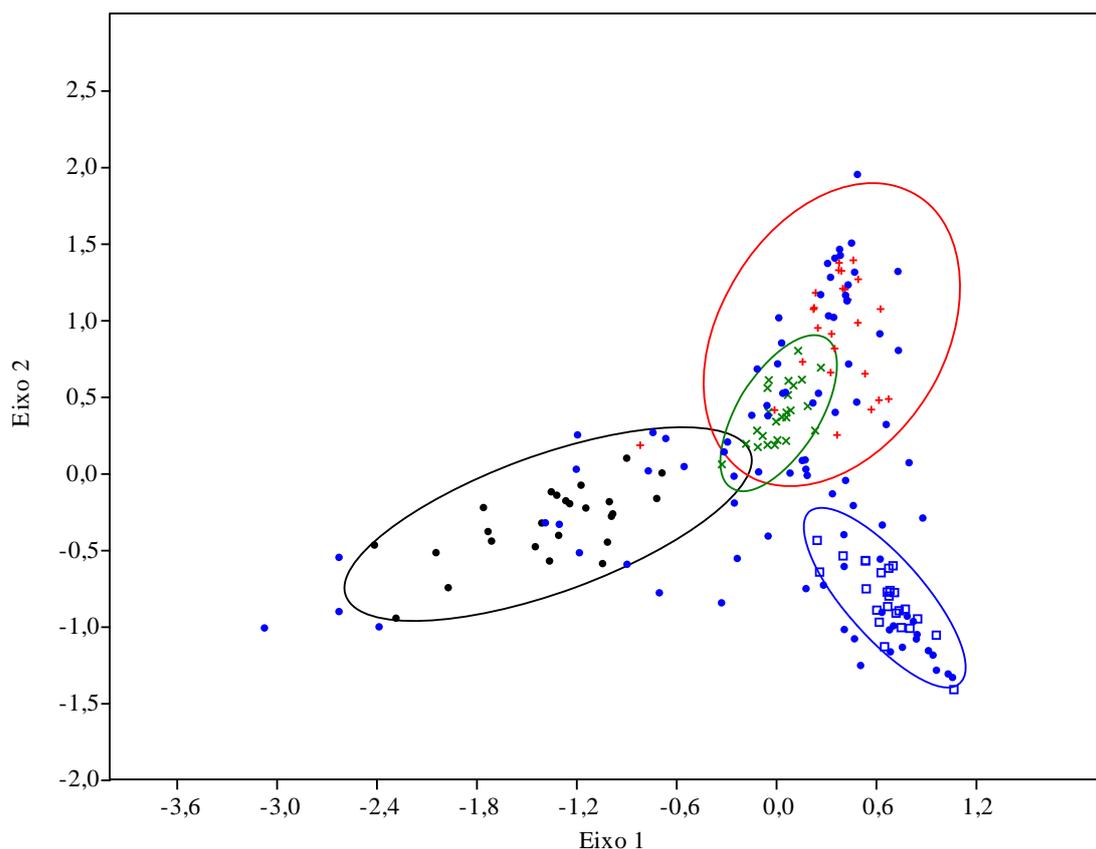


Figura 8: Análise de correspondência simples realizada com as espécies regenerantes (alóctones) da Classe II, em Botucatu, SP. Elipse em preto, o talhão angico; elipse em vermelho o talhão araucária; elipse em azul o talhão pau-jacaré; elipse e em verde o talhão jatobá. Pontos azuis representam as espécies. Eixo 1: 12,10%, Eixo 2: 10,18%.

### 5.3.O solo dos talhões

O solo das quatro áreas pode ser considerado de textura argilosa (mais de 30% de argila) e de boa fertilidade. Embora as áreas estejam localizadas próximas e sejam semelhantes quanto à topografia, há algumas diferenças nos seus atributos químicos, principalmente nos 15 primeiros centímetros de profundidade. O talhão de jatobá mostrou melhores características de solo, apresentando maiores teores de argila, N, P, K e maior pH (Tabela 8). O talhão de angico apresentou um menor pH e menor teor de argila nesta profundidade. Já na profundidade de 15 a 30 cm as diferenças foram menores, sendo o teor de argila menor no angico, o pH mais ácido no angico e pau-jacaré, e maior teor de potássio no jatobá.

Tabela 8: Resultados das análises física e química do solo das áreas experimentais em duas profundidades em Botucatu, SP.

		angico	araucária	pau-jacaré	jatobá	Teste <sup>(2)</sup>
<b>0 a 15 cm</b> (1)	<b>Teor de Argila (g.kg<sup>-1</sup>)</b>	395,4c	449b	474,2ab	481,8a	KW
	<b>N Total (mg.dm<sup>-3</sup>)</b>	2242,8b	2700,6ab	2233b	2791,6a	A
	<b>P (mg.dm<sup>-3</sup>)</b>	8,8b	8,2b	7,8ab	11,6a	KW
	<b>K (mmolc.dm<sup>-3</sup>)</b>	1,4b	1,6b	1,6b	3,3a	KW
	<b>pH</b>	3,8c	5,5a	4,4b	5,3a	A
<b>15 a 30 cm</b> (1)	<b>Teor de Argila (g.kg<sup>-1</sup>)</b>	426,2b	489,2a	494,6a	518a	A
	<b>N Total (mg.dm<sup>-3</sup>)</b>	1953a	2142a	2340,8a	2626,4a	A
	<b>P (mg.dm<sup>-3</sup>)</b>	6,5a	5,5a	5,8a	7,2a	A
	<b>K (mmolc.dm<sup>-3</sup>)</b>	1,3c	1,5c	1,6b	2,8a	KW
	<b>pH</b>	4,1b	5,1a	4,5b	4,9a	A

<sup>(1)</sup> Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% de probabilidade. <sup>(2)</sup> A: Análise de Variância (ANOVA) seguida de Teste Tukey; Teste KW: Teste de Kruskal-Wallis seguido de teste de Mann-Whitney.

#### 5.4. Influência das espécies nas características dos talhões

##### 5.4.1. Temperatura e umidade relativa do ar

A temperatura máxima variou pouco nos primeiros três meses, com uma maior queda no mês de julho e voltando a subir a partir de agosto (Figura 9). As temperaturas mínimas variaram pouco durante o período estudado, apresentando acréscimo a partir de agosto. As umidades relativas do ar máxima e mínima apresentaram queda acentuada em agosto, com recuperação em setembro, mas variando pouco nos demais meses. Considerando-se a média mensal computada para o período de estudo, somente o talhão de pau-jacaré diferiu dos demais, apresentando menores temperaturas médias e maior umidade relativa mínima do ar (Tabela 9).

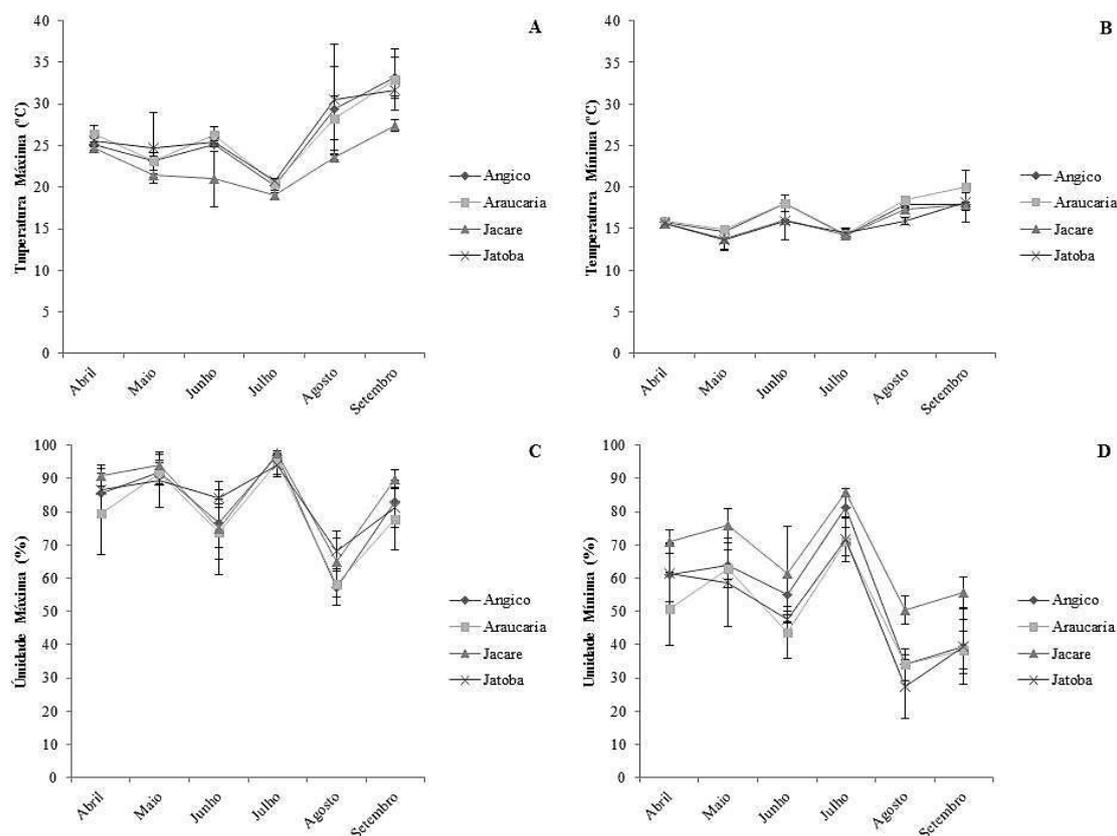


Figura 9: Análises microclimáticas durante seis meses do ano de 2015, nas quatro áreas experimentais em Botucatu, SP. A) Médias de temperatura máxima e desvios padrão; B) Médias de temperatura mínima e desvios padrão; C) Médias de umidade relativa do ar máxima e desvios padrão; D) Médias de umidade relativa do ar mínima e desvios padrão.

