



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

# **REGENERAÇÃO NATURAL DE FLORESTAS SECAS: IMPLICAÇÕES PARA A RESTAURAÇÃO**

DANIEL LUIS MASCIA VIEIRA

ALDICIR SCARIOT  
Orientador

Tese apresentada ao Departamento de Ecologia do Instituto de Biologia da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos básicos à obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Brasília, 2006.

## SUMÁRIO

<b>DEDICATÓRIA.....</b>	<b>3</b>
<b>AGRADECIMENTOS.....</b>	<b>4</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>5</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>6</b>
<b>APRESENTAÇÃO .....</b>	<b>7</b>
<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>8</b>
<b>REGENERAÇÃO NATURAL DE FLORESTAS SECAS E SUAS IMPLICAÇÕES PARA A RESTAURAÇÃO .....</b>	<b>9</b>
<b>OBJETIVOS .....</b>	<b>13</b>
<b>VALE DO RIO PARANÁ.....</b>	<b>15</b>
<b>ESPÉCIES ESTUDADAS.....</b>	<b>18</b>
<b>MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>19</b>
<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>	<b>22</b>
<b>CONSIDERAÇÕES, CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES.....</b>	<b>28</b>
<b>LITERATURA CITADA .....</b>	<b>30</b>



***A TODOS AQUELES QUE, AO INVÉS DE FAZER DOUTORADO, ESTÃO TRABALHANDO PARA  
CONSERVAR A NATUREZA E, EM ESPECIAL, AS MATAS SECAS. ESPERO QUE ESTA TESE SEJA  
UMA CONTRIBUIÇÃO***

## AGRADECIMENTOS

Ao Aldicir pela confiança, esperança e incentivo a mim e ao meu trabalho, e por me mostrar sempre o que estava mais além.

À Karen Holl por me orientar e disponibilizar tempo e recursos para minha estadia em seu laboratório, permitindo que eu incorporasse aspectos da ciência antes desconhecidos por mim.

Aos amigos Anderson, Bel, Ernestino, Maurício, Xandão e Victor, com quem discuti a mata seca à exaustão, ou que às vezes, pelo menos me deram ouvidos.

Aos professores Augusto Franco, José Roberto e Mercedes Bustamante, por contribuírem significativamente para o amadurecimento desta tese.

Aos revisores anônimos dos artigos desta tese, que com poucas páginas de críticas me guiaram para um estudo aprofundado e uma percepção muito mais sólida da ecologia da regeneração.

Ao Anderson, Antonieta e Taciana, que providenciaram na EMBRAPA Recursos Genéticos e Biotecnologia a infra-estrutura da mais alta qualidade para o desenvolvimento desta tese.

À Bel, pela convivência, carinho e cumplicidade e por me puxar para a Terra vez em quando e me mostrar coisas interessantes além de um artigo científico.

Aos meus parceiros de campo e viveiro, que estão nos agradecimentos de cada capítulo.

Aos meus pais pelo carinho e compreensão sempre.

Aos amigos de Brasília que tornam minha vida bem divertida. Bel, Hélder, Verônica, Sebben, Ernestino, Anderson, Xandão, Jill, Luís, Henrique, Aninha, Virgínia e Vinícius, Elisa, Aldicir, Victor, Érica, João Bernardo.

Ao Iriódice e John Hay, pela eficiência nos trâmites burocráticos da defesa.

## REGENERAÇÃO NATURAL DE FLORESTAS SECAS: IMPLICAÇÕES PARA A RESTAURAÇÃO

### RESUMO

A ecologia da restauração é prioridade de pesquisa para florestas secas, pois praticamente toda a sua cobertura foi convertida em áreas agrícolas. Porém, até este momento a literatura sobre a regeneração natural e restauração de florestas secas é escassa, comparada às florestas úmidas. A literatura existente mostra que os mecanismos de regeneração natural e os fatores limitantes de florestas secas são peculiares, portanto eles devem ser considerados nos planos de restauração, ao invés de simplesmente utilizar a informação gerada para florestas úmidas. A dispersão de sementes pelo vento durante a época seca, a dormência e quiescência das sementes e a alta capacidade de rebrota, características das comunidades de árvores; a limitação de água na época seca e em períodos secos durante a estação chuvosa, e a relativamente alta disponibilidade de luz no sub-bosque, fatores ambientais; são aspectos relevantes à regeneração de florestas secas (capítulo 1). A irregularidade das primeiras chuvas no início da estação chuvosa pode reduzir a germinação e a sobrevivência de plântulas recém germinadas para algumas espécies de árvores, enquanto outras têm alguma dormência para evitar a germinação precoce e não sofrer os riscos de germinar imediatamente após as primeiras chuvas. O sombreamento pode reduzir os efeitos da dessecação nesta época, embora reduza também o crescimento de plântulas. A estratégia de semeadura direta para a restauração pode ser feita quando as chuvas já estão regulares, aumentando a probabilidade de sobrevivência de algumas espécies (capítulo 2). Embora clareiras sejam um importante nicho de regeneração para árvores de dossel de florestas, por causa da maior disponibilidade de luz, em florestas secas a dessecação de plântulas em grandes clareiras é um fator importante. O sombreamento no sub-bosque não é tão limitante à sobrevivência, porque o dossel é mais aberto que em florestas úmidas, fazendo com que clareiras e sub-bosque não sejam tão discrepantes para a regeneração de árvores. De fato, algum sombreamento é melhor para a regeneração de árvores de dossel (capítulo 3). Enquanto o estabelecimento inicial de árvores de florestas secas é bastante limitado, a rebrota, após injúria, é importante para a sobrevivência de indivíduos estabelecidos. A alta capacidade de rebrota das espécies permite que elas persistam em áreas extremamente alteradas. Em pastagens ativas de até 25 anos, a riqueza de espécies de árvores ainda rebrotando por raízes é um pouco menor que em fragmentos de floresta não explorada. Aparentemente, as espécies com baixa densidade de madeira são as que não persistem rebrotando, provavelmente pela maior susceptibilidade à decomposição quando cortadas ou danificadas. A estaquia de caule e raiz coletadas em áreas em processo de desmatamento pode ser uma boa alternativa para a restauração (capítulo 4).

**Palavras-chave:** Cerrado, clareira, corte seletivo, decidual, floresta estacional, mata seca, Paranã, plântula, rebrota, recuperação de áreas degradadas.

## NATURAL REGENERATION OF TROPICAL DRY FORESTS: RESTORATION IMPLICATIONS

### ABSTRACT

Restoration ecology is a priority research in tropical dry forests because virtually all of its extension was converted into agricultural lands. However, nowadays the literature on natural regeneration and restoration of dry forests is scarce, compared to moister forests. Available literature shows that the natural regeneration mechanisms and the limiting factors of dry forests are peculiar, so they need to be considered in the restoration planning instead of using the information generated to the moister forests. Seed dispersal by wind during the dry season, seed dormancy and quiescence and the high resprout ability, traits of tree communities; water limitation during the dry and wet season and the relatively high light availability in the understory, abiotic factors; are relevant aspects to the dry forest regeneration (chapter 1). The irregularity of the first rains may reduce seed germination and survival of recently germinated seedlings of some tree species, while some species have seed dormancy to avoid desiccation risks. Shading may counteract the desiccation effects, although it reduces seedling growth. Restoration by direct seeding can be done when rains are constant, improving seedling survival of some species (chapter 2). Although tree gaps are the regeneration niche to canopy tree species because of the high light availability, in dry forests large gaps cause desiccation and understory is not too shady to limit survival. This makes gaps and understory sites not too different for tree regeneration. In fact, some shading improves seedling establishment (chapter 3). While initial establishment of dry forest trees is much limited, resprout ability after injury is important to the survival of established individuals. The high resprout ability permits the persistence of trees in extremely disturbed areas. In active pastures up to 25 years old, the species richness of trees still resprouting by roots is little lower than the species richness found in intact forest fragments. Apparently, the species of low wood density are less capable to persist, possibly because of their high susceptibility to decay. Cuttings from stem and root collected in deforestation areas can be a good option to restore disturbed areas.

**Keywords:** Cerrado, tree gap, logging, deciduous, Seasonal forest, tropical dry forest, Paranã, seedling, resprout, restoration.

## APRESENTAÇÃO

Esta tese é baseada em artigos, que serão referidos no texto como anexos em números romanos (I-IV):

- I. VIEIRA, D.L.M. & A. SCARIOT. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20. (direitos autorais pertencem a Blackwell Publishing)
- II. VIEIRA, D.L.M. & A. SCARIOT. Dispersão no fim da época seca limita o estabelecimento de plântulas de árvores de florestas secas? (manuscrito)
- III. VIEIRA, D.L.M., A. SCARIOT & K.D. HOLL. 2007. Effects of habitat, cattle grazing and selective logging on seedling survival and growth in dry forests of Central Brazil. *Biotropica* 31 (2): \_-\_. (no prelo). (direitos autorais pertencem a Blackwell Publishing)
- IV. VIEIRA, D.L.M., A. SCARIOT, A.B. SAMPAIO & K.D. HOLL. 2006. Tropical dry-forest regeneration from root suckers in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 22: 353-357. (direitos autorais pertencem a Cambridge University Press)

## INTRODUÇÃO

Florestas tropicais sazonalmente secas (tradução literal de “Seasonally Dry Tropical Forests”) ocorrem em áreas onde a biotemperatura média anual (temperatura que considera todas as temperaturas negativas como 0°C) ultrapassa os 17°C, a precipitação anual é de 250 a 2000 mm e a evapotranspiração potencial é maior que a precipitação em uma significativa parte do ano (*sensu* Holdridge 1967). Além dessa definição, utilizada por Murphy & Lugo (1986) numa revisão sobre a ecologia de florestas secas, uma outra, utilizada no livro *Seasonally Dry Tropical Forests* (Bullock et al. 1995), considera que essas florestas ocorrem em regiões tropicais com vários meses de seca severa ou absoluta (Mooney et al. 1995); e outra, utilizada no livro *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests* (Pennington et al. 2006a), considera que estas florestas ocorrem onde a precipitação anual é menor que 1600 mm, com um período de no mínimo 5-6 meses recebendo menos que 100 mm (Pennington et al. 2006b). Elas englobam desde florestas semidecíduas de grande porte até uma vegetação arbustiva dominada por cactos (Menaut et al. 1995, Murphy & Lugo 1995, Sampaio 1995). As florestas secas recebem diferentes nomes e classificações regionais, fazendo com que generalizações sejam raras (Murphy & Lugo 1995). No Brasil, as diferentes fitofisionomias de caatinga (Sampaio 1995), a fitofisionomia cerrado, as florestas estacionais decíduas e algumas florestas estacionais semidecíduas seriam consideradas florestas tropicais secas, de acordo com essas classificações. Embora essas florestas sejam freqüentemente conectadas a savanas, uma vez que ocorrem nas mesmas condições climáticas, florestas secas são freqüentemente encontradas em solos de alta fertilidade (Mooney et al. 1995, Pennington et al. 2000).



