

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

SEBASTIÃO VENÂNCIO MARTINS

ASPECTOS DA DINÂMICA DE CLAREIRAS EM UMA FLORESTA
ESTACIONAL SEMIDECIDUAL NO MUNICÍPIO DE CAMPINAS, SP.

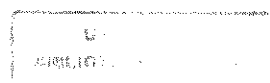
Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo (a) candidato (a) <i>Sebastião Venâncio Martins</i> e aprovada pela Comissão Julgadora.
--

05/08/99
Ricardo Ribeiro Rodrigues

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para obtenção do
Título de Doutor em Ciências na
área de Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. RICARDO RIBEIRO RODRIGUES

Campinas – SP
1999



9916339

UNICAMP	BC
N.º	UNICAMP
V.º	Ex.
TEMP.º	38584
PREC.	229/99
C	☒
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	31/08/99
N.º OPC	

CM-00125649-1

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

Martins, Sebastião Venâncio

M366a

Aspectos da dinâmica de clareiras em uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP./Sebastião Venâncio Martins. - - Campinas, SP:[s.n.], 1999.
233f.:ilus.

Orientador: Ricardo Ribeiro Rodrigues

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

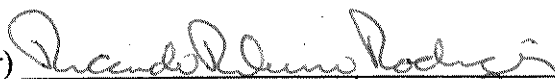
1. Ecologia vegetal. 2. Floresta tropical. 3. Sucessão ecológica.
I. Rodrigues, Ricardo Ribeiro. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Data da Defesa: 05/08/1999

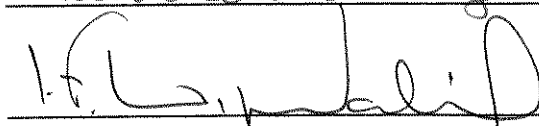
Banca Examinadora

Titulares:

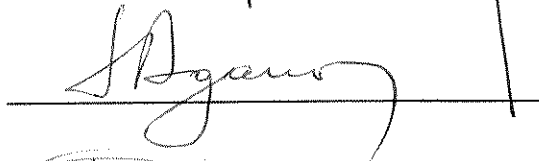
Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues (Orientador)



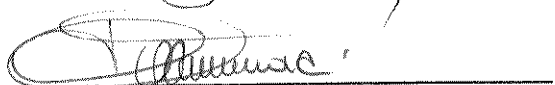
Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio



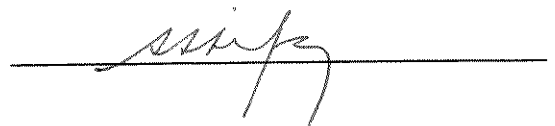
Prof. Dr. Sérgio Nereu Pagano



Prof. Dr. Waldir Mantovani



Prof. Dr. Alexandre Francisco da Silva



Suplentes:

Profa. Dra. Giselda Durigan



Prof. Dr. George John Shepherd



AGRADECIMENTOS

Agradeço a todas as pessoas e instituições que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho e, em especial:

Ao Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues, pela permanente dedicação, confiança e entusiasmo na orientação do trabalho da tese e, principalmente pelo relacionamento amigo que sempre me reservou.

À Universidade Federal de Viçosa, pela concessão de licença para realização do curso de doutorado.

À CAPES, pela bolsa PICD concedida.

Ao Departamento de Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas pelo curso proporcionado.

Ao Prof. Sérgio Gandolfi, pelo auxílio na identificação do material botânico e caracterização sucessional das espécies e, sobretudo pela amizade.

Ao Prof. Jorge Yoshio Tamashiro, pela amizade e pela grande colaboração na identificação do material botânico.

Aos membros da pré-banca, Dr. Ivany Ferraz Marques Válio, Dr. Sérgio Nereu Pagano e Dr. George John Shepherd, pela leitura da tese e importantes sugestões.

Ao Prof. Dr. Waldir Mantovani, pela leitura da tese e sugestões.

Ao Prof. Dr. Alexandre Francisco da Silva, pela amizade, leitura e sugestões ao trabalho.

Ao Prof. Dr. Flávio Antônio Mães dos Santos pelas sugestões sobre amostragem de serapilheira e pela amizade.

A Altino Venâncio Martins, pelo apoio nos trabalhos de campo.

À minha esposa Roseli Almeida Martins pelo auxílio nos trabalhos de campo e laboratório e, principalmente pelo carinho e incentivo.

Aos meus pais, Altino e Aparecida, pela dedicação de toda uma vida para que eu pudesse chegar até aqui.

À minha irmã Clélia, pelo constante apoio e incentivo.

A DEUS, pela vida.

ÍNDICE

	Página
LISTA DE TABELAS	i
LISTA DE FIGURAS	iii
RESUMO	viii
ABSTRACT	x
INTRODUÇÃO GERAL	1
ÁREA DE ESTUDO	15
1. Descrição geral.....	16
2. Escolha das clareiras.....	19
 CAPÍTULO 1: Caracterização física e vegetacional de clareiras naturais em uma floresta estacional semidecidual de Campinas, SP	25
RESUMO	26
ABSTRACT	27
1. INTRODUÇÃO.....	28
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	32
2.1. Determinação da área das clareiras e aberturas do dossel.....	32
2.2. Caracterização da vegetação das clareiras.....	33
2.2.1. Amostragem.....	33
2.2.2. Similaridade florística.....	35
2.2.3. Parâmetros fitossociológicos.....	36
2.2.4. Classificação sucessional das espécies.....	37
3. RESULTADOS.....	39
3.1. Áreas das clareiras e aberturas do dossel.....	39
3.2. Composição florística e parâmetros fitossociológicos.....	43
3.3. Similaridade florística.....	52
3.4. Estádios sucessionais.....	59
3.5. Amostragem em parcelas.....	62
4. DISCUSSÃO.....	68
4.1. Áreas das clareiras e aberturas do dossel.....	68
4.2. Florística.....	70
4.3. Similaridade florística.....	76
4.4. Estádios sucessionais.....	80
4.5. Amostragem em parcelas.....	82

5. CONCLUSÕES.....	84
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	86

CAPÍTULO 2: A produção de serapilheira em clareiras de uma floresta estacional semidecidual de Campinas, SP.....	94
RESUMO.....	95
ABSTRACT.....	96
1. INTRODUÇÃO.....	97
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	102
3. RESULTADOS.....	104
3.1. Produção de serapilheira por clareira.....	104
3.2. Variação temporal da produção de serapilheira.....	108
4. DISCUSSÃO.....	117
4.1. Variação na produção de serapilheira entre clareiras.....	117
4.2. Variação temporal da produção de serapilheira.....	121
4.2.1. Serapilheira total.....	121
4.2.2. Frações da serapilheira.....	123
5. CONCLUSÕES.....	129
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	130

CAPÍTULO 3: O gradiente ambiental de clareiras naturais e a seletividade de espécies em uma floresta estacional semidecidual de Campinas, SP.....	140
RESUMO.....	141
ABSTRACT.....	142
1. INTRODUÇÃO.....	143
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	148
2.1. Correlações entre as características físicas das clareiras e as características da vegetação colonizadora.....	148
2.2. Análise de correspondência canônica.....	148
3. RESULTADOS.....	151
3.1. Correlações entre as características físicas das clareiras e as características da vegetação colonizadora.....	151
3.2. Análise de correspondência canônica.....	158
4. DISCUSSÃO.....	166
4.1. Correlações entre as características físicas das clareiras e as características da vegetação colonizadora.....	166
4.2. Análise de correspondência canônica.....	170
5. CONCLUSÕES.....	180
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	182

CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	189
ANEXOS.....	193

LISTA DE TABELAS

	Página
 CAPÍTULO 1	
Tabela 1 - Medidas de área e abertura de dossel em dez clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, obtidas por fotografias hemisféricas.....	40
Tabela 2 – Número de indivíduos (A), número de espécies (B), densidade (C), riqueza de espécies — número de espécies por m ² (D), diâmetro médio (E) e área basal (F) determinados para as clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	46
Tabela 3 - Matriz de similaridade florística (índices de Jaccard) entre dez clareiras naturais da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	54
Tabela 4 - Matriz de similaridade florística (índices de Jaccard) entre entornos de dez clareiras naturais da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	54
Tabela 5 - Área (A) e número de espécies (B) amostrados nas parcelas. Os valores entre parênteses referem-se aos percentuais de área e de número de espécies amostrados nas parcelas em relação aos amostrados nas áreas totais das clareiras.....	63
 CAPÍTULO 2	
Tabela 1 - Produção anual de serapilheira total por clareira. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	105
Tabela 2 - Análise de variância para a produção média de serapilheira total entre clareiras.....	105
Tabela 3 – Resultados das análises de regressão entre a produção de serapilheira por clareira (Litter) e alguns parâmetros da vegetação colonizadora.....	105
Tabela 4 - Produção de serapilheira total e fração foliar em florestas do Estado de São Paulo.....	106
Tabela 5 - Produção mensal de serapilheira total e frações durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra. Valores em Kg.ha ⁻¹	110

Tabela 6 - Valores de coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis:
Tmax = média das temperaturas máximas; Tmed = temperatura média mensal;
Tmin = média das temperaturas mínimas; Ppt = precipitação pluviométrica; Nev
= número de eventos mensais de precipitação; UR = umidade relativa; Insol =
insolação média; Vent = velocidade média do vento; Serap = produção de
serapilheira total..... 110

CAPÍTULO 3

Tabela 1 - Resultados das análises de regressão entre características da
vegetação colonizadora e áreas das clareiras (ARC). 152

Tabela 2 - Resultados das análises de regressão entre características da
vegetação colonizadora e aberturas do dossel (ABE) nas clareiras..... 153

LISTA DE FIGURAS

ÁREA DE ESTUDO	Página
Figura 1 – Fotografia aérea (escala 1:5000) da Reserva Municipal de Santa Genebra. Campinas, SP.....	20
Figura 2 – Balanço hídrico do município de Campinas, SP, (Thornthwaite & Mather, 1955). Dados meteorológicos (1961-1990) fornecidos pelo Instituto Agrônomo de Campinas. ETP = evapotranspiração potencial, ETR = evapotranspiração real.....	21
Figura 3 – Extrato do balanço hídrico do município de Campinas, SP, (1961-1990) com o déficit hídrico em vermelho e o excedente hídrico em azul.....	21
CAPÍTULO 1	
Figura 1 – Desenho esquemático de uma clareira, mostrando a sua área (em azul), a faixa de entorno (em verde) e as parcelas contíguas (em branco) formando transectos em seu interior.....	34
Figura 2 – Fotografia hemisférica de uma das clareiras estudadas na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, antes (A) e após o processamento digital (B).....	41
Figura 3 – Relação entre aberturas do dossel e áreas das clareias (A) e entre áreas das clareiras e alturas do dossel (B). Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	42
Figura 4 – Número de espécies por família encontrado nas dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	47
Figura 5 – Porcentagem de indivíduos por família encontrado nas dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	48
Figura 6 – Porcentagem de indivíduos por espécie encontrado nas dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	49
Figura 7 - Número de espécies por família encontrado nos entornos das dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	50
Figura 8 – Porcentagem de indivíduos por família encontrado nos entornos das dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	51

Figura 9 – Porcentagem de indivíduos por espécie encontrado nos entornos das dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	52
Figura 10 – Dendrograma obtido pelo método média de grupo (UPGMA), com base no índice de Jaccard, para a amostragem das áreas totais das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	55
Figura 11 – Dendrograma obtido pelo método ligação mínima (A) e ligação completa (B), com base no índice de Jaccard, para a amostragem das áreas totais das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	56
Figura 12 – Diagrama de ordenação mostrando as posições das clareiras nos dois primeiros eixos da PCO (Ordenação de Coordenadas Principais), usando dados de presença e ausência das espécies arbustivo-arbóreas amostradas nas áreas totais das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP....	57
Figura 13 – Dendrograma obtido pelo método média de grupo (UPGMA), com base no índice de Jaccard, para a amostragem das áreas totais das clareiras, com exclusão de espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	58
Figura 14 – Número de espécies (A) e de indivíduos (B) por categoria sucessional encontrado nas clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	60
Figura 15 – Número de espécies (A) e de indivíduos (B) por categoria sucessional encontrado nos entornos das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	61
Figura 16 – Número de espécies por família encontrado nas parcelas instaladas no interior das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	64
Figura 17 – Porcentagem de indivíduos por família encontrado nas parcelas instaladas no interior das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	65
Figura 18 – Porcentagem de indivíduos por espécie encontrado nas parcelas instaladas no interior das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	66
Figura 19 – Dendrograma obtido pelo método média de grupo (UPGMA), com base no índice de Jaccard, para a amostragem em parcelas instaladas no interior das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	67
Figura 20 – Diagrama de ordenação mostrando as posições das clareiras nos dois primeiros eixos da PCO (Ordenação de Coordenadas Principais), usando dados de presença e ausência das espécies arbustivo-arbóreas amostradas nas parcelas. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	67

CAPÍTULO 2

Figura 1 – Produção anual de serapilheira total e frações, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	107
Figura 2 – Produção anual de serapilheira em função da dominância de espécies pioneiras, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP..	108
Figura 3 – Produção mensal de serapilheira total durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	111
Figura 4 – Produção mensal da fração foliar da serapilheira durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	111
Figura 5 – Produção mensal da fração ramos da serapilheira durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	112
Figura 6 – Produção mensal da fração frutos da serapilheira durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	112
Figura 7 – Produção mensal da fração flores da serapilheira durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	113
Figura 8 – Porcentagens das frações da serapilheira total produzida anualmente em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	113
Figura 9 - Produção mensal de serapilheira e valores de precipitação pluviométrica durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	114
Figura 10 – Produção mensal de serapilheira e valores de temperatura média durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	114
Figura 11 – Produção mensal de serapilheira e valores de umidade relativa durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	115
Figura 12 – Produção mensal de serapilheira e valores de velocidade do vento durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	115
Figura 13 – Balanço hídrico do município de Campinas, SP, para o ano de 1997 (Thorntwaite & Mather, 1955). Dados meteorológicos fornecidos pelo Instituto Agrônomo de Campinas. ETP = evapotranspiração potencial, ETR = evapotranspiração real.....	116
Figura 14 – Extrato do balanço hídrico do município de Campinas, SP, para o ano de 1997, com o déficit hídrico em vermelho e o excedente hídrico em azul...	116

CAPÍTULO 3

Figura 1 – Relação entre densidade de indivíduos e áreas das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	154
Figura 2 – Relação entre riqueza de espécies e áreas das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	154
Figura 3 – Relação entre densidade de espécies tardias e aberturas do dossel nas clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	155
Figura 4 – Relação entre dominância de espécies pioneiras e áreas das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	155
Figura 5 – Porcentagem de espécies por categoria sucessional em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	156
Figura 6 – Relação entre porcentagem de espécies pioneiras e aberturas do dossel nas clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	157
Figura 7 – Relação entre porcentagem de espécies secundárias tardias e aberturas do dossel nas clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	157
Figura 8 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica, mostrando a distribuição das 59 espécies mais abundantes, de acordo com seus escores (Anexo 23) nos dois principais eixos de ordenação. As espécies estão representadas por abreviações de seus nomes científicos e as variáveis ambientais por vetores. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	161
Figura 9 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica, mostrando a distribuição das 59 espécies mais abundantes, de acordo com seus escores (Anexo 23) nos dois principais eixos de ordenação. As espécies estão representadas por números e as variáveis ambientais por vetores. Os nomes científicos correspondentes a numeração das espécies encontram-se no Anexo 23. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	162
Figura 10 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica, mostrando a distribuição das clareiras de acordo com seus escores (Anexo 24) nos dois principais eixos de ordenação. As clareiras estão representadas por números e as variáveis ambientais por vetores. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.....	163

Figura 11 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica, com exclusão de espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes, mostrando a distribuição das 38 espécies de acordo com seus escores (Anexo 26) nos dois principais eixos de ordenação. As espécies estão representadas por abreviações de seus nomes científicos e as variáveis ambientais por vetores. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP..... 164

Figura 12 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica, com exclusão de espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes, mostrando a distribuição das clareiras de acordo com seus escores (Anexo 27) nos dois principais eixos de ordenação. As clareiras estão representadas por números e as variáveis ambientais por vetores. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP..... 165

RESUMO - Aspectos da dinâmica de clareiras em uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. O presente estudo teve por objetivos: caracterizar física, florística e estruturalmente dez clareiras naturais da Reserva Municipal de Santa Genebra (22°49'45''S e 47°06'33''W), Campinas, SP; analisar a deposição de serapilheira nas clareiras e sua relação com fatores climáticos e com a regeneração natural e verificar a existência de gradiente vegetacional correlacionado à variáveis ambientais nas clareiras. Para a caracterização das clareiras foram determinadas a área e abertura do dossel destas, por meio de fotografias hemisféricas. Os indivíduos arbustivo-arbóreos com altura $\geq 0,50$ m, foram amostrados em área total das clareiras e em parcelas contíguas instaladas em cada clareira. Em uma faixa de entorno (3m) das clareiras foram amostrados os indivíduos com perímetro na altura do peito ≥ 15 cm. A área das clareiras variou de 20,09 a 468 m², com predominância de clareiras pequenas, o que explica a maior abundância de espécies tardias. As famílias de maior riqueza nas clareiras foram Rutaceae, Rubiaceae e Euphorbiaceae e as mais numerosas Rubiaceae, Euphorbiaceae e Violaceae, que se destacaram principalmente pela densidade elevada de *Coffea arabica*, *Hybanthus atropurpureus* e *Actinostemon klotzschii*, respectivamente. O elevado número de espécies (105) encontrado nas clareiras reflete a importância destas na manutenção da diversidade de espécies na floresta. A similaridade florística entre clareiras foi considerada baixa, estando relacionada à heterogeneidade florística entre trechos da floresta, aos diferentes sítios de regeneração criados pelas clareiras, à vegetação remanescente e à fatores estocásticos. As diferenças florísticas entre clareiras devem estar contribuindo para a manutenção ou aumento da heterogeneidade florística entre trechos da floresta. O método testado de utilização de parcelas para amostragem da vegetação colonizadora, mostrou-se adequado para esta finalidade, pois amostraram a quase totalidade da diversidade verificada nas áreas totais das clareiras. Aspectos da composição florística como baixa similaridade entre clareiras e destaque em abundância das espécies secundárias tardias, foram comuns entre as duas amostragens, ou seja, área total da clareira e parcelas. A utilização de fotografias hemisféricas mostrou-se um método prático, rápido e eficiente, que permite a determinação mais precisa da área da clareira, por considerar as irregularidades do seu perímetro, além do cálculo da abertura do dossel, o que possibilita uma melhor discussão sobre as condições ambientais das clareiras. No estudo da produção de serapilheira nas clareiras, foram utilizados 30 coletores de 0,5 x 0,5 m com fundo em tela com 1,0 mm² de malha. As coletas foram realizadas mensalmente de janeiro a dezembro de 1997, e o material coletado foi triado nas frações folhas, ramos, flores e frutos, seco em estufa a 70°C e pesado. A

produção anual de serapilheira para as clareiras como um todo foi de 5968,32 Kg.ha⁻¹, sendo a fração foliar dominante com 75,87% do peso total, seguida das frações ramos com 19,27%, frutos com 3,17% e flores com 1,69%. A produção foi contínua ao longo do ano, apresentando um modelo sazonal, com os maiores valores no final da estação seca. Entre clareiras a produção de serapilheira correlacionou-se significativa e positivamente com a dominância de espécies pioneiras. Análises de regressão indicaram que a deposição de serapilheira não influenciou significativamente a regeneração. Contudo, microsítios observados em determinadas clareiras, formados pelo acúmulo de serapilheira, devem estar influenciando o processo regenerativo. A hipótese formulada de existência de um gradiente vegetacional correlacionado à variáveis ambientais nas clareiras, foi testada através de análises de regressão entre as características físicas das clareiras e as características da vegetação colonizadora e análise de correspondência canônica (CCA). As análises de regressão mostraram que as menores clareiras foram mais densas, mais ricas em espécies, apresentando menor diâmetro médio e menor área basal em comparação às grandes clareiras. Não foram encontradas correlações entre densidade de espécies pioneiras com a área das clareiras e com a abertura do dossel. Entretanto, a densidade de espécies tardias apresentou uma relação significativa e negativa com a área da clareira e com a abertura do dossel na clareira. Como a abertura do dossel é um bom indicador das condições de luz e microclima da clareira, pode-se considerar que a densidade de espécies tardias foi afetada negativamente pelo gradiente de aumento de luz relacionado ao aumento do tamanho das clareiras. A dominância e a porcentagem de espécies pioneiras correlacionaram-se positivamente com a área das clareiras e abertura do dossel. Já a dominância e a porcentagem de espécies secundárias tardias correlacionaram-se negativamente com estas mesmas características das clareiras. As maiores clareiras favoreceram um maior número de espécies pioneiras, ainda que com baixas densidades, em detrimento das tardias. Nas pequenas clareiras as condições ecológicas mais semelhantes às da floresta adjacente devem ter estimulado o desenvolvimento de maior número de espécies tolerantes à sombra. A análise de correspondência canônica mostrou que a seletividade exercida pelo tamanho das clareiras não foi muito evidente com relação aos grupos sucessionais de espécies, mas sim para determinadas espécies dentro destes grupos. À exceção das espécies pioneiras típicas e de algumas espécies tardias, relacionadas com as maiores e as menores clareiras, respectivamente, várias espécies não apresentaram relação clara com o tamanho das clareiras, assim, não é possível fazer-se uma generalização em termos de estreita partição de nichos de regeneração por espécies de diferentes categorias sucessionais.

ABSTRACT - Aspects of gap dynamics in a tropical semideciduous forest in the municipal district of Campinas, SP. This study aimed to characterize physically, floristically and structurally ten natural gaps in Santa Genebra Municipal Reservation (22°49'45"S and 47°06'33"W) in Campinas, SP, to analyze litter deposition in the gaps and its relation to climate factors and to natural regeneration, and also to verify the existence of a vegetational gradient correlated to environmental variants in the gaps. For the characterization of the gaps the canopy area and opening were determined using hemispherical photographs. The shrub and tree individuals with height $\geq 0,50$ m were sampled in the total area and in the gaps as well as in contiguous quadrats installed in each gap. In range of 3 m surrounding the gaps, all individuals with PBH (perimeter at breast height) ≥ 15 cm were sampled. The area of the gaps varied from 20,09 up to 468 m², the small gaps predominating, explaining the greater abundance of late successional species. The families with a greater richness in the gaps were Rutaceae, Rubiaceae and Euphorbiaceae and more numerous were Rubiaceae, Euphorbiaceae and Violaceae, distinguished mainly by the high density of *Coffea arabica*, *Hybanthus atropurpureus* and *Actinostemon klotschii*, respectively. The high number of species (105) found in the gaps reflects the importance of disturbance in the maintenance of species diversity in the studied forest. The floristic similarity among the gaps was considered low and may be related to the heterogeneity of the surrounding forest, the different regeneration sites created by the gaps, the remaining vegetation and to stochastic factors. The floristic differences among the gaps may possibly be contributing to the maintenance or to the increase of the floristic heterogeneity among sections of the forest. The methodology tested utilizing quadrates for colonizer vegetation sampling was shown to be adequate since they sampled almost completely the diversity encountered in the total areas of the gaps. Floristic compositional aspects such as low similarity among gaps and abundant secondary late species were common between the two samples, that is, the total area of the gap and the parcels. The use of hemispherical photographs was demonstrated to be a practical, fast and effective method which allows a more precise determination of the gap area since it considers the perimeter irregularities and the calculation of canopy opening allowing a more precise description of the environmental conditions of the gaps. In the study of litter production, thirty wooden litter traps of 0,5 x 0,5 m with nylon screens of 1,0 mm² mesh in the bottom was used. The collections were monthly during the period from January to December 1997, and the material deposited in the traps was sorted into fractions such as leaves, branches, flowers and fruits, dried in a oven to 70°C and weighted in analytical balance. The annual litter

production was estimated for the gaps as a total of 5968,32 Kg.ha⁻¹, in which the leaf fraction was dominant, contributing 75,87% of the total dry weight, followed by the branch fraction with 19,27%, fruit section with 3,7% and flowers with 1,69%. Litter production was continuous throughout the year, showing a seasonal pattern, with greater values at the end of the dry season. Among the gaps, the litter production correlated significantly and positively with the dominant presence of pioneer species. Analysis of regression indicated that the deposition of litter in the gaps did not significantly affect their regeneration. However, microsites formed by the heterogeneous deposition of litter, observed in some gaps, may affect the regenerative process. In order to test the hypothesis of the existing vegetational gradient correlated to the environmental variants in the gaps, regression analysis among the physical characteristics of the gaps and characteristics of the colonizer vegetation and canonical correspondence analysis (CCA) among the abundant species in the gaps and environmental variants were used. The smaller gaps were the densest; richest in species, showing a smaller average diameter as well as basal area compared to bigger gaps. However, the density of later species showed a negative relation with the area of the gap and the canopy opening in the gap. Since the canopy opening is one adequate indicator of light conditions and microclimate of the gap, we may consider that the density of the late species was negatively affected by the gradient of light increase related to the increase of the size of gaps. The dominance and the percentage of pioneer species are significantly and positively correlated to the area and canopy opening of the gaps. Nevertheless, the dominance and percentage of secondary late species are negatively correlated to the same characteristics of the gaps. In large gaps the greater environmental heterogeneity favored a larger number of pioneer species, although presenting lower densities, instead of late species. In small gaps the ecological conditions more similar to the adjacent forest should have stimulated the development of a greater number of shadow tolerant species. The CCA showed that the selectivity exerted by the size of the gaps was not very evident in relation to succession groups of species, but to some specific species in these groups. Except for the typical pioneer species and some late species, related to larger and smaller gaps, respectively, many species showed no evident relation with the size of the gaps, so that it is not possible to generalize in terms of a closer partition of species regenerating niches of different successive categories.

INTRODUÇÃO GERAL

INTRODUÇÃO GERAL

As formações florestais do Estado de São Paulo sofreram ao longo deste século uma drástica redução por conta da expansão da fronteira agrícola, inicialmente com a cultura do café e posteriormente grãos e cana-de-açúcar, além da pecuária e do crescimento urbano, restando atualmente cerca de 7% da cobertura florestal original (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE, 1992). As maiores áreas de florestas contínuas concentram-se hoje em dia principalmente nas encostas da Serra do Mar, protegidas do histórico de desmatamento pelo difícil acesso. Neste contexto, as florestas de planalto ou florestas estacionais semidecíduais encontram-se na forma de fragmentos isolados sofrendo, segundo Viana (1990), as conseqüências deste processo de fragmentação como efeito de borda, redução da diversidade, declínio das populações, distúrbio do regime hidrológico e degradação dos recursos naturais.

Diante desta situação torna-se notória a importância dos poucos remanescentes desta formação florestal, funcionando como laboratórios vivos onde espécies características da flora e parte de sua diversidade genética ainda são mantidas. Assim, estes fragmentos têm sido amplamente estudados em termos florísticos e fitossociológicos ao longo das duas últimas décadas, sendo que alguns trabalhos mais recentes têm procurado analisar aspectos da dinâmica destas florestas. Destacam-se nesta abordagem das florestas semidecíduas paulistas os trabalhos de Gandolfi (1991), Costa (1992), Costa & Mantovani (1992), Costa & Mantovani (1995), Cardoso-Leite (1995), Pagano et al. (1995), Santos et al. (1996), Oliveira (1997) e Fonseca (1998), que consideram os aspectos relacionados ao mosaico florestal no espaço e no tempo e a caracterização sucessional das espécies como respostas ecológicas às diferentes manchas ou ecounidades da floresta (Torquebiau, 1986; Oldeman, 1983, 1989, 1990).

Embora só recentemente considerada nos estudos de ecologia das florestas brasileiras, a teoria do mosaico florestal é antiga. Aubréville (1938) propôs que as florestas seriam um mosaico de agregados de indivíduos de diferentes espécies em diferentes estádios de sucessão. Nesta mesma linha de estudos, considerando a regeneração em mosaicos, Watt (1947) propôs um modelo atualmente denominado de ciclo de crescimento

florestal, no qual são definidas três fases subsequentes: a fase clareira, a fase de construção e a fase madura. Estas fases não são estanques, pois à exceção da fase clareira que normalmente ocorre de forma repentina e catastrófica, dando início ao processo sucessional, cada qual se transforma contínua e gradualmente na fase seguinte (Gandolfi, 1991).

A fase clareira do mosaico sucessional, que corresponde a ecounidade em reorganização do mosaico silvático (Torquebiau, 1986, Oldeman 1983, 1989 e 1990), tem recebido grande atenção em estudos sobre a dinâmica da floresta, sendo considerada como um dos principais fatores de influência na estrutura comunitária e na interação entre espécies (Hartshorn, 1980; Bazzaz & Pickett, 1980; Brokaw, 1982a; Whitmore, 1989).

Clareiras naturais pequenas com poucos metros quadrados de área resultam normalmente da queda de uma única árvore, de parte da copa ou do tronco de uma árvore morta, ao passo que clareiras maiores resultam da queda de várias árvores podendo em casos extremos como em grandes deslizamentos de terra, tempestades e furacões atingirem grandes extensões (Hartshorn, 1980; Whitmore, 1984; Clark, 1990).

Nas florestas onde distúrbios de grande escala são raros, pequenos distúrbios representados pela abertura de clareiras no dossel criadas pela morte e queda de parte de uma árvore ou de uma ou poucas árvores, exercem um papel chave no controle da dinâmica da comunidade (Lertzman et al., 1996; Kneeshaw & Bergeron, 1998). Distúrbios no dossel florestal atuam como uma força que pode atrasar o processo de exclusão competitiva por reduzir a dominância e assim manter ou mesmo aumentar a diversidade de espécies das florestas (Vandermeer et al., 1996; Okuda et al., 1997; Vetaas, 1997; Wiegand et al., 1998). Distúrbios esporádicos podem dar um novo impulso à dinâmica dos ecossistemas florestais, conservando espécies que tenderiam a desaparecer naturalmente (Charles-Dominique et al., 1998). Segundo Hartshorn (1980) cerca da metade das 320 espécies arbóreas da floresta da Estação Biológica de La Selva, na Costa Rica, necessitam de clareiras para se regenerarem, o que ilustra a importância destes distúrbios na dinâmica dos bosques tropicais.

Lertzman (1995), citando vários autores, afirma que a heterogeneidade espacial e temporal dos nichos de regeneração induzidas pelas clareiras no dossel florestal é crítica para a dinâmica de muitas comunidades florestais. Vários autores consideram as clareiras como fatores importantes na manutenção da alta diversidade de espécies arbóreas

nas florestas tropicais (Ricklefs, 1977; Orians, 1982; Ashton, 1989; Swaine, 1989; Whitmore, 1989). Clareiras geram uma variedade de nichos de regeneração, que atendem às necessidades de espécies distintas ecologicamente e controlam a abundância de espécies dominantes, favorecendo a maior diversidade de espécies (Grubb, 1977; Denslow, 1987; Costa & Mantovani, 1992; Carlton & Bazzaz, 1998). De acordo com Connell (1989) a diversidade deve ser maior nas florestas com nível intermediário de distúrbios e menor quando a ocorrência de clareiras é rara ou muito freqüente.

Restrepo & Vargas (1998) sugerem que clareiras naturais podem ampliar o efeito de borda em fragmentos florestais. Os autores encontraram evidências de que estes distúrbios no dossel florestal podem afetar mais as relações planta-animal, como predação de sementes, que os processos fisiológicos de plantas do sub-bosque.

As clareiras provocam alterações ambientais na floresta em comparação com as áreas sob o dossel; os fatores que mais sofrem alterações são a luminosidade, a temperatura do ar e do solo, a umidade relativa do ar e a umidade e o teor de nutrientes do solo (Orians, 1982; Brokaw, 1982b; Barton, 1989; Brown, 1993). O nível de alteração destes fatores gera diferentes sítios de colonização na floresta sendo determinado pelas características das clareiras (Brokaw, 1985; Pickett et al., 1987).

Em revisão sobre dinâmica de clareiras, Abe et al. (1995) consideraram que as respostas ecológicas de espécies arbóreas variam de acordo com as características das clareiras como tamanho, forma, modo de formação (quebra ou desenraizamento da árvore), idade, localização topográfica e altura do dossel.

Diferentes grupos de espécies, também denominados de grupos ecológicos, têm sido propostos na tentativa de explicar as respostas ecológicas diferenciais das espécies às aberturas de clareiras e suas características físicas e estruturais. Num extremo destes grupos são alocadas as espécies pioneiras que teoricamente iniciam a colonização de clareiras, principalmente das grandes clareiras, e no outro extremo, as espécies tolerantes ao sombreamento do dossel que são típicas dos estádios tardios da sucessão (Hartshorn, 1980; Denslow, 1980; 1987; Clark & Clark, 1987; Whitmore, 1989).

Algumas classificações apresentam maior detalhamento, sugerindo subdivisões na dicotomia pioneiras e clímaxes. Neste sentido, Budowski (1965, 1970) agrupou as espécies em pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e clímaxes,

obedecendo um gradiente de tolerância ao sombreamento do dossel para florestas tropicais. As espécies pioneiras e secundárias iniciais não toleram sombreamento e possuem baixa longevidade, sendo encontradas em clareiras naturais, margens de rios e em clareiras antrópicas, as secundárias tardias toleram o sombreamento apenas na fase jovem e as climaxes são tolerantes à sombra em todas as fases do ciclo de vida. Essa classificação considerou, além das características de cada espécie, o comportamento das mesmas na comunidade. Assim, uma mesma espécie pode apresentar respostas ecológicas distintas em diferentes comunidades.

Três grupos de espécies que regeneram clareiras foram propostos por Denslow (1980): especialistas de clareiras grandes, especialistas de clareiras pequenas e especialistas de sub-bosque ou tolerantes. As espécies especialistas de clareiras grandes necessitam de condições de alta temperatura e luminosidade para a germinação e as plântulas são intolerantes à sombra. As especialistas de clareiras pequenas germinam na sombra, formando bancos de plântulas que necessitam de clareiras para crescerem até o dossel. As especialistas de sub-bosque não necessitam de clareiras para germinarem nem para atingir a maturidade reprodutiva.

Martinez-Ramos (1985) classificou as espécies em pioneiras, nômades e tolerantes. As pioneiras completam o ciclo de vida apenas em clareiras, apresentando curta longevidade, inferior a 50 anos. As espécies nômades atingem a maturidade reprodutiva com a participação de clareiras, têm alta longevidade, e estão presentes no dossel ou emergem deste. As espécies tolerantes não necessitam de clareiras durante o ciclo de vida e nunca atingem o dossel florestal.

Swaine & Whitmore (1988) e Whitmore (1989, 1991) sugeriram uma simplificação das classificações, considerando apenas dois grupos: pioneiras e climaxes. As sementes das espécies pioneiras germinam somente em clareiras nas quais há incidência de luz direta sobre o solo, por pelo menos parte do dia, e as plântulas não sobrevivem na sombra do sub-bosque. As sementes das espécies climaxes podem germinar na sombra sob o dossel e as plântulas conseguem sobreviver neste ambiente por vários anos.

Considerando todas estas classificações, pode-se esperar que a colonização inicial de clareiras naturais se dê, principalmente, por espécies pioneiras intolerantes à sombra.

Segundo Gandolfi (1991) trabalhos recentes têm apontado para uma maior heterogeneidade no comportamento das espécies, favorecendo a impressão de que a separação em classes sucessionais corresponde mais à uma necessidade operacional de cada trabalho do que a uma realidade de campo. De fato Swaine & Whitmore (1988) ressaltam que tais classificações têm sempre focado as características médias, ignorando a variação ou amplitude ecológica das espécies. Além disso, Lieberman et al. (1989, 1995) e Green (1996) criticam a dicotomia da floresta entre as fases clareira e não clareira considerando que condições extremas de luz ou sombreamento são raras, predominando condições intermediárias de luz, ou seja um gradiente entre o centro da clareira, a borda e o interior da floresta.

Portanto, a formação de clareiras no dossel gera alterações ambientais na floresta, e a colonização das mesmas por espécies de diferentes categorias ou grupos sucessionais deverá ser influenciada pelas respostas ecofisiológicas à estas alterações, das espécies já presentes na área, na forma de banco de plântulas ou de sementes dormentes no solo e ou de indivíduos remanescentes, bem como das espécies migrantes pós distúrbio via processos de dispersão da vegetação circundante. Características das clareiras como tamanho, vegetação remanescente, composição e estrutura da vegetação de entorno e deposição de serapilheira tendem a afetar aspectos como os níveis e a qualidade espectral da luz que atinge a vegetação colonizadora, a disponibilidade de propágulos e de micrositios de estabelecimento e a sobrevivência e o crescimento de plântulas, podendo, em última análise influenciar a velocidade e direção, em termos de composição e substituição de espécies, do processo regenerativo destas áreas.

O tamanho ou área da clareira é normalmente relacionado com alterações nos níveis e qualidade espectral da luz e condições microclimáticas em seu interior (Chazdon & Fetcher, 1984; Barton et al. 1989; Fetcher et al. 1994) sendo considerada uma característica muito importante para o processo de colonização destas áreas de distúrbio (Denslow, 1980, 1987). Assim, alguns autores propuseram que as espécies arbóreas teriam, em virtude de diferenças no grau de tolerância à sombra, suas distribuições relacionadas à determinados tamanhos de clareiras (Denslow, 1980), ou à zonas específicas no interior das mesmas (Orians, 1982; Ricklefs, 1977; Hartshorn, 1980, 1989), teoria que vem sendo fortemente debatida por autores que apontam evidências de que as espécies apresentam

ampla sobreposição de distribuição ao longo do gradiente formado desde o sub-bosque até clareiras de diferentes tamanhos, compondo guildas de espécies generalistas (Barton, 1984; Hubbel & Foster, 1986; Lieberman et al., 1989, 1995; Tabarelli, 1994, Tabarelli & Mantovani, 1997a e b). Entretanto, a maioria dos trabalhos sobre dinâmica de clareiras têm mostrado dificuldades na determinação da área das mesmas, já que os métodos utilizados (Brokaw, 1982a; Runkle, 1982; Barton et al. 1989; Green, 1996) muitas vezes causam sub ou superestimação da área, além de serem de difícil operacionalização no campo. Neste aspecto, a recente utilização de fotografias hemisféricas para este fim, tem se mostrado um método prático e eficiente, que possibilita ainda a determinação da abertura do dossel nas clareiras, um melhor indicador das condições de luz e microclima que a própria área da clareira (Whitmore et al. 1993; Brown, 1993; Walter & Torquebiau, 1997; Trichon et al., 1998).

Os níveis de impacto microambiental causados pela abertura de clareiras de diferentes tamanhos, principalmente em termos de duração e intensidade da luz recebida, podem ser minimizados por fatores como vegetação remanescente, ou seja indivíduos sobreviventes à queda da(s) árvore(s), altura e composição do dossel circundante (Brokaw, 1985; Brown, 1993; Denslow & Hartshorn, 1994) e deposição de serapilheira (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1987; Molofsky & Augspurger, 1992). A altura do dossel adjacente pode interceptar a chegada de luz solar direta ao chão da clareira e assim, afetar as respostas ecofisiológicas de espécies pioneiras (Tabarelli, 1997). Plântulas de espécies tardias, posicionadas próximas ao entorno ou sob vegetação remanescente nas clareiras, podem sofrer poucos danos fisiológicos ou até apresentarem respostas positivas de crescimento, em decorrência da abertura do dossel e dos aumentos nos níveis de luz resultantes (Canham, 1988; Uhl et al. 1988; Brown, 1993; Webb, 1998). A composição da vegetação de entorno pode, através da chuva de sementes, influenciar diretamente a composição florística da regeneração da clareira (Swaine & Hall, 1983; Denslow & Gomez, 1990; Martinez-Ramos & Soto-Castro, 1993). Os padrões de deposição de serapilheira criam heterogeneidade temporal e espacial no ambiente da clareira (Facelli & Pickett, 1991), podendo afetar a dinâmica do processo de regeneração e mascarar os efeitos esperados de colonização por guildas de regeneração (Molofsky & Augspurger, 1992). A deposição de serapilheira em clareiras pode minimizar os efeitos da insolação direta,

favorecendo o estabelecimento de espécies tolerantes à sombra (Molofsky & Ausgpurger, 1992), por outro lado, pode atuar como inibidora da germinação de sementes de espécies pioneiras, que necessitam de alta relação vermelho/vermelho-extremo (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1987).

Neste contexto, este estudo procurou analisar alguns aspectos envolvidos na dinâmica de clareiras naturais da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP., e devido ao grande volume de informações dada a complexidade dos temas abordados, foi dividido em três capítulos. No primeiro Capítulo procurou-se caracterizar dez clareiras naturais da Reserva em termos físicos (área das clareiras e abertura do dossel), florísticos e estruturais (parâmetros da vegetação das clareiras e entornos e alturas do dossel), visando fornecer subsídios para uma discussão dos fatores envolvidos na colonização das mesmas, bem como testar a utilização de parcelas permanentes para amostragem da vegetação colonizadora, e aplicar a técnica de fotografias hemisféricas para a determinação da área das clareiras e abertura do dossel. O segundo Capítulo, abordou a produção de serapilheira total e frações (folhas, flores, frutos e ramos), suas relações com fatores climáticos e com a regeneração natural das clareiras. No terceiro e último Capítulo, buscou-se verificar a existência de relação entre as características físicas das clareiras e a ocupação por espécies ou grupos sucessionais de espécies, e a existência de um gradiente vegetacional correlacionado à variáveis ambientais nas clareiras, e assim discutir aspectos da seletividade e da partição de nichos de regeneração pelas espécies arbustivo-arbóreas amostradas nestes ambientes da floresta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABE, S., MASAKI, T. & NAKASHIZUKA, T. 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 120:21-32.
- ASHTON, P.S. 1989. Species richness in tropical forests. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balslev, H. *Tropical forest: botanical dynamics, speciation and diversity*. New York: Academic Press, p.101-110.
- AUBREVILLE, A. 1938. La forêt coloniale: les forêts d'Afrique équatoriale. *Bois Forêt Trop.* 2:178-185.
- BARTON, A., FETCHER, N. & STEVEN REDHEAD, S. 1989. The relationship between treefall gap size and light flux in a Neotropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 5:437-439.
- BARTON, A.M. 1984. Neotropical pioneer and shade-tolerant tree species: do they partition treefall gaps? *Tropical Ecology* 25:196-202.
- BAZZAZ, F.A. & PICKETT, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology & Systematics* 11:287-310.
- BROKAW, N.V.L. 1982a. The definition of treefall gaps and its effects on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14(2):158-160.
- BROKAW, N.V.L. 1982b. Treefalls: frequency, timing, and consequences. In: E.G. Leigh Jr., A.S. Rand, D.M. Windsor (eds.) *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smith. Inst. Press, Washington. p.101-108.
- BROKAW, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Prickett, S.T.A., Whitte, P.S. (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York. p.53-69.
- BROWN, N. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9:153-168.
- BUDOWSKI, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of the successional processes. *Turrialba* 15(1):40-42.
- BUDOWSKI, G. 1970. The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American lowland forests. *Tropical Ecology* 11(1):44-48.
- CANHAM, C.D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69(3):786-795.

- CARDOSO-LEITE, E. 1995. *Ecologia de um fragmento florestal em São Roque, SP: florística, fissociologia e silvigênese*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 198p.
- CARLTON, G.C. & BAZZAZ, F.A. 1998. Resource congruence and forest regeneration following an experimental hurricane blowdown. *Ecology* 79(4):1305-1319.
- CHARLES-DOMINIQUE, P.; BLANC, P.; LARPIN, D.; LEDRU, M.; RIÉDA, B. SARTHOU, C.; SERVANT, M. & TARDY, C. 1998. Forest perturbations and biodiversity during the last ten thousand years in French Guiana. *Acta Oecologica* 19(3):295-302.
- CHAZDON, R.L. & FETCHER, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553-564.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1987. Análisis de la regeneración de árboles del dosel en boque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Revista de Biología Tropical* 35:41-54 (Suplemento).
- CLARK, D.A. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forest. In: Bawa, K.S., Hedley, M. (eds.) *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Man and Biosphere Series, v.7. Pathermon Publishing Group / UNESCO, Paris. p.291-315.
- CONNELL, J.H. 1989. Some processes affecting the species composition of forest gaps. *Ecology* 70(3):560-562.
- COSTA, L.G.S. 1992. *Estrutura e dinâmica de trecho de mata mesófila semidecídua na Estação Ecológica de Ibicatu, Piracicaba – SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 200p.
- COSTA, M.P. & MANTOVANI, W. 1992. Composição florística e estrutura de clareiras em mata mesófila na Bacia de São Paulo. In: Congresso Nacional sobre Essências Nativas, 2, São Paulo, 1992. *Anais... Revista do Instituto Florestal* 2:178-183. (Edição Especial, parte 1).
- COSTA, M.P. & MANTOVANI, W. 1995. Dinâmica sucessional da floresta mesófila semidecídua em Piracicaba (SP). In: Esteves, F.A. (eds.) *Estrutura, funcionamento e manejo de ecossistemas brasileiros*. *Oecologia Brasiliensis* 1:291-305.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Bitropica* 12: 47-55. (Suplemento).
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology & Systematics* 18:431-451.
- DENSLOW, J.S. & GOMEZ, A.E. 1990. Seed rain to treefall gaps in a neotropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20:640-648.

- DENSLOW, J.S. & HARTSHORN, G.S. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. In: McDade, L., Bawa, K.S., Hespdenheide, H.A., Hartshorn, G.S. (eds.) *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago. pp.120-127.
- FACELLI, J.M. & PICKETT, S.T.A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57(1):1-32.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S.F. & CHAZDON, R.L. 1994. Physiological ecology of plants. In: McDade, L., Bawa, K.S., Hespdenheide, H.A., Hartshorn, G.S. (eds.) *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago. pp.128-141.
- FONSECA, R.C.B. 1998. *Fenologia e estrutura de uma floresta semidecídua, em Botucatu-SP: relação com as fases de desenvolvimento sucessional*. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba. 86p.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA & INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS. 1992. *Atlas: evolução de remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio Mata Atlântica no período 1985-1990*. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica, 199p.
- GANDOLFI, S. 1991. *Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, Município de Guarulhos, SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 232p.
- GREEN, P.T. 1996. Canopy gaps in rain forest on Christmas Island, Indian Ocean: size distribution and methods of measurement. *Journal of Tropical Ecology* 12:427-434.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.
- HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical forests dynamics. *Biotropica* 12:23-30. (Suplemento).
- HARTSHORN, G.S. 1989. Gap-phase dynamics and tropical tree species richness. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balslev, H. *Tropical forest. Botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, London. pp.65-73.
- HUBBEL, S.P. & FOSTER, R.G. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley, M.J. (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford. pp. 77-96.
- KNEESHAW, D.D. & BERGERON, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79(3):783-794.

- LERTZMAN, K.P. 1995. Forest dynamics, differential mortality and variable recruitment probabilities. *Journal of Vegetation Science* 6:191-204.
- LERTZMAN, K.P.; SUTHERLAND, G.D.; INSELBERG, A. & SAUNDERS, S.C. 1996. Canopy gaps and the landscape mosaic in a coastal temperate rain forest. *Ecology* 77(4):1254-1270.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D. & PERALTA, R. 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70:550-552.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D.; PERALTA, R. & HARTSHORN, G.S. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 11:161-178.
- MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los arboles tropicales y regeneracion natural de las selvas altas perenifolias. In: Gomez-Pompa, A., Amo-Rodriguez, S. (eds.) *Investigaciones sobre la regeneracion de selvas altas en Veracruz, México*. Alhambra, México. pp.191-239.
- MARTINEZ-RAMOS, M. & SOTO-CASTRO, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 108:299-318.
- MOLOFSKY, J. & AUGSPURGER, C.K. 1992. The effect of litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73(1):68-77.
- OKUDA, T.; KACHI, N.; YAP, S.K. & MANOKARAN, N. 1997. Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest – implications for regeneration and maintenance of species diversity. *Plant Ecology* 131(2):155-171.
- OLDEMAN, R.A.A. 1983. Tropical rainforest, architecture, sylvigeneis and diversity. In: Sutton, S.L., Whitmore, T.C., Chadwick, A.C. (eds.) *Tropical rainforest: ecology and management*. Blackwell Scientific, Oxford. pp.139-150.
- OLDEMAN, R.A.A. 1989. Dynamics in tropical rainforests. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balsav, H. *Tropical forest: botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, New York. pp.3-21.
- OLDEMAN, R.A.A. 1990. *Elements of silvology*. Springer-Verlag, New York. 623p.
- OLIVEIRA, R.E. 1997. *Aspectos da dinâmica de um fragmento florestal em Piracicaba – SP: silvigênese e ciclagem de nutrientes*. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba. 79p.
- ORIAN, G.H. 1982. The influence of tree falls in tropical forest on tree species richness. *Tropical Ecology* 23:255-279.

- PAGANO, S.N.; LEITÃO FILHO, H.F. & CAVASSAN, O. 1995. Variação temporal da composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta mesófila semidecídua – Rio Claro – Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 55(2):241-258.
- PICKETT, S.T.A.; COLLINS, S.L. & ARMESTO, J.J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69:109-114.
- RESTREPO, C. & VARGAS, A. 1998. The influence of treefall gaps and anthropogenic edges on seed germination and seedling growth of two neotropical shrubs. *Biotropica* 30(2):1-2 (Suplemento).
- RICKLEFS, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* 111:376-380.
- RUNKLE, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63:1533-1546.
- SANTOS, F.A.M.; RODRIGUES, R.R.; TAMASHIRO, J.Y. & SHEPHERD, G.J. 1996. The dynamics of tree populations in a semidecidual forest at Santa Genebra reserve, Campinas, SE, Brazil. *Supplement to bulletin of the Ecological Society of America* 77(3):389-341.
- SWAINE, M.D. & HALL, J.B. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology* 71:601-627.
- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in the tropical rain forest. *Vegetatio* 75:81-86.
- SWAINE, M.D. 1989. Population dynamics of tree species in tropical forests. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balsav, H. *Tropical forest: botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, New York. pp.101-110.
- TABARELLI, M. 1994. *Clareiras naturais e a dinâmica de um trecho de floresta na Serra da Cantareira, SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 142p.
- TABARELLI, M. 1997. *A regeneração da floresta atlântica montana*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 104p.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1997a. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 20(1):57-66.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1997b. Ocupação de clareiras naturais na floresta na Serra da Cantareira – SP. *Naturalia* 22:89-102.
- TORQUEBIAU, E.F. 1986. Mosaic patterns in dipterocarp rainforest in Indonesia, and their implications for practical forestry. *Journal of Tropical Ecology* 2:301-325.

- TRICHON, V.; WALTER, J.M.N. & LAUMONIER, Y. 1998. Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology* 137:227-244.
- UHL, C.; CLARK, K., DEZZEO, N. & MAQUIRINO, P. 1988. Vegetation dynamics in amazonian treefall gaps. *Ecology* 63(3):751-763.
- VANDERMEER, J.; BOUCHER, D.; PERFECTO, I. & CERDA, I.G. de la. 1996. A theory of disturbance and species diversity: evidence from Nicaragua after hurricane Joan. *Biotropica* 28(4a):600-613.
- VAZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1987. Light gaps detection by the photoblastic seeds of *Cecropia obtusifolia* e *Piper auritum*, two tropical rain forest trees. *Biologia Plantarum* 29:234-236.
- VETAAS, O. 1997. The effect of canopy disturbance on richness in a central Himalayan oak forest. *Plant Ecology* 132:29-38.
- VIANA, V.M. 1990. Biologia e manejo de fragmentos florestais. In: Congresso Florestal Brasileiro, 9, Campos do Jordão, 1990. *Anais...* SBS/SBEF, São Paulo. pp.113-116.
- WALTER, N.J. & TORQUEBIAU, E.F. 1997. The geometry of the canopy of dipterocarp rain forest in Sumatra. *Agricultural and Forest Meteorology* 85:99-115.
- WATT, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22,
- WHITMORE, T.C. 1984. *Tropical rain forests of the Far East*. Claredon, Oxford. 352p.
- WHITMORE, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70(3):536-538.
- WHITMORE, T.C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In: Gomez-Pompa, A., Whitmore, T.C. (eds.) *Rain forest regeneration and management*. UNESCO, Paris. pp.67-89.
- WHITMORE, T.C.; BROWN, N.D.; SWAINE, M.D.; KENNEDY, D.; GOODWIN-BAILEY, C.I. & GONG, W.K. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9:131-151.
- WIEGAND, T.; MOLONEY, K.A. & MILTON, S.J. 1998. Population dynamics, disturbance, and pattern evolution: identifying the fundamental scales of organization in a model ecosystem. *The American Naturalist* 152(3):321-337.

ÁREA DE ESTUDO

ÁREA DE ESTUDO

1. Descrição Geral

O estudo foi desenvolvido em dez clareiras naturais, na Reserva Municipal de Santa Genebra, situada entre as coordenadas 22°49'45"S e 47°06'33"W, no distrito de Barão Geraldo, município de Campinas, SP., às margens da rodovia Campinas-Paulínia (Figura 1).

A Reserva com área de 251,8 ha caracteriza-se como um dos mais importantes remanescentes de floresta estacional semidecidual do Estado de São Paulo, por encontrar-se isolada em área urbana, ser protegida pelas legislações municipal e estadual e localizar-se próxima a grandes instituições de pesquisa como a Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), a Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" da Universidade de São Paulo (ESALQ/USP) e o Instituto Agrônômico de Campinas (IAC). Estes fatores transformam este fragmento florestal em um grande laboratório, onde são desenvolvidas pesquisas básicas e aplicadas, bem como atividades de educação ambiental, gerando subsídios para sua conservação e manejo e podendo, no futuro, fornecer alternativas para a conservação e o uso racional de outros fragmentos localizados próximos a áreas urbanas (Morellato & Leitão Filho, 1995). Dentre os trabalhos desenvolvidos na Reserva, que destacam sua importância como área modelo de pesquisas em ecologia de floresta tropical, têm-se os estudos sobre: sucessão secundária após perturbação por fogo (Matthes, 1992; Castellani & Stubblebine, 1993;), florística, fitossociologia e dinâmica de trechos da floresta (Zickel, 1995; Gandolfi et al., 1995, 1996, 1998; Santos et al., 1996), fenologia de espécies arbustivo-arbóreas e lianas (Morellato, 1991; Morellato & Leitão Filho, 1996) e relações planta/animal (polinização, dispersão, predação) (Rodrigues, 1992; Morellato, 1995b; Pombal & Morellato, 1995; Sazima & Sazima, 1995; Sigrist, 1995). Outros estudos vêm sendo conduzidos sobre dispersão e bancos de sementes, manejo florestal etc.

O clima na localidade da Reserva, analisado a partir de dados fornecidos pelo posto meteorológico da Seção de Climatologia Agrícola do IAC, localizado em suas proximidades, é do tipo CWa pela classificação de Koeppen (Setzer, 1966), ou seja

subtropical com inverno seco e verão quente e chuvoso, sendo a temperatura do mês mais quente superior a 22°C e a do mês mais frio inferior a 18°C.

De acordo com as normais climatológicas (período de 1961 a 1990) de Campinas, fornecidas pelo IAC, a temperatura média anual é de 21,6°C e a precipitação pluviométrica anual, de 1381,2 mm. Os valores de temperatura e precipitação deste período foram usados para o cálculo do balanço hídrico segundo Thornthwaite & Mather (1955) através do programa Bhnorm (Rolim & Sentelhas, 1997), apresentado nas Figuras 2 e 3. Na Figura 2 observa-se a ocorrência de um déficit hídrico médio de 14,5 mm para os meses de julho a setembro, em maior destaque na Figura 3, o que corrobora as considerações de Camargo (1978) de que nesta região ocorrem déficits anuais na ordem de 50 mm. Morellato (1995a) caracteriza o clima na região da Reserva como sazonal, ou seja, com estações bem definidas, sendo uma quente e úmida, de outubro a março e outra seca e mais fria, de abril a setembro.

O relevo da área da floresta é levemente ondulado com três regiões mais baixas e mais úmidas e duas discretas elevações (Leitão Filho, 1995), com altitudes variando de 580 a 610m (Santos et al., 1996).

O solo desta floresta foi classificado, segundo Oliveira et al. (1979), como Latossolo roxo distrófico, álico, com horizonte A moderado e textura argilosa, pertencente a unidade Barão Geraldo. Os solos desta unidade são muito argilosos, espessos, friáveis e porosos, com horizonte B com altos teores de ferro, o que lhes conferem coloração vermelha escura.

A maior parte da área total da Reserva é coberta por floresta estacional semidecidual, segundo a classificação do IBGE (1993), ou floresta mesófila semidecídua de acordo com Rizzini (1963). O termo semidecídua se refere ao fato de que parte da vegetação lenhosa da comunidade perde parcial ou totalmente as folhas durante a época mais seca e fria do ano. O termo estacional é, portanto, mais apropriado que mesófila, uma vez que as condições de umidade e temperatura da região não são estáveis e a vegetação têm suas fenofases relacionadas à estacionalidade climática.

Leitão Filho (1995) distingue três tipos de floresta na Reserva de Santa Genebra, a floresta semidecídua propriamente dita, a floresta semidecídua higrófila ou floresta de brejo, característica de áreas com afloramento do lençol freático e a floresta

secundária, uma típica capoeira com predomínio de arbustos e lianas, resultante de um incêndio que destruiu cerca de 5% da área total da floresta.

A floresta semidecídua pode ser caracterizada como um mosaico de fases sucessionais formadas por distúrbios naturais (clareiras) ou antrópicos, como extração seletiva de madeira no passado e as áreas de borda, nas quais o aumento da luminosidade favorece a incidência de lianas e de plantas ruderais (Leitão Filho, 1995). Nas áreas de floresta em estágio sucessional mais avançado destacam-se indivíduos emergentes do dossel florestal que podem atingir cerca de 25 a 30 m de altura, pertencentes principalmente ao grupo de espécies secundárias tardias como *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg., *Cariniana legalis* (Mart.) O. Kuntze, *Copaifera langsdorffii* Desf. e *Hymenaea courbaril* L. O dossel florestal, com 15 a 20 m de altura, apresenta-se descontínuo em algumas áreas, sendo composto por diversas espécies da família Lauraceae e por *Aspidosperma ramiflorum* Muell. Arg., *Baufourodendron riedelianum* (Engl.) Engl., *Casearia gossypiospermum* Briquet., *Lonchocarpus guilleminianus* (Tul.) Malme, *Pachystroma longifolium* (Ness) I.M. Johnston, dentre outras. Sob este estrato aparecem o sub-dossel e o sub-bosque, representados por espécies arbustivas e arbóreas de pequeno porte tolerantes ao sombreamento, principalmente das famílias Euphorbiaceae, com destaque para *Actinostemon klotschii* (Muell. Arg.) Pax, uma das plantas mais abundantes neste ambiente, Meliaceae com as espécies do gênero *Trichilia*, Myrtaceae com espécies de *Eugenia*, Rubiaceae principalmente com espécies dos gêneros *Ixora* e *Psychotria* e com a exótica *Coffea arabica* L., o café, e Rutaceae, com destaque para *Esenbeckia febrifuga* (St. Hill.) A. Juss., *Galipea multiflora* Engl. e *Metrodorea stipularis* Mart. Nas áreas em estádios iniciais de sucessão como clareiras e bordas da floresta aparecem as espécies tipicamente pioneiras, dependentes de luz, como por exemplo *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sargent, *Celtis tala* Gillies ex Planchon., *Croton floribundus* Spreng., *Croton priscus* Muell. Arg., *Trema micrantha* (L.) Blume., *Urera baccifera* (L.) Gaud. e *Vernonia diffusa* Less.

2. Escolha das Clareiras

Para a escolha das clareiras em que foram conduzidos os estudos, foram realizadas caminhadas na floresta partindo-se da trilha central para o interior da mata, sempre em linha reta formando-se transectos paralelos com extensões variadas.

Adotou-se como critérios principais para a escolha das clareiras a localização das mesmas, o tamanho e a origem. Foram selecionadas clareiras localizadas em áreas em que a floresta se encontra em melhor estado de conservação, ou seja, distantes de perturbações antrópicas e da borda da floresta, com tamanhos que representam um gradiente de distúrbio ambiental, isto é, desde de clareiras pequenas com áreas inferiores a 50 m² até clareiras grandes superiores a 250 m² e originadas por distúrbio natural da floresta como a queda de árvores inteiras ou partes destas.

Inicialmente foram selecionadas doze clareiras, sendo duas descartadas por não ter sido possível definir claramente o fator de origem, uma vez que além do tronco de árvore caído, touceiras mortas de bambu (*Merostachys riedeliana* Rupg ex Doell.) estavam presentes no interior das mesmas, o que já estava sendo objeto de outra pesquisa. Assim, os trabalhos foram conduzidos em dez clareiras representativas do tipo de distúrbio natural predominante na floresta semidecídua da Reserva.

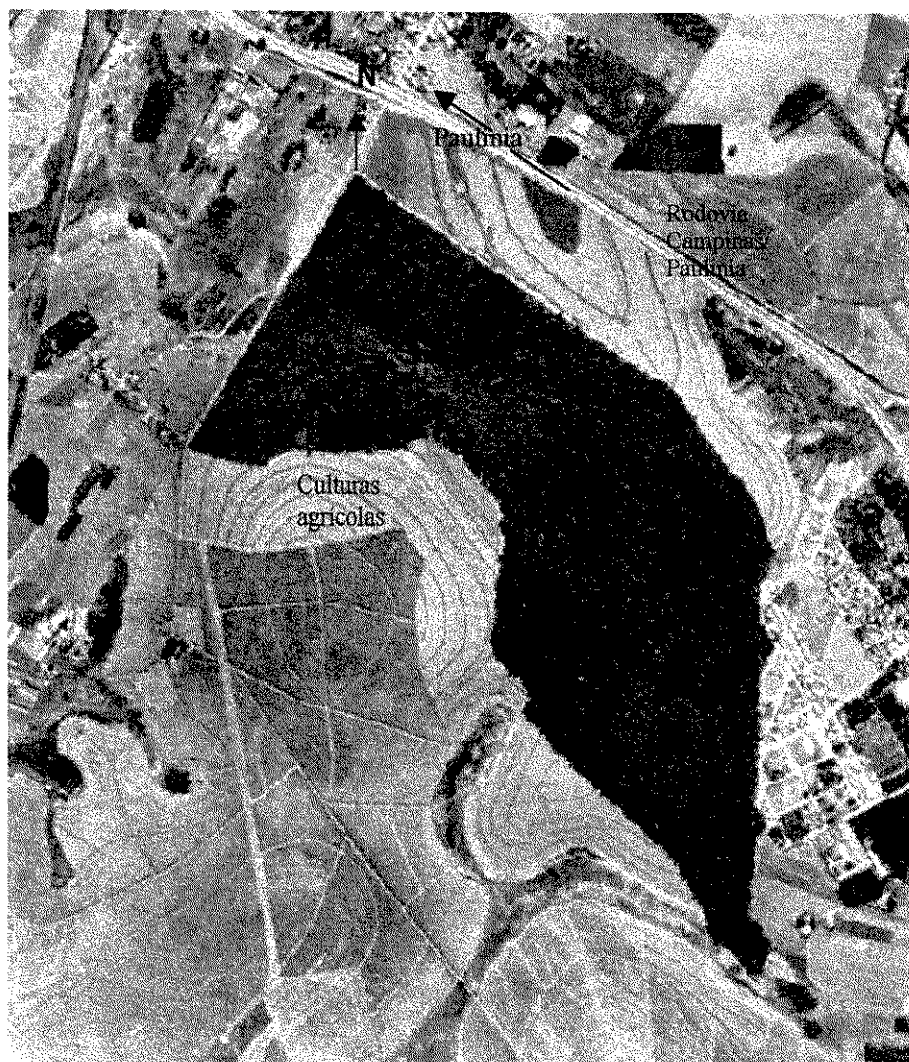


Figura 1 – Fotografia aérea (escala 1: 5000) da Reserva Municipal de Santa Genebra. Campinas, SP.

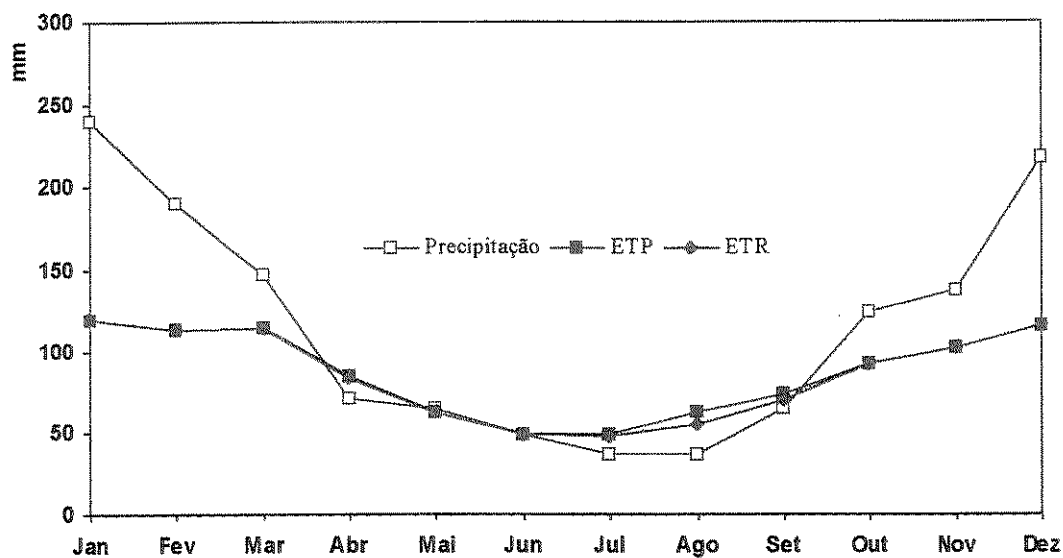


Figura 2 – Balanço hídrico do município de Campinas, SP, (Thornthwaite & Mather, 1955). Dados meteorológicos (1961-1990) fornecidos pelo Instituto Agrônomo de Campinas. ETP = evapotranspiração potencial, ETR = evapotranspiração real.