Tabela 9: Médias mensais (período de abril a setembro de 2015) das variáveis microclimáticas para cada talhão em Botucatu, SP.

Variáveis Microclimáticas <sup>(1)</sup>	angico	araucária	pau-jacaré	jatobá	Teste <sup>(2)</sup>
Temperatura Média (°C)	21,21a	21,60a	19,31b	21,05a	KW
Umidade Relativa Mínima (%)	55,87b	50,11b	66,69a	51,09b	A

<sup>(1)</sup> Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% de probabilidade. <sup>(2)</sup> A: Análise de Variância (ANOVA) seguida de Teste Tukey; Teste KW: Teste de Kruskal-Wallis seguido de teste de Mann-Whitney.

#### 5.4.2. Serapilheira acumulada no solo

O talhão de araucária apresentou a maior quantidade de serapilheira acumulada, seguido do talhão de jatobá (Tabela 10). Os maiores teores de nitrogênio foram observados na serapilheira das áreas de angico, pau-jacaré e jatobá. Os

teores de fósforo não diferiram estatisticamente entre si. O potássio apresentou maior teor no talhão de jatobá, seguido de angico e pau-jacaré.

Tabela 10: Valores relativos à serapilheira acumulada em cada talhão em Botucatu, SP.

	angico	araucária	pau-jacaré	jatobá	Teste <sup>(1)</sup>
<b>Massa Seca Serapilheira (Mg.ha<sup>-1</sup>)</b>	6,05c	21,38a	6,44c	8,81b	KW
<b>N (g.kg<sup>-1</sup>)</b>	15,29a	9,83b	15,83a	13,24a	A
<b>P (g.kg<sup>-1</sup>)</b>	0,67a	0,67a	0,69a	0,69a	KW
<b>K (g.kg<sup>-1</sup>)</b>	1,94b	1,72c	1,88bc	2,84a	KW

Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% de probabilidade. <sup>(1)</sup> A: Análise de Variância (ANOVA) seguida de Teste Tukey; Teste KW: Teste de Kruskal-Wallis seguido de teste de Mann-Whitney.

#### 5.4.3. Índice de Área Foliar

Todos os talhões apresentaram redução no IAF da estação chuvosa para a estação seca, com o talhão angico apresentando a queda mais acentuada, enquanto araucária e pau-jacaré variaram pouco. Na estação chuvosa, os maiores valores de IAF foram encontrados no angico e jatobá, e na seca o angico teve o menor índice, seguido pelo jatobá. (Tabela 11).

Tabela 11: Médias dos Índices de Área Foliar por talhão nas estações chuvosa e seca em Botucatu, SP.

IAF	angico	araucária	pau-jacaré	jatobá	Teste <sup>(1)</sup>
<b>Estação Chuvosa</b>	7,08a	5,87b	5,89b	6,81a	A
<b>Estação Seca</b>	2,64c	5,41a	5,02a	4,35b	KW
<b>diminuição relativa (%)</b>	62,71	7,84	14,77	36,12	

Médias seguidas de mesma letra não diferem entre si a 5% de probabilidade. <sup>(1)</sup> A: Análise de Variância (ANOVA) seguida de Teste Tukey; Teste KW: Teste de Kruskal-Wallis seguido de teste de Mann-Whitney.

#### 5.4.4. Fatores atuantes sobre a densidade e a riqueza da regeneração natural

As análises por modelos lineares generalizados (GLM) por *stepwise* mostraram que todas as variáveis analisadas (densidade de plantadas, área basal de plantadas e quantidade de serapilheira acumulada) tiveram influência na

densidade e na riqueza dos indivíduos regenerantes, quando analisados os quatro talhões em conjunto (Tabela 12). A densidade de indivíduos regenerantes diminui com o aumento da densidade de indivíduos da espécie plantada, o mesmo acontecendo com o aumento da quantidade de serapilheira no solo. A área basal da espécie plantada, contudo, esteve positivamente correlacionada com a densidade de regenerantes, apresentando, inclusive, a maior contribuição (maior Razão de Taxa). O mesmo ocorreu com a influência das variáveis na riqueza, novamente correlacionada positivamente com a área basal de plantadas (apresentando a maior contribuição) e negativamente com as demais variáveis.

Tabela 12: Resultados dos modelos lineares generalizados por stepwise para variáveis explanatórias da densidade e riqueza dos indivíduos regenerantes, considerando-se os quatro talhões em conjunto em Botucatu, SP.

		<b>Estimativa</b>	<b>p</b>	<b>Razão de Taxa</b>
<b>Densidade de Regenerantes</b>	<b>Intercepto</b>	41.833.701	<0,0001	
	<b>Densidade de Plantadas</b>	-0.0094598	<0,0001	0,990584803
	<b>Área Basal de Plantadas</b>	0.4359676	<0,0001	1,546458689
	<b>Serapilheira acumulada</b>	-0.0014295	<0,0001	0,998571521
<b>Riqueza de Regenerantes</b>	<b>Intercepto</b>	27.455.384	<0,0001	
	<b>Densidade de Plantadas</b>	-0.0090468	<0,0001	0,990993999
	<b>Área Basal de Plantadas</b>	0.4022067	0,00638	1,495120342
	<b>Serapilheira acumulada</b>	-0.0009058	<0,0001	0,99909461

A análise talhão a talhão, contudo, mostrou resultados diferenciados, com mudanças nas variáveis que explicaram a densidade e a riqueza. No talhão de angico, a densidade de regenerantes foi influenciada (negativamente) apenas pela serapilheira acumulada (Tabela 13), não sendo afetada pelas outras variáveis incluídas na análise (densidade de plantadas e área basal de plantadas). A riqueza neste talhão não é resposta a nenhuma das variáveis.

Tabela 13: Resultados dos modelos lineares generalizados por stepwise para variáveis explanatórias da densidade dos indivíduos regenerantes no talhão de angico, em Botucatu, SP.

		<b>Estimativa</b>	<b>p</b>	<b>Razão de Taxa</b>
<b>Densidade de Regenerantes</b>	<b>Intercepto</b>	3,843963	<0,0001	
	<b>Serapilheira acumulada</b>	-0,003175	0,000963	0,99683

No talhão araucária (Tabela 14), a densidade de regenerantes foi explicada somente pela densidade e pela área basal dos indivíduos plantados (esta última possuindo o maior efeito), não tendo influência da serapilheira. Esta somente influi na riqueza, de maneira negativa.

Tabela 14: Resultados dos modelos lineares generalizados por stepwise para variáveis explanatórias da densidade dos indivíduos regenerantes no talhão de araucária, em Botucatu, SP.

		<b>Estimativa</b>	<b>p</b>	<b>Razão de Taxa</b>
<b>Densidade de Regenerantes</b>	<b>Intercepto</b>	3,5341	<0,0001	
	<b>Densidade de Plantadas</b>	-0,1533	<0,0001	0,857872322
	<b>Área Basal de Plantadas</b>	1,2690	<0,0001	3,55729349
<b>Riqueza de Regenerantes</b>	<b>Intercepto</b>	2,989966	<0,0001	
	<b>Serapilheira acumulada</b>	-0,001055	0,013	0,998945556

Na área de pau-jacaré, a riqueza não foi explicada por nenhuma das variáveis analisadas, ao passo que a densidade de regenerantes teve influência da densidade de plantadas (negativamente), de sua área basal (positivamente) e da serapilheira acumulada (negativamente). A densidade de plantadas exerceu a maior influência (Tabela 15).