Embora as florestas secas sejam abordadas na literatura que generaliza aspectos ecológicos de florestas tropicais, os estudos concentram-se nas florestas tropicais úmidas (Mooney et al. 1995, Khurana & Singh 2001, Sanchez-Azofeifa et al. 2005). As condições climáticas encontradas nas florestas secas moldam características bastante peculiares na vegetação. Assim, fatores ecológicos relevantes em florestas úmidas, como clareiras, podem não ser tão importantes em florestas secas, e a limitação de água pode ter um papel muito mais expressivo em florestas secas (Gerhardt 1996, McLaren & McDonald 2003a, b).

Florestas tropicais secas, que originalmente ocupavam 42% da vegetação tropical em todo o mundo (Murphy & Lugo 1995), são o ecossistema tropical terrestre mais ameaçado, devido à sua rápida conversão em terras agrícolas (Janzen 1988, Mooney et al. 1995, Khurana & Singh 2001, Sanchez-Azofeifa 2005). Nesse contexto, o entendimento dos mecanismos de regeneração é necessário para o desenvolvimento de métodos e técnicas de restauração destas florestas. Mesmo com a dada importância dessas florestas, a informação disponível ainda é escassa. São encontrados quatro a cinco vezes mais estudos sobre regeneração natural de florestas tropicais úmidas do que sobre florestas tropicais secas, sendo que apenas 3% da literatura sobre restauração de floresta tropical abordam florestas secas (Meli 2003).

## **REGENERAÇÃO NATURAL DE FLORESTAS SECAS E SUAS IMPLICAÇÕES PARA A RESTAURAÇÃO**

Estratégias de restauração ou de condução da regeneração natural devem ser desenhadas para cada ecossistema em particular, pois o conhecimento dos mecanismos de regeneração e dos seus fatores limitantes permite que as estratégias de restauração sejam eficientes (Hardwick et al. 1997). Neste item, são descritas características da regeneração

natural de florestas secas que devem ser consideradas no planejamento da restauração (veja Anexo I para uma discussão mais completa e referências da literatura sobre o assunto). Florestas secas são caracterizadas por um número relativamente alto de espécies de árvores com sementes pequenas, secas e anemocóricas. Em escala local, sementes dispersas pelo vento são mais aptas a colonizar áreas degradadas que sementes dispersas por vertebrados. Sementes pequenas e com baixo conteúdo de água são menos susceptíveis à dessecação, que é um importante obstáculo para o estabelecimento de árvores em áreas abertas. As sementes de florestas secas estão geralmente disponíveis no solo no início da estação chuvosa para maximizar o tempo de crescimento. Entretanto, a precipitação altamente variável e veranicos freqüentes são importantes fontes de mortalidade para sementes e plântulas. Assim, coletar sementes no fim da estação seca e plantá-las quando o solo tem suficiente umidade pode aumentar o estabelecimento de plântulas e reduzir o tempo em que as sementes estão expostas aos predadores. Germinação e estabelecimento inicial no campo são favorecidos em áreas sombreadas, que têm um ambiente mais ameno e um solo mais úmido que áreas abertas em períodos de baixa precipitação. Entretanto, o crescimento de plântulas estabelecidas é favorecido em áreas abertas. Portanto, podar a vegetação ao redor de plântulas estabelecidas pode ser uma boa opção de manejo para aumentar o crescimento e a sobrevivência. Embora florestas secas tenham espécies resistentes ao fogo ou até que se beneficiam dele, incêndios freqüentes simplificam a composição de espécies. A capacidade de rebrota é um reconhecido mecanismo de regeneração em florestas secas e deve ser considerado para a restauração. A abordagem para restaurar florestas secas deve ser planejada para este ecossistema em particular, ao invés de simplesmente seguir aquelas desenvolvidas para florestas úmidas, como pode ser visto na Tabela 1 abaixo.

Tabela 1. Características da regeneração de florestas secas, seus contrastes com florestas úmidas e estratégias de restauração e/ou aspectos a se considerar no planejamento da restauração.\*

Aspectos da regeneração natural	Florestas secas	Florestas úmidas	Estratégias de restauração / aspectos a considerar ao planejar a restauração de florestas secas
Estrutura e riqueza	Altura 10-40m, área basal 17-40m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> , riqueza 30-90 espécies de árvores	Dobro da altura, da área basal e da riqueza de espécies, em relação às florestas secas (mas altamente variável)	Regeneração relativamente rápida até estágios estruturalmente maduros
Fenologia	Dispersão de sementes anemocóricas concentradas no fim da estação seca, frutos carnosos na estação úmida e germinação no início da próxima estação chuvosa	Dispersão não é fortemente sazonal	Sementes podem ser coletadas e armazenadas até melhores condições de umidade do solo
Tipo, dispersão e banco de sementes	Proporção relativamente alta de frutos secos e sementes dispersas pelo vento e dormentes	Maioria dos frutos é carnosa e sementes recalcitrantes	Sementes anemocóricas são dispersas facilmente para áreas abertas adjacentes. Potencial para armazenamento de sementes dormentes. Tem uma grande quantidade de espécies zoocóricas que devem ser consideradas
Predação de sementes	Literatura escassa. Provavelmente dependente do tipo de semente e da estrutura da vegetação	Supostamente semelhante a florestas secas	Enterrar sementes, selecionar espécies menos susceptíveis à predação, plantar mudas ou estacas
Germinação e estabelecimento de plântulas	Certa cobertura por plantas facilita a germinação e o estabelecimento de plântulas. Crescimento rápido em áreas abertas	Florestas úmidas têm menos limitação por água, mas têm alta limitação por luz	Roçar ao redor de mudas estabelecidas
Resistência ao fogo	Fogo não é uma perturbação	Espécies são menos resistentes ao	Proteção do fogo ajuda a sucessão

Capacidade de rebrota	natural freqüente. Algumas espécies regeneram após fogo Grande proporção de espécies rebrotadoras	fogo Aparentemente menor proporção de espécies rebrotadoras	Considerar a rebrota em estratégias de restauração. Testar o uso de estacas
-----------------------	--	--	---

---

\* Traduzido de Vieira & Scariot (2006).

## OBJETIVOS

O objetivo desta tese é avaliar aspectos da regeneração natural de florestas secas e suas aplicabilidades na geração de técnicas de restauração para esta fitofisionomia. A tese está organizada de acordo com os componentes da regeneração natural de uma comunidade arbórea: germinação de sementes, estabelecimento e crescimento de plântulas e reprodução vegetativa, além de uma revisão bibliográfica.

Objetivo 1: Elaborar uma revisão da literatura sobre a regeneração de florestas tropicais secas e suas implicações para a restauração florestal. Esta revisão serve de embasamento teórico para as hipóteses testadas nos outros objetivos e também utiliza parte dos resultados do quarto objetivo (I).

Perguntas específicas: Florestas secas têm características de regeneração natural distintas de florestas úmidas que podem ser consideradas em estratégias de restauração?

Objetivo 2: Avaliar os fatores limitantes à germinação de espécies arbóreas de florestas secas. Neste estudo foram avaliados de maneira experimental os efeitos de duas épocas de dispersão de sementes (natural – setembro; e quando as chuvas estão constantes – novembro) e suas interações com o sombreamento na germinação de sementes e na sobrevivência e desenvolvimento de plântulas de oito espécies de árvores (II).

Perguntas específicas: (i) sementes de florestas secas têm alta mortalidade por dessecação pré-germinação e pós-germinação devido ao tempo entre a dispersão e a germinação e à irregularidade das chuvas no início do período chuvoso? (ii) o tamanho das plântulas geradas de sementes dispersas na época seca e que sobrevivem aos veranicos são maiores ao final da estação chuvosa? Nós investigamos a possível

compensação (trade-off) entre muitas plântulas pequenas (dispersão natural) × poucas plântulas grandes (dispersão atrasada) na sobrevivência durante a estação seca.

Objetivo 3: Avaliar os fatores limitantes ao estabelecimento e ao crescimento de plântulas de espécies de árvores de florestas secas. Foram avaliados os efeitos de clareiras, de exploração madeireira e gado (as duas mais importantes fontes de perturbação em fragmentos de florestas secas do nordeste goiano) (III).

Perguntas específicas: (i) Qual é o efeito de clareiras na mortalidade e crescimento de plântulas? E como este efeito interage com estação e intensidade da exploração madeireira? (ii) O pastoreio e pisoteio do gado aumenta a mortalidade de plântulas? Se aumenta, este impacto interage com habitat e intensidade de exploração madeireira?

Objetivo 4: Avaliar a capacidade de rebrota de espécies arbóreas após a conversão de florestas em pastagem. Estudamos a composição de espécies de árvores que rebrotaram por raiz após o gradeamento em pastagem de 25 anos, de 10 anos e em área de capoeira; e comparamos com uma floresta intacta adjacente à pastagem de 25 anos (IV).

Perguntas específicas: (i) quantas e quais são as espécies que rebrotam após a gradagem? (ii) as espécies que rebrotam são um sub-conjunto da comunidade de árvores das florestas intactas? (iii) o número de espécies e indivíduos na pastagem diminui com a distância da borda de um fragmento florestal adjacente?

## VALE DO RIO PARANÃ

Os estudos de campo desta tese foram desenvolvidos no vale do rio Paranã (estados de Goiás e Tocantins; Figura 1). O vale do rio Paranã (estados de Goiás e Tocantins) tem uma área de 59.403 Km<sup>2</sup>, compreendendo diversas unidades geoambientais, onde ocorrem também cerrado (sentido restrito), cerradão e matas ciliares. As florestas estacionais decíduais ocorrem principalmente no geossistema Vão Paranã, que é uma região de depressão com altitude de 400-600 m onde se insere a calha do rio. O clima é tropical, com duas estações bem definidas, sujeito a veranicos - período seco embutido na estação chuvosa (AW; Köpen). A pluviosidade anual é de 1.236 ± 50 mm (EP, dados de 1969 a 1994; ANA 2005; Figura 2), com deficiência hídrica de maio a setembro. A temperatura média anual é de 23°C e bastante constante durante o ano. A formação geológica é de rochas calcárias e o relevo é plano. O solo dominante é do tipo Nitossolo, com textura argilosa (Scariot & Sevilha 2005). Nestes solos desenvolve-se a floresta estacional decidual, com altura do dossel entre 17 e 23 m e área basal média de 28 m<sup>2</sup> e densidade de 770 indivíduos/ha (indivíduos com diâmetro a altura do peito > 5 cm). São encontradas 128 espécies de árvores, de 90 gêneros e 41 famílias, características à fisionomia do cerrado, caatinga e mata Atlântica (Scariot & Sevilha 2005). Embora ocorram poucas espécies endêmicas, a fitofisionomia da floresta é bastante particular (Scariot & Sevilha 2000). As espécies mais importantes na estruturação das comunidades de Florestas Decíduais da região da bacia do rio Paranã são *Anadenanthera peregrina* (L.) Speg., *Aspidosperma pyrifolium* Mart., *Aspidosperma subincanum* Mart., *Astronium fraxinifolium* Schott, *Bauhinia brevipes* Vog., *Cavanillesia arborea*, *Chorisia pubiflora* (A. St. Hil.) Dawson., *Combretum duarteanum* Camb., *Dilodendron bipinnatum* Radlk., *Guazuma ulmifolia* Lam.,

*Machaerium scleroxylon*, *Machaerium stipitatum* (DC.) Vog., *Machaerium villosum* Vog., *Myracrodruon urundeuva*, *Pseudobombax tomentosum* (Mart. & Zucc.) A. Robins, *Sterculia striata* A. St. Hil. & Naud., *Tabebuia impetiginosa* e *T. roseo-alba* (Ridley) Sand.. A pecuária extensiva, que promove grandes áreas de pastagens e capoeiras, a exploração madeireira e a agricultura incipiente são as principais atividades econômicas da região (IBGE 1995). As principais fontes de perturbação nos remanescentes florestais são o fogo, a introdução do gado durante a época seca e a retirada seletiva de árvores.