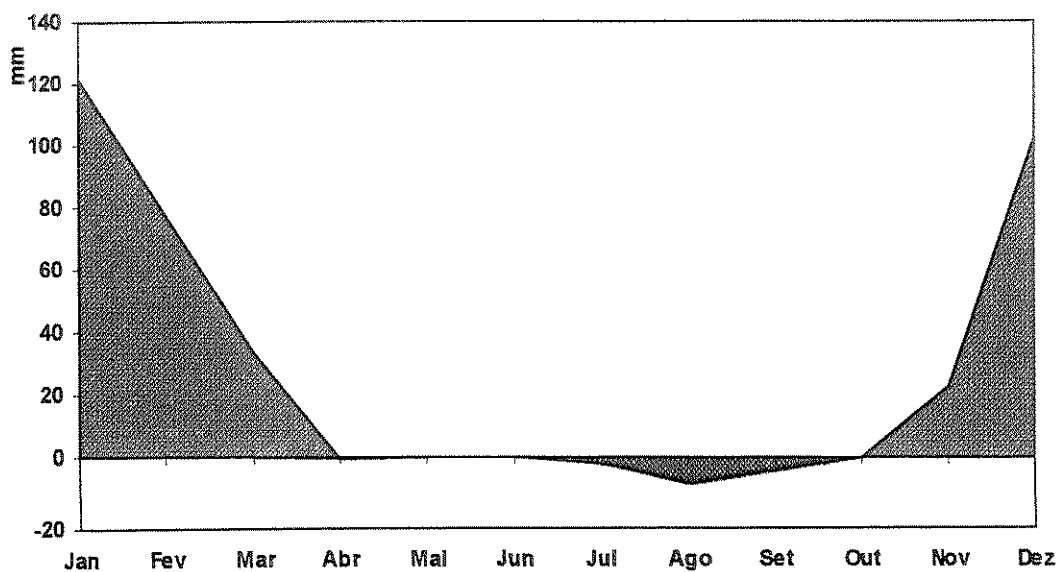


Figura 3 – Extrato do balanço hídrico do município de Campinas, SP, (1961-1990) com o déficit hídrico em vermelho e o excedente hídrico em azul.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CAMARGO, A.P. 1978. *Balanço hídrico no Estado de São Paulo*. Instituto Agrônomo, Campinas. 28p. (Boletim, 161)
- CASTELANI, T.T. & STUBBLEBINE, W.H. 1993. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. *Revista Brasileira de Botânica* 16(2):181-203.
- GANDOLFI, S.; LEITÃO FILHO, H.F. & BEZERRA, C.L.F. 1995. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 55:753-767.
- GANDOLFI, S.; LEITÃO FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1996. Análise florística e fitossociológica de 3 trechos distintos de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, 11, São Carlos, 1996. *Anais...* UFSCAR, São Carlos. p.92.
- GANDOLFI, S.; JOLY, C.A. & LEITÃO FILHO, H. 1998. Padrões de ocorrência dos indivíduos arbustivo-arbóreos de 3 categorias sucessionais em diferentes trechos de uma floresta estacional semidecidual (Campinas, SP). In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, 12, Piracicaba, 1998. *Anais...* ESALQ/USP, Piracicaba. p.85.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. 1993. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro. 123p.
- LEITÃO FILHO, H.F. 1995. A vegetação: a vegetação da Reserva de Santa Genebra. In: Morellato, L.P.C., Leitão Filho, H.F. (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da UNICAMP, Campinas. pp.19-29.
- MATTHES, L.A.F. 1992. *Dinâmica da sucessão secundária em mata após a ocorrência de fogo – Santa Genebra – Campinas, São Paulo*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 216p.
- MORELLATO, L.P.C. 1991. *Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no Sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 176p.
- MORELLATO, P.C. 1995a. As estações do ano na floresta. In: Morellato, L.P.C., Leitão Filho, H.F. (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da UNICAMP, Campinas. pp.37-41.

- MORELLATO, P.C. 1995b. As flores e seus polinizadores. A polinização das flores. In: Morellato, L.P.C., Leitão Filho, H.F. (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da UNICAMP, Campinas. pp.42-43.
- MORELLATO, P.C. & LEITÃO FILHO, H.F. 1995. Introdução. In: Morellato, L.P.C. & Leitão Filho, H.F. (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da UNICAMP, Campinas. pp.15-18.
- MORELLATO, P.C. & LEITÃO-FILHO, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28(2):180-191.
- OLIVEIRA, J.B.; MENK, J.R.F. & ROTTA, C.L. 1979. *Levantamento semidetalhado dos solos do Estado de São Paulo*. Quadricula de Campinas. IBGE, Rio de Janeiro (Série Recursos Naturais e Meio Ambiente, 5).
- POMBAL, E.C.P. & MORELLATO, L.P.C. 1995. Polinização por moscas em *Dendropanax cuneatum* (Araliaceae) em floresta semidecídua no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 18:157-163.
- RIZZINI, C.T. 1963. Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica do Brasil. *Revista Brasileira de Geografia* 25:3-64.
- RODRIGUES, M.G. 1992. *Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semidecídua no Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 108p.
- ROLIM, G.S. & SENTELHAS, P.C. 1997. *Balanço hídrico normal por Thorntwaite & Mather (1955)*. ESALQ/USP, Piracicaba.
- SANTOS, F.A.M.; RODRIGUES, R.R.; TAMASHIRO, J.Y. & SHEPHERD, G.J. 1996. The dynamics of tree populations in a semideciduous forest at Santa Genebra reserve, Campinas, SE, Brazil. *Supplement to bulletin of the Ecological Society of America* 77(3):389-341.
- SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1995. Os beija-flores e as suas flores. In: Morellato, L.P.C., Leitão Filho, H.F. (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da UNICAMP, Campinas. pp.42-43.
- SETZER, J. 1966. *Atlas climático e ecológico do Estado de São Paulo*. Comissão Interestadual da Bacia do Paraná-Uruguai e Centrais Elétricas do Estado de São Paulo, São Paulo. 61p.

- SIGRIST, M.R. 1995. As flores e seus polinizadores. A polinização pelas abelhas. In: Morellato, L.P.C., Leitão Filho, H.F. (eds.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Editora da UNICAMP, Campinas. pp.46-50.
- THORNTHWAITE, C.W. & MATHER, J.R. 1955. *The water balance*. Laboratory of climatology, New Jersey. 104p.
- ZICKEL, C.S. 1995. *Fitossociologia e dinâmica do estrato herbáceo de dois fragmentos florestais do estado de São Paulo*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 129p.

CAPÍTULO 1

CARACTERIZAÇÃO FÍSICA E VEGETACIONAL DE CLAREIRAS NATURAIS EM UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DE CAMPINAS, SP.

RESUMO - Caracterização física e vegetacional de clareiras naturais em uma floresta estacional semidecidual de Campinas, SP. O estudo foi desenvolvido em dez clareiras naturais da Reserva Municipal de Santa Genebra (22°49'45''S e 47°06'33''W), no município de Campinas, SP. Para a caracterização das clareiras foram determinadas a área e abertura do dossel destas, por meio de fotografias hemisféricas. Os indivíduos arbustivo-arbóreos com altura $\geq 0,50$ m, foram amostrados em área total das clareiras e em parcelas contíguas instaladas em cada clareira. Em uma faixa de entorno (3m) das clareiras foram amostrados todos os indivíduos com PAP (perímetro na altura do peito) ≥ 15 cm. A similaridade florística entre as clareiras e entre os seus entornos foi avaliada através de análise de agrupamento e pelo índice de similaridade de Jaccard. Foi encontrada correlação significativa e positiva entre área das clareiras e abertura do dossel. A área das clareiras variou de 20,09 a 468 m², com predominância de clareiras pequenas, o que explica a maior abundância de espécies tardias. As famílias de maior riqueza nas clareiras foram Rutaceae, Rubiaceae e Euphorbiaceae e as mais numerosas Rubiaceae, Euphorbiaceae e Violaceae, que se destacaram principalmente pela densidade elevada de *Coffea arabica*, *Hybanthus atropurpureus* e *Actinostemon klotschii*, respectivamente, todas com ampla distribuição no sub-bosque da floresta. O elevado número de espécies (105) encontrado nas clareiras reflete a importância destes distúrbios na manutenção da diversidade de espécies na floresta estudada. A similaridade florística entre clareiras foi considerada baixa estando relacionada à heterogeneidade da floresta circundante, aos diferentes sítios de regeneração criados pelas clareiras, à vegetação remanescente e a fatores estocásticos. As diferenças florísticas entre clareiras devem estar contribuindo para a manutenção ou o aumento da heterogeneidade florística entre trechos da floresta. O método testado de utilização de parcelas para amostragem da vegetação colonizadora, mostrou-se adequado para esta finalidade, pois amostraram a quase totalidade da diversidade verificada nas áreas totais das clareiras. Aspectos da composição florística como baixa similaridade entre clareiras e destaque em abundância das espécies secundárias tardias, foram comuns entre as duas amostragens, ou seja, área total da clareira e parcelas. A utilização de fotografias hemisféricas mostrou-se um método prático, rápido e eficiente, que permite a determinação mais precisa da área da clareira, por considerar as irregularidades do seu perímetro, além do cálculo da abertura do dossel, o que possibilita melhor discussão sobre as condições ambientais das clareiras.

Palavras-chave: Clareira, floresta estacional semidecidual, fotografia hemisférica.

ABSTRACT - Physical and vegetational characterization of natural gaps in a tropical semideciduous forest in Campinas, SP. The present paper was developed in ten natural gaps of Santa Genebra Municipal Reservation (22°49'45"S and 47°06'33"W) in Campinas, SP. For the characterization of the gaps the canopy area and opening were determined using hemispherical photographs. The shrub and tree individuals with height $\geq 0,50$ m were sampled in the total area and in the gaps as well as in contiguous quadrats installed in each gap. In range of 3 m surrounding the gaps, all individuals with PBH (perimeter at breast height) ≥ 15 m were sampled. The floristic similarities among the gaps and its surroundings were evaluated by grouping analysis and Jaccard similarity index. The area of the gaps varied from 20,09 up to 468 m², the small gaps predominating, explaining the greater abundance of late successional species. The families with a greater richness in the gaps were Rutaceae, Rubiaceae and Euphorbiaceae and more numerous were Rubiaceae, Euphorbiaceae and Violaceae, distinguished mainly by the high density of *Coffea arabica*, *Hybanthus atropurpureus* and *Actinostemon klotzschii*, respectively, all wide distributed in the forest subwood. The high number of species (105) found in the gaps reflects the importance of disturbance in the maintenance of species diversity in the studied forest. The floristic similarity among the gaps was considered low and may be related to the heterogeneity of the surrounding forest, the different regeneration sites created by the gaps, the remaining vegetation and to stochastic factors. The floristic differences among the gaps may possibly be contributing to the maintenance or to the increase of the floristic heterogeneity among sections of the forest. The methodology tested utilizing quadrats for colonizer vegetation sampling was show to be adequate since they sampled almost completely the diversity encountered in the total areas of the gaps. Floristic compositional aspects such as low similarity among gaps and abundant secondary late species were common between the two samples, that is, the total area of the gap and the parcels. The use of hemispheric photographs was demonstrated to be a practical, fast and effective method which allows a more precise determination of the gap area since it considers the perimeter irregularities and the calculation of canopy opening allowing a more precise description of the environmental conditions of the gaps.

Key words: Brazil, tropical semideciduous forest, gap, hemispheric photographs.

1. INTRODUÇÃO

Nos estudos da dinâmica de clareiras, o conhecimento de suas características físicas, florísticas e estruturais é essencial, tendo em vista a interrelação existente entre tais características e o processo de regeneração natural que ocorre nestas áreas de distúrbio. Características como tamanho da clareira, altura e composição do dossel circundante e presença de vegetação remanescente, ou seja sobrevivente ao distúrbio, proporcionam condições ambientais específicas, aumentando a heterogeneidade da floresta e, podendo assim, criar nichos de regeneração, os quais atendem às exigências de diferentes grupos de espécies arbustivo-arbóreas (Orians, 1982; Denslow, 1980, 1987; Brown, 1993).

As alterações ambientais provocadas pela abertura de clareiras no dossel florestal, como aumentos nos níveis de luz e de temperaturas e redução da umidade, podem ser minimizados pela altura do dossel e pela vegetação remanescente nas clareiras. Tabarelli (1997) considera que a altura do dossel pode atuar como uma barreira à incidência de radiação solar direta no solo da clareira, prejudicando o estabelecimento de espécies pioneiras. Portanto, apesar de o aumento da altura do dossel, proporcionar a abertura de clareiras maiores (Brokaw, 1982b), este mesmo dossel mais alto pode minimizar os impactos microambientais causados pela queda de árvores maiores. Como verificado por Uhl et al. (1988) em clareiras da floresta amazônica, a vegetação preexistente nas clareiras e sobrevivente ao distúrbio pode criar condições para que espécies tardias consigam se estabelecer.

O estudo florístico e estrutural das clareiras e áreas de entorno, considerando a classificação das espécies em grupos sucessionais, é obviamente importante não apenas para a discussão do modelo sucessional predominante, mas também para o entendimento dos fatores envolvidos no processo de ocupação destas áreas. Informações sobre a composição florística e parâmetros da estrutura fitossociológica de uma clareira em um determinado momento, irão refletir às repostas de diferentes espécies ou grupos de espécies, preexistentes ou colonizadores, ao ambiente de distúrbio, fornecendo subsídios para o melhor conhecimento da ecologia de tais espécies e da capacidade de resiliência da floresta. A maioria dos estudos sobre dinâmica de clareiras, centraliza os levantamentos apenas para a vegetação colonizadora, desprezando a vegetação do entorno, baseando a

discussão em aspectos florísticos e estruturais da floresta como um todo. O conhecimento geral da comunidade em que as clareiras estão sendo analisadas é fundamental para o entendimento do processo regenerativo destas áreas, proporcionando uma visão holística da dinâmica da comunidade. Contudo, é necessário o conhecimento também da vegetação circundante das clareiras, uma vez que, a colonização destas áreas tende a ser diretamente influenciada pela vegetação mais próxima através do fornecimento ou impedimento da entrada de sementes (Swaine & Hall, 1983; Denslow & Gomes, 1990; Martinez-Ramos & Soto-Castro, 1993; Abe et al., 1995).

Dentre as características das clareiras, provavelmente a mais estudada é o tamanho, que influi nos principais fatores controladores da regeneração como luz, temperatura do ar e do solo e umidade relativa do ar e umidade do solo. De acordo com Hartshorn (1980) o tamanho da clareira é determinante da sua ocupação por espécies pioneiras ou por espécies tolerantes à sombra. Clareiras de tamanhos distintos favorecem o estabelecimento de diferentes espécies, em decorrência de suas características de regeneração (Pickett, 1983). Quanto maior a área da clareira mais distinto tende a ser o microclima em seu interior em comparação às condições sob o dossel florestal. As clareiras menores apresentam condições ambientais semelhantes a situação de sub-bosque e as grandes clareiras reproduzem as condições ambientais típicas dos ambientes abertos externos à floresta (Gandolfi, 1991). Quando ocorrem distúrbios leves, como a formação de uma pequena clareira, a regeneração da floresta acontece principalmente pelo crescimento lateral das árvores das bordas ou dos indivíduos remanescentes das espécies tardias já presentes na área antes do distúrbio. Em grandes clareiras, a ocupação, pelo menos num primeiro momento, tende a ser exercida principalmente por espécies intolerantes à sombra e com estratégias de rápido crescimento e ciclo de vida curto, isto é, espécies pioneiras (Denslow, 1980).

Portanto, diversos aspectos do processo regenerativo das clareiras estão relacionados às suas áreas e vários métodos têm sido utilizados na sua determinação. Brokaw (1982a) definiu como clareira uma abertura no dossel da floresta delimitada pelas copas das árvores circunvizinhas, estendendo-se através de todos os estratos até uma altura média de dois metros acima do solo. O autor propôs a utilização de um polígono de oito lados (oito coordenadas partindo do centro da clareira até a projeção da copa das árvores

circundantes) para a determinação da área da clareira. Green (1996) procurou aumentar a precisão na delimitação da área da clareira através da utilização de um polígono de 16 lados, que possibilitaria considerar maior número de irregularidades da borda da clareira. Runkle (1982) considerou como clareira toda a área abaixo da abertura do dossel até a base do tronco das árvores que formam a borda da clareira. Costa & Mantovani (1992) modificaram o conceito de clareira de Brokaw (1982a) utilizando 3,5m como altura média do limite vertical da clareira, determinando sua área através de um sistema de distâncias e projeção, em escala, da forma da clareira em papel milimetrado. Barton et al.(1989), Tabarelli (1994, 1997), Abe et al. (1995) e Tabarelli & Mantovani (1997b) utilizaram a fórmula da elipse para a determinação da área da clareira, tomando como base o maior e o menor raio da clareira.

Estes métodos de determinação do tamanho da clareira têm esbarrado em problemas comuns como a subjetividade que resulta em sub ou superestimação e a difícil operacionalização no campo. Green (1996) comparando os resultados obtidos com clareiras delimitadas com polígono de oito e dezesseis lados concluiu que tanto o polígono de oito lados como o de dezesseis subestimam a área da clareira, entretanto, este último método por analisar o perímetro da clareira de maneira menos grosseira, seria mais preciso, contradizendo a afirmação de Brokaw (1982a) de que as irregularidades do perímetro da clareira tendem a se compensarem em um valor médio.

Estudos recentes têm utilizado fotografias hemisféricas para a determinação da área das clareiras e abertura do dossel florestal (Becker et al., 1988; Brown, 1993; Whitmore et al., 1993; Van Der Meer & Bongers, 1996; Valverde & Silvertown, 1997; Walter & Torquebiau, 1997; Trichon et al., 1998). Fotografias hemisféricas têm sido utilizadas também na determinação do índice de área foliar (Chen et al., 1991), regimes de luz em florestas (Madgwick & Brumfield, 1969; Chazdon & Field, 1987; Becker et al., 1989; Barrie et al., 1990; Clark et al., 1993; Rich et al., 1993; Bellingham et al., 1996; Van Der Meer et al., 1998), avaliação da cobertura vegetal em florestas (Chan, et al., 1986) e em estudo do microclima de clareiras (Brown, 1993).

No caso de determinação da área das clareiras, as principais vantagens deste método são a rapidez com que as fotografias são obtidas e processadas e o aumento da precisão por ser possível considerar as irregularidades do perímetro das clareiras, além de

possibilitarem o cálculo da abertura do dossel, ou a porcentagem de espaços abertos ou de céu visível no hemisfério total da fotografia, sendo este um bom indicador da geometria do dossel e do potencial de penetração de radiação solar, estando altamente correlacionado com o microclima das clareiras (Whitmore et al., 1993; Green, 1996; Walter & Torquebiau, 1997). Segundo Green (1996) as plantas não respondem à área da clareira em si, mas às mudanças no ambiente físico causadas pela abertura do dossel.

Fotografias hemisféricas possibilitam também uma análise qualitativa em terceira dimensão da estrutura da floresta (Trichon et al., 1998), sendo muito úteis na interpretação de resultados quantitativos relacionados à dinâmica da floresta. Os autores destacam ainda que aspectos como abertura do dossel, dispersão espacial das clareiras e índices de área foliar, obtidos com este método, podem ser relacionados com processos ecológicos como dinâmica da floresta, regimes de luz ou potenciais de produtividade. Estes mesmos autores confeccionaram mapas com isolinhas de valores de abertura do dossel de uma floresta da Sumatra Central através de várias fotografias hemisféricas e destacaram que, em uma escala local, estes mapas dão uma indicação sobre a localização de distúrbios e da extensão dos mesmos, proporcionando um importante documento para estudos sobre dinâmica de florestas.

Além da utilização de fotografias hemisféricas, a adoção de uma amostragem da vegetação colonizadora que diminua os problemas relacionados à determinação da área da clareira pode ser de grande valia. Neste aspecto, a utilização de pequenas parcelas amostrais, como normalmente se faz em estudos de regeneração natural, que não dependa muito da precisão na definição do perímetro e da área da clareira, pode também ser útil.

O presente estudo teve como objetivos: 1) caracterizar clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra em termos de área, abertura do dossel e florística; 2) empregar um novo método de amostragem da vegetação colonizadora das clareiras utilizando-se parcelas permanentes, visando minimizar os problemas de determinação da área da clareira; 3) aplicar o método de fotografias hemisféricas para a determinação da área das clareiras e abertura do dossel; 4) analisar as relações florísticas entre as clareiras e discutir suas relações com a vegetação circundante.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Determinação da área das clareiras e aberturas do dossel

Para o cálculo da área de cada clareira e correspondente abertura do dossel utilizaram-se fotografias hemisféricas obtidas com uma lente OP-NIKKOR 8 mm com ângulo de 180° (“olho de peixe”) fixada em uma câmara fotográfica NIKON com filme KODAK (ASA 400) e apontada para o céu. O equipamento foi montado em um tripé com nível de bolha e bússola, sendo nivelado a 2 m de altura do solo. Optou-se por esta altura por ser o limite inferior das clareiras proposto por Brokaw (1982a).

Todas as fotografias foram feitas em dia de céu completamente encoberto por nuvens, seguindo as recomendações de Whitmore et al. (1993), de que o céu azul deve ser evitado, porque o reflexo do sol na folhagem e as sombras podem ser difíceis de distinguir do dossel durante o processo de digitalização das imagens. Utilizou-se velocidade de exposição de 1/60 segundos e abertura do diafragma em f/4. Após serem reveladas em laboratório, as imagens fotográficas foram digitalizadas com um scanner de mesa.

As imagens digitalizadas foram processadas pelo programa IDRISIW versão 1.0 (Eastman, 1995). Com este programa foi possível evitar erros de interpretação quando da transformação de imagens com até 256 tonalidades de cinza detectadas pelo scanner em imagens em branco e preto (Chan et al., 1986). Fez-se ainda, uma amostragem em cada imagem de pixels que representassem o céu, definindo-se o valor de cinza, ou seja, o limite entre céu e dossel. Pixels com valor de cinza inferior ao limite foram considerados como dossel e pixels com valor de cinza superior, como céu. Este procedimento permitiu a correção de eventuais efeitos causados por nuvens escuras ou o reflexo da folhagem, que podem ser interpretados como dossel e céu, respectivamente (Chazdon & Field, 1987; Whitmore et al., 1993).

Utilizou-se o programa WINPHOT versão 2.1 (Steege, 1993), para o cálculo da área das clareiras e abertura do dossel. O programa calcula a abertura do dossel nas imagens através da relação entre a soma dos pixels classificados no IDRISIW como céu e o hemisfério total da fotografia. A área da clareira, em m², foi calculada pelo programa

somando-se as áreas de n triângulos adjacentes, cada um formado pelo centro da clareira (local onde foram feitas as fotografias) e dois pontos na margem ou perímetro da clareira. O número de pontos e seus posicionamentos na margem do dossel é uma decisão arbitrária, contudo, considerou-se que quanto maior este número e melhor sua localização em relação às irregularidades do perímetro da clareira, maior a precisão dos cálculos de área.

Foram testadas as correlações entre a abertura do dossel e a área da clareira e entre a área da clareira e a altura do dossel, utilizando-se análise de regressão disponível no programa SYSTAT (Wilkinson, 1991).

2.2. Caracterização da vegetação das clareiras

2.2.1. Amostragem

Foi realizada uma amostragem considerando as áreas totais das dez clareiras, na qual foram amostrados todos os indivíduos vivos com altura $\geq 0,50$ m de altura. Nestes indivíduos foram feitas medições de diâmetro na altura do solo (DAS) e altura, com uso de paquímetro ou trena e vara graduada, respectivamente, e coletado material botânico (fértil ou estéril) para sua identificação.

Em uma faixa de 3 m de largura circundando a área das clareiras, denominada área de entorno ou simplesmente entorno (Figura 1), foram amostrados todos os indivíduos vivos com PAP (perímetro na altura do peito – 1,30 m) ≥ 15 cm (ou DAP $\geq 4,8$ cm). De todos os indivíduos foi medido o perímetro na altura do peito, estimada a altura total e coletado material botânico (fértil ou estéril).

A identificação taxonômica foi realizada através de consultas aos herbários UEC da Universidade Estadual de Campinas e ESA da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo e quando necessário com auxílio de especialistas. Adotou-se o sistema de classificação de Cronquist (1988). O material botânico reprodutivo foi depositado no herbário UEC da UNICAMP.

Buscando contribuir para a adequação de métodos de amostragem da vegetação colonizadora de clareiras foi realizado o levantamento da área total da clareira,

delimitada de acordo com Brokaw (1982a) e proposto um novo método usando parcelas. O uso de parcelas evitaria a amostragem da área total das clareiras minimizando assim, os problemas relativos à determinação da área e agilizando os trabalhos de campo.

Para a instalação das parcelas em cada clareira foram demarcados dois transectos perpendiculares formados por parcelas contíguas de 1 x 1 m, instalados nas maiores extensões das clareiras e cujo comprimento variou conforme as áreas das mesmas (Figura 1). Em cada parcela foram amostrados todos os indivíduos vivos com altura $\geq 0,50$ m. Para avaliar a eficácia do método comparou-se o número total de espécies amostradas nas parcelas com o número total de espécies amostradas na área total das clareiras, aplicaram-se ainda análises de regressão entre porcentagem de espécies das clareiras amostradas nas parcelas e porcentagem de áreas das clareiras. A análise foi realizada através do programa SYSTAT. Em uma análise descritiva, compararam-se também os resultados de composição florística, similaridade florística entre clareiras e parâmetros fitossociológicos obtidos na amostragem em parcelas e nas áreas totais das clareiras.

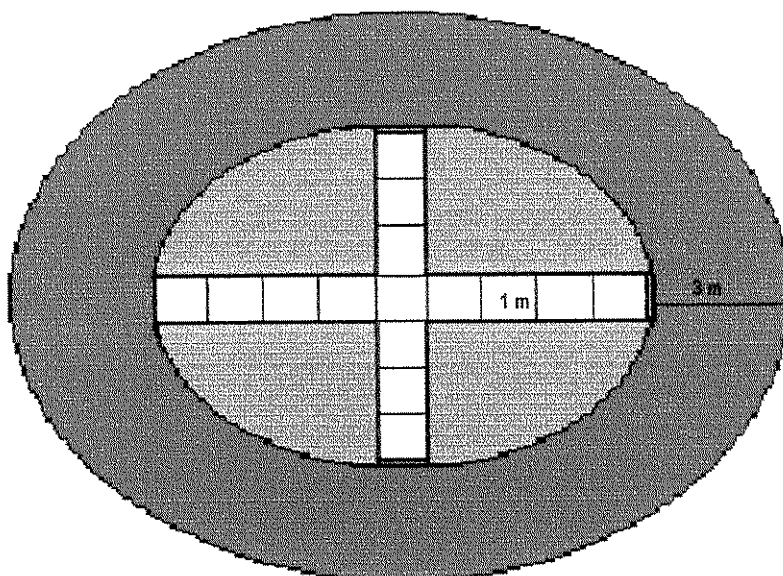


Figura 1- Desenho esquemático de uma clareira, mostrando a sua área (em azul), a faixa de entorno (em verde) e as parcelas contíguas (em branco) formando transectos em seu interior.

2.2.2. Similaridade florística

Foi realizada a análise de similaridade florística entre as clareiras e os entornos destas, através do programa FITOPAC 1 (Shepherd, 1996). O procedimento inicial da análise de agrupamento foi a conversão da matriz de dados em uma matriz de medidas de proximidade (similaridade ou dissimilaridade) entre os pares de unidades de observação (Matteucci & Colma, 1982; Johnson & Wichern, 1988). Assim, a partir da composição florística de cada clareira construiu-se a matriz de índices de similaridade. Adotou-se o índice de similaridade de Jaccard (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974), segundo a fórmula:

$$IJac = (c / a + b + c) \times 100$$

onde:

a = número de espécies exclusivas da área A

b = número de espécies exclusivas da área B

c = número de espécies comuns às duas áreas

Para interpretar a similaridade florística entre clareiras e entre entornos utilizou-se o método média de grupo (UPGMA), em que o agrupamento é feito a partir da média aritmética dos elementos, gerando um dendrograma, ou seja um gráfico em que os valores das ordenadas expressam as relações de similaridade entre os objetos indicados nas abcissas (Sneath & Sokal, 1973; Aspiazú, 1979). Para efeito de comparação empregaram-se ainda os métodos de ligação mínima ou ligação pelo vizinho mais próximo e de ligação completa, que agrupam os objetos (unidades de observação) de um grupo pela maior ou menor semelhança, respectivamente (Siqueira, 1994).

Empregou-se ainda uma técnica de ordenação para confirmar os agrupamentos obtidos na análise de classificação (Gauch, 1982). As clareiras foram ordenadas através da análise de coordenadas principais (PCO). De acordo com Rodrigues (1992), a combinação de métodos de classificação e de ordenação para o estudo de comunidades vegetais vem sendo recomendada por vários autores, tendo sido eficiente na

compreensão de variações florísticas e estruturais entre e dentro de florestas do Estado de São Paulo.

Para testar a influência de espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes (aqui definidos como aqueles com perímetro na base ≥ 30 cm) na similaridade florística entre as clareiras, realizaram-se as mesmas análises de classificação e ordenação citadas anteriormente excluindo-se estes componentes.

2.2.3. Parâmetros fitossociológicos

Considerando as diferenças de área das clareiras e entornos, calcularam-se para as espécies presentes nestas áreas apenas os parâmetros fitossociológicos de densidade, dominância e índice de valor de cobertura. Para cada clareira não foi utilizada a frequência por ser amostrada a área total (parcela única), o que poderia ser feito para as parcelas, mas não interessava em função dos objetivos de comparação dos métodos de amostragem. Os parâmetros foram calculados utilizando-se o programa FITOPAC 1 (Shepherd, 1996) seguindo as fórmulas (Mueller-Dombois & Elleberg, 1974, Martins, 1993):

Densidade absoluta da espécie i (DA_i) = n_i/A

Densidade relativa da espécie i (DR_i) = $100n_i/N$

Dominância absoluta da espécie i (DoA_i) = AB_i/A

Dominância relativa da espécie i (DoR_i) = $100AB_i/ABT$

Índice de valor de cobertura da espécie i (IVC) = $DR_i + DoR_i$

onde:

i = uma espécie aleatória

n_i = número de indivíduos da espécie i

N = número total de indivíduos amostrados

A = área amostrada em m^2

AB_i = área basal da espécie i , obtida pelo somatório das áreas basais na altura do solo de todos os indivíduos desta espécie (em m^2)

ABT = área basal total amostrada (em m^2)

Com os resultados de densidade e dominância das espécies foram calculados para cada clareira os somatórios destes parâmetros para o grupo de espécies pioneiras e de espécies secundárias tardias. Optou-se por apenas as duas categorias sucessionais extremas por considerar-se que estas expressam respostas mais claras às alterações ecológicas decorrentes da abertura do dossel.

Em cada clareira foram calculados ainda: a riqueza de espécies, ou seja, o número de espécies por m² (Tabarelli, 1994; Tabarelli & Mantovani, 1997a), o diâmetro médio e a densidade total.

2.2.4. Classificação sucessional das espécies

As espécies amostradas nas clareiras e nos entornos foram classificadas em categorias sucessionais, tomando-se como base os trabalhos de Lorenzi (1992), Gandolfi et al. (1995), Bernacci & Leitão Filho (1996) e Santos et al. (1996), e a consulta aos Professores Sergius Gandolfi e Ricardo Ribeiro Rodrigues, do Departamento de Botânica da ESALQ/USP.

Considerando que atualmente nas florestas estacionais do Estado de São Paulo as espécies definidas na literatura como climáces não existem ou são muito pouco numerosas, sendo o grupo definido como secundárias tardias o mais avançado sucessionalmente e aquele que melhor representa a condição climácica desse tipo de formação (Santos et al., 1996), foram adotadas quatro categorias sucessionais: pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e sem caracterização.

Gandolfi et al. (1995) definiu estas categorias sucessionais da seguinte forma:

Pioneiras: espécies dependentes de luz que não ocorrem no sub-bosque, se desenvolvendo em clareiras ou nas bordas da floresta.

Secundárias iniciais: espécies que ocorrem em condições de sombreamento médio ou luminosidade não muito intensa, em clareiras pequenas, bordas de clareiras grandes, bordas da floresta ou no sub-bosque pouco sombreado.

Secundárias tardias: espécies que se desenvolvem no sub-bosque sob sombra leve ou densa, podendo permanecer neste ambiente por toda a vida ou crescer e alcançar o dossel ou tornar-se emergente.

Sem caracterização: espécies que por falta de informações não puderam ser incluídas em nenhuma das categorias anteriores.

Para a categoria das secundárias tardias aplicou-se uma segunda classificação relacionada ao posicionamento das espécies nos estratos da floresta, buscando uma padronização com classificações empregadas para espécies da própria Reserva (Santos et al., 1996) e de outro fragmento de floresta estacional semidecidual do Estado de São Paulo (Fonseca, 1998). Assim, as espécies tardias foram subdivididas em espécies de: sub-bosque, sub-dossel e dossel. Tal subdivisão aumentou o nível de informações a respeito da ecologia destas espécies enriquecendo a discussão sobre a dinâmica da vegetação nas clareiras.

3. RESULTADOS

3.1. Áreas das clareiras e aberturas do dossel

Na Figura 2 é apresentada uma fotografia hemisférica obtida em uma das clareiras (A) e a mesma após o processamento (B). Observa-se na imagem fotográfica sem processamento o reflexo da luz pela folhagem, que foi eliminado pelo aumento do contraste na imagem digitalizada bitonal, evitando-se erros de interpretação do programa na distinção entre céu e dossel e facilitando-se o posicionamento dos pontos nas margens ou perímetro da clareira para definição da sua área.

A abertura do dossel variou de 8,65% a 17,32% e a área da clareira de 20,09 m² a 468 m² (Tabela 1). Como mostra a Figura 3A, a abertura do dossel apresentou correlação significativa e positiva com as áreas das clareiras ($P = < 0,0001$; $F = 76,712$; $r^2 = 0,91$). Portanto, como esperado, quanto maior o distúrbio maior a abertura do dossel. As maiores clareiras não apresentaram valores percentuais de abertura do dossel muito discrepantes das demais em razão da presença de indivíduos colonizadores ou remanescentes quando de sua formação.

A área da clareira correlacionou-se significativamente e positivamente com a altura do dossel ($P = < 0,001$; $F = 56,782$; $r^2 = 0,86$) (Figura 3B). Relação positiva foi verificada também entre a abertura do dossel nas clareiras e a altura média do dossel ($P = 0,003$; $F = 18,686$; $r^2 = 0,73$). Portanto, o tamanho das clareiras foi definido principalmente pela altura do dossel. Clareiras maiores foram formadas onde o dossel é composto de árvores de maior porte capazes de provocar grandes aberturas quando caem, inteiras ou mesmo em partes, ao passo que clareiras pequenas foram abertas onde o dossel é mais baixo e sujeito a menores distúrbios, em função da queda de árvores menores inteiras ou de partes destas.

Tabela 1 - Medidas de área e abertura de dossel em dez clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, obtidas por fotografias hemisféricas.

Número da clareira	Area (m ²)	Abertura do dossel (%)
2	20,09	8,65
6	34,95	9,33
8	43,47	10,29
5	46,13	10,55
3	68,48	12,75
7	71,57	12,98
4	99,40	13,25
1	108,35	13,39
9	295,00	14,06
10	468,00	17,32

A



B



Figura 2 – Fotografia hemisférica de uma das clareiras estudadas na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, antes (A) e após o processamento digital (B).

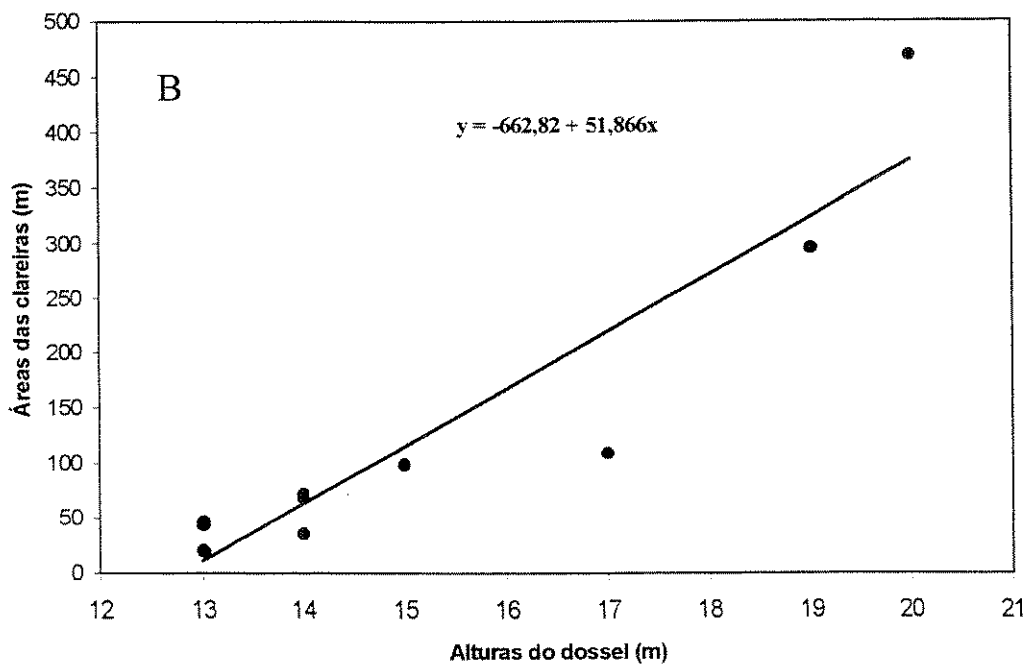
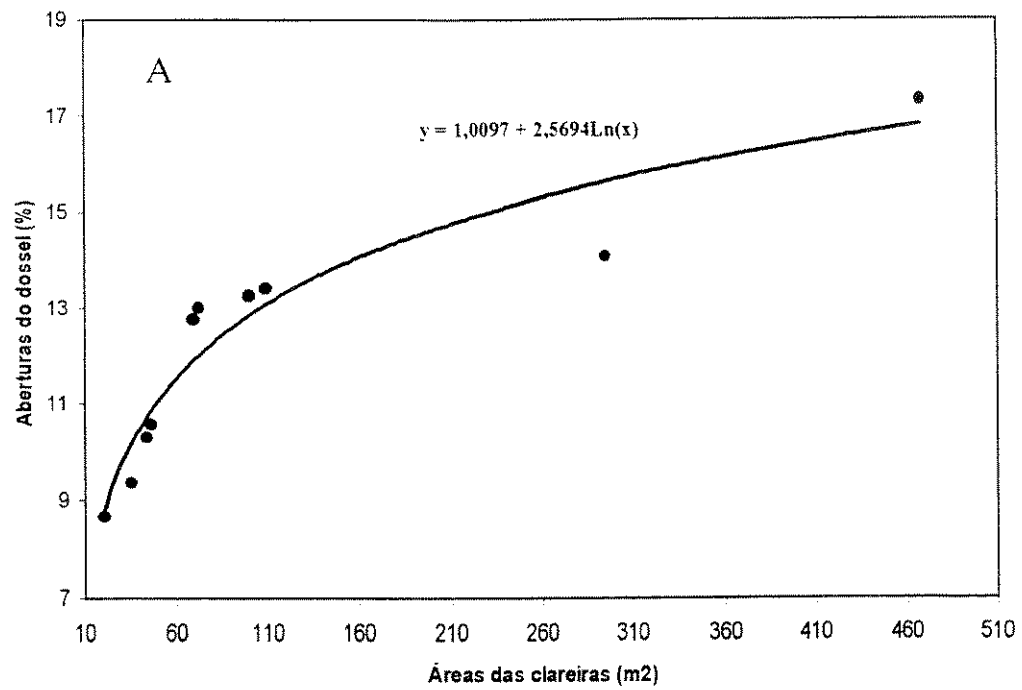


Figura 3 – Relação entre aberturas do dossel e áreas das clareiras (A) e entre áreas das clareiras e alturas do dossel (B). Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

3.2. Composição florística e parâmetros fitossociológicos

O Anexo 1 apresenta a lista das espécies amostradas nas clareiras e entornos, com respectivas famílias, forma de vida e caracterização sucessional.

No conjunto das 10 clareiras foram amostrados 2022 indivíduos vivos pertencentes a 41 famílias, 79 gêneros e 105 espécies.

Nos Anexos 2 a 11, são apresentados os números de indivíduos, densidade e dominância relativas e índice de valor de cobertura das espécies amostradas nas clareiras.

As famílias de maior riqueza foram: Rutaceae, com dez espécies (9,52% do total), Rubiaceae, com nove (8,55%), Euphorbiaceae, com sete (6,67%); Fabaceae, Meliaceae e Myrtaceae com cinco cada (4,76%) e Piperaceae e Mimosaceae com quatro cada (3,81%). Se considerar-se as famílias Caesalpiniaceae, Fabaceae e Mimosaceae como única, ou seja, a família Leguminosae de acordo com o sistema de Engler (apud Joly, 1977), esta apresentaria a maior riqueza, com treze espécies (12,4%). Com três espécies (2,86%) foram amostradas as famílias Cecropiaceae, Flacourtiaceae, Myrsinaceae, Sapindaceae e Ulmaceae. Dez famílias apresentaram duas espécies e as demais (dezessete), apenas uma espécie (Figura 4).

De acordo com a Figura 5, onze das 41 famílias somaram 83,43% do número total de indivíduos. As famílias mais numerosas foram: Rubiaceae, com 385 indivíduos; Euphorbiaceae com 359; Violaceae com 260 e Rutaceae com 167. Isto corresponde a 57,91% do total de plantas amostradas. O destaque da família Rubiaceae é devido ao elevado número de indivíduos da espécie exótica *Coffea arabica* (café). A família Violaceae destacou-se em razão da espécie *Hybanthus atropurpureus* apresentar alta densidade na maioria das clareiras. Para a família Euphorbiaceae, *Actinostemon klotschii* foi a principal responsável pelo seu destaque em relação à proporção do número total de indivíduos.

Observa-se na Figura 6, que dezenove espécies somaram 75,89% do número total de indivíduos. As espécies mais numerosas foram *Coffea arabica* com 271 indivíduos, *Hybanthus atropurpureus* com 260, *Actinostemon klotschii* com 236, *Polygala klotzschii* com 92, *Psychotria hastisepala* com 92 e *Galipea multiflora* com 88, somando 51,38% do total. Entretanto, estas espécies por serem típicas de sub-bosque apresentaram menor

dominância (Anexos 2 a 11). Das 105 espécies amostradas 45 apresentaram menos de cinco indivíduos e dezenove apenas um indivíduo.

As espécies pioneiras *Cecropia hololeuca*, *Croton priscus*, *Croton floribundus*, *Jacaratia speciosa*, *Urera baccifera* e *Vernonia diffusa* e as secundárias tardias *Aspidosperma polyneuron* e *Pachystroma longifolium* e a inicial *Piptadenia gonoacantha*, apresentaram indivíduos com diâmetro proporcionalmente elevado e destacaram-se em IVC em determinadas clareiras (Anexos 2 a 11).

Das 105 espécies amostradas, apenas três (2,86%) ocorreram em todas as clareiras: *Coffea arabica*, *Polygala klotzkii* e *Aspidosperma polyneuron*. Duas (1,9%) ocorreram em nove clareiras: *Hybanthus atropurpureus* e *Psychotria hastisepala*. E cinco espécies (4,76%) em oito: *Actinostemon klotschii*, *Urera baccifera*, *Esenbeckia febrifuga*, *Seguiera floribunda* e *Myrciaria floribunda*. Um número elevado de espécies (33) esteve presente em apenas uma clareira.

Entre clareiras o número de indivíduos variou de 64 a 630 e o número de espécies de 20 a 60, estando como esperado, relacionados com o aumento da área das mesmas. As clareiras apresentaram, em média, $2,07 \pm 0,7$ indivíduos/m² (média $\pm$ desvio padrão), $0,49 \pm 0,27$ espécies/m² (riqueza de espécies), diâmetro médio de $1,55 \pm 0,35$ cm e área basal total de $7,54 \pm 4,14$ m²/ha (Tabela 2). A densidade média de pioneiras, entre clareiras, foi de 0,25 indivíduos/m², e a de secundárias tardias de 1,33 indivíduos/m². A dominância relativa somada das espécies pioneiras variou entre clareiras, de 1,92% a 49,36%, com um valor médio de 20,42%, ao passo que, a dominância de tardias variou de 14,01% a 86,29%, com média de 53, 24% (Anexo 22).

Considerando os entornos das clareiras como um todo, foram amostrados 189 indivíduos distribuídos em 20 famílias, 37 gêneros e 46 espécies (Anexo 1).

Os valores de número de indivíduos, densidade e dominância relativas e índice de valor de cobertura das espécies amostradas nos entornos das clareiras encontram-se nos Anexos 12 a 21.

A Figura 7 mostra que as famílias com maior número de espécies nos entornos foram: Rutaceae com oito espécies (17,39% do total); Euphorbiaceae, com sete (15,22%); Myrtaceae, com cinco (10,86%); Meliaceae, Mimosaceae e Caesalpiniaceae com três cada (6,52%). Pelo sistema de classificação de Engler (apud Joly, 1977) a família

Leguminosae teria sete espécies e ocuparia a segunda posição entre as de maior riqueza. As famílias Apocynaceae, Flacourtiaceae, Lauraceae e Rubiaceae foram representadas por duas espécies e as dez famílias restantes, por apenas uma espécie.

As famílias mais numerosas foram: Euphorbiaceae, com 60 indivíduos, Apocynaceae, com 36; Rutaceae, com 22 e Anacardiaceae, com 14. Estas famílias somaram 69,84% do número total de plantas amostradas (Figura 8). A família Euphorbiaceae destacou-se principalmente pela alta densidade de *Pachystroma longifolium*, nos entornos das três maiores clareiras (Anexos 12, 20 e 21). Para a família Apocynaceae, *Aspidosperma polyneuron* foi a responsável pelo seu destaque em número de indivíduos. *Esenbeckia leiocarpa* e *Galipea multiflora* destacaram a família Rutaceae e *Astronium graveolens*, a família Anacardiaceae.

De acordo com a Figura 9, dez espécies somaram 68,8% do número total de indivíduos amostrados no conjunto dos entornos. As três espécies mais numerosas foram: *Aspidosperma polyneuron*, com 34 indivíduos (17,99% do total); *Pachystroma longifolium*, com 33 (17,46%) e *Astronium graveolens*, com 14 (7,41%). Estas espécies somaram 42,86% do número total de indivíduos. Do total de 46 espécies amostradas metade apresentou apenas um indivíduo. As espécies *A. polyneuron* e *P. longifolium*, além da elevada densidade apresentaram indivíduos de grande porte, destacando-se também em dominância e consequentemente em IVC, em vários entornos (Anexos 12 a 21).

Tabela 2 – Número de indivíduos (A), número de espécies (B), densidade (C), riqueza de espécies — número de espécies por m^2 (D), diâmetro médio (E) e área basal (F) determinados para as clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

Clareira	A	B	C (ind/ m^2)	D	E (cm)	F(m^2 /ha)
1	147	39	1,36	0,36	1,66	5,957
2	64	22	3,19	1,09	1,27	5,895
3	146	35	2,13	0,51	1,7	9,117
4	215	41	2,16	0,41	1,46	7,114
5	96	20	2,08	0,43	1,37	4,496
6	111	24	3,17	0,68	1,25	5,936
7	170	35	2,37	0,48	1,36	6,684
8	70	27	1,61	0,62	1,14	2,058
9	373	57	1,26	0,19	2,03	11,118
10	630	60	1,34	0,12	2,22	17,079
Médias	—	—	2,07±0,7	0,49±0,27	1,55±0,35	7,54±4,14

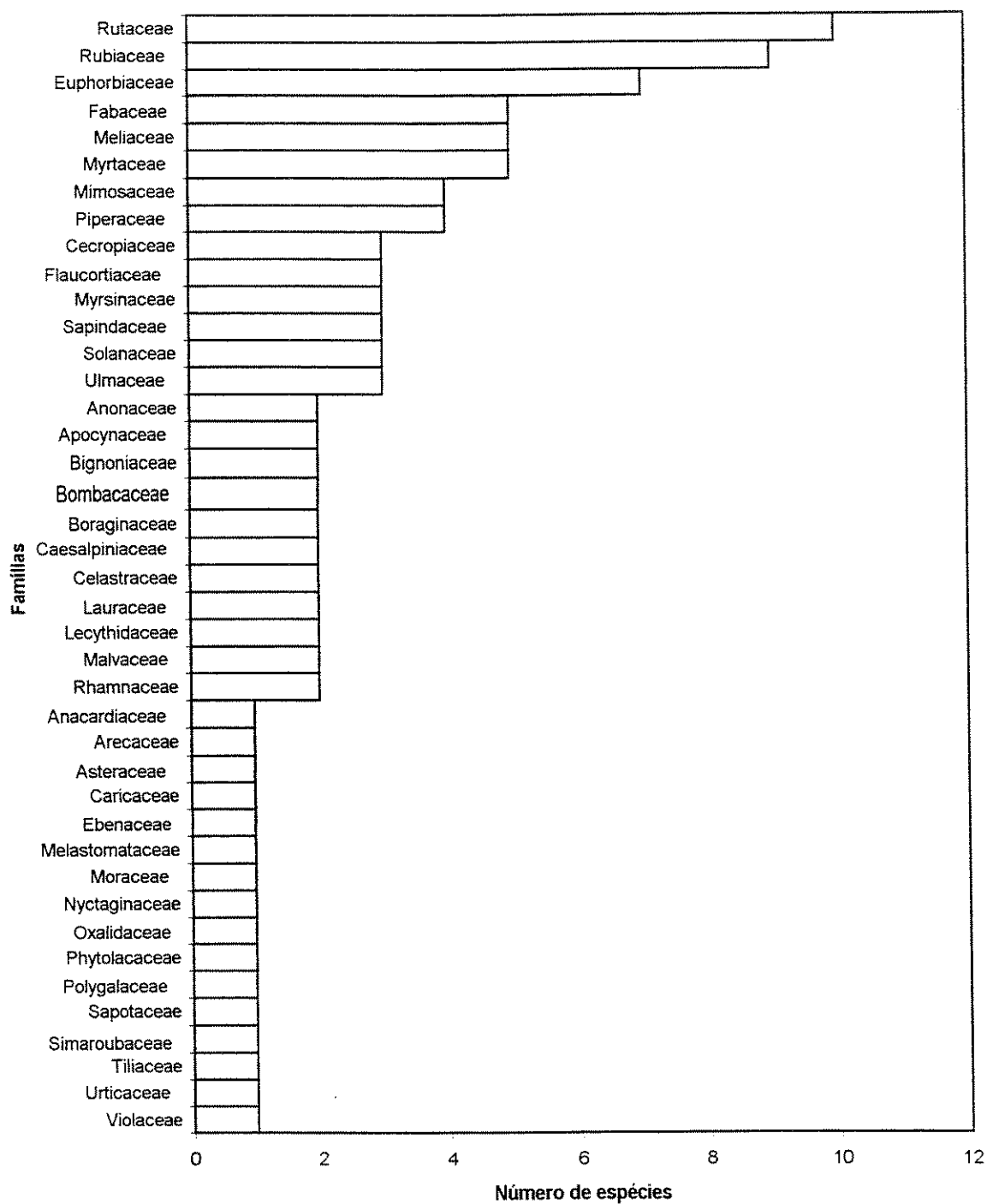


Figura 4 – Número de espécies por família encontrado nas dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

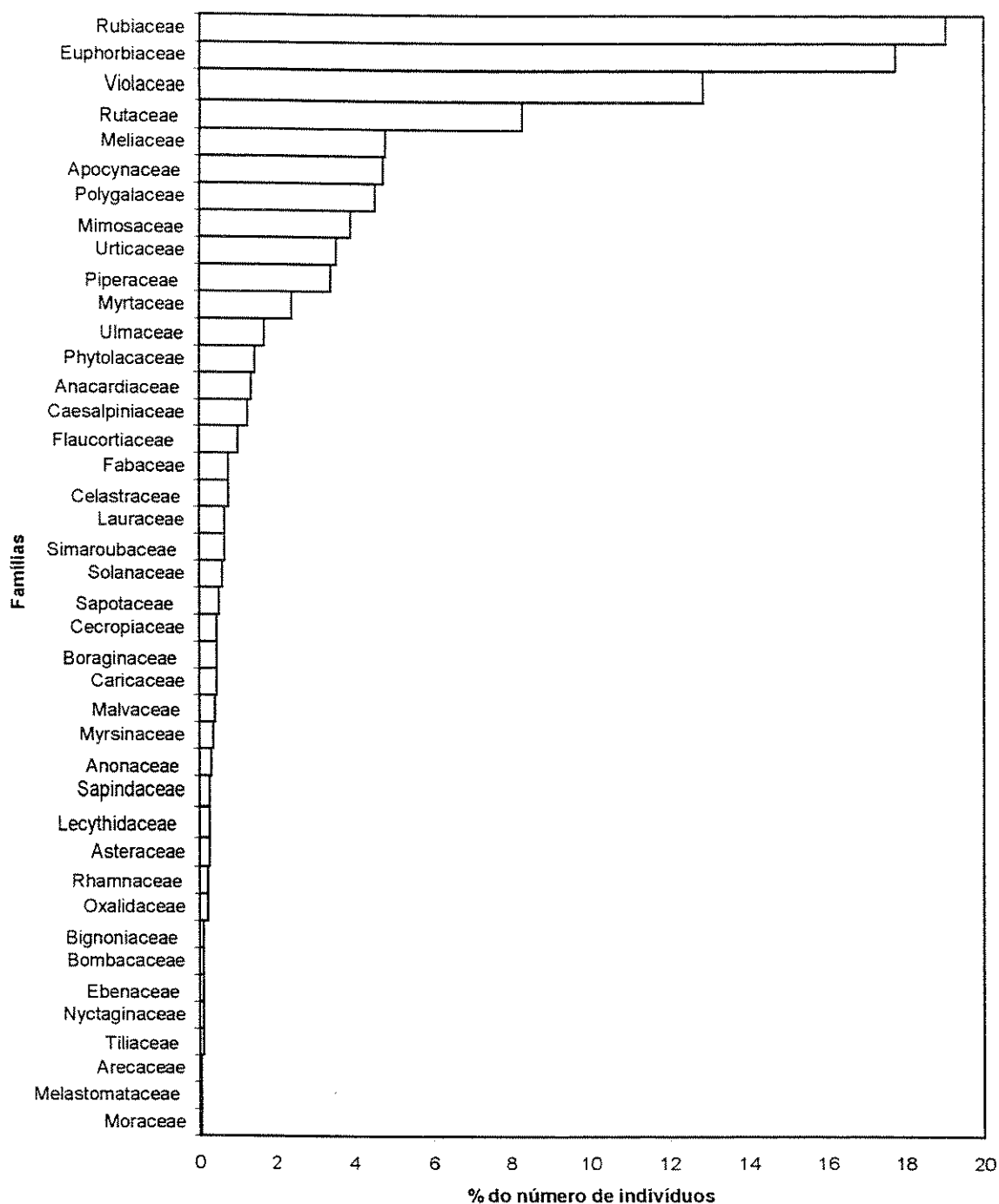


Figura 5 – Porcentagem de indivíduos por família encontrado nas dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

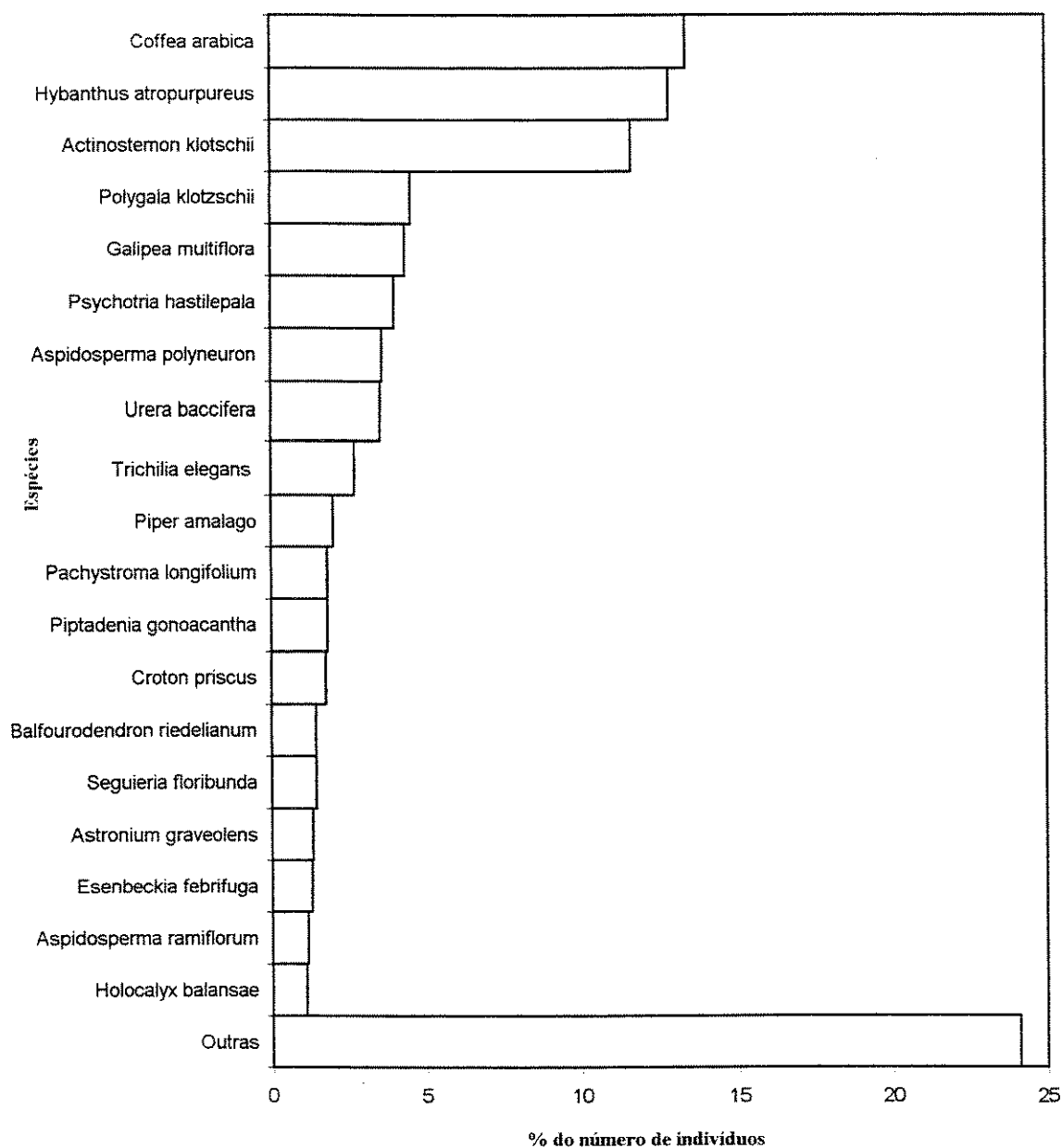


Figura 6 – Porcentagem de indivíduos por espécie encontrado nas dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

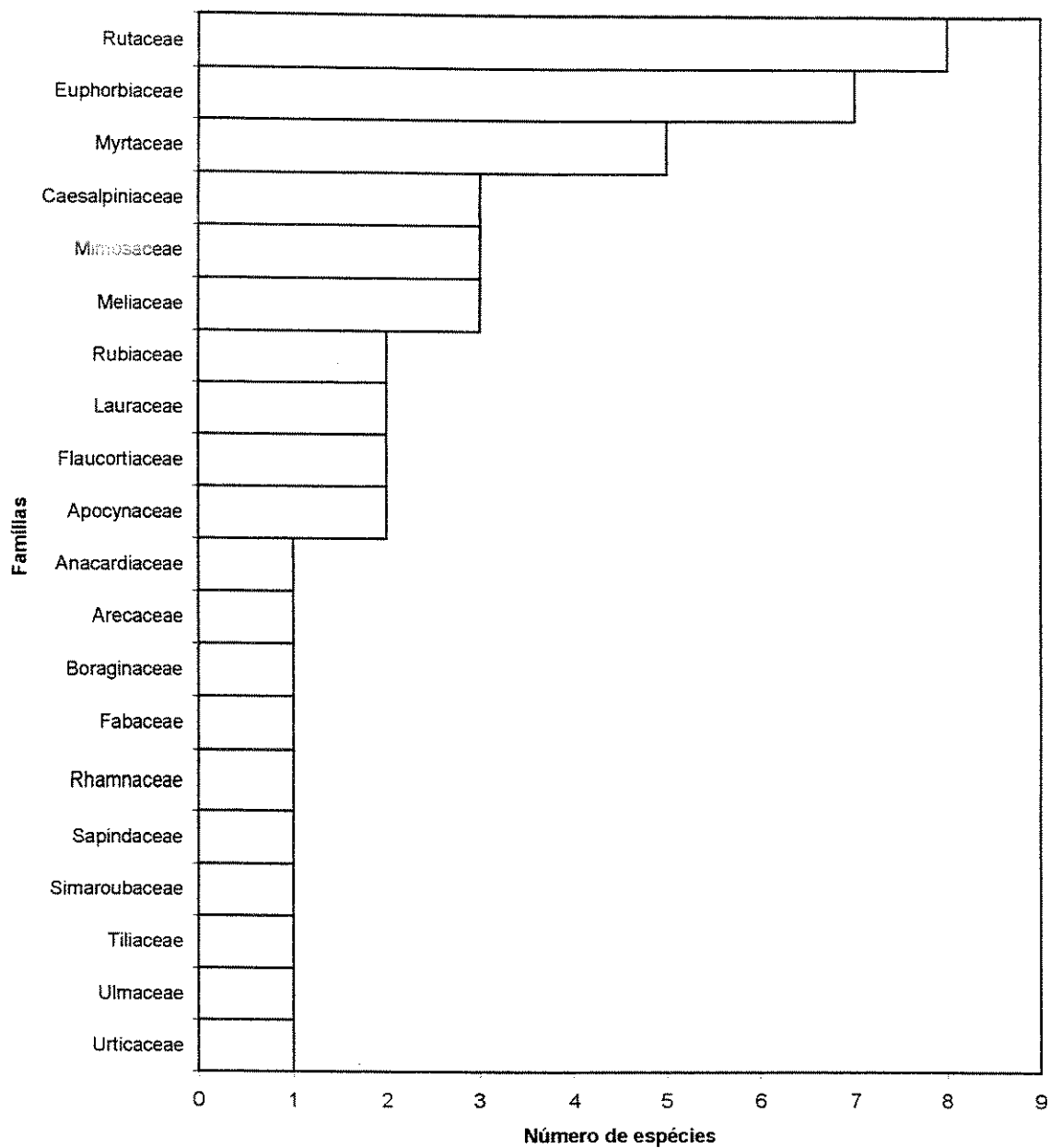


Figura 7 - Número de espécies por família encontrado nos entornos das dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

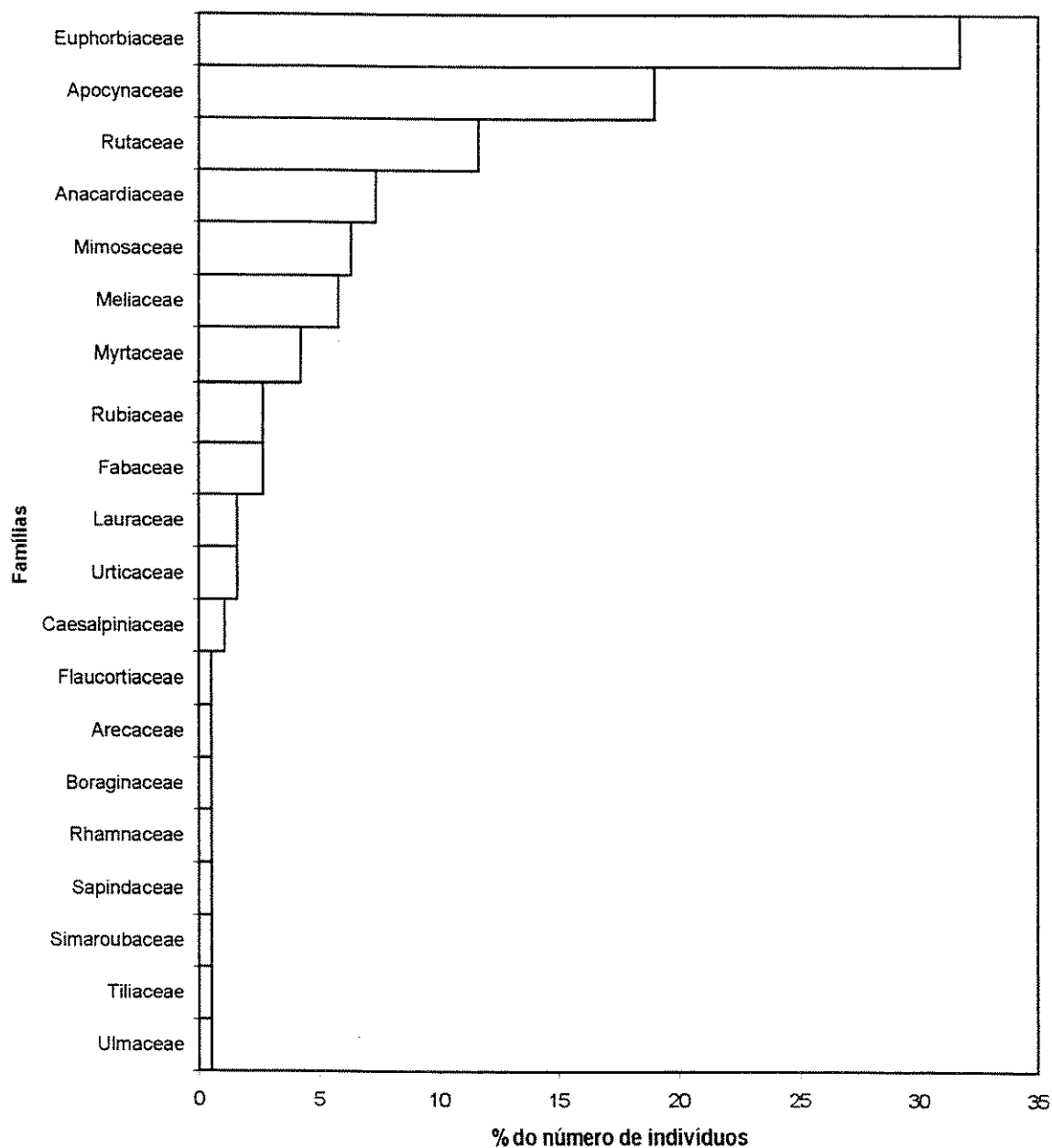


Figura 8 – Porcentagem de indivíduos por família encontrado nos entornos das dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

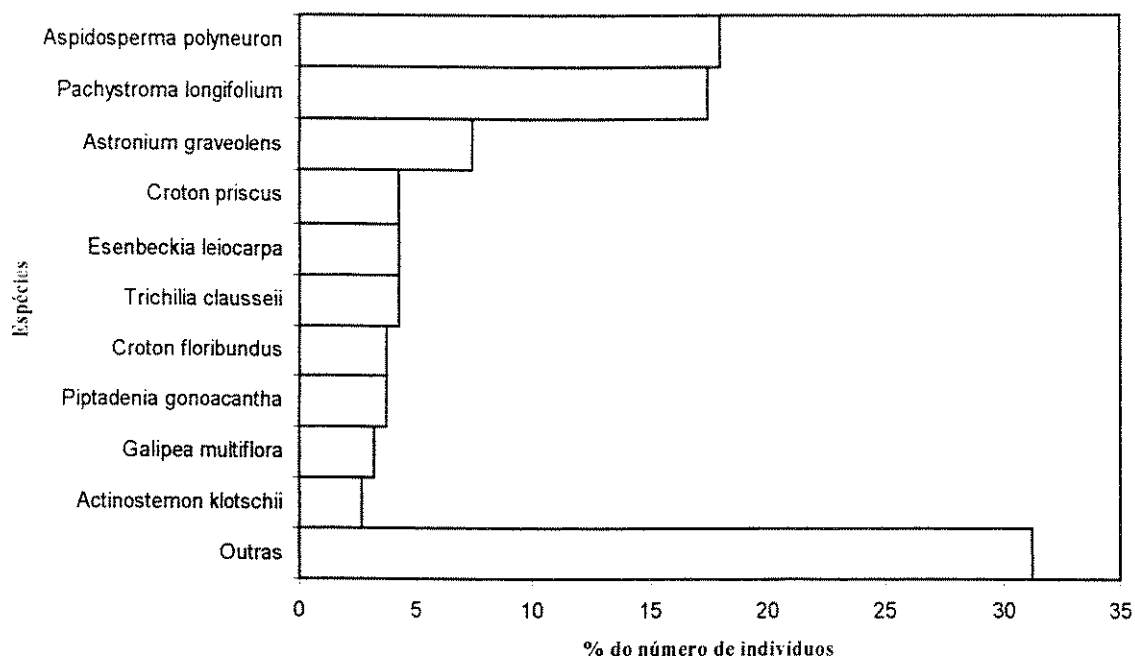


Figura 9 – Porcentagem de indivíduos por espécie encontrado nos entornos das dez clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

3.3. Similaridade florística

Os índices de similaridade florística entre as clareiras estão expressos na Tabela 3. A maior similaridade florística (51,9%) foi encontrada entre as clareiras 9 e 10, que possuem as maiores áreas, e a menor similaridade (18,8%) entre as clareiras 2 e 10, a menor e a maior clareira estudada, respectivamente.