Tabela 15: Resultados dos modelos lineares generalizados por stepwise para variáveis explanatórias da densidade dos indivíduos regenerantes no talhão de pau-jacaré, em Botucatu, SP.

		<b>Estimativa</b>	<b>p</b>	<b>Razão de Taxa</b>
<b>Densidade de Regenerantes</b>	<b>Intercepto</b>	4,503770	<0,0001	0,994406701
	<b>Densidade de Plantadas</b>	-0,005609	<0,0001	1,284984942
	<b>Área Basal de Plantadas</b>	0,250747	0,03876	0,998535074
	<b>Serapilheira acumulada</b>	-0,001466	<0,0001	0,994406701

As análises para o talhão de jatobá revelaram a influência de todas as variáveis na densidade de regenerantes (Tabela 16), novamente com a densidade de plantadas tendo maior peso. Embora o modelo não tenha excluído a densidade de plantadas como variável explanatória da riqueza, seu *valor-p* não foi significativo.

Tabela 16: Resultados dos modelos lineares generalizados por stepwise para variáveis explanatórias da densidade dos indivíduos regenerantes no talhão de jatobá, em Botucatu, SP.

		<b>Estimativa</b>	<b>p</b>	<b>Razão de Taxa</b>
	<b>Intercepto</b>	3,298461	<0,0001	
<b>Densidade de Regenerantes</b>	<b>Densidade de Plantadas</b>	0,242683	<0,0001	1,274664491
	<b>Área Basal de Plantadas</b>	-0,649132	0,00606	0,522499109
	<b>Serapilheira acumulada</b>	0,001323	0,01717	1,001323876
<b>Riqueza de Regenerantes</b>	<b>Intercepto</b>	2,2787	<0,0001	
	<b>Densidade de Plantadas</b>	0,1133	ns	1,119967873

## 6. DISCUSSÃO

### 6.1. Plantios florestais podem tanto facilitar quanto inibir a regeneração natural

Os valores encontrados nas áreas para densidade na Classe I aproximam-se dos de uma Floresta Estacional Semidecidual madura do Estado de São Paulo, com valores mais baixos na araucária e no jatobá. Considerando-se as árvores com  $DAP \geq 5$  cm, estudos apontam valores de densidade variando entre 1080 a 1260 indivíduos por hectare, incluindo alguns estudos conduzidos em área ripária de Floresta Estacional Semidecidual (SUGANUMA et al., 2013; DURIGAN et al., 2000; FONSECA; RODRIGUES, 2000). Para indivíduos com  $DAP \geq 5$  cm, o talhão do pau-jacaré possui a densidade mais próxima da de uma floresta nativa: 1132 indivíduos.ha<sup>-1</sup>. É importante lembrar que houve manejo nas áreas para a produção do café, que provavelmente envolveu roçada do sub-bosque, atrasando a sucessão. Por isso convém considerar que esta passou a ocorrer somente após o abandono definitivo, na década de 1960.

São notáveis as diferenças de densidade total da Classe I entre os talhões, sobretudo quando comparados o angico e o pau-jacaré com as demais espécies. Grande parte deste alto valor de densidade total é resultado do recrutamento dessas leguminosas sob si mesmas, o que não ocorreu nos outros talhões. Ambas as espécies germinam com facilidade e possuem rápido crescimento (CARVALHO 2003), o que proporciona vantagens competitivas em relação a outras espécies.

A dominância de espécies do gênero *Anadenanthera* já foi reportada em outros estudos (SOUZA et al., 2012; NASCIMENTO et al., 2009). Outras espécies da mesma família apresentam comportamento semelhante e, ao se

estabelecerem em uma área, passam a dominá-la, apresentando altos índices de recrutamento. A espécie *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, de características semelhantes, é considerada invasora ou ruderal na América do Sul e em outras partes do mundo, apresentando alto recrutamento e inibição da regeneração de outras espécies (IABIN, 2015; COSTA; DURIGAN, 2010; WOLFE; VAN BLOEM, 2012). Outros casos também já foram reportados de espécies, na maioria exóticas invasoras, que dominam a comunidade e impedem o recrutamento de outras, (HARRINGTON; EWEL, 1997; MASCARO et al., 2008).

A densidade de indivíduos de araucária de grande porte (324 indivíduos.ha<sup>-1</sup>), traz questionamentos a respeito do espaçamento original do plantio. Isso porque a densidade deveria ter sido um terço da encontrada, se o espaçamento fosse realmente variante de 8 x 8 m a 10 x 10 m. Variações no manejo original podem ter levado esta área a aumentar a densidade de araucárias grandes, por adensamento intencional ou não do plantio original.

Os valores de área basal total foram significativamente mais altos no talhão araucária em comparação aos demais. Como a densidade total neste talhão apresentou os menores valores, a área basal deve-se, neste caso, ao grande porte das araucárias. A área basal do talhão angico quando considerados somente os indivíduos com DAP<sub>≥</sub>5 cm foi de 28,11 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>, próximo à média encontrada por Suganuma et al. (2013), de 27,9, e abaixo dos valores encontrados por Durigan et al. (2000), de 31 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>. As áreas de pau-jacaré e jatobá apresentaram valores próximos, mas ligeiramente mais altos que os do angico, no primeiro devido à alta densidade e no segundo devido ao porte das árvores.

A distribuição diamétrica das áreas, quando considerados os indivíduos maiores que 5 cm de diâmetro mostram quatro talhões relativamente balanceados, o que é importante para a perpetuação das comunidades (PAULA et al., 2004). No entanto, mostram também distribuições de espécies distintas. Nos talhões de angico e pau-jacaré, há grande quantidade de indivíduos jovens da espécie plantada, conforme dito anteriormente. No talhão de araucária isso não ocorreu, devido ao fato de que a espécie não se regenera bem em ambientes sombreados (CARVALHO, 2003). No talhão de jatobá, houve recrutamento, mas os indivíduos permaneceram pequenos, limitados à Classe II, uma característica da espécie em ambientes pouco perturbados (OLIVEIRA et al., 2011).

O número de espécies diferentes encontradas nos talhões na Classe I é considerado baixo em relação a florestas nativas, especialmente quando considerados somente os indivíduos arbóreos ( $DAP \geq 5$  cm). Durigan et al. (2000), por exemplo, encontraram 62 espécies diferentes em estudo na Estação Ecológica de Caetetus, interior de São Paulo. Fonseca e Rodrigues (2000) encontraram 61 espécies diferentes em área amostrada também no município de Botucatu. Considerando que a área mais rica, o pau-jacaré, apresentou somente 39 espécies diferentes de indivíduos arbóreos regenerantes ( $DAP \geq 5$  cm), presume-se que nenhuma das áreas atingiu os parâmetros de riqueza de uma Floresta Estacional Semidecidual madura.

Em um fragmento de 50 anos de idade de Floresta Estacional Semidecidual, estudado por Cassola (2008), foram encontradas 76 espécies diferentes, com densidade de 2712 indivíduos por hectare e área basal de  $20,8 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ , considerando indivíduos com altura maior que 1,3 m. Isso mostra que os quatro talhões analisados recuperaram sua densidade, mas não sua diversidade, sendo que uma floresta em regeneração passiva recuperou este parâmetro em menor período de tempo.

Plantios de restauração utilizando maior número de espécies podem alcançar valores de riqueza mais cedo. Após dez anos de implantação, um plantio realizado em zona ripária de Cerradão apresentou valores de riqueza próximos aos da vegetação de referência (DARONCO; MELO; DURIGAN, 2013). Neste caso, foram plantadas 26 espécies. Os autores estimaram ainda um período de 30 anos para recuperação dos valores de densidade.

Os valores de equabilidade na Classe I também são considerados baixos quando comparados com uma floresta natural, mesmo quando excluídos os indivíduos plantados e os cafeeiros. O estudo de Cassola (2008), por exemplo, encontrou valores acima de 0,76 para Florestas Estacionais Semidecíduais maduras e secundárias. Isso indica uma distribuição desigual de indivíduos dentre as espécies nos talhões estudados.

Na Classe II (com indivíduos entre 0,5 e 1,3 m de altura), a área de angico apresentou a terceira maior densidade total, mais ainda figura entre os primeiros quando considerada a densidade de indivíduos plantados. Ainda há neste talhão, grande participação do café na densidade total, o que também ocorreu nas áreas de pau-jacaré e jatobá.