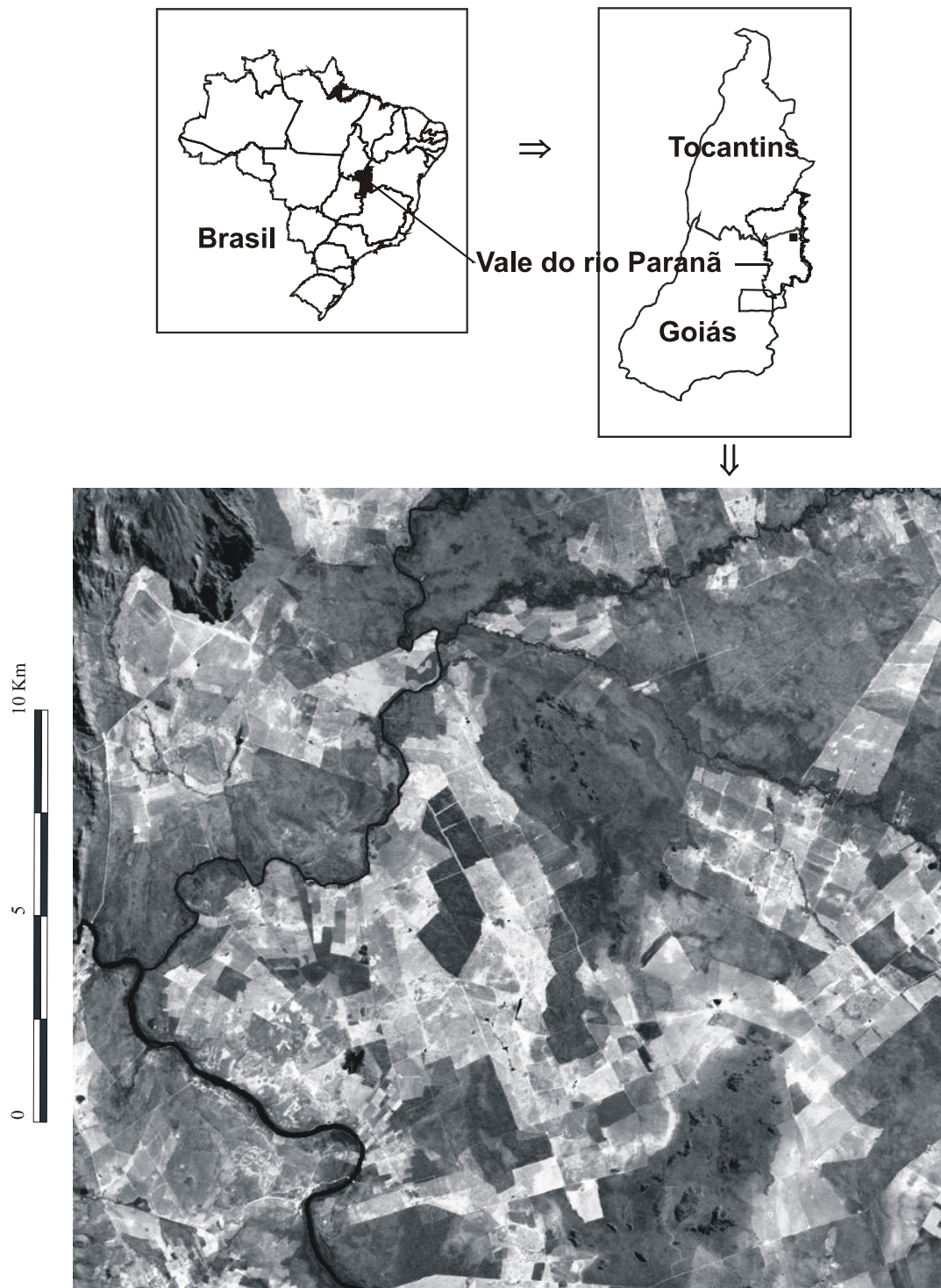


Figura 1. Localizao geogrfica do vale do rio Paran e imagem de satlite mostrando a paisagem fragmentada, onde foram estudados fragmentos de floresta (manchas escuras) e reas de pastagem (manchas claras).

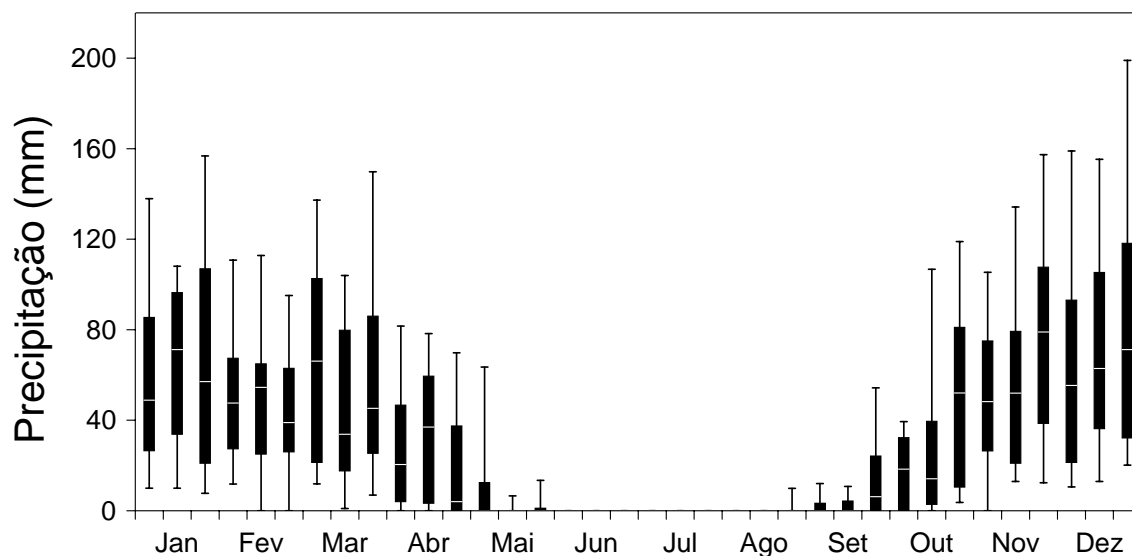


Figura 2. Precipitação dezenal no povoado de Estiva, município de São Domingos, localizado a cerca de 10 km de distância dos fragmentos e pastagens estudadas. Os valores mostrados são a mediana, quartís e decís da precipitação dezenal a partir de dados de 1969 a 1994; compilado de ANA 2005)

### ESPÉCIES ESTUDADAS

Nos estudos experimentais (II e III), questões de logística e o alto esforço determinaram a escolha de apenas grupos de espécies. Escolhemos espécies (i) com alta representatividade em florestas decíduais da região, por caracterizarem a comunidade de árvores; (ii) espécies com características de sementes diversas, incluindo espécies zoocóricas com sementes grandes que são raras nestas florestas; (iii) espécies ameaçadas de extinção (*Cedrela fissilis* e *Amburana cearensis*) por demandarem estudos visando sua conservação. As espécies escolhidas para os experimentos de germinação e sobrevivência inicial de plântulas em casa de vegetação (II) foram *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan (Mimosaceae), *Aspidosperma pyriformium* Mart. (Apocynaceae), *Cavanillesia arborea* (Willdenow) K. Schum. (Bombacaceae),

*Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae), *Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl. (Bignoniaceae), *Amburana cearensis* (Allemão) A.C.Sm. (Fabaceae), *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) e *Sterculia striata* A. St.-Hil. & Naudin (Sterculiaceae). As espécies escolhidas para os experimentos com plântulas nos fragmentos de floresta (III) foram *Astronium fraxinifolium* Schott, *Cavanillesia arborea* (Willdenow) K. Schum. (Bombacaceae), *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Mimosaceae), *Eugenia dysenterica* DC. (Myrtaceae), *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae), *Schinopsis brasiliensis* Engl. (Anacardiaceae) e *Tabebuia impetiginosa* (Mart.) Standl. (Bignoniaceae).

## MATERIAIS E MÉTODOS

*Dispersão no fim da época seca limita o estabelecimento de plântulas de árvores de florestas secas? (II)*

Semeamos em casa de vegetação oito espécies de árvores, simulando a época natural de dispersão e quando as chuvas estariam mais constantes. Uma vez que o sombreamento pode atenuar os efeitos da dessecação, foram aplicados três níveis de sombreamento na casa de vegetação (10%, 40% e 72% de densidade de fluxo de fótons, sombreamento intenso, sombreamento parcial e sol pleno, respectivamente). Foram montados canteiros com profundidade de 25 cm preenchidos com solo superficial de florestas secas do município de São Domingos, GO. A precipitação diária aplicada na casa de vegetação foi a de um ano mediano no município de São Domingos (1.118 mm, ano de 1994, dados de 1969 a 2001). As sementes foram vistoriadas a cada 3-5 dias no início do experimento e mensalmente após dois meses até novembro de 2006. Após o término do período chuvoso, parte das plântulas remanescentes foi removida para

obtenção de massa seca e outra parte foi mantida para acompanhamento da sobrevivência durante a estação seca. As plântulas coletadas foram secas até peso constante a 70°C e foram pesadas em balança de precisão 0,01 g por partes.

*Efeitos de clareiras, gado e exploração madeireira no desenvolvimento de plântulas de florestas secas do Brasil Central (III)*

Avaliamos como a mortalidade e o crescimento de plântulas de sete espécies de árvores são afetados por clareiras, suas interações com a época do ano e com o nível de perturbação de fragmentos florestais e pelo gado através de um experimento de plantio de plântulas fatorial. A germinação foi feita nos meses de setembro e outubro de 2000 e em fevereiro de 2001 as mudas foram plantadas. Quatro fragmentos florestais foram selecionados de acordo com um gradiente de perturbação antrópica: Intacto (I), sem exploração madeireira (212 ha, 11% de abertura de dossel); explorado 1 (E1), onde poucas árvores foram retiradas em 2000 (134 ha, 12% de abertura de dossel); explorado 2 (E2), intensamente explorado em 1997 (42 ha, 39% de abertura de dossel); explorado 3 (E3), intensamente explorado e posteriormente incendiado em 1997 (115 ha, 69% de abertura de dossel). Em cada fragmento, oito clareiras e oito áreas de dossel fechado foram utilizadas. As clareiras tinham no mínimo 66 m<sup>2</sup> e as plantas que nelas ocorriam foram removidas para simular estágios de regeneração similares. Uma cerca de 3 x 6 m foi instalada em cada clareira e área de dossel fechado para evitar a predação e o pisoteio das mudas pelo gado. Uma muda de cada espécie foi plantada dentro e fora das áreas cercadas. As mudas foram plantadas em duas linhas distantes 1 m, com distância entre plântulas de 1 m. No total foram plantadas 896 mudas, sendo 128 de cada espécie (7 espécies x 4 fragmentos x 2 condições de dossel x 2 níveis de exclusão do gado x 8 réplicas x 1 muda), que foram vistoriadas mensalmente.