O dendrograma apresentado na Figura 10, obtido a partir dos valores do índice de Jaccard (Tabela 3), através do método média de grupo, mostra que à exceção do grupo formado pelas duas maiores clareiras, 9 e 10, no nível de corte de 0,5, não houve tendência de agrupamento entre as demais clareiras. Comparando-se os dendrogramas obtidos pelos métodos média de grupo, ligação mínima (Figura 11A) e ligação completa (Figura 11B) verifica-se que apenas a ligação entre as clareiras 9 e 10 foi comum aos três métodos, as demais ligações ocorreram à baixos níveis de similaridade e variaram entre os

métodos. Estes resultados evidenciam a não formação de grupos entre a maioria das clareiras em consequência das suas diferenças florísticas. O método de ligação mínima é o que mostrou mais claramente a ausência de agrupamentos entre as clareiras.

A ordenação das clareiras pela análise de coordenadas principais (PCO) confirmou os resultados da análise de agrupamento, ou seja, a ocorrência de um único grupo formado pelas clareiras 9 e 10 (Figura 12) e as demais se constituindo num gradiente tanto no eixo 1 como no eixo 2.

As análises de classificação e ordenação, com exclusão das espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes, apresentaram a mesma tendência de não formação de grupos verificada nas análises anteriores com toda a vegetação amostrada. Somente as clareiras 9 e 10 agruparam-se num nível de corte de 0,5 (Figura 13), as demais clareiras não formaram grupos consistentes. Apesar de floristicamente a presença de espécies de sub-bosque e de remanescentes estar contribuindo com as diferenças florísticas entre clareiras, a heterogeneidade florística da vegetação colonizadora, com espécies pioneiras, iniciais e tardias do dossel, mascara essas diferenças.

A Tabela 4 mostra os valores dos índices de similaridade de Jaccard obtidos entre os entornos das clareiras. Observa-se que a maior similaridade florística (41,2%) foi verificada entre o entorno da clareira 9 com o entorno da clareira 10 e que a maioria dos índices expressa baixa similaridade florística entre os entornos.

Tabela 3 - Matriz de similaridade florística (índices de Jaccard) entre dez clareiras naturais da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

Clareira										
1	1									
2	0.2979	1								
3	0.3962	0.3571	1							
4	0.4035	0.3125	0.3818	1						
5	0.2553	0.2727	0.2222	0.2200	1					
6	0.2857	0.3143	0.3111	0.3830	0.3333	1				
7	0.4131	0.2955	0.4000	0.3818	0.3415	0.3111	1			
8	0.3200	0.2895	0.3191	0.2364	0.2051	0.2750	0.2917	1		
9	0.4328	0.2540	0.3529	0.4000	0.2222	0.3279	0.3333	0.2727	1	
10	0.3750	0.1884	0.3194	0.3467	0.2308	0.2537	0.3571	0.2609	0.5195	1
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

Tabela 4 - Matriz de similaridade florística (índices de Jaccard) entre entornos de dez clareiras naturais da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

Clareira										
1	1									
2	0.1333	1								
3	0.1053	0.1667	1							
4	0.2105	0.1429	0.1111	1						
5	0.2667	0.2000	0.0667	0.2857	1					
6	0.2667	0.2000	0.0667	0.2857	0.2727	1				
7	0.2273	0.1111	0.1429	0.1818	0.2222	0.2222	1			
8	0.1429	0.2143	0.1667	0.1500	0.1875	0.2667	0.2857	1		
9	0.2500	0.1250	0.2222	0.3333	0.2500	0.1111	0.1200	0.0870	1	
10	0.2105	0.2308	0.3333	0.2222	0.3846	0.1250	0.2381	0.2105	0.4118	1
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

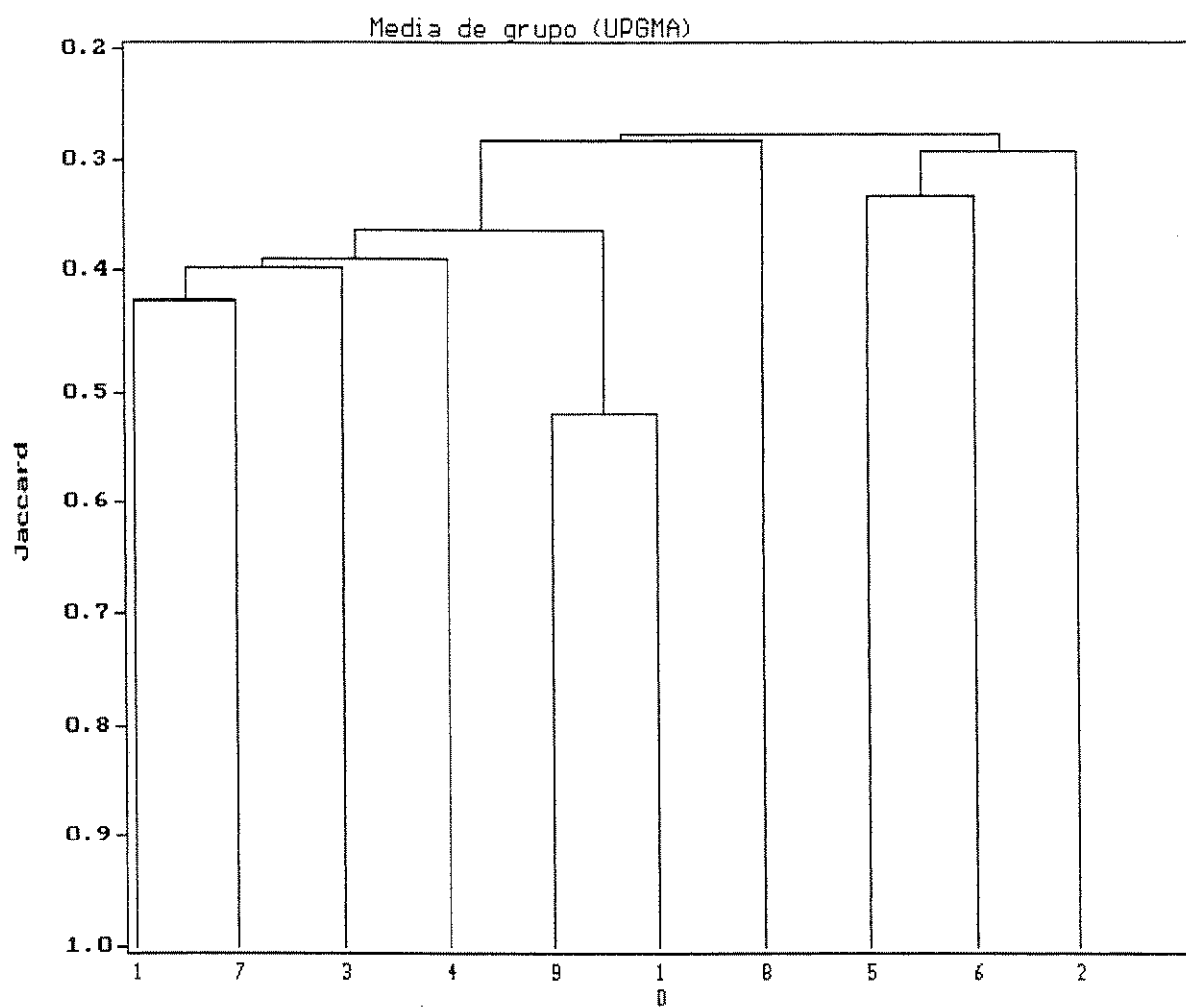


Figura 10 – Dendrograma obtido pelo método média de grupo (UPGMA), com base no índice de Jaccard, para a amostragem das áreas totais das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

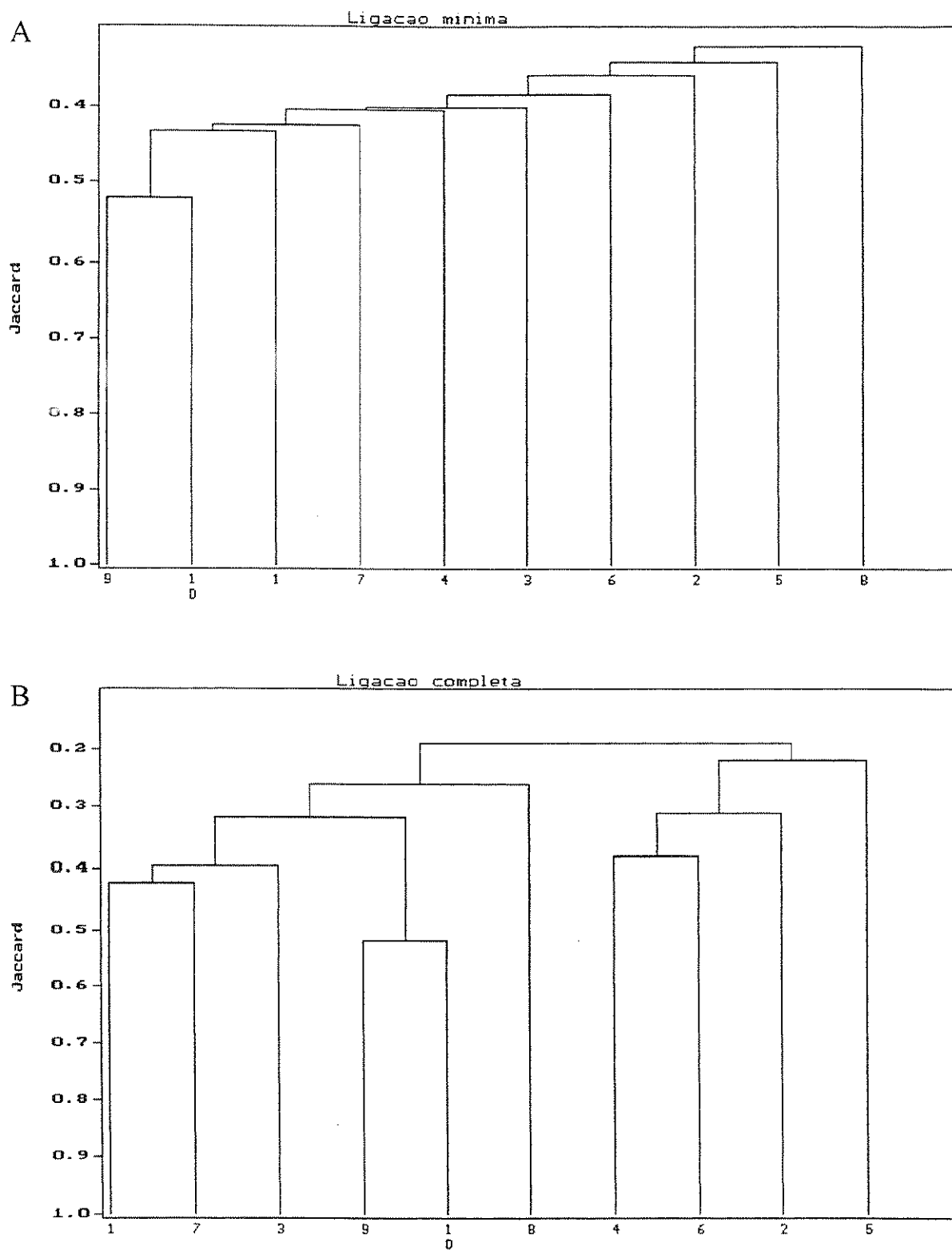


Figura 11 – Dendrograma obtido pelo método ligação mínima (A) e ligação completa (B), com base no índice de Jaccard, para a amostragem das áreas totais das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

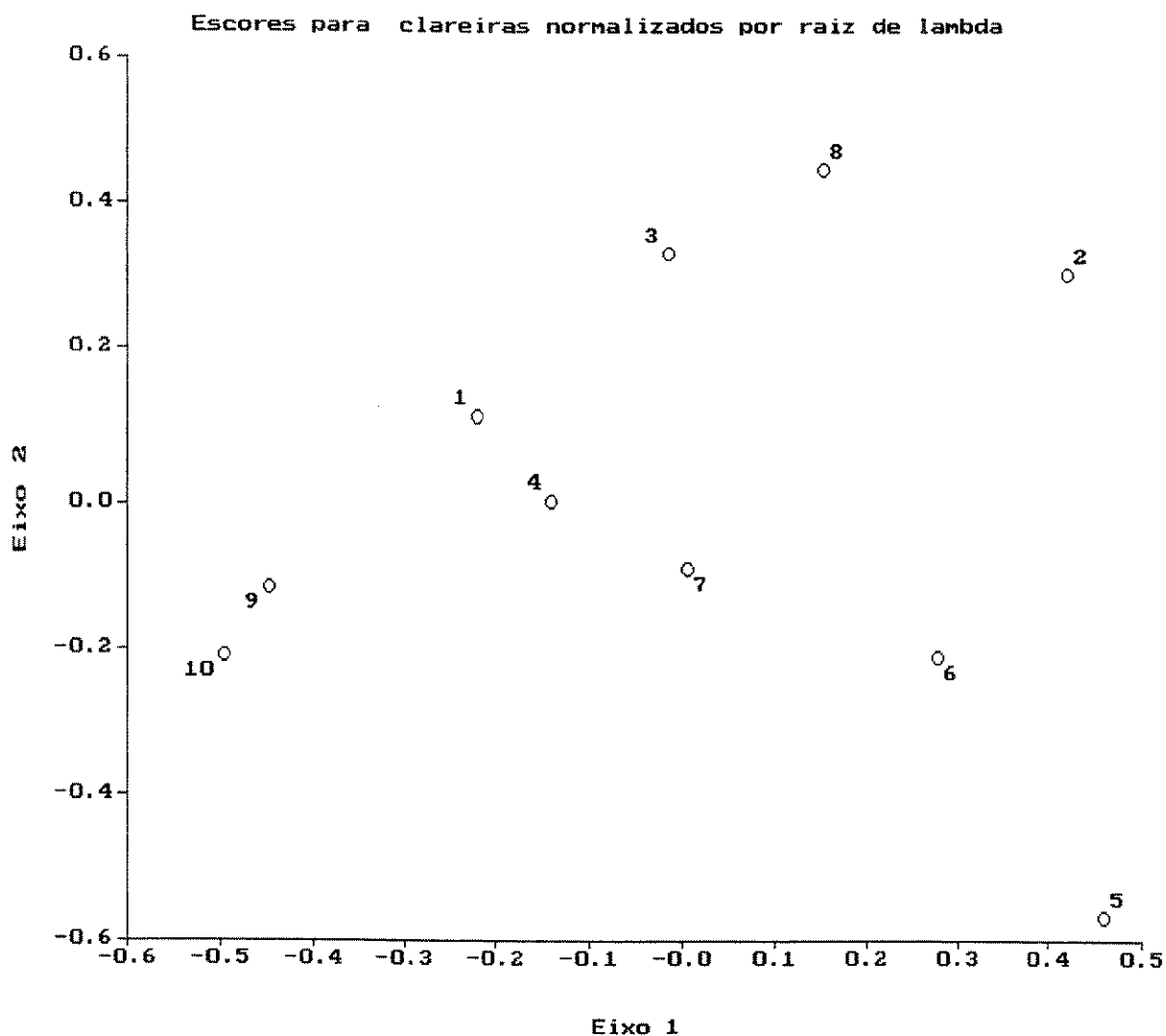


Figura 12 – Diagrama de ordenação mostrando as posições das clareiras nos dois primeiros eixos da PCO (Ordenação de Coordenadas Principais), usando dados de presença e ausência das espécies arbustivo-arbóreas amostradas nas áreas totais das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

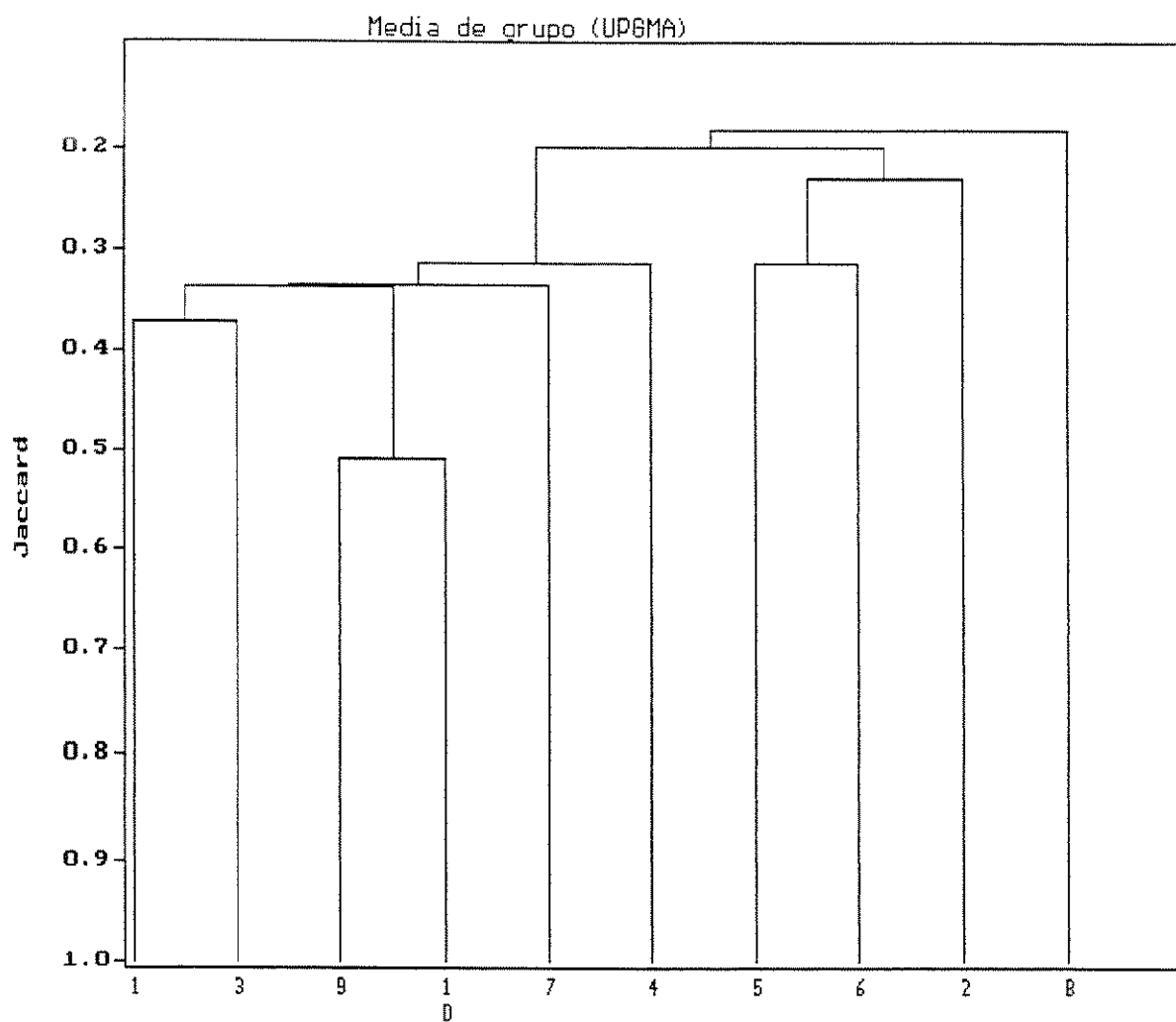


Figura 13 – Dendrograma obtido pelo método média de grupo (UPGMA), com base no índice de Jaccard, para a amostragem das áreas totais das clareiras, com exclusão de espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

3.4. Estádios sucessionais

Tanto nas clareiras como nos entornos houve predominância de espécies tolerantes à sombra. As espécies arbustivas e arbóreas amostradas nas clareiras se distribuíram em: 26 (24,76% do total) espécies pioneiras; 32 (30,48%) secundárias iniciais; 41 (39,05%) secundárias tardias, sendo seis (5,71%) espécies sem caracterização (Figura 14A).

Do total de indivíduos amostrados nas clareiras, 306 (15,13%) foram de espécies pioneiras, 212 (10,48%) de secundárias iniciais, 1204 (59,55%) de secundárias tardias e 300 (14,48%) de espécies sem caracterização (Figura 14B). Estes números mostram o grande destaque em densidade das espécies tardias, mesmo no ambiente de clareira. O elevado número de indivíduos de espécies sem caracterização deve-se principalmente a elevada densidade de *Coffea arabica*.

No conjunto dos entornos, das 46 espécies encontradas, apenas 9 (19,56%) foram classificadas como pioneiras, 13 (28,26%) como secundárias iniciais, 21 (45,65%) como tardias e três (6,52%) não foram incluídas em nenhuma categoria (Figura 15A).

Dos 189 indivíduos amostrados nos entornos das clareiras, 29 (15,34%) foram de espécies pioneiras, 35 (18,52%) de secundárias iniciais, 121 (64,02%) de secundárias tardias e apenas quatro (2,12%) de espécies ainda sem caracterização (Figura 15B). Portanto, no conjunto das áreas que circundam as clareiras as espécies finais de sucessão foram as mais abundantes, revelando o bom estado de conservação destas áreas da floresta.

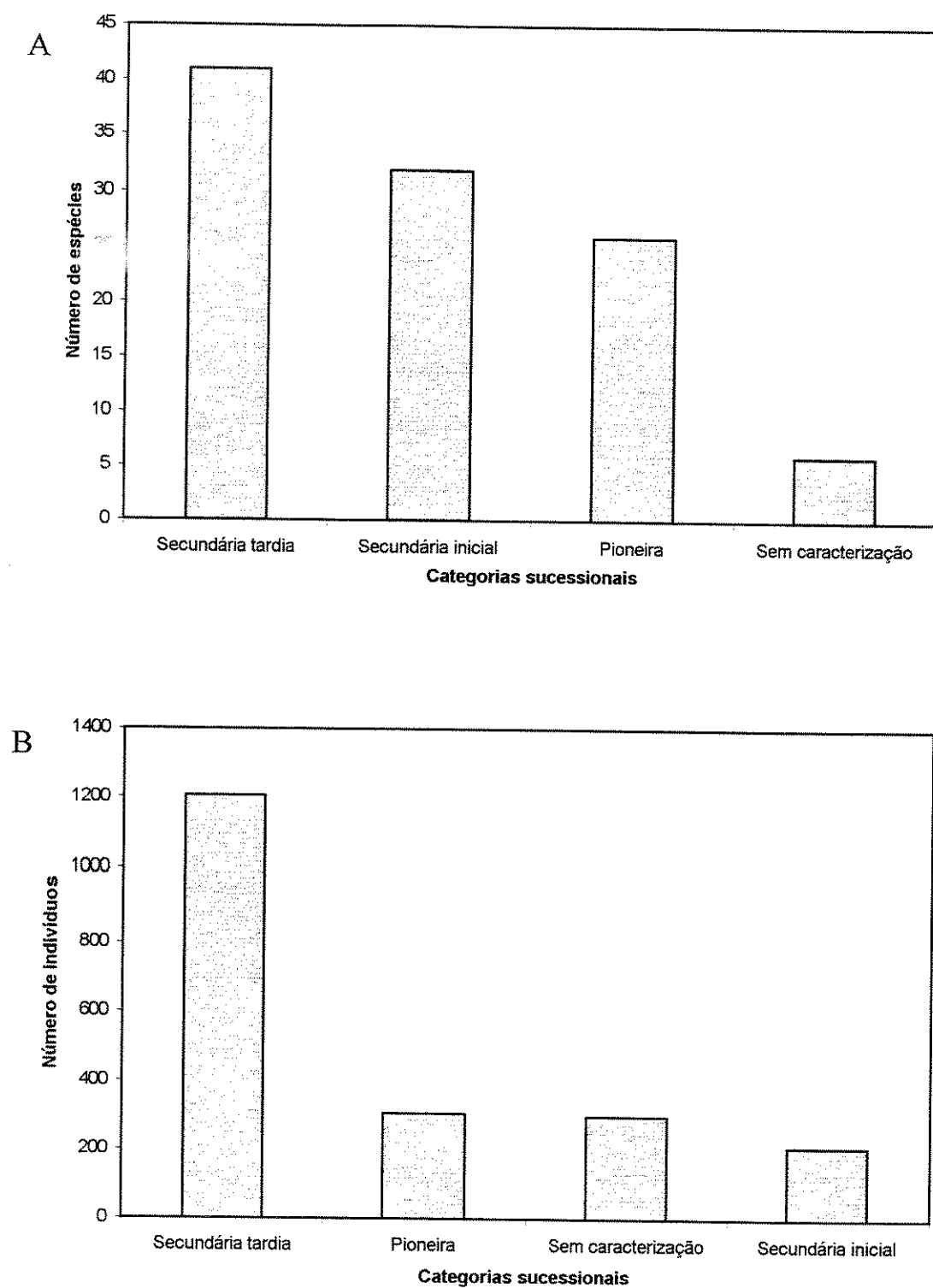


Figura 14 – Número de espécies (A) e de indivíduos (B) por categoria sucessional encontrado nas clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

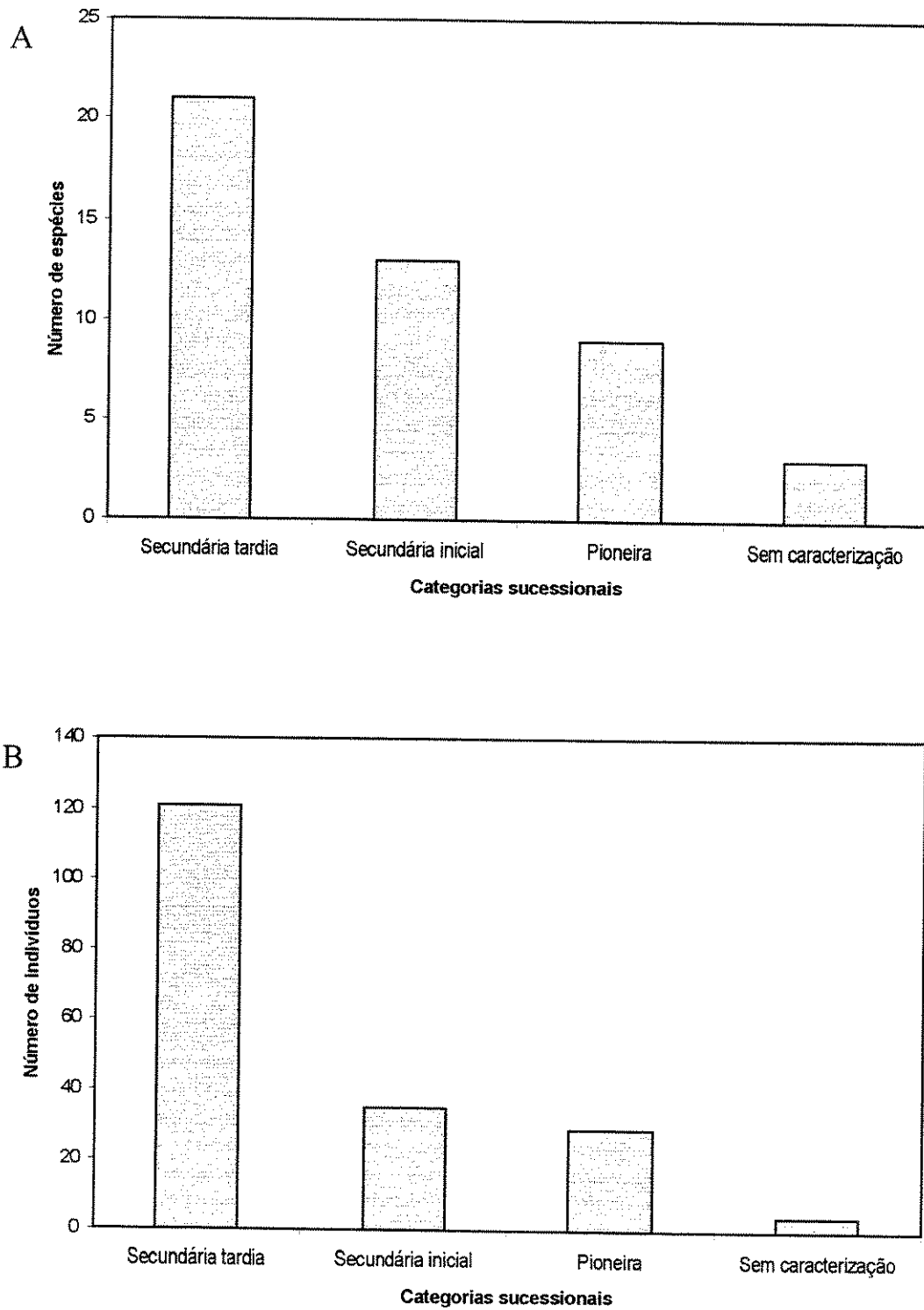


Figura 15 – Número de espécies (A) e de indivíduos (B) por categoria sucessional encontrado nos entornos das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

3.5. Amostragem em parcelas

Pelo método testado de amostragem em parcelas contíguas de 1 m² formando transectos no interior das clareiras, foram amostrados 684 indivíduos o que corresponde a 33,8% do número de indivíduos amostrados nas 10 clareiras (2022 indivíduos) considerando suas áreas totais. Estes indivíduos estão distribuídos em 37 famílias, 64 gêneros e 84 espécies (Anexo 1) que correspondem, respectivamente a 90,2%, 81% e 80%, do total de famílias, gêneros e espécies amostrados nas áreas totais das clareiras.

As famílias de maior riqueza em todas as parcelas das 10 clareiras foram: Rubiaceae e Rutaceae, com oito espécies cada (9,52% do total), Euphorbiaceae, com sete (8,33%), Myrtaceae, com cinco (5,95%) e Meliaceae e Mimosaceae, com quatro cada (4,76%). Se se considerar o sistema de classificação de Engler (apud Joly, 1977), a família Leguminosae com oito espécies estaria entre as primeiras de maior riqueza (Figura 16). Portanto, as famílias mais ricas foram as mesmas da amostragem das áreas totais das clareiras, como pode ser visualizado comparando-se as Figuras 4 e 16.

Das 37 famílias amostradas nas parcelas, 11 somaram 86,55% do número total de indivíduos (Figura 17), percentual muito próximo ao encontrado nas áreas totais das clareiras. As cinco famílias mais numerosas foram as mesmas da amostragem das áreas totais, mantendo inclusive a mesma ordem de número de indivíduos como pode ser verificado nas Figuras 5 e 17, inclusive com as mesmas espécies responsáveis pelo destaque das famílias nos dois métodos (*Coffea arabica*, *Hybanthus atropurpureus* e *Actinostemon klotschii*).

Como mostra a Figura 18, dezesseis espécies totalizaram 67,98% dos indivíduos, sendo *Hybanthus atropurpureus* com 99 plantas a mais numerosa, seguida por *Actinostemon klotschii* com 81, *Coffea arabica* com 78, *Psychotria hastisepala* com 40 e *Polygala klotzschii* com 35. Comparando-se as Figuras 6 e 18 verifica-se que as espécies mais numerosas foram praticamente as mesmas nas duas amostragens.

Na Tabela 5 são apresentadas a área e o número de espécies amostrados nas parcelas em cada clareira, e a porcentagem em relação aos valores encontrados na área total da clareira (Tabela 2). Observa-se que a porcentagem de espécies amostradas nas parcelas

em relação ao número de espécies amostradas na área total da clareira foi sempre superior a 50%. Como esperado, a porcentagem de área amostrada pelas parcelas diminuiu a medida que o tamanho da clareira aumentou ($r^2 = 0,76$; $P = 0,001$; $Y = 35,136 - 0,059 X$). A porcentagem de espécies amostradas pelas parcelas apresentou correlação positiva com a porcentagem de área amostrada ($r^2 = 0,88$; $P < 0,001$; $Y = 38,668 + 1,000 X$) e negativa com a área da clareira ($r^2 = 0,62$, $P = 0,007$; $Y = 73,516 - 0,057 X$). Portanto, a precisão em termos de porcentagem de área e de espécies amostradas pelas parcelas diminuiu com o aumento da área da clareira.

A Figura 19 apresenta o dendrograma obtido pelo método média de grupo, a partir do índice de Jaccard. Observa-se que a tendência verificada na amostragem das áreas totais, de não formação de grupos entre as clareiras, foi ainda mais evidente na amostragem por parcelas. As ligações entre clareiras ocorrem somente a níveis baixos de similaridade, ressaltando suas diferenças florísticas. O diagrama da análise de coordenadas principais (PCO) expressa uma dispersão das clareiras, semelhante a encontrada na análise considerando as áreas totais (Figura 20). À exceção das clareiras 9 e 10 que aparecem próximas e relativamente isoladas das demais no eixo 1, as outras clareiras estão dispersas, confirmando a heterogeneidade florística verificada na análise de agrupamento.

Tabela 5 - Área (A) e número de espécies (B) amostrados nas parcelas. Os valores entre parênteses referem-se aos percentuais de área e de número de espécies amostrados nas parcelas em relação aos amostrados nas áreas totais das clareiras.

Clareira	A (m ²)	B
1	27 (24,92%)	23 (58,97%)
2	8 (39,82%)	17 (77,27%)
3	23 (33,59%)	25 (71,43%)
4	21 (21,13%)	23 (56,10%)
5	15 (32,52%)	15 (75,00%)
6	14 (40,95%)	19 (79,17%)
7	19 (26,55%)	23 (65,71%)
8	13 (29,90%)	20 (74,07%)
9	42 (14,24%)	31 (54,38%)
10	54 (11,54%)	31 (51,67%)

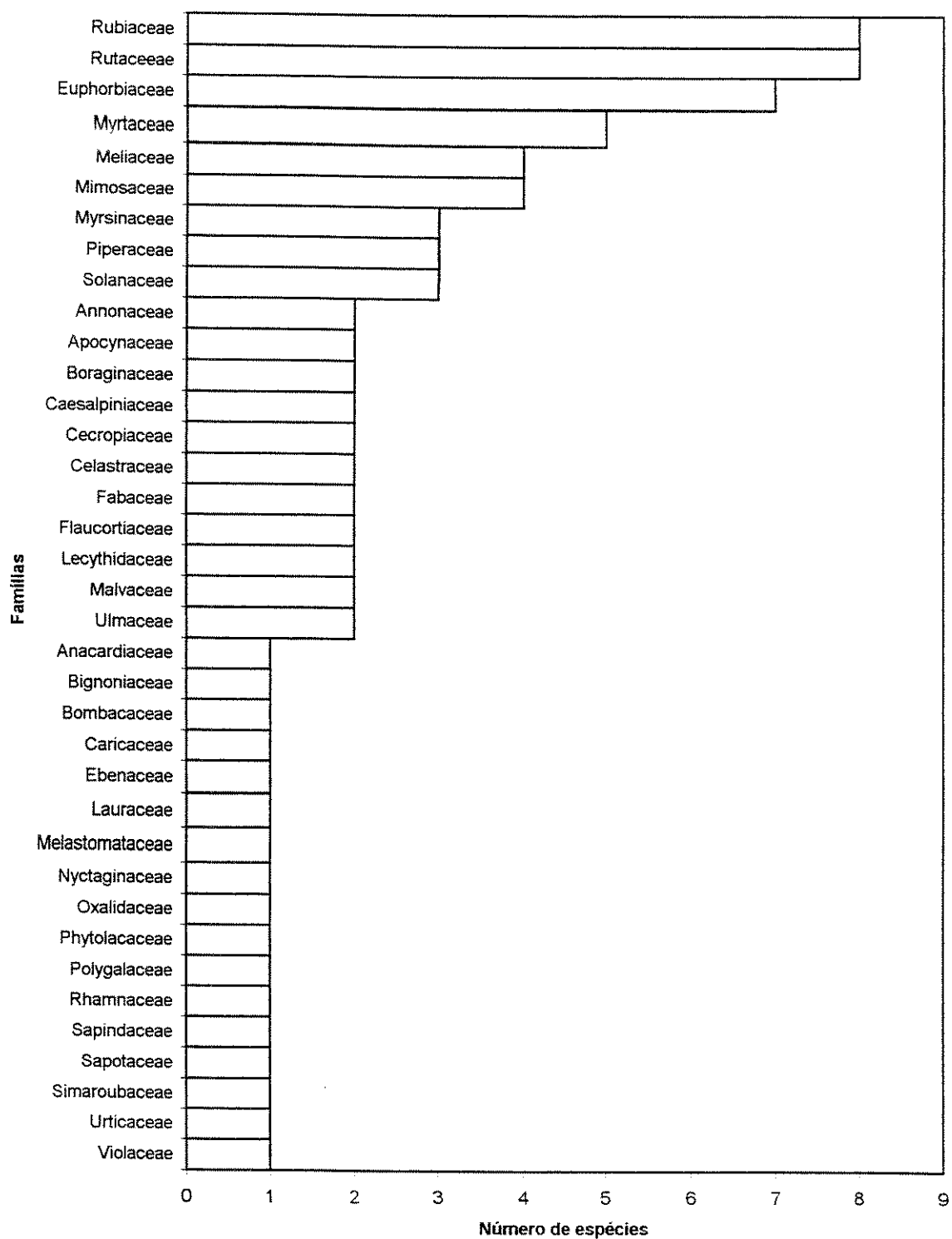


Figura 16 – Número de espécies por família encontrado nas parcelas instaladas no interior das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

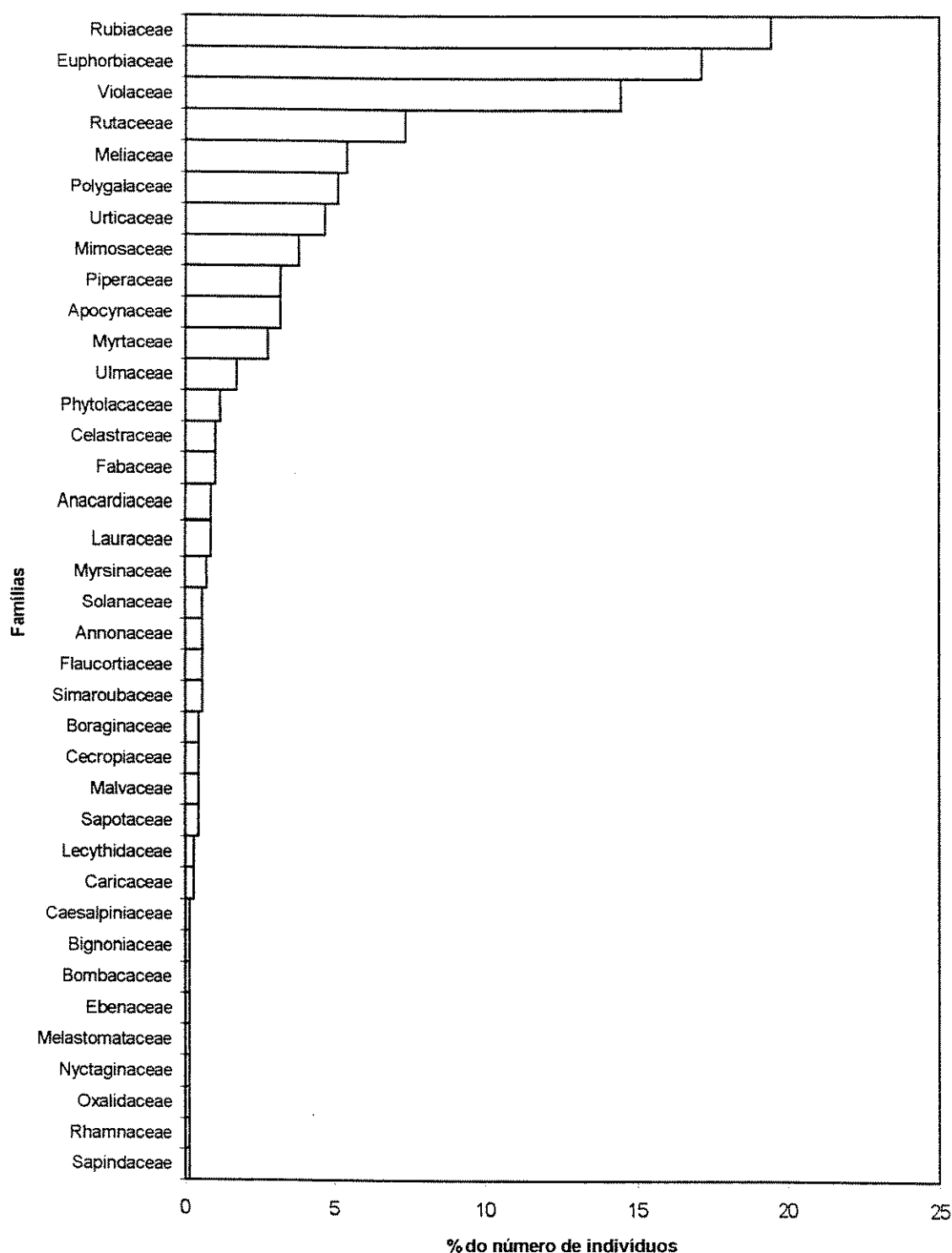


Figura 17 – Porcentagem de indivíduos por família encontrado nas parcelas instaladas no interior das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

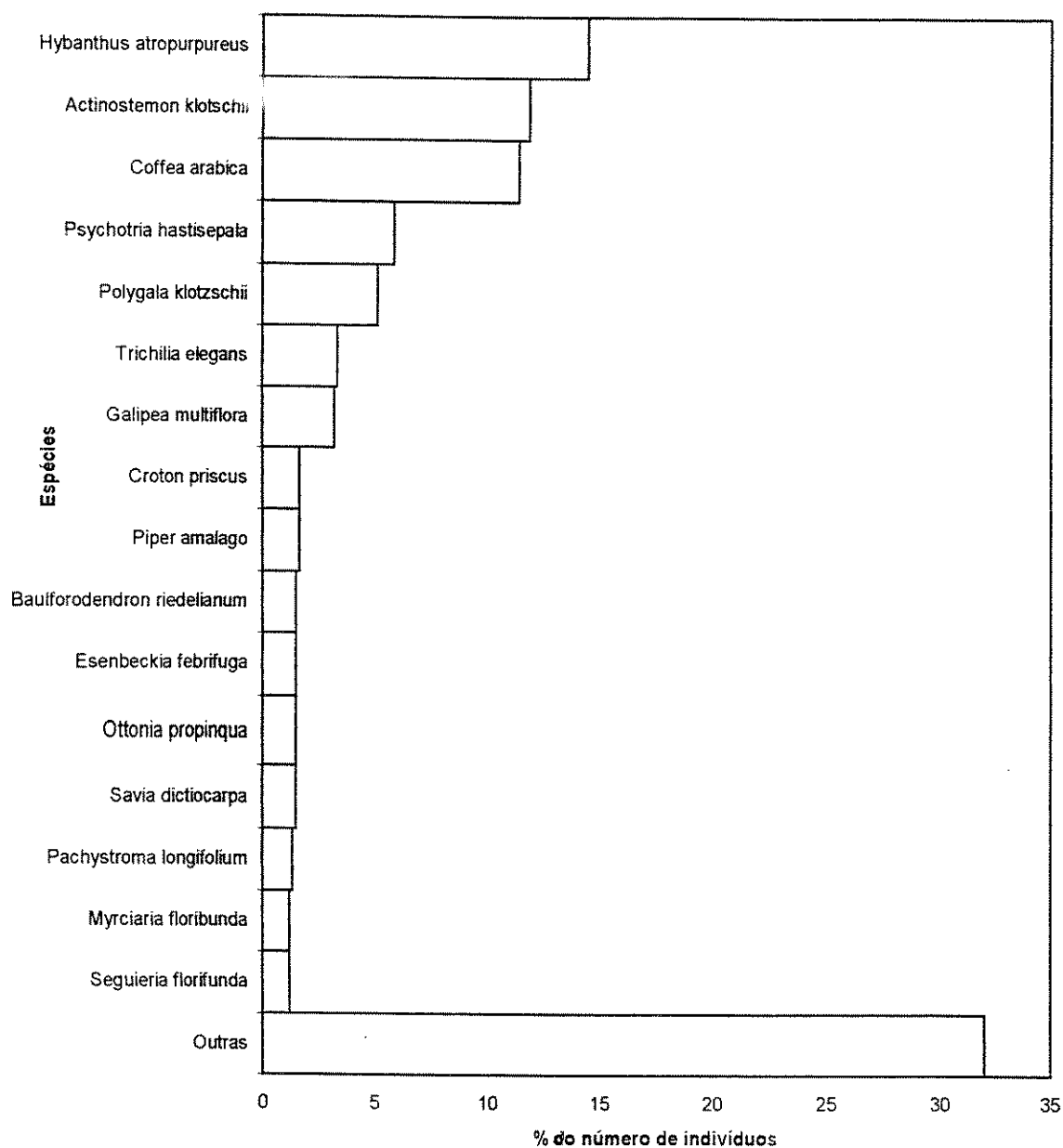


Figura 18 – Porcentagem de indivíduos por espécie encontrado nas parcelas instaladas no interior das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

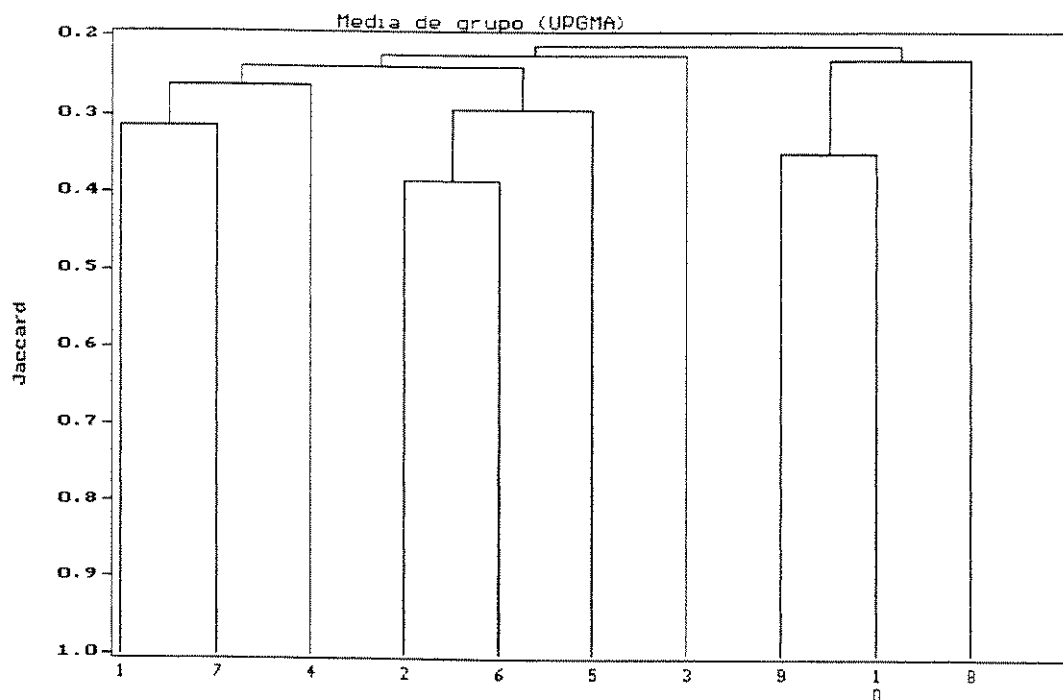


Figura 19 – Dendrograma obtido pelo método média de grupo (UPGMA), com base no índice de Jaccard, para a amostragem em parcelas instaladas no interior das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

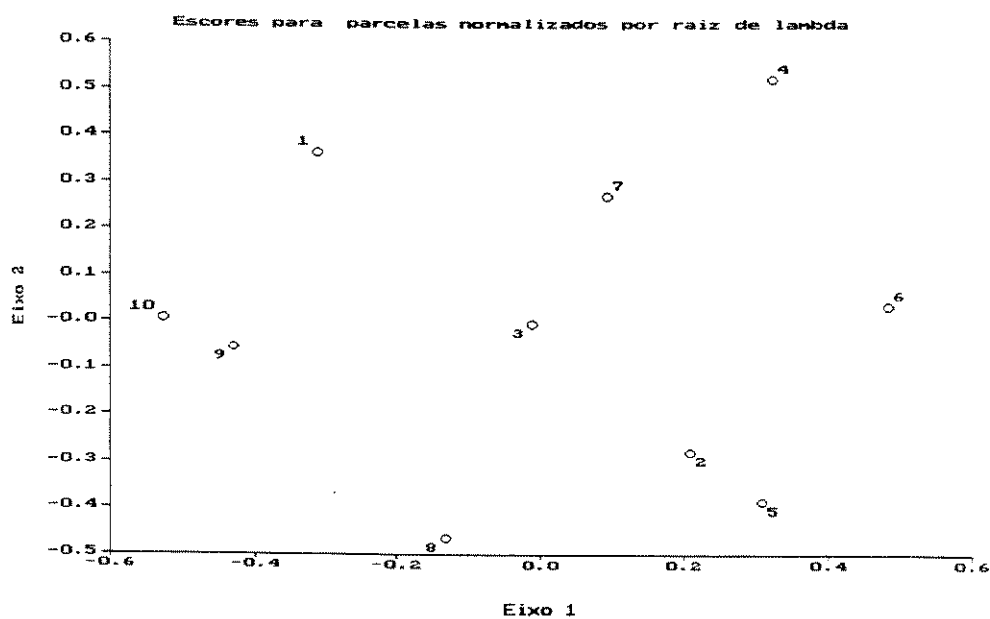


Figura 20 – Diagrama de ordenação mostrando as posições das clareiras nos dois primeiros eixos da PCO (Ordenação de Coordenadas Principais), usando dados de presença e ausência das espécies arbustivo-arbóreas amostradas nas parcelas. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

4. DISCUSSÃO

4.1. Áreas das clareiras e aberturas do dossel

As áreas e aberturas do dossel nas clareiras, por serem determinadas pelo tipo e intensidade do distúrbio, são muito variáveis entre diferentes ecossistemas e até na mesma fitocenose. Porém, estudos têm indicado um padrão para a maioria das florestas tropicais em que as pequenas clareiras ocorrem com maior frequência que as grandes (Brokaw, 1985; Whitmore et al., 1993; Yavitt et al., 1995; Meira-Neto, 1997). Em florestas brasileiras são mais frequentes clareiras com áreas inferiores a 200 m² (Costa & Mantovani, 1992; Tabarelli, 1994; Tabarelli, 1997; Tabarelli & Mantovani, 1997a, b).

Na floresta amazônica, Almeida (1989) classificou como pequenas as clareiras com áreas inferiores a 200 m², como médias aquelas com áreas entre 200 m² e 400 m² e como grandes as maiores que 400 m². Já Tabarelli (1997), na floresta do Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, classificou as clareiras apenas como pequenas ou grandes, com área inferiores ou superiores a 150 m², respectivamente.

A maioria das clareiras analisadas no presente estudo é pequena com área inferior a 100 m², sendo que apenas as duas maiores que 200 m² (295 e 468 m²), podem ser consideradas grandes. As clareiras maiores foram formadas onde o dossel atinge altura média de 18 a 20 m, sendo resultantes da queda com desenraizamento de um ou mais indivíduos de *Pachystroma longifolium* que provocaram queda ou quebramento de outras árvores menores ou de parte de suas copas. As pequenas clareiras foram abertas onde o dossel é baixo, com altura variando de 13 a 15 m e resultaram da queda de árvores individuais de menor porte ou pelo quebramento de partes de copas.

Costa & Mantovani (1992) encontraram na floresta semidecídua do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, maior proporção de clareiras com áreas inferiores a 100 m², nenhuma ultrapassando 150 m². Na floresta da Serra da Cantareira, São Paulo, Tabarelli (1994) também encontrou clareiras pequenas, com áreas entre 29,14 m² e 117 m². E na floresta atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar, Tabarelli (1997)

verificou que as clareiras possuíam áreas entre 30,3 m² e 500,5 m², sendo mais de 70% delas pequenas.

Tabarelli (1994) considera que a predominância de clareiras pequenas na Bacia de São Paulo e regiões limítrofes é consequência do estágio sucessional das florestas, que por serem secundárias possuem dossel com altura média de 15 a 20 m, assim os indivíduos de pequeno porte ao caírem não conseguem abrir grandes clareiras, e a elevada abundância de espécies pioneiras de curta longevidade resultando em muitos indivíduos mortos em pé, proporciona a formação de muitas clareiras pequenas.

Esta consideração aplica-se à maioria das clareiras naturais estudadas na Reserva de Santa Genebra, uma vez que em algumas áreas o dossel tem altura em torno de 15 m, onde naturalmente as árvores de pequeno porte abrem clareiras pequenas.

O aumento dos valores de abertura do dossel com o aumento das áreas das clareiras, verificado neste estudo, está em concordância com estudos realizados com fotografias hemisféricas em outras florestas tropicais. Trabalhando em floresta tropical de Barro Colorado, Panamá, Becker et al. (1988) verificaram que a abertura do dossel variou de 3,8% (do hemisfério total da fotografia) a 10,4% para as clareiras pequenas e de 12% a 16,5% para as grandes. Brown (1993) estudando o microclima em dez clareiras de uma floresta tropical de Bornéu, constatou que a abertura do dossel variou de 6% a 8% em clareiras com área entre 5 m² e 70 m², 11% a 13% em clareiras de 90m² a 140 m² e de 17% a 18% em clareiras grandes maiores que 300 m². Também em Bornéu, Whitmore et al. (1993) comparando medições físicas e por fotografias hemisféricas de nove clareiras, concluíram que as fotografias foram mais eficazes, destacando a rapidez e facilidade com que são obtidas. Segundo os autores a maioria das clareiras apresentou abertura do dossel entre 8% e 18,9%, apenas uma grande clareira com área de 975 m² apresentou 31,6% de abertura. Na Indonésia, Trichon et al. (1998) estudaram o dossel de 12 sítios florestais por fotografias hemisféricas. Nos sítios de floresta madura as aberturas do dossel variaram de 1,4% a 5,1% e entre clareiras de 7,6% a 15,3%. Estes autores consideraram que em comparação com outros sensores ópticos, fotografias hemisféricas oferecem a vantagem de cada ponto de medição estar associado à uma imagem do dossel, a qual pode ser arquivada, possibilitando analisar as alterações do dossel com fotografias em tempos distintos. Em floresta temperada do Reino Unido, Valverde & Silvertown (1997) utilizaram fotografias

hemisféricas para monitorar durante três anos o fechamento lateral de clareiras, a abertura do dossel no primeiro ano de estudo foi de 12,01% para clareira com área em torno de 400 m², de 5,65% a 5,95% para clareiras com área na faixa de 100 m² e de 1,57% a 3,09% sob dossel florestal. Segundo estes autores, futuros estudos sobre dinâmica de florestas devem usar um sistema de caracterização baseado em uma escala quantitativa da porcentagem de abertura do dossel como a obtida por fotografias hemisféricas, a qual, se amplamente adotada, auxiliará estudos comparativos de estrutura de florestas.

Como verificado em estudos conduzidos em vários países, a utilização de fotografias hemisféricas apresentou as vantagens de maior rapidez e precisão em relação aos métodos tradicionais de determinação da área da clareira. A facilidade de obtenção das fotografias no campo e do processamento das mesmas, possibilitou a determinação rápida da área das clareiras. Por ter sido possível, durante o processamento das imagens, delimitar o perímetro da clareira considerando suas irregularidades, reduziu-se os erros de sub ou superestimação das áreas das clareiras, que podem ocorrer quando se emprega os métodos do polígono de 8 lados (Brokaw, 1982a) ou de 16 (Green, 1996), da elipse (Barton et al., 1989; Tabarelli, 1994; 1997; Tabarelli & Mantovani, 1997b) e de Runkle (1982). Além da área, o método de fotografias hemisféricas possibilitou a quantificação da abertura do dossel, considerado um bom indicador de condições de luz e microclima das clareiras (Brown, 1993; Whitmore et al., 1993). Portanto, a aplicação do método de fotografias hemisféricas mostrou-se adequada para auxiliar o estudo da dinâmica de clareiras da Reserva de Santa Genebra, permitindo recomendá-lo para aplicação em estudos envolvendo a dinâmica do dossel de outras florestas brasileiras.

4.2. Florística

A densidade média encontrada para o conjunto das 10 clareiras considerando suas áreas totais (2,07 indivíduos/m²) é superior aos valores obtidos em clareiras de outras florestas paulistas, que variaram de 0,13 indivíduo/m² (Tabarelli & Mantovani, 1997a) até 0,99 indivíduo/m² (Tabarelli & Mantovani, 1997b). Contudo, cabe ressaltar que os critérios de inclusão de indivíduos foram diferentes em todos os trabalhos, o que dificulta a

comparação e indica a necessidade de padronização da amostragem. Nas clareiras da Serra da Cantareira, foram amostrados os indivíduos com altura entre 0,5 e 1,3 m (Tabarelli & Mantovani, 1997b), enquanto que na floresta atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar foram incluídos todos os indivíduos maiores que 1m (Tabarelli, 1997) e nas clareiras da Juréia o critério de inclusão foi o $PAP \geq 5$ cm (Tabarelli & Mantovani, 1997a). Em clareiras de uma floresta mesófila de São Paulo o critério adotado de inclusão foi altura entre 15 cm e 3,5 m (Costa & Mantovani, 1992). Em clareiras de três florestas nos Apalaches, Estados Unidos, Runkle (1998) amostrou os indivíduos com $DAP \geq 1$ cm. Nas clareiras da Santa Genebra, o limite mínimo de altura de 0,5 m para inclusão possibilitou uma amostragem maior de pequenos arbustos e indivíduos jovens, que os referidos trabalhos.

A riqueza média de espécies obtida neste estudo (0,49 espécie/m²) foi semelhante ao valor encontrado por Tabarelli & Mantovani (1997b) em clareiras da Serra da Cantareira (0,42 espécie/m²). A densidade média de pioneiras (0,25 indivíduo/m²) foi superior ao valor médio deste grupo de espécies (0,143 indivíduo/m²) encontrado em clareiras da floresta atlântica (Tabarelli, 1997). A maior densidade de pioneiras nas clareiras da Santa Genebra pode ser consequência do grau de perturbação deste fragmento florestal. Na floresta atlântica estudada por Tabarelli (1997) o grau de perturbação tende a ser menor por englobar maiores áreas de floresta contínua.

O número elevado de espécies (105) amostradas nos 1255,44 m² (somatório das áreas das dez clareiras) indica que as clareiras da Reserva são ricas em espécies e não estão sendo colonizadas apenas por guildas de espécies pioneiras e iniciais mais adaptadas a estes ambientes. Costa & Mantovani (1992) encontraram 69 espécies em 21 clareiras de uma floresta mesófila de São Paulo, Tabarelli & Mantovani (1997a), 64, em 348,5 m² de clareiras da floresta da Serra da Cantareira, Tabarelli & Mantovani (1997b), 71, em 1856,1 m² de clareiras da Juréia e Tabarelli (1997), 220 espécies, em 3903,1 m² de clareiras na floresta atlântica. Este número alto de espécies encontrado nas clareiras da Reserva, sugere também que estas áreas de distúrbio são de grande importância na manutenção da estrutura, riqueza e diversidade da floresta, como sugerido por vários autores para outras florestas tropicais (Orians, 1982; Denslow, 1987; Ashton, 1989, Swaine, 1989; Vandermeer et al., 1996; Okuda et al., 1997).

Dentre as famílias mais numerosas amostradas nas clareiras apenas Violaceae e Polygalaceae não apareceram entre as primeiras em um levantamento fitossociológico de um trecho desta mesma floresta (Santos et al., 1996), o que é explicado pelos diferentes critérios de inclusão de indivíduos na amostragem dos dois estudos, uma vez que neste último foram amostrados os indivíduos com $DAP \geq 4,8$ cm e, portanto, não se incluiu as espécies arbustivas de pequeno porte responsáveis pelo destaque daquelas famílias nas clareiras. A família mais numerosa neste estudo, Rubiaceae, ocupa a segunda posição em número de indivíduos no levantamento de trecho da floresta da Reserva (Santos et al., 1996) e em clareiras da Serra da Cantareira (Tabarelli, 1994). No trecho de floresta da Reserva (Santos et al., 1996) as famílias Euphorbiaceae, Rutaceae, Meliaceae e Apocynaceae também aparecem como as mais numerosas. Estas famílias também ocuparam as primeiras posições no levantamento dos entornos das clareiras.