É interessante observar que o café continua se perpetuando no talhão de angico, mesmo após o abandono da lavoura e em condições de grande

sombreamento. Não por acaso, a espécie é considerada invasora de Floresta Estacional Semidecidual (IABIN, 2015) e também de outros ecossistemas florestais ao redor do mundo (JOSHI et al., 2009), sendo dispersa principalmente por animais (JOSHI et al., 2009; IABIN, 2015). *Piptadenia gonoacantha* também apareceu de maneira expressiva nas áreas de angico. Como possui características semelhantes à espécie plantada, pode ser que ocupem nichos parecidos. Neste caso, como são indivíduos jovens, estaria havendo uma substituição do nicho atualmente ocupado por *A. colubrina*.

Não há cafeeiros na Classe I do talhão de araucária, embora ele apareça em baixa densidade na Classe II. Talvez tenham sido eliminados por algum fator competitivo com a espécie plantada (excesso de área basal e/ou excesso de serapilheira). A espécie volta a aparecer no talhão de pau-jacaré e em grande quantidade no talhão de jatobá.

Na Classe II, o talhão de angico continua a figurar como a área mais pobre em espécies regenerantes, mesmo com a menor participação da espécie plantada na densidade. Este último fator, porém, contribuiu para a elevação dos valores de equabilidade em relação à Classe I.

Mesmo assim, é precipitado dizer que ocorreu facilitação nos talhões, uma vez que áreas abandonadas em sucessão atingiram maiores valores de riqueza, até em menor período de tempo (CASSOLA, 2008). Pode, inclusive, ter ocorrido inibição devido a processos competitivos por água e luz. Em vez disso, convém atribuir às espécies do dossel o papel de filtros que selecionam as espécies provenientes do conjunto regional, facilitando a entrada de algumas e restringindo outras.

## **6.2. As espécies do dossel atuam como filtros ecológicos**

Na Classe I, o talhão de araucária apresentou similaridade composição com os talhões de pau-jacaré e jatobá, enquanto que o talhão de angico assemelhou-se em parte ao talhão de jatobá. Este cenário modificou-se na Classe II, onde houve maior similaridade florística entre as áreas de jatobá e araucária, alguma simlilaridade com o talhão de angico e os dois últimos e quase nenhuma entre o talhão de pau-jacaré e os demais. É importante ressaltar, contudo, que os eixos em ambos os gráficos das análises de correspondência apresentam baixas porcentagens, não permitindo generalizações.

As quatro áreas apresentaram proporção parecida de espécies alóctones com síndrome de dispersão zoocórica, entre 60 e 70%, em ambas as classes, valores similares aos encontrados por Suganuma et al. (2013), ao estudarem Florestas Estacionais Semidecíduais. Contudo, verificando a proporção de indivíduos com esta síndrome de dispersão, nota-se que as áreas de araucária e jatobá possuem maior porcentagem de indivíduos zoocóricos regenerantes que os demais talhões. Os valores variam de 85 a 90% dos indivíduos regenerantes, contrastando com valores de 60 a 70% encontrados nos talhões de angico e pau-jacaré.

A maior densidade de indivíduos zoocóricos nestas áreas pode ser devido ao fato de que ambas as espécies plantadas neste caso possuem sementes ou frutos atrativos à fauna que, ao se alimentar nos talhões, traz propágulos de fragmentos florestais adjacentes. Outros estudos já reportaram maior proporção de indivíduos zoocóricos regenerando sob árvores com a mesma síndrome de dispersão (GUEVARA; PUARATA; MAAREL, 1986; DERROIRE; COE; HEALEY, 2016). Convém realizar estudos mais aprofundados, no entanto, sobre a fenologia das espécies alóctones zoocóricas e a fenologia das espécies plantadas, uma vez que existe evidência da necessidade de sobreposição de época fenológica entre elas para que haja efeito positivo (MARCILIO-SILVA et al., 2015).

A proporção entre espécies regenerantes tolerantes à sombra foi semelhante entre os talhões para Classe I, variando entre 64 e 72%, com os valores mais altos encontrados nas áreas de pau-jacaré e araucária. É um valor mais baixo do que o encontrado por Daronco, Melo e Durigan (2013) em matas ciliares de região de Cerrado paulista. Para a Classe II a proporção de espécies tolerantes foi menor em todos os talhões, em especial no talhão de araucária, talvez devido à presença de clareiras provocadas pela queda de araucárias. Verificando a porcentagem de indivíduos alóctones com esta característica, no entanto, observa-se que os talhões com maior proporção de indivíduos tolerantes à sombra são o de pau-jacaré e o de jatobá, em ambas as classes. Comparando-se com os valores de IAF nas estações chuvosa e seca, tem-se que esse fator não justifica inteiramente a presença de mais indivíduos tolerantes à sombra na Classe II nos talhões explicitados. Para o talhão de pau-jacaré, a proporção mais alta de indivíduos tolerantes pode estar ligada à face de exposição sul, o que proporciona um microclima mais ameno e úmido.

As análises para cada talhão revelaram um número maior de espécies indicadoras, especialmente na área de pau-jacaré. Isso mostra que é um talhão

que reserva diferenças marcantes em relação aos demais em termos de composição florística. No geral, várias espécies funcionaram como indicadoras de ambas as classes neste caso, à exceção do talhão de araucária.

É possível notar algumas diferenças entre as áreas em relação às espécies que as colonizaram ou sua densidade. *N. megapotamica*, por exemplo, uma espécie considerada tardia (BARBOSA et al., 2015; TONINI et al., 2003), embora presente nas quatro áreas, ocorre em maior densidade nos talhões de araucária e jatobá, em ambas as classes, contribuindo para a semelhança entre as áreas, conforme foi observado na estatística Twinspan. Neste caso, a maior abundância de *N. megapotamica* nestes talhões pode estar ligada à síndrome de dispersão das espécies plantadas (ambas zoocóricas), que possivelmente formaram estruturas mais atrativas à fauna, que dispersou mais propágulos da espécie, também zoocórica.

Importante espécie do dossel de Florestas Estacionais Semidecíduais da região, a peroba (*Aspidosperma polyneuron* Muell.Arg.), de dispersão anemocórica, esteve presente em todos os talhões (se considerados ambas as classes), exceto no talhão de araucária. Trata-se de uma espécie tardia (BERNACCI; LEITÃO-FILHO, 1996), encontrada por vezes em alta densidade em florestas naturais (FONSECA, 2001). Nas áreas estudadas, no entanto, ocorreu sempre em baixa densidade. A ausência da peroba no talhão de araucária pode estar ligada à grande quantidade de serapilheira acumulada, que atua como filtro às sementes de baixa durabilidade da espécie (CARVALHO, 2003), impedindo a germinação ou o estabelecimento pela barreira mecânica.

Outra espécie anemocórica ausente do talhão de araucária é o jequitibá-branco (*Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze), que ocorreu em baixa densidade somente no talhão de pau-jacaré e de jatobá (considerando ambas as classes). A cabreúva (*Myroxylon peruiferum* L.f.), também de dispersão anemocórica (BARBOSA et al., 2015), foi uma das espécies com esta síndrome de dispersão capaz de colonizar o talhão de araucária, ainda que em baixa densidade, ocorrendo também nos talhões de pau-jacaré e jatobá.

Importante gênero de plantas zoocóricas de interior de floresta, *Trichilia* esteve presente em maior densidade e número de espécies no talhão de pau-jacaré (apresenta todas as cinco espécies do conjunto regional), sendo várias delas espécies indicadoras deste talhão, conforme visto na estatística Twinspan. Nos demais talhões, o gênero está presente em menor densidade e número de espécies. A espécie *T.*

*clausseii* não está presente no talhão de angico, indicando a presença de algum filtro ecológico que impede sua chegada ou estabelecimento na área, seja biótico ou abiótico.

Fenômeno semelhante ocorreu com a família Myrtaceae, responsável por grande parte da riqueza do sub-bosque em Florestas Estacionais Semidecíduais (CIELO-FILHO et al., 2009). A área de pau-jacaré apresentou a maior densidade e também a maior riqueza de espécies para a família (em ambas as classes), embora não tenha contemplado o conjunto regional inteiramente. Novamente o talhão mais pobre em espécies da família é o talhão de angico.

O gênero *Piper* não esteve presente no talhão de angico, o que pode indicar que não foi capaz de superar algum filtro ecológico da área. A alta competitividade com *A. colubrina* var. *cebil*, a deciduidade do dossel e até mesmo o pH do solo podem constituir fatores inibitórios ao estabelecimento do gênero na área. Há necessidade, no entanto, de estudos mais detalhados para a comprovação das hipóteses.