## *Regeneração de florestas tropicais secas por rebrota de raiz no Brasil Central*

(IV)

As áreas estudadas foram pastagens de 25 e 10 anos e Capoeira de 08 anos. A gradagem tem por finalidades desenraizar e triturar as plantas existentes e descompactar o solo superficial, revolvendo-o e eliminando toda a parte aérea das plantas. Em todas as áreas a gradagem foi realizada na época da seca, e, para assegurar que os indivíduos amostrados eram seguramente originados de rebrota, a amostragem foi feita na estação seca, quando não havia mais germinação de sementes. Além disso, foram desenterrados os indivíduos pequenos que se assemelhavam a plântulas nas três áreas e todos estavam conectados a raízes de grande calibre. Na pastagem de 25 anos, foram traçadas cinco linhas paralelas dispostas a intervalos de 100 m, perpendiculares à borda do fragmento florestal e estabelecidas parcelas, a diferentes distâncias da borda com a floresta (30 parcelas de 10 x 10 m). Na pastagem de 10 anos e na capoeira foram estabelecidas, em cada uma, 30 parcelas (10 x 10 m) ao acaso. Foram identificados e contados todos os indivíduos de espécies arbóreas. Considerou-se como um indivíduo um ou mais caules formando uma touceira, que seguramente foram originados de uma única raiz e originarão apenas um indivíduo adulto. Dentro da mesma parcela todos os indivíduos de uma espécie podem ter se originado de raízes de uma mesma árvore, mas poderão constituir diferentes indivíduos adultos funcionais, embora sejam genótipos idênticos. Os indivíduos amostrados tinham altura entre 15 e 130 cm. A composição de espécies nas três áreas foi comparada àquela do fragmento florestal da fazenda Flor Ermo, para indivíduos com mais de 5 cm de DAP (adultos).

## **RESULTADOS E DISCUSSÃO**

*Dispersão no fim da época seca limita o estabelecimento de plântulas de árvores de florestas secas? (II)*

Houve um gradiente de temperatura máxima, umidade relativa mínima e umidade do solo do sol pleno para o sombreamento intenso. A germinação e a sobrevivência até o final da estação chuvosa variaram entre as épocas de semeadura, mas foram dependentes do sombreamento. Em pleno sol, três espécies tiveram maior sobrevivência ao final da estação chuvosa na dispersão atrasada, uma teve menor sobrevivência e quatro foram indiferentes. Em sombreamento parcial, três tiveram maior sobrevivência, três tiveram menor sobrevivência e duas foram indiferentes. Em sombreamento intenso, duas tiveram maior sobrevivência, quatro tiveram menor sobrevivência e duas foram indiferentes quando dispersas em novembro. A menor germinação esperada de sementes dispersas em setembro e em sol pleno não foi tão evidente porque as espécies atrasaram sua germinação até germinarem simultaneamente com as sementes dispersas em novembro, como foi o caso de *Amburana*. As espécies tiveram certa dormência para evitar a mortalidade pós-embebição ou pós-germinação após chuvas irregulares. Porém, plântulas de *Anadenanthera* e *Cavanillesia*, que dentre as espécies tiveram a germinação mais rápida, sobreviveram mais na dispersão atrasada, principalmente na área sombreada, que foi onde a germinação das duas espécies foi muito rápida. Assim, a dispersão atrasada pode ser vantajosa para o estabelecimento inicial de algumas espécies, mas irrelevante ou até mesmo prejudicial para outras, uma vez que nesta época aumenta a presença de competidores e de patógenos que podem atacar a semente logo após a embebição. Para *Tabebuia*, a dispersão atrasada diminuiu pela metade a porcentagem de germinação, provavelmente porque nesta época a atividade de patógenos está muito maior, principalmente na área sombreada. Outro

motivo para a as sementes dispersas em novembro não terem um sucesso significativo na produção de plântulas é que apesar da precipitação na casa de vegetação ter simulado o ano mediano numa região de florestas secas (São Domingos, Goiás), o clima externo da casa de vegetação foi certamente mais ameno que o de São Domingos em 1994, o que pode ter reduzido o potencial de mortalidade por dessecação. Quatro espécies tiveram maior biomassa em órgãos de reserva potenciais (caule e raiz) quando dispersas em setembro, em pelo menos um dos tratamentos de luz (*Anadenanthera*, *Aspidosperma*, *Cavanillesia*, *Cedrela* e *Myracrodruon*). *Tabebuia* teve caule maior quando dispersa em novembro. Quatro espécies aumentaram a biomassa com o aumento da porcentagem de luz (*Amburana*, *Anadenanthera*, *Cavanillesia* e *Sterculia*). *Cedrela*, que não pôde ser avaliada no sol pleno, juntamente com *Myracrodruon* e *Tabebuia* tiveram maior crescimento em sombreamento parcial. A hipótese de que as plântulas de sementes semeadas em setembro seriam maiores que as semeadas em novembro, necessitava que elas germinassem anteriormente às de novembro para ser verdadeira. Uma vez que muitas espécies atrasaram a germinação quando dispersas em setembro, a hipótese não foi totalmente verdadeira. Assim, as quatro espécies que tiveram maior atraso na germinação não tiveram efeito da época de dispersão na massa de raiz principal, enquanto que das quatro com maior velocidade de germinação, três tiveram maior massa de raiz principal quando dispersas em setembro. A razão raiz/parte aérea de plantas de cerca de 150 dias foi extremamente variável entre espécies, mas teve valor médio semelhante às plantas de floresta de galeria, já a proporção de biomassa em folhas foi semelhante à de plântulas de cerrado. Aparentemente, plântulas de floresta seca devem armazenar reservas na raiz e/ou no caule para rebrotarem no início da próxima estação chuvosa. Neste estudo não foi possível determinar o melhor habitat e época de dispersão para o sucesso no estabelecimento, uma vez que não houve uma

mortalidade discrepante no sol pleno (exceto para *Cedrela*) e o crescimento na estação chuvosa não afetou a sobrevivência durante a estação seca.

*Efeitos de clareiras, gado e exploração madeireira no desenvolvimento de plântulas de florestas secas do Brasil Central (III)*

Após um ano, a sobrevivência de plântulas foi 55% em I, 58% em E1, 42% em E2 e 77% em E3. *Astronium*, *Cavanillesia* e *Enterolobium* tiveram as maiores porcentagens de mortalidade, exceto em E3. Em E2, seis das sete espécies estudadas tiveram maior mortalidade em clareiras, e em E3, uma espécie teve alta mortalidade em clareiras. A maior mortalidade em clareiras que em sub-bosque foi devido à alta mortalidade durante o fim da época chuvosa. No fragmento I, clareiras e sub-bosque tiveram sobrevivência semelhante. O gado não afetou a sobrevivência de plântulas em nenhum fragmento florestal, independentemente do habitat (clareira ou sub-bosque). Para a maioria das espécies houve maior crescimento nos fragmentos mais perturbados e em clareiras dos fragmentos I e E1. A maior mortalidade em clareiras que em sub-bosque apenas durante o final da estação chuvosa não é surpreendente, uma vez que a floresta perde as folhas durante a estação seca, tornando a cobertura de dossel nos habitats mais semelhante nesta época. Apesar da sobrevivência de espécies de dossel ser maior em clareira que em sub-bosque em florestas tropicais úmidas, neste estudo nenhuma espécie teve maior sobrevivência em clareiras, mesmo que todas as espécies sejam classificadas como intolerantes à sombra. Assim, a luz pode não ser um fator limitante para a sobrevivência no sub-bosque das florestas secas estudadas. As espécies de crescimento rápido (*Astronium*, *Myracrodruon* e *Schinopsis*) cresceram mais em clareiras que em sub-bosque nas florestas menos perturbadas, mas nas florestas mais perturbadas estas espécies tiveram crescimento rápido no sub-bosque. Estas tendências



de crescimento podem ser explicadas pelos maiores níveis de luz e nutrientes no sub-bosque dos fragmentos mais explorados. Plântulas tanto no sub-bosque como nas clareiras de E3 tiveram maior crescimento que em E2 provavelmente porque E3 teve maiores níveis de nutrientes. Os maiores níveis de nutrientes em E3 podem ser reflexo do incêndio ocorrido 7,5 anos antes do estudo. O fato deste estudo não detectar efeito do gado na sobrevivência de plântulas é provavelmente devido às baixas densidades de gado nestes fragmentos (0,5 cabeça/ha). A sobrevivência e o crescimento de plântulas (plantadas após quatro meses de crescimento em viveiro) não parece representar um gargalo para a regeneração da floresta, uma vez que 57% das plântulas sobreviveram após um ano de plantio e a taxa de crescimento relativo foi em média 39%, indicando um alto potencial para crescer e sobreviver em florestas exploradas. Porém, áreas abertas geradas pela exploração madeireira ou pela abertura de pastagens podem promover alta mortalidade de plântulas, que poderia ser evitada ao se permitir sombreamento parcial por outras plantas e plantando-se espécies-alvo sob a copa de árvores remanescentes. Pesquisas anteriores sugerem que a germinação e o estabelecimento inicial representam barreiras mais significantes para a regeneração destas florestas. O fato de plântulas de espécies intolerantes à sombra não terem maior sobrevivência, e em alguns casos terem menor sobrevivência em clareiras, corrobora a hipótese de que clareiras não são fortes promotores de diferenciação de nicho em florestas tropicais secas. *Myracrodruon* e *Schinopsis* são recomendadas para a restauração de florestas secas, uma vez que tiveram alta sobrevivência e crescimento em fragmentos com diferentes níveis de perturbação.