As famílias de maior riqueza nas clareiras foram as mesmas dos entornos e do trecho desta floresta (Santos et al., 1996). Entre as famílias de maior riqueza, Euphorbiaceae, Meliaceae, Myrtaceae e Rutaceae aparecem com destaque em riqueza na maioria dos levantamentos fitossociológicos realizados em florestas semidecíduais do Estado de São Paulo (Toniato et al., 1998). A família Rubiaceae ocupou a segunda posição em riqueza também em clareiras da Serra da Cantareira (Tabarelli, 1994), e a primeira posição em outro remanescente de floresta semidecídua de Campinas, SP (Bernacci & Leitão Filho, 1996). Entretanto, se for considerado o sistema de Engler (apud Joly, 1977), a família Leguminosae passa a ocupar a primeira posição como verificado na maioria dos trabalhos em florestas de planalto do Estado (Santos et al., 1996; Fonseca, 1998; Stranghetti & Ranga, 1998).

As espécies mais numerosas encontradas nas clareiras (Figura 6) refletem dois aspectos da colonização destes ambientes: a ampla ocupação por indivíduos de espécies típicas de condições de sub-bosque e a influência do método de amostragem. O critério de inclusão utilizado possibilitou a amostragem de grande número de indivíduos de espécies do sub-bosque já presentes na área quando da formação da clareira, que não podem ser desprezados por fazerem parte da dinâmica das clareiras. Assim, a amostragem adotada refletiu uma situação mais real da ocupação destes ambientes, o que não acontece em muitos trabalhos com clareiras onde os pequenos arbustos não são amostrados,

subestimando-se a importância das espécies tolerantes à sombra e enfatizando a ocorrência das intolerantes (Tabarelli & Mantovani, 1997b). Neste aspecto, Citadini-Zanete (1995) estudando a dinâmica de um remanescente de floresta atlântica em Santa Catarina, destacou a importância do critério de inclusão adotado, que permitiu a amostragem de grande número de espécies que ocupam diferentes posições no espaço vertical da floresta, incluindo desde espécies de sub-bosque até regenerantes do dossel e emergentes.

Coffea arabica (café), apesar de exótica apresenta-se muito bem representada na floresta da Santa Genebra, tanto no sub-bosque como nas clareiras, tendo ampla dispersão provavelmente por pássaros. Esta espécie, a mais abundante no conjunto das clareiras, possivelmente apresenta competição com outras espécies autóctones na partição de recursos como luz e nutrientes, uma vez que foram observadas em algumas clareiras áreas onde formou-se bancos adensados de plântulas e indivíduos jovens de café. Este fato ilustra as alterações causadas quando da introdução forçada ou espontânea de espécies exóticas em fragmentos florestais. Bernacci & Leitão Filho (1996) que também encontraram o café entre as várias espécies exóticas num outro remanescente de floresta semidecídua de Campinas, SP., citam como causa o uso dessas áreas como viveiros de mudas da espécie no passado.

A espécie arbustiva típica da condição de sub-bosque *Hybanthus atropurpureus* que também apresentou elevada abundância na maioria das clareiras, apesar de já estar presente no momento do distúrbio, manteve seu ciclo neste novo ambiente, como foi possível observar pela sua abundante reprodução.

Outra espécie arbustiva do sub-bosque em destaque nas clareiras foi *Actinostemon klotzchii* a quarta espécie em número de indivíduos no levantamento desse trecho de floresta (Santos et al., 1996). Esta espécie se destacou na maioria dos levantamentos fitossociológicos em matas de planalto da Depressão Periférica Paulista onde adotou-se como critério de inclusão o DAP em torno de 5 cm (Rodrigues, 1992), o que foi corroborado neste estudo também para o conjunto de entornos das clareiras. Em várias clareiras foram observadas intensa floração e frutificação da espécie.

Também fizeram parte deste “pool” de espécies arbustivas típicas de sub-bosque porém abundantes nas clareiras, as espécies *Polygala klotzchii*, *Psychotria hastisepala* e *Galipea multiflora*, todas tolerantes ao maior sombreamento do sub-bosque,

mas “a priori” bem adaptadas às condições de aumento de luminosidade, principalmente nas clareiras pequenas, considerando a reprodução das mesmas nestes ambientes. Destas espécies, *Galipea multiflora* destacou-se entre as 10 mais abundantes no trecho da floresta estudado por Santos et al. (1996) e esteve presente nos entornos das clareiras, as outras duas não foram contempladas pelo critério de amostragem adotado para estas áreas no presente estudo. Todas estas espécies de sub-bosque foram encontradas por Bernacci & Leitão Filho (1996) em outro fragmento de floresta semidecídua de Campinas, SP. A riqueza de espécies típicas da condição de sub-bosque em florestas tropicais é especialmente importante para a diversidade destes ecossistemas (Gentry & Emmos, 1987). Em clareiras pequenas, espécies de sub-bosque constituem um forte contribuidor da diversidade, por permanecerem nestes ambientes no decorrer do processo regenerativo, como verificado neste e em outros estudos realizados em florestas paulistas (Tabarelli, 1994, 1997; Knobel, 1995; Tabarelli & Mantovani, 1997a, b).

Segundo Gandolfi (1991) nas florestas estacionais semidecíduais do Estado de São Paulo, podem ocorrer condições de luminosidade no sub-bosque superiores às de uma floresta tropical úmida, que resultariam da menor justaposição de copas no dossel, da presença de árvores no dossel com maior permeabilidade à luz, bem como da semidecuidade que possibilitaria a formação de clareiras temporais. Para o autor, devido a estas condições de maior luminosidade no sub-bosque, pode-se encontrar neste estrato da floresta semidecídua maior frequência de espécies iniciais e de espécies tolerantes à sombra que responderiam melhor a aumentos de luminosidade decorrentes da abertura de clareiras. Isto poderia explicar a abundância das espécies de sub-bosque nas clareiras da Reserva da Santa Genebra e suas prováveis adaptações à estes ambientes. Esta consideração tem concordância de Pascarella (1998), que afirma que nas florestas tropicais os arbustos de sub-bosque experimentam uma ampla gama de ambientes de luz ao longo de suas vidas apresentando forte plasticidade em resposta de crescimento à ambientes de luz variável. Runkle (1998) verificou que as espécies dominantes em clareiras de florestas dos Apalaches, Estados Unidos, foram também abundantes no sub-bosque, concluindo que a abertura do dossel proveniente de clareiras é mais importante para espécies já presentes no sub-bosque se desenvolverem do que para criar oportunidades para um novo conjunto de espécies pioneiras. Para Amézquita (1998), estudos recentes têm demonstrado que clareiras

naturais beneficiam espécies de sub-bosque em vários aspectos, como o estabelecimento de plântulas, crescimento e reprodução.

Saindo do grupo das espécies de sub-bosque, o destaque em IVC da arbórea tardia *Aspidosperma polyneuron*, em todas as clareiras, resultou principalmente dos seus elevados valores de dominância. Indivíduos adultos da espécie e, portanto, com grandes diâmetros, estão presentes nas clareiras normalmente como remanescentes quando da sua formação. Contudo, indivíduos jovens foram também amostrados nas clareiras, principalmente nas áreas próximas do entorno e sob árvores e arbustos remanescentes, locais em que estariam menos afetados pela abertura do dossel e conseqüente aumento da luminosidade. A espécie é abundante na Santa Genebra, ocupando a segunda posição em densidade e a primeira em IVI, com 90% dos indivíduos com DAP em torno de 20 cm (Santos et al., 1996). Valores de abundância da espécie foram também elevados no Bosque dos Jequitibás, em Campinas, SP., (Matthes et al., 1988) e em outro remanescente de floresta semidecídua em Piracicaba, SP. (Catharino, 1989).

A pioneira *Urera baccifera* foi amostrada na maioria das clareiras, em algumas ocupando as primeiras posições em IVC, o que já era esperado por ser uma espécie heliófita colonizadora destes ambientes abertos. Em fragmento de floresta semidecídua de Botucatu, SP., Fonsenca (1998) relacionou o destaque da espécie entre as dez mais importantes à ocorrência de grandes clareiras e à alta fertilidade dos solos. Para a autora, a espécie não aparece entre as mais importantes na Santa Genebra em decorrência da concentração menor de nutrientes no solo deste remanescente. De fato, no levantamento de Santos et al. (1996) a espécie apresentou densidade de apenas 6 indivíduos/ha, e isto deve estar mais relacionado ao diâmetro mínimo empregado (4,8 cm) que não incluiu indivíduos jovens e ao fechamento do dossel desse trecho analisado, do que à fertilidade do solo, uma vez que no presente estudo, em algumas clareiras adjacentes a este trecho da floresta, verificou-se elevada densidade principalmente de indivíduos jovens com diâmetro inferior ao adotado naquele estudo.

Outras espécies pioneiras comumente citadas como colonizadoras de clareiras (Lorenzi, 1992; Gandolfi et al., 1995; Bernacci & Leitão Filho, 1996; Santos et al., 1996) como *Cecropia glazoui*, *Cecropia hololeuca*, *Cecropia pachystachya*, *Trema micrantha*, *Jacaratia spinosa*, *Celtis tala*, *Celtis iguanaea*, *Croton floribundus* e *Vernonia*

diffusa foram amostradas no conjunto das clareiras porém com baixas densidades. Espécies do gênero *Cecropia* não têm sido encontradas com muita frequência nos estudos sobre ocupação de clareiras. Nenhuma espécie deste gênero foi encontrada colonizando clareiras da floresta do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, em São Paulo (Costa & Mantovani, 1992) e da Serra da Cantareira no mesmo município (Tabarelli, 1994), ao passo que em clareiras da floresta da Estação Ecológica da Juréia apenas *Cecropia glazouii* foi amostrada com densidade muito baixa (Tabarelli & Mantovani, 1997a). Durigan & Leitão Filho (1995) também encontraram com densidades muito baixas *Cecropia pachystachya* e *Cecropia glazouii* em clareiras de florestas ciliares de Assis, Marília e Tarumã, no Oeste Paulista. Já Tabarelli (1997) amostrou em clareiras da floresta atlântica *Cecropia pachystachya* e *Cecropia glazouii*, estando esta última entre as pioneiras mais abundantes. No trecho da Reserva de Santa Genebra estudado por Santos et al. (1996) as pioneiras *Croton floribundus*, *Croton priscus*, *Celtis tala*, *Vernonia diffusa* e *Myrcia rostrata* foram amostradas com densidades muito baixas, ao passo que espécies do gênero *Cecropia* e as espécies *Jacaratia spinosa* e *Trema micrantha* não foram amostrados. Salimon (1996) também não encontrou espécies de *Cecropia* em clareiras de uma área de floresta atlântica de Santa Catarina e sugeriram que a distribuição destas espécies pode não estar ligada somente a abertura de clareiras e o conseqüente aumento de insolação, mas também à fatores edáficos ou de outra natureza.

Considerando que a maioria das clareiras estudadas foi pequena (menor que 100 m²), a baixa abundância de pioneiras típicas como *Cecropia* e *Trema* verificada neste estudo corrobora com as considerações de Hartshorn (1980) e Brokaw (1985) de que espécies destes gêneros necessitam de grandes clareiras para se regenerarem.

4.3. Similaridade florística

Na comparação florística entre as clareiras, o maior valor do índice de Jaccard obtido entre as duas maiores clareiras aponta para a influência do tamanho da clareira na composição florística da comunidade colonizadora.

As duas maiores clareiras agruparam-se em um nível alto de ligação, e o grupo formado foi mantido independente do método de agrupamento utilizado. Estas clareiras com áreas superiores a 250 m² são as únicas que podem ser consideradas grandes e apresentam várias espécies pioneiras em comum, mas também várias espécies da condição de sub-bosque. Além do aspecto da maior abertura do dossel e do aumento da luminosidade que devem ter favorecido o estabelecimento de espécies pioneiras e iniciais comuns às duas áreas, o fato de serem áreas amostrais maiores permitiu a amostragem de maior número de indivíduos e consequentemente de espécies, dentre estas, muitas foram comuns, aumentando a similaridade florística. A menor similaridade ocorreu entre a clareira menor e a maior, têm-se neste caso os dois extremos em termos de abertura de dossel e portanto de luminosidade, assim ao contrário da maior clareira, a menor apresentou apenas uma espécie pioneira, sendo dominada por espécies do sub-bosque.

Vários índices de similaridade foram inferiores a 25%, destacando a baixa semelhança florística entre as clareiras. Porém, alguns índices superiores a este valor indicariam, de acordo com Mueller-Dombois & Ellenberg (1974), que determinadas clareiras são floristicamente semelhantes. Neste aspecto, esses valores devem ser discutidos com cuidado mesmo entre aquelas com os maiores índices de similaridade, deve-se considerar relativamente baixa a semelhança florística, uma vez que, estão localizadas no mesmo remanescente.

À exceção do grupo formado pelas duas maiores clareiras, a não formação de grupos entre as demais, fica evidente também pelo grande número de espécies com baixa frequência, ocorrendo em apenas uma clareira, ou seja cada clareira apresentou um número de espécies incomum às demais e isto reflete seguramente a heterogeneidade florística entre elas. Padrão semelhante de colonização foi obtido por Tabarelli (1994) em clareiras da Serra da Cantareira, sugerindo que a baixa frequência da maioria das espécies poderia ser consequência de um processo estocástico de recrutamento, de heterogeneidade ambiental alta ou estaria refletindo o padrão de recrutamento de espécies de sub-bosque, que se manteriam após a abertura da clareira.

Segundo Mabberley (1992 apud Salimon, 1996) ao se discutir similaridade florística é importante considerar que num processo sucessional, fatores estocásticos influenciam na composição florística da comunidade que se estabelece, tornando esta

composição única em cada área. Fatores estocásticos podem atuar mais intensamente em clareiras pequenas, impossibilitando a previsibilidade da composição florística, em razão destas áreas permanecerem pouco tempo abertas e serem colonizadas rapidamente pela vegetação preexistente (Salimon, 1996).

Um dos fatores que deve estar influenciando a colonização das clareiras e as diferenças florísticas entre elas é a proximidade das fontes de propágulos como sugerido por vários autores (Abe et al., 1995; Masaki & Nakashizuka, 1995; Reader et al., 1995; Cintra & Horna, 1997; Webb, 1998). Indivíduos arbóreos e arbustivos remanescentes ou presentes nos entornos estariam dispersando propágulos para o interior das clareiras e aumentando a diversidade das mesmas. Esta suposição tem embasamento no fato de que entre os entornos a similaridade florística foi muito baixa, ou seja as áreas imediatamente fornecedoras de sementes às clareiras não são similares floristicamente.

Diferenças florísticas e fitossociológicas entre áreas da Reserva foram detectadas por Gandolfi et al. (1996, 1998), os quais sugeriram que estas poderiam estar associadas a variações nas condições ambientais (luz e solo), a diferentes históricos de perturbação e de regeneração. De acordo com Pagano et al. (1995), diferenças florísticas acentuadas entre áreas muito próximas em florestas semidecíduas, são decorrentes da ocorrência de número elevado de espécies representadas por um ou poucos indivíduos, como verificado neste estudo.

Portanto, as diferenças florísticas entre clareiras e entre entornos de clareira, condizem com a própria heterogeneidade da floresta como um todo, o que corrobora a sugestão de Tabarelli & Mantovani (1997b) de que a colonização de clareiras naturais, provavelmente, reflete a heterogeneidade florística da comunidade, associada às condições fisiográficas locais. A heterogeneidade florística entre trechos da floresta da Reserva (Gandolfi et al., 1996; 1998) pode ser resultante das diferenças florísticas entre clareiras. Dependendo dos locais e épocas de aberturas das clareiras, diferentes conjuntos de espécies presentes nos entornos estarão dispersando propágulos para a colonização. Além da chuva de sementes diferenciada, diferentes tamanhos das clareiras, predação e banco de sementes no solo devem atuar na germinação das sementes e no desenvolvimento de plântulas, contribuindo para o aumento da heterogeneidade florística entre estas áreas, que ao longo

do processo regenerativo podem resultar em manchas com composições florísticas distintas dentro da floresta.

Para Tabarelli & Mantovani (1997b) no caso de clareiras ocupadas, predominantemente, por espécies de sub-bosque, como verificado no presente estudo, o padrão de colonização pode refletir também a dinâmica do sub-bosque da floresta anterior à abertura das mesmas, o que dificultaria prever suas composições. A exclusão de indivíduos do sub-bosque e remanescentes das análises, para efeitos comparativos, revelou que a heterogeneidade florística entre clareiras era mantida, ou seja, as diferenças florísticas da vegetação colonizadora resultam também da heterogeneidade entre e dentro das clareiras em termos de regenerantes de espécies pioneiras, iniciais e tardias do dossel. As espécies de sub-bosque podem estar contribuindo com a heterogeneidade florística entre clareiras de maneira menos expressiva que as espécies pioneiras, iniciais ou tardias do dossel.

De acordo com Brokaw (1982b), citando outros autores, as necessidades por abertura do dossel variam entre espécies de árvores de florestas tropicais, e diferentes graus de abertura do dossel podem levar a diferentes composições de espécies em sítios particulares. Esta consideração aplica-se às clareiras em questão e respectivas comunidades colonizadoras, uma vez que diferentes aberturas de dossel foram encontradas entre elas.

A estocasticidade é apontada por Welden et al. (1991) como o principal fator influenciando a composição florística da comunidade colonizadora, considerando que muitas espécies apresentam amplo nicho de regeneração. Rollet (1983) menciona que múltiplos fatores determinam a colonização de uma clareira, como a época de sua formação, seu tamanho, sua proximidade de fonte de propágulos, o modo de dispersão das sementes das árvores mais próximas, a composição do solo e a ação de herbívoros. Em floresta tropical da Colômbia, Restrepo & Vargas (1998) verificaram predação mais intensa das sementes de duas espécies arbustivas de sub-bosque em clareiras que no sub-bosque da floresta, e concluíram que relações planta-animal como predação de sementes pós-dispersão, são mais propensas a serem afetadas por distúrbios na floresta que os processos fisiológicos das plantas.

Segundo Tilman (1985) o reduzido número de grandes clareiras pode ser compensada pela diversidade da comunidade, o que proporciona às clareiras de mesmo tamanho, condições distintas, criando a heterogeneidade ambiental necessária à

diferenciação. Tabarelli & Mantovani (1997b) em revisão sobre o processo de colonização de clareiras afirmam que características estruturais como tamanho, forma, origem e idade, geram condições ambientais singulares, permitindo que clareiras diferentes apresentem padrões particulares de colonização vegetal.

Pode-se então sugerir um modelo para explicar a heterogeneidade florística entre clareiras e sua relação com a heterogeneidade da floresta. As diferenças florísticas da vegetação presente nas clareiras é reflexo de uma série de fatores, dentre eles a heterogeneidade da própria floresta, os diferentes nichos de regeneração criados pelas clareiras, a vegetação remanescente e do entorno e os diferentes tamanhos das clareiras, além de fatores de natureza estocástica. Esta heterogeneidade entre clareiras deve resultar, no decorrer do processo regenerativo, em manchas com diferentes composições florísticas contribuindo para a manutenção ou aumento das diferenças florísticas entre trechos da floresta. Portanto, têm-se uma provável relação de causa/efeito, onde as clareiras têm sua diversidade e heterogeneidade florística influenciadas pela floresta circundante, mas também exercem importante papel na diversidade e heterogeneidade da floresta como um todo.

4.4. Estádios sucessionais

A porcentagem de espécies e de indivíduos por categoria sucessional nas 10 clareiras revela que espécies tardias na sucessão foram mais abundantes que as espécies iniciais. Por se tratar de áreas em que o dossel sofreu distúrbio e, portanto, tendem a receber níveis mais elevados de luz que a floresta adjacente, espera-se que predominem espécies pioneiras, porém, como já foi discutido espécies típicas da condição de sub-bosque apresentaram valores elevados densidade.

Estudos realizados em clareiras naturais de outras florestas brasileiras têm encontrado resultados semelhantes aos deste estudo, com predominância de espécies finais da sucessão, em termos de porcentagem de espécies e de indivíduos. Rollet (1983) não encontrou espécies pioneiras típicas em clareiras de uma área da floresta amazônica. Em área de floresta atlântica, Negrelle (1995) também não encontrou espécies pioneiras nas

clareiras estudadas. Em clareiras naturais da floresta da Juréia, SP, Tabarelli & Mantovani (1997a) constataram que o grupo das pioneiras representou apenas 9,8% do total de indivíduos amostrados. Na floresta da Serra da Cantareira, Tabarelli (1994) encontrou em clareiras apenas 4 espécies pioneiras, que corresponderam a 6,25% do total de espécies. Por sua vez, Tabarelli (1997) encontrou baixos valores de riqueza e densidade de pioneiras em clareiras da floresta atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar. O autor destacou o papel das espécies tolerantes à sombra que representaram entre 74 e 80% do total de espécies amostradas e entre 73 e 78% do total de indivíduos, e concluiu que como a maioria das clareiras era pequena, com área inferior a 200 m², houve baixa disponibilidade de sítios para estabelecimento de espécies pioneiras.

No presente estudo apenas 20% das clareiras apresentaram áreas superiores a 150 m². Este dado pode explicar o destaque de espécies tardias na sucessão em detrimento das pioneiras, tendo em vista que estudos clássicos consideram que espécies pioneiras são mais abundantes em clareiras grandes, com áreas superiores a 150 m² (Brokaw, 1982b), ou superiores a 400 m² (Hartshorn, 1980) ou ainda a 1000 m² (Whitmore, 1982). Contudo, cabe ressaltar que as duas clareiras grandes somaram 763 m² de área, o que representa 60,77% da área total de clareiras e 154 indivíduos de espécies pioneiras, ou seja 55,79% do número total de indivíduos deste grupo sucessional amostrados nas dez clareiras, sendo portanto importantes para a representatividade de espécies deste grupo. Além disso, espécies pioneiras típicas do gênero *Cecropia* e *Trema micrantha* tiveram ocorrência exclusiva na maior clareira (Anexo 11). Estes resultados corroboram estudos que indicam a existência de um modelo para florestas tropicais em que grandes clareiras, apesar de menos numerosas que as pequenas, são responsáveis pela maior proporção da área total de distúrbio e assim exercem importante papel para o grupo de espécies pioneiras típicas (Hartshorn, 1980; Brokaw, 1982b).

No conjunto dos entornos houve um ligeiro acréscimo no percentual de espécies e indivíduos da categoria sucessional secundárias tardias, em comparação com os percentuais desta categoria nas clareiras, o que já era esperado, considerando que as áreas de floresta circundantes às clareiras apresentam condições ecológicas menos favoráveis para o estabelecimento de espécies pioneiras. Estes percentuais, de espécies secundárias tardias, são também ligeiramente superiores aos encontrados para um trecho desta mesma

floresta (Santos et al., 1996). Segundo os autores, o predomínio verificado de espécies finais da sucessão indicaria um bom estado de preservação daquela área.

4.5. Amostragem em parcelas

Através da utilização de parcelas contíguas formando transectos perpendiculares no interior das clareiras, foi possível amostrar 90,2%, 81% e 80% do total de famílias, gêneros e espécies, respectivamente amostrados no levantamento das áreas totais das clareiras. As famílias de maior riqueza nas parcelas (Rubiaceae, Rutaceae e Euphorbiaceae) foram as mesmas da amostragem das áreas totais das clareiras. Da mesma forma, cinco famílias (Rubiaceae, Euphorbiaceae, Violaceae, Rutaceae e Meliaceae) e cinco espécies (*Hybanthus atropurpureus*, *Actinostemon klotzschii*, *Coffea arabica*, *Psychotria hastisepala* e *Polygala klotzschii*) foram as mais numerosas nos dois métodos de amostragem. Portanto, pode-se considerar que o método de parcelas mostrou-se adequado para a amostragem da vegetação colonizadora das clareiras.

A heterogeneidade florística das clareiras também foi bem representada nas parcelas, possibilitando-se tecer comentários e chegar a conclusões semelhantes as apresentadas para o levantamento das áreas totais das clareiras.

A utilização de parcelas mostrou-se mais adequada para clareiras pequenas, com área inferior a 200 m², uma vez que quanto maior a área da clareira menor foi a precisão do levantamento considerando a redução da porcentagem de área amostral e de número de espécies. Como sugestão, levantamentos que venham a adotar método semelhante, poderiam aumentar o número de parcelas em clareiras grandes. Um critério para padronizar a amostragem, independente da área da clareira, poderia ser um valor percentual de área amostral, por exemplo, de 30% a 40% da área total da clareira. Esta faixa de porcentagem de área amostrada, possibilitou as maiores porcentagens de amostragem das espécies ocorrentes nas clareiras da Santa Genebra.

Algumas das vantagens do emprego de parcelas permanentes no estudo da colonização de clareiras é a possibilidade de se avaliar a evolução destas áreas através de levantamentos periódicos. Com isso, é possível quantificar o fechamento lateral e o preenchimento da clareira, além de poder monitorar a substituição de espécies e de

possíveis guildas de regeneração ao longo do processo de sucessão. O uso de parcelas possibilita ainda uma padronização, de amostragem em clareiras, amenizando os efeitos de diferentes métodos para definição dos limites das clareiras.

Em alguns estudos (Tabarelli & Mantovani, 1997b, Runkle, 1998) têm-se procurado realizar uma amostragem da vegetação de sub-bosque presente na floresta adjacente às clareiras, o que certamente enriquece a discussão sobre o papel deste ambiente e das espécies que o compõem no processo de preenchimento daquelas áreas. Para estudos que venham a adotar método semelhante a este, existe a possibilidade de que os transectos tenham sua extensão ampliada para possibilitar a amostragem também da vegetação de sub-bosque do entorno da clareira.

Os resultados obtidos com o método empregado neste estudo apontam para a possibilidade de padronização da amostragem em estudos envolvendo a vegetação colonizadora de clareiras, o que facilitaria a comparação de resultados entre os mesmos. Contudo, deve-se considerar que outros esquemas de distribuição dos transectos e de áreas das parcelas devem ser testados, principalmente, quando se tratarem de clareiras com áreas muito maiores do que as deste estudo. Parcelas de 2x2m formando transectos perpendiculares ou paralelos no interior de clareiras grandes podem aumentar a precisão da amostragem da vegetação colonizadora.

5. CONCLUSÕES

A utilização de fotografias hemisféricas mostrou-se, a exemplo de estudos realizados em florestas de vários países, um método prático, rápido e eficiente, que permite a determinação mais precisa da área da clareira, por considerar as irregularidades do seu perímetro, além do cálculo da abertura do dossel, o que possibilita uma melhor discussão sobre as condições ambientais das clareiras.

A maioria das clareiras estudadas é pequena, podendo apenas duas serem consideradas grandes. O tamanho da clareira correlacionou-se significativamente e positivamente com a abertura e altura do dossel. Onde o dossel florestal é mais alto, a queda de árvores maiores provocou a formação de clareiras maiores com maiores aberturas de dossel, o que provavelmente representa o tipo de distúrbio natural predominante nas áreas em melhor estado de conservação da Reserva.

As famílias de maior riqueza nas clareiras foram Rutaceae, Rubiaceae e Euphorbiaceae. As famílias mais numerosas Rubiaceae, Euphorbiaceae e Violaceae se destacaram pelos valores elevados de densidade principalmente das espécies *Coffea arabica*, *Hybanthus atropurpureus* e *Actinostemon klotschii*, respectivamente, todas com ampla distribuição no sub-bosque da floresta.

O destaque em densidade de espécies típicas da condição de sub-bosque reflete a importância da utilização de um critério de inclusão que possibilite a amostragem de indivíduos arbustivos ou subarbustivos e de indivíduos jovens, possibilitando assim uma melhor representação florística da ocupação das clareiras.

Espécies tipicamente pioneiras, como as do gênero *Cecropia*, apresentaram baixa regeneração nas clareiras o que deve estar relacionado à predominância de clareiras pequenas, uma vez que as referidas espécies foram encontradas apenas na maior clareira estudada.

Considerando o grande número de espécies amostradas nas clareiras e a presença de espécies das três categorias sucessionais — pioneiras, secundárias iniciais e tardias — pode-se concluir que estas áreas de distúrbio natural estão exercendo um

importante papel na manutenção da riqueza e diversidade de espécies arbustivo-arbóreas da Reserva de Santa Genebra.

A categoria sucessional representada pelo maior número de espécies e de indivíduos foi secundária tardia. Este resultado se explica pelo maior número de clareiras pequenas, onde espécies de sub-bosque e tardias do dossel devem ter encontrado condições ecológicas adequadas para sobrevivência e desenvolvimento após o distúrbio. Nas grandes clareiras, árvores e arbustos de espécies tardias remanescentes contribuíram para o destaque deste grupo sucessional no levantamento.

A similaridade florística entre clareiras foi considerada baixa estando relacionada à heterogeneidade da floresta circundante, aos diferentes sítios de regeneração criados pelas clareiras, à vegetação remanescente e a fatores estocásticos que podem afetar a colonização destas áreas. As diferenças florísticas entre clareiras devem estar contribuindo para a manutenção ou o aumento da heterogeneidade florística entre trechos da floresta.

A utilização de parcelas contíguas formando transectos perpendiculares no interior das clareiras possibilitou amostrar 90,2% das famílias, 81% dos gêneros e 80% das espécies amostradas nas áreas totais das clareiras. Aspectos como famílias de maior riqueza, espécies mais abundantes, heterogeneidade florística entre clareiras e destaque das espécies de sub-bosque foram bem representados nas parcelas, o que possibilitaria tecer comentários e chegar a conclusões semelhantes as apresentadas para o levantamento das áreas totais das clareiras. Assim, pode-se considerar que o método de parcelas foi adequado para a amostragem da vegetação das clareiras estudadas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABE, S.; MASAKI, T. & NAKASHIZUKA, T. 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 120:21-32.
- ALMEIDA, S.S. 1989. *Clareiras naturais na Amazônia Central: abundância, distribuição, estrutura e aspectos da colonização vegetal*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- AMÉZQUITA, P. 1998. Light environment affects seedling performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a tropical understory shrub. *Biotropica* 30(1):126-129.
- ASHTON, P.S. 1989. Species richness in tropical forests. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balslev, H. *Tropical forest: botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, New York. pp.101-110.
- ASPIAZÚ, C. 1979. Classificação de sítios florestais mediante três métodos de análise da vegetação. *Revista Árvore* 3(1):1-15.
- BARRIE, J.; GREATORREX-DAVIES, J.N.; PARSELL, R.J. & MARRS, R.H. 1990. A semi-automated method for analysing hemispherical photographs for assessment of woodland shade. *Biological Conservation* 54:327-334.
- BARTON, A.; FETCHER, N. & STEVEN REDHEAD, S. 1989. The relationship between treefall gap size and light flux in a Neotropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 5:437-439.
- BECKER, A.M.; RABENOLD, P.E.; IDOL, J.R. & SMITH, A.P. 1988. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *Journal of Tropical Ecology* 4(2):173-184.
- BECKER, A.M.; ERHART, D.W. & SMITH, A.P. 1989. Analysis of forest light environments. Part I. Computerized estimation of solar radiation from hemispherical canopy photographs. *Agricultural and Forest Meteorology* 44:217-232.
- BELLINGHAM, P.J.; TANNER, E.V.J.; RICH, P.M. & GOODLAND, T.C.R. 1996. Changes in light below the canopy of a Jamaican montane rainforest after hurricane. *Journal of Tropical Ecology* 12:699-722.
- BERNACCI, L.C. & LEITÃO FILHO, H.F. 1996. Flora fanerogâmica da floresta da Fazenda São Vicente, Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 19(2):149-164.
- BROKAW, N.V.L. 1982a. The definition of treefall gaps and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14(2):158-160.

- BROKAW, N.V.L. 1982b. Treefalls: frequency, timing, and consequences. In: E.G. Leight Jr., A.S. Rand, D.M. Windsor (eds.) *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smith. Inst. Press, Washington. pp.101-108.
- BROKAW, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Prickett, S.T.A., Whitte, P.S. (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York. pp.53-69.
- BROWN, N. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9:153-168.
- CARDOSO-LEITE, E. 1995. *Ecologia de um fragmento florestal em São Roque, SP: florística, fissociologia e silvêgnese*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 198p.
- CARLTON, G.C. & BAZZAZ, F.A. 1998. Resource congruence and forest regeneration following an experimental hurricane blowdown. *Ecology* 79(4):1305-1319.
- CATHARINO, A.P. 1989. *Estudos fisionômicos-florísticos e fitossociológico em matas residuais secundárias do município de Piracicaba, SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 181p.
- CHAN, S.S.; MCCREIGHT, R.W.; WALSTAD, J.D. & SPIES, T.A. 1986. Evaluating forest vegetative cover with computerized analysis of fisheye photographs. *Forest Science* 32:1085-1091.
- CHAZDON, R.L. & FIELD, C.B. 1987. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia* 73:525-532.
- CHEN, J.M.; BLACK, T.A. & ADAMS, R.S. 1991. Evaluation of hemispherical photography for determining plant area index and geometry of a forest stand. *Agricultural and Forest Meteorology* 56:129-143.
- CINTRA, R. & HORNA, V. 1997. Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13:257-277.
- CITADINI-ZANETTE, V. 1995. *Florística, fitossociologia e aspectos da dinâmica de um remanescente de mata atlântica na microbacia do Rio Novo, Orleans, SC*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 249p.
- CLARK, D.B.; CLARK, D.A. & RICH, P.M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25(1): 397-407.
- CONNELL, J.H. 1989. Some processes affecting the species composition of forest gaps. *Ecology* 70(3):560-562.

- COSTA, M.P. & MANTOVANI, W. 1992. Composição florística e estrutura de clareiras em mata mesófila na Bacia de São Paulo. In: Congresso Nacional sobre Essências Nativas, 2, São Paulo, 1992. *Anais... Revista do Instituto Florestal* 2:178-183 (Edição Especial, parte 1).
- CRONQUIST, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. The New York Botanical Garden, New York. 555p.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Bitropica* 12:47-55 (Suplemento).
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology Systematics* 18:431-451.
- DENSLOW, J.S. & GOMEZ, A.E. 1990. Seed rain to treefall gaps in a neotropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20:640-648.
- DURIGAN, G. & LEITÃO FILHO, H.F. 1995. Florística e fitossociologia de matas ciliares do oeste paulista. *Revista do Instituto Florestal* 7(2):197-239.
- EASTMAN, J.R. 1995. *IDRISI for Windows*. Clark University Graduate School of Geography, St. Worcester.
- FONSECA, R.C.B. 1998. *Fenologia e estrutura de uma floresta semidecídua, em Botucatu-SP: relação com as fases de desenvolvimento sucessional*. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba. 86p.
- GANDOLFI, S. 1991. *Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, Município de Guarulhos, SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 232p.
- GANDOLFI, S.; LEITÃO FILHO, H.F. & BEZERRA, C.L.F. 1995. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 55(4):753-767.
- GANDOLFI, S.; LEITÃO FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1996. Análise florística e fitossociológica de 3 trechos distintos de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, 11, São Carlos, 1996. *Anais... UFSCAR*, São Carlos. p.92.
- GANDOLFI, S., JOLY, C.A. & LEITÃO FILHO, H. 1998. Padrões de ocorrência dos indivíduos arbustivo-arbóreos de 3 categorias sucessionais em diferentes trechos de uma floresta estacional semidecidual (Campinas, SP). In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, 12, Piracicaba, 1998. *Anais... ESALQ/USP*, Piracicaba. p.85.

- GAUCH, H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 297p.
- GENTRY, A.H. & EMMONS, L.H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of neotropical forests. *Biotropica* 19(3):216-225.
- GREEN, P.T. 1996. Canopy gaps in rain forest on Christmas Island, Indian Ocean: size distribution and methods of measurement. *Journal of Tropical Ecology* 12:427-434.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.
- HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical forests dynamics. *Biotropica* 12:23-30 (Suplemento).
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. 1993. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro. 123p.
- JOHNSON, R.A. & WICHNER, D.W. 1988. *Applied multivariate statistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey. 607p.
- JOLY, A.B. 1977. *Botânica: introdução à taxonomia vegetal*. Editora Nacional, São Paulo. 4 ed., 777p.
- KNOBEL, M.G. 1995. *Aspectos da regeneração natural do componente arbóreo-arbustivo, de trecho da floresta da Reserva Biológica do Instituto de Botânica em São Paulo, SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 123p.
- LORENZI, H. 1992. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*. Editora Plantarum, Nova Odessa. 368p.
- MADGWICK, H.A.I. & BRUMFIELD, G.L. 1969. The use of hemispherical photographs to assess light climate in the forest. *Journal of Ecology* 57:537-542.
- MARTINEZ-RAMOS, M. & SOTO-CASTRO, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 108:299-318.
- MARTINS, F.R. 1993. *Estrutura de uma floresta mesófila*. 2.ed. Editora da UNICAMP, Campinas. 246p.
- MASAKI, S.A.T. & NAKASHIZUKA, T. 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 120:21-32.
- MATTEUCCI, S.D. & COLMA, A. 1982. *Metodologia para el estudio de la vegetacion*. OEA, Washington. 167p.

- MATTHES, L.A.F.; LEITÃO FILHO, H.F. & MARTINS, F.R. 1988. Bosque dos Jequitibás (Campinas, SP): composição florística e estrutura fitossociológica do estrato arbóreo. In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, 5, Botucatu, 1988. *Anais...* SBSP, Botucatu. pp.55-76.
- MEIRA NETO, J.A.A. 1997. *Estudos florísticos, estruturais e ambientais nos estratos arbóreo e herbáceo-arbustivo de uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 156p.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York. 574p.
- NEGRELLE, R.R.B. 1995. Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain forest of Brazil. *Biotropica* 27:448-454.
- OKUDA, T.; KACHI, N.; YAP, S.K. & MANOKARAN, N. 1997. Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest – implications for regeneration and maintenance of species diversity. *Plant Ecology* 131(2):155-171.
- ORIAN, G.H. 1982. The influence of tree falls in tropical forest on tree species richness. *Tropical Ecology* 23:255-279.
- PAGANO, S.N.; LEITÃO FILHO, H.F. & CAVASSAN, O. 1995. Variação temporal da composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta mesófila semidecídua – Rio Claro – Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 55(2):241-258.
- PASCARELLA, J.B. 1998. Resiliency and response to hurricane disturbance in a tropical shrub, *Ardisia escallonioides* (Myrsinaceae), in south Florida. *American Journal of Botany* 85(9):1207-1215.
- PICKETT, S.T.A. 1983. Differential adaptation of tropical species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology* 24:68-84.
- READER, R.; BONSER, S.P.; DURALIA, T.E. & BRIECKER, B.D. 1995. Interspecific variation in tree seedling establishment in canopy gaps in relation to tree density. *Journal of Vegetation Science* 6:609-614.
- RESTREPO, C. & VARGAS, A. 1998. The influence of treefall gaps and anthropogenic edges on seed germination and seedling growth of two neotropical shrubs. *Biotropica* 30(2):1-2 (Suplemento).
- RICH, P.M.; CLARK, D.B.; CLARK, D.A. & OBERBAUER, S.F. 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 65:107-127.

- RODRIGUES, R.R. 1992. *Análise de um remanescente de vegetação natural às margens do Rio Passa Cinco, Ipeúna, SP*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 325p.
- ROLLET, B. 1983. La régénération naturelle dans les trouées: un processus général de la dynamique des forêts tropicales humides (1). *Revue Bois et Forêts des Tropiques* (201):19-33.
- RUNKLE, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63:1533-1546.
- RUNKLE, J.R. 1998. Changes in southern Appalachian canopy tree gaps sampled thrice. *Ecology* 79(5):1768-1780.
- SALIMON, C.I. 1996. *Composição florística, análise estrutural e dinâmica sucessional de um estágio seral inicial em um trecho de floresta ombrófila densa das terras baixas – Itapoá, SC*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 54p.
- SANTOS, F.A.M.; RODRIGUES, R.R.; TAMASHIRO, J.Y. & SHEPHERD, G.J. 1996. The dynamics of tree populations in a semideciduous forest at Santa Genebra reserve, Campinas, SE, Brazil. *Supplement to bulletin of the Ecological Society of America* 77(3):389-341.
- SHEPHERD, G.J. 1996. *Fitopac 1 – Manual do usuário*. Campinas: Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas,
- SIQUEIRA, M.F. 1994. *Análise florística e ordenação de espécies arbóreas da mata atlântica através de dados binários*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 143p.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. 1973. *Numerical taxonomy*. W.H. Freeman, San Francisco.
- STEEGE, H. ter. 1993. *HEMIPHOT – a program to analyze vegetation indices, light and light quality from hemispherical photographs*. The Tropenbos Foundation, Wageningen. 45p.
- STRANGHETTI, V. & RANGA, N.T. 1998. Levantamento florístico das espécies vasculares da floresta estacional mesófila semidecídua da Estação Ecológica de Paulo de Faria – SP. *Revista Brasileira de Botânica* 21(3):289-298.
- SWAINE, M.D. & HALL, J.B. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology* 71:601-627.
- SWAINE, M.D. 1989. Population dynamics of tree species in tropical forests. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balslev, H. *Tropical forest: botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, New York. p.101-110.

- TABARELLI, M. 1994. *Clareiras naturais e a dinâmica sucessional de um trecho de floresta da Serra da Cantareira, SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 142p.
- TABARELLI, M. 1997. *A regeneração da floresta atlântica montana*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 104p.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1997a. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 20(1):57-66.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1997b. Ocupação de clareiras naturais na floresta na Serra da Cantareira – SP. *Naturalia* 22:89-102.
- TILMAN, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125(6):827-852.
- TONIATO, M.T.Z.; LEITÃO FILHO, H.F. & RODRIGUES, R.R. 1998. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 21:197-210.
- TRICHON, V.; WALTER, J.M.N. & LAUMONIER, Y. 1998. Identifying spatial patterns in the tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology* 137:227-244.
- UHL, C.; CLARK, K.; DEZZEO, N. & MAQUIRINO, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69(3):751-763.
- VALVERDE, T. & SILVERTOWN, J. 1997. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology* 78(5):1555-1562.
- VAN DER MEER, P.J. & BONGERS, F. 1996. Formation and closure of canopy gaps in the rain forest at Nouragues, French Guiana. *Vegetatio* 126:167-179.
- VAN DER MEER, P.J.; STERCK, F.J. & BONGERS, F. 1998. Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical rain forest at Nouragues, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 14(2):119-137.
- VANDERMEER, J.; BOUCHER, D.; PERFECTO, I. & CERDA, I.G. de la. 1996. A theory of disturbance and species diversity: evidence from Nicaragua after hurricane Joan. *Biotropica* 28(4a):600-613.
- WALTER, N.J. & TORQUEBIAU, E.F. 1997. The geometry of the canopy of dipterocarp rain forest in Sumatra. *Agricultural and Forest Meteorology* 85:99-115.
- WEBB, E.L. 1998. Gap-phase regeneration in selectively logged lowland swamp forest, northeastern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 14:247-260.

- WELDEN, C.W.; HEWETT, S.W.; HUBBELL, S. & FOSTER, R.B. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a Neotropical forest. *Ecology* 75:35-50.
- WHITMORE, T.C. 1982. On pattern and process in forests. In: Newman, E.I. (ed.) *The plant community as a working mechanism*. Blackweel Scientific, Oxford. pp.45-58.
- WHITMORE, T.C.; BROWN, N.D.; SWAINE, M.D.; KENNEDY, D.; GOODWIN-BAILEY, C.I. & GONG, W.K. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9:131-151.
- WILKINSON, L. 1991. *SYSTAT: the system for statistics*. SYSTAT Inc, Evanston.
- YAVITT, J.B.; BATTLES, J.J.; LANG, G.E. & KNIGHT, D.H. 1995. The canopy gap regime in a secondary neotropical forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 11:391-402.

CAPÍTULO 2

A PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA EM CLAREIRAS DE UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DE CAMPINAS, SP.

RESUMO – A produção de serapilheira em clareiras de uma floresta estacional semidecidual de Campinas, SP. Estudou-se a produção mensal e anual de serapilheira em dez clareiras naturais da Reserva Municipal de Santa Genebra (22°49'45" S e 47°06'33" W) em Campinas, SP. Foram utilizados 30 coletores de madeira de 0,5 x 0,5 m com fundo em tela de náilon com 1,0 mm² de malha, situados a 10 cm acima da superfície do solo. As coletas foram realizadas mensalmente de janeiro a dezembro de 1997. Em laboratório o material depositado nos coletores foi triado nas frações folhas, ramos (até 2,0 cm de diâmetro), flores e frutos, seco em estufa a 70°C e pesado em balança analítica. Com os dados obtidos calcularam-se as médias mensais da serapilheira total e de suas frações, em Kg.ha⁻¹, bem como a porcentagem de cada fração. Também foram feitas, por meio de análise de variância, comparações entre a produção de serapilheira total entre as dez clareiras. Realizou-se ainda análise de regressão para testar a relação entre a produção de serapilheira por clareira e os parâmetros da vegetação colonizadora: densidade total, área basal, dominância de espécies pioneiras e de secundárias tardias. Para avaliar a influência de fatores climáticos na produção de serapilheira ao longo do ano, foi calculada a matriz de coeficientes de correlação de Pearson entre produção mensal de serapilheira e variáveis climáticas. A produção anual de serapilheira foi estimada para as clareiras como um todo em 5968,32 Kg.ha⁻¹, onde a fração foliar foi a dominante tendo contribuído com 75,87% do peso seco total, seguida das frações ramos com 19,27%, frutos com 3,17% e flores com 1,69%. A produção de serapilheira foi contínua ao longo do ano, apresentando um modelo sazonal, com os maiores valores no final da estação seca, entre os meses de agosto a outubro, atingindo valor máximo em setembro. Entre clareiras a produção de serapilheira correlacionou-se significativa e positivamente com a dominância de espécies pioneiras. As análises de regressão indicaram que a deposição de serapilheira nas clareiras não influenciou significativamente a regeneração das mesmas. Contudo, microsítios formados pela deposição heterogênea de serapilheira, observados em determinadas clareiras, podem estar influenciando o processo regenerativo e mascarando os efeitos esperados da abertura de clareiras sobre a colonização por guildas de regeneração.

Palavras-chave: Floresta estacional semidecidual, clareira, serapilheira.

ABSTRACT - Litter production in gaps of a tropical semideciduous forest in Campinas, SP. It was studied the litter produced monthly and yearly in ten natural gaps of Santa Genebra Municipal Reservation (22°49'45"S and 47°06'33"W) in Campinas, SP. Thirty wooden litter traps of 0,5 x 0,5 m with nylon screens of 1,0 mm² mesh in the bottom and placed at 10 cm above the soil surface were used. The collections were monthly during the period of January from December 1997. In the laboratory, the material deposited in the traps was sorted into fractions such as leaves, branches (up to 2,0 cm of diameter), flowers and fruits, dried a over to 70°C and weighted in an analytical balance. The results allowed the calculation of the month average of the total litter and its fractions in Kg.ha⁻¹, as well as the percentage of each fraction. Moreover, comparisons among the total litter production of the ten gaps were done using variance analysis. Tests of regression between the litter production per gap and the colonizer vegetation were made: total density, base area, dominance of pioneer and secondary late species. In order to evaluate the influence of climate factors in litter production along the year, the matrix of Pearson's correlation was calculated between the month litter production and climate variations. The annual litter production was estimated for the gaps as a total of 5968,32 Kg.ha⁻¹, in which the leaf fraction was dominant, contributing 75,87% of the total dry weight, followed by the branch fraction with 19,27%, fruit section with 3,7% and flowers with 1,69%. Litter production was continuous throughout the year, showing a seasonal pattern, with greater values at the end of the dry season, from August to October, reaching its highest value in September. Among the gaps, litter production correlated significantly and positively with the dominance of pioneer species. Analysis of regression indicated that the deposition of litter in the gaps did not significantly affect their regeneration. However, microsites formed by the heterogeneous deposition of litter, observed in some gaps, may affect the regenerative process and disguise the expected effects of gaps openings upon the colonization by regeneration guilds.

Key words: Brazil, tropical semideciduous forest, gap, litterfall.

1. INTRODUÇÃO

A serapilheira compreende o material orgânico de origem vegetal (folhas, flores, ramos, cascas, frutos e sementes) e animal (restos animais e material fecal) depositado pela biota na superfície do solo de um ecossistema florestal. Nas florestas tropicais ocorre forte interação entre a vegetação e o solo através da ciclagem de nutrientes, e o acúmulo de serapilheira exerce uma importante função, por ser a mais significativa forma de transferência de nutrientes (Golley et al., 1978; Koehler, 1989), sendo que as transformações neste compartimento do ciclo biogeoquímico são as que mais afetam o fluxo de energia dentro do sistema, do ponto de vista holístico (Pritchett, 1979).

A serapilheira atua na superfície do solo como um sistema de entrada e saída, recebendo entradas via vegetação e, por sua vez, decompondo-se e suprindo o solo e raízes com nutrientes e matéria orgânica. Este processo é particularmente importante na restauração da fertilidade do solo em áreas em início de sucessão ecológica (Ewel, 1976).

O subsistema solo-serapilheira funciona como uma válvula por onde passariam todos os elementos e a maior parte da energia fixada pelos produtores, condicionando sua produtividade e estabilidade, afetando sua resiliência em relação a distúrbios naturais ou antrópicos (Berzaghi, 1994).

Os padrões de deposição de serapilheira introduzem heterogeneidade temporal e espacial no ambiente, podendo afetar a estrutura e dinâmica da comunidade de plantas (Facelli & Pickett, 1991; Molofsky & Augspurger, 1992). Alterações químicas no solo provocadas pela liberação diferenciada de nutrientes e de compostos fitotóxicos podem alterar a atividade de organismos decompositores (Facelli & Pickett, 1991; Moorhead et al., 1998). Fatores de microsítio como luz, temperatura, umidade do solo e disponibilidade de nutrientes estão sujeitos a alterações em decorrência da quantidade de serapilheira depositada, afetando, conseqüentemente, a germinação e o estabelecimento de plântulas naquele local (Facelli & Pickett, 1991).

A camada de serapilheira pode induzir a germinação diferencial por modificar a composição espectral da luz que atinge as sementes (Facelli & Pickett, 1991), afetando assim a composição da comunidade vegetal (Bergelson, 1990; Pugnaire & Lozano, 1997). Sementes fotoblásticas positivas de espécies pioneiras cobertas por serapilheira, podem não serem estimuladas à germinação, mesmo com a abertura de clareiras e conseqüente aumento da luminosidade, uma vez que este compartimento, quando espesso, filtra a luz visível de maneira semelhante ao dossel florestal (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1987). Alguns estudos em regiões temperadas indicam que a presença de serapilheira pode reduzir a emergência de espécies herbáceas pioneiras (Reader, 1993), ao passo que a vegetação de sub-bosque pode ser favorecida em seu estabelecimento e crescimento (Ellenberg, 1988 apud Cintra, 1997).

Em comunidades sucessionais, o acúmulo de serapilheira e o tempo de sua remoção, podem produzir completa mudança na estrutura, afetando a substituição de espécies dominantes bem como a riqueza e diversidade. Algumas espécies anuais, em razão das alterações físico-químicas provocadas na superfície do solo, podem ter sua dominância prolongada no processo sucessional, ressaltando a importância da serapilheira como um fator histórico na dinâmica de comunidades de plantas (Facelli & Facelli, 1993).

A presença de serapilheira em clareiras de florestas tropicais pode ser potencialmente importante para o estabelecimento de espécies tolerantes à sombra por melhorar a germinação de sementes e sobrevivência inicial de plântulas ao proteger o solo da insolação direta (Molofsky & Augspurger, 1992) minimizando os efeitos da variação de fatores como umidade e temperatura do solo (Facelli & Pickett, 1991; Pugnaire & Lozano, 1997; Cintra, 1997) e reduzindo a predação de sementes (Cintra, 1997). Quando muito espessa, a serapilheira pode atuar como barreira física ao estabelecimento inicial de determinadas espécies de plantas, dificultando a penetração de sementes, impossibilitando a radícula de atingir o solo ou impedindo que plântulas consigam emergir após a germinação (Bergelson, 1990; Chambers & Macmahon, 1994).

Todas essas alterações microambientais aumentam a diversidade de micrositios de estabelecimento, podendo mascarar os efeitos esperados sobre a colonização de clareiras por guildas de regeneração (Molofsky & Augspurger, 1992) e

certamente contribuindo para a heterogeneidade espacial da vegetação e, portanto, para o aumento da diversidade.

A serapilheira tem sido estudada por auxiliar o entendimento da dinâmica de ecossistemas através de estimativas da produtividade primária, quantificação da ciclagem de nutrientes e taxa de decomposição e fenologia de espécies arbóreas (Proctor, 1983; Delitti, 1995; Sanchez & Alvarez-Sanchez, 1995), podendo assim, auxiliar a determinação da fragilidade desses ecossistemas, diante da crescente pressão antrópica (Cesar, 1993; Berzaghi, 1994). Os estudos com serapilheira incluem a quantidade de resíduos vegetais depositados, a composição química, a decomposição e mineralização da matéria orgânica, a liberação de gases e nutrientes (Salas, 1987).

Estudos envolvendo a produção de serapilheira têm sido realizados em diferentes ecossistemas de diversas partes do mundo (Bray & Gormam, 1964; Proctor, 1983; Xiong & Nilsson, 1997), fornecendo informações sobre taxas de deposição, decomposição e transferência de bioelementos para o solo.

Muitos estudos sobre os efeitos da serapilheira em populações e comunidades vegetais de regiões temperadas são encontrados na literatura (Facelli & Pickett, 1991). Entretanto, para florestas tropicais estes efeitos ainda têm sido pouco investigados (Cintra, 1997). Bray & Gormam (1964) apresentaram uma ampla revisão com os principais trabalhos sobre produção de serapilheira realizados em diversos países, na qual constata-se a predominância de estudos em florestas de regiões temperadas. Um dos estudos pioneiros sobre produção de serapilheira foi o de Kruttsch (1869 apud Bray & Gorham, 1964) em floresta de *Pinus sylvestris*.

Para florestas tropicais, são encontrados entre os trabalhos mais recentes: Spain (1984), na Austrália; Cuevas & Medina (1986), na Venezuela; Songwe et al. (1988), em Camarões; Boinkis (1989), na Costa Rica; Weaver & Murphy (1990), em Porto Rico; Veneklaas (1991), na Colômbia; Nadkarni & Matelson, (1992), na Costa Rica; Herbohn & Congdon (1993) na Austrália; Burghouts et al. (1994), na Malásia; Sanchez & Alvarez-Sanchez (1995), no México; Wieder & Wright (1995) no Panamá; Green (1998), na Ilha de Natal, no Oceano Índico e Jamaludheen & Kumar (1999) na Índia.

No Brasil um dos trabalhos mais antigos sobre a quantificação de serapilheira é o de Klinge & Rodrigues (1968), na floresta amazônica. Outros trabalhos foram conduzidos em várias formações florestais de regiões geográficas distintas: Franken (1979), na Amazônia; Dantas & Phillipson (1989), no Pará; Britez et al. (1992), no Paraná; Scott et al. (1992), em Roraima; Oliveira & Lacerda (1993), no Rio de Janeiro; Dias & Oliveira Filho (1997), em Minas Gerais, entre outros.

As formações florestais do Estado de São Paulo concentram o maior número de estudos sobre ciclagem de nutrientes. Existem para o Estado trabalhos realizados em áreas de Mata Atlântica (Delitti, 1987; Varjabedian & Pagano, 1988; Domingos et al., 1990, 1997; Lopes et al., 1990; Leitão Filho et al., 1993; Louzada et al., 1995; Custodio Filho et al., 1996; Miranda et al., 1996; Moraes et al., 1999), em florestas ciliares (Carpanezzi, 1980; Delitti, 1984; Durigan et al., 1996), em floresta de restinga (Moraes et al., 1999), em campo cerrado (Delitti, 1984) e na floresta de *Araucaria* e *Podocarpus* (Berzaghi, 1994). Especificamente para ecossistemas de florestas estacionais semidecíduais paulistas, são encontrados os trabalhos de Meguro et al. (1979), Pagano (1989a, b), Poggiani & Monteiro Junior (1990), Morellato (1992a, b), Teixeira et al. (1992), Cesar (1993), Schlitter et al. (1993), Pagano et al. (1996), Diniz et al. (1997), Diniz & Pagano (1997), Gabriel (1997) e Oliveira (1997).

Proctor (1983) discute os problemas relativos a dificuldade de comparação de dados entre trabalhos com serapilheira, como consequência das diferentes metodologias de coleta adotadas. Entretanto, vários trabalhos têm demonstrado padrões gerais de produção de serapilheira no espaço e no tempo, particularmente em florestas estacionais semidecíduas, nas quais as variações sazonais na produção são normalmente decorrentes da fenologia da vegetação e/ou sazonalidade climática (Meguro et al., 1979; Morellato, 1992a, b; Dias & Oliveira Filho, 1997).

Poucos estudos tem focado a produção de serapilheira em áreas submetidas à distúrbios, visando entender a relação deste compartimento com o processo regenerativo da vegetação. Segundo Lowman (1988) a estrutura vertical e horizontal da comunidade vegetal e a composição e distribuição de espécies podem interferir na distribuição e produção de serapilheira. Em áreas com distúrbios a produção de serapilheira seria afetada

principalmente pela simplificação da estrutura da vegetação. Destacam-se neste aspecto as pesquisas de Domingos et al. (1990, 1997) e Leitão Filho et al. (1993) realizadas em áreas degradadas por atividades antrópicas, em regiões da Serra do Mar próximas a Cubatão (SP).

Neste contexto o presente estudo teve por objetivos: 1) quantificar a variação temporal e espacial da produção de serapilheira (total e frações) em clareiras naturais; 2) investigar a existência de correlações entre condições climáticas com a produção de serapilheira nestes ambientes; 3) através de abordagem comparativa com outros estudos discutir as relações entre as características físicas e bióticas das clareiras e a produção de serapilheira; 4) analisar a influência da deposição de serapilheira no processo regenerativo das clareiras.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Para avaliar a produção de serapilheira nas clareiras foram utilizados trinta coletores de madeira de 0,5 x 0,5 m com fundo de tela de náilon com malha de 1 x 1 mm, suspensos 10 cm acima da superfície do solo. Esta metodologia tem sido apresentada e discutida por vários autores (Klinge & Rodrigues, 1968; Chapman, 1976; Carpanezzi, 1980), sendo amplamente utilizada em estudos de deposição de serapilheira de florestas autóctones (Berzaghi, 1994; Miranda et al., 1996; Moraes & Delitti, 1996; Pagano et al., 1996; Domingos et al., 1997).

Os coletores foram instalados nas dez clareiras estudadas, sendo distribuídos aleatoriamente três em cada uma, constituindo, assim, as repetições por clareira. O material interceptado pelos coletores foi recolhido regularmente, em intervalos de trinta dias, sendo acondicionado em sacos plásticos, etiquetados e conduzido ao laboratório. As coletas foram realizadas durante o período de doze meses, de janeiro a dezembro de 1997. Em cada coleta, a serapilheira retirada dos coletores, após secagem prévia ao ar, foi triada manualmente nas frações: folhas, flores, frutos e ramos com até 2 cm de diâmetro. Adotou-se este limite máximo de diâmetro para ramos, buscando-se padronizar a metodologia com outros estudos realizados em florestas tropicais. Após a triagem, as frações foram acondicionadas em sacos de papel etiquetados e levados à secagem em estufa com circulação de ar, a 70°C, até peso constante. Posteriormente, cada fração foi pesada separadamente, em uma balança com precisão para 0,001g. Na triagem da fração frutos, estes foram examinados morfológicamente e as prováveis síndromes de dispersão foram definidas.

Com os dados obtidos calcularam-se as médias mensais da serapilheira total e de suas frações, em Kg.ha⁻¹, bem como a porcentagem de cada fração. Também foram feitas, por meio de análise de variância, comparações entre a produção de serapilheira total entre as dez clareiras e, através do Teste de Tukey testou-se a significância das variações. Aplicou-se ainda análise de regressão para testar a correlação entre a produção de

serapilheira por clareira e os parâmetros da vegetação colonizadora como: densidade total, área basal, dominância de espécies pioneiras e de secundárias tardias (Capítulo 1).

Para avaliar a influência de fatores climáticos na produção de serapilheira ao longo do ano, foi calculada a matriz de coeficientes de correlação de Pearson entre produção mensal de serapilheira e as variáveis climáticas para o ano de 1997: temperatura média mensal, média mensal das temperaturas máximas, média mensal das temperaturas mínimas, precipitação pluviométrica mensal, número de eventos mensais de precipitação, umidade relativa, insolação e velocidade do vento. A matriz e demais análises estatísticas foram realizadas utilizando-se o programa SYSTAT versão 5.03 (Wilkinson, 1991). Com o propósito de auxiliar na discussão sobre a relação entre clima e serapilheira produzida, efetuou-se, para o ano em que foram realizadas as coletas de serapilheira (1997), o balanço hídrico segundo Thornthwaite & Mather (1955), utilizando-se o programa BHnorm versão 3.0 (Rolim & Sentelhas, 1997). Todos os dados climáticos utilizados neste estudo corresponderam ao período de janeiro a dezembro de 1997, e foram fornecidos pelo posto meteorológico da Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agronômico de Campinas (IAC), localizado nas proximidades da Reserva. Para verificar se o ano de 1997 apresentou-se climaticamente de forma típica ou não, comparou-se os balanços hídricos daquele ano com o do período de 1961 – 1990 (ver Área de Estudo).

3. RESULTADOS

3.1. Produção de serapilheira por clareira

Os valores de produção de serapilheira total por clareira encontram-se na Tabela 1, onde são apresentados também os resultados do teste de Tukey. Verifica-se nesta tabela que a produção de serapilheira total entre clareiras variou de 4093,587 Kg.ha⁻¹.ano⁻¹ a 7856,933 Kg.ha⁻¹.ano⁻¹. Esta variação não foi muito expressiva, tendo em vista que à exceção destes valores extremos não houve diferenças significativas de produção de serapilheira total entre as clareiras. Na Tabela 2, são apresentados os resultados da análise de variância da produção de serapilheira entre as dez clareiras estudadas. Para o conjunto das clareiras a produção de serapilheira total foi estimada em 5968,32 Kg.ha⁻¹.ano⁻¹, valor inferior a maioria dos obtidos em florestas estacionais semidecíduais do Estado de São Paulo (Tabela 4).

A Figura 1, possibilita a visualização da variação de produção anual de serapilheira total e frações entre as clareiras. Observa-se que a produção anual da fração foliar apresentou padrão de variação entre clareiras semelhante ao da serapilheira total, e que para as demais frações esta variação foi menos acentuada. À exceção da fração ramos, ocorreram, na clareira com maior produção de serapilheira total, os maiores valores de todas as frações. Na clareira com menor produção, à exceção da fração frutos, ocorreram os menores valores das demais frações.

No conjunto das clareiras, as correlações não foram significativas ($P > 0,05$) entre a produção de serapilheira com a densidade de indivíduos nas clareiras, com a área basal dos indivíduos nas clareiras e com a dominância de espécies tardias (Tabela 3). Assim, não é possível, estatisticamente, atribuir-se a estes parâmetros a variação da produção de serapilheira entre as clareiras. No entanto, a produção de serapilheira total correlacionou-se significativa e positivamente com a dominância de espécies pioneiras (Tabela 3, Figura 2). Portanto, em clareiras com elevada dominância de espécies pioneiras, houve uma tendência à maior produção de serapilheira.

Tabela 1 - Produção anual de serapilheira total por clareira. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

Clareiras	Serapilheira total (kg.ha ⁻¹ .ano ⁻¹)
1	4859,507 ab ¹
2	5467,693 ab
3	6324,080 ab
4	7856,933 a
5	6090,320 ab
6	4773,373 ab
7	4093,587 b
8	6800,520 ab
9	6671,013 ab
10	6746,133 ab

¹ Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey (P<0,05).

Tabela 2 - Análise de variância para a produção média de serapilheira total entre clareiras.

Fonte de variação	GL	SQ	QM	F
Entre	9	35.770.000	3.974.444,4	2,82 *
Dentro	20	28.230.000	1.411.500	
Total	29	75.400.000		

* Significativo a 5 % de probabilidade.

Tabela 3 – Resultados das análises de regressão entre a produção de serapilheira por clareira (Litter) e alguns parâmetros da vegetação colonizadora.

Parâmetros da vegetação	r ²	Equação	F	P
Densidade total (DT)	0,41	_____	1,594	0,41 NS
Área basal (AB)	0,32	_____	0,915	0,367 NS
Dominância de Pioneiras (DoP)	0,67	Litter = 5,0493 + 0,045 DoP	6,628	0,033
Dominância de Tardias (DoT)	0,43	_____	1,87	0,21 NS

Tabela 4 - Produção de serapilheira total e fração foliar em florestas do Estado de São Paulo.