Espécies como *Albizia niopoides* (Benth.) Burkart, *Alchornea triplinervia* (Spreng.) M. Arg., *Balfourodendron riedelianum* (Engler) Engler, *Cabrarea canjerana* (Vell.) Mart., dentre outras, embora presentes no conjunto regional de espécies, não apareceram em nenhum dos levantamentos realizados. Outras espécies ocorreram somente em um dos talhões, como *Astronium graveolens* Jacq., *Inga marginata* Willd., *Inga vera* Willd. e *Metrodorea nigra* St. Hil, no talhão de jatobá.

### 6.3.O solo dos talhões

Por possuírem, em média, teor de argila acima de  $350 \text{ g.kg}^{-1}$ , todos os talhões estudados podem de fato ser enquadrados na categoria NITOSSOLO (Embrapa, 2006). Contudo, nota-se que o teor de argila é significativamente inferior no talhão de angico, em ambas as profundidades. Esta característica influi na capacidade de retenção de água do solo que, no caso, é menor na área de angico (GROHMANN; MEDINA, 1962; REICHARDT, 1990). O menor teor de argila neste talhão pode ser devido a características naturais da área ou a processos erosivos no passado, uma vez que as partículas de argila são as primeiras a serem removidas (SAHANI; BEHERA, 2001).

Os valores de pH, também mais baixos na área de angico, podem reforçar a tese de que processos erosivos atuaram na área. Contudo, estes também são menores no talhão de pau-jacaré, que possui altos teores de argila. Embora a

pedogênese possa ter influência nessas características, o fato destes solos mais ácidos estarem sob dosséis de espécies fixadoras de nitrogênio, ou que acumulam grandes quantidades deste nutriente em sua biomassa, talvez explique sua acidez. Conforme observado em outros estudos, a fixação de nitrogênio pode acidificar o solo pela grande produção de nitrato e posterior lixiviação deste ou absorção pelas plantas, deixando o meio com excesso de íons  $H^+$  (RHOADES; BINKLEY, 1996). Análise posterior no solo adjacente ao talhão de angico revelou um pH médio de 5,58 a uma profundidade de até 15 cm, apontando uma possível influência da espécie plantada no solo do talhão. A confirmação, contudo, só seria possível com análise do solo pré-plantio.

Esta influência, contudo, não é evidente no conteúdo de nitrogênio total no solo das áreas. Isso porque as áreas com menor teor estão justamente sob dosséis de fixadoras. Isso pode denotar a não ocorrência de fixação nas áreas, talvez por ausência de déficit de nitrogênio no solo (FAGAN et al., 2007), ficando a influência sobre o pH do solo a critério da absorção de nitrato por parte das leguminosas.

#### **6.4. Influência das espécies plantadas nas características dos talhões**

As menores temperaturas e os maiores valores de umidade relativa do ar foram registrados no talhão de pau-jacaré. A explicação não está nos níveis de sombreamento, pois não são os maiores na estação chuvosa e tampouco na estação seca; e sim na posição geográfica do talhão que, embora no topo da cuesta, está mais ao sul que os demais. É sabido que no Hemisfério Sul, encostas voltadas para o sul recebem menor incidência de radiação solar, mantendo maior umidade no ambiente (HUGGET, 1995; OLIVEIRA, 1995).

A massa seca de serapilheira acumulada no solo variou bastante entre os talhões, com talhão araucária apresentando aproximadamente o triplo do valor em relação aos demais talhões. Isso é uma característica inerente à espécie, que deposita ramos inteiros no piso florestal (CARVALHO, 2003). Contudo, numa Floresta Ombrófila Mista nativa, a massa de serapilheira acumulada no solo chegou a  $7,99 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ , em estudo conduzido por Caldeira et al. (2007). A densidade de araucárias, contudo, é menor numa Floresta Ombrófila Mista nativa, o que pode ter contribuído para menores valores de acúmulo. Em Florestas Estacionais Semidecíduais do Estado de São Paulo, estudos apontam para valores de serapilheira acumulada no solo entre  $6,57$  a  $8,60 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$  (DINIZ; PAGANO, 1997; PATRICIA; MORELLATO, 1992;

CESAR, 1993). São valores próximos aos encontrados nos talhões angico, pau-jacaré e jatobá.

O teor de nitrogênio na serapilheira foi maior nas áreas sob dosséis de fixadoras, ao contrário do que ocorreu nos teores do solo. Contudo, não é possível afirmar que haja efetiva fixação biológica de nitrogênio ocorrendo nas áreas, uma vez que tanto o angico como o pau-jacaré acumulam naturalmente grande quantidade de nitrogênio em sua biomassa (GRAHAM; VANCE, 2003), o que pode se refletir na serapilheira. Embora menor que o encontrado nas áreas citadas anteriormente, o teor de nitrogênio na serapilheira acumulada no talhão de jatobá também foi alto, talvez reflexo da grande quantidade de indivíduos de *P. gonoacantha* na área.

Os talhões mais sombreados na estação chuvosa foram o angico e o jatobá, seguidos pelo pau-jacaré e pela araucária. Embora *A. colubrina* não seja uma espécie de copa densa, a alta abundância de indivíduos pode ter contribuído para o aumento no índice. O talhão angico foi também o que apresentou a maior queda no Índice de Área Foliar na estação seca. Embora a queda tenha ocorrido nos outros talhões, no angico todas as classes são compostas majoritariamente por *A. colubrina*, que perde suas folhas ou parte delas na estação seca. A queda menos acentuada nos demais talhões pode ser explicada pela presença de outras espécies que, ou são perenifólias – como *N. megapotamica*, presente no talhão jatobá – ou possuem níveis diferenciados de deciduidade. A maior deciduidade de *A. colubrina* pode não somente estar ligada ao fator espécie, mas também às condições de solo do talhão, com menor teor de argila e, portanto, maior restrição hídrica.

A queda de folhas em determinado período do ano é considerada benéfica para o estabelecimento de um sub-bosque regenerante, pois diminui a interceptação da chuva e aumenta a disponibilidade luminosa (GANDOLFI; JOLY; RODRIGUES, 2007). Contudo, este efeito não foi notado nas áreas, uma vez que no talhão de angico a regeneração não é mais abundante ou mais rica.

Para os quatro talhões em conjunto, as análises por modelos lineares generalizados (GLM) por stepwise mostraram que a alta densidade de espécies plantadas funcionou como um filtro ecológico, inibindo a densidade de indivíduos regenerantes e sua riqueza em todos os talhões. Os números foram influenciados principalmente pela alta taxa de recrutamento de angico e pau-jacaré em suas respectivas áreas, sendo a primeira a mais pobre e menos densa em termos de espécies alóctones. Em geral, contudo a densidade espécie plantada em forma de monocultivo

passa a inibir a regeneração natural a partir de certa idade, conforme observado por Modna et al. (2010).

Ao contrário do esperado (DURIGAN; SILVEIRA; MELO, 2013), a área basal de espécies plantadas teve influência positiva na densidade e na riqueza de espécies regenerantes. O fato pode estar ligado a características de sítio, onde melhores condições de solo levariam a uma maior sobrevivência das espécies, elevando os valores de área basal, mas também beneficiando as espécies regenerantes alóctones.

A massa seca de serapilheira acumulada teve influência negativa na densidade e riqueza de espécies alóctones nos talhões, atuando como filtro inibitório para o estabelecimento de propágulos. O fato já foi constatado em outros estudos (LOYDI et al., 2012) e, em florestas tropicais, seus efeitos podem variar de acordo com a espécie que deve vencer o filtro (MOLOFSKY; AUGSPURGER, 1992).

Analisando-se as áreas separadamente pelos modelos lineares generalizados, os resultados mostraram-se diferentes dependendo do talhão. No angico, a densidade de regenerantes foi afetada negativamente somente pela serapilheira acumulada. Este resultado não era esperado, uma vez que os valores de serapilheira acumulada aproximam-se dos de uma floresta natural (DINIZ; PAGANO, 1997; PATRICIA; MORELLATO, 1992; CESAR, 1993). Além disso, esperava-se que a alta densidade de angicos fosse a grande responsável pela baixa expressão da regeneração, o que não ocorreu. É possível que outra variável não analisada seja a responsável, juntamente com os efeitos da serapilheira acumulada, o mesmo valendo para a riqueza de regenerantes, não explicada por nenhuma das variáveis.

Na área de araucária, a densidade de regenerantes teve influência positiva da área basal de plantadas e negativa da densidade de plantadas. No primeiro caso, um resultado também inesperado, já que este fator costuma ter reflexos negativos na densidade de regenerantes (DURIGAN; SILVEIRA; MELO, 2013). Além disso, trata-se de um dos talhões com maior área basal. A riqueza foi influenciada negativamente pela serapilheira acumulada, este sim um resultado esperado, já que a grande deposição pode afetar a germinação de muitas espécies (LOYDI et al., 2012).