*Regeneração de florestas tropicais secas por rebrota de raiz no Brasil Central*

(IV)

Nos 0,33 ha amostrados na pastagem de 25 anos, foram amostrados 1.261 indivíduos ( $42 \pm 15$  ind./100 m<sup>2</sup>, média  $\pm$  DP), de 39 espécies ( $11,8 \pm 2,5$  espécies/100 m<sup>2</sup>). Na capoeira, área em que não houve plantio de pasto, apenas desmatamento e gradagem, foram encontrados 5.473 indivíduos nos 0,33 ha amostrados ( $182 \pm 41$  ind./100 m<sup>2</sup>), distribuídos em 40 espécies ( $17,6 \pm 2,3$  espécies/100 m<sup>2</sup>). Na pastagem de 10 anos, foram encontrados 423 indivíduos nos 0,33 ha amostrados ( $14 \pm 6$  ind./100 m<sup>2</sup>), distribuídos em 30 espécies ( $6,5 \pm 2,2$  espécies/100 m<sup>2</sup>). A riqueza encontrada nas áreas gradeadas é similar à encontrada na floresta adjacente, onde foram amostradas 51 espécies (em 1.444 indivíduos amostrados). A pastagem de 10 anos, com o menor número de espécies, teve 59% da riqueza de adultos do fragmento e a capoeira teve 80% da riqueza. Os índices de similaridade (Sørensen) entre as áreas gradeadas e o fragmento foram altos, sempre maiores que 0,64. Das espécies amostradas no fragmento, mas não nas pastagens, destacam-se as raras, como *Albizia cf. niopoides* (Spruce ex. Benth.) Burkart. e *Amburana cearensis* (Fr. Allem.) A. C. Smith. e espécies de madeira leve, como *Cavanillesia arborea*, *Chorisia pubiflora* (St. Hil.) Dawson.. *Pseudobombax tomentosum* (Mart. & Zucc.) A. Robyns e *Spondias mombin* L. também têm madeira leve e foram amostradas apenas no fragmento e na capoeira, que não foi plantada e sofreu menos intervenção que as pastagens. Espécies amostradas em pelo menos uma área gradeada, mas não no fragmento florestal, ocorreram em baixas densidades. Não houve relação entre distância da borda do fragmento florestal e a riqueza de espécies ( $r = 0,05$ ;  $p = 0,79$ ) ou a densidade de indivíduos ( $r = 0,22$ ;  $p = 0,25$ ). Isto indica que as rebrotas são oriundas, em sua maioria, de raízes de árvores da floresta original, que já ocorriam na área antes do corte raso, e não de plantas que chegaram à área via sementes há poucos anos e foram decepadas pela primeira vez na última gradagem. Além disso, em uma parcela de 100 m<sup>2</sup>, pode ocorrer mais de 20

indivíduos de uma mesma espécie, como em *Aspidosperma subincanum*, *Eugenia* sp. e *Machaerium scleroxylum*, que não formam banco de sementes e, portanto, seria improvável que tivessem dispersado da floresta que está a 500 m. Embora não se pretenda aqui fazer uma comparação entre as áreas gradeadas, porque características intrínsecas de cada área não permitem generalizações confiáveis, é importante observar que a capoeira teve uma densidade quatro vezes maior que a pastagem de 25 anos e mais que dez vezes a da pastagem de 10 anos, o que provavelmente se deve ao pouco manejo que essa área sofreu. Porém, a pastagem de 10 anos foi amostrada apenas 20 dias depois da gradagem e mais indivíduos poderiam rebrotar caso o levantamento fosse realizado posteriormente. Espécies com baixa densidade no fragmento florestal podem não ter sido amostradas nas áreas gradeadas porque o esforço amostral para incluí-las no levantamento teria que ser maior, assim como espécies amostradas nas áreas gradeadas, que não foram amostradas no fragmento. Algumas espécies ocorreram em alta densidade no fragmento, mas em baixa densidade e frequência em uma ou mais áreas gradeadas. Dentre estas espécies, destacam-se as que (1) ocorreram na pastagem adjacente ao fragmento e, portanto, devem ser associadas a uma característica ambiental espacialmente agregada e (2) aquelas de madeira leve, que podem perder mais rapidamente a capacidade de rebrota ou mesmo não apresentarem esta capacidade por serem decompostas. A diferenciação na capacidade de rebrota entre formas de vida ou estágio sucessional das espécies de uma comunidade é uma questão aberta e de fundamental importância, por exemplo, para o investimento em reposição de espécies que não têm esta capacidade. A rebrota para a vegetação estudada parece ter um papel muito mais importante que em outras florestas tropicais já estudadas, visto que mesmo a idade das pastagens e o manejo a que foram submetidas não foram suficientes para

reduzir significativamente a riqueza de espécies de árvores em relação à floresta adjacente.

### **CONSIDERAÇÕES, CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES**

Florestas tropicais secas foram quase completamente dizimadas em toda sua área de ocorrência. No vale do rio Paranã, um dos principais enclaves desta fitofisionomia no Brasil Central, esta realidade não é diferente, restam fragmentos de floresta geralmente impactados pela exploração madeireira e pelo pastoreio do gado. Então, qualquer plano de conservação para esta fitofisionomia, seja em Unidades de Conservação, em Áreas de Preservação Permanente, em Reservas Legais ou em Reservas Particulares, deve ter a restauração ou a facilitação da regeneração natural como prioridade.

A restauração florestal praticada no Brasil é comumente de alto custo, envolvendo preparo do solo, produção e plantio de mudas e manutenção das áreas plantadas. Faz-se necessário o desenvolvimento de técnicas e práticas de baixo custo para que se promova a restauração em áreas maiores. O desenvolvimento destas técnicas e práticas tem que ser baseado nas características particulares desta fitofisionomia, ao invés de seguir as estratégias desenvolvidas para florestas úmidas.

A alta proporção de espécies com sementes pequenas e dispersas pelo vento, a alta capacidade de rebrota após injúria e a estrutura e a riqueza da comunidade relativamente simples conferem um alto potencial de regeneração de florestas secas em áreas perturbadas.

Porém, existem fatores limitantes também próprios de florestas secas. A irregularidade das primeiras chuvas pode reduzir a germinação e reduzir a sobrevivência

de plântulas recém germinadas de algumas espécies de árvores com pouca dormência. Para estas espécies, o armazenamento e plantio quando as chuvas são constantes pode aumentar o sucesso do estabelecimento.

O sombreamento pode reduzir os efeitos da dessecação, embora reduza também o crescimento de plântulas. O sombreamento no sub-bosque não é tão limitante à sobrevivência porque o dossel é mais aberto que em florestas úmidas. De fato, algum sombreamento propicia a melhor regeneração de árvores de dossel, sendo indicado que se permita alguma cobertura de plantas em plantios de sementes e mudas.

Pesquisas futuras deveriam focar no desenvolvimento e teste de métodos de propagação vegetativa e diferentes coberturas de dossel e épocas de plantio em campo para aumentar a probabilidade de germinação e estabelecimento de plântulas. A grande variabilidade entre florestas secas não permite a generalização dos resultados encontrados nesta tese para as demais florestas secas. A variação em deciduidade, biomassa e outros parâmetros estruturais, assim como aspectos abióticos, como fertilidade do solo, precipitação total, duração e rigorosidade da estação seca e suas interações com temperatura, devem ser consideradas no desenvolvimento de práticas de restauração em outras regiões.

## LITERATURA CITADA

- ANA. 2005. Sistema de Informações Hidrológicas (HidroWeb), Agência Nacional de Águas. <http://hidroweb.ana.gov.br>.
- Bullock, S. H., H. A. Mooney, e E. Medina. 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, New York.
- Gerhardt, K. 1996. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management* 82: 33-48.
- Hardwick, K., J. Healey, S. Elliott, N. Garwood, e V. Anusarnusunthorn. 1997. Understanding and assisting natural regeneration process in degraded seasonal evergreen forests in northern Thailand. *Forest Ecology and Management* 99: 203-214.
- Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- IBGE. 1995. Zoneamento geoambiental e agroecológico do estado de Goiás: região nordeste. Série Estudos e Pesquisas em Geociências. Rio de Janeiro: IBGE / Divisão de Geociências do Centro-Oeste.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystem. Pages 130-137 in E. O. Wilson, editor. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, DC.
- Khurana, E., e J. S. Singh. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28: 39-52.
- McLaren, K. P., e M. A. McDonald. 2003a. Seedling dynamics after different intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. *Journal of Tropical Ecology* 19: 567-578.
- McLaren, K. P., e M. A. McDonald. 2003b. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* 183: 61-75.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28: 581-589.
- Menaut, J. C., M. Lepage e L. Abbadie. 1995. Savannas, woodlands and dry forests in Africa. Pages 64-92 in S. H. Bullock, H. A. Mooney e E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Mooney, H. A., S. H. Bullock, e E. Medina. 1995. Introduction. Pages 1-8 in S. H. Bullock, H. A. Mooney e E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.

- Murphy, P. G., e A. E. Lugo. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Murphy, P. G., e A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and Caribbean islands. Pages 9-34 in S. H. Bullock, H. A. Mooney e E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Pennington, R. T., D. E. Prado, e C. A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- Pennington, R. T., Lewis, G. P. e Ratter, J. A. 2006a. Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation. Systematics Association Special Volume no. 69. Taylor & Francis Group. Florida.
- Pennington, R. T., G. P. Lewis e J. A. Ratter. 2006b. An Overview of the Plant Diversity, Biogeography and Conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. Pages 1-29 in R. T. Pennington, G. P. Lewis, e J. A. Ratter, editors. *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. Systematics Association Special Volume no. 69. Taylor & Francis Group. Florida.
- Sampaio, E. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. Pages 35-63 in S. H. Bullock, H. A. Mooney e E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Sanchez-Azofeifa, G. A., M. Kalacska, M. Quesada, J. C. Calvo-Alvarado, J. M. Nassar, e J. P. Rodríguez. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* 19: 285-286.
- Scariot, A., e A. C. Sevilha. 2000. Diversidade, Estrutura e manejo de florestas decíduais e as estratégias para a conservação. Pages 183-188 in T. B. Cavalcanti, e B. M. T. Walter, editors. *Tópicos atuais em botânica: palestras convidadas do 51º Congresso Nacional de Botânica*. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília.
- Scariot, A., e Sevilha, A.C. 2005. Biodiversidade, estrutura e conservação de florestas estacionais decíduais no Cerrado. Pages 121-139 in A. Scariot, J.C.Sousa-Silva, & J. M. Felfili, editors. *Ecologia, biodiversidade e conservação do Cerrado*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Vieira, D.L.M. & A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.

**I**



## **Anexo 1**

### **Princípios de regeneração natural de florestas secas para a restauração**

Artigo publicado: VIEIRA, D.L.M. & A. SCARIOT. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.

## RESUMO

Florestas tropicais secas são o ecossistema tropical terrestre mais ameaçado. Entretanto, existem poucos estudos abordando sua regeneração natural, que são necessários para a restauração. Fizemos uma revisão da ecologia da regeneração de florestas tropicais secas como uma ferramenta para restaurar áreas perturbadas. Florestas secas são caracterizadas por um número relativamente alto de espécies de árvores com sementes pequenas, secas e anemocóricas. Em escala local, sementes dispersas pelo vento são mais aptas a colonizar áreas degradadas que sementes dispersas por vertebrados. Sementes pequenas e com baixo conteúdo de água são menos susceptíveis à dessecação, que é um importante obstáculo para o estabelecimento de árvores em áreas abertas. As sementes de florestas secas estão geralmente disponíveis no solo no início da estação chuvosa para maximizar o tempo de crescimento. Entretanto, a precipitação altamente variável e veranicos frequentes são importantes fontes de mortalidade para sementes e plântulas. Assim, coletar sementes no fim da estação seca e plantá-las quando o solo tem suficiente umidade pode aumentar o estabelecimento de plântulas e reduzir o tempo em que as sementes estão expostas aos predadores. Germinação e estabelecimento inicial no campo são favorecidos em áreas sombreadas, que têm um ambiente mais ameno e um solo mais úmido que áreas abertas em períodos de baixa precipitação. Entretanto, o crescimento de plântulas estabelecidas é favorecido em áreas abertas. Portanto, podar a vegetação ao redor de plântulas estabelecidas pode ser uma boa opção de manejo para aumentar o crescimento e a sobrevivência. Embora florestas secas tenham espécies resistentes ao fogo ou até que se beneficiam dele, incêndios frequentes simplificam a composição de espécies. A capacidade de rebrota é um reconhecido mecanismo de regeneração em florestas secas e deve ser considerado para a restauração. A abordagem para restaurar florestas secas deve ser planejada para este ecossistema em particular, ao invés de simplesmente seguir aquelas desenvolvidas para florestas úmidas.