Ref. Bibliográfica	FF/ Local	Serapilheira Total (Kg.ha ⁻¹ .ano ⁻¹)	Fração Foliar (Kg.ha ⁻¹ .ano ⁻¹)
Este estudo	FES (Campinas)	5968	4528
Meguro et al. (1979)	FES (São Paulo)	9400	5895
Diniz & Pagano (1997)	FES (Araras)	11590	7680
Pagano (1989)	FES (Rio Claro)	8643	5361
Poggiani & Monteiro Junior (1990)	FES (Piracicaba)	—	8500
Morellato (1992)	FES (Jundiaí)	8600	5500
Teixeira et al. (1992)	FES (São Paulo)	7288	4907
Cesar (1993)	FES (Anhembi)	8800	5683
Schlittler et al. (1993)	FES (Teodoro Sampaio)	7568	4736
Gabriel (1997)	FES (Anhembi e Bofete)	7928	5322
Oliveira (1997)	FES (Piracicaba)	14716	10533
Pagano et al. (1998)	FD (Brotas)	6872	4565
Varjabedian & Pagano (1988)	FA (São Paulo)	7900	5000
Domingos et al. (1990)	FA menos poluída (Paranapiacaba)	3810	—
Domingos et al. (1990)	FA mais poluída (Paranapiacaba)	1803	—
Leitão Filho et al. (1993)	FA mais jovem (Cubatão)	5681	4588
Leitão Filho et al. (1993)	FA mais madura (Cubatão)	4460	3638
Leitão Filho et al. (1993)	FA em início de sucessão (Cubatão)	5288	4641
Custódio Filho et al. (1996)	FA (São Paulo)	6054	4403
Domingos et al. (1997)	FA (Paranapiacaba)	7007	5081
Moraes et al. (1999)	FA (Ilha do Cardoso)	6300	4420
Carpanezzi (1980)	FC (Lençóis Paulistas)	10503	6740
Delitti (1984)	FC (Mogi-Guaçu)	6687	4628

Tabela 4 – Continuação.

Durigan et al. (1996)	FC lençol freático profundo (Assis)	6398	4718
Durigan et al. (1996)	FC lençol freático profundo (Marília)	11126	8049
Durigan et al. (1996)	FC (Tarumã)	9744	7103
Berzaghi (1994)	FAP (Campos do Jordão)	6880	—
Moraes et al. (1999)	FR (Ilha do Cardoso)	3900	2920

FF = Formação Florestal - FA: Floresta Atlântica; FAP: Floresta de Araucária e Podocarpus; FC: Floresta Ciliar; FD: Floresta Decídua; FES: Floresta Estacional Semidecidual; FR: Floresta de Restinga.

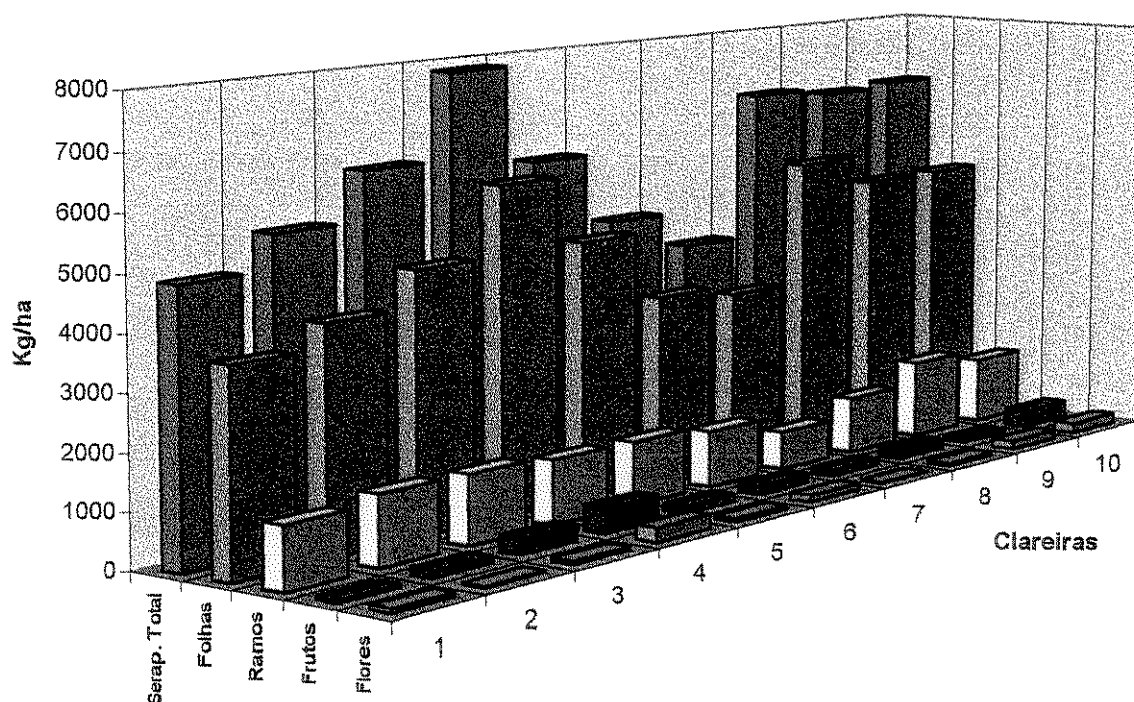


Figura 1 – Produção anual de serapilheira total e frações, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

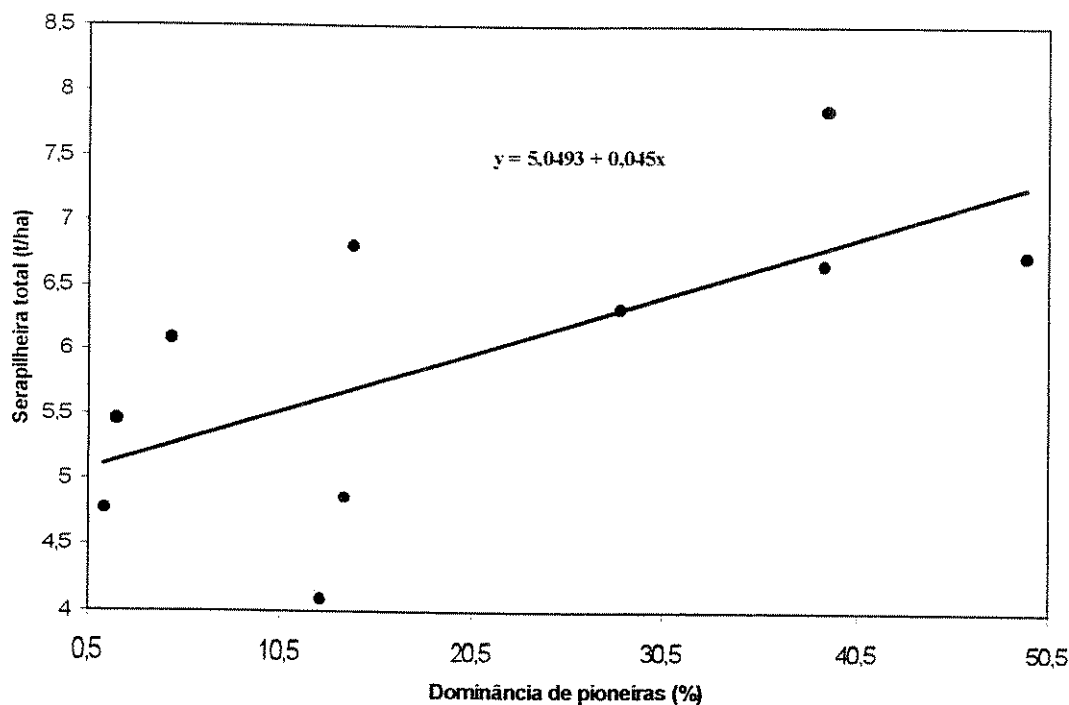


Figura 2 – Produção anual de serapiilheira em função da dominância de espécies pioneiras, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

3.2. Variação temporal da produção de serapiilheira

As produções mensais de serapiilheira total e frações estão apresentadas na Tabela 5. As Figuras 3 a 7 mostram a produção de serapiilheira total e frações ao longo do ano de 1997. A produção de serapiilheira total foi estimada em $5968,32 \text{ Kg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$, sendo a fração folhas predominante e em grande parte responsável pela variação temporal desta (Figura 8). Os maiores valores de produção tanto de serapiilheira total como da fração foliar foram obtidos no final do inverno e início da primavera, nos meses de agosto a outubro, com pico de produção em setembro (Figuras 3 e 4).

Em ordem decrescente de contribuição à produção total, aparecem as frações ramos, frutos e flores (Figura 8). A fração ramos apresentou padrão de variação temporal semelhante ao da serapiilheira total, com máxima produção entre os meses de agosto a outubro (Figura 5). A fração frutos atingiu a máxima produção em setembro (Figura 6).

Com a menor participação, a fração flores foi a que apresentou padrão de variação temporal mais distinto das demais, com picos de produção em março, agosto e dezembro (Figura 7).

Na Tabela 6, são apresentados os coeficientes de correlação entre as variáveis climáticas e a produção de serapilheira, onde observa-se correlação significativa apenas entre a produção de serapilheira total e a velocidade do vento e a umidade relativa. A deposição de serapilheira foi influenciada positivamente pela velocidade do vento e, negativamente pela umidade relativa, ou seja, as maiores deposições ocorreram na época do ano com umidade mais baixa e ventos mais fortes.

As Figuras 9, 10, 11 e 12 apresentam os valores de produção de serapilheira em relação a precipitação pluviométrica, a temperatura média mensal, a umidade relativa e a velocidade do vento, respectivamente. Observa-se que a produção de serapilheira apresentou relação negativa, embora não significativa, com a precipitação (Figura 9). Já a temperatura média mensal parece não ter influenciado o padrão de produção ao longo do ano (Figura 10). A umidade relativa correlacionou-se negativamente com a deposição de serapilheira (Figura 11), a qual acompanhou a curva da velocidade do vento (Figura 12).

O balanço hídrico para o ano de 1997 é apresentado na Figura 13 e o extrato deste balanço hídrico, com os períodos de déficit e excedente hídrico, na Figura 14. Verifica-se nestas figuras a ocorrência de deficiência hídrica num primeiro período entre os meses de março e abril e num segundo período entre agosto a outubro, que coincidiu com a época de maior deposição de biomassa aérea. Comparando-se com o balanço hídrico normal (período de 1961 a 1990), apresentado no Capítulo 1, verifica-se o mesmo padrão climático, contudo algumas variações ocorreram, como o déficit hídrico entre março e abril e o excedente hídrico em junho do ano de 1997. O déficit hídrico acumulado para o ano de 1997, de 29,1 mm, foi um pouco superior ao encontrado no balanço hídrico normal, mas ainda esta dentro da faixa de 50 mm sugerida para a região de Campinas (Camargo, 1978). Portanto, o ano das coletas não pode ser considerado como climaticamente atípico. Contudo, deve-se ressaltar que as comparações climáticas entre os dois períodos devem ser feitas com cautela, tendo em vista que no balanço hídrico normal utilizaram-se dados meteorológicos de 30 anos.

Tabela 5 - Produção mensal de serapilheira total e frações durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra. Valores em Kg.ha⁻¹.

Mês/Fração	Serap. total	Folhas	Ramos	Frutos	Flores
Janeiro	400,563	275,236	106,099	16,268	2,960
Fevereiro	467,789	347,617	88,751	20,237	11,184
Março	449,352	363,032	56,036	7,897	22,387
Abril	297,649	252,160	38,937	5,359	1,193
Mai	418,884	311,361	100,717	5,543	1,263
Junho	275,083	217,273	46,199	11,304	0,307
Julho	350,269	275,637	65,528	5,369	3,735
Agosto	780,372	623,063	124,291	22,669	10,349
Setembro	859,108	667,175	145,437	45,080	1,416
Outubro	700,092	531,897	138,907	23,839	5,449
Novembro	449,87	323,835	103,155	14,435	8,445
Dezembro	519,286	340,036	136,223	11,128	31,899
Total	5968,317	4528,323	1150,279	189,128	100,587

Tabela 6 - Valores de coeficientes de correlação de Pearson entre as variáveis: Tmax = média das temperaturas máximas; Tmed = temperatura média mensal; Tmin = média das temperaturas mínimas; Ppt = precipitação pluviométrica; Nev = número de eventos mensais de precipitação; UR = umidade relativa; Insol = insolação média; Vent = velocidade média do vento; Serap = produção de serapilheira total.

	Tmax	Tmed	Tmin	Ppt	Nev	UR	Insol	Vent	Serap
Tmax	1								
Tmed	0.974**	1							
Tmin	0.911**	0.980**	1						
Ppt	0.479	0.628*	0.729**	1					
Nev	0.556	0.702*	0.798**	0.959**	1				
UR	0.099	0.296	0.465	0.663*	0.673*	1			
Insol	0.055	-0.126	-0.274	-0.659*	-0.661*	-0.639*	1		
Vent	0.312	0.199	0.079	-0.387	-0.242	-0.565	0.386	1	
Serap	0.343	0.201	0.056	-0.178	-0.136	-0.679*	0.230	0.752**	1

* Significativo a 5% de probabilidade. ** Significativo a 1% de probabilidade

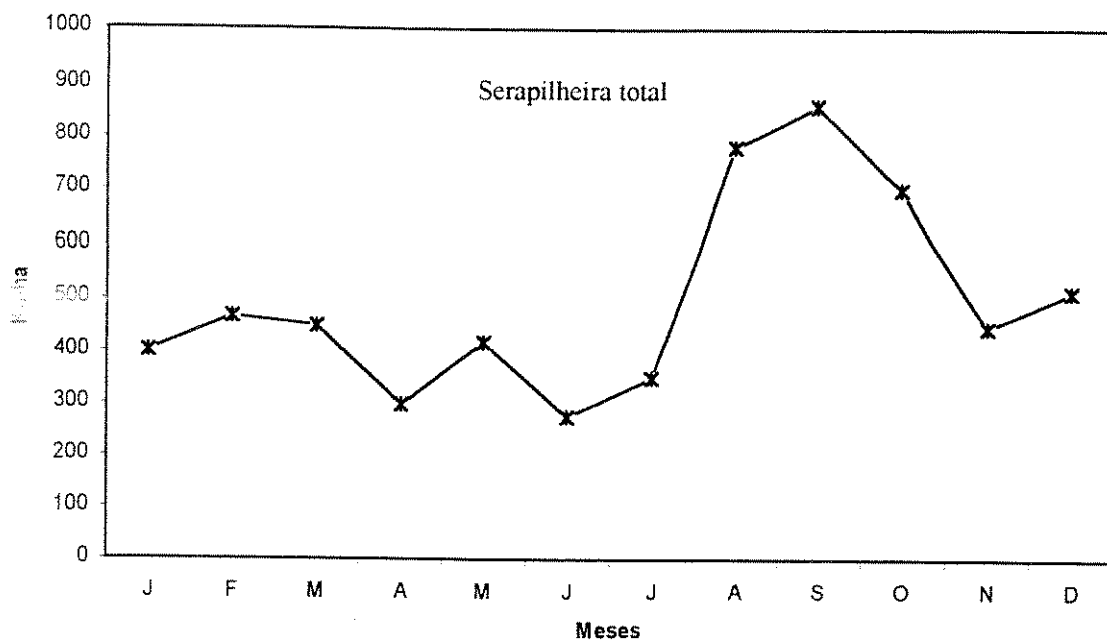


Figura 3 – Produção mensal de serapilheira total durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

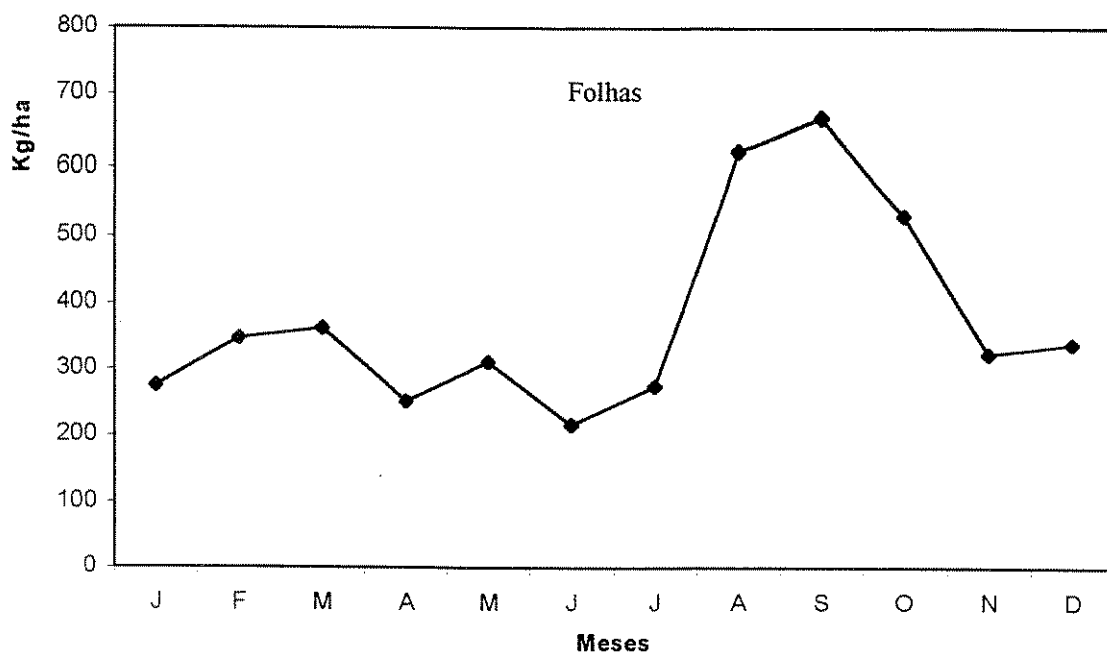


Figura 4 – Produção mensal da fração foliar da serapilheira durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

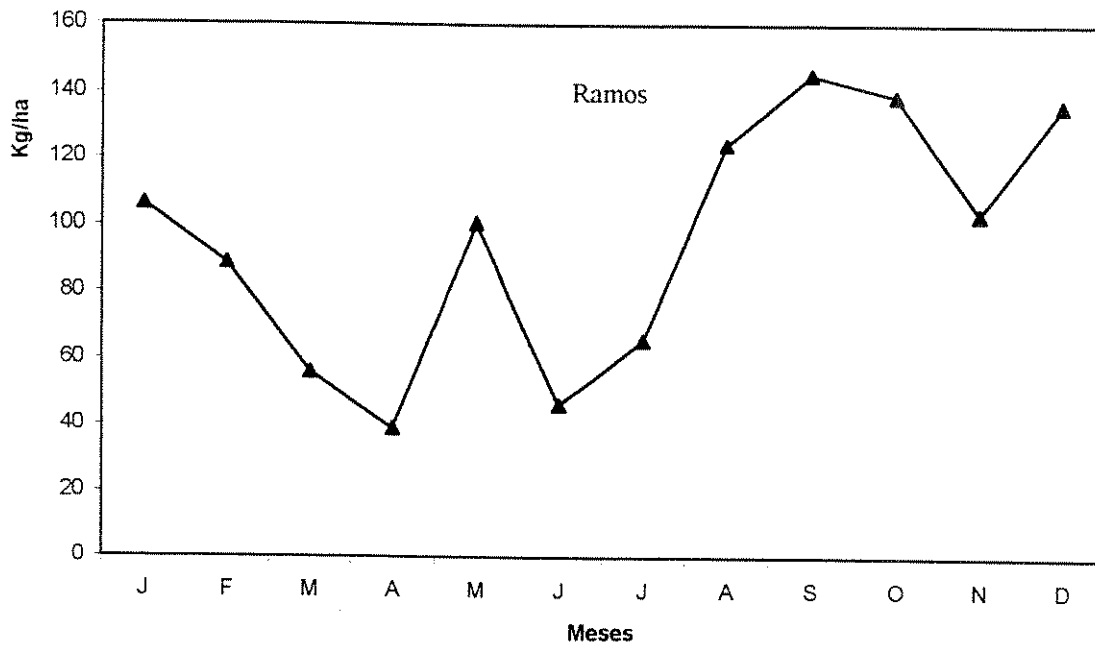


Figura 5 – Produção mensal da fração ramos da serapilheira durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

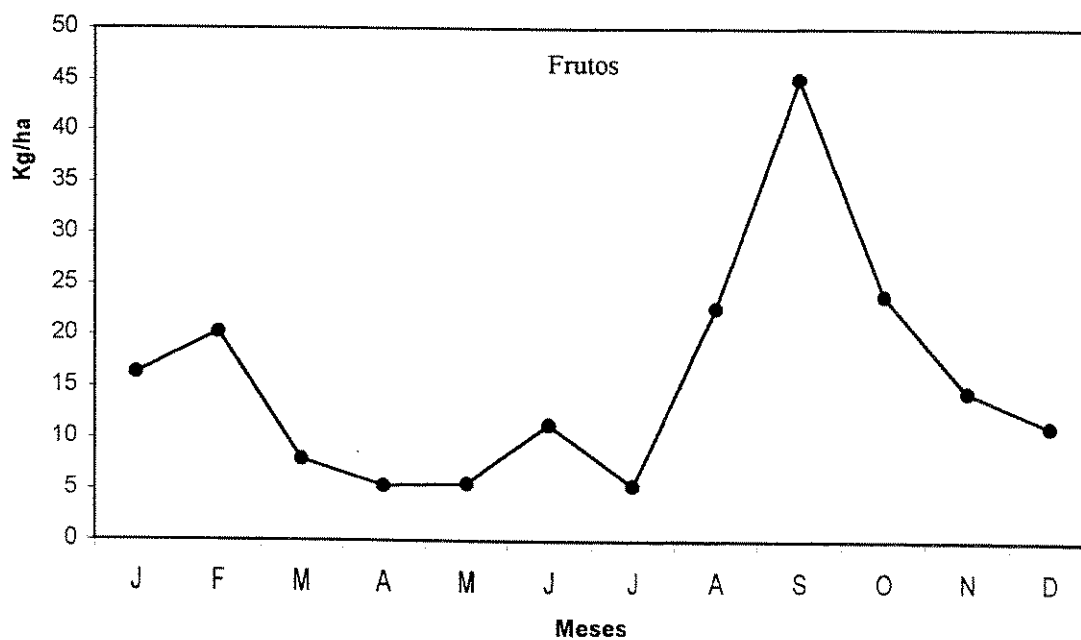


Figura 6 – Produção mensal da fração frutos da serapilheira durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

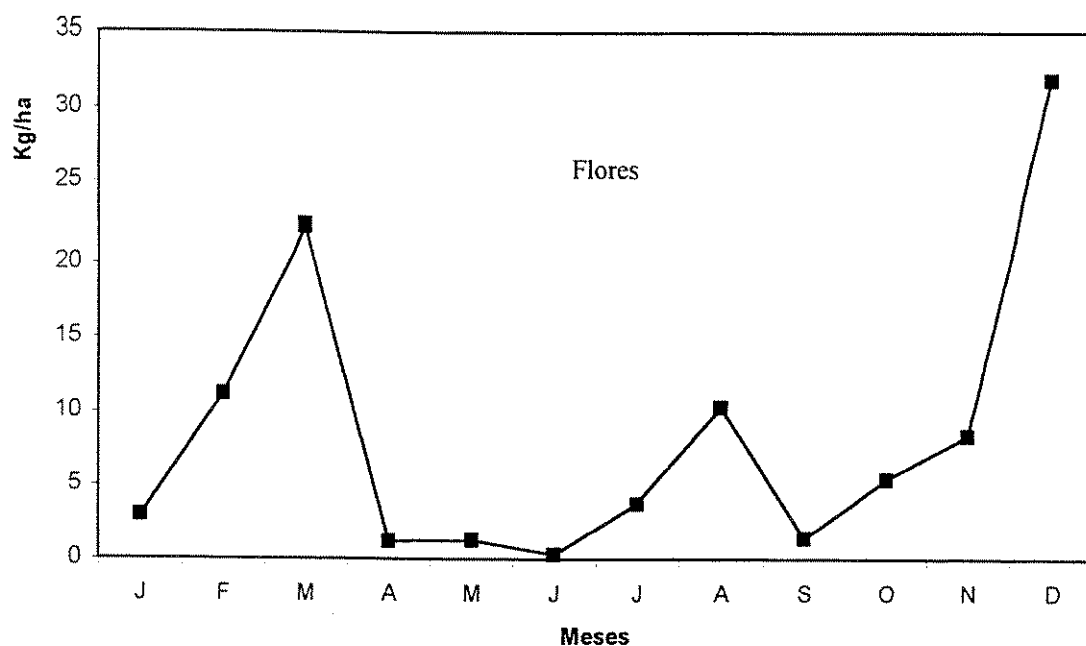


Figura 7 – Produção mensal da fração flores da serapilheira durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

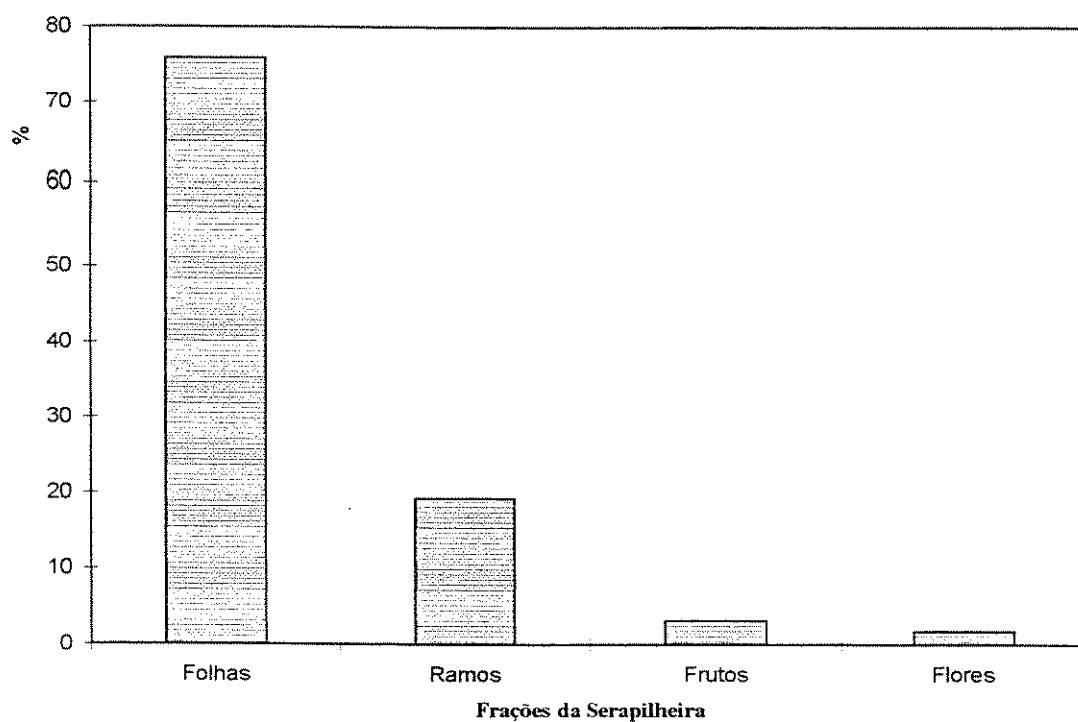


Figura 8 – Porcentagens das frações da serapilheira total produzida anualmente em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

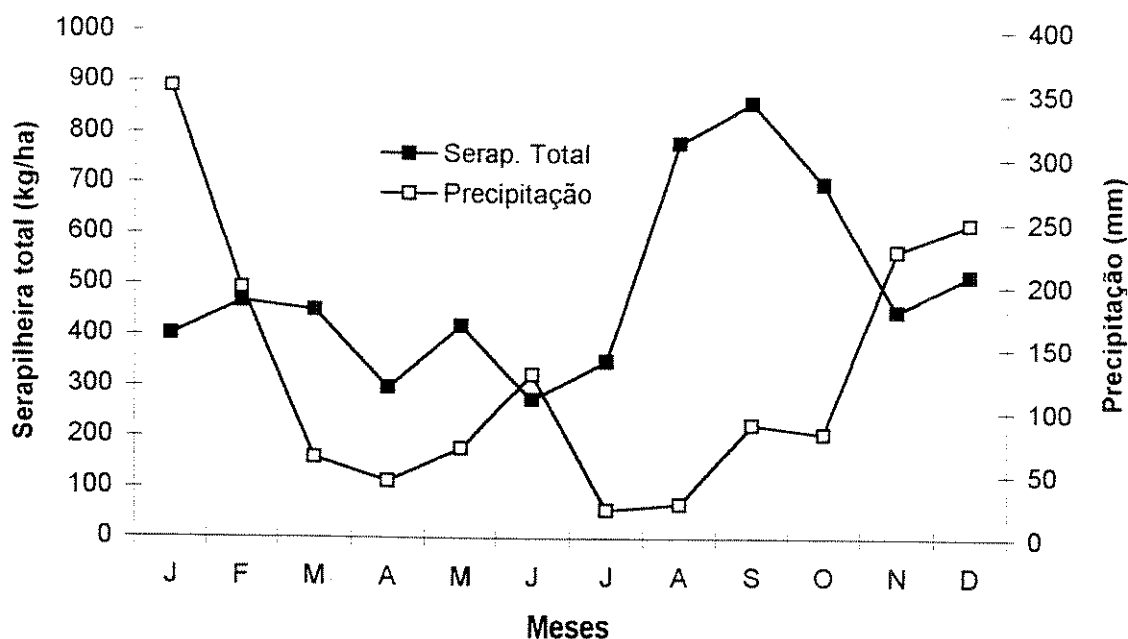


Figura 9 – Produção mensal de serapilheira e valores de precipitação pluviométrica durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal Santa Genebra, Campinas, SP.

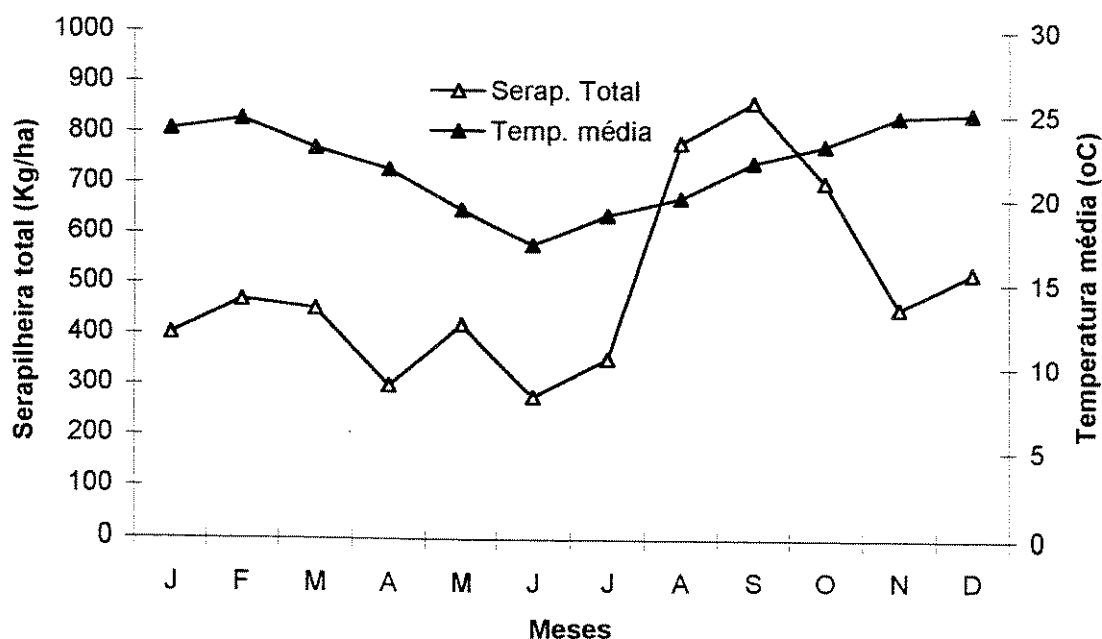


Figura 10 – Produção mensal de serapilheira e valores de temperatura média durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

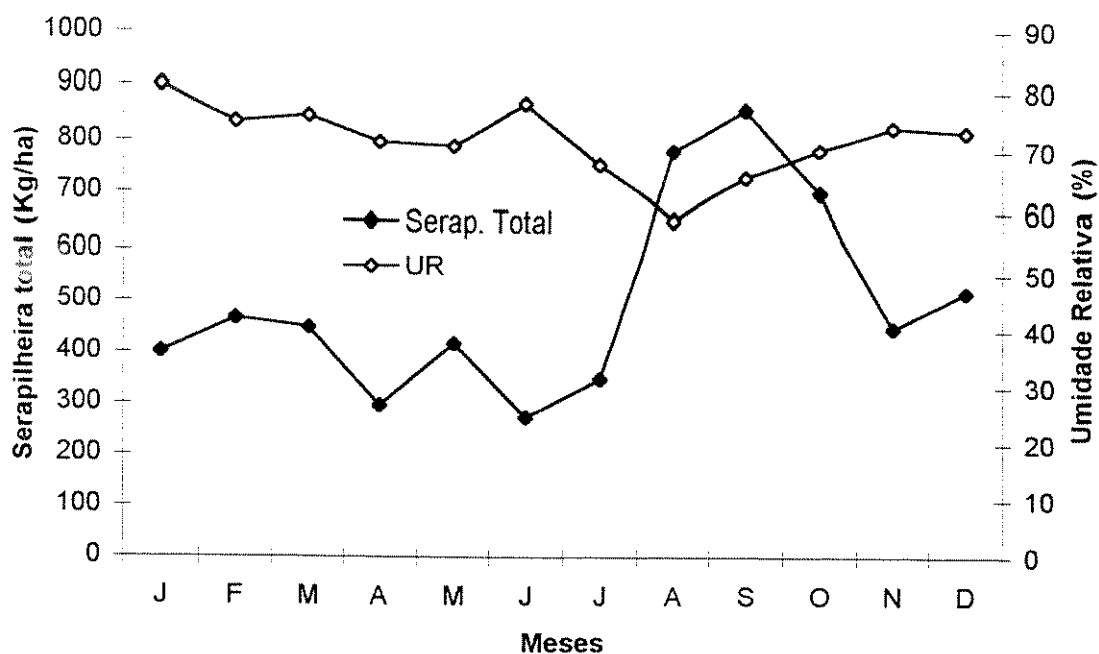


Figura 11 – Produção mensal de serapilheira e valores de umidade relativa durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

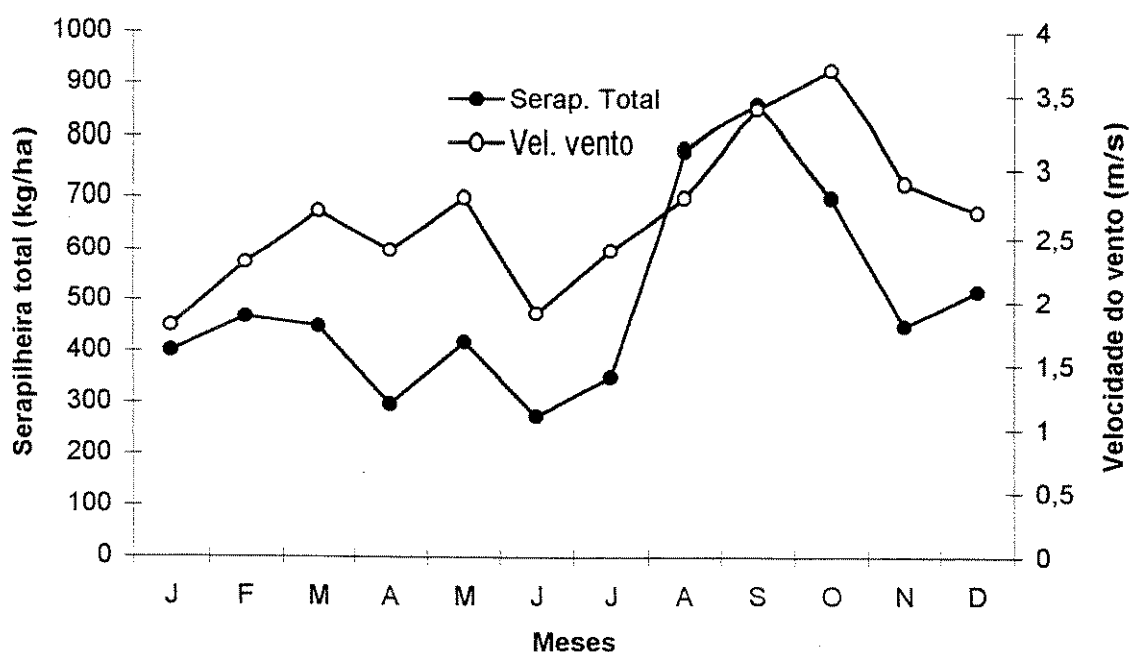


Figura 12 – Produção mensal de serapilheira e valores de velocidade do vento durante o ano de 1997, em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

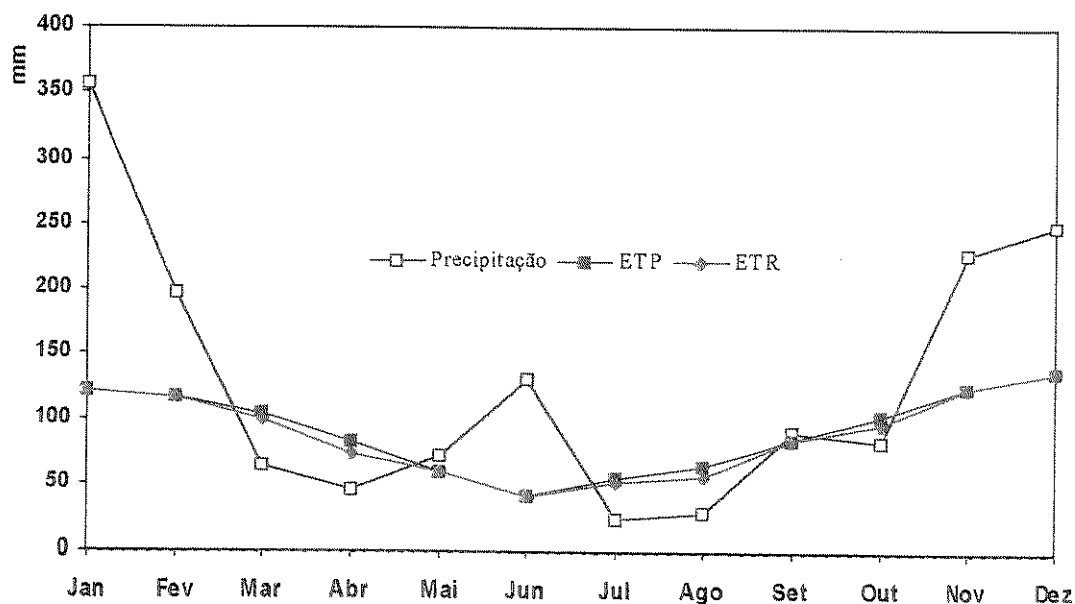


Figura 13 – Balanço hídrico do município de Campinas, SP, para o ano de 1997 (Thornthwaite & Mather, 1955). Dados meteorológicos fornecidos pelo Instituto Agrônomo de Campinas. ETP = evapotranspiração potencial, ETR = evapotranspiração real.

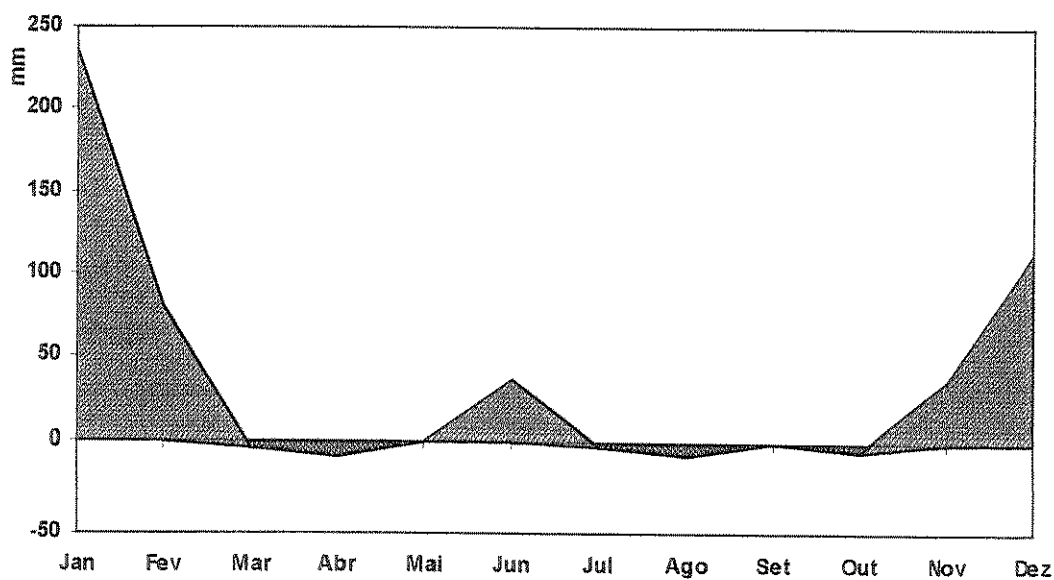


Figura 14 – Extrato do balanço hídrico do município de Campinas, SP, para o ano de 1997, com o déficit hídrico em vermelho e o excedente hídrico em azul.

4. DISCUSSÃO

4.1. Variação na produção de serapilheira entre clareiras

A produção anual de serapilheira para as clareiras como um todo situa-se abaixo da maioria dos valores estimados em florestas semidecíduas do Estado de São Paulo (Tabela 4) e dos previstos por Bray & Gorham (1964) para florestas situadas em latitudes correspondentes. Entretanto, situa-se dentro da faixa de produção prevista por Lonsdale (1988) para florestas localizadas em latitudes de 20° a 25°.

Em formações florestais de outras regiões brasileiras também tem sido encontrado valores de produção de serapilheira um pouco superiores ao deste estudo. Na floresta amazônica de terra firme estimou-se a produção em 7300 Kg.ha⁻¹.ano⁻¹ (Silva & Lobo, 1982), em floresta semidecídua do Paraná foram estimados 9960 Kg.ha⁻¹.ano⁻¹ (Santos, 1989), do Rio Grande do Sul 7760 Kg.ha⁻¹.ano⁻¹ (Cunha et al., 1993) e de Minas Gerais 7300 Kg.ha⁻¹.ano⁻¹ (Dias & Oliveira Filho, 1997), em floresta de araucária de São Mateus do Sul (PR) 6527 kg.ha⁻¹.ano⁻¹ (Britez et al., 1992) e na floresta da Tijuca (RJ) 8900 Kg.ha⁻¹.ano⁻¹ (Oliveira & Lacerda, 1993).

Pagano (1989a), Schilittler et al. (1993) e Oliveira (1997) consideraram haver correlação entre a produção de serapilheira e o grau de perturbação, apontando maior produção nas florestas com alta infestação por lianas e número elevado de clareiras. No presente estudo, o valor estimado de produção de serapilheira não confirma esta colocação, uma vez que as coletas foram realizadas exatamente em clareiras. Entretanto, vale ressaltar que as clareiras estudadas encontram-se em trechos mais preservados da floresta, localizadas mais ao centro da Reserva e, portanto, sob menor efeito de borda e com menor incidência de lianas.

Alguns trabalhos realizados em áreas sob forte grau de perturbação e com resultados de deposição de serapilheira semelhantes ao encontrado neste estudo, dão subsídios para a discussão sob o tipo da correlação existente entre grau de perturbação do ecossistema e produção de serapilheira.

A ausência de correlações significativas entre produção de serapilheira e os parâmetros densidade total, área basal total e dominância de espécies tardias, deve ser consequência da baixa variação na deposição entre clareiras. Dias & Oliveira-Filho (1997) também não encontraram correlação significativa entre a produção de serapilheira total e o número e área basal de árvores entre áreas de uma floresta estacional semidecidual montana.

Observações de campo e do material depositado nos coletores permitem apontar as diferenças estruturais, florísticas e físicas entre as clareiras como responsáveis por parte das variações na serapilheira produzida. Como estatisticamente, foram diferentes apenas duas clareiras, a que apresentou produção máxima de serapilheira e a que teve produção mínima, a discussão dos possíveis fatores envolvidos se limita a estas clareiras.

Para a clareira onde ocorreu o valor máximo de produção observou-se a influência de indivíduos do entorno, incidência de lianas e indivíduos de espécies pioneiras. *Senna macranthera*, espécie pioneira representada por um grande indivíduo presente no entorno desta clareira, foi responsável pela deposição de grandes quantias de folhas, ramos finos e material reprodutivo ao longo do ano. Dois dos três coletores instalados na área receberam material deste indivíduo da espécie. Os frutos desta espécie, que são vagens grandes e pesadas, e a floração muito abundante durante vários meses do ano, contribuíram para sua influência no peso total da serapilheira. Com relação à fração frutos é digno de nota algumas observações de campo, quando constatou-se o papel de macacos-prego (*Cebus apella nigrinus*) na derrubada dos frutos que chegaram aos coletores e áreas circunvizinhas, embora tenham atuado como predadores das sementes. Também no entorno desta clareira, teve sua contribuição um grande indivíduo de *Esenbeckia leiocarpa*, que depositou quantidade expressiva de folhas, frutos e sementes em determinadas épocas do ano. Dentro da clareira, verificou-se maior participação na serapilheira total por *Acacia polyphylla* que contribuiu com folhas, ramos e frutos, seguida de outras pioneiras como *Urera baccifera* e *Croton floribundus*, além de lianas que cobriram um dos coletores. Com relação às lianas, apenas nesta clareira constatou-se uma incidência mais expressiva.

Para a clareira com a menor produção, esta pode ser atribuída à baixa dominância de espécies pioneiras, ausência quase total de lianas e pouca contribuição de árvores e arbustos do entorno.

Apesar de estatisticamente a deposição de serapilheira não ter afetado a colonização das clareiras, cabe ressaltar que a ausência de correlação entre os parâmetros da vegetação e a deposição ocorreu entre clareiras e que, um estudo detalhado de deposições em diferentes partes das clareiras, e da regeneração nestes micrositios podem revelar efeitos de escala local (Bergelson, 1990; Facelli & Pickett, 1991; Molofsky & Augspurger, 1992; Facelli & Facelli, 1993; Cintra, 1997; Pugnaire & Lozano, 1997).

Em algumas clareiras, principalmente nas maiores, foram detectadas áreas com acúmulo de folhas de *Pachystroma longifolium* e *Cecropia hololeuca* inibindo a regeneração, o que pode estar mascarando os efeitos esperados de ocupação por guildas de regeneração (Molofsky & Augspurger, 1992). Contudo, por se tratarem de áreas pequenas, estes efeitos da deposição de serapilheira na vegetação colonizadora foram diluídos quando considerou-se nas análises estatísticas as áreas totais das clareiras.

Embora sem comprovação estatística estas observações abrem perspectivas para estudos futuros em nível de microsítios dentro das clareiras, criados pela deposição de serapilheira, ou outros fatores, que devem estar influenciando o processo regenerativo das mesmas.

4.2. Variação temporal da produção de serapilheira

4.2.1. Serapilheira total

A produção de serapilheira total foi contínua ao longo do ano apresentando efeitos de sazonalidade, atingindo os maiores valores no final da estação seca entre os meses de agosto e outubro, com pico de produção em setembro. Este padrão de produção tem sido registrado na maioria dos trabalhos realizados em florestas estacionais semidecíduais paulistas, estando associados aos meses secos do ano, com ênfase ao final da estação seca (Pagano, 1989 a, b; Poggiani & Monteiro Junior, 1990; Morellato, 1992a, b; Cesar, 1993; Schilittler et al., 1993; Diniz & Pagano, 1997; Gabriel, 1997; Oliveira, 1997). Neste aspecto, Golley (1983) afirma que em florestas com estação seca definida, a queda de serapilheira

tende a atingir valores máximos nesta época. Portanto, nas clareiras o padrão de deposição de serapilheira não difere de outros ambientes da floresta, considerando o mosaico florestal.

Apesar de a maior produção ter coincidido com a estação seca não foi verificada correlação significativa entre esta e os principais fatores climáticos analisados. Resultados semelhantes foram obtidos por Pagano (1989a) e Cesar (1993) em florestas estacionais semidecíduais de regiões próximas de Campinas, SP, e por Custódio Filho et al. (1996) em área de floresta atlântica. Delitti (1989) e Herbohn & Congdon (1993) consideram a ocorrência de maior produção na estação seca influenciada principalmente pelo estresse hídrico. Poggiani & Monteiro Junior (1990) estudando a deposição de serapilheira em uma floresta semidecídua de Piracicaba, SP, sugeriram que quando o solo está suprido em água, devido a ocorrência de chuvas no inverno, a queda de folhas deve ser postergada para os meses seguintes. Esta consideração talvez possa ser aplicada neste estudo para explicar em parte a falta de correlação entre produção de serapilheira e precipitação. Apesar da ausência de correlação significativa, no ano das coletas (1997), a partir de junho a curva da deposição de serapilheira apresentou relação negativa com a curva da precipitação (Figura 9).

Para o ano de 1997 verificou-se que os meses com menores valores de precipitação foram julho e agosto com 19,1 mm e 20,1 mm, respectivamente, em setembro e outubro estes valores subiram para 89,7 mm e 82,7 mm, porém ainda inferiores à média de 130 mm para o ano. Portanto, o pico de produção em setembro, deve ser consequência dos meses secos de julho e agosto. Além disso, o período de maior produção (agosto a outubro), coincidiu com o do déficit hídrico.

Outro fator importante, que muitas vezes não é considerado quando se analisa a influência de condições climáticas na produção de serapilheira, é a velocidade do vento, que, neste estudo, correlacionou-se significativa e positivamente com esta produção. Nos meses de setembro e outubro ocorreram ventos com maiores velocidades, o que deve ter contribuído para a queda de material vegetal. Resultados semelhantes foram obtidos por Oliveira (1997) em floresta estacional semidecidual de Piracicaba, SP, que constatou ventos com maiores velocidades em setembro e outubro coincidindo com a época de maior deposição de serapilheira. Em floresta da Austrália, Herbohn & Congdon (1993) também

destacaram a influência de ventos fortes na deposição de serapilheira. Em floresta tropical montana do Havaí, Vitousek et al. (1995) encontraram relação positiva entre queda de material vegetal e os ventos fortes de inverno.

Os ventos fortes e o déficit hídrico registrados no período agosto/outubro na região da Reserva de Santa Genebra, devem ter criado um conjunto de fatores de estresse que contribuíram para a maior deposição de material vegetal (folhas, ramos e frutos) nas clareiras, nesta época do ano.

4.2.2. Frações da serapilheira

A deposição de material foliar foi estimada em $4528,32 \text{ Kg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$, valor que corresponde a 75,87% da serapilheira total produzida. Este percentual é superior ao sugerido por Bray & Gorham (1964) de 62% para esta fração, estando mais próximo ao valor de 70% estimado por Meentmeyer (1982).

Em outras florestas semidecíduas do Estado de São Paulo foram encontrados percentuais inferiores ou próximos ao obtido neste estudo, variando de 62,03% (Pagano, 1989a) a 71,58% (Oliveira, 1997). Percentuais desta fração, semelhantes e até superiores ao deste estudo, foram obtidos por Durigan et al. (1996) em florestas ciliares de Assis (SP) variando de 74% a 79% e Marília (SP) de 73% a 76%. Xiong & Nilsson (1997) em revisão sobre produção de serapilheira em florestas ripárias de vários países relataram a contribuição foliar variando de 72% a 80%.

Em estudos realizados em florestas com distúrbios tem-se verificado maior contribuição da fração folhas. Em floresta tropical da Austrália, Herbohn & Congdon (1993) encontraram percentuais desta fração entre 71,7% e 76,1%, sendo o maior valor estimado em clareira natural. Na Serra do Mar, em Cubatão, SP, Leitão Filho et al. (1993) estimaram a participação foliar variando de 80,76% a 87,77% dependendo do sítio analisado. Em floresta semidecídua de Piracicaba, SP, sob forte pressão antrópica, Oliveira (1997) estimou esta contribuição em 71,58%. A elevada deposição de folhas em florestas com distúrbios pode ser decorrência do rápido crescimento e conseqüente renovação foliar de espécies

pioneiras nestes ambientes, canalizando os fotossimilados em um primeiro momento à produção vegetativa.

A deposição da fração foliar ao longo do ano acompanhou o padrão verificado para a serapilheira total, o que normalmente é esperado, tendo em vista ser esta a fração principal. Portanto, a sazonalidade registrada para a serapilheira total, se deve principalmente a fração foliar, em decorrência da alta diversidade de espécies das florestas tropicais, sendo esta fração a mais comumente empregada na comparação de trabalhos, por ser a mais constante e homogênea (Pagano, 1989a).

A deposição máxima de folhas ocorreu no final da estação seca, entre os meses de agosto e outubro, com pico de produção em setembro. Este padrão pode ser uma resposta da vegetação ao agravamento do estresse hídrico entre os meses de julho e outubro, já que a derrubada de folhas reduziria a perda de água por transpiração. Por outro lado, a ocorrência de ventos fortes em setembro e outubro deve ter atuado como fator mecânico causando também a maior deposição neste período. Diversos estudos tem relacionado a queda de folhas com a disponibilidade de água em florestas submetidas à estação seca definida (Morellato, 1991, 1992a, b; Cesar, 1993; Wider & Wright, 1995). Estudando a fenologia da vegetação arbustivo-arbórea da Reserva de Santa Genebra, Morellato (1991) constatou que as espécies decíduas e semidecíduas apresentaram queda de folhas concentrada na estação mais seca do ano e período transicional, propondo estreita correlação entre deciduidade e estacionalidade climática.

A maior queda de folhas na estação seca e início da chuvosa verificada em muitas florestas tem sido atribuída à vários fatores. Para Alvim (1964), a maior queda de folhas no inverno estaria relacionada com a redução do comprimento do dia associado com a redução da temperatura, sugerindo mecanismo de fotoperíodo em florestas tropicais semelhante ao que predomina nas florestas temperadas. Matthes (1980) sugeriu que a queda de folhas estaria relacionada à baixa umidade, baixa temperatura e dias curtos. Para Martins (1982) a queda de folhas na estação seca em uma floresta semidecídua do interior do Estado, estaria relacionada à fatores genéticos das espécies, ou aos mecanismos de foto e termoperiodismo. Já Vogt et al. (1986) afirmaram que fatores climáticos e latitude não

interferem na derrubada de folhas e sim o comportamento fenológico intrínseco das espécies.

Poggiani & Monteiro Júnior (1990) consideraram que tanto os períodos de seca, como os de baixa temperatura interferem na sazonalidade de deposição de folhas. Morellato (1992b) citou além da deficiência hídrica a importância da disponibilidade de nutrientes e do fotoperíodo. Burghouts et al. (1994) indicaram a umidade do solo como o principal fator determinante do padrão de deposição foliar verificado em uma floresta da Malásia. Durigan et al. (1996) consideraram indiscutível o efeito do estresse hídrico em floresta ciliar onde o lençol freático é profundo, ressaltando que em áreas onde o lençol é superficial haveria evidências de que a sazonalidade da caducifolia seria determinada por outros fatores, além da disponibilidade de água no solo, o que também foi mostrado por Barros (1998) estudando a fenologia de espécies de floresta paludícola e por Takahasi (1998) para espécies de floresta atlântica.

Neste estudo, a disponibilidade de água e a velocidade do vento exerceram influência no aumento da deposição de folhas, entretanto, além destes, outros fatores climáticos, fisiológicos e genéticos devem estar condicionando a fenologia da comunidade ao longo do tempo evolutivo.

A fração ramos com $1150,28 \text{ Kg.ha}^{-1}\text{.ano}^{-1}$, representou 19,27% da serapilheira total produzida. Esta fração é a que apresenta maiores variações quanto a critérios de amostragem, particularmente em relação ao diâmetro máximo dos ramos, sendo por isso a menos indicada para a comparação de resultados da literatura (Proctor, 1983). Para estudos conduzidos em florestas paulistas, com métodos de amostragem semelhantes, a contribuição desta fração na biomassa total depositada tem sido muito variada, com o menor valor de 12,41% (Carpanezzi, 1980) e o maior de 32,6% (Pagano, 1989a).

A variação temporal da queda de ramos, apesar de ter sido irregular, apresentou também os maiores valores entre os meses de agosto a outubro, acompanhando de certa forma a variação da serapilheira total, porém, elevada produção também foi verificada em plena estação chuvosa. A maior deposição no final da estação seca, pode ser consequência do aumento da velocidade dos ventos que ocorreram nesta época causando danos mecânicos e queda de ramos mortos por fatores diversos. Herbohn & Congdon

(1993) mencionam que ventos fortes foram suficientes para remover grande proporção de ramos mortos retidos no dossel em uma floresta da Austrália. Lam e Dudgeon (1985) relacionaram a morte e queda de ramos em floresta de Hong Kong à baixa temperatura e ao estresse hídrico. A deposição também alta na estação chuvosa deve estar relacionada com a ação mecânica das chuvas (Custodio Filho et al., 1996; Dias & Oliveira Filho, 1997; Oliveira, 1997; Xiong & Nilsson 1997).

A fração frutos com 189,13 Kg.ha⁻¹.ano⁻¹ foi responsável por 3,17% da serapilheira produzida. Valores semelhantes foram encontrados por Pagano (1989a), 3,99% do total, em floresta semidecídua de Rio Claro, SP., e por Sanchez & Alvarez-Sanchez (1995), 3%, em floresta secundária do México. Valores superiores foram obtidos por Morellato (1992a), 5%, e por Cesar (1993), 6,21%, ambos em floresta semidecídua. Já Diniz & Pagano (1997) encontraram apenas 1,84% para esta fração em floresta semidecídua de Araras, SP. Domingos et al. (1997) estimaram em 2% a participação de frutos na serapilheira total de uma área preservada de floresta atlântica. Leitão Filho et al.(1993), estimaram em 0,3% a contribuição fração frutos em floresta atlântica sob forte poluição industrial, concluindo que o estágio sucessional caminhava para um declínio com as espécies canalizando toda sua energia na manutenção vegetativa.

A queda de propágulos ocorreu com menor intensidade de março a julho, atingindo valor máximo em setembro e iniciando uma redução em outubro. Em floresta semidecídua de Jundiaí, SP, Morellato (1992a) encontrou padrão de deposição da fração frutos semelhante ao deste estudo. Rodrigues (1992) também verificou maior queda de frutos em setembro na Reserva de Santa Genebra, o que atribuiu à maior participação, nesta época, de espécies com frutos secos adaptados à dispersão autocórica ou anemocórica. Nesta mesma floresta, Morellato (1991) encontrou maior número de espécies arbóreas e arbustivas em frutificação em setembro e Morellato & Leitão Filho (1996) constatarem aumento da frutificação de lianas também na estação seca. Segundo Morellato (1995) a dispersão anemocórica na Santa Genebra ocorre principalmente durante a estação seca, quando os ventos fortes, a baixa precipitação e o maior número de árvores sem folhas favorecem este tipo de dispersão.

No presente estudo, observações sobre os tipos de frutos e suas possíveis síndromes de dispersão indicaram uma tendência de predominância de frutos autocóricos e anemocóricos. Rodrigues (1992) considera que frutos anemocóricos e autocóricos são melhor amostrados nos coletores do que frutos zoocóricos, por serem transportados mais facilmente e a maioria das espécies não serem consumidas por frugívoros. Para Uhl (1987) em ambientes perturbados, espécies anemocóricas podem ter dispersão espacial e temporal mais eficaz, por não dependerem de agentes bióticos, o que facilitaria o estabelecimento de pioneiras. Schupp et al. (1989) consideram a dispersão anemocórica de sementes para o interior de clareiras mais eficiente que a zoocórica, porque nestas áreas a falha no dossel e o maior aquecimento tendem a mudar a velocidade do vento e o comportamento aerodinâmico das sementes favorecendo a queda.

Em outras florestas estacionais semidecíduais, Pagano (1989a) e Diniz & Pagano (1997) também encontraram picos de produção em setembro, que atribuíram à maior quantidade de frutos carnosos encontrada nesta época. Por outro lado, Cesar (1993) em floresta semidecídua de Anhembi, SP, também relacionou a maior produção durante o período agosto-outubro à maior participação de espécies autocóricas.

A contribuição das espécies variou entre clareiras, mas, em geral, houve grande participação de espécies presentes nos entornos das mesmas e de indivíduos arbóreos e arbustivos remanescentes, o que sem dúvida está refletindo na diversidade da vegetação colonizadora, corroborando estudos sobre a importância da proximidade de fontes de propágulos na colonização de clareiras (Hartshorn, 1980; Denslow & Gomes, 1990; Martinez-Ramos & Soto-Castro, 1993; Masaki & Nakashizuka, 1995; Reader et al., 1995; Webb, 1998).

A abundante floração e frutificação observadas em algumas árvores e arbustos remanescentes ou presentes em áreas adjacentes às clareiras, devem estar associadas ao aumento na disponibilidade de luz e nutrientes em decorrência do distúrbio (Pinã-Rodrigues et al., 1990; Barik et al., 1996).

A queda de flores foi estimada em $100,59 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$, correspondendo a 1,69% da serapilheira total. Este valor está bem próximo aos estimados por Pagano (1989a), 1,34%, por Cesar (1993), 1,37%, e por Dias & Oliveira Filho (1997), 2%, todos em

florestas estacionais semidecíduais. Por outro lado, difere dos valores obtidos por Diniz & Pagano (1997), 0,13%, e por Morellato (1992a), 6%, também nessas formações.

A variação temporal da produção de flores não acompanhou o padrão apresentado pela serapilheira total. Ocorreram três picos de produção de flores, o primeiro em fevereiro/março, o segundo em agosto e o terceiro entre novembro e dezembro. A menor produção ocorreu entre os meses de abril e junho. Estes resultados enquadram-se nas observações de Morellato (1991, 1995) sobre as fenofases na floresta da Santa Genebra, com intensa floração no final da estação seca e início da estação úmida, de setembro a dezembro, chegando ao mínimo no inverno, entre maio e junho. Padrão semelhante de deposição de flores foi verificado em floresta semidecídua de Anhembi, SP (Cesar, 1993). Em Campinas, SP, estudos fenológicos em um remanescente florestal urbano (Matthes, 1980) e em mata de brejo (Spina, 1997) mostraram maior floração no inverno. Fonseca (1998) também verificou, em floresta semidecídua de Botucatu, SP, padrão de florescimento de espécies arbustivo-arbóreas semelhante ao deste estudo, atribuindo um pico de floração entre fevereiro e abril à espécies típicas de clareiras. No presente estudo o pico de produção entre fevereiro e março, deve estar igualmente associado às espécies pioneiras. Smith-Ramírez & Armesto (1994) consideraram os padrões de florescimento e frutificação em floresta do Chile, induzidos pela sazonalidade climática. Já Domingos et al. (1997) não detectaram padrão sazonal na produção de flores em trecho de Mata Atlântica, e atribuíram as variações à deposição de diversas espécies em diferentes épocas do ano.

5. CONCLUSÕES

A produção de serapilheira total obtida nas clareiras da Reserva de Santa Genebra está um pouco abaixo dos valores obtidos em florestas estacionais semidecíduais do Estado de São Paulo, sendo semelhante a valores obtidos em florestas com perturbação e em início de sucessão secundária.

Em ordem decrescente de contribuição à serapilheira total, aparecem as frações folhas, ramos, frutos e flores. À exceção da fração flores que apresentou padrão de variação temporal mais irregular, as demais frações mostraram-se sazonais com as maiores deposições no final da estação seca e início da úmida. A influência das condições climáticas na variação temporal da produção de serapilheira foi demonstrada pela correlação positiva da produção com a velocidade do vento e negativa com a umidade relativa. Além disso, a época do ano em que ocorreram as maiores produções de serapilheira coincidiu com os menores valores de precipitação pluviométrica e consequentemente com o período de déficit hídrico. Este padrão foi semelhante aos obtidos em estudos com serapilheira em florestas estacionais semidecíduais da região de Campinas, SP, e em estudos fenológicos realizados nessa formação, o que reforça a hipótese de que a maioria das espécies da comunidade em questão têm suas fenofases adaptadas genética e fisiologicamente à estacionalidade climática.

A elevada contribuição na deposição de frutos, de indivíduos arbustivo-arbóreos presentes nas clareiras como remanescentes quando da abertura do dossel ou nos entornos das clareiras, e de espécies autocóricas ou anemocóricas, evidencia a importância da proximidade da fonte de propágulos e do tipo de dispersão no processo regenerativo destas áreas.

As espécies pioneiras fisiologicamente caracterizadas pelo rápido crescimento e precocidade nas fenofases reprodutivas tiveram importante contribuição na serapilheira produzida, o que explica parte da variação na produção entre clareiras e ressalta o papel deste grupo ecológico na dinâmica destas áreas.