O talhão de pau-jacaré seguiu os padrões da análise geral, já que teve sua densidade de regenerantes afetada negativamente pela densidade de plantadas e pela serapilheira acumulada; e positivamente pela área basal de plantadas. Embora exista a influência positiva da área basal (resultado inesperado), a influência das demais variáveis é explicável, conforme dito anteriormente. A riqueza de regenerantes,

contudo, não pôde ser explicada por nenhum dos fatores, possivelmente devido à presença de outras influências, como o microclima favorável do talhão.

O talhão de jatobá foi o único no qual a área basal de plantadas afetou negativamente a densidade de regenerantes, enquanto que a densidade de plantadas e a serapilheira acumulada afetaram positivamente. A serapilheira no solo pode ser positiva em alguns aspectos auxiliando na manutenção da umidade do solo e na liberação lenta de nutrientes (PIRES et al., 2006)

Estas e outras análises indicam que outras características não avaliadas das espécies plantadas também contribuíram para a filtragem de espécies colonizadoras do sub-bosque. Estudos já reportaram a arquitetura da copa como um fator importante, com árvores de copas mais altas favorecendo a deposição de sementes devido à sua maior utilização como poleiro por pássaros (MCDONNELL, 1986). A araucária é uma espécie com esta característica, sendo mais alta que o angico, o pau-jacaré e o jatobá, ao menos nas áreas de estudo.

O uso de água pelas espécies também pode ser diferente o que, somado com as diferenças de solo encontradas, especialmente na área de angico, poderiam explicar variações na regeneração natural, em termos de densidade e riqueza.

## 7. CONCLUSÕES

Fica evidente que as quatro áreas seguiram diferentes trajetórias sucessionais, ainda que possam ser separadas em dois padrões: o padrão das leguminosas supostamente fixadoras *A. colubrina* var. *cebil* e *P. gonoacantha*, de rápido crescimento, com altas taxas de recrutamento de si mesmas; e o segundo padrão, seguido pelos talhões de *H. courbaril* e *A. angustifolia*, de lento crescimento, com menor auto recrutamento e maior proporção de indivíduos zoocóricos. Mesmo assim, o resultado das interações que definiram a trajetória e a montagem dos sistemas mostrou-se distinto também dentro dos padrões verificados, muito provavelmente por diferenças nos filtros abióticos.

A presença de um dossel composto por espécies fixadoras de nitrogênio não teve influência na densidade e na riqueza de espécies regenerantes, enquanto que a deciduidade do dossel não teve efeito positivo na densidade e na riqueza de espécies colonizadoras.

A síndrome de dispersão zoocórica da espécie plantada pode ter direcionado a trajetória sucessional das áreas, permitindo a colonização do sub-bosque por mais indivíduos (mas não por mais espécies) zoocóricos. Porém, não se pode descartar os possíveis efeitos da arquitetura das copas das espécies autóctones.

Analisando-se os quatro talhões em conjunto, a densidade de indivíduos autóctones e o acúmulo de serapilheira afetaram negativamente a regeneração natural, tanto em densidade quanto em riqueza, enquanto que a área basal destes mesmos indivíduos teve influência positiva nas variáveis resposta.

## **8. IMPLICAÇÕES PARA A PRÁTICA**

Uma vez que cada uma das espécies plantadas agiu como um filtro diferenciado à colonização de seu sub-bosque, a promoção da diversidade máxima ocorreria com um plantio combinado das quatro espécies estudadas. Como o estudo teve como foco talhões em monocultivo, a espécie *Piptadenia gonoacantha* apresentou os melhores resultados, por combinar riqueza e densidade, sendo dentre as quatro, a mais indicada para projetos de restauração ecológica.

## 9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ASHTON, P. M. et al. Restoration of a Sri Lankan Rainforest: Using Caribbean Pine *Pinus caribaea* as a Nurse for Establishing Late-Successional Tree Species. **Journal of Applied Ecology**, London, v. 34, n. 4, p.915-925, ago. 1997.

AUGSPURGER, C. K. Early spring leaf out enhances growth and survival of saplings in a temperate deciduous forest, **Oecologia**, [S.I.], v. 156, n.2, p. 281-286, mar. 2008.

BARBIER, S.; GOSSELIN, F.; BALANDIER, P. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 254, n. 1, p. 1-15, jan. 2008.

BARBOSA, C.E.A. et al. Diversity of Regenerating Plants in Reforestations with *Araucaria angustifolia* (Bertol.) O. Kuntze of 12, 22, 35, and 43 Years of Age in Paraná State, Brazil. **Restoration Ecology**, Washington, DC, v. 17, n. 1, p. 60–67, jan. 2009.

BARBOSA, L.M. et al. Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do Estado de São Paulo. In: **Anais do VI Simpósio de Restauração Ecológica**. São Paulo - SP. 2015.

BERNACCI, L. C.; LEITÃO-FILHO, H. F. Flora fanerogâmica da floresta da Fazenda São Vicente, Campinas, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 19, n. 2, p. 149-164, 1996.

BLAKESLEY, D.; HARDWICK, K.; ELLIOTT, S. Research needs for restoring tropical forests in Southeast Asia for wildlife conservation: framework species selection and seed propagation. **New Forests**, Dordrecht, v. 4, n. 3, p.165-174, nov. 2002.

BRASIL, Ministério da Agricultura. Estação Experimental de Botucatu. **Relatório de atividades da Estação Experimental de Botucatu**. Botucatu, 1947. "pag. irreg."

BONE, R; LAWRENCE, M; MAGOMBO, Z. The effect of a *Eucalyptus camaldulensis* (Dehn) plantation on native woodland recovery on Ulumba Mountain, southern Malawi. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 99, n. 1-2, p.83-99, dez. 1997.

BROOKER, R.W. et al. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. **Journal of Ecology**, London, v. 96, n. 1, p.18-34, jan. 2008.

CALDEIRA, Marcos Vinicius Winckler et al. Quantificação de serapilheira e de nutrientes – Floresta Ombrófila Mista Montana – Paraná, **Revista Acadêmica**, Curitiba, v. 5, n. 2, p.101-116, abr. 2007.

CARNEVALE, N. J; MONTAGNINI, F. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 163, n. 1-3, p.217-227, jun. 2002.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2003. v.1. 1040p.

CASSOLA, H. **Aspectos da estrutura fitossociológica e silvigenética em fragmentos de floresta estacional semidecídua com diferentes histórias de perturbação em Botucatu, SP**. 2008. 86 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Recursos Florestais, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (esalq/usp), Piracicaba, 2008.

CESAR, O. Produção de serapilheira na mata mesófila semidecídua da Fazenda Barreiro Rico, município de Anhembi, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, São Paulo, v. 53, n. 4, p. 671-681, 1993.

CHAER, G. M. et al. Nitrogen-fixing legume tree species for the reclamation of severely degraded lands in Brazil. **Tree Physiology**, Oxford, v. 31, n. 2, p. 139-149, mar. 2011.

CIELO-FILHO, R. et al. Ampliando a densidade de coletas botânicas na região da bacia hidrográfica do Alto Paranapanema: Caracterização florística da Floresta Estadual e da Estação Ecológica de Paranapanema. **Biota Neotrop.**, vol. 9, n. 3, 2009.

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, n. 982, p.1119-1144, nov./dez. 1977.

COSTA, J. N. M. N.; DURIGAN, G. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae): invasora ou ruderal? **Revista Árvore**. Viçosa-MG, v.34, n.5, p.825-833, 2010.

CUNHA, A. R.; MARTINS, D. Classificação climática para os municípios de Botucatu e São Manuel, SP. **Irriga**. v.14, n.1, p. 1-11, jan./março 2009.

CUSACK, D. F.; McCLEERY, T. L. Patterns in understory woody diversity and soil nitrogen across native- and non-native-urban tropical forests. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 318, n. 8, p. 34-43, abr. 2014.

DARONCO, C.; MELO, A. C. G.; DURIGAN, G. Ecosistema em restauração versus ecossistema de referência: estudo de caso da comunidade vegetal de mata ciliar em região de Cerrado, Assis, SP, Brasil. **Hoehnea**, São Paulo, v. 40, n. 3, p.485-498, 2013.

DERROIRE, G.; COE, R.; HEALEY, J. R. Isolated trees as nuclei of regeneration in tropical pastures: testing the importance of niche-based and landscape factors. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, Early View (Online Version of Record published before inclusion in an issue), 13 p., março 2016.

DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: **Ecology and Evolution of Communities** (eds Cody, M.L. & Diamond, J.M.). Belknap, Cambridge, 1975. p. 342–444.