---

# Principles of Natural Regeneration of Tropical Dry Forests for Restoration

Daniel L. M. Vieira<sup>1,2,3</sup> and Aldcir Scariot<sup>2,4</sup>

## Abstract

**Tropical dry forests are the most threatened tropical terrestrial ecosystem. However, few studies have been conducted on the natural regeneration necessary to restore these forests. We reviewed the ecology of regeneration of tropical dry forests as a tool to restore disturbed lands. Dry forests are characterized by a relatively high number of tree species with small, dry, wind-dispersed seeds. Over small scales, wind-dispersed seeds are better able to colonize degraded areas than vertebrate-dispersed plants. Small seeds and those with low water content are less susceptible to desiccation, which is a major barrier for establishment in open areas. Seeds are available in the soil in the early rainy season to maximize the time to grow. However, highly variable precipitation and frequent dry spells are important sources of mortality in seeds and seedlings. Collecting seeds at the end of the dry season and planting them when soil has sufficient moisture may increase seedling establishment and reduce the time they**

**are exposed to seed predators. Germination and early establishment in the field are favored in shaded sites, which have milder environment and moister soil than open sites during low rainfall periods. Growth of established seedlings, however, is favored in open areas. Therefore, clipping plants around established seedlings may be a good management option to improve growth and survival. Although dry forests have species either resistant to fire or that benefit from it, frequent fires simplify community species composition. Resprouting ability is a noticeable mechanism of regeneration in dry forests and must be considered for restoration. The approach to dry-forest restoration should be tailored to this ecosystem instead of merely following approaches developed for moister forests.**

**Key words:** assisting natural regeneration, coppice, seasonal forests, sprouting, tropical deciduous forests, tropical semideciduous forests.

---

## Introduction

There are three reasons to review the ecology of natural regeneration in seasonally dry tropical forests (SDTFs). First, SDTFs, which originally represented 42% of the tropical vegetation worldwide (Murphy & Lugo 1995), are the most threatened tropical terrestrial ecosystem, due to the conversion of these areas into agricultural land (Janzen 1988; Mooney et al. 1995; Khurana & Singh 2001; Sanchez-Azofeifa et al. 2005). Thus, scientific knowledge, specifically regarding regeneration pathways, is crucial to the restoration of these forests. Second, there have been insufficient studies of SDTFs to date (Mooney et al. 1995; Khurana & Singh 2001; Sanchez-Azofeifa et al. 2005). We found four to five times more studies on the natural regeneration of tropical rainforests than on the natural regeneration of dry forests, and only 3% of the literature on tropical forest restoration focuses on dry forests (Meli 2003). Third, SDTFs have particular natural regeneration

attributes that need to be clarified. Although these regeneration characteristics can be limiting in certain situations, they can also be used to assist in the recovery of these forests. If these characteristics are not well understood, we risk using inappropriate strategies based on studies from moister tropical forests, where most of the studies on forest recovery are being developed (Meli 2003; but see Janzen 2002). For instance, treefall gaps, which are focal regeneration sites in moister tropical forests, can decrease the seedling survival in SDTFs even for light-demanding trees because of the extreme temperatures and low humidity (Gerhardt 1996a; McLaren & McDonald 2003a, 2003b). Resprouting after injury, on the other hand, is a widespread occurrence in SDTFs (Ewel 1980; Kammeheidt 1999; Kennard et al. 2002), which may be useful for restoration but has been poorly studied in tropical forests.

Several aspects of the ecology of SDTFs have been reviewed previously. A comprehensive review of SDTFs can be found in the book *Seasonally Dry Tropical Forests* (Bullock et al. 1995); distribution patterns and ecological characteristics are discussed by Murphy and Lugo (1986); and seed and seedling ecology in SDTF species are extensively reviewed by Khurana and Singh (2001). The aim of our study is to review the ecology of natural regeneration of SDTFs, focusing on how the available information can be used to facilitate the recovery of these forests in

---

<sup>1</sup> Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Caixa Postal 04457, 70919-970, Brasília, DF, Brazil.

<sup>2</sup> Laboratório de Ecologia e Conservação, Embrapa—Recursos Genéticos e Biotecnologia, Caixa Postal 02372, 70770-900, Brasília, DF, Brazil.

<sup>3</sup> Address correspondence to D. L. M. Vieira, e-mail [dvieira@cenargen.embrapa.br](mailto:dvieira@cenargen.embrapa.br)

<sup>4</sup> United Nations Development Programme, SCN quadra 2, bloco A, Ed. Corporate Financial Center, 7º andar, CEP 70712-901 Brasília, DF, Brazil.

disturbed areas. Throughout this article, we compare dry forests to well-studied tropical moist or wet forests. Instead of exhaustively reviewing life histories and ecological processes, we focus on the traits of SDTF most relevant for restoration.

### Description of Seasonally Tropical Dry Forests

SDTFs occur in tropical regions with several months of severe or absolute drought (Mooney et al. 1995). Tropical and subtropical dry forests (*sensu* Holdridge 1967; used by Murphy & Lugo 1986) occur in frost-free areas where the mean annual biotemperature is above 17°C, annual mean precipitation ranges from 250 to 2,000 mm, and potential evaporation is greater than precipitation for a significant part of the year. They encompass everything from tall, semideciduous forests to scrubland vegetation dominated by cactus (Menaut et al. 1995; Murphy & Lugo 1995; Sampaio 1995) and have been referred to by many different names in the literature (Murphy & Lugo 1995). These forests are frequently connected to savannas because they occur under the same climatic conditions, although dry forests are often found in soils of higher fertility (Mooney et al. 1995; Pennington et al. 2000). Hence, generalizations about SDTFs are rare (Murphy & Lugo 1986). Instead, they are most frequently included in broad discussions of tropical forests or savannas.

Tropical dry forests have 30–90 tree species (based on surveys of 1–3 ha), 10–40 m of canopy height, and 17–40 m<sup>2</sup>/ha of basal area (which represents 50% of wet forests), although there is a great variation among sites (Murphy & Lugo 1986). Tropical dry forests have 50–75% of the net primary productivity of wet forests, because, even though both forests grow similarly in the wet season, dry forests decrease in growth or even stop growing during the dry season (Ewel 1980; Murphy & Lugo 1986). Although SDTFs grow slower than wet forests, they can recover their relatively simple mature structure after disturbance more rapidly than wet forests, which have a more complex structure (Ewel 1980; Murphy & Lugo 1986; Kennard 2002).

### Phenology

The timing of seed dispersal is very predictable for SDTFs. Fleshy-fruit maturation is concentrated in the rainy season and wind-dispersed and gravity-dispersed fruits mature mostly in the dry season (Janzen 1967; Singh & Singh 1992; Bullock 1995; Justiniano & Fredericksen 2000; Griz & Machado 2001). Although the dispersal of animal-dispersed species occurs during the rainy season, most of these seeds remain dormant until the beginning of the next rainy season in seasonal forests (Frankie et al. 1974; Garwood 1983). Thus, there has been selection for early rainy season germination in seasonal forests (Garwood 1983; Marod et al. 2002) because it maximizes the length of the first rainy season for the seedling, potentially

increasing growth and the probability of survival (see Garwood 1983 for a full discussion). However, highly variable precipitation and frequent dry spells are the major traits in SDTF regions (Blain & Kellman 1991; Murphy & Lugo 1995; Sampaio 1995). The arrival of consistent rainfall is unpredictable, and at the beginning of the rainy season there may be dry spells that last for as long as 2 weeks (see Blain & Kellman 1991). Delays in the first rains and dry spells are strong sources of mortality by desiccation in seeds and recently germinated seedlings in SDTFs (Ray & Brown 1995; Vieira 2002; McLaren & McDonald 2003b; but see Blain & Kellman 1991).

Collecting seeds at the end of the dry season and planting them when the soil has sufficient moisture in the rainy season may increase seedling establishment. These same guidelines must be considered when planting nursery-grown seedlings. Some studies simulated the absence of dry spells in dry forests by supplementing water to seeds and seedlings (Blain & Kellman 1991; Gerhardt 1996b; McLaren & McDonald 2003b). These studies were conducted including three, one, and four species respectively, and only one study found a positive relationship between water addition and seed germination and seedling survival (McLaren & McDonald 2003b). However, seeding after the beginning of consistent rain during the rainy season is an experiment of applicable value for restoration that still has to be validated. Although this procedure may increase seed germination, seedlings will have less time to grow by the end of the rainy season. This method should be particularly important for restoring open areas, where seed and seedling desiccation are higher (Ray & Brown 1995; Vieira 2002; McLaren & McDonald 2003b). Furthermore, delaying artificial seed dispersal reduces the time that seeds are available to seed predators, which is another significant obstacle to seed germination and consequently to forest recovery (Nepstad et al. 1996; Holl & Lulow 1997). If direct seeding proves successful for SDTF restoration, it would provide a relatively simple method because it demands only a few trips to collect a representative number of species, because seed dispersal is concentrated in the middle and end of the dry season, although understory and fleshy-fruit species disperse mostly in the rainy season. Additionally, most SDTF species produce dormant seeds (Baskin & Baskin 1998), which facilitate seed storage *ex situ*. In contrast, most rainforest species do not have seed dormancy and are viable for only a few days (Baskin & Baskin 1998).

### Seed Types, Seed Dispersal, and Seed Banks

The higher proportion of wind-dispersed species is another feature that differentiates dry forests from moister forests (Gentry 1995). Within SDTFs, wind dispersal is found in 63% of canopy tree species in Bolivia (Justiniano & Fredericksen 2000), 45% of tree species in Central Brazil (Figueiredo 2002), 33% of species in northeast Brazil (Griz & Machado 2001), and 30% of tree species in Costa

Rica (Frankie et al. 1974). In contrast, the tree assemblage in tropical wet and moist forests is dominated by vertebrate-dispersed species, and wind dispersal occurs in only 0–16% of tree species (Frankie et al. 1974; Howe & Smallwood 1982; Morellato et al. 2000). Dry fruits with small, low-water content seeds are often associated with wind dispersal and thereby are also characteristics of SDTF species (Bullock 1995; Griz & Machado 2001; Figueiredo 2002).