Os microsítios observados no interior de determinadas clareiras, criados pela heterogeneidade espacial na deposição de serapilheira, podem estar influenciando o processo de regeneração natural nestas áreas, mascarando os efeitos esperados da abertura do dossel sobre a colonização por guildas de regeneração.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVIM, P.T. 1964. Periodicidade do crescimento das árvores em climas tropicais. In: Congresso da Sociedade Brasileira de Botânica, 15, Porto Alegre. *Anais...* SBB, Porto Alegre. pp.405-422.
- BARIK, S.K.; TRIPATHI, R.S.; PANDEY, H.N. & RAO, P. 1996. Tree regeneration in a subtropical humid forest: effect of cultural disturbance on seed production, dispersal and germination. *Journal of Applied Ecology* 33:1551-1560.
- BARROS, L.T.L.P. 1998. *Estudo fenológico de uma floresta hidrófila e suas relações com alguns fatores ambientais, setor de cabeceiras do Rio Tenente Amaral, Jaciara, MT*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá. 102p.
- BERGELSON, J. 1990. Life after death: site pre-emption by the remains of *Poa annua*. *Ecology* 71(6):2157-2165.
- BERZAGHI, A. J. P. 1994. *Dinâmica da serapilheira na mata de araucária e podocarpus do Parque Estadual de Campos do Jordão, São Paulo*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 118p.
- BOINKIS, S. 1989. Seasonal patters in a tropical lowland forest. *Biotropica* 21(3):223-233.
- BRAY, J.R. & GORHAM, E. 1964. Litter production in florets of the world. *Advances in Ecological Research* 2:101-157.
- BRITEZ, R.M.; REISSMAN, C.B.; SILVA, S.M. & SANTOS FILHO, A. 1992. Deposição estacional de serapilheira e macronutrientes em uma floresta de Araucaria, São Mateus do Sul, Paraná. In: Congresso Nacional sobre Essências Nativas, 2, São Paulo, 1992. *Anais... Revista do Instituto Florestal* 4:776-772 (Edição Especial, parte 3).

-
- BURGHOUTS, T.B.A.; CAMPBELL, E.J.F. & KOLDERMAN, P.J. 1994. Effects of tree species heterogeneity on leaf fall in primary and logged dipterocarp forest in the Ulu Segama Forest Reserve, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 10:1-26.
- CAMARGO, A.P. 1978. *Balanço hídrico no Estado de São Paulo*. Instituto Agrônomo, Campinas. 28p. (Boletim, 161)
- CARPANEZZI, A.A. 1980. *Deposição de material orgânico e nutrientes em uma floresta natural e em uma plantação de Eucalyptus no interior do Estado de São Paulo*. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba. 107p.
- CESAR, O. 1993. Produção de serapilheira na mata mesófila semidecídua da Fazenda Barreiro Rico, município de Anhembi, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 53(4):671-681.
- CHAMBERS, C.C. & MACMAHON, J.A. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology & Systematics* 25:263-292.
- CHAPMAN, S.B. 1976. *Methods in plant ecology*. Blackwell, London. 535p.
- CINTRA, R. 1997. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13:709-725.
- CUEVAS, E. & MEDINA, E. 1986. Nutrient dynamics within amazonian forest ecosystems. In: Nutrient flux in fine litterfall and efficiency of nutrient utilization. *Oecologia* 68:446-472.
- CUNHA, G.C.; GRENDENE, L.A.; DURLO, M.A. & BRESSAN, D.A. 1993. Dinâmica nutricional em floresta estacional decidual com ênfase aos minerais provenientes da deposição da serapilheira. *Ciência Florestal* 3(1):35-64.
- CUSTODIO FILHO, A.; FRANCO, G.A.D.C.; POGGIANI, F. & DIAS, A.C. 1996. Produção de serapilheira e o retorno de macronutrientes em floresta pluvial atlântica – Estação Biológica de Boracéia (São Paulo – Brasil). *Revista do Instituto Florestal* 8(1):1-16.
- DANTAS, M. & PHILLIPSON, J. 1989. Litterfall and litter nutrient content in primary and secondary Amazonian "terra firme" rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5: 27-36.
- DELITTI, W.B.C. 1984. *Aspectos comparativos da ciclagem de nutrientes minerais na mata ciliar, no campo cerrado e na floresta implantada de Pinus elliottii Engelm. var. elliottii (Mogi-Guaçu, SP)*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 298p.

- DELITTI, W.B.C. 1987. Produção de folheto na mata pluvial tropical da Estação Ecológica da Juréia, SP. *Ciência e Cultura* 39:600-601 (Suplemento).
- DELITTI, W.B.C. 1989. Ciclagem de nutrientes minerais em matas ciliares. In: Barbosa, L.M. (ed.). Simpósio Sobre Mata Ciliar. São Paulo, 1989. *Anais...* Fundação Cargill, São Paulo. pp.88-98.
- DELITTI, W.B.C. 1995. Estudos da ciclagem de nutrientes: instrumentos para análise funcional de ecossistemas terrestres. *Oecologia Brasiliensis* 1:469-486.
- DENSLOW, J.S. & GOMEZ, A.E. 1990. Seed rain to treefall gaps in a tropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20:640-648.
- DIAS, H.C.T. & OLIVEIRA-FILHO, A.T. 1997. Variação temporal e espacial da produção de serapilheira em uma área de floresta estacional semidecídua montana em Lavras-MG. *Revista Árvore* 21(1):11-26.
- DINIZ, S. & PAGANO, S.N. 1997. Dinâmica de folheto em floresta mesófila semidecídua no município de Araras, SP. I – Produção, decomposição e acúmulo. *Revista do Instituto Florestal* 9(1):27-36.
- DINIZ, S.; PAGANO, S.N. & BINI, M. 1997. Dinâmica de folheto em floresta mesófila semidecídua, no município de Araras, SP. II - Fluxo de macronutrientes. *Revista do Instituto Florestal* 9(1):37-46.
- DOMINGOS, M.; POGGIANI, F.; STRUFFALDI-DE VUONO, Y. & LOPES, M.I.M.S. 1990. Produção de serapilheira na floresta da Reserva Biológica de Paranapiacaba, sujeita aos poluentes atmosféricos de Cubatão, SP. *Hoehnea* 17:47-58.
- DOMINGOS, M.; MORAES, R.M.; STRUFFALDI-DE VUONO, Y. & ANSELMO, C.E. 1997. Produção de serapilheira e retorno de nutrientes em um trecho de Mata Atlântica secundária, na Reserva Biológica de Paranapiacaba, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 20(1):91-96.
- DURIGAN, G.; LEITÃO FILHO, H.F. & PAGANO, S.N. 1996. Produção de folheto em matas ciliares na região oeste do Estado de São Paulo. *Revista do Instituto Florestal* 8(2):187-199.
- EWEL, J.J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *Journal of Ecology* 64:293-308.
- FACELLI, J.M. & FACELLI, E. 1993. Interactions after death: plant litter controls priority effects in a sucessional plant community. *Oecologia* 95:277-282.

- FACELLI, J.M. & PICKETT, S.T.A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57(1):1-32.
- FONSECA, R.C.B. 1998. *Fenologia e estrutura de uma floresta semidecídua, em Botucatu-SP: relação com as fases de desenvolvimento sucessional*. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba. 86p.
- FRANKEN, M. 1979. Major nutrient and energy contents of the litterfall of riverine forest of Central Amazonia. *Tropical Ecology* 20(2):225-235.
- GABRIEL, J.L.C. 1997. *Florística, fitossociologia de espécies lenhosas e aspectos da ciclagem de nutrientes em floresta mesófila semidecídua nos municípios de Anhembi e Bofete, S.P.* Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Rio Claro. 217p.
- GOLLEY, F.B.; MCGINNIS, J.T.; CLEMENTS, R.G.; CHILD, I. & DUEVER, J. 1978. *Ciclagem de minerais em um ecossistema de floresta tropical úmida*. EPU-EDUSP, São Paulo. 256p.
- GOLLEY, F.B. 1983. *Tropical Rain Forest Ecosystems: structure and function*. Amsterdam: Elsevier, 392p.
- GREEN, P.T. 1998. Litterfall in rain forest on Christmas Island, Indian Ocean: quantity, seasonality, and composition. *Biotropica* 30(4):671-676.
- HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical rainforest dynamics. *Biotropica* 12:23-30.
- HEGARTY, E.E. 1991. Leaf litter production by lianas and trees in a sub-tropical Australian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 7:201-214.
- HERBOHN, J.L. & CONGDON, R.A. 1993. Ecosystem dynamics at disturbed and undisturbed sites in north Queensland wet tropical rain forest. II- Litterfall. *Journal of Tropical Ecology* 9:365-380.
- JAMALUDHEEN, V. & KUMAR, B.M. 1999. Litter of multipurpose trees in Kerala, India: variations in the amount, quality, decay rates and release of nutrients. *Forest Ecology and Management* 115:1-11.
- KLINGE, H. & RODRIGUES, W.A. 1968. Litter production in an area of Amazonian Terra Firme Forest. Part I. Litter-fall, organic carbon and total nitrogen contents of litter. *Amazoniana* 1(4):287-302.

- KOEHLER, C.W. 1989. *Variação estacional da decomposição de serapilheira e de nutrientes em povoamentos de Pinus taeda na região de Ponta Grossa-PR*. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 148p.
- LAM, P.S. & DUDGEON, D. 1985. Seasonal effects on litterfall in a Hong Kong mixed forest. *Journal of Tropical Ecology* 1:55-64.
- LEITÃO FILHO, H.F.; PAGANO, S.N.; CESAR, O.; TIMONI, J.L. & RUEDA, J.J. 1993. Aspectos da ciclagem de nutrientes In: Leitão Filho, H.F. (ed.) *Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão*. Editora UNESP, São Paulo. Editora da UNICAMP, Campinas. pp.129-184.
- LONSDALE, W.M. 1988. Predicting the amount of litterfall in forest of the world. *Annals of Botany* 61:319-324.
- LOPES, M.I.M.S.; STRUFFALDI-DE VUONO, Y. & DOMINGOS, M. 1990. Serapilheira acumulada na Reserva Biológica de Paranapiacaba, sujeita aos poluentes atmosféricos de Cubatão, SP. *Hoehnea* 17:59-70.
- LOUZADA, M.A.P.; QUINTELA, M.F.S. & PENNA, L.P.S. 1995. Estudo comparativo da produção de serapilheira em áreas de Mata Atlântica: a floresta secundária "antiga" e uma floresta secundária (capoeira). *Oecologia Brasiliensis* 1:61-74.
- LOWMAN, M.D. 1988. Litterfall and leaf decay in three Australian rainforest formations. *Journal of Ecology* 76:451-465.
- MARTINEZ-RAMOS, M. & SOTO-CASTRO, S. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 108:299-318.
- MARTINS, F.R. 1982. O balanço hídrico seqüencial e o caráter semidecíduo da floresta do Parque Estadual de Vassununga, Santa Rita do Passa Quatro (SP). *Revista Brasileira de Estatística* 43:353-391.
- MASAKI, S.A.T. & NAKASHIZUKA, T. 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 120:21-32.
- MATTHES, L.A.F. 1980. *Composição florística, estrutura e fenologia de uma floresta residual do planalto paulista: Bosque dos Jequitibás (Campinas-SP)*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 209p.
- MEENTMEYER, V. 1982. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience* 32:125-128.

- MEGURO, M.; VINUEZA, G.N. & DELITTI, W.B.C. 1979. Ciclagem de nutrientes na mata mesófila secundária - São Paulo. I – Produção e conteúdo de nutrientes minerais no folheto. *Boletim de Botânica, Universidade de São Paulo* 7:11-31.
- MIRANDA, M.T.; BALLESTERO, S.D.; FISCH, S.T.V.; TOLEDO, M.C.B. & RIBEIRO, M.C. 1996. Caracterização da serapilheira em floresta atlântica com alta densidade de *Euterpe edulis* Mart. In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, 6, São Carlos, 1996. *Anais...* UFSCAR, São Carlos. p.90.
- MOLOFSKY, J. & AUGSPURGER, C.K. 1992. The effect of litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73(1):68-77.
- MOORHEAD, D.L.; WESTERFIELD, M.M. & ZAK, J.C. 1998. Plants retard litter decay in a nutrient-limited soil: a case of exploitative competition? *Oecologia* 113:530-536.
- MORAES, R.M. & DELITTI, W.B.C. 1996. Produção e retorno de nutrientes via serapilheira foliar de *Euterpe edulis* Mart. em Mata Atlântica de encosta, Ilha do Cardoso, SP. *Naturalia* 21:57-62.
- MORAES, R.M.; DELITTI, W.B.C. & STRUFFALDI-DE DUONO, Y. 1999. Litterfall and litter nutrient content in two Brazilian Tropical Forests. *Revista Brasileira de Botânica* 22(1):9-16.
- MORELLATO, L.P.C. 1991. *Estudo da fenologia de árvores, arbustos e liana de uma floresta semidecídua no Sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 176p.
- MORELLATO, L.P.C. 1992(a). Nutrient cycling in two south-east Brazilian forests. I- Litterfall and litter standing crop. *Journal of Tropical Ecology* 8:205-215.
- MORELLATO, L.P.C. 1992(b). Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. In: Morellato, L.P.C. (ed.) *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil*. UNICAMP, Campinas. pp.98-109.
- MORELLATO, P.C. 1995. As estações do ano na floresta. In: Morellato, L.P.C., Leitão Filho, H.F. (ed.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. UNICAMP, Campinas. pp.37-41.
- MORELLATO, P.C. & LEITÃO FILHO, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28(2):180-191.
- NADKARNI, N.M. & MATELSON, T.J. 1992. Biomass and nutrient dynamics of fine litter of fine litter of terrestrially rooted material in o neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 24(2):113-120.

- OLIVEIRA, R.E. 1997. *Aspectos da dinâmica de um fragmento florestal em Piracicaba-SP: silvigênese e ciclagem de nutrientes*. Dissertação de Mestrado. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba. 79p.
- OLIVEIRA, R.R. & LACERDA, L.D. 1993. Produção e composição química da serapilheira na floresta da Tijuca (RJ). *Revista Brasileira de Botânica* 16(1):93-99.
- PAGANO, S.N. 1989(a). Produção de folheto em mata mesófila semidecídua no município de Rio Claro, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 49(3):633-639.
- PAGANO, S.N. 1989(b). Nutrientes minerais do folheto produzido em mata mesófila semidecídua no município de Rio Claro, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 49(3):641-647.
- PAGANO, S.N.; LEITÃO FILHO, H.F.; BOZZONI, A.C. & GUIMARÃES, M.C. 1996. Produção e acúmulo de folheto em floresta mesófila decídua de encosta, no município de Brotas, SP. In: Congresso Nacional de Botânica, 47, Nova Friburgo, 1996. *Anais... SBB*, Nova Friburgo. p.345.
- PAGANO, S.N.; GUIMARÃES, M.C.; MANZATTO, A.G.; TREVISAN, R. & ROSIN, R.E. 1998. Aspectos da ciclagem de nutrientes em floresta mesófila decídua de encosta no município de Brotas, SP. In: Congresso Nacional de Botânica, 48, Salvador, 1998. *Anais... SBB*, Salvador. pp.217-218.
- PINÃ-RODRIGUES, F.C.M.; COSTA, L.G. & REIS, A. 1990. Estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais. In: Congresso Florestal Brasileiro, 6, Campos do Jordão, 1990. *Anais... SBS/SBEF*, Campos do Jordão. pp.676-683.
- POGGIANI, F. & MONTEIRO JUNIOR, E.S. 1990. Deposição de folheto e retorno de nutrientes ao solo numa floresta estacional semidecídua, em Piracicaba (Estado de SP). In: Congresso Florestal Brasileiro, 6, Campos do Jordão, 1990. *Anais... SBS/SBEF*, Campos do Jordão. pp.596-602.
- PRICHETT, W.L. 1979. *Properties and management of forest soils*. John Wiley, New York. 500p.
- PROCTOR, J. 1983. Tropical forest litterfall I- Problems of data comparison. In: Sutton, S.L., Whitmore, T.C., Chadwick, A.C. (eds) *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, London. pp. 267-273.
- PUGNAIRE, F.I. & LOZANO, J. 1997. Effects of soil disturbance, fire and litter accumulation on the establishment of *Cistus clusii* seedlings. *Plant Ecology* 131:207-213.

- PUTZ, F.E. & WINDSOR, D.M. 1987. Liana phenology on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 19:334-341.
- READER, R.J. 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology* 81:169-175.
- READER, R.J.; BONSER, S.P.; DURALIA, T.E. & BRIECKER, B.D. 1995. Interspecific variation in tree seedling establishment in canopy gaps in relation to tree density. *Journal of Vegetation Science* 6:609-614.
- RODRIGUES, M.G. 1992. *Sazonalidade na dieta de vertebrados frugívoros em uma floresta semidecídua no Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 108p.
- ROLIM, G.S. & SENTELHAS, P.C. 1997. *Balanço hídrico normal por Thornthwaite & Mather (1955)*. ESALQ/USP, Piracicaba.
- SALAS, G. DE LA. 1987. *Suelos y ecosistemas forestales con énfasis en América Tropical*. IICA, San José, Costa Rica. 450p. (Colección libros y materiales educativos/IICA, 80).
- SANCHEZ, G. & ALVAREZ-SANCHEZ, J. 1995. Litterfall in primary and secondary tropical forests of Mexico. *Tropical Ecology* 36(2):191-201.
- SANTOS, P.F.; ELKINS, N.Z.; STEINBERGER, Y. & WHITFORD, W.G. 1984. A comparison of surface and buried *Larrea tridentata* leaf litter decomposition in North American hot deserts. *Ecology* 65(1):278-284.
- SANTOS, V.D. 1989. *Ciclagem de nutrientes minerais em mata tropical subcaducifolia dos planaltos do Paraná (Parque Estadual Vila Rica do Espírito Santo – Fênix/PR)*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 387p.
- SCHLITTER, F.H.M.; DE MARINIS, G. & CESAR, O. 1993. Produção de serapilheira na floresta do Morro do Diabo, Pontal do Paranapanema-SP. *Naturalia* 18:135-147.
- SCHOTT, D.A.; PROCTOR, J. & THOMPSON, J. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brasil. II – Litter and nutrient cycling. *Journal of Ecology* 80:705-717.
- SCHUPP, E.W.; HOWE, H.F.; AUGSPURGER, C.K. & LEVEY, D.J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70(3):562-564.
- SILVA, M.F.F. & LOBO, M.G.A. 1982. Nota sobre a deposição de matéria orgânica em floresta de terra firme, várzea e igapó. *Boletim do Museu Paraense "Emílio Goeldi" - Botânica* 56:1-13.

- SMITH-RAMÍREZ, C. & ARMESTO, J.J. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rain forest of Chiloé, Chile – Ecological and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82:353-365.
- SONGWE, N.C.; FASEHUN, F.E. & OKALI, D.U.U. 1988. Litterfall and productivity in a tropical rain forest, Southern Bakundu Forest Reserve, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 4:25-37.
- SPAIN, A.V. 1984. Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rain forest. *Journal of Ecology* 72(3):947-961.
- SPINA, A.P. 1997. *Composição florística de uma floresta de brejo na região de Campinas, e algumas considerações sobre os sistemas sexuais, fenologia de floração e frutificação e as síndromes de dispersão das espécies da comunidade*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 169p.
- TAKAHASI, A. 1998. *Fenologia de espécies arbóreas de uma floresta atlântica no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Picinguaba*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Rio Claro. 78p.
- TEIXEIRA, C.B.; DOMINGOS, M.; REBELO, C.F. & MORAES, R.M. 1992. Produção de serapilheira em floresta residual da cidade de São Paulo: Parque Estadual das Fontes do Ipiranga. In: Congresso Nacional sobre Essências Nativas, 2, São Paulo, 1992. *Anais... Revista do Instituto Florestal* 4:785-789 (Edição Especial, parte 3).
- THORNTHWAITE, C.W. & MATHER, J.R. 1955. *The water balance*. Laboratory of Climatology, New Jersey. 104p.
- UHL, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407.
- VARJABEDIAN, R. & PAGANO, S.N. 1988. Produção e decomposição de folheto em um trecho de Mata Atlântica de encosta no município de Guarujá, SP. *Acta Botânica Brasilica* 1(1):243-256 (Suplemento).
- VAZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1987. Light gaps detection by the photoblastic seeds of *Cecropia obtusifolia* e *Piper auritum*, two tropical rain forest trees. *Biologia Plantarum* 29:234-236.
- VENEKLAAS, E.J. 1991. Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical forests, Colombia. *Journal of Tropical Ecology* 7:319-336.
- VITOUSEK, P.M.; GERRISH, G.; TURNER, D.R.; WALKER, L.R. & MUELLER-DOMBOIS, D. 1995. Litterfall and nutrient cycling in four Hawaiian montane rainforests. *Journal of Tropical Ecology* 11:189-203.

- VOGT, K.A.; GRIER, C.C. & VOGT, D.J. 1986. Production, turnover and nutrient dynamics of above and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research* 15: 303-377.
- WEAVER, P.L. & MURPHY, P.G. 1990. Forest and productivity in Puerto Rico Luquillo Mountains. *Biotropica* 22(1):69-82.
- WEBB, E.L. 1998. Gap-phase regeneration in selectively logged lowland swamp forest, northeastern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 14:247-260.
- WIEDER, R.K. & WRIGHT, S.J. 1995. Tropical forest litter dynamics and dry season irrigation on Barro Colorado island, Panama. *Ecology* 76(6):1971-1979.
- WILKINSON, L. 1991. *SYSTAT: the system for statistics*. SYSTAT Inc, Evanston, USA.
- XIONG, S. & NILSSON, C. 1997. Dynamics of leaf litter accumulation and its effects on riparian vegetation: a review. *The Botanical Review* 63(3):240-264.

CAPÍTULO 3

O GRADIENTE AMBIENTAL DE CLAREIRAS NATURAIS E A SELETIVIDADE DE ESPÉCIES EM UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DE CAMPINAS, SP

RESUMO - O gradiente ambiental de clareiras naturais e a seletividade de espécies em uma floresta estacional semidecidual de Campinas, SP. Para testar a hipótese formulada de que existe um gradiente vegetacional correlacionado à variáveis ambientais em dez clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra (22°49'45"S e 47°06'33"W), município de Campinas, SP., foram testadas, através de análise de regressão, as correlações entre as características físicas das clareiras e as características da vegetação colonizadora e análise de correspondência canônica (CCA) entre a abundância das espécies nas clareiras e variáveis ambientais. Foram encontradas correlações entre área e abertura do dossel nas clareiras e alguns dos parâmetros da vegetação colonizadora. As menores clareiras foram mais densas, mais ricas em espécies, apresentando menor diâmetro médio e área basal dos indivíduos em comparação às grandes clareiras. Não foram encontradas correlações entre densidade de espécies pioneiras com a área das clareiras e com a abertura do dossel. Entretanto, a densidade de espécies tardias apresentou uma relação significativa e negativa com a área da clareira e com a abertura do dossel na clareira. Como a abertura do dossel é um bom indicador das condições de luz e microclima da clareira, pode-se considerar que a densidade de espécies tardias foi afetada negativamente pelo gradiente de aumento de luz relacionado ao aumento do tamanho das clareiras. A dominância e a porcentagem de espécies pioneiras correlacionaram-se significativa e positivamente com a área das clareiras e com a abertura do dossel. Já a dominância e a porcentagem de espécies secundárias tardias correlacionaram-se negativamente com estas mesmas características das clareiras. Nas grandes clareiras a maior heterogeneidade ambiental favoreceu um maior número de espécies pioneiras, ainda que com baixas densidades, em detrimento das espécies tardias. Nas pequenas clareiras as condições ecológicas mais semelhantes às da floresta adjacente devem ter estimulado o desenvolvimento de maior número de espécies tolerantes à sombra. A análise de correspondência canônica mostrou que a seletividade exercida pelo tamanho das clareiras não foi muito evidente com relação aos grupos sucessionais de espécies, mas sim para determinadas espécies dentro destes grupos. À exceção das espécies pioneiras típicas e de algumas espécies tardias, relacionadas com as maiores e as menores clareiras, respectivamente, várias espécies não apresentaram relação clara com o tamanho das clareiras, assim, não é possível fazer-se uma generalização em termos de estreita partição de nichos de regeneração por espécies de diferentes categorias sucessionais.

Palavras-chave: Clareira, área da clareira, floresta estacional semidecidual, análise de correspondência canônica.

ABSTRACT - The environmental gradient of natural gaps and the selectivity of species in a tropical semideciduous forest in Campinas, SP. In order to test the hypothesis of the existing vegetational gradient correlated to the environmental variants in ten gaps in Santa Genebra Municipal Reservation (22°49'45"S and 47°06'33"W) in Campinas, SP, regression analysis among the physical characteristics of the gaps and characteristics of the colonizer vegetation and canonical correspondence analysis (CCA) among the abundant species in the gaps and environmental variants were used. Correlation between the area and opening of canopy in the gaps and some patterns of colonizer vegetation were found. The smaller gaps were the densest; richest in species, showing a smaller average diameter as well as basal area compared to bigger gaps. However, the density of later successional species showed a negative relation with the area of the gap and the canopy opening in the gap. Since the canopy opening is an adequate indicator of light conditions and microclimate of the gap, we may consider that the density of the late species was negatively affected by the gradient of light increase which is related to the increase of the size of gaps. The dominance and the percentage of pioneer species are significantly and positively correlated to the area and canopy opening of the gaps. Nevertheless, the dominance and percentage of secondary late species are negatively correlated to the same characteristics of the gaps. In large gaps the greater environmental heterogeneity favored a larger number of pioneer species, although presenting lower densities, instead of late species. In small gaps the ecological conditions more similar to the adjacent forest should have stimulated the development of a greater number of shade tolerant species. The CCA showed that the selectivity exerted by the size of the gaps was not very evident in relation to succession groups of species, but to some specific species in these groups. Except for the typical pioneer species and some late species, related to larger and smaller gaps, respectively, many species showed no evident relation with the size of the gaps, so that it is not possible to generalize in terms of a closer partition of species regenerating niches of different successive categories.

Key words: Brazil, gap area, tropical semideciduous forest, canonical correspondence analysis.

1. INTRODUÇÃO

A abertura de clareiras no dossel florestal desencadeia uma série de mudanças ambientais na floresta como aumento da intensidade de luz, alterações da qualidade espectral da luz, aumento das temperaturas do ar e do solo, oscilações de temperatura, redução da umidade relativa do ar e da umidade da superfície do solo. Estas alterações tendem a ser mais drásticas quanto maior o nível do distúrbio. As plantas através de respostas ecofisiológicas a tais mudanças desencadeiam o processo de regeneração da floresta, que pode ser mais rápido ou mais lento, em função de uma série de aspectos relacionados ao distúrbio em si, e as características da própria vegetação sobrevivente, seja aquela representada por indivíduos adultos no entorno da área de distúrbio, ou presente no banco de plântulas ou ainda na forma de sementes dormentes no solo.

Na tentativa de explicar a elevada diversidade de espécies arbóreas das florestas tropicais, algumas hipóteses e teorias partiram do princípio de que um determinado nível de distúrbio seria necessário para evitar a exclusão competitiva e possibilitar a coexistência de diferentes espécies numa mesma área (Connell, 1989; Lertzman et al., 1996; Vandermeer et al., 1996; Okuda et al., 1997; Vetaas, 1997; Kneeshaw & Bergeron, 1998; Wiegand et al., 1998). Assim, surgiram algumas teorias de que as espécies arbóreas apresentariam especialização de nicho regenerativo, ou seja existiriam espécies especialistas em clareiras de diferentes tamanhos (Denslow, 1980) bem como espécies especialistas em determinadas zonas das clareiras (Ricklefs, 1977; Hartshorn, 1980, 1989; Orians, 1982). Resultados de estudos recentes realizados em florestas temperadas corroboraram esta teoria (Runkle et al., 1995; Sipe & Bazzaz, 1995). No entanto, vários estudos têm questionado a diferenciação de nichos de regeneração como principal mecanismo de coexistência de espécies arbóreas nas florestas tropicais, propondo que no ambiente da floresta ocorre um contínuo de condições ecológicas, principalmente luz, que vai desde o sub-bosque sombreado até as grandes clareiras, e as espécies se comportam mais como generalistas, apresentando sobreposições de distribuição ao longo do gradiente formado por clareiras de diferentes tamanhos (Barton, 1984; Hubbel & Foster, 1986; Costa & Mantovani, 1992;

Lieberman et al., 1989, 1995; Welden et al., 1991; Tabarelli, 1994, 1997; Yamamoto, 1996; Tabarelli & Mantovani, 1997a, b).

O tamanho da clareira e abertura do dossel podem não ser suficientes para explicar a seletividade de espécies, uma vez que os efeitos microclimáticos sobre a sobrevivência e crescimento de plântulas irão depender consideravelmente do período da formação da clareira e da posição das plântulas no seu interior. Clareiras de tamanhos semelhantes porém formadas em épocas diferentes podem favorecer diferentes espécies, ao passo que plântulas crescendo em diferentes partes da mesma clareira e, portanto, sob a mesma abertura do dossel podem estar sujeitas a microclimas muito distintos, como por exemplo as plântulas que estarão sujeitas a diferentes padrões sazonais de irradiância se estiverem localizadas no norte ou sul de uma mesma clareira (Brown, 1993). Neste sentido, Canham (1984 apud Canham, 1988) considerou que o tamanho da clareira não é um bom indicador da quantidade de luz recebida por indivíduos jovens dentro da mesma, porque há significativa variação espacial dentro de uma clareira na quantidade de radiação recebida ao longo de uma estação. Clareiras formadas antes, durante ou após estações chuvosas ou outras variações climáticas no ano, também podem influenciar taxas de sobrevivência e de crescimento de indivíduos regenerantes imigrantes ou preexistentes nas clareiras (Runkle, 1998).

Somente uma pequena porção da variação na composição da vegetação colonizadora entre clareiras pode ser explicada pela variação ambiental relacionada à clareira e as diferentes necessidades de regeneração das espécies. A alta diversidade de espécies, a baixa previsibilidade da formação de clareiras, o predomínio de clareiras pequenas e a variabilidade temporal e espacial na disponibilidade de propágulos contribuem para um alto erro de amostragem (Denslow, 1987).

Apenas a área de uma clareira pode não ser uma característica satisfatória para prever o potencial regenerativo dessa clareira porque a regeneração depende de outros aspectos além do tamanho, incluindo a abertura do dossel e a natureza e abundância de substratos específicos disponíveis para a colonização (Lawton & Putz, 1988). Segundo estes autores dois aspectos relacionados ao tamanho da clareira devem ser distinguidos, que são a área e a quantidade de luz disponível. Na floresta de Monteverde, Costa Rica, eles

verificaram que a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa (PAR), disponível no centro da clareira, aumentou com a área da mesma, mas foi muito mais fortemente relacionada com a abertura do dossel. Também na Costa Rica, Chazdon & Fetcher (1984), Barton et al. (1989) e Fetcher et al. (1994) encontraram relações positivas entre tamanho da clareira e densidade de fluxo de fótons.

As plantas não respondem à área da clareira “per si”, mas as mudanças no ambiente físico causado por aberturas no dossel (Green, 1996). Em alguma extensão estas mudanças seriam dependentes do tamanho da abertura no dossel, entretanto elas também dependem da forma e orientação da clareira, e da altura da vegetação do entorno. Tais mudanças não ocorrem como uma simples dicotomia clareira/não clareira mas como um contínuo entre o centro da clareira, a borda e o interior da floresta (Green, 1996).

Estudos realizados em florestas tropicais indicam que a dependência efetiva de um determinado tamanho de clareira pode ser válida somente para um pequeno grupo de espécies pioneiras, que necessitam de temperaturas alternadas e/ou alta relação vermelho/vermelho extremo da luz espectral para a germinação e de alta intensidade de luz para crescimento, normalmente disponíveis apenas em grandes clareiras (Hartshorn, 1980; Barton, 1984; Brokaw, 1985a, b; 1987; Van Der Meer, et al., 1998). Em grandes clareiras, espécies pioneiras são favorecidas pelo fato de que a queda da árvore causa revolvimento do solo na zona das raízes criando um microsítio de recrutamento destas espécies (Putz, 1983). A altura do dossel adjacente pode funcionar como barreira à chegada de luz solar direta ao chão das clareiras, afetando a germinação, o crescimento e a sobrevivência de espécies pioneiras (Tabarelli, 1997).

No interior de grandes clareiras a heterogeneidade tende a ser maior que em pequenas clareiras (Denslow, 1987), e algumas espécies pioneiras podem apresentar diferentes respostas em termos de germinação, sobrevivência e crescimento mesmo dentro de uma única clareira, o que pode mascarar os resultados esperados de seletividade pelo gradiente de tamanho da clareira em si. Vázquez-Yanes & Smith (1982) verificaram maior germinação de sementes da pioneira *Cecropia obtusifolia* em áreas centrais de clareiras grandes que em áreas periféricas das mesmas. Brokaw (1987) constatou que o gradiente de luz do centro para a borda da clareira afetou em ordem decrescente a distribuição das

pioneiras *Trema micrantha*, *Cecropia insignis* e *Miconia argentea*. Também Van Der Meer et al. (1998) observaram preferência de *Cecropia obtusa* por locais com maiores intensidades de luz dentro de grandes clareiras.

Espécies tolerantes à sombra parecem menos afetadas pelo tamanho da clareira. Em clareiras pequenas (menores que 100 m²) este tem sido o principal grupo envolvido na colonização das clareiras (Brokaw, 1985b; Costa & Mantovani, 1992; Tabarelli, 1994, 1997; Tabarelli & Mantovani, 1997a, b; Runkle, 1998). Em clareiras médias e grandes, aspectos como regeneração avançada, árvores remanescentes e altura do dossel podem minimizar os efeitos esperados sobre espécies de sub-bosque e tardias do dossel (Canham, 1988; Uhl et al., 1988; Tabarelli, 1997; Webb, 1998). Alguns estudos tem mostrado um contínuo decréscimo de disponibilidade de luz da área central de grandes clareiras para a floresta adjacente, o que favoreceria espécies tardias localizadas nas bordas destas clareiras (Brown, 1993, 1996; Van Der Meer et al., 1998). Entretanto, condições ecológicas adversas podem ser criadas principalmente no centro de grandes clareiras, podendo causar mortalidade de indivíduos de determinadas espécies tardias. Nestas condições, os fatores que podem prejudicar a adaptação de espécies deste grupo são, principalmente, o estresse fisiológico causado pelo aumento da intensidade de luz, redução de umidade e aumento de temperatura, relações de herbivoria, danos físicos e a própria competição com espécies pioneiras (Barton, 1984; Brandani et al., 1988).

Nos processos de recrutamento de árvores do dossel, é possível se reconhecer dois extremos hipotéticos para o papel da tolerância à sombra. Em um extremo, um indivíduo jovem pode apresentar crescimento lento mas gradual sob o dossel fechado, sem respostas significativas a aberturas periódicas no dossel; e em outro extremo, a tolerância à sombra pode funcionar principalmente como um mecanismo para persistência no sub-bosque, sem crescimento significativo sob o dossel fechado. Nesta segunda estratégia, períodos de crescimento significativo ocorrem somente durante períodos de liberação causados por uma abertura do dossel (Canham, 1988).

Espécies tardias são tolerantes à sombra somente em um sentido limitado, pois em última análise elas dependem de clareiras para crescerem e atingirem a maturidade reprodutiva. No sub-bosque, apesar da mortalidade de plântulas ser alta, algumas plântulas

persistem, sendo que o grau de tolerância e comprimento do período de supressão tolerável pode variar entre espécies (Brokaw, 1985b). Os resultados obtidos por Denslow et al. (1990) ilustram bem esta complexidade das respostas ecofisiológicas de espécies tardias à abertura de clareiras. Os autores verificaram que taxas de crescimento de arbustos de sub-bosque de floresta tropical foram significativamente maiores no centro de clareiras, onde os níveis de luz foram maiores que nas bordas das clareiras ou sob o dossel florestal, ambos com níveis baixos de luz.

Em pequenas clareiras, onde níveis de luz são baixos para suportar espécies pioneiras, um enriquecimento gradual da fertilidade do solo resultante da decomposição da árvore que caiu, pode ser importante para espécies tolerantes à sombra (Carlton & Bazzaz, 1998). Assim, eventos de distúrbio podem criar manchas com padrões temporais de disponibilidade de recursos, que igualam as diferentes necessidades de regeneração de espécies pioneiras e tardias.

Com isso, pode-se constatar como é polêmico o papel do gradiente ambiental na seletividade de espécies em florestas tropicais, representado pelo sub-bosque e clareiras de diferentes tamanhos. Esse gradiente é influenciado por vários fatores, muitos deles independentes do tamanho da clareira. Neste contexto e com a hipótese de que existe um gradiente vegetacional correlacionado com as variáveis ambientais das clareiras, definiu-se os seguintes objetivos desse trabalho: 1) estudar a correlação entre características físicas das clareiras e as características da vegetação colonizadora; 2) investigar a existência de seletividade de espécies e/ou grupos sucessionais nas clareiras, considerando o gradiente ambiental; 3) avaliar se variáveis ambientais, físicas e estruturais das clareiras e da vegetação circundante apresentam relações com a distribuição das espécies no gradiente ambiental das clareiras.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Correlações entre as características físicas das clareiras e as características da vegetação colonizadora

A partir da caracterização sucessional das espécies, foram calculados para cada clareira os percentuais de espécies por categoria sucessional e analisada, através de análise de regressão, a correlação entre estes percentuais e a área das clareiras e os valores de abertura do dossel nessas clareiras,.

Através de análise de regressão foram analisadas as correlações entre densidade e dominância de espécies pioneiras com a área das clareiras e com a abertura do dossel, e entre densidade e dominância de espécies secundárias tardias com as mesmas características físicas das clareiras (Anexo 22).

Analizou-se ainda a correlação entre densidade de indivíduos, riqueza de espécies, diâmetro médio e área basal total das clareiras com a área e a abertura do dossel nessas clareiras. Todas as análises de regressão foram efetuadas com auxílio do programa SYSTAT (Wilkinson, 1991).

2.2. Análise de correspondência canônica

Para testar a hipótese formulada de que existe um gradiente vegetacional correlacionado com as variáveis ambientais das clareiras, foi utilizado como técnica de ordenação, a análise de correspondência canônica (CCA) (Ter Braak, 1986, 1987).

Nesta técnica a variação da comunidade pode ser diretamente relacionada à variação ambiental, uma vez que os eixos de ordenação são escolhidos à luz do conhecimento das variáveis ambientais por impor a restrição de que os eixos são combinações lineares das variáveis (Ter Braak, 1986). A CCA é usada para analisar questões específicas sobre as respostas das espécies à variáveis ambientais, assim ao

contrário de outras técnicas de ordenação, possibilita uma análise direta de gradientes (Ter Braak, 1987).

Kent & Ballard (1988) ao discutirem a eficiência de métodos de ordenação no agrupamento de dados ecológicos, recomendam a CCA quando o objetivo é detectar uma relação estreita entre variáveis ambientais e a composição de espécies.

No diagrama de ordenação produzido pela CCA, as espécies e os sítios (neste caso clareiras) são representadas por pontos, e as variáveis ambientais por vetores ou flechas que indicam a direção das mudanças destas variáveis no espaço de ordenação (Ter Braak, 1987; Ter Braak & Prentice, 1988; Ter Braak, 1995). Este diagrama possibilita a visualização não apenas de um padrão de variação da comunidade (como padrão de ordenação) mas também das características principais responsáveis pelas distribuições das espécies ao longo das variáveis ambientais (Ter Braak, 1987).

Empregou-se o teste de permutação “Monte Carlo” (Ter Braak, 1988) para testar a probabilidade de acerto da relação encontrada entre a matriz ambiental e a matriz de espécies.

As análises foram efetuadas utilizando-se o programa PC-ORD versão 3.12 (McCune & Mefford, 1997).

Como pré-requisito da CCA, os dados processados pelo PC-ORD consistiram de duas matrizes. A matriz de espécies foi formada pelos valores de densidade das espécies por clareira. Foram utilizadas apenas as espécies com 5 ou mais indivíduos no total das clareiras, totalizando 59 espécies, ou seja 56,19% do total de espécies amostradas. Este procedimento resultou na eliminação das espécies de baixa densidade na análise, o que é recomendado em técnicas de ordenação, por que tais espécies aumentam o volume de cálculos e os erros de interpretação, não interferindo de forma relevante nos resultados (Gauch, 1982). A matriz ambiental foi formada pelas seguintes variáveis: a) área da clareira; b) abertura do dossel; c) altura do dossel; d) dominância de espécies pioneiras; e) dominância de espécies tardias; f) densidade de espécies pioneiras; g) densidade de espécies tardias; h) área basal total. Os valores destas variáveis encontram-se no Anexo 22 e no Capítulo 1.

Numa análise preliminar detectou-se que uma das clareiras (clareira 5) era muito discrepante das demais devido a densidade extremamente alta de apenas uma espécie (*Actinostemon klotschii*) (Anexo 6), o que tornava a análise tendenciosa. Optou-se assim pela eliminação desta clareira discrepante na CCA, conforme recomendação de Gauch (1982) que foi então executada com nove clareiras.

A CCA foi efetuada inicialmente com as 59 espécies independentemente do estrato de ocorrência e de suas caracterizações sucessionais ou de diâmetro. Para avaliar a possível influência nas análises da vegetação de sub-bosque e dos indivíduos remanescentes nas clareiras, construiu-se outra matriz de espécies, excluindo as espécies típicas do sub-bosque e os indivíduos remanescentes nas clareiras, considerados neste trabalho como aqueles com perímetro na base superior a 30 cm. Esta segunda matriz totalizou 38 espécies. Para esta análise foi construída também outra matriz de dados ambientais, na qual as variáveis densidade e dominância de espécies pioneiras e de espécies tardias foram recalculadas considerando-se apenas as espécies mantidas na nova matriz de espécies.

3. RESULTADOS

3.1. Correlações entre as características físicas das clareiras e as características da vegetação colonizadora

Os resultados das análises de regressão mostrando as correlações entre características físicas das clareiras e a comunidade colonizadora estão apresentados nas Tabelas 1 e 2.

De acordo com as Tabelas 1 e 2 a densidade de indivíduos correlacionou-se significativa e negativamente com a área das clareiras (Figura 1) e com a abertura do dossel destas. A riqueza de espécies diminuiu com o aumento da área das clareiras (Figura 2) e com a abertura do dossel. As correlações entre diâmetro médio e área da clareira e abertura do dossel foram significativas e positivas. A área basal total também apresentou correlação positiva com a área da clareira. Portanto, com o aumento da área das clareiras e abertura do dossel verificou-se redução na densidade relativa e aumento do diâmetro e área basal dos indivíduos. As clareiras menores foram mais ricas em espécies, mais densas e com menor área basal, ao passo que as maiores foram mais pobres em espécies, menos densas e com maior área basal.

Ao contrário do esperado, a densidade de espécies pioneiras não apresentou correlação significativa com a área da clareira e com a abertura do dossel. A densidade de espécies tardias apresentou correlação significativa e negativa com a área da clareira (Tabela 1) e com a abertura do dossel (Tabela 2, Figura 3), como mostraram as equações de regressão (Tabelas 1 e 2). Por outro lado, a dominância de espécies pioneiras correlacionou-se significativa e positivamente com a área da clareira (Tabela 1, Figura 4) e abertura do dossel, ao passo que a dominância de espécies tardias correlacionou-se negativamente com estas características das clareiras (Tabelas 1 e 2).

Na Figura 5 são apresentadas as porcentagens de espécies nas três categorias sucessionais (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias) por clareira. Observa-se nesta figura que a clareira 2, a menor em área e com menor abertura do dossel apresentou a menor porcentagem de pioneiras e que a clareira 10, a maior em área e com a maior abertura do dossel apresentou a maior porcentagem de pioneiras e a menor de tardias. A análise de regressão mostrou uma correlação significativa e positiva entre a porcentagem de espécies pioneiras e a área das clareiras (Tabela 1) e a abertura do dossel (Figura 6). Por outro lado a porcentagem de espécies tardias apresentou correlação significativa e negativa com a área das clareiras (Tabela 1) e com a abertura do dossel (Figura 7).

Tabela 1 - Resultados das análises de regressão entre características da vegetação colonizadora e áreas das clareiras (ARC).

Característica da Vegetação	r^2	Equação	F	P
Densidade total (DT)	0,61	DT = 4,5915 – 0,5767 Ln(ARC)	12,786	0,007
Riqueza de espécies (RE)	0,83	RE = 1,6201-0,2584 Ln(ARC)	38,332	< 0,0001
Diâmetro médio (DM)	0,85	DM = 0,0606 +0,3393 Ln(ARC)	43,580	< 0,0001
Área basal (AB)	0,68	AB = -8,0279 +3,5576 Ln(ARC)	16,863	0,003
Densidade de pioneiras (DeP)	0,16	_____	0,212	0,657NS ¹
Densidade de Tardias (DeT)	0,50	DeT = 3,308 – 0,4505 Ln(ARC)	7,563	0,025
Dominância de Pioneiras (DoP)	0,77	Dop = -48,659 + 15,78 Ln(ARC)	26,989	0,001
Dominância de Tardias (DoT)	0,58	DoT = 136,53 –19,007 Ln(ARC)	10,040	0,013
% de pioneiras (%P)	0,67	%P = -11,635 +6,9592 Ln(ARC)	15,968	0,004
% de tardias (%T)	0,65	%T = 83,998 – 7,5249 Ln(ARC)	14,883	0,005

¹NS = não significativo

Tabela 2 - Resultados das análises de regressão entre características da vegetação colonizadora e aberturas do dossel (ABE) nas clareiras.

Característica da vegetação	r^2	Equação	F	P
Densidade total (DT)	0,53	$DT = 4,506 - 0,199 ABE$	9,168	0,016
Riqueza de espécies (RE)	0,76	$RE = 1,610 - 0,091 ABE$	24,691	0,001
Diâmetro médio (DM)	0,77	$DM = 0,076 + 0,120 ABE$	26,755	0,001
Área basal (AB)	0,68	$AB = - 8,578 + 1,315 ABE$	16,694	0,004
Densidade de pioneiras (DeP)	0,10	_____	0,58	0,468 NS ¹
Densidade de Tardias (DeT)	0,52	$DeT = 3,426 - 0,171 ABE$	8,369	0,02
Dominância de Pioneiras DoP)	0,76	$DoP = -50,766 + 5,808 ABE$	25,563	0,001
Dominância de Tardias (DoT)	0,60	$DoT = 142,453 - 7,271 ABE$	11,693	0,009
% de pioneiras (%P)	0,67	$\%P = -12,741 + 2,576 ABE$	15,897	0,004
% de tardias (%T)	0,60	$\%T = 83,563 - 2,652 ABE$	11,461	0,01

¹NS = não significativo.

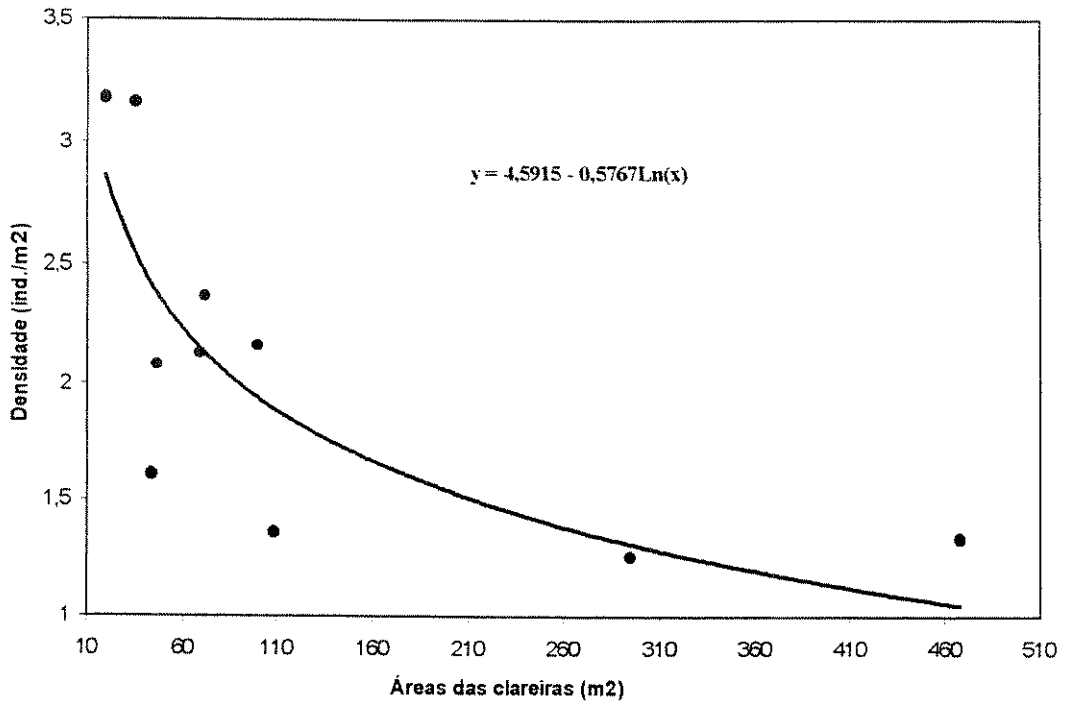


Figura 1 – Relação entre densidade de indivíduos e áreas das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

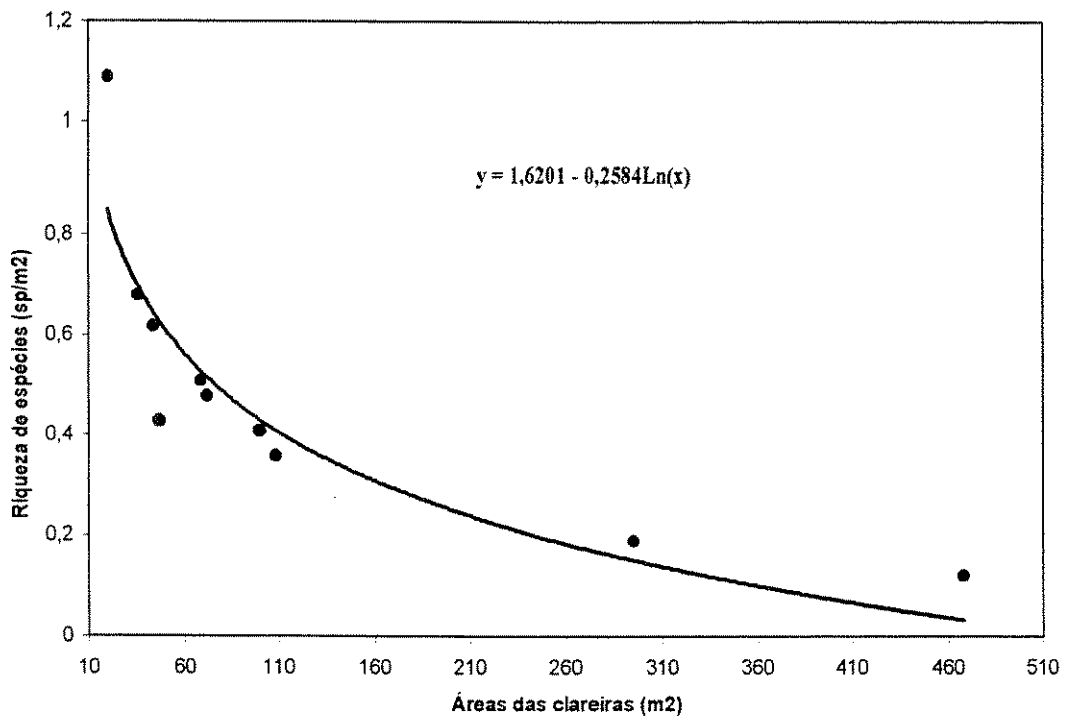


Figura 2 – Relação entre riqueza de espécies e áreas das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

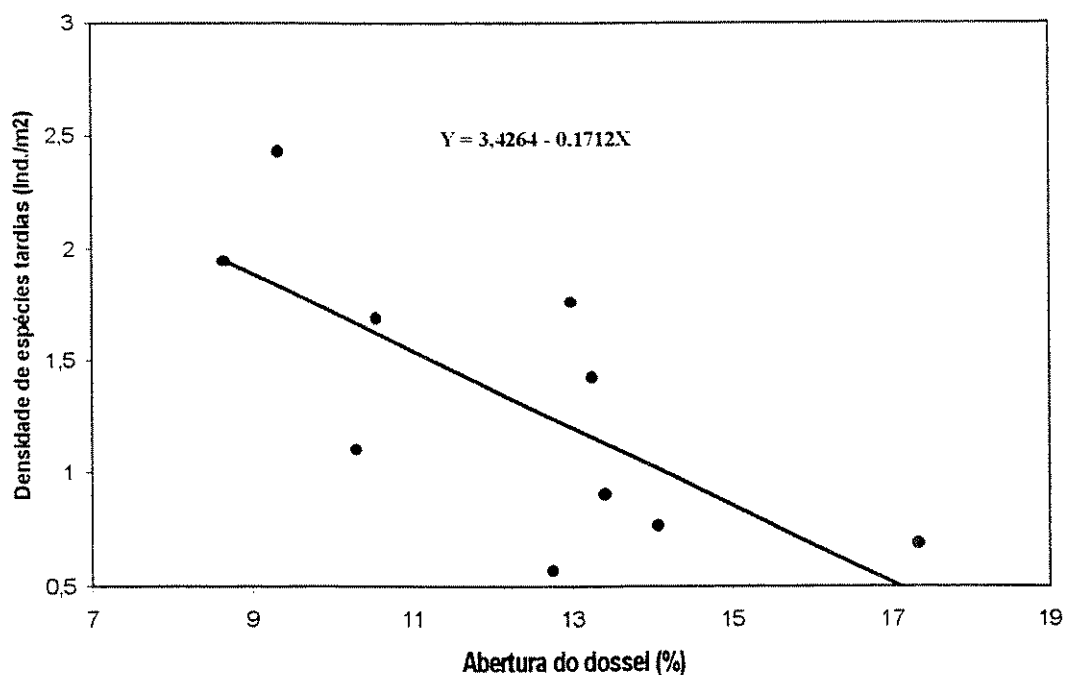


Figura 3 – Relação entre densidade de espécies tardias e aberturas do dossel nas clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

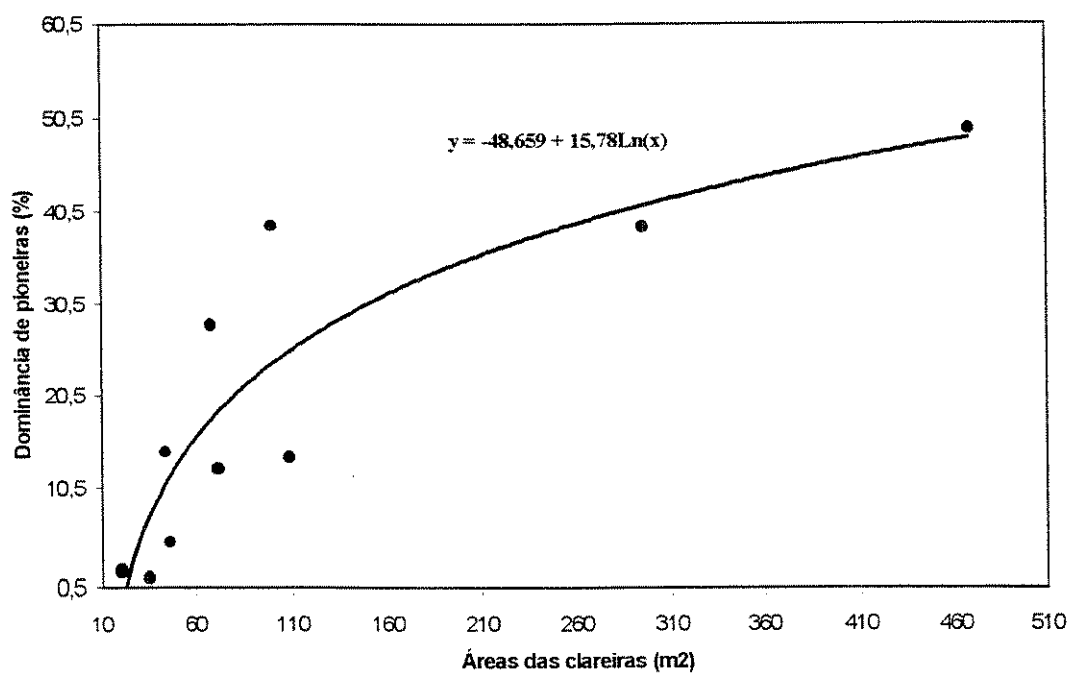


Figura 4 – Relação entre dominância de espécies pioneiras e áreas das clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

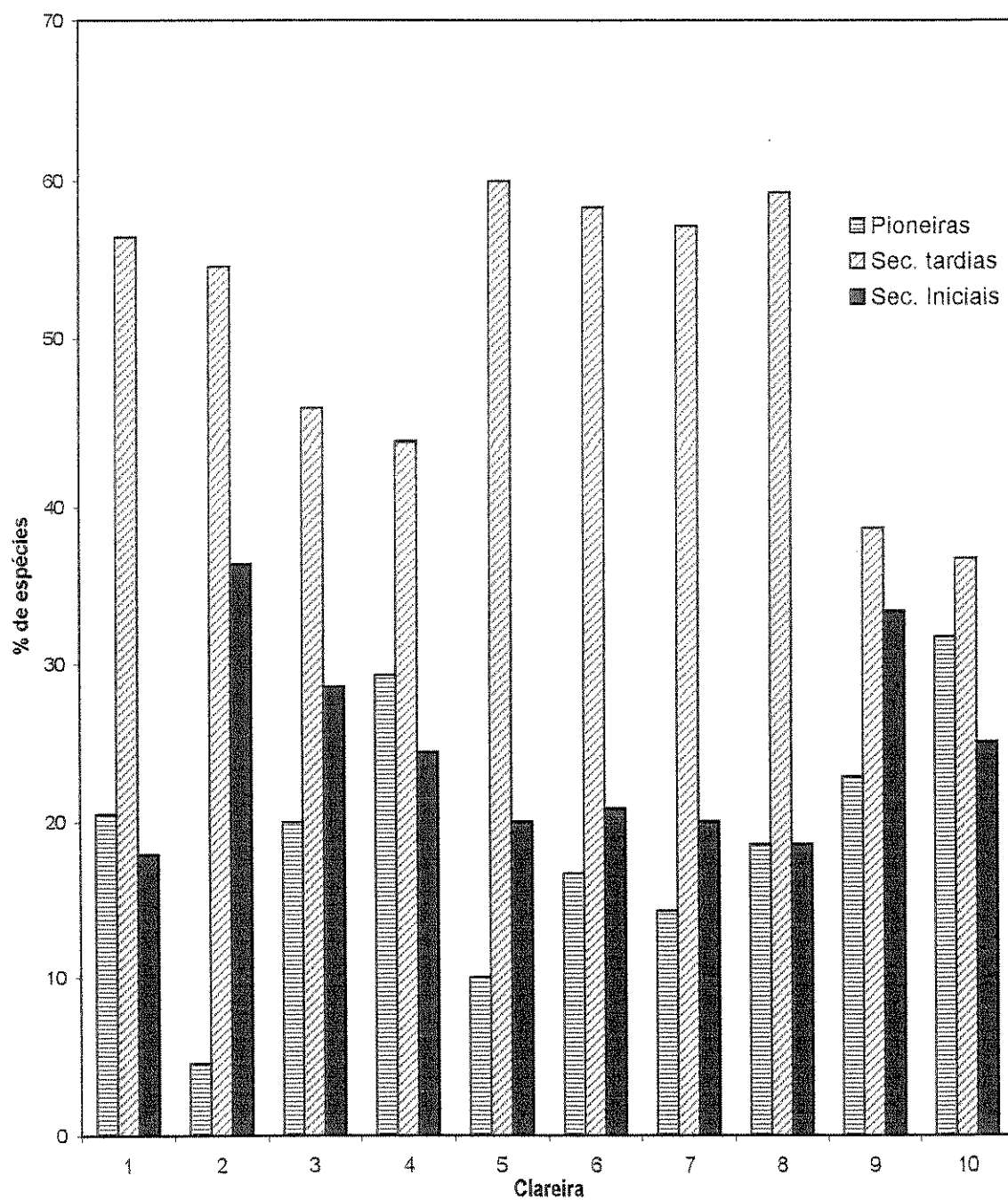


Figura 5 – Porcentagem de espécies por categoria sucessional em clareiras da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

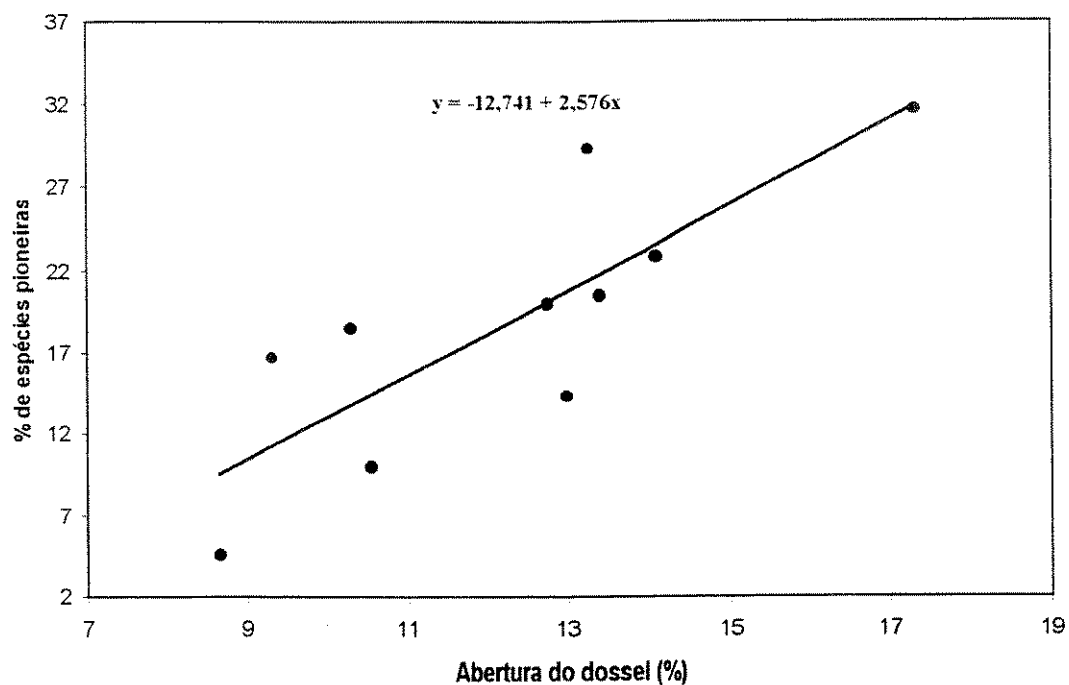


Figura 6 – Relação entre porcentagem de espécies pioneiras e aberturas do dossel nas clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

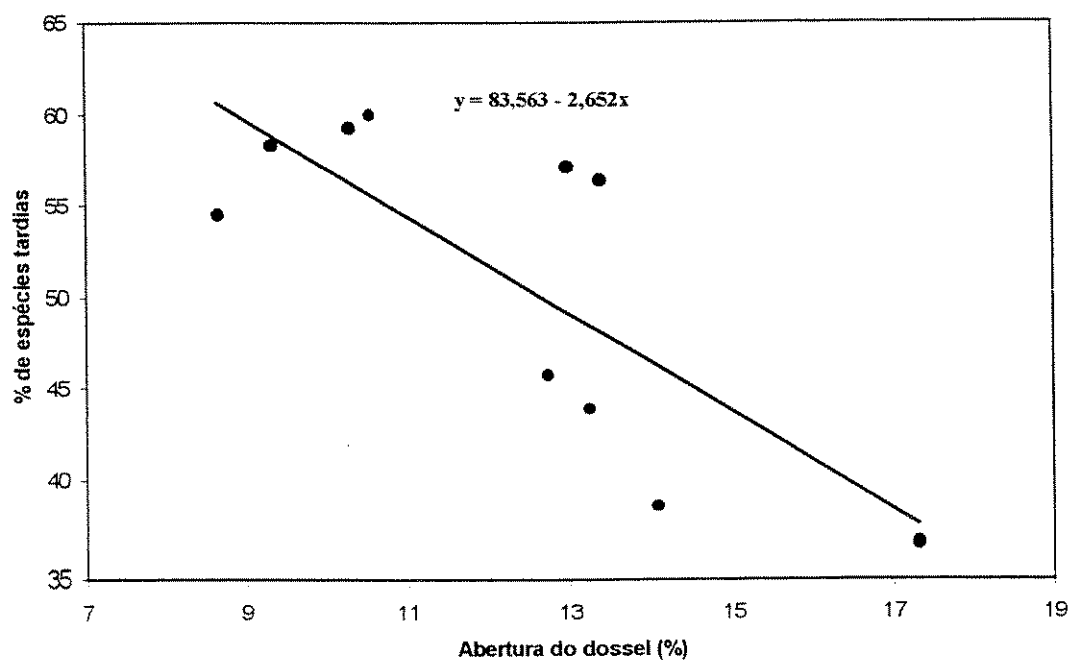


Figura 7 – Relação entre porcentagem de espécies secundárias tardias e aberturas do dossel nas clareiras. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

3.2. Análise de correspondência canônica

Os resultados da análise de correspondência canônica encontram-se nos diagramas de ordenação ('biplots') apresentados nas Figuras 8, 9 e 10 e nos Anexos 23, 24 e 25.

Em virtude da grande quantidade de informações, os diagramas de unidades amostrais (clareiras) e de espécies estão apresentados separadamente, visando facilitar a visualização e interpretação dos resultados.