DINIZ, S.; PAGANO, S. N. Dinâmica de folheto em floresta mesófila semidecídua no município de Araras, SP.: I - Produção, decomposição e acúmulo. **Revista do Instituto Florestal**, São Paulo, v. 9, n. 1, p.37-46, jun. 1997.

DUPUY, J. M.; CHAZDON, R. L. Effects of vegetation cover on seedling and sapling dynamics in secondary tropical wet forests in Costa Rica, **J. Trop. Ecol.**, Cambridge, v. 22, n. 01, p. 65-76, dez. 2005.

DURIGAN, G. et al. Estrutura e diversidade do componente arbóreo da floresta na Estação Ecológica dos Caetetus, Gália, SP, **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, V.23, n.4, p.371-383, dez. 2000.

DURIGAN, G. et al. A flora arbustivo-arbórea do Médio Paranapanema: base para a restauração dos ecossistemas naturais. In: BÔAS, O. V.; DURIGAN, G. **Pesquisas em conservação e recuperação ambiental no oeste paulista: resultados da cooperação Brasil/Japão**. São Paulo: Páginas & Letras Editora e Gráfica, 2004. p. 199-239.

DURIGAN, G.; SILVEIRA, E. R.; MELO, A. C. G. Desbaste em plantio de restauração de mata ciliar. In: DURIGAN, Giselda; RAMOS, Viviane Soares (Org.). **Manejo Adaptativo: primeiras experiências em restauração de ecossistemas**. Assis: Páginas & Letras, 2013. Cap. 6. p. 23-25.

EMBRAPA - EMPRESA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA BRASILEIRA. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2006. 306p.

ENGEL, V. L.; PARROTA, J. A. Definindo a restauração ecológica: tendências e perspectivas mundiais. In: KAGEYAMA, P. Y. et al. **Restauração ecológica de ecossistemas naturais**. Botucatu: FEPAF, 2008. p.1-26.

FAGAN, E. B. et al. Fisiologia da fixação biológica do nitrogênio em soja - revisão. **Revista da FZVA**, Uruguaiana, v. 14, n. 1, p. 89-106, 2007.

FARIA, S. M. et al. Levantamento da nodulação de leguminosas florestais nativas da Região Sudeste do Brasil. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v. 19, s/n, p. 143-153, jun. 1984.

FONSECA, M. G. **Aspectos demográficos de *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg. (Apocynaceae) em dois fragmentos de floresta semidecídua no município de Campinas, SP**. 2001. 115 F. Dissertação (Mestrado). Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

FONSECA, R. C. B.; RODRIGUES, R. R. Análise estrutural e aspectos do mosaico sucessional de uma floresta semidecídua em Botucatu, SP, **Scientia Forestalis**, Piracicaba, n. 57, p. 27-43, jun. 2000.

GANDOLFI, S.; JOLY, C. A.; RODRIGUES, R. R. Permeability - impermeability: canopy trees as biodiversity filters. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 64, n. 4, p. 433-438, jul/ago. 2007.

GARBIN, M. L.; ZANDAVALLI, R. B.; DILLENBURG, L. R. Soil patches of inorganic nitrogen in Subtropical Brazilian plant communities with *Araucaria angustifolia*. **Plant Soil**, [S.I.], v. 286, n. 1-2, p. 323-337, ago. 2006.

GELDENHUYS, C. J. Native forest regeneration in pine and eucalypt plantations in Northern Province, South Africa. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 99, n. 1-2, p.101-115, dez. 1997.

GÓMEZ-APARICIO, L. et al. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants, **Ecological Applications**, Washington, v. 14, n. 4, p. 1128-1138, ago. 2004.

GOOSEM, S.P.; TUCKER, N. I. J. **Repairing the rainforest- Theory and practices of rainforest re-establishment in North Queensland's Wet Tropics Management Authority**. Cairns, 1995. 77pp.

GÖTZENBERGER, L. et al. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. **Biological Reviews**, [S.I.], v.87, n. 1, p.111-127, jun. 2011.

GRAHAM, P. H.; VANCE, C. P. Legumes: importance and constraints to greater use. **Plant Physiology**, v. 131, n. 3, p. 872-877, mar. 2003.

GROHMANN, F.; MEDINA, H. Penna. Características de umidade dos principais solos do estado de São Paulo. **Bragantia**, Campinas, v. 21, s/ n., p.285-295, 1962.

GUEVARA, S; PURATA, S. E.; Van der MAAREL, E. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. **Vegetatio**, Dordrecht, v. 66, n. 2, p. 77-84, maio 1986.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, v.1, n.4., p.9, 2001

HARRINGTON, R. A.; EWEL, J. J. Invasibility of tree plantations by native and non-indigenous plant species in Hawaii, **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 99, n. 1-2, p. 153-162, dez. 1997.

HEALEY, S. P.; INDIOGARA, R. The effect of a teak (*Tectona grandis*) plantation on the establishment of native species in an abandoned pasture in Costa Rica. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 176, n. 1-3, p.497-507, mar. 2003.

HOBBS, R. J.; NORTON, D. A. Ecological Filters, Thresholds, and Gradients in Resistance to Ecosystem Reassembly. In: TEMPERTON, V. M. et al. **Assembly Rules and Restoration Ecology**. Washington, DC: Ed. Island Press, 2004. p. 72-95.

HUGGET, R. J. **Geoecology: an evaluation approach**. Londres: Editora London, 1995. 320 p.

IABIN - Inter-Americam Biodiversity Information Network/Instituto Hórus. Invasis Information Network, Brasil. 2015. Disponível em: [http://i3n.institutohorus.org.br/www/?p=Mj43dCRsMWA2OWQIJUJZE0IbCl8JWUtERxFTNGRhdzZmYcJmNCZ6eyogcTJiBVQCVA8AAAASBUwWFEENWw9UFBdQBf0ND1Y7ay8vfS8hfWs6PDU%3D#tabsheet\\_start](http://i3n.institutohorus.org.br/www/?p=Mj43dCRsMWA2OWQIJUJZE0IbCl8JWUtERxFTNGRhdzZmYcJmNCZ6eyogcTJiBVQCVA8AAAASBUwWFEENWw9UFBdQBf0ND1Y7ay8vfS8hfWs6PDU%3D#tabsheet_start) (Acesso em 27/10/2015).

IBGE. Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012.

JOSHI, A. A.; MUDAPPA, D.; RAMAN, T. R. S. Brewing trouble: coffee invasion in relation to edges and forest structure in tropical rainforest fragments of the Western Ghats, India. **Biol Invasions**, [s.l.], v. 11, n. 10, p.2387-2400, 21 jan. 2009.

KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, Uppsala, v. 3, n. 2, p.157-164, abr. 1992.

KEENAN, R. et al. Restoration of plant biodiversity beneath tropical tree plantations in Northern Australia. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 99, n. 1-2, p.117-131, dez. 1997.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 5 .ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2008. v. 2. 382 p.

LOUMETO, J. J.; HUTTEL, C. Understory vegetation in fast-growing tree plantations on savanna soils in Congo. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 99, n. 1-2, p.65-81, dez. 1997.

LOYDI, A. et al. Effects of litter on seedling establishment in natural and semi-natural grasslands: a meta-analysis. **J Ecol**, v. 101, n. 2, p.454-464, 6 dez. 2012.

LUGO, A.E. The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 99, n. 1, p.9-19, dez. 1997.

MAHL, D.; et al. Demanda energética e eficiência da distribuição de sementes de milho sob variação de velocidade e condição de solo. **Engenharia Agrícola**. v. 24, n.1, p.150-157. 2004.

MARCILIO-SILVA, V. et al. Nurse abundance determines plant facilitation networks of subtropical forest-grassland ecotone. **Austral Ecology**, v. 40, n. 8, p.898-908, 21 maio 2015.

MARTINS, L.A.; ENGEL, V.L. **Levantamento dendrológico do estrato arbóreo e da regeneração natural de remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual da cuesta de Botucatu, SP**. Fapesp, Relatório de Pesquisa, Botucatu, 2007.

MASCARO, J. et al. Limited native plant regeneration in novel, exotic-dominated forests on Hawaii. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 256, n. 4, p.593-606, ago. 2008.

MCDONNELL, M. J. Old field vegetation height and the dispersal pattern of bird-disseminated woody plants. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, Nova York, v. 113, n.1, p. 6-11, 1986.

MCLENDON, T.; REDENTE, E. F. Nitrogen and Phosphorus Effects on Secondary Succession Dynamics on a Semi-Arid Sagebrush Site. **Ecology**, [s.l.], v. 72, n. 6, p.2016-2024, dez. 1991.

MEJÍA-DOMÍNGUEZ, N. R. et al. Individual Canopy-tree Species Effects on Their Immediate Understory Microsite and Sapling Community Dynamics, **Biotropica**, [S.I.], v. 43, n.5, p. 572-581, jan. 2011.