Small, wind-dispersed seeds, in contrast with animal-dispersed seeds, are not strongly affected by fragmentation or hunting (Gillespie 1999; Janzen 2002). Wind-dispersed seeds arrive in higher density than vertebrate-dispersed seeds up to a few hundred meters from the source of propagules (Willson & Crome 1989; Zimmerman et al. 2000; Cubiña & Aide 2001). For instance, anemochoric seeds are 47 times more frequent than animal-dispersed seeds (3 vs. 141 seeds  $m^{-2} year^{-1}$ ) in open pastures up to 250 m from the adjacent forest (Holl 1999). Thus, the lack of seed arrival in open areas, a major limitation for forest regeneration, is overcome at some level by wind-dispersed seeds. This high capacity of colonization has contributed to an over-representation of wind-dispersed species in some tropical pastures (Posada et al. 2000) and in some tropical and subtropical secondary forests (Finegan & Delgado 2000; Marcano-Vega et al. 2002). On the other hand, trees or shrubs present in abandoned agricultural areas provide perches for birds and bats, increasing the number of vertebrate-dispersed seeds up to one hundred times relative to open areas (Willson & Crome 1989; da Silva et al. 1996; Nepstad et al. 1996; Slocum & Horvitz 2000). In addition, some species successfully colonize pastures by cattle or horse dispersal (Janzen 1981; Aide et al. 2000), whereas others do not colonize areas even after decades of secondary succession due to extinction or population reduction of seed dispersers (Aide et al. 2000; Marcano-Vega et al. 2002).

Small and low-water content seeds are less susceptible to desiccation in open areas, which is another major barrier for the survival of fleshy-fruit seeds, which generally have high water content, soft seed coats, and have low germination percentages in abandoned pastures (Holl 1999; Vieira 2002).

Although SDTFs have a high proportion of dry, wind-dispersed fruits compared to moister tropical forests, they still have many fleshy-fruited species (Gentry 1995; Justiniano & Fredericksen 2000; Griz & Machado 2001). Also, SDTFs have some large-seeded species, wind or animal dispersed (Figueiredo 2002), which generally have more limited dispersal (Westoby et al. 1996; Eriksson & Jakobsson 1999; Henery & Westoby 2001; Westoby et al. 2002). For these species, the obstacles to conservation and restoration known in rainforests remain important. However, even forest recovery based on a small pool of wind-dispersed species will likely facilitate colonization by other species (Toh et al. 1999; Otsamo 2000; Engel & Parrotta 2001; Feyera et al. 2002; Fensham & Butler 2004; but see

Parrotta 1995 and Kanowski et al. 2003, 2005 for a detailed analysis on the variability of the efficiency of nurse tree species on catalyzing forest regeneration).

Few species have seed banks in tropical forests in general (Garwood 1989; Skoglund 1992; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993) and in SDTFs in particular (Skoglund 1992; Teketay & Ganstrom 1995; Cabin et al. 2002). Hence, autochthonous seed banks will rarely contribute to the regeneration of deforested tropical dry forest areas (Teketay & Ganstrom 1995; Cabin et al. 2002; Janzen 2002). However, there is a high seed availability in the soil at the end of the dry season (see section on Phenology). Therefore, collecting this transient seed bank (i.e., litter and soil) from forested areas at the end of the dry season and disposing it onto degraded areas seems to be a promising strategy for dry forest restoration (Sampaio & Scariot, unpublished data).

### Seed Predation

For many tropical tree species, most of the seeds are preyed upon after dispersal (e.g., Osunkoya 1994; Asquith et al. 1997; Guariguata et al. 2000). Although pertinent literature is scarce, predation seems to prevent germination in SDTFs just as much as in moister forests (Hammond 1995; Vieira 2002). Some patterns on seed predation can be established from tropical moist and wet forest literature. The intensity of seed predation is highly dependent on the seed species (Osunkoya 1994; Holl & Lullow 1997). Medium-sized seeds (0.2–4 g) are generally more susceptible to rodents because they are easier to find than very small seeds and are easier to manipulate than larger seeds (Price & Jenkins 1986; Nepstad et al. 1990; Osunkoya 1994; but see Hammond 1995; Holl & Lullow 1997 for different results). Small seeds are eaten mainly by insects, such as ants (Nepstad et al. 1990; Osunkoya 1994; Nepstad et al. 1996).

Seed predation is also affected by land use (secondary succession, Hammond 1995; logging, Forget et al. 2001; and pasture, Holl & Lullow 1997). Less rodent abundance in pastures may result in less medium-sized seed predation than in forests (Jones et al. 2003; Meiners & LoGiudice 2003). Seed predation by ants, on the other hand, results in higher predation of small seeds in pastures (Nepstad et al. 1990; Nepstad et al. 1996; Duncan & Duncan 2000; Jones et al. 2003). In early successional sites, dense shrub cover and liana tangles provide habitats for rodents and can increase seed predation (Peña-Claros & De Boo 2002).

Available literature only provides sufficient background to roughly predict the amount of seeds lost to predation because predation rates are highly variable among species, sites, and faunal assemblage. Restoration based on direct seeding could use this information by selecting seed types less susceptible to predation. Highly susceptible seeds can be buried or planted as seedlings or stem cuttings, rather than being disposed on the soil surface. In direct seeding experiments in a dry forest in Thailand, buried seeds

were less predated by ants and suffered less desiccation than unburied seeds (Woods & Elliott 2004). Also, if seed predators (mostly rodents) can be satiated by large seed quantities (Donaldson 1993; Forget et al. 1999; Curran & Leighton 2000; Chauvet et al. 2004; Xiao et al. 2005), it may be possible to artificially satiate them using alternate (nongerminable) food sources such as peanuts together with direct seeding, to minimize their impact.

### Seed Germination and Seedling Establishment

Seed germination and early seedling establishment are highly limited by water in dry tropical forests (Lieberman & Li 1992; Marod et al. 2002; McLaren & McDonald 2003a, 2003b). Shaded sites become safe sites because the shade counteracts the water limitation in low rainfall periods and reduces seed and seedling desiccation (Lieberman & Li 1992; Ray & Brown 1995; McLaren & McDonald 2003b). Although many SDTF tree species need large canopy gaps to regenerate (Pinard et al. 1999; Dickinson et al. 2000), seed germination and early seedling establishment are constrained in open areas, even for light demanding species (Vieira et al., unpublished data; Gerhardt 1994; Ray & Brown 1995; McLaren & McDonald 2003b; Woods & Elliot 2004). Grass cover in abandoned pastures enhanced the percentage of germination for six of the nine species that showed some germination in an SDTF of Central Brazil (Guarino 2004). Similarly, a study in dry forests of Jamaica found that the proportion of seeds that germinated in partially shaded (37% full light) or heavily shaded (6% full light) plots was double than that in open plots (86% full light) (McLaren & McDonald 2003b). In the same experiment, seedling survival was enhanced three to four times in the shaded plots. However, the success of early seedling establishment decreases in extreme shading conditions in SDTFs (Fetene & Feleke 2001; Marod et al. 2004), as happens in moister forests (Augspurger 1984; Osunkoya et al. 1992; Souza & Válio 2001).

Plant cover can also enhance seed germination for species of tropical moister forests in abandoned pastures (Holl 1999), but it is very significant, even essential, for germination and initial seedling establishment in more seasonal environments. In wet regions, moisture is high regardless of the canopy openness, whereas in dry regions light availability and moisture conditions are negatively correlated (Belsky et al. 1993; Callaway & Walker 1997; Holmgren et al. 1997). For instance, in the Amazonian rainforest, seed germination and seedling survival were higher in bare soil than in pasture, secondary, or mature forest for 5 out of 11 species and lower in bare soil than pasture only for one (Camargo et al. 2002). In an Australian rainforest, direct seeding of a pioneer tree species resulted in higher germination, seedling survival, and growth when grass and weeds were eliminated (Sun et al. 1995; Sun & Dickinson 1996). However, interaction between precipitation, soil depth, and dominant species cover determines the facilitative or competitive role of plant cover (Aide &

Cavelier 1994). In harsh habitats, plant cover successfully facilitates recruitment and growth (Belsky et al. 1993; Duncan & Chapman 2003).

Whereas seed germination is higher under plant cover, seedling growth is reduced in these areas when compared to open areas during the rainy season or with supplemental water (Vieira et al., unpublished data; Rincon & Huante 1993; Hammond 1995; Gerhardt 1996a). Seedlings growing in open areas reach the canopy faster and can develop into saplings and adults that will shade undesirable species, such as grasses in abandoned pastures or liana tangles in gaps generated by logging. Different requirements for germination, survival, and growth make management difficult. If germination and early establishment are favored by shade, and established seedlings are favored in open areas, the recommended management would be clipping undesired plants around established seedlings and saplings. Studies conducted in an SDTF in Ghana, for instance, found high tree-seedling density and diversity under pure stands of an aggressive pioneer shrub, and those seedlings had higher growth and survival rates after the shrubs were removed (Honu & Dang 2000, 2002). This management strategy could be applicable to any type of plant cover, such as grasses and forbs in abandoned agricultural areas and lianas in felling gaps. Weeding around established seedlings is not an expensive management tool when compared to the total costs of common practices used to restore tropical forests, which frequently include seedling production, planting, and weeding (e.g., Parrotta & Knowles 1999), or even the use of tree guards (Lai & Wong 2005) or seedling fences (Holl & Quiros-Nietzen 1999). Herbicide application together with manual weeding, for example, accounted for 20% of all implantation costs in a restoration project based on direct seeding in semideciduous forests of southeast Brazil (Engel & Parrotta 2001). The cost of enriching (i.e., planting seedlings) forest fragments in southeast Brazil comes to U.S. \$1,050.00/ha and of controlling vines (i.e., clipping whole plots) totals U.S. \$94.50/ha (Viana et al. 1997). Liberating commercial tree saplings from competition in felling gaps using manual clipping or herbicides costs U.S. \$1.00–2.30/gap (Pariona et al. 2003).

### Fire Resistance

Fire is not a frequent natural disturbance in SDTFs (Janzen 2002; Eriksson et al. 2003). A high incidence of fire can convert dry forests to savanna-like formations (Rundel & Boonpragob 1995; Menaut et al. 1995; Fensham et al. 2003). Many savanna, woodland, and open forest areas are a consequence of crop cultivation followed by fire in originally seasonally dry forests in Africa (Hopkins 1992; Swaine 1992), Southeast Asia (Blasco 1983), southwest and the seasonal southeastern coastal planes of Papua New Guinea (Gillison 1983), and most likely northern Australia mediated by Aborigines (Gillison 1983). Fire eliminates species that are common in undisturbed environments and favors fire-resistant

dry forest species (Goldammer 1993; Gillespie et al. 2000) and fire-tolerant trees that come from adjacent savannas (Hopkins 1992), both capable of regeneration by vegetative means (Blasco 1983; Goldammer 1993; Fensham et al. 2003; Saha & Howe 2003). Grasses benefit by recurrent fires (D'Antonio & Vitousek 1992; Hopkins 1992) and out-compete tree seedlings (Blasco 1983). Dry forests can naturally regenerate only by preventing fire in abandoned pastures (Janzen 2002) or anthropogenic savanna formations (Hopkins 1992).

These statements are confirmed by a few surveys and experimental studies of natural regeneration. Seed banks decreased by 93% in seed density and 81% in richness one day after a fire at a slash-and-burn site in a tropical deciduous forest in Mexico (Miller 1999). Nearly all (94%) of the viable seeds died after high intensity burn treatments in Bolivian deciduous forests (Kennard et al. 2002). Experimental low-intensity fires over 2 years decreased seedling diversity by 30% in burned plots (Saha & Howe 2003). In Thailand, a single fire event killed all seedlings from two out of six tree seedling species and resulted in variable resprouting of the others (Marod et al. 2004).