Os autovalores ('eigenvalues') para os três primeiros eixos de ordenação canônica foram 0,311; 0,220 e 0,167. O primeiro eixo de ordenação canônica foi responsável por 25,4% da variância total da análise, os outros dois acumularam 43,4% e 57,0% , respectivamente. Baixas porcentagens de variação são esperadas em ordenações de dados ecológicos tendo em vista a complexidade dos fatores envolvidos na determinação da composição florística e estrutural de formações vegetais (Ter Braak, 1988). Os anexos 23 e 24 apresentam os escores das espécies e das clareiras respectivamente, nos três eixos de ordenação. No Anexo 25 são apresentados os coeficientes de correlação entre as variáveis ambientais e os três principais eixos de ordenação canônica.

O teste de permutação de Monte Carlo, para os três eixos de ordenação, mostrou que as correlações entre as espécies e as variáveis ambientais utilizadas foram significativas em nível de 1% de probabilidade.

Estes resultados indicam que as variáveis ambientais empregadas neste estudo explicam boa parte da variação de densidade das espécies nas clareiras (Ter Braak, 1995), entretanto, é válido ressaltar que a variação restante e, portanto não explicada, pode estar associada à outras variáveis não analisadas, ou ser de natureza estocástica.

Nas Figuras 8 e 9, observa-se no primeiro eixo de ordenação canônica que as espécies que obtiveram os maiores escores positivos foram, em ordem decrescente de importância: *Piper amplum*, *Centrolobium tomentosum*, *Aspidosperma ramiflorum*, *Alchornea glandulosa*, *Cecropia hololeuca*, *Trema micrantha* e *Vernonia diffusa*. Os maiores escores negativos foram atribuídos para *Acacia polyphylla*, *Savia dictiocarpa*,

Trichilia catigua, *Palicourea marcgravii*, *Lonchocarpus guilleminianus*, *Myrciaria cauliflora* e *Chrysophyllum gonocarpum*.

O primeiro eixo de ordenação polarizou, em ordem decrescente de importância, com escores positivos as clareiras 10, 9 e 1 e com escores negativos as clareiras 6, 4 e 7 (Figura 10).

No segundo eixo de ordenação obtiveram os maiores escores positivos em ordem decrescente de importância: *Croton floribundus*, *Croton priscus*, *Cordia ecalyculata*, *Ottonia propinqua* e *Urera baccifera* e os maiores escores negativos: *Piper amplum*, *Centrolobium tomentosum*, *Aspidosperma ramiflorum*, *Metrodorea stipularis* e *Galipea multiflora*. Neste eixo, polarizaram com escores positivos as clareiras 3 e 8 e com os maiores escores negativos as clareiras 9 e 6. As espécies *C. floribundus* e *C. priscus* estão fortemente correlacionadas com a clareira 3.

À exceção da variável densidade de espécies pioneiras, que apresentou forte correlação com o eixo 2, as demais variáveis foram fortemente correlacionadas com o eixo 1. As variáveis área da clareira, abertura do dossel, altura do dossel, área basal e dominância de pioneiras apresentaram os maiores coeficientes de correlação para o eixo 1 (Anexo 25). Assim, no primeiro eixo canônico as maiores clareiras (1, 9 e 10) foram polarizadas no sentido do aumento daquelas variáveis ambientais e, no lado oposto, ou seja, no sentido do aumento das variáveis dominância e densidade de espécies tardias, foram colocadas as demais clareiras com áreas e aberturas de dossel menores. No eixo 2, as clareiras 3 e 8 foram polarizadas no sentido do aumento da variável densidade de pioneiras.

Verifica-se que as espécies consideradas como pioneiras típicas: *Cecropia hololeuca*, *Trema micrantha*, *Vernonia diffusa* e *Alchornea glandulosa*, além das pioneiras *Jacaratia spinosa* e *Piper amalago* estão fortemente correlacionadas com as clareiras maiores onde a abertura do dossel é maior (Figuras 8, 9 e 10), resultando assim, em maior concentração de pioneiras nestes ambientes, entretanto, deve-se ressaltar também a presença das espécies típicas de sub-bosque *Galipea multiflora* e *Actinostemon klotsckii*. Outras espécies classificadas como de sub-bosque como *Hybanthus atropurpureus*, *Polygala klotsckii*, *Psychotria hastisepala* e *Trichilia elegans* mostraram clara preferência por

clareiras menores com dossel pouco aberto. Porém, várias espécies não apresentaram nenhuma preferência clara por tamanho de clareira.

Considerando-se então, o gradiente de tamanho do distúrbio e da colonização por espécies pioneiras, pode-se definir dois grupos de clareiras, um formado pelas clareiras menores (2, 4, 7, e 6) onde predominam espécies tardias na sucessão e outro formado pelas clareiras maiores (1, 3, 8, 9, 10) onde as espécies pioneiras apresentam maior densidade e/ou dominância.

A separação destes dois grupos ficou ainda mais evidente quando a análise foi efetuada excluindo-se as espécies de sub-bosque e indivíduos remanescentes (Anexos 26, 27 e 28; Figuras 11 e 12). Neste caso, as clareiras 1, 3, 8, 9, 10 foram polarizadas no eixo 1, no sentido do aumento das variáveis área da clareira, abertura e altura do dossel, densidade e dominância de pioneiras (Figura 12). Neste grupo de clareiras predominaram espécies pioneiras e algumas secundárias iniciais com exceção de *Pachystroma longifolium* e *Esenbeckia leiocarpa* (secundárias tardias). No lado esquerdo do diagrama “biplot” da Figura 12, as clareiras 2, 4, 6 e 7 formaram um segundo grupo caracterizado pela predominância de espécies secundárias tardias e iniciais, com exceção de *Acacia polyphylla* e *Solanum argenteum* (espécies pioneiras) (Figura 11). À exceção da variável densidade de espécies pioneiras, correlacionada com o eixo 2, as demais foram correlacionadas com o eixo 1 (Anexo 28). Devido a exclusão das espécies de sub-bosque e dos indivíduos remanescentes das clareiras, as espécies secundárias tardias estão representadas exclusivamente por indivíduos jovens regenerantes nessa segunda análise.

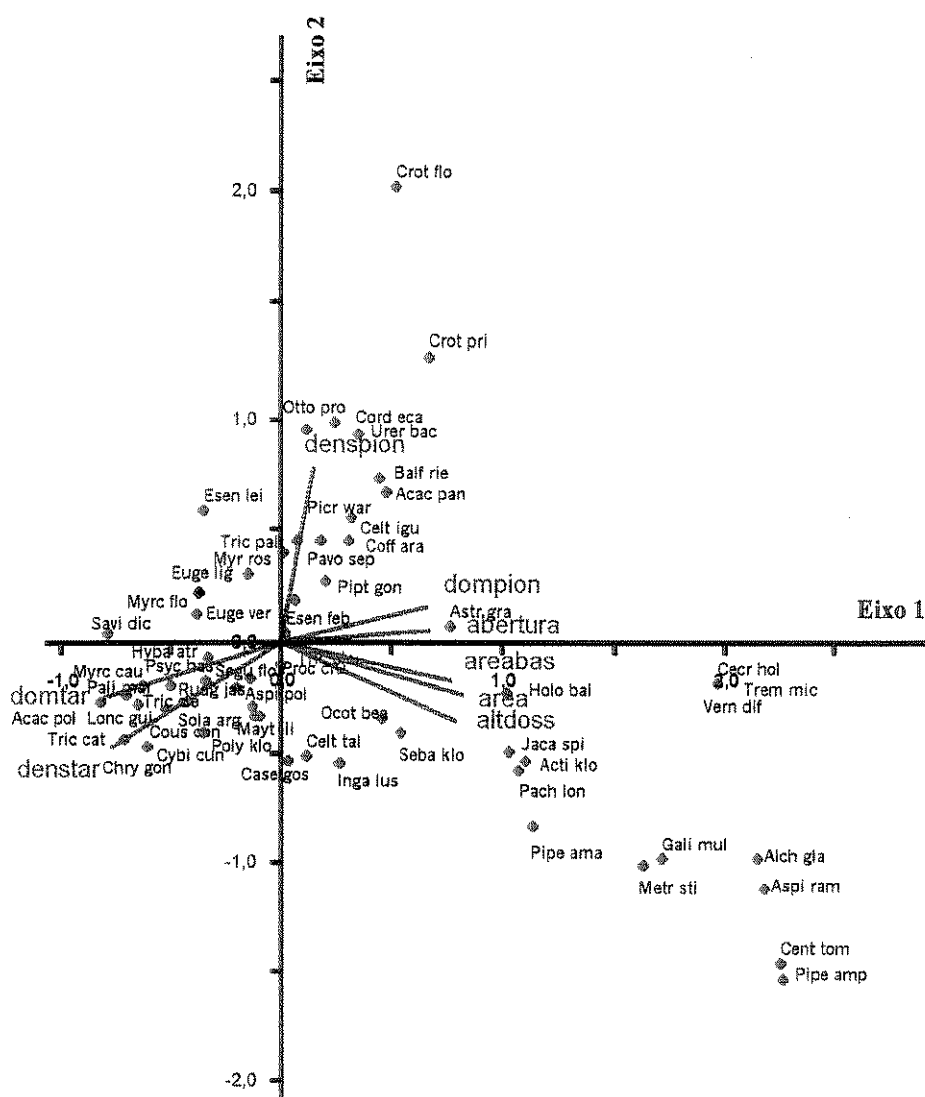


Figura 8 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica, mostrando a distribuição das 59 espécies mais abundantes, de acordo com seus escores (Anexo 23) nos dois principais eixos de ordenação. As espécies estão representadas por abreviações de seus nomes científicos e as variáveis ambientais por vetores. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

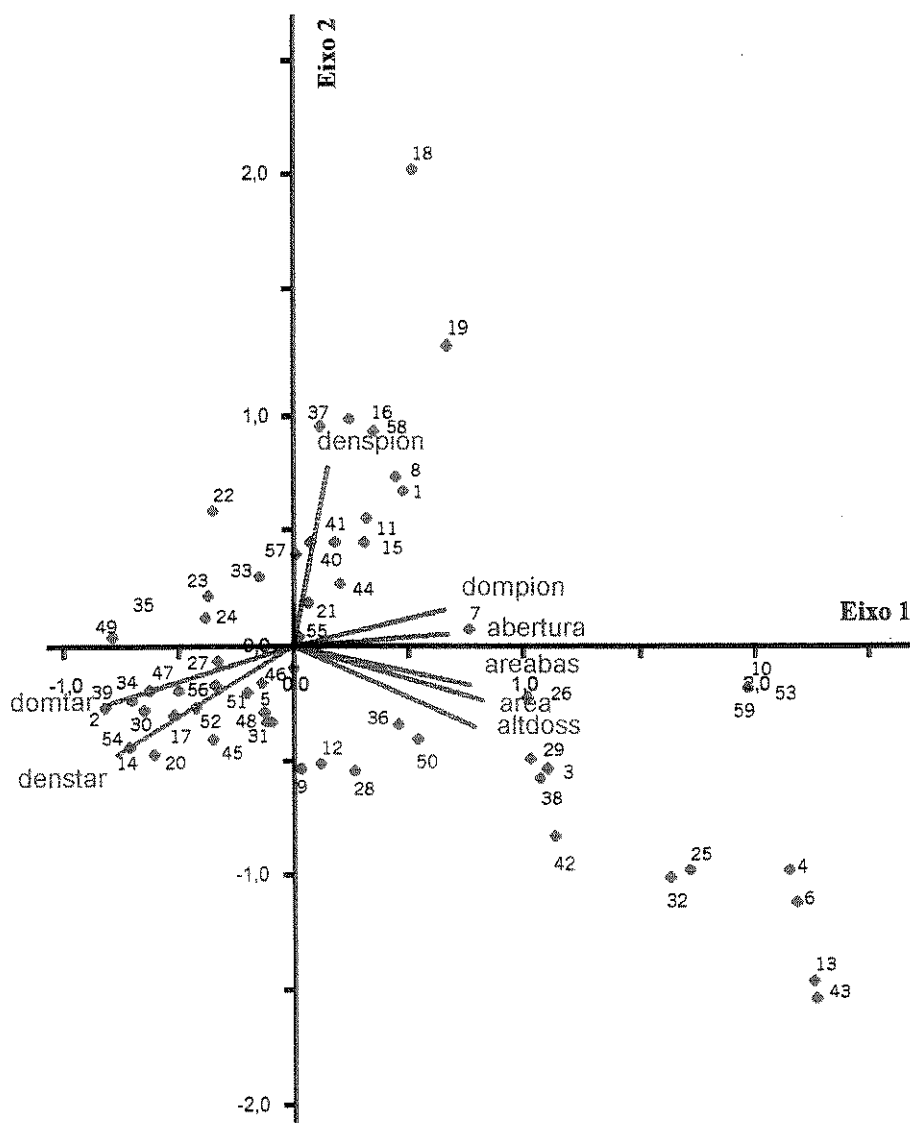


Figura 9 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica, mostrando a distribuição das 59 espécies mais abundantes, de acordo com seus escores (Anexo 23) nos dois principais eixos de ordenação. As espécies estão representadas por números e as variáveis ambientais por vetores. Os nomes científicos correspondentes a numeração das espécies encontram-se no Anexo 23. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

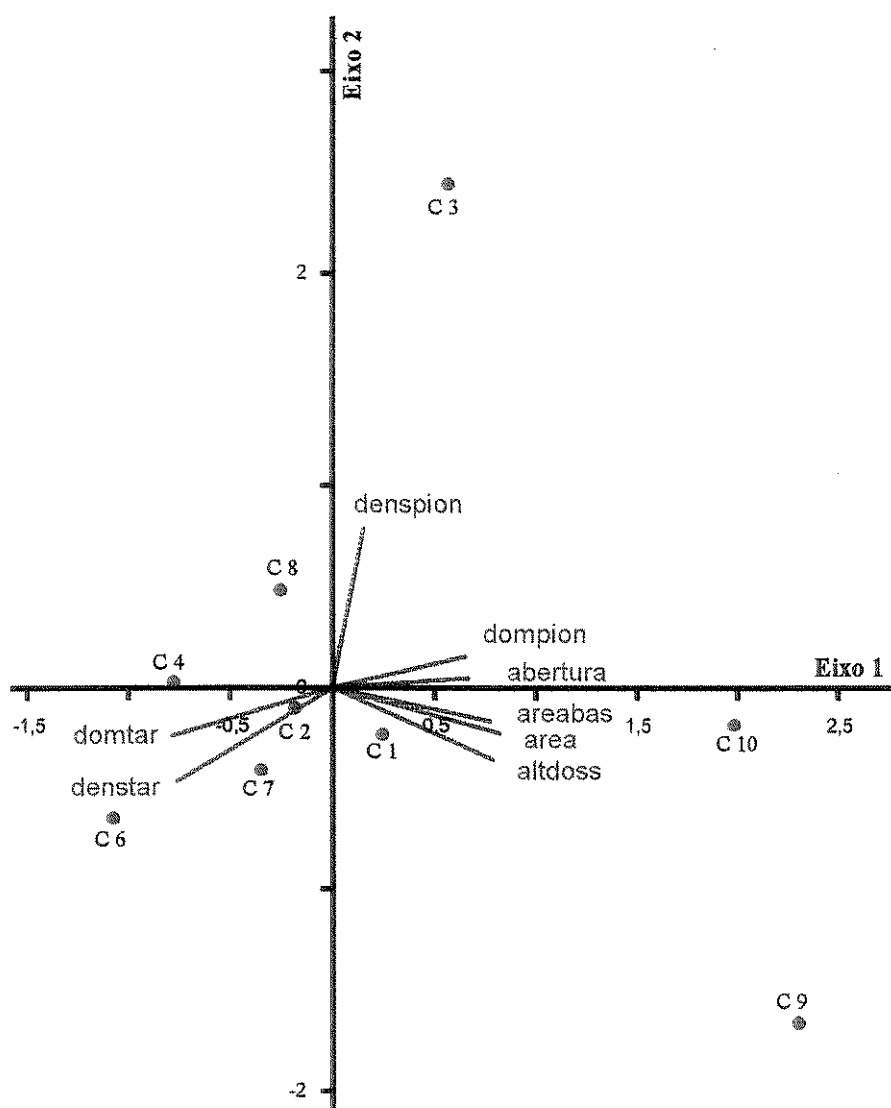


Figura 10 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica, mostrando a distribuição das clareiras de acordo com seus escores (Anexo 24) nos dois principais eixos de ordenação. As clareiras estão representadas por números e as variáveis ambientais por vetores. Reserva Municipal de Santa genebra, Campinas, SP.

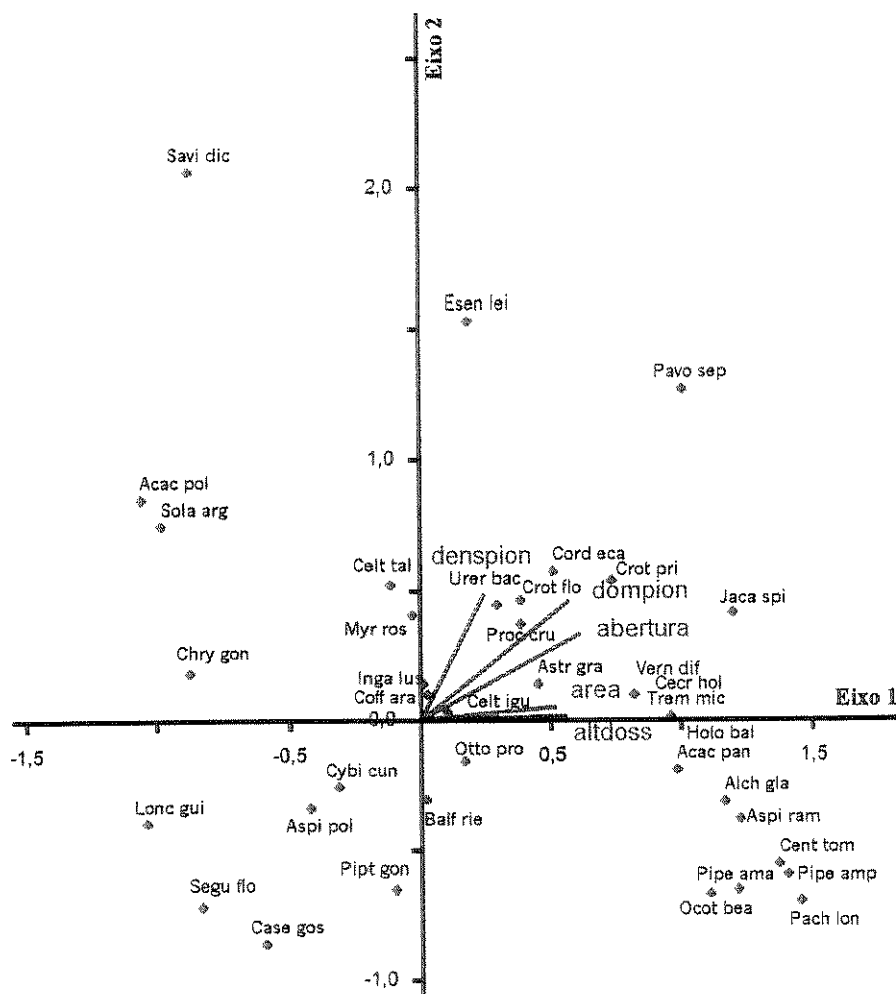


Figura 11 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica, com exclusão de espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes, mostrando a distribuição das 38 espécies de acordo com seus escores (Anexo 26) nos dois principais eixos de ordenação. As espécies estão representadas por abreviações de seus nomes científicos e as variáveis ambientais por vetores. Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

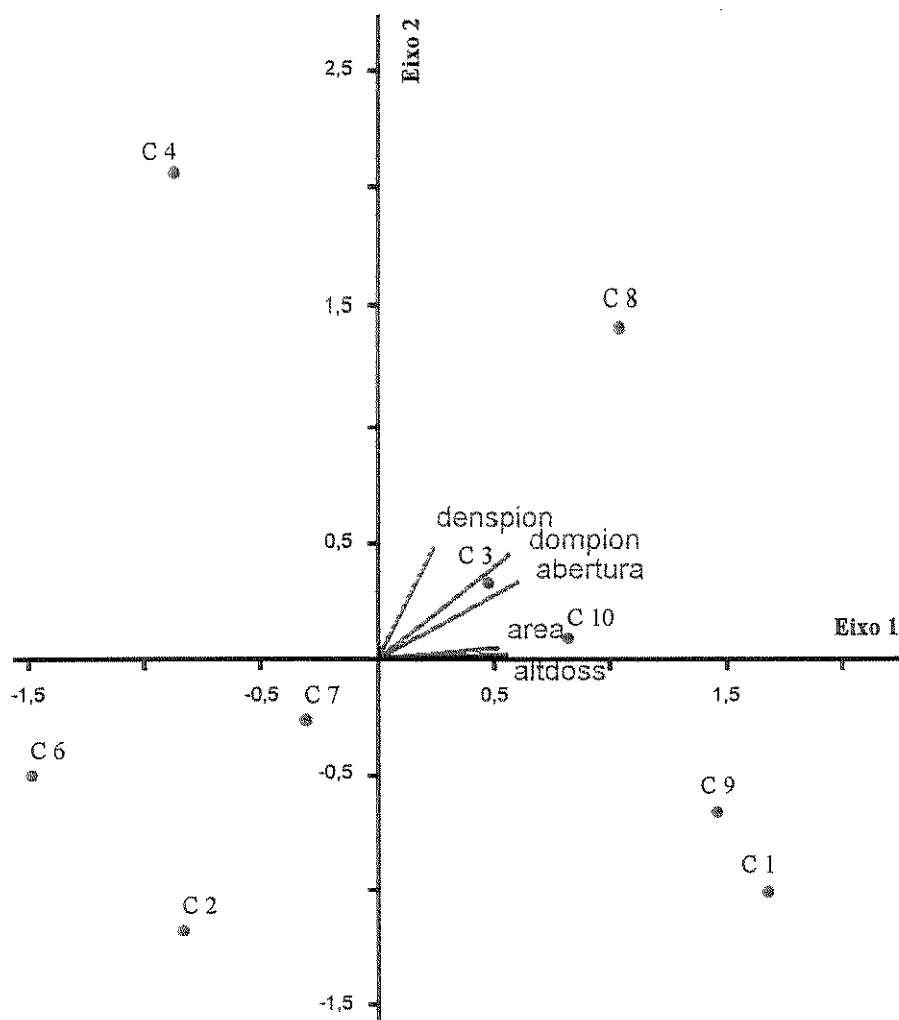


Figura 12 – Diagrama de ordenação produzido pela análise de correspondência canônica, com exclusão de espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes, mostrando a distribuição das clareiras de acordo com seus escores (Anexo 27) nos dois principais eixos de ordenação. As clareiras estão representadas por números e as variáveis ambientais por vetores. Reserva Municipal de Santa genebra, Campinas, SP.

4. DISCUSSÃO

4.1. Correlações entre as características físicas das clareiras e as características da vegetação colonizadora.

Para as clareiras estudadas foram verificadas correlações entre suas características físicas e alguns aspectos da vegetação colonizadora, como densidade de indivíduos, riqueza de espécies, diâmetro médio e área basal. Apesar da heterogeneidade de respostas foi possível identificar alguns padrões de comportamento da vegetação em relação às características físicas das clareiras, resultado das particularidades dos distúrbios na abertura dessas. As clareiras menores com menor abertura do dossel foram mais densas, proporcionalmente mais ricas em espécies e consequentemente apresentaram menor diâmetro médio e área basal em comparação às clareiras maiores, com maior abertura do dossel.

Relações semelhantes entre a área de clareira e alguns destes parâmetros da comunidade colonizadora foram observadas em outras florestas brasileiras, como ocorreu em clareiras da floresta da Serra da Cantareira e da floresta Atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar (Tabarelli, 1994; 1997). Da mesma forma, Knobel (1995) também encontrou relação inversa entre o tamanho da clareira e a densidade de indivíduos de espécies arbustivas e arbóreas em clareiras de uma floresta do município de São Paulo. Por outro lado, não foi identificada correlação entre tamanho da clareira e número de indivíduos em uma floresta semidecídua de São Paulo (Costa & Mantovani, 1992) o que foi atribuído às diferentes idades das clareiras, que assim, estariam diferindo também no estágio sucessional e consequentemente na estrutura.

Em floresta de clima temperado foi constatada maior densidade e diversidade de espécies em pequenas clareiras, contudo, não foi verificado um padrão na densidade e diversidade de espécies ao longo de um gradiente de tamanho das clareiras (Abe et al., 1995). A mesma correlação foi identificada para plântulas e indivíduos jovens de *Abies balsamea* em clareiras de florestas boreais do Canadá, onde a espécie é dominante (Kneeshaw & Bergeron, 1998) e para *Picea abies* em clareiras de floresta temperada da

Rússia (Drobyshev, 1999). Runkle (1998) constatou em florestas dos Apalaches, Estados Unidos, que clareiras grandes tiveram significativamente mais indivíduos e maior área basal total, porém menos indivíduos por área que clareiras pequenas, e que a área basal por unidade de área não variou com o aumento do tamanho da clareira.

O aumento da área da clareira, pode resultar em aumento da mortalidade de plantas de espécies tardias, devido aos danos físicos provocados pela queda da árvore, estresse fisiológico em consequência do aumento da luminosidade e temperatura do ar e redução da umidade do ar e do solo, herbivoria, e competição com espécies pioneiras (Barton, 1984; Brandani et al., 1988). Em clareiras da floresta atlântica com cobertura morta superior a 15% foi verificada menor densidade de indivíduos tolerantes à sombra, o que foi atribuído ao dano físico causado pela queda de galhos, e à ocupação do solo da floresta impedindo o estabelecimento de novos indivíduos (Tabarelli, 1997). Como nas clareiras da Santa Genebra os maiores percentuais de espécies foram do grupo das secundárias tardias, a combinação destes fatores pode ter resultado na maior mortalidade de indivíduos deste grupo sucessional nas clareiras maiores, quando comparado às pequenas, onde as alterações ambientais foram menos drásticas. Contudo, torna-se necessário um acompanhamento temporal da sobrevivência de indivíduos jovens regenerantes e de remanescentes ao longo do processo regenerativo das clareiras dos vários tamanhos, para elucidar as causas reais da redução de densidade e riqueza de espécies com o aumento do distúrbio.

O aumento do tamanho das clareiras promove também o aumento da heterogeneidade ambiental no interior dessas clareiras (Denslow, 1987). Carlton & Bazzaz (1998) destacam que árvores remanescentes, manchas de sub-bosque e troncos e copas de árvores criam condições heterogêneas na área de distúrbio, e que tais micrositios podem exercer importante papel na regeneração da floresta. Este fato foi observado em campo nas clareiras estudadas nesse trabalho onde, nas maiores clareiras a queda de grandes árvores com desenraizamento produziu nitidamente as três zonas (zona das raízes, zona do tronco e a zona da copa) conforme proposto por Orians (1982), o que não ocorreu nas clareiras pequenas, que foram formadas pela queda de parte da copa ou queda de apenas uma árvore de porte pequeno, com pouco distúrbio na zona das raízes. Além disso, árvores e arbustos remanescentes foram mais abundantes nas grandes clareiras, o que se reflete nos maiores

valores de diâmetro médio e área basal correlacionados positivamente com a área da clareira e que, certamente, aumentaram a heterogeneidade nestas áreas. Nas clareiras maiores também foi observada a formação de microsítios pela deposição heterogênea de serapilheira (Capítulo 2). Entretanto, o aumento da heterogeneidade promovido pelo aumento do tamanho da clareira, não se traduziu em aumento da riqueza de espécies nas clareiras, pelo contrário, já que as menores apesar de ecologicamente mais homogêneas, foram proporcionalmente as mais ricas em espécies. Este fato pode ser explicado pela própria redução nas clareiras grandes da densidade e da riqueza de espécies principalmente tardias. Neste aspecto, Tabarelli (1994) sugere que, a partir de um determinado tamanho de clareira, ocorra diminuição da riqueza de espécies em razão de espécies típicas de sub-bosque não encontrarem condições adequadas para o estabelecimento e permanência na clareira.

A relação encontrada por Lawton & Putz (1988), que espécies tolerantes à sombra apresentaram maior densidade nas pequenas clareiras quando comparadas as grandes, enquanto as intolerantes ou pioneiras apresentaram relação inversa, que é normalmente esperada para clareiras não foi totalmente confirmada nesse estudo. Nas clareiras da Santa Genebra não foram encontradas correlações significativas entre densidade de espécies pioneiras com a área das clareiras e com a abertura do dossel. A densidade de espécies tardias apresentou uma relação negativa com a área da clareira e com a abertura do dossel na clareira. Como a abertura do dossel é um bom indicador das condições de luz e microclima da clareira (Whitmore et al., 1993; Green, 1996), pode-se considerar que a densidade de espécies tardias foi afetada negativamente pelo gradiente de aumento de luz relacionado ao aumento do tamanho das clareiras. Resultados semelhantes foram obtidos por Tabarelli (1997), na floresta Atlântica, que encontrou relação negativa entre densidade de espécies tolerantes à sombra e a área das clareiras, e ausência de relação significativa para a densidade de espécies pioneiras, concluindo que a área da clareira parece ter influência restrita sobre a densidade e diversidade de pioneiras naquela floresta. Em clareiras das florestas da Serra da Cantareira e da Juréia, foi verificada ausência de correlações entre densidade e área da clareira, tanto para espécies pioneiras como para tardias, o que foi atribuído à intensidade de distúrbio, à amplitude de nicho de regeneração das espécies e/ou às diferenças florísticas entre a vegetação que circunda as clareiras amostradas (Tabarelli &

Mantovani, 1997a). Outros estudos mostraram relações positivas entre área da clareira e densidade de espécies pioneiras. Porém, não foram encontradas correlações significativas entre as espécies tolerantes à sombra com a área da clareira (Barton, 1984; Brokaw, 1985a).

Quando o parâmetro analisado foi a porcentagem de espécies pioneiras ou de tardias e não a densidade dessas espécies, verificou-se correlações significativas com a área das clareiras e com a abertura do dossel. Nas maiores clareiras foram observados os maiores percentuais de espécies pioneiras em relação às outras categorias sucessionais, e nas clareiras pequenas, os maiores percentuais de espécies secundárias tardias. Estes resultados sugerem que, nas grandes clareiras a heterogeneidade ambiental restringiu a abundância de algumas poucas espécies pioneiras, favorecendo o estabelecimento de maior número de espécies deste grupo, ainda que com baixas densidades, em detrimento da abundância e riqueza do grupo das tardias. Nestes ambientes de dossel mais aberto pode ter ocorrido uma maior seletividade sobre as espécies tardias. Por outro lado, nas clareiras pequenas as características de formação e as restrições ecológicas mais amenas possibilitaram um maior número de espécies de sub-bosque e tardias do dossel e/ou do sub-dossel compartilhando espaço e recursos, em detrimento das pioneiras.

Com o aumento da área da clareira e abertura do dossel ocorreu aumento da dominância de espécies pioneiras. Relação inversa foi verificada para as espécies secundárias tardias. É provável que nas grandes clareiras os indivíduos de espécies pioneiras que conseguiram se estabelecer estão conseguindo se manter e se desenvolver na área, o que está refletindo nos diâmetros elevados e consequentemente na dominância elevada deste grupo de espécies nessas clareiras (Anexos 10 e 11). As espécies tardias nessas clareiras são representadas principalmente por espécies arbustivas típicas da condição de sub-bosque, que naturalmente não atingem grandes diâmetros, e por indivíduos jovens de espécies tardias do dossel, que se estabeleceram provavelmente após as espécies pioneiras já em estado mais avançado de desenvolvimento. Nas clareiras pequenas as espécies pioneiras, em menor número que as tardias se encontravam no momento da amostragem, principalmente na forma de indivíduos jovens ainda com diâmetro reduzido e em severa competição com as espécies secundárias tardias. Nestas clareiras pequenas, as espécies secundárias tardias do dossel e sub-dossel presentes no banco de plântulas, estariam encontrando condições ecológicas mais

adequadas para a ocupação dessa área, como proposto em vários estudos (Hartshorn, 1980; Canham, 1988, 1989; Whitmore, 1991; Abe et al., 1995; Runkle, 1998) e assim passariam a contribuir, juntamente com as arbustivas do sub-bosque, com o aumento da dominância deste grupo de plantas.

4.2. Análise de correspondência canônica

Apesar de não ter sido verificada formação de agrupamento florístico entre as clareiras com exceção das clareiras 9 e 10, que foram muito semelhantes entre si e distintas das demais (Capítulo 1), a análise conjunta de variáveis ambientais e de abundância das espécies nas clareiras, possibilitou a definição de dois grandes grupos de clareiras. Este fato sugere que a utilização apenas de dados binários da composição florística não deve ser suficiente para se estudar as relações das espécies com as características ambientais nas clareiras.

No primeiro grupo de clareiras, formado por três clareiras com áreas médias ou grandes (clareiras 1, 9 e 10) e por duas clareiras pequenas (clareiras 3 e 8), as espécies pioneiras ocorreram com maiores valores de abundância e/ou dominância. Para as três clareiras maiores já era esperado a individualização dessas clareiras em função das espécies pioneiras. No entanto, para as clareiras menores esta polarização pode ser atribuída às características dos trechos de floresta onde essas clareiras estão inseridas, ou melhor, do tipo de unidade vegetacional onde a clareira foi formada.

Embora não tenha sido realizada uma caracterização silvigênica dos trechos de floresta onde as clareiras foram amostradas (Oldeman, 1983; 1989; 1990) os dados referentes a vegetação dos entornos das clareiras (Anexos 12 a 21), a relação desses dados com a área da clareira e com a altura do dossel do entorno e as observações de campo possibilitaram inferir sobre o estado de degradação dos trechos de floresta onde estão localizadas as clareiras, e a influência dessa condição na dinâmica da vegetação colonizadora.

Todas as clareiras deste estudo estão localizadas na região central do fragmento florestal, distantes da borda da floresta e, portanto, sendo pouco afetadas por efeitos de borda. No entanto, as maiores clareiras foram formadas em trechos mais conservados do fragmento, onde a floresta encontra-se em estado mais avançado de sucessão, o que pode ser constatado pelos elevados valores de altura do dossel, pelos elevados valores de dominância da vegetação do entorno e pela caracterização sucessional dessas espécies do entorno, que foram principalmente de secundárias tardias, com destaque para grandes indivíduos de *Pachystroma longifolium* (Anexos 12, 20 e 21). Dessa forma, no diagrama da CCA, as variáveis altura do dossel e área basal estão polarizadas junto às maiores clareiras. Essa relação positiva entre tamanho da clareira e estágio de desenvolvimento da floresta corrobora os resultados encontrados por Brokaw (1982) onde foi mostrado que com o amadurecimento da floresta, o dossel fica mais alto promovendo a abertura de clareiras maiores e a colonização por espécies pioneiras.

Nas maiores clareiras da Santa Genebra, ocorreram os maiores valores de dominância de espécies pioneiras e os maiores percentuais de espécies deste grupo sucessional, cabendo ressaltar que as pioneiras típicas ou grandes pioneiras (*Cecropia* spp e *Trema micrantha*) foram amostradas apenas na clareira com área superior a 400 m². Além de *Cecropia hololeuca*, as outras duas espécies encontradas na Reserva (*C. glazioui* e *C. pachystachia*) também foram amostradas somente na maior clareira, apesar de não incluídas na CCA, devido a suas baixas densidades.

A seletividade dessas espécies por grandes clareiras já foi demonstrada em vários trabalhos como Brokaw (1982; 1985a, b; 1987), que considera *Trema micrantha* um caso extremo de espécie pioneira de rápido crescimento estritamente limitada à grandes clareiras. De acordo com Hartshorn (1980) espécies de *Cecropia* só ocorrem em clareiras com áreas ao redor de 400 m², ou superiores. Em clareiras com áreas inferiores, a intensidade ou duração da luz e/ou calor podem ser insuficientes para quebrar a dormência das sementes destas e de outras pioneiras. Para *Cecropia glazioui* foi mostrado que a germinação das sementes não ocorre sob o dossel florestal devido à baixa relação V/VE (vermelho/vermelho extremo) predominante neste ambiente (Válio & Joly, 1979). Sementes de *Cecropia obtusifolia* necessitam de exposição repetida e contínua à luz com relação

V/VE (vermelho/vermelho extremo) alta, para a máxima germinação, sendo que sob o dossel florestal a germinação é inibida pois predomina o vermelho extremo, e como em clareiras grandes, passa a ser predominante a luz vermelha, a germinação é estimulada (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1987). Na Guiana Francesa, Van Der Meer et al. (1998) constataram que *Cecropia obtusa*, não apenas é especialista de clareiras grandes, mas também de microsítios com maior intensidade de luz dentro destas clareiras.

Em floresta de Porto Rico, Myster & Walker (1997) encontraram uma seletividade de espécies relacionada à um gradiente de luz nas clareiras, semelhante aos resultados da CCA, obtidos neste estudo. Espécies dos gêneros *Alchornea*, *Cecropia*, *Trema* e *Solanum* ocorreram predominantemente em clareiras com níveis muito altos de luz, enquanto espécies de *Urera* e *Miconia* ocorreram nas clareiras com níveis altos de luz, *Piper* em níveis intermediários e *Ocotea* e *Inga* em clareiras com baixos níveis de luz.

Souza (1996) estudou a germinação e o crescimento de 15 espécies arbóreas da Reserva de Santa Genebra, em diferentes condições de sombreamento artificial e natural. Dentre as espécies estudadas, *Cecropia glazioui* e *Trema micrantha* apresentaram fotoblastismo positivo. A autora ressalta que, devido aos baixos percentuais de germinação de sementes de *Trema micrantha*, a sensibilidade à luz não pode ser conclusivamente demonstrada. Além disso, altas porcentagens de germinação de sementes da espécie foram obtidas em temperaturas alternadas, independentemente das condições de luz (Matthes, 1992; Castellani, 1996), o que também pode estar relacionado à seletividade da espécie à grandes clareiras, nas quais além da alteração na qualidade espectral da luz, ocorrem também grandes oscilações diurnas na temperatura (Vázquez-Yanez & Orozco-Segovia, 1982; 1994). Entretanto, plântulas da espécie não sobreviveram em condições de sombreamento natural (Souza, 1996), confirmando sua dependência por grandes clareiras.

De acordo com Souza (1996) a tendência observada para *Cecropia glazioui* e *Trema micrantha* de maior crescimento em altura, acúmulo de matéria seca e de área foliar sob condições de radiação plena pode indicar uma alta capacidade destas espécies em explorar níveis altos de irradiância, como os que são disponíveis em grandes clareiras. Neste aspecto, Chazdon & Fetcher (1984) verificaram em floresta da Costa Rica que a densidade de fluxo de fótons fotossintetizantes (PPFD) diária total no sub-bosque, em clareira de 200

m² e em clareira de 400 m² foi de 1 a 2%, 9% e 20 a 35%, respectivamente, da PPFD diária total em área sem vegetação, e que durante a estação seca a PPFD total diária na clareira de 400 m² foi 2,4 vezes maior que na clareira de 200 m². Já Barton (1989) encontrou correlação direta entre tamanho da clareira e fluxo de luz fotossinteticamente ativa, também na Costa Rica, sendo que o menor valor foi de 1,92 mol m⁻² dia⁻¹ em uma clareira com 96m² chegando a 5,06 mol m⁻² dia⁻¹ em clareira com 424 m². Portanto, dentre as clareiras estudadas na Santa Genebra, a maior que 400 m² pode ter sido a única onde níveis elevados de PPFD foram adequados para a germinação e crescimento de espécies pioneiras típicas confirmando os resultados. Contudo, cabe ressaltar que a regeneração de um número maior de clareiras com estas dimensões deve ser analisada para permitir conclusões seguras sobre este nível de seletividade.

A polarização na CCA das espécies *Galipea multiflora* e *Actinostemon klotschii*, típicas da condição de sub-bosque, e de *Holocalix balansae* e *Pachystroma longifolium* secundárias tardias presentes no dossel da floresta, com o grupo das clareiras grandes indica dois aspectos interessantes da dinâmica destas clareiras. O primeiro seria a confirmação do estado avançado de desenvolvimento dos trechos de floresta onde estas clareiras estavam inseridas, com um sub-bosque bem estruturado, onde algumas espécies representativas desta condição são abundantes bem como algumas espécies secundárias tardias do dossel. O segundo aspecto diz respeito à sobrevivência de indivíduos dessas espécies após a formação da clareira, que deve estar relacionada com impactos menos agressivos durante a formação e com condições de sombreamento nas bordas dessas clareiras, proporcionadas pelo dossel mais alto e pelas árvores e arbustos remanescentes. Assim, nestes microsítios o aumento da intensidade e a alteração na qualidade da luz seriam menos drásticos que o esperado e estariam contribuindo para minimizar a seletividade de espécies nestas clareiras.

A duração e intensidade da luz recebida em uma clareira está relacionada não apenas ao seu tamanho, mas também à outras características como forma, exposição, inclinação do terreno, altura da vegetação do entorno, e vegetação sobrevivente após a queda da árvore (Brokaw, 1985b; Denslow & Hartshorn, 1994). Condições de maior intensidade de luz e alterações na qualidade espectral da luz irão ocorrer predominantemente

no centro de grandes clareiras que em pequenas clareiras (Canham et al., 1990). No entanto, em clareiras grandes a heterogeneidade tende a ser maior, e a PPFD diária total na borda dessas clareiras pode se aproximar daquela que chega até o centro de uma clareira pequena (Denslow, 1987; Fetcher et al., 1994).

Um contínuo de mudanças microclimáticas da floresta fechada para as clareiras grandes é esperado ocorrer, e as bordas de uma clareira grande podem promover um maior número de sítios potenciais para o crescimento de plântulas de espécies tardias que as clareiras pequenas (Brown, 1993). Isso foi verificado em uma clareira grande em floresta da Guiana Francesa, na qual o sombreamento provocado pelas copas das árvores do entorno, proporcionou diferentes nichos dentro da clareira, os quais poderiam ser explorados por diferentes espécies (Van Der Meer et al., 1998).

Em clareiras da floresta amazônica, a camada de regeneração avançada proporcionou sombreamento para o estabelecimento de espécies tolerantes à sombra, minimizando os efeitos do tamanho da clareira sobre a dinâmica da vegetação colonizadora (Uhl et al., 1988). Na Costa Rica, Webb (1998) verificou que clareiras grandes resultantes da extração de várias árvores foram colonizadas tanto por espécies tolerantes à sombra como por intolerantes, e destacou o papel da floresta remanescente na regeneração de espécies tardias.

Altas taxas de crescimento lateral da copa das árvores do entorno de clareiras grandes podem ter, como consequência importante, o sombreamento de indivíduos jovens estabelecidos após a formação da clareira (Canham, 1988). Portanto, a heterogeneidade de condições de luz e microclima em clareiras grandes podem favorecer o desenvolvimento de determinadas espécies de sub-bosque ou regenerantes de tardias do dossel, como verificado neste estudo.

As clareiras 3 e 8, consideradas pequenas neste estudo, estão localizadas em trechos mais degradados da floresta, quando comparados com os trechos onde estavam as clareiras grandes. Isso foi confirmado pelos valores elevados de densidade e dominância de algumas espécies pioneiras nos entornos dessas clareiras (Anexos 14 e 19). No entorno da clareira 8 a espécie pioneira *Croton priscus* ocupou a primeira posição em índice de valor de cobertura (IVC), estando ainda em destaque na estrutura outras espécies pioneiras como

Croton floribundus (Anexo 19). O mesmo ocorreu na clareira 3, com *Croton floribundus* na primeira posição em IVC no entorno e com destaque também de *Croton priscus* (Anexo 14). Particularmente no caso de *C. floribundus* e *C. priscus*, os indivíduos presentes nos entornos destas clareiras estão em idade reprodutiva, e através da dispersão autocórica possibilitam a chuva local de sementes, como foi observado nos coletores de serapilheira, o que certamente está contribuindo para a elevada densidade de jovens regenerantes dessas espécies nessas clareiras. Essa consideração encontra subsídios no trabalho de Swaine & Hall (1983), pois eles mostraram que as espécies que iniciam a colonização de clareiras não são um grupo aleatório, mas um subgrupo das espécies mais próximas, podendo-se em algum grau prever a composição da vegetação colonizadora através dos dados de densidade das espécies em idade reprodutiva no entorno da clareira e de suas épocas de reprodução. Isso foi verificado em uma floresta temperada, na qual a densidade de regenerantes de 10 espécies foi significativamente maior nas clareiras em que adultos da mesma espécie estavam presentes dentro de um raio de 15 m do centro das mesmas (Abe et al., 1995).

Assim, a chuva de sementes proveniente da vegetação do entorno tem sido considerada um importante fator na definição da composição florística da clareira (Denslow & Gomez, 1990; Martinez-Ramos & Soto-Castro, 1993). Os valores altos de densidade de pioneiras nestas clareiras explica a falta de correlação entre a variável densidade de pioneiras e o tamanho das clareiras.

Outro aspecto importante diz respeito à caducifolia destas espécies do entorno, o que deve proporcionar aumento nos níveis de luz e alterações na qualidade espectral da mesma no interior dessas clareiras durante a época mais seca do ano, o que possivelmente estaria estimulando a germinação e crescimento das pioneiras encontradas. Gandolfi (1991) ressaltou que a semidecuidade verificada em florestas de planalto pode criar clareiras temporais que poderiam estar afetando o recrutamento de várias espécies. Outro fator a considerar é a resposta destas espécies ao aumento dos níveis de luz com a abertura de clareiras, nem sempre correspondendo ao esperado. No caso de *C. priscus*, Souza (1996) constatou na própria Reserva que a espécie não expressou os efeitos do sombreamento em muitos dos parâmetros de crescimento analisados, concluindo que

embora seja uma espécie de estágio inicial de sucessão, não foi verificado um crescimento mais agressivo sob condições de radiação plena.

A maior concentração de espécies secundárias tardias nas clareiras menores e, portanto, com menores aberturas do dossel, reflete a resiliência da floresta e a plasticidade deste grupo sucessional em utilizar diferentes ambientes da floresta. Espécies arbustivas típicas da condição de sub-bosque como *Hybanthus atropurpureus*, *Polygala klotsckii*, *Psychotria hastisepala*, *Palicourea marcgravii*, *Myrciaria floribunda* e *Trichilia elegans* conseguiram sobreviver e se reproduzir nessas clareiras, enquanto outras típicas das condições de sub-dossel ou de dossel como *Trichilia catigua*, *Rudgea jasminoides*, *Aspidosperma polyneuron* e *Myrciaria cauliflora* conseguiram se regenerar nestes ambientes onde a abertura do dossel deve ter proporcionado alterações microclimáticas menos drásticas que nas grandes clareiras (Brown, 1993).

Este comportamento de espécies tardias foi verificado na maioria dos estudos onde predominaram clareiras pequenas (Canham, 1988; Whitmore, 1989; Costa & Mantovani, 1992; Tabarelli, 1994, 1997; Tabarelli & Mantovani, 1997a, b; Amézquita, 1998). De acordo com Amézquita (1998), estudos recentes têm demonstrado que espécies arbustivas de sub-bosque podem ser beneficiadas com a abertura do dossel, com respostas no recrutamento, crescimento e reprodução. Pascarella (1998) citando vários autores, afirma que arbustos de sub-bosque são considerados extremamente tolerantes à sombra, hábeis a germinar, crescer e reproduzir sob as condições do dossel florestal normalmente com menos de 2% da radiação total, mas podem responder favoravelmente ao aumento da disponibilidade de luz após um distúrbio, recuperando-se dos danos físicos e voltando a reproduzir. Neste aspecto, Canham (1989) já havia ressaltado que os efeitos de aumento da luminosidade não estariam limitados ao sub-bosque da floresta marginal à clareira, mas se estenderiam por uma área muito maior do entorno da clareira, o que poderia aumentar a plasticidade das espécies tolerantes à sombra, que assim seriam favorecidas, em termos de sobrevivência, crescimento e competição, aos aumentos de luminosidade decorrentes da abertura do dossel.

Em relação ao comportamento das espécies tardias de sub-dossel ou dossel encontradas nas pequenas clareiras, este se enquadra na colocação de Pickett (1983) de que

a tolerância à sombra deve permitir às plantas sobreviverem por períodos longos nessa condição, à espera da abertura de clareiras que propiciem condições mais favoráveis para crescerem e atingirem o dossel. Neste sentido, Hartshorn (1980) também considera que clareiras pequenas podem ter somente um marginal aumento do regime de luz, que permanece inadequado para espécies intolerantes à sombra, favorecendo indivíduos de espécies tolerantes suprimidos no sub-bosque. Este padrão foi observado por Uhl et al. (1988) na floresta amazônica, os quais concluíram que clareiras beneficiaram principalmente plântulas e indivíduos jovens preestabelecidos de espécies arbóreas da floresta primária. Também Webb (1998) não encontrou diferenças significativas na composição de espécies entre a floresta madura e a regeneração de pequenas clareiras resultantes de exploração seletiva de apenas uma árvore, concluindo que a remoção parcial do dossel não foi suficiente para o recrutamento de espécies intolerantes à sombra

A exclusão de espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes numa segunda CCA revelou que espécies secundárias tardias foram neste caso representadas exclusivamente por indivíduos jovens regenerantes, ou seja, espécies como *Aspidosperma polyneuron*, *A. ramiflorum*, *Holocalix balansae* e *Pachystroma longifolium* típicas do dossel estão realmente conseguindo se regenerar em algumas das clareiras estudadas nesse trabalho, apresentando respostas quanto à seletividade ao tamanho e condições ambientais das clareiras, semelhantes ao que ocorreu na análise com todos os indivíduos ocorrentes na clareira.

Apesar das tendências verificadas de seletividade de algumas espécies de determinadas categorias sucessionais em relação à área e abertura do dossel nas clareiras — com concentração de espécies pioneiras típicas nas maiores clareiras ou em clareiras pequenas porém, localizadas em trechos mais degradados da floresta e, portanto, sob a influência direta de pioneiras do entorno; e com destaque de espécies tardias de sub-bosque, sub-dossel ou dossel nas clareiras pequenas — deve-se ressaltar que várias espécies, independentemente da categoria sucessional, não apresentaram respostas claras em relação ao tamanho das clareiras e, portanto, às condições ambientais das mesmas.

Outros estudos realizados em florestas tropicais também demonstraram que as espécies arbóreas não apresentaram diferenciação clara por tamanho de clareira

(Barton, 1984; Costa & Mantovani, 1992; Tabarelli, 1997; Tabarelli & Mantovani, 1997a, b). Nesta mesma linha Hubbel & Foster (1986) consideram a elevada diversidade de espécies arbóreas das florestas tropicais resultante de uma alta sobreposição de nichos de regeneração com as espécies compondo guildas de generalistas. Welden et al. (1991) constataram que 89,6% das 106 espécies estudadas em Barro Colorado, Panamá, eram generalistas em respostas ecológicas à variações nas condições do dossel florestal. Em La Selva, Costa Rica, Clark et al. (1993) observaram que das nove espécies arbóreas estudadas apenas as duas pioneiras (*Cecropia*) foram seletivas quanto aos níveis mais altos de luz estimados por fotografias hemisféricas, as demais espécies foram generalistas. Também em La Selva, Lieberman et al. (1995) encontraram 86,5% das 104 espécies amostradas com distribuição ao acaso em relação aos níveis de cobertura do dossel, ocupando indiscriminadamente as condições de luminosidade disponíveis, e concluíram que as espécies apresentam grande sobreposição de distribuição em resposta ao gradiente de condições de luz, sem evidência clara para a separação de nichos. Dessa forma, vários estudos mostraram que à exceção de um pequeno grupo de espécies pioneiras, o tamanho da clareira tem pouco ou nenhum efeito sobre a composição de espécies. Todos estes estudos apresentam fortes evidências para o questionamento da teoria de que espécies arbóreas tropicais apresentam uma estreita partição de nichos regenerativos, representados por clareiras de diferentes tamanhos (Denslow, 1980; Orians, 1982).

Essas afirmações tem sido reforçadas por alguns estudos ecofisiológicos relacionados com germinação, sobrevivência e crescimento, que também indicam que várias espécies arbóreas tropicais são generalistas quanto às condições de luminosidade das florestas, embora parte das espécies apresentem exigências por determinados níveis deste recurso em pelo menos alguma das fases do ciclo de vida. Clark & Clark (1991) encontraram diferentes respostas de crescimento e de sobrevivência de seis espécies tropicais tolerantes à sombra ao longo de um gradiente de luminosidade do dossel florestal. Plântulas de três espécies de floresta tropical não diferiram significativamente quanto a taxa de crescimento ao longo de um gradiente ambiental representado pelo sub-bosque, clareiras pequenas e grandes (Popma & Bongers, 1991). Augspurger (1984) constatou um contínuo de tolerância a níveis de sombreamento por plântulas de várias espécies arbóreas tropicais,

sendo que a maioria das espécies apresentaram maiores taxas de germinação e sobrevivência em condições de luz que na sombra. Resultados semelhantes foram obtidos por Souza (1996) com quinze espécies arbóreas na Reserva de Santa Genebra, onde nenhuma das espécies teve sobrevivência maior no interior do que na borda da floresta mesmo as consideradas mais tolerantes, concluindo que a dicotomia entre espécies iniciais/tardias ou intolerantes/tolerantes ao sombreamento não foi muito evidente em termos de germinação e sobrevivência de plântulas, o que impede o uso isolado dessas características na definição de grupos sucessionais. Tais estudos corroboram, portanto, com a colocação de Chandrashekara & Ramakrishnan (1993) de que independente da categoria sucessional, o aumento da radiação luminosa em clareiras resulta em maior crescimento das plantas em geral.

Nesse estudo a seletividade exercida pelo tamanho das clareiras não foi muito evidente em relação aos grupos sucessionais, mas sim para determinadas espécies dentro destes grupos. Além das características físicas e estruturais analisadas, outras características como época de abertura da clareira, orientação geográfica, microsítios formados pela deposição de serapilheira, estado de degradação do trecho de vegetação de entorno, e presença de árvores e arbustos remanescentes, devem ter influenciado nas características vegetacionais da clareira. À exceção das espécies pioneiras típicas e de algumas espécies tardias, relacionadas com as maiores e as menores clareiras, respectivamente, não é possível fazer-se uma generalização em termos de estreita partição de nichos de regeneração por espécies de diferentes categorias sucessionais como proposto por Denslow (1980) e Orians (1982), tendo em vista que várias espécies apresentaram nicho amplo de regeneração em relação ao gradiente de área das clareiras e abertura do dossel e das condições ambientais inerentes a este gradiente. Um acompanhamento periódico e a longo prazo do comportamento dos indivíduos estabelecidos nas clareiras, e a implantação de experimentos para analisar as respostas ecofisiológicas de espécies dos diferentes grupos sucessionais à condições de sombreamento distintas, tornam-se necessários para o melhor entendimento da dinâmica destes ambientes e da floresta como um todo.

5. CONCLUSÕES

Foram encontradas correlações entre características físicas das clareiras (área e abertura do dossel) e parâmetros da vegetação colonizadora. As menores clareiras foram proporcionalmente mais densas, mais ricas em espécies, apresentando menor diâmetro médio e área basal em comparação às grandes clareiras.

Considerando-se a caracterização sucessional das espécies, não foram encontradas correlações entre densidade de espécies pioneiras e a área das clareiras. Entretanto, a densidade de espécies tardias apresentou uma relação significativa e negativa com a área da clareira e com a abertura do dossel na clareira. Portanto, a densidade de espécies tardias foi afetada negativamente pelo gradiente de aumento de luz relacionado ao aumento do tamanho das clareiras.

A dominância e a porcentagem de espécies pioneiras correlacionaram-se significativa e positivamente com a área das clareiras e a abertura do dossel. Já a dominância e a porcentagem de espécies secundárias tardias correlacionaram-se negativamente com estas mesmas características das clareiras.

Nas maiores clareiras a maior heterogeneidade ambiental favoreceu um maior número de espécies pioneiras, ainda que com baixas densidades, em detrimento das espécies tardias. Nas pequenas clareiras as condições ecológicas mais semelhantes às da floresta adjacente possibilitaram o desenvolvimento de maior número de espécies tolerantes à sombra.

A análise de correspondência canônica mostrou que a seletividade exercida pelo tamanho das clareiras não é muito evidente com relação aos grupos sucessionais de espécies, mas sim para determinadas espécies dentro destes grupos. Foram identificados dois grupos de clareiras, um formado por três clareiras grandes e duas pequenas, onde houve uma tendência de predominância de espécies pioneiras, e outro formado por clareiras pequenas, no qual predominaram espécies secundárias tardias. Entretanto, à exceção das espécies pioneiras típicas e de algumas espécies tardias, relacionadas com as maiores e as menores clareiras, respectivamente, várias espécies não apresentaram relação clara com o

tamanho das clareiras, assim, não é possível fazer-se uma generalização em termos de estreita partição de nichos de regeneração por espécies de diferentes categorias sucessionais.

Ficou evidente neste estudo que as características florísticas, estruturais e sucessionais do trecho da floresta onde a clareira está inserida, exercem importante influência na definição dessas características da vegetação colonizadora da clareira.

Um acompanhamento periódico e a longo prazo do comportamento dos indivíduos estabelecidos nas clareiras torna-se necessário para um melhor entendimento da dinâmica destes ambientes e da floresta como um todo.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABE, S.; MASAKI, T. & NAKASHIZUKA, T. 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 120:21-32.
- AMÉZQUITA, P. 1998. Light environment affects seedling performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a tropical understory shrub. *Biotropica* 30(1):126-129.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Light requirements of neotropical seedling: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72:777-795.
- BARTON, A.M. 1984. Neotropical pioneer and shade-tolerant tree species: do they partition treefall gaps? *Tropical Ecology* 25:196-202.
- BARTON, A.M.; FETCHER, N. & REDHEAD, S. 1989. The relationship between treefall gap size and light flux in a Neotropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 5:437-439.
- BAZZAZ, F.A. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. In: Gomez-Pompa, A., Whitmore, T.C., Hadley, M. *Rain forest regeneration and management*. UNESCO, Paris. p.91-115.
- BRANDANI, A.; HARTSHORN, G.S. & ORIANIS, G.H. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 4:99-119.
- BROKAW, N.V.L. 1982. Treefalls: frequency, timing, and consequences. In: E.G. Leight Jr., A.S. Rand, D.M. Windsor (eds.) *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smith. Inst. Press, Washington. pp.101-108.
- BROKAW, N.V.L. 1985a. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66(3):682-687.
- BROKAW, N.V.L. 1985b. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In: Prickett, S.T.A., Whitte, P.S. (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York. pp.53-69.
- BROKAW, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75:9-19.
- BROWN, N. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9:153-168.
- BROWN, N. 1996. A gradient of seedling growth from the centre of a tropical rain forest canopy gap. *Forest Ecology and Management* 82:239-244.

- CANHAM, C.D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69(3):786-795.
- CANHAM, C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70(3):548-550.
- CANHAM, C.D.; DENSLOW, J.S.; PLATT, W.J.; RUNKLE, J.R.; SPIES, T.A. & WHITE, P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20:620-631.
- CARLTON, G.C. & BAZZAZ, F.A. 1998. Resource congruence and forest regeneration following an experimental hurricane blowdown. *Ecology* 79(4):1305-1319.
- CASTELLANI, E.D. 1996. *Caracterização e germinação de sementes de Trema micrantha (L.) Blume*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Jaboticabal. 124p.
- CHANDRASHEKARA, U.M. & RAMAKRISHNAN, P.S. 1993. Gap phase regeneration of tree species of differing successional status in a humid tropical forest of Kerala, India. *Journal of Biosciences* 18(2):279-290.
- CHAZDON, R.L. & FETCHER, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553-564.
- CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1991. The impact of physical damage on canopy regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79:447-457.
- CLARK, D.B.; CLARK, D.A. & RICH, P.M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25(1):397-407.
- CONNELL, J.H. 1989. Some processes affecting the species composition of forest gaps. *Ecology* 70(3):560-562.
- COSTA, M.P. & MANTOVANI, W. 1992. Composição florística e estrutura de clareiras em mata mesófila na Bacia de São Paulo. In: Congresso Nacional sobre Essências Nativas, 2, São Paulo, 1992. *Anais... Revista do Instituto Florestal* 4:178-183 (Edição Especial, parte 1).
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12:47-55(Suplemento).
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology & Systematics* 18:431-451.
- DENSLOW, J.S. & GOMEZ, A.E. 1990. Seed rain to treefall gaps in a neotropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 20:640-648.

- DENSLOW, J.S.; SCHULTS, J.C.; VITOUSEK, P.M. & STRAIN, B.R. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71(1):165-179.
- DENSLOW, J.S. & HARTSHORN, G.S. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. In: McDade, L., Bawa, K.S., Hespeneide, H.A., Hartshorn, G.S. (eds.) *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago. pp.120-127.
- DROBYSHEV, I.V. 1999. Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in *Sphagnum-Myrtillus* old-growth forests. *Forest Ecology and Management* 115:71-83.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S.F. & CHAZDON, R.L. 1994. Physiological ecology of plants. In: McDade, L., Bawa, K.S., Hespeneide, H.A., Hartshorn, G.S. (eds.) *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago. pp.128-141.
- GANDOLFI, S. 1991. *Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, Município de Guarulhos, SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 232p.
- GAUCH, H.C. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University, Cambridge. 298p.
- GREEN, P.T. 1996. Canopy gaps in rain forest on Christmas Island, Indian Ocean: size distribution and methods of measurement. *Journal of Tropical Ecology* 12:427-434.
- HARTSHORN, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12:23-30 (Suplemento).
- HARTSHORN, G.S. 1989. Gap-phase dynamics and tropical tree species richness. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balslev, H. *Tropical forest. Botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, London. pp.65-73.
- HUBBEL, S.P. & FOSTER, R.G. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley, M.J. (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford. pp.77-96.
- KENT, M. & BALLARD, J. 1988. Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. *Vegetatio* 78:109-124.
- KNEESHAW, D.D. & BERGERON, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79(3):783-794.
- KNOBEL, M.G. 1995. *Aspectos da regeneração natural do componente arbóreo-arbustivo, de trecho da floresta da Reserva Biológica do Instituto de Botânica em São Paulo, SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 123p.

- LAWTON, R.O. & PUTZ, F. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69(3):764-777.
- LERTZMAN, K.P.; SUTHERLAND, G.D.; INSELBERG, A. & SAUNDERS, S.C. 1996. Canopy gaps and the landscape mosaic in a coastal temperate rain forest. *Ecology* 77(4):1254-1270.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D. & PERALTA, R. 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology* 70(3):550-552.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D.; PERALTA, R. & HARTSHORN, G.S. 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 11:161-178.
- MARTINEZ-RAMOS, M. & SOTO-CASTRO, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 108:299-318.
- MATTHES, L.A.F. 1992. *Dinâmica da sucessão secundária em mata após a ocorrência de fogo – Santa Genebra – Campinas, São Paulo*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 216p.
- McCUNE, B. & MEFFORD, M.J. 1997. *PC-ORD for Windows: multivariate analysis of ecological data* – version 3.12. MJM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- MYSTER, R. W. & WALKER, L. 1997. Plant successional pathways on Puerto Rican landslides. *Journal of Tropical Ecology* 13:165-173.
- OKUDA, T.; KACHI, N.; YAP, S.K. & MANOKARAN, N. 1997. Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest – implications for regeneration and maintenance of species diversity. *Plant Ecology* 131(2):155-171.
- OLDEMAN, R.A.A. 1983. Tropical rainforest, architecture, sylvigeneis and diversity. In: Sutton, S.L., Whitmore, T.C., Chadwick, A.C. (eds.) *Tropical rainforest: ecology and management*. Blackwell Scientific, Oxford. pp.139-150.
- OLDEMAN, R.A.A. 1989. Dynamics in tropical rain forests. In: Holm-Nielsen, L.B., Nielsen, I.C., Balslev, H. *Tropical forests*. Botanical dynamics, speciation and diversity. Academic Press, London. pp.3-21.
- OLDEMAN, R.A.A. 1990. *Elements of silvology*. Springer-Verlag, New York. 623p.
- ORIAN, G.H. 1982. The influence of tree falls in tropical forest on tree species richness. *Tropical Ecology* 23:255-279.
- PASCARELLA, J.B. 1998. Resiliency and response to hurricane disturbance in a tropical shrub, *Ardisia escallonioides* (Myrsinaceae), in south Florida. *American Journal of Botany* 85(9):1207-1215.

- PICKETT, S.T.A. 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology* 24:68-84.
- POPMA, J. & BONGERS, F. 1991. Acclimation of plântulas of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology* 7:85-96.
- PUTZ, F.E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64:1069-1074.
- RICKLEFS, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* 111:376-381.
- RODRIGUES, R.R. 1992. *Análise de um remanescente de vegetação natural às margens do Rio Passa Cinco, Ipeúna, SP*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 325p.
- RUNKLE, J.R., STEWART, G.H. & VEBLEN, T.T. 1995. Sapling diameter growth in gaps for two *Nothofagus* species in New Zealand. *Ecology* 76(7): 2107-2117.
- RUNKLE, J.R. 1998. Changes in southern Appalachian canopy tree gaps sampled thrice. *Ecology* 79(5):1768-1780.
- SIPE, T.W. & BAZZAZ, F.A. 1995. Gap partitioning among maples (*Acer*) in Central New England: survival and growth. *Ecology* 76(5):1587-1602.
- SOUZA, R.P. 1996. *Germinação, crescimento, atividade fotossintética e translocação de compostos de carbono em espécies arbóreas tropicais: estudo comparativo e influência de sombreamento natural*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 300p.
- SWAINE, M.D. & HALL, J.B. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology* 71:601-627.
- TABARELLI, M. 1994. *Clareiras naturais e a dinâmica de um trecho de floresta na Serra da Cantareira, SP*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 142p.
- TABARELLI, M. 1997. *A regeneração da floresta atlântica montana*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 104p.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1997a. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 20(1):57-66.
- TABARELLI, M. & MANTOVANI, W. 1997b. Ocupação de clareiras naturais na floresta na Serra da Cantareira – SP. *Naturalia* 22:89-102.