MELO, A.C.G et al. Atributos de espécies arbóreas e a facilitação da regeneração natural em plantio heterogêneo de mata ciliar. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 43, n. 106, p. 333-344, jun. 2015

MODNA, D.; DURIGAN, G.; VITAL, M.V.C. *Pinus elliottii* Engelm como facilitadora da regeneração natural em mata ciliar em região de Cerrado, Assis, SP, Brasil. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 38, n. 85, p. 73-83, mar. 2010.

MOLOFSKY, J.; AUGSPURGER, C. K. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. **Ecology**, v. 73, n. 1, p. 68-77, fev. 1992.

NASCIMENTO, G. et al. Floristic aspects and diversity of regenerated arboreal species under a stand of *Anadenanthera peregrina* Speg. **Cerne**, Lavras, v. 15, p. 187-195, 2009.

NICHOLS, J. D.; CARPENTER F. L. Interplanting *Inga edulis* yields nitrogen benefits to *Terminalia amazonia*. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 233, n. 2-3, p. 344-351, set. 2006.

NIINEMETS, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance, **Ecol. Res.**, [S.I.], v. 25, n. 4, p. 693-714, mar. 2010.

NUTTLE, T. et al. Assembly Rules and Ecosystem Restoration: Where to from Here? In: TEMPERTON, V. M. et al. **Assembly Rules and Restoration Ecology**. Washington, DC: Ed. Island Press, 2004. p. 410-421.

OLIVEIRA, R. R; et al. Significado ecológico da orientação de encostas no Maciço da Tijuca - Rio de Janeiro. **Oecologia Brasiliensis**, vol 1, p. 523-541, 1995.

OLIVEIRA, W. L. et al. Regeneração e estrutura populacional de jatobá-da-mata (*Hymenaea courbaril* L.), em dois fragmentos com diferentes graus de perturbação antrópica. **Acta Bot. Bras.**, São Paulo, v. 25, n. 4, p.876-884, dez. 2011.

ONOFRE, F. F.; ENGEL, V. L.; CASSOLA, H. Regeneração natural de espécies da Mata Atlântica em sub-bosque de *Eucalyptus saligna* Smith. em uma antiga unidade de produção florestal no Parque das Neblinas, Bertioga, SP. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 38, n. 85, p. 39-52, mar. 2010.

OTSAMO, R. Secondary forest regeneration under fast-growing forest plantations on degraded *Imperata cylindrica* grasslands. **New Forests**, Dordrecht, v. 19, n. 1, P. 69-93, jan. 2000.

PADILLA, F. M.; PUGNAIRE, F. I. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. **Frontiers in Ecology and the Environment**, [s.l.], v. 4, n. 4, p.196-202, maio 2006.

PARROTA, J.A. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. **Journal of Vegetation Science**, New Jersey, v. 6, n. 5, p.627-636, out. 1995.

PARROTA, J.A.; TURNBULL, J.W.; JONES, N.. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. **Forest Ecology And Management**, Philadelphia, v. 99, n. 1, p.1-7, dez. 1997.

PATRICIA, L; MORELLATO, C. Nutrient cycling in two south-east Brazilian forests. I Litterfall and litter standing crop. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 8, n. 02, p.205-215, maio 1992.

PAULA, A. et al. Sucessão ecológica da vegetação arbórea em uma floresta estacional semidecidual, Viçosa, MG, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, São Paulo, v. 18, n. 3, p. 407-423, 2004.

PIRES, L. A. et al. Produção, acúmulo e decomposição da serapilheira em uma restinga da Ilha do Mel, Paranaguá, PR, Brasil. **Acta Bot. Bras.**, São Paulo, v. 20, n. 1, p.173-184, mar. 2006.

POWERS, J. S.; HAGGAR, J. P.; FISCHER, R. F. The effect of overstory composition on understory woody regeneration and species richness in 7-year-old plantations in Costa Rica. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 99, n. 1-2, p. 43-54, dez. 1997.

PULROLNIK, K. et al. Estoques de carbono e nitrogênio em frações lábeis e estáveis da matéria orgânica de solos sob eucalipto, pastagens e cerrado no Vale do Jequitinhonha - MG. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 33, n. 5, p.1125-1136. 2009.

R Development Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

REICHARDT, K. **A água em sistemas agrícolas**. São Paulo: Manole, 1990. 188p.

REN, H.; YANG, L.; LIU, N. Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. **Progress in Natural Science**, [S.I.], v. 18, n. 2, p. 137-142, fev. 2008.

RHOADES, C.; BINKLEY, D. Factors influencing decline in soil pH in Hawaiian *Eucalyptus* and *Albizia* plantations, **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 80, n. 1-3, p. 47-56, jan. 1996.

RODRIGUES, R. R.; MARTINS, S. V.; BARROS, L. C. Tropical Rain Forest regeneration in an area degraded by mining in Mato Grosso State, Brazil. **Forest Ecology and Management**, Philadelphia, v. 190, n. 2-3, p. 323-333, mar. 2004.

SAHANI, U.; BEHERA, N. Impact of deforestation on soil physicochemical characteristics, microbial biomass and microbial activity of tropical soil. **Land Degradation & Development**, v. 12, n. 2, p. 93-105, mar/abr. 2001.

SANSEVERO, J. B. B. et al. Natural Regeneration in Plantations of Native Trees in Lowland Brazilian Atlantic Forest: Community Structure, Diversity, and Dispersal Syndromes. **Restoration Ecology**, Washington, DC, v. 19, n. 3, p. 379-389, abr. 2011.

SHEPHERD, G. J. FITOPAC 2: manual do usuário. Campinas: UNICAMP. Departamento de Botânica. 2009.

SOUZA, P. B. et al. Florística e diversidade das espécies arbustivo-arbóreas regenerantes no sub-bosque de *Anadenanthera peregrina* (L.) Speg. **Cerne**, Lavras, v. 18, n. 3, p. 413-421, jul./set. 2012.

SPRENT, J. I.; PARSONS, R. Nitrogen fixation in legume and non-legume trees. **Field Crops Research**, Philadelphia, v. 66, n. 2-3, p.183-196, mar. 2000.

SUGANUMA, S. S. et al. Ecossistemas de referência para restauração de matas ciliares: Existem padrões de biodiversidade, estrutura florestal e atributos funcionais? **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v.37, n.5, p.835-847, 2013.

TEMPERTON, V. M. et al. Introduction: Why Assembly Rules Are Important to the Field of Restoration Ecology. In: TEMPERTON, V. M. et al. **Assembly Rules and Restoration Ecology**. Washington, DC: Ed. Island Press, 2004. p. 1-8.

TEMPERTON, V. M.; HOBBS, R. J. The search for Ecological Assembly Rules. In: TEMPERTON, V. M. et al. **Assembly Rules and Restoration Ecology**. Washington, DC: Ed. Island Press, 2004. p. 34-54. TEMPERTON, V. M.; ZIRR, K. Order of arrival and availability of safe sites: an example of their importance for plant community assembly in stressed ecosystems. In: TEMPERTON, V. M. et al. **Assembly Rules and Restoration Ecology**. Washington, DC: Ed. Island Press, 2004. p. 34-54.

TONINI, H.; FINGER, C. A. G.; SCHNEIDER, P. R. O crescimento da *Nectandra megapotamica* Mez., em floresta nativa na depressão central do Estado do Rio Grande do Sul. **Cienc. Rural**, Santa Maria, v. 33, n. 1, p.85-90, fev. 2003.

VIANI, R.A.G.; DURIGAN, G.; MELO, A.C.G. A regeneração natural sob plantações florestais: desertos verdes ou Redutos de biodiversidade? **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 20, n. 3, p. 533-552 jul.-set. 2010.

VITOUSEK, P.M. et al. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. **Biogeochemistry**, Washington, v. 57-58, n. 1, p.1-45, abr. 2002.

VITOUSEK, P.M.; SANFORD JR., R.L.. Nutrient Cycling in Moist Tropical Forest. **Annual Review Of Ecology And Systematics**, Palo Alto, Ca, v. 17, n. 1, p.137-167, nov. 1986.

WILSON, J. B. Assembly rules in plant communities. In: WEIHER, E.; KEDDY, P. **Ecological Assembly Rules Perspectives, Advances, Retreats**. Cambridge: Ed. Cambridge University Press.

WOLFE, B. T.; VAN BLOEM, S. J.. Subtropical dry forest regeneration in grass-invaded areas of Puerto Rico: Understanding why *Leucaena leucocephala* dominates and native species fail. **Forest Ecology And Management**, Philadelphia, v. 267, p.253-261, mar. 2012.