- TER BRAAK, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67(5):1167-1179.
- TER BRAAK, C.J.F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69(1): 69-77.
- TER BRAAK, C.J.F. 1988. *CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis (version 2.1)*. Institute of Applied Computer Science, Wageningen.
- TER BRAAK, C.J.F. & PRENTICE, I.C. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18:271-317.
- TER BRAAK, C.J.F. 1995. Ordination. In: Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F., Van Tongeren, O.F.R. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. pp.91-173.
- UHL, C.; CLARK, K.; DEZZEO, N. & MAQUIRINO, P. 1988. Vegetation dynamics in amazonian treefall gaps. *Ecology* 69(3):751-763.
- VÁLIO, I.F.M. & JOLY, C.A. 1979. Light sensitivity of the seeds on the distribution of *Cecropia glaziovii* Snethlage (Moraceae). *Z. Pflanzenphysiol.* 91:371-376.
- VAN DER MEER, P.J.; STERCK, F.J. & BONGERS, F. 1998. Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical forest at Nouragues, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 14(2):119-137.
- VANDERMEER, J.; BOUCHER, D.; PERFECTO, I. & CERDA, I.G. de la. 1996. A theory of disturbance and species diversity: evidence from Nicaragua after hurricane Joan. *Biotropica* 28(4a):600-613.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiologia Plantarum* 56:295-298.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1987. Light gap detection by the photoblastic seeds of *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum*, two tropical rain forest trees. *Biological Plantarum* 29:234-236.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. In: Caldwell, M., Pearcy, R. *Ecophysiological processes above and below ground*. Academic Press, New York. pp.209-236.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & SMITH, H. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rainforest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytologist* 92:447-485.

- VETAAS, O. 1997. The effect of canopy disturbance on richness in a central Himalayan oak forest. *Plant Ecology* 132:29-38.
- WEBB, E.L. 1998. Gap-phase regeneration in selective logged lowland swamp forest, northeastern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 14:247-260.
- WELDEN, C.W.; HEWETT, S.W.; HUBBEL, S.P. & FOSTER, R.B. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72:35-50.
- WHITMORE, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70(3):536-538.
- WHITMORE, T.C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In: Gomez-Pompa, A., Whitmore, T.C., Hadley, M. *Rain forest regeneration and management*. UNESCO, Paris. pp.67-89.
- WHITMORE, T.C.; BROWN, N.D.; SWAINE, M.D.; KENNEDY, D.; GOODWIN-BAILEY, C.I. & GONG, W.K. 1993. Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9:131-151.
- WIEGAND, T.; MOLONEY, K.A. & MILTON, S.J. 1998. Population dynamics, disturbance, and pattern evolution: identifying the fundamental scales of organization in a model ecosystem. *The American Naturalist* 152(3):321-337.
- WILKINSON, L. 1991. *SYSTAT: the system for statistics*. SYSTAT Inc., Evanston.
- YAMAMOTO, S. 1996. Gap regeneration of major tree species in different forest types of Japan. *Vegetatio* 127:203-213.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo foram aplicados métodos de caracterização física e vegetacional de clareiras buscando-se a superação das dificuldades normalmente encontradas na determinação da área das mesmas. A utilização de parcelas contíguas formando transectos no interior das clareiras, foi considerada satisfatória para a amostragem da vegetação colonizadora, pois possibilitou amostrar a quase totalidade da diversidade verificada nas áreas totais das clareiras. Por outro lado, a utilização de fotografias hemisféricas proporcionou a determinação rápida e menos subjetiva das áreas das clareiras que os métodos tradicionais, além do cálculo da abertura do dossel, o que permitiu uma melhor discussão sobre as condições ambientais das clareiras. Assim, torna-se conveniente a recomendação destes métodos para estudos futuros sobre dinâmica de clareiras.

No conjunto das dez clareiras naturais estudadas foram amostrados 2022 indivíduos vivos, pertencentes a 105 espécies arbustivo-arbóreas. Este elevado número de espécies e a heterogeneidade florística verificada entre as clareiras, reflete a importância deste tipo de distúrbio na manutenção da diversidade de espécies na floresta. As famílias de maior riqueza nas clareiras foram Rutaceae, Rubiaceae e Euphorbiaceae. As famílias mais numerosas Rubiaceae, Euphorbiaceae e Violaceae se destacaram pelos valores elevados de densidade principalmente das espécies *Coffea arabica*, *Hybanthus atropurpureus* e *Actinostemon klotzschii*, respectivamente, todas com ampla distribuição no sub-bosque da floresta.

A similaridade florística entre clareiras foi considerada baixa estando relacionada à heterogeneidade da floresta circundante, aos diferentes sítios de regeneração criados pelas clareiras, à vegetação remanescente e a fatores estocásticos que podem afetar a colonização destas áreas. As diferenças florísticas entre clareiras devem estar contribuindo para a manutenção ou o aumento da heterogeneidade florística entre trechos da floresta.

A exemplo de estudos realizados em áreas da floresta atlântica e floresta amazônica, verificou-se a predominância nas clareiras de espécies características de

estádios tardios da sucessão, o que pode ser atribuído ao maior número de clareiras pequenas e à presença, nas grandes clareiras, de vegetação remanescente, o que estaria minimizando as alterações ambientais e, assim, possibilitando a sobrevivência e o desenvolvimento de indivíduos de algumas espécies tardias. As clareiras grandes apesar de menos numerosas, contribuíram com a maior proporção da área total de distúrbio e do número total de indivíduos de espécies pioneiras amostrados, sendo portanto importantes para a representatividade de espécies deste grupo sucessional no contexto da floresta.

O destaque de espécies tardias na composição florística e estrutural das clareiras e a contribuição de espécies remanescentes ou presentes nos entornos, na fração frutos da serapilheira, refletem a influência da vegetação circundante na colonização destas áreas e resiliência da floresta. Neste aspecto, cabe ressaltar a importância da inclusão da vegetação do entorno em estudos de dinâmica de clareiras, pois ficou evidente que a colonização de uma clareira é influenciada pelo estado de degradação do trecho da floresta no qual essa clareira está inserida.

A produção de serapilheira para as clareiras como um todo foi um pouco inferior aos valores encontrados em outras florestas semidecíduas, o que é explicado pela ausência de um dossel fechado, ou seja, nas clareiras, o volume de material vegetal potencialmente depositável tende a ser inferior aquele de outras áreas da floresta. Contudo, esta produção foi contínua ao longo do ano apresentando um modelo sazonal, com as maiores deposições no final da estação seca, semelhante ao observado em outras florestas semidecíduas do Estado de São Paulo. Portanto, nas clareiras o padrão temporal de deposição de serapilheira não deve diferir de outros ambientes da floresta, considerando o mosaico florestal, ressaltando a contribuição de árvores e arbustos presentes nos entornos ou dentro das clareiras como remanescentes. Parte da variação na produção de serapilheira entre clareiras foi explicada pela variação na dominância de espécies pioneiras, destacando a importância deste grupo sucessional na dinâmica destas áreas. Caracterizadas pelo rápido crescimento e precocidade nas fenofases reprodutivas, espécies pioneiras devem estar aumentando a heterogeneidade ambiental entre as clareiras através da deposição de serapilheira. Neste aspecto, observou-se em algumas clareiras, ainda que sem comprovação estatística, a formação de microsítios pela deposição heterogênea de serapilheira, que

provavelmente estão afetando o processo regenerativo, o que abre uma perspectiva para futuros estudos considerando a heterogeneidade interna das clareiras.

As correlações encontradas entre as características físicas das clareiras e as características da vegetação colonizadora, indicam que o processo regenerativo não foi aleatório, mas pelo menos em parte controlado por tais características das clareiras. Nas clareiras pequenas, a densidade de indivíduos, riqueza de espécies, dominância e porcentagem de espécies tardias foram maiores, ao passo que o diâmetro médio, área basal, dominância e porcentagem de espécies pioneiras foram menores, em comparação às clareiras grandes. A densidade de espécies tardias apresentou correlação negativa com a área da clareira e com a abertura do dossel nas clareiras. Portanto, nas clareiras menores, as condições ambientais mais semelhantes as da floresta devem ter favorecido a sobrevivência e desenvolvimento de espécies tardias, em detrimento das pioneiras. Porém, a ausência de correlação entre densidade de espécies pioneiras e a área da clareira pode ser atribuída a fatores como presença de vegetação remanescente, estado de degradação do trecho em que a clareira está inserida, deposição de serapilheira, época de formação da clareira, dentre outros, que estariam afetando o gradiente ambiental criado pela abertura de clareiras de diferentes tamanhos.

A análise de correspondência canônica mostrou que a seletividade exercida pelo tamanho das clareiras não é muito evidente com relação aos grupos sucessionais de espécies, mas sim para determinadas espécies dentro destes grupos. À exceção de espécies pioneiras típicas e de algumas secundárias tardias relacionadas com o grupo das maiores e das menores clareiras respectivamente, a seletividade exercida pelo tamanho das clareiras não foi clara para várias espécies, não se podendo considerar que houve estreita partição de nichos regenerativos, mas sim uma tendência de sobreposição de espécies de diferentes categorias sucessionais ao longo do gradiente estudado.

Considerando os vários fatores envolvidos na organização e controle do processo regenerativo das clareiras, um monitoramento destas áreas em termos de fechamento do dossel, sobrevivência e desenvolvimento dos indivíduos regenerantes e remanescentes, deposição de serapilheira, chuva de sementes, dentre outros, devem ser conduzidos para o melhor entendimento da dinâmica destes ambientes e da floresta como um todo.

ANEXOS

Anexo 1 – Lista das famílias e espécies amostradas nas clareiras e entornos, na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, com respectivos nomes vulgares, formas de vida, classificação sucessional (P = pioneira, Si = secundária inicial, St = secundária tardia, Sb = sub-bosque, Sd = sub-dossel, Sc = sem classificação) e locais de amostragem (Clar = área total da clareira, Par = parcelas, Ent = entorno).

Famílias	Locais de amostragem		
Espécies			
ANACARDIACEAE	Clar	Par	Ent
<i>Astronium graveolens</i> Jacq. - árvore, guaritá, Si	X	X	X
ANNONACEAE			
<i>Duguetia lanceolata</i> St.Hil. - árvoreta, pindaiva, St	X	X	
<i>Rollinia sylvatica</i> Mart. - árvore, araticum, Si	X	X	
APOCYNACEAE			
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Muell.Arg. - árvore, peroba rosa, St	X	X	X
<i>Aspidosperma ramiflorum</i> Muell.Arg. árvore, guatambú amarelo, St	X	X	X
ARECACEAE			
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glass. - estipe, gerivá, Si	X		X
ASTERACEAE			
<i>Vernonia diffusa</i> Less. - árvoreta, cambará-açu, P	X		
BIGNONIACEAE			
<i>Jacaranda micrantha</i> Cham. - árvore, carobão, Si	X	X	
<i>Zeyheria tuberculosa</i> (Vell.) Bur. - árvore, ipê-felpudo, Si	X		
BOMBACACEAE			
<i>Chorisia speciosa</i> St.Hil. - árvore, paineira, Si	X	X	
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Rob. - árvore, embiruçu, P	X		
BORAGINACEAE			
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell. - árvore, café de bugre, Si	X	X	X
<i>Patagomula americana</i> L. - árvore, guajuvira, Si	X	X	
CAESALPINIACEAE			
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. - árvore, óleo copaíba, St	X	X	X
<i>Holocalyx balansae</i> Mich. - alecrim-de-campinas, St	X	X	X

Anexo 1 - Continuação.

Famílias	Locais de amostragem		
Espécies	Clar	Par	Ent
CAESALPINIACEAE			
<i>Senna macranthera</i> (Collad.) Irwin et Barn. – árvore, fedegoso, P			X
CARICACEAE			
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC., árvore, jaracatiá, P	X	X	
CECROPIACEAE			
<i>Cecropia glazoui</i> Sneth. - árvore, embaúva, P	X	X	
<i>Cecropia hololeuca</i> Miq. - árvore, embaúva-prateada, P	X	X	
<i>Cecropia pachystachya</i> Trec. - árvore, embaúva, P	X		
CELASTRACEAE			
<i>Maytenus ilicifolia</i> Reiss. - arbusto, espinheira santa, St, Sb	X	X	
<i>Maytenus robusta</i> Reiss. - arvoreta, cafezinho do mato, St, Sb	X	X	
EBENACEAE			
<i>Diospyrus inconstans</i> Jacq. - árvore, St	X	X	
EUPHORBIACEAE			
<i>Actinostemon klotschii</i> (Muell. Arg.) Pax – arbusto, branquilha, St, Sb	X	X	X
<i>Alchornea glandulosa</i> Poep. & Endl. – árvore, iricurana, P	X	X	X
<i>Croton floribundus</i> Spreng. - árvore, capixingui, P	X	X	X
<i>Croton priscus</i> Muell.Arg. - arvoreta, pau-sangue, P	X	X	X
<i>Pachystroma longifolium</i> (Ness) I. M. Johnston - árvore, canxim, St	X	X	X
<i>Savia dictiocarpa</i> Kuhlman - árvore, guaraiúva, St	X	X	X
<i>Sebastiania klotschiana</i> Pax & Hoffman – arbusto, branquilha, St, Sb	X	X	
<i>Phyllanthus acuminatus</i> Vahl. – árvore, Sc			X
FABACEAE			
<i>Centropogon tomentosus</i> Guill. árvore, araribá, Si	X		X
<i>Lonchocarpus guilleminianus</i> (Tul.) Malme - árvore, Si	X	X	
<i>Machaerium stipitatum</i> Vog. - árvore, sapuvinha, Si	X	X	
<i>Machaerium villosum</i> Vog. - árvore, jacarandá paulista, St	X		
<i>Sweetia fruticosa</i> Spreng. - árvore, sucupira amarela, St	X		

Anexo 1 - Continuação.

Famílias	Locais de amostragem		
	Espécies		
FLAUCORTIACEAE	Clar	Par	Ent
<i>Casearia gossypiospermum</i> Briquet. – árvore, pau espeto, Si	X	X	
<i>Casearia sylvestris</i> Sw. - arvoreta, guaçatonga, P	X		X
<i>Prockia crucis</i> L. - arvoreta, Si	X	X	X
LAURACEAE			
<i>Ocotea beaulahiae</i> Baitello, árvore, Sc	X	X	X
<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer – árvore, canela-sassafrás, St			X
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez – arvoreta, canelinha, Si	X		
LECYTHIDACEAE			
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) O. Kuntze – árvore, jequitibá branco, St	X	X	
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) O. Kuntze – árvore, jequitibá rosa, St	X	X	
MALVACEAE			
<i>Abutilon bedfordianum</i> St.Hil. & Naud. – arbusto, P	X	X	
<i>Pavonia sepium</i> St.Hil. - arbusto, P	X	X	
MELASTOMATACEAE			
<i>Miconia inaequidens</i> Naud. - arvoreta, jacatirão, P	X	X	
MELIACEAE			
<i>Cedrela fissilis</i> Vell. - árvore, cedro, Si	X		
<i>Trichilia catigua</i> Adr. Juss. - arvoreta, catiguá, St, Sb	X	X	X
<i>Trichilia clausenii</i> C. DC. - arvoreta, catiguá vermelho, St, Sd	X	X	X
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss. - arbusto, catiguá de folha miúda, St, Sb	X	X	
<i>Trichilia pallida</i> Sw. - árvore, catiguá marelo, St, Sd	X	X	X
MIMOSACEAE			
<i>Acacia paniculata</i> Willd. - arbusto, P	X	X	
<i>Acacia polyphylla</i> DC. - árvore, angico branco, P	X	X	X
<i>Inga luschnatiana</i> Benth. - árvore, ingá, Si	X	X	X
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) Macbr. - árvore, pau-jacaré, Si	X	X	X

Anexo 1 - Continuação.

Famílias	Locais de amostragem		
Espécies			
MORACEAE	Clar	Par	Ent
<i>Ficus glabra</i> Vell. - árvore, figueira, Si	X		
MYRSINACEAE			
<i>Ardisia jentini</i> Mart. - arbusto, St, Sb	X	X	
<i>Cybianthus cuneifolius</i> Mart. - arbusto, Sc	X	X	
<i>Rapanea umbellata</i> (Mart.) Mez - árvore, Si	X	X	
MYRTACEAE			
<i>Eugenia ligustrina</i> Willd. - arvoreta, St, Sb/Sd	X	X	X
<i>Eugenia verrucosa</i> D. Legrand - arvoreta, St, Sb	X	X	X
<i>Myrciaria culiflora</i> (DC) Berg. - arvoreta, St, Sb/Sd	X	X	
<i>Myrciaria floribunda</i> (Wild.) Berg. - arvoreta, St, Sb	X	X	X
<i>Myrcia rostrata</i> DC. - arvoreta, lanceira, P	X	X	X
<i>Gomidesia affinis</i> (Camb.) Legr. - arvoreta, St, Sb, Sd			X
NYCTAGINACEAE			
<i>Pisonia ambigua</i> L. - arvoreta, Si	X	X	
OXALIDACEAE			
<i>Oxalis rhombeo-ovata</i> St.Hil. - arbusto, Sc	X	X	
PHYTOLACACEAE			
<i>Seguiera floribunda</i> Benth. - árvore, limão bravo, Si	X	X	
PIPERACEAE			
<i>Ottonia propinqua</i> Kunth. - arbusto, P	X	X	
<i>Piper amalago</i> (Jacq.) Yunker - arbusto, P	X	X	
<i>Piper amplum</i> Kunth. - arbusto, Sc	X		
<i>Piper gaudichaudianum</i> Kunth. - arbusto, P	X	X	
POLYGALACEAE			
<i>Polygala klotzschii</i> Chod. - arbusto, St, Sb	X	X	

Anexo 1 - Continuação.

Famílias	Locais de amostragem		
Espécies	Clar	Par	Ent
RHAMNACEAE			
<i>Colubrina glandulosa</i> Perk. árvore, saguaraji vermelho, Si	X		
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reiss. - árvore, saguaraji amarelo, Si	X	X	X
RUBIACEAE			
<i>Chomelia obtusa</i> Cham. & Schlecht. - arbusto, St, Sb	X		X
<i>Coffea arabica</i> L. - arbusto, café, Sc	X	X	
<i>Coussarea contracta</i> Benth & Hook. - arbusto, St, Sb	X	X	
<i>Guettarda viburnioides</i> Cham. et Schlecht - arvoreta, St, Sd	X	X	
<i>Palicourea marcgravii</i> St.Hil. - arbusto, St, Sb	X	X	
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq. <i>sensu</i> L.B.Sm. - arbusto, St, Sb	X	X	
<i>Psychotria hastisepala</i> Muell. Arg. - arbusto, St, Sb	X	X	
<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham et Schl. - arbusto, St, Sb	X	X	
<i>Rudgea jasminoides</i> Muell. Arg. - árvore, St, Sd	X	X	X
RUTACEAE			
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.- árvore, pau marfim, Si	X	X	
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (St.Hil.) A. Juss. - arvoreta, mamoninha, St, Sb	X	X	
<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl. - árvore, guarantã, St, Sd	X	X	X
<i>Galipea multiflora</i> Engl. - arvoreta, St, Sb	X	X	X
<i>Metrodorea nigra</i> St. Hil. - arvoreta, carrapateira, St, Sb	X	X	
<i>Metrodorea stipularis</i> Mart. - árvore, laranjeira do mato, St, Sb, Sd	X	X	X
<i>Pilocarpus pauciflorus</i> St. Hil. - árvore, jaborandi, Sc	X		X
<i>Zanthoxylum hiemale</i> St.Hil. árvore, mamica de porca, Si	X	X	X
<i>Zanthoxylum juniperinum</i> Poepp. - árvore, mamica de porca, Si	X	X	X
<i>Zanthoxylum monogynum</i> A.St.Hill. - árvore, mamica de porca, Si	X		X
SAPINDACEAE			
<i>Allophylus edulis</i> (St.Hil.) Radlk. - arvoreta, fruta de faraó, P	X		
<i>Cupania vernalis</i> Camb. - árvore, camboatã, Si	X		

Anexo 1 - Continuação.

Famílias	Locais de amostragem		
	Espécies		
SAPINDACEAE	Clar	Par	Ent
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk. - árvore, maria preta, Si	X	X	X
SAPOTACEAE			
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichl.) Engl. - árvore, guatambú de leite, Si	X	X	
SIMAROUBACEAE			
<i>Picramnia warmingiana</i> Engl. - arvoreta, St, Sd	X	X	X
SOLANACEAE			
<i>Solanum acerifolium</i> Mil. - arbusto, P	X	X	
<i>Solanum argenteum</i> Roem. & Schultz. - arvoreta, fumo bravo, P	X	X	
<i>Solanum concium</i> Schott ex Sendtn. - arbusto, Si	X	X	
TILIACEAE			
<i>Luehea divaricata</i> Willd. - árvore, açoita-cavalo, Si	X		X
ULMACEAE			
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sargent - arvoreta, P	X	X	
<i>Celtis tala</i> Gillies ex Planchon. - arvoreta, grão de galo, P	X	X	
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume. - árvore, pau polvora, P	X		X
URTICACEAE			
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaud. - arvoreta, urtigão, P	X	X	X
VIOLACEAE			
<i>Hybanthus atropurpureus</i> (St.Hil.) Taub. - arbusto, St, Sb	X	X	

Anexo 2 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas na clareira 1.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Pachystroma longifolium</i>	10	6.80	43.02	49.82
<i>Hybanthus atropurpureus</i>	27	18.37	2.88	21.25
<i>Piper amalago</i>	7	4.76	7.31	12.07
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	6	4.08	5.95	10.04
<i>Psychotria hastisepala</i>	13	8.84	0.69	9.54
<i>Acacia paniculata</i>	6	4.08	4.59	8.67
<i>Ocotea beaulahiae</i>	4	2.72	5.30	8.02
<i>Coffea arabica</i>	9	6.12	1.71	7.83
<i>Trichilia clausenii</i>	2	1.36	6.28	7.64
<i>Trichilia elegans</i>	9	6.12	1.48	7.61
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	5	3.40	3.43	6.83
<i>Astronium graveolens</i>	1	0.68	5.38	6.06
<i>Trichilia pallida</i>	3	2.04	2.13	4.17
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	3	2.04	1.74	3.78
<i>Picramnia warmingiana</i>	3	2.04	1.64	3.68
<i>Trichilia catigua</i>	4	2.72	0.46	3.18
<i>Maytenus ilicifolia</i>	4	2.72	0.42	3.14
<i>Ottonia propinqua</i>	4	2.72	0.20	2.92
<i>Urera baccifera</i>	2	1.36	1.42	2.78
<i>Coussarea contracta</i>	3	2.04	0.44	2.48
<i>Eugenia verrucosa</i>	2	1.36	0.29	1.65
<i>Psychotria leiocarpa</i>	2	1.36	0.23	1.59
<i>Rollinia sylvatica</i>	1	0.68	0.85	1.53
<i>Actinostemon klotschii</i>	2	1.36	0.11	1.47
<i>Cedrela fissilis</i>	1	0.68	0.49	1.17
<i>Machaerium villosum</i>	1	0.68	0.22	0.90
<i>Myrcia rostrata</i>	1	0.68	0.21	0.89
<i>Prockia crucis</i>	1	0.68	0.18	0.86
<i>Copaifera langsdorffii</i>	1	0.68	0.18	0.86
<i>Balfourodendron riedelianum</i> ...	1	0.68	0.18	0.86
<i>Rudgea jasminoides</i>	1	0.68	0.11	0.79
<i>Metrodorea stipularis</i>	1	0.68	0.10	0.78
<i>Casearia sylvestris</i>	1	0.68	0.09	0.77
<i>Holocalyx balansae</i>	1	0.68	0.09	0.77
<i>Zanthoxylum juniperinum</i>	1	0.68	0.08	0.76
<i>Celtis iguanaea</i>	1	0.68	0.05	0.73
<i>Polygala klotzschii</i>	1	0.68	0.04	0.72
<i>Myrciaria floribunda</i>	1	0.68	0.04	0.72
<i>Solanum acerifolium</i>	1	0.68	0.01	0.69

Anexo 3 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas na clareira 2.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Hybanthus atropurpureus</i>	13	20.31	13.05	33.36
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	5	7.81	14.61	22.43
<i>Balfourodendron riedelianum</i> ...	2	3.13	19.27	22.40
<i>Coffea arabica</i>	6	9.38	8.97	18.34
<i>Seguiera floribunda</i>	6	9.38	3.44	12.81
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	5	7.81	5.00	12.81
<i>Sebastiania klotzschiana</i>	2	3.13	9.24	12.37
<i>Psychotria hastisepala</i>	6	9.38	1.23	10.60
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	1	1.56	5.77	7.33
<i>Trichilia pallida</i>	1	1.56	5.31	6.97
<i>Actinostemon klotzschii</i>	3	4.69	1.49	6.18
<i>Duguetia lanceolata</i>	2	3.13	1.61	4.73
<i>Trichilia elegans</i>	2	3.13	0.83	3.95
<i>Polygala klotzschii</i>	2	3.13	0.50	3.63
<i>Pisonia ambigua</i>	1	1.56	2.05	3.62
<i>Urera baccifera</i>	1	1.56	1.92	3.48
<i>Zanthoxylum hiemale</i>	1	1.56	1.87	3.43
<i>Casearia gossypiospermum</i>	1	1.56	1.81	3.37
<i>Solanum concinnum</i>	1	1.56	0.88	2.44
<i>Maytenus ilicifolia</i>	1	1.56	0.48	2.04
<i>Luehea divaricata</i>	1	1.56	0.39	1.96
<i>Myrciaria floribunda</i>	1	1.56	0.29	1.85

Anexo 4 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas na clareira 3.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Urera baccifera</i>	19	13.01	20.26	33.27
<i>Coffea arabica</i>	33	22.60	6.98	29.58
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	3	2.05	16.86	18.92
<i>Balfourodendron riedelianum</i> ...	6	4.11	12.18	16.29
<i>Croton priscus</i>	9	6.16	6.67	12.84
<i>Hybanthus atropurpureus</i>	15	10.27	1.11	11.38
<i>Cordia ecalyculata</i>	2	1.37	7.65	9.02
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	7	4.79	2.31	7.11
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	1	0.68	4.53	5.21
<i>Ottonia propinqua</i>	7	4.79	0.29	5.09
<i>Croton floribundus</i>	6	4.11	0.52	4.63
<i>Astronium graveolens</i>	2	1.37	3.24	4.61
<i>Trichilia pallida</i>	2	1.37	2.98	4.35
<i>Jacaranda micrantha</i>	1	0.68	2.57	3.25
<i>Copaifera langsdorffii</i>	1	0.68	2.55	3.23
<i>Seguiera floribunda</i>	3	2.05	1.13	3.19
<i>Psychotria hastisepala</i>	4	2.74	0.26	2.99
<i>Patagonula americana</i>	1	0.68	2.01	2.70
<i>Myrciaria floribunda</i>	2	1.37	1.30	2.67
<i>Picramnia warmingiana</i>	2	1.37	1.17	2.54
<i>Acacia paniculata</i>	3	2.05	0.24	2.30
<i>Celtis iguanaea</i>	3	2.05	0.21	2.27
<i>Palicourea marcgravii</i>	1	0.68	1.37	2.05
<i>Eugenia ligustrina</i>	2	1.37	0.34	1.71
<i>Solanum concinnum</i>	1	0.68	0.43	1.12
<i>Lonchocarpus guilleminianus</i> ...	1	0.68	0.23	0.92

Anexo 4 – Continuação.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Diospyrus inconstans</i>	1	0.68	0.12	0.80
<i>Luehea divaricata</i>	1	0.68	0.09	0.78
<i>Holocalyx balansae</i>	1	0.68	0.09	0.77
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	1	0.68	0.09	0.77
<i>Polygala klotzschii</i>	1	0.68	0.06	0.74
<i>Pilocarpus pauciflorus</i>	1	0.68	0.05	0.73
<i>Myrcia rostrata</i>	1	0.68	0.05	0.73
<i>Trichilia clausenii</i>	1	0.68	0.04	0.73
<i>Trichilia elegans</i>	1	0.68	0.03	0.72

Anexo 5 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas na clareira 4.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Hybanthus atropurpureus</i>	51	23.72	7.66	31.38
<i>Acacia polyphylla</i>	11	5.12	20.25	25.36
<i>Savia dictiocarpa</i>	16	7.44	14.02	21.46
<i>Coffea arabica</i>	23	10.70	5.17	15.86
<i>Psychotria hastisepala</i>	23	10.70	1.06	11.76
<i>Urera baccifera</i>	10	4.65	5.91	10.56
<i>Croton floribundus</i>	1	0.47	8.21	8.68
<i>Trichilia elegans</i>	9	4.19	2.38	6.57
<i>Polygala klotzschii</i>	13	6.05	0.47	6.51
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	4	1.86	4.23	6.09
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	1	0.47	4.69	5.16
<i>Trichilia catigua</i>	4	1.86	3.05	4.91
<i>Zanthoxylum monogynum</i>	1	0.47	2.78	3.24
<i>Miconia inaequidens</i>	1	0.47	2.56	3.02
<i>Rollinia sylvatica</i>	1	0.47	2.42	2.89
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	3	1.40	1.24	2.64
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	3	1.40	1.14	2.54
<i>Psychotria carthagenensis</i>	3	1.40	1.01	2.40
<i>Palicourea marcgravii</i>	1	0.47	1.78	2.24
<i>Celtis tala</i>	4	1.86	0.38	2.24
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	4	1.86	0.08	1.94
<i>Balfourodendron riedelianum</i> ...	1	0.47	1.44	1.90
<i>Actinostemon klotzschii</i>	1	0.47	1.44	1.90
<i>Galipea multiflora</i>	1	0.47	1.40	1.86
<i>Eugenia verrucosa</i>	1	0.47	1.32	1.79
<i>Eugenia ligustrina</i>	3	1.40	0.34	1.74
<i>Solanum argenteum</i>	3	1.40	0.31	1.70
<i>Trichilia clausenii</i>	3	1.40	0.24	1.63
<i>Machaerium stipitatum</i>	1	0.47	1.00	1.46
<i>Casearia sylvestris</i>	1	0.47	0.84	1.31
<i>Astronium graveolens</i>	2	0.93	0.28	1.21
<i>Myrcia rostrata</i>	2	0.93	0.15	1.08
<i>Pisonia ambigua</i>	1	0.47	0.25	0.72
<i>Allophylus edulis</i>	1	0.47	0.11	0.58
<i>Inga luschnatiana</i>	1	0.47	0.09	0.56
<i>Solanum acerifolium</i>	1	0.47	0.09	0.56
<i>Maytenus ilicifolia</i>	1	0.47	0.05	0.52
<i>Myrciaria floribunda</i>	1	0.47	0.05	0.51
<i>Celtis iguanaea</i>	1	0.47	0.05	0.51
<i>Seguiera floribunda</i>	1	0.47	0.04	0.51
<i>Acacia paniculata</i>	1	0.47	0.03	0.49

Anexo 6 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas na clareira 5.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Actinostemon klotzschii</i>	55	57.29	73.31	130.60
<i>Coffea arabica</i>	8	8.33	5.37	13.70
<i>Psychotria hastisepala</i>	6	6.25	1.00	7.25
<i>Piper amalago</i>	3	3.13	3.22	6.34
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	1	1.04	4.00	5.04
<i>Trichilia elegans</i>	2	2.08	2.65	4.73
<i>Polygala klotzschii</i>	4	4.17	0.50	4.67
<i>Rudgea jasminoides</i>	3	3.13	1.01	4.13
<i>Acacia polyphylla</i>	2	2.08	1.59	3.68
<i>Ardisia latipes</i>	1	1.04	2.56	3.60
<i>Patagonula americana</i>	1	1.04	1.73	2.78
<i>Palicourea marcgravii</i>	2	2.08	0.52	2.60
<i>Cordia ecalyculata</i>	1	1.04	0.74	1.78
<i>Casearia gossypiospermum</i>	1	1.04	0.38	1.42
<i>Ocotea beaulahiae</i>	1	1.04	0.38	1.42
<i>Sequoiaria floribunda</i>	1	1.04	0.31	1.35
<i>Galipea multiflora</i>	1	1.04	0.20	1.24
<i>Trichilia pallida</i>	1	1.04	0.19	1.23
<i>Eugenia verrucosa</i>	1	1.04	0.19	1.23
<i>Pachystroma longifolium</i>	1	1.04	0.16	1.20

Anexo 7 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas na clareira 6.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Hybanthus atropurpureus</i>	27	24.32	15.17	39.49
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	7	6.31	12.05	18.35
<i>Psychotria hastisepala</i>	15	13.51	3.78	17.29
<i>Trichilia elegans</i>	11	9.91	6.81	16.72
<i>Myrciaria floribunda</i>	3	2.70	13.85	16.56
<i>Sequoiaria floribunda</i>	7	6.31	6.80	13.11
<i>Trichilia catigua</i>	4	3.60	9.24	12.84
<i>Polygala klotzschii</i>	8	7.21	1.10	8.31
<i>Coffea arabica</i>	5	4.50	3.60	8.11
<i>Myrciaria cauliflora</i>	2	1.80	6.29	8.09
<i>Palicourea marcgravii</i>	3	2.70	4.75	7.46
<i>Galipea multiflora</i>	1	0.90	4.12	5.02
<i>Prockia crucis</i>	1	0.90	3.88	4.78
<i>Eugenia ligustrina</i>	1	0.90	2.97	3.87
<i>Lonchocarpus guilleminianus</i> ...	3	2.70	0.71	3.42
<i>Acacia polyphylla</i>	3	2.70	0.37	3.07
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	2	1.80	0.69	2.49
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	1	0.90	1.44	2.34
<i>Ottonia propinqua</i>	2	1.80	0.12	1.92
<i>Maytenus ilicifolia</i>	1	0.90	0.64	1.54
<i>Celtis iguanaea</i>	1	0.90	0.59	1.49
<i>Casearia gossypiospermum</i>	1	0.90	0.55	1.45
<i>Solanum argenteum</i>	1	0.90	0.24	1.14
<i>Rudgea jasminoides</i>	1	0.90	0.24	1.14

Anexo 8 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas na clareira 7.

Espécie	N	DR	DoM	IVC
<i>Hybanthus atropurpureus</i>	48	28.24	8.82	37.06
<i>Trichilia clausenii</i>	6	3.53	18.93	22.45
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	17	10.00	5.49	15.49
<i>Trichilia elegans</i>	14	8.24	5.67	13.90
<i>Coffea arabica</i>	14	8.24	4.53	12.76
<i>Myrcia rostrata</i>	2	1.18	10.56	11.73
<i>Piptadenia gonocantha</i>	3	1.76	9.15	10.92
<i>Sequoiaria floribunda</i>	2	1.18	6.54	7.72
<i>Actinostemon klotzschii</i>	8	4.71	2.68	7.39
<i>Maytenus ilicifolia</i>	2	1.18	4.82	5.99
<i>Ocotea beaulahiae</i>	1	0.59	5.15	5.74
<i>Psychotria hastisepala</i>	6	3.53	0.52	4.05
<i>Rudgea jasminoides</i>	4	2.35	1.64	4.00
<i>Astronium graveolens</i>	2	1.18	2.48	3.65
<i>Urera baccifera</i>	3	1.76	1.83	3.60
<i>Eugenia ligustrina</i>	4	2.35	0.97	3.32
<i>Cybianthus cuneifolius</i>	5	2.94	0.30	3.25
<i>Inga luschnatiana</i>	2	1.18	1.64	2.82
<i>Cariniana estrellensis</i>	1	0.59	2.13	2.72
<i>Cordia ecalyculata</i>	1	0.59	1.84	2.43
<i>Coussarea contracta</i>	3	1.76	0.39	2.15
<i>Polygala klotzschii</i>	3	1.76	0.19	1.96
<i>Celtis tala</i>	3	1.76	0.11	1.87
<i>Copaifera langsdorffii</i>	1	0.59	0.99	1.57
<i>Myrciaria floribunda</i>	2	1.18	0.37	1.55
<i>Guettarda viburnioides</i>	1	0.59	0.95	1.53
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	2	1.18	0.35	1.53
<i>Picramnia warmingiana</i>	2	1.18	0.24	1.41
<i>Piper amalago</i>	2	1.18	0.08	1.25
<i>Trichilia pallida</i>	1	0.59	0.13	0.72
<i>Cupania vernalis</i>	1	0.59	0.13	0.72
<i>Chomelia obtusa</i>	1	0.59	0.12	0.71
<i>Holocalyx balansae</i>	1	0.59	0.12	0.71
<i>Palicourea marcgravii</i>	1	0.59	0.12	0.70
<i>Acacia polyphylla</i>	1	0.59	0.04	0.63

Anexo 9 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas na clareira 8.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Hybanthus atropurpureus</i>	19	27.14	27.14	54.28
<i>Myrciaria floribunda</i>	4	5.71	19.75	25.47
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	3	4.29	7.34	11.63
<i>Trichilia elegans</i>	3	4.29	5.15	9.43
<i>Urera baccifera</i>	3	4.29	4.68	8.97
<i>Croton priscus</i>	3	4.29	4.66	8.95
<i>Coffea arabica</i>	3	4.29	2.50	6.79
<i>Polygala klotzschii</i>	3	4.29	1.81	6.10
<i>Colubrina glandulosa</i>	1	1.43	4.25	5.68
<i>Prockia crucis</i>	2	2.86	2.28	5.13
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	2	2.86	2.20	5.05
<i>Eugenia verrucosa</i>	2	2.86	2.05	4.90
<i>Abutilon bedfordianum</i>	3	4.29	0.55	4.83
<i>Picramnia warmingiana</i>	2	2.86	1.59	4.45
<i>Pavonia sepium</i>	2	2.86	1.59	4.45
<i>Jacaratia spinosa</i>	1	1.43	2.85	4.27
<i>Myrciaria cauliflora</i>	2	2.86	1.23	4.09
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	2	2.86	0.72	3.58
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	2	2.86	0.71	3.57
<i>Maytenus ilicifolia</i>	1	1.43	1.37	2.80
<i>Rudgea jasminoides</i>	1	1.43	1.18	2.61
<i>Holocalyx balansae</i>	1	1.43	1.16	2.59
<i>Solanum concinnum</i>	1	1.43	0.78	2.20
<i>Cordia ecalyculata</i>	1	1.43	0.76	2.19
<i>Trichilia clausenii</i>	1	1.43	0.71	2.14
<i>Actinostemon klotzschii</i>	1	1.43	0.56	1.99
<i>Metrodorea nigra</i>	1	1.43	0.43	1.86

Anexo 10 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas na clareira 9.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Jacaratia spinosa</i>	6	1.61	25.53	27.14
<i>Galipea multiflora</i>	41	10.99	6.55	17.54
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	10	2.68	14.23	16.91
<i>Actinostemon klotzschii</i>	52	13.94	2.66	16.60
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	1	0.27	9.11	9.37
<i>Piper amalago</i>	22	5.90	2.52	8.42
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	13	3.49	2.98	6.47
<i>Hybanthus atropurpureus</i>	21	5.63	0.73	6.36
<i>Polygala klotzschii</i>	23	6.17	0.18	6.35
<i>Pachystroma longifolium</i>	12	3.22	3.08	6.29
<i>Urera baccifera</i>	13	3.49	2.65	6.14
<i>Holocalyx balansae</i>	11	2.95	3.03	5.97
<i>Croton priscus</i>	4	1.07	4.13	5.20
<i>Coffea arabica</i>	14	3.75	0.60	4.35
<i>Aspidosperma ramiflorum</i>	12	3.22	0.99	4.20
<i>Alchornea glandulosa</i>	3	0.80	3.34	4.15
<i>Cordia ecalyculata</i>	1	0.27	3.56	3.83
<i>Astronium graveolens</i>	8	2.14	1.34	3.49
<i>Sebastiania klotzschiana</i>	8	2.14	0.75	2.90

Anexo 10 – Continuação.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Sequoiaria floribunda</i>	7	1.88	0.55	2.43
<i>Centrolobium tomentosum</i>	4	1.07	1.26	2.33
<i>Metrodorea stipularis</i>	5	1.34	0.97	2.31
<i>Celtis tala</i>	7	1.88	0.25	2.13
<i>Inga luschnatiana</i>	3	0.80	1.31	2.12
<i>Piper amplum</i>	7	1.88	0.22	2.10
<i>Trichilia clausenii</i>	5	1.34	0.17	1.51
<i>Prockia crucis</i>	3	0.80	0.68	1.49
<i>Casearia gossypiospermum</i>	5	1.34	0.11	1.45
<i>Zanthoxylum juniperinum</i>	1	0.27	1.17	1.44
<i>Palicourea marcgravii</i>	1	0.27	1.17	1.44
<i>Psychotria hastisepala</i>	5	1.34	0.03	1.37
<i>Trichilia elegans</i>	4	1.07	0.22	1.30
<i>Celtis iguanaea</i>	4	1.07	0.10	1.18
<i>Maytenus ilicifolia</i>	4	1.07	0.06	1.14
<i>Picramnia warmingiana</i>	2	0.54	0.49	1.03
<i>Ficus glabra</i>	1	0.27	0.72	0.99
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i>	3	0.80	0.11	0.91
<i>Piper gaudichaudianum</i>	3	0.80	0.06	0.87
<i>Balfourodendron riedelianum</i> ...	2	0.54	0.28	0.82
<i>Myrciaria cauliflora</i>	1	0.27	0.42	0.69
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	2	0.54	0.09	0.62
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	2	0.54	0.06	0.60
<i>Acacia paniculata</i>	2	0.54	0.05	0.58
<i>Lonchocarpus guilleminianus</i> ...	2	0.54	0.04	0.58
<i>Trichilia catigua</i>	1	0.27	0.29	0.56
<i>Ocotea beaulahiae</i>	1	0.27	0.26	0.53
<i>Chorisia speciosa</i>	1	0.27	0.22	0.48
<i>Zanthoxylum monogynum</i>	1	0.27	0.22	0.48
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	1	0.27	0.13	0.39
<i>Myrciaria floribunda</i>	1	0.27	0.10	0.36
<i>Zeyheria tuberculosa</i>	1	0.27	0.07	0.34
<i>Cariniana legalis</i>	1	0.27	0.07	0.33
<i>Casearia sylvestris</i>	1	0.27	0.02	0.29
<i>Ottonia propinqua</i>	1	0.27	0.02	0.29
<i>Maytenus robusta</i>	1	0.27	0.01	0.28
<i>Rollinia sylvatica</i>	1	0.27	0.01	0.28
<i>Croton floribundus</i>	1	0.27	0.01	0.28

Anexo 11 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC), das espécies amostradas na clareira 10.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Coffea arabica</i>	156	24.76	5.91	30.68
<i>Actinostemon klotzschii</i>	114	18.10	4.15	22.25
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	5	0.79	21.33	22.13
<i>Cecropia hololeuca</i>	5	0.79	15.66	16.45
<i>Vernonia diffusa</i>	5	0.79	14.92	15.71
<i>Galipea multiflora</i>	44	6.98	3.19	10.17
<i>Urera baccifera</i>	21	3.33	6.51	9.85
<i>Hybanthus atropurpureus</i>	39	6.19	0.53	6.73
<i>Polygala klotzschii</i>	34	5.40	0.09	5.49
<i>Cecropia glazioui</i>	2	0.32	4.70	5.02
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	17	2.70	2.27	4.97

Anexo 11 – Continuação.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Pachystroma longifolium</i>	14	2.22	1.96	4.18
<i>Balfourodendron riedelianum</i> ...	17	2.70	1.31	4.01
<i>Croton priscus</i>	20	3.17	0.56	3.73
<i>Zanthoxylum juniperinum</i>	1	0.16	3.02	3.18
<i>Alchornea glandulosa</i>	4	0.63	2.31	2.94
<i>Astronium graveolens</i>	12	1.90	0.78	2.68
<i>Jacaratia spinosa</i>	2	0.32	1.90	2.21
<i>Esenbeckia febrifuga</i>	11	1.75	0.33	2.08
<i>Cecropia pachystachya</i>	2	0.32	1.65	1.97
<i>Aspidosperma ramiflorum</i>	11	1.75	0.08	1.83
<i>Sebastiania klotzschiana</i>	8	1.27	0.46	1.73
<i>Inga luschnatiana</i>	2	0.32	1.35	1.67
<i>Piper amalago</i>	7	1.11	0.51	1.62
<i>Holocalyx balansae</i>	7	1.11	0.36	1.47
<i>Ocotea beaulahiae</i>	4	0.63	0.68	1.31
<i>Cordia ecalyculata</i>	1	0.16	0.87	1.03
<i>Eugenia verrucosa</i>	5	0.79	0.23	1.02
<i>Trema micrantha</i>	5	0.79	0.09	0.88
<i>Metrodorea stipularis</i>	2	0.32	0.49	0.81
<i>Sweetia fruticosa</i>	2	0.32	0.38	0.70
<i>Celtis iguanaea</i>	4	0.63	0.06	0.69
<i>Oxalis rhombeo-ovata</i>	4	0.63	0.01	0.65
<i>Solanum argenteum</i>	3	0.48	0.14	0.61
<i>Centrolobium tomentosum</i>	1	0.16	0.40	0.56
<i>Pavonia sepium</i>	3	0.48	0.02	0.50
<i>Psychotria hastisepala</i>	3	0.48	0.01	0.49
<i>Acacia paniculata</i>	3	0.48	0.01	0.49
<i>Ottonia propinqua</i>	3	0.48	0.01	0.48
<i>Croton floribundus</i>	1	0.16	0.24	0.39
<i>Trichilia clausenii</i>	2	0.32	0.01	0.33
<i>Seguiera floribunda</i>	2	0.32	0.01	0.33
<i>Picramnia warmingiana</i>	2	0.32	0.01	0.33
<i>Cariniana legalis</i>	2	0.32	0.01	0.32
<i>Nectandra megapotamica</i>	2	0.32	0.01	0.32
<i>Acacia polyphylla</i>	2	0.32	0.01	0.32
<i>Cariniana estrellensis</i>	1	0.16	0.15	0.31
<i>Metrodorea nigra</i>	1	0.16	0.10	0.26
<i>Eugenia ligustrina</i>	1	0.16	0.08	0.24
<i>Myrcia rostrata</i>	1	0.16	0.04	0.20
<i>Rapanea umbellata</i>	1	0.16	0.03	0.19
<i>Cupania vernalis</i>	1	0.16	0.02	0.18
<i>Celtis tala</i>	1	0.16	0.02	0.18
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	1	0.16	0.01	0.17
<i>Piper amplum</i>	1	0.16	0.01	0.17
<i>Rollinia sylvatica</i>	1	0.16	0.01	0.17
<i>Prockia crucis</i>	1	0.16	0.01	0.17
<i>Diospyrus inconstans</i>	1	0.16	0.01	0.16
<i>Rudgea jasminoides</i>	1	0.16	0.01	0.16
<i>Casearia gossypiospermum</i>	1	0.16	0.01	0.16

Anexo 12- Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas no entorno da clareira 1.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Pachystroma longifolium</i>	6	27.27	57.63	84.90
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	3	13.64	12.90	26.54
<i>Astronium graveolens</i>	3	13.64	8.65	22.28
<i>Holocalyx balansae</i>	1	4.55	12.13	16.67
<i>Zanthoxylum hiemale</i>	2	9.09	1.69	10.78
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	1	4.55	3.03	7.58
<i>Acacia polyphylla</i>	1	4.55	1.19	5.74
<i>Ocotea beaulahiae</i>	1	4.55	1.00	5.55
<i>Trichilia clausenii</i>	1	4.55	0.55	5.10
<i>Trichilia pallida</i>	1	4.55	0.50	5.04
<i>Zanthoxylum juniperinum</i>	1	4.55	0.37	4.92
<i>Pilocarpus pauciflorus</i>	1	4.55	0.35	4.90

Anexo 13 - Número de espécies (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas no entorno da clareira 2.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	3	37.50	26.45	63.95
<i>Astronium graveolens</i>	2	25.00	28.79	53.79
<i>Croton priscus</i>	1	12.50	27.80	40.30
<i>Luehea divaricata</i>	1	12.50	10.58	23.08
<i>Myrciaria floribunda</i>	1	12.50	6.37	18.87

Anexo 14 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas no entorno da clareira 3.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Croton floribundus</i>	5	29.41	44.31	73.73
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	3	17.65	13.34	30.99
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	1	5.88	19.54	25.43
<i>Picramnia warmingiana</i>	1	5.88	10.73	16.61
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	2	11.76	4.17	15.94
<i>Croton priscus</i>	2	11.76	3.25	15.01
<i>Copaifera langsdorffii</i>	1	5.88	3.15	9.03
<i>Ocotea odorifera</i>	1	5.88	0.76	6.64
<i>Urera baccifera</i>	1	5.88	0.74	6.63

Anexo 15 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas no entorno da clareira 4.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	6	30.00	39.73	69.73
<i>Senna macranthera</i>	1	5.00	16.41	21.41
<i>Rudgea jasminoides</i>	1	5.00	15.64	20.64
<i>Galipea multiflora</i>	3	15.00	2.21	17.21
<i>Savia dictiocarpa</i>	2	10.00	3.34	13.34
<i>Acacia polyphylla</i>	2	10.00	2.80	12.80
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	1	5.00	6.78	11.78
<i>Holocalyx balansae</i>	1	5.00	6.17	11.17
<i>Trichilia catigua</i>	1	5.00	3.54	8.54
<i>Eugenia ligustrina</i>	1	5.00	2.31	7.31
<i>Astronium graveolens</i>	1	5.00	1.07	6.07

Anexo 16 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas no entorno da clareira 5.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	6	37.50	32.47	69.97
<i>Astronium graveolens</i>	2	12.50	38.89	51.39
<i>Actinostemon klotzschii</i>	3	18.75	6.23	24.98
<i>Pachystroma longifolium</i>	2	12.50	11.09	23.59
<i>Trichilia clausenii</i>	1	6.25	4.20	10.45
<i>Galipea multiflora</i>	1	6.25	4.20	10.45
<i>Trichilia catigua</i>	1	6.25	2.92	9.17

Anexo 17 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas no entorno da clareira 6.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	4	33.33	28.15	61.48
<i>Trichilia clausenii</i>	2	16.67	33.28	49.95
<i>Eugenia ligustrina</i>	2	16.67	4.96	21.62
<i>Rhamnidium elaeocarpus</i>	1	8.33	11.66	19.99
<i>Astronium graveolens</i>	1	8.33	9.86	18.19
<i>Rudgea jasminoides</i>	1	8.33	7.71	16.04
<i>Ocotea beaulahiae</i>	1	8.33	4.38	12.72

Anexo 18 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas no entorno da clareira 7.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	5	23.81	40.29	64.10
<i>Astronium graveolens</i>	1	4.76	16.55	21.31
<i>Acacia polyphylla</i>	1	4.76	11.02	15.79
<i>Myrcia rostrata</i>	2	9.52	4.94	14.46
<i>Trichilia claussenii</i>	2	9.52	3.71	13.23
<i>Cordia ecalyculata</i>	1	4.76	4.26	9.02
<i>Rudgea jasmínoides</i>	1	4.76	4.13	8.90
<i>Zanthoxylum monogynum</i>	1	4.76	3.78	8.54
<i>Gomidesia affinis</i>	1	4.76	2.61	7.37
<i>Croton floribundus</i>	1	4.76	2.24	7.00
<i>Phyllanthus acuminatus</i>	1	4.76	1.73	6.49
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	1	4.76	1.58	6.34
<i>Chomelia obtusa</i>	1	4.76	1.16	5.92
<i>Eugenia verrucosa</i>	1	4.76	1.10	5.86
<i>Actinostemon klotzschii</i>	1	4.76	0.91	5.68

Anexo 19 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas no entorno da clareira 8.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Croton priscus</i>	3	18.75	50.28	69.03
<i>Trichilia claussenii</i>	2	12.50	8.43	20.93
<i>Astronium graveolens</i>	2	12.50	5.37	17.87
<i>Inga luschnatiana</i>	1	6.25	10.18	16.43
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	1	6.25	6.64	12.89
<i>Zanthoxylum monogynum</i>	1	6.25	5.16	11.41
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	1	6.25	4.35	10.60
<i>Croton floribundus</i>	1	6.25	3.28	9.53
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	1	6.25	2.08	8.33
<i>Casearia sylvestris</i>	1	6.25	1.51	7.76
<i>Trema micrantha</i>	1	6.25	1.51	7.76
<i>Rudgea jasmínoides</i>	1	6.25	1.22	7.47

Anexo 20 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas no entorno da clareira 9.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Pachystroma longifolium</i>	9	34.62	80.34	114.95
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	3	11.54	6.70	18.24
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	2	7.69	6.13	13.82
<i>Aspidosperma ramiflorum</i>	2	7.69	1.06	8.75
<i>Holocalyx balansae</i>	2	7.69	0.83	8.52
<i>Astronium graveolens</i>	1	3.85	1.09	4.94
<i>Urera baccifera</i>	1	3.85	1.03	4.88
<i>Centrolobium tomentosum</i>	1	3.85	0.97	4.82
<i>Savia dictiocarpa</i>	1	3.85	0.54	4.38
<i>Prockia crucis</i>	1	3.85	0.51	4.36
<i>Galipea multiflora</i>	1	3.85	0.36	4.20
<i>Metrodorea stipularis</i>	1	3.85	0.23	4.07
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	1	3.85	0.21	4.06

Anexo 21 - Número de indivíduos (N), densidade relativa (DR), dominância relativa (DoR) e índice de valor de cobertura (IVC) das espécies amostradas no entorno da clareira 10.

Espécie	N	DR	DoR	IVC
<i>Pachystroma longifolium</i>	16	51.61	94.60	146.21
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	4	12.90	0.74	13.64
<i>Croton priscus</i>	2	6.45	0.88	7.33
<i>Alchornea glandulosa</i>	2	6.45	0.36	6.81
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	1	3.23	2.55	5.77
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	1	3.23	0.26	3.49
<i>Zanthoxylum monogynum</i>	1	3.23	0.16	3.38
<i>Urera baccifera</i>	1	3.23	0.15	3.37
<i>Actinostemon klotschii</i>	1	3.23	0.13	3.36
<i>Galipea multiflora</i>	1	3.23	0.10	3.32
<i>Astronium graveolens</i>	1	3.23	0.09	3.31

Anexo 22 – Densidade de espécies pioneiras (Denspion), densidade de espécies secundárias tardias (Denstar), dominância relativa de espécies pioneiras (Dompion) e dominância relativa de espécies secundárias tardias (Domtar).

Clareira	Denspion(indiv/m2)	Denstar(indiv/m2)	Dompion (%)	Domtar (%)
1	0,212	0,904	13,88	65,84
2	0,05	1,941	1,92	54,41
3	0,701	0,570	28,24	32,90
4	0,372	1,429	38,89	41,82
5	0,108	1,691	4,81	86,29
6	0,200	2,432	1,32	82,45
7	0,154	1,760	12,62	55,29
8	0,230	1,104	14,33	74,39
9	0,231	0,766	38,81	25,01
10	0,201	0,688	49,36	14,01

Anexo 23 - Escores das 59 espécies nos três eixos de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA).

Nº	Espécie	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
1	<i>Acacia paniculata</i>	.4755	.6794	.1459
2	<i>Acacia polyphylla</i>	-.8196	-.2649	.2242
3	<i>Actinostemon klotzschii</i>	1.1048	-.5295	-.1414
4	<i>Alchornea glandulosa</i>	2.1526	-.9812	.1170
5	<i>Aspidosperma polyneuron</i>	-.2048	-.2011	-.1808
6	<i>Aspidosperma ramiflorum</i>	2.1819	-1.1144	.1489
7	<i>Astronium graveolens</i>	.7611	.0695	.1835
8	<i>Balfourodendron riedelianum</i>	.4481	.7446	-.7475
9	<i>Casearia gossypiospermum</i>	.0279	-.5284	-.8938
10	<i>Cecropia hololeuca</i>	1.9771	-.1824	-.0746
11	<i>Celtis iguanaea</i>	.3165	.5592	-.0656
12	<i>Celtis tala</i>	.1152	-.5083	.4564
13	<i>Centrolobium tomentosum</i>	2.2562	-1.4524	.2300
14	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	-.6089	-.4678	.1443
15	<i>Coffea arabica</i>	.3066	.4609	-.1494
16	<i>Cordia ecalyculata</i>	.2422	.9928	.7121
17	<i>Coussarea contracta</i>	-.1188	-.3305	.4570
18	<i>Croton floribundus</i>	.5163	2.0295	-.1924
19	<i>Croton priscus</i>	.6667	1.2686	.4611
20	<i>Cybianthus cuneifolius</i>	-.3554	-.4014	.4738
21	<i>Esenbeckia febrifuga</i>	.0205	.0418	.1880
22	<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	-.3513	.5906	1.2252
23	<i>Eugenia ligustrina</i>	-.3686	.2176	.1892
24	<i>Eugenia verrucosa</i>	.0648	.1938	1.3834
25	<i>Galipea multiflora</i>	1.7180	-.9744	.1113
26	<i>Holocalyx balansae</i>	1.0147	-.2220	.6008
27	<i>Hybanthus atropurpureus</i>	-.3287	-.0669	.1014
28	<i>Inga luschnatiana</i>	.2676	-.5420	.4099
29	<i>Jacaratia spispinosa</i>	1.0325	-.4894	1.2141
30	<i>Lonchocarpus guilleminianus</i>	-.6450	-.2805	-.2232
31	<i>Maytenus ilicifolia</i>	-.1281	-.2817	-.0027
32	<i>Metrodorea stipularis</i>	1.6302	-1.0132	.2752
33	<i>Myrcia rostrata</i>	-.1491	.3098	.3264
34	<i>Myrciaria cauliflora</i>	-.6218	-.1863	.8593
35	<i>Myrciaria floribunda</i>	-.3843	.1236	.3872
36	<i>Ocotea beaulahiae</i>	.4548	-.3343	.3638
37	<i>Ottonia propinqua</i>	.1196	.9673	-.1391
38	<i>Pachystroma longifolium</i>	1.0732	-.5727	.3003
39	<i>Palicourea marcgravii</i>	-.7022	-.2322	-.0978
40	<i>Pavonia sepium</i>	.0100	.4011	1.9931
41	<i>Picramnia warmingiana</i>	.1759	.4546	.8662
42	<i>Piper amalago</i>	1.1350	-.8327	.3336
43	<i>Piper amplum</i>	2.2735	-1.5312	.2489
44	<i>Piptadenia gonoacantha</i>	.1974	.2778	-.7859
45	<i>Polygala klotzschii</i>	-.0925	-.3257	.0560
46	<i>Prockia crucis</i>	-.1381	-.1590	1.0864
47	<i>Psychotri hastisepala</i>	-.4976	-.1929	-.3244
48	<i>Rudgea jasminoides</i>	-.4246	-.2694	.6362

Anexo 23 – Continuação.

Nº	Espécie	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
49	<i>Savia dictiocarpa</i>	-.7821	.0379	.5717
50	<i>Sebastiania klotzschiana</i>	.5365	-.4012	-1.1325
51	<i>Seguiera floribunda</i>	-.3354	-.1645	-.8955
52	<i>Solanum argenteum</i>	-.6427	-.2800	.1478
53	<i>Trema micrantha</i>	1.9771	-.1824	-.0746
54	<i>Trichilia catigua</i>	-.7115	-.4372	.0580
55	<i>Trichilia clausenii</i>	.0029	-.0966	.6137
56	<i>Trichilia elegans</i>	-.5213	-.2921	.1015
57	<i>Trichilia pallida</i>	.0706	.4562	-.6197
58	<i>Urera baccifera</i>	.3540	.9460	.1292
59	<i>Vernonia diffusa</i>	1.9771	-.1824	-.0746

Anexo 24 - Escores das clareiras nos três eixos de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA).

Clareira	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
1	.2394	-.2231	.4316
2	-.1912	-.0978	-1.6984
3	.5607	2.4546	-.3013
4	-.7821	.0379	.5717
6	-1.0827	-.6373	-.2496
7	-.3554	-.4014	.4738
8	-.2639	.4824	2.2812
9	2.3002	-1.6528	.2781
10	1.9771	-.1824	-.0746

Anexo 25 - Coeficientes de correlação entre as variáveis ambientais e os eixos de ordenação da análise de correspondência canônica.

Variável	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Área da clareira	0,822	-0,230	0,131
Abertura do dossel	0,672	0,053	0,364
Dominância de pioneiras	0,654	0,159	0,329
Dominância de tardias	-0,791	-0,239	0,116
Densidade de pioneiras	0,152	0,787	0,215
Densidade de tardias	-0,766	-0,467	-0,342
Altura do dossel	0,779	-0,332	0,147
Área basal	0,769	-0,172	0,033

Anexo 26 - Escores das 38 espécies nos três eixos de ordenação da análise de correspondência canônica (CCA), realizada com exclusão de espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes.

Espécie	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
<i>Acacia paniculata</i>	.9771	-.1941	-.4906
<i>Acacia polyphylla</i>	-1.0575	.8487	-.7338
<i>Alchornea glandulosa</i>	1.1601	-.3116	-.6676
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	-.4215	-.3397	.0074
<i>Aspidosperma ramiflorum</i>	1.2180	-.3801	-.7839
<i>Astronium graveolens</i>	.4517	.1410	-.4594
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	.0151	-.3096	.4461
<i>Casearia gossypiospermum</i>	-.5967	-.8618	.0850
<i>Cecropia hololeuca</i>	.8127	.0993	.0299
<i>Celtis iguanaea</i>	.0970	.0343	-.0323
<i>Celtis tala</i>	-.1156	.5262	-1.0183
<i>Centrolobium tomentosum</i>	1.3650	-.5539	-1.0790
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	-.8808	.1785	-.5631
<i>Coffea arabica</i>	.0250	.0970	.0925
<i>Cordia ecalyculata</i>	.5099	.5756	.9614
<i>Croton floribundus</i>	.3781	.4681	.6323
<i>Croton priscus</i>	.7303	.5386	.9767
<i>Cybianthus cunneifolius</i>	-.3136	-.2583	-.6778
<i>Esenbeckia leiocarpa</i>	.1864	1.5244	.5660
<i>Holocalyx balansae</i>	.9553	.0169	-.0687
<i>Inga luschnatiana</i>	.0112	.1389	-.8493
<i>Jacaratia spinosa</i>	1.1916	.4184	.4669
<i>Lonchocarpus guilleminianus</i>	-1.0419	-.3964	-.0026
<i>Myrcia rostrata</i>	-.0330	.4079	-.6000
<i>Ocotea beaulahiae</i>	1.1043	-.6683	-1.0631
<i>Ottonia propinqua</i>	.1675	-.1588	.1702
<i>Pachystroma longifolium</i>	1.4489	-.6964	-1.1071
<i>Pavonia sepium</i>	1.0048	1.2663	1.8206
<i>Piper amalago</i>	1.2083	-.6562	-1.1277
<i>Piper amplum</i>	1.3993	-.5945	-1.1478
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	-.0954	-.6578	.1990
<i>Prockia crucis</i>	.3810	.3712	.7007
<i>Savia dictiocarpa</i>	-.8832	2.0642	-1.2897
<i>Seguiera floribunda</i>	-.8362	-.7222	.2541
<i>Solanum argenteum</i>	-.9855	.7455	-.6222
<i>Trema micrantha</i>	.8127	.0993	.0299
<i>Urera baccifera</i>	.2932	.4446	.3040
<i>Vernonia diffusa</i>	.8127	.0993	.0299

Anexo 27 - Escores das clareiras nos três eixos de ordenação da análise de correspondência canônica, realizada com exclusão de espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes.

Clareira	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
1	1.6765	-1.0023	-1.4445
2	-.8380	-1.1804	.6291
3	.4707	.3374	.9407
4	-.8832	2.0642	-1.2897
6	-1.4962	-.5007	-.0642
7	-.3136	-.2583	-.6778
8	1.0316	1.4289	2.0701
9	1.4522	-.6570	-1.2540
10	.8127	.0993	.0299

Anexo 28 - Coeficientes de correlação entre as variáveis ambientais e os eixos de ordenação da análise de correspondência canônica, realizada com exclusão de espécies de sub-bosque e de indivíduos remanescentes.

Variável	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Área da clareira	0,514	0,046	-0,283
Abertura do dossel	0,607	0,331	-0,388
Dominância de pioneiras	0,565	0,454	-0,273
Dominância de tardias	0,191	-0,134	-0,484
Densidade de pioneiras	0,238	0,482	0,264
Densidade de tardias	-0,187	-0,097	-0,264
Altura do dossel	0,579	-0,023	-0,497
Área basal	0,418	0,034	-0,168