However, dry forests experience fires because they are often adjacent to savannas. There is a considerable overlap of species between savannas and dry forests, which grants the SDTF a certain fire resistance because savanna species are adapted to fire (Eriksson et al. 2003). Also, because agriculture, especially pastureland with exotic grasses, is expanding and interacting with SDTFs, fires have increased in frequency over the last centuries (D'Antonio & Vitousek 1992; Khurana & Singh 2001). Some species emerge quickly after fires (Marod et al. 2002) or even require fire to break dormancy (reviewed in Khurana & Singh 2001). Although relative resistance to fire is helpful, because anthropogenic fires are one of the concerns of tropical forest conservation, frequent fire will ultimately simplify community composition to include only species resistant to it. Seedling survival following fire is discussed in the next section.

### Resprouting after Disturbance

Many studies have indicated that seed dispersal, seed predation, seed desiccation, and seedling survival (reviewed in Holl 2002) are strong bottlenecks that prevent tropical forest recovery in abandoned agricultural areas. Resprouting after disturbances, such as slash and burn, is a shortcut for forest recovery because it eliminates the most vulnerable life stages, starting as a vigorous shoot (Miller & Kauffman 1998; Kammesheidt 1999; Bond & Midgley 2001; Kennard et al. 2002). However, species lose resprouting ability after sequential cutting, fire, and intensive tractor use (Uhl et al. 1988; de Rouw 1993; Sampaio et al. 1993; Nepstad et al. 1996). Moreover, some species are weak sprouters or do not sprout at all (Bond & Midgley 2001; Vesk & Westoby 2004).

There is a perception that sprouting ability is more common and more important as a mechanism of regeneration in SDTFs than in rainforests (Ewel 1980; Murphy & Lugo 1986; Russell-Smith 1996; Kennard 2002; McLaren & McDonald 2003c). In a recent attempt to compare resprouting ability across various vegetation types following heavy disturbance (i.e., fires resulting in stem kill), Vesk and Westoby (2004) found a higher percentage of non-sprouters in rainforests (data from one study) than in deciduous plus semideciduous forests (three studies). The reasons for the greater importance of resprouting in SDTFs than in moister forests are not certain. Ewel (1980) argues that seeds have a lower probability of establishment and that trunk bases are less subjected to decay. Another possibility is that SDTF plants are adapted for aboveground mortality or drought (Sampaio et al. 1993; Bond & Midgley 2001).

Some studies have demonstrated the amazing resprouting ability after disturbance of SDTF species (McLaren & McDonald 2003c, in Jamaica; Kennard et al. 2002, in Bolivia; Vieira et al. in press, in Brazil). McLaren and McDonald (2003c) cut stems  $\geq 2$  cm (diameter at breast height [dbh]) at 50 cm in height, and 14 months later they verified coppice shoots in 48 of the 51 sampled species (81% average). In gaps managed by high-intensity fire, 60% of individuals greater than 2.5 m tall after 18 months originated from sprouts, whereas in the control gap, plant removal treatment, and low-intensity burn treatment, sprouting contributed to 90% of all sampled individuals (Kennard et al. 2002). Recently plowed pastures that had been managed for up to 25 years in central Brazil held  $42 \pm 15$  tree stems/100 m<sup>2</sup> (mean  $\pm$  SD) and  $11.8 \pm 2.5$  root sucker species/100 m<sup>2</sup> (total = 39 species in 0.3 ha) (Vieira et al. in press). The richness of root suckers is 20% lower than that of the tree species (stems > 5 cm dbh) in adjacent intact forests (Scariot & Sevilha 2000).

Although these are optimistic results, a multitude of factors influence the percentage of species that sprout and the relative contribution of sprouting to forest recovery, such as intensity, frequency, and type of disturbance. Resprouting ability varies among tree species (Sampaio et al. 1993; Kammesheidt 1999; McLaren & McDonald 2003c), and it is currently impossible to generate models to predict the amount of species and individuals able to resprout (Bond & Midgley 2001; Vesk & Westoby 2004). Most clades have both strong sprouter and nonsprouter species, and this trait is not preserved along phylogenetic lineages (Vesk & Westoby 2004). Vieira et al. (in press) maintain that hardwood species are better sprouters because their roots and stems have slower decay than softwood species. The slow decay rate was also a reason given for greater resprouting in dry forests than in rainforests (Ewel 1980). Species with high root starch concentrations, specifically carbohydrates, and species with high root to shoot ratios are also strong resprouters (Bond & Midgley 2001). There is still much speculation on this topic, but it is essential for

understanding the traits or identities of strong sprouters to be able to (1) use branch cuttings of these species as nurse trees in restoration plans; (2) invest in restoration of weak or nonsprouter species in early successional forests dominated by resprouters; and (3) help understand present and future community composition (Kennard 2002; Saha & Howe 2003).

Considering that sprouting ability is positively related to branch cutting success (Itoh et al. 2002), using branch cuttings to improve SDTF recovery would be recommended (see also Sabogal 1992). The rooting ability of branch cuttings was tested, with relative success, for tropical rainforests in Malaysia (Itoh et al. 2002). Stems of live fence species 200 cm in height are being successfully tested to restore rainforests in Honduras (Zahawi 2005). Root cuttings taken from fallen trees of deforestation areas should also be tested for SDTF restoration because planting them is equivalent to root suckering after plowing (Vieira et al. in press). We also suggest evaluating the use of plowing to restore forests in pastures, which could temporarily eliminate grasses and permit the resprouting of tree roots (Vieira et al. in press).

### Conclusions and Recommendations

This article showed that the procedures for seasonal dry tropical forest restoration have to be tailored to this ecosystem, instead of following a formula developed for moister forests. The high proportion of small seeded, wind-dispersed species, the high ability of sprouting after disturbance, and the relatively simple community diversity and structure all confer a high potential for SDTFs recovery (Table 1). The guidelines proposed here are based on the ecology of natural regeneration and have not been fully tested as tools for management. Each site in each region will have its own set of suitable management strategies. Available budget and other logistic limitations must also be taken into account to select the best tools to restore each forest. Because of economic limitations for the conservation of tropical forests, assisting natural regeneration seems the most reliable option (Hardwick et al. 1997; Honu & Dang 2002).

Future research should focus on developing and testing methods of vegetative propagation for SDTF restoration. Studies testing different types of plant cover on seed germination and early seedling development in the field are

**Table 1.** Natural regeneration characteristics of seasonally dry tropical forests, their contrasts with rainforests and restoration strategies, and/or aspects to consider in restoration planning.

Natural Regeneration Aspects	Dry Forests	Contrast with Rainforests	Restoration Strategies/Aspects to Consider in Restoration Planning
Structure and richness	Height, 10–40 m; basal area, 17–40 m <sup>2</sup> /ha; richness, 30–90 tree species <sup>a</sup>	Twice the height, basal area, and tree species richness (but highly variable) <sup>a</sup>	Relatively quick recovery into structurally mature ecosystem <sup>a-c</sup>
Phenology	Dispersal of dry seeds concentrated at the end of the dry season, fleshy fruits in the wet season, with germination at the beginning of the next rainy season <sup>d-j</sup>	Seed dispersal not strongly seasonal <sup>i,k</sup>	Seeds can be collected and kept until better moisture conditions
Seed types, dispersal, and seed banks	Relatively high proportion of dry fruits and seeds, and wind-dispersed dormant seeds <sup>g-i,l-n</sup>	Mostly fleshy fruits and recalcitrant seeds <sup>i,k,n,o</sup>	Wind-borne seeds disperse easily into adjacent open areas <sup>p-r</sup> Potential for storage of dormant seeds <sup>t</sup> Still have a high proportion of vertebrate-dispersed seeds that need to be considered
Seed predation	Scarce literature. Likely to be dependent on seed type and vegetation structure <sup>s-w</sup>	Supposedly not different from dry forests <sup>x,y</sup>	Bury seeds, select species less susceptible to predation, and plant seedlings or cuttings
Germination and seedling establishment	Plant cover facilitates germination and seedling establishment <sup>z,aa,ab</sup> High seedling growth in open areas. <sup>x,ac,ad</sup>	Wet forests have less water limitation but have high light limitation <sup>ae-ag</sup>	Weeding around established seedlings and saplings
Fire resistance	Fire is not a natural frequent disturbance. Some species regenerate after fire <sup>ah-aj</sup>	Species less resistant to fire <sup>ak</sup>	Protection from fire helps forest succession <sup>am</sup>
Resprouting ability	High proportion of strong resprouter species <sup>b,c,am</sup>	Apparently lower proportion of resprouter species <sup>am</sup>	Consider resprouting in restoration strategies Test the use of cuttings

See text for details and statement limitations.

<sup>a</sup>Murphy & Lugo (1986); <sup>b</sup>Ewel (1980); <sup>c</sup>Kennard (2002); <sup>d</sup>Janzen (1966); <sup>e</sup>Singh & Singh (1992); <sup>f</sup>Bullock (1995); <sup>g</sup>Justiniano & Fredericksen (2000); <sup>h</sup>Griz & Machado (2001); <sup>i</sup>Frankie et al. (1974); <sup>j</sup>Garwood (1983); <sup>k</sup>Morellato et al. (2000); <sup>l</sup>Gentry (1995); <sup>m</sup>Figueiredo (2002); <sup>n</sup>Baskin & Baskin (1998); <sup>o</sup>Howe & Smallwood (1982); <sup>p</sup>Willson & Crome (1989); <sup>q</sup>Zimmerman et al. (2000); <sup>r</sup>Cubiña & Aide (2001); <sup>s</sup>Osunkoya (1994); <sup>t</sup>Holl & Lulow (1997); <sup>u</sup>Jones et al. (2003); <sup>v</sup>Meiners & LoGiudice (2003); <sup>w</sup>Peña-Claros & De Boo (2002); <sup>x</sup>Hammond (1995); <sup>y</sup>Vieira (2002); <sup>z</sup>Ray & Brown (1995); <sup>aa</sup>McLaren & McDonald (2003b); <sup>ab</sup>Woods & Elliot (2004); <sup>ac</sup>Rincon & Huante (1993); <sup>ad</sup>Gerhardt (1996a); <sup>ae</sup>Holmgren et al. (1997); <sup>af</sup>Callaway & Walker (1997); <sup>ag</sup>Camargo et al. (2002); <sup>ah</sup>Hopkins (1992); <sup>ai</sup>Blasco (1983); <sup>aj</sup>Gillison (1983); <sup>ak</sup>Goldammer (1993); <sup>al</sup>Janzen (2002); <sup>am</sup>McLaren & McDonald (2003c); <sup>an</sup>Vesk & Westoby (2004).



necessary to accomplish restoration goals. Most studies are carried out in nursery conditions, testing water supplementation in two or three very contrasting light levels. Most management strategies recommended in this study are applicable only for part of the community; each species should thus be evaluated for the suitability of the proposed management. Species that are not expected to benefit from existing management strategies deserve special attention.

This study is a first attempt to fulfill the demand for research into dry forest restoration (Sanchez-Azofeifa et al. 2005). Before long, we expect that more studies will be available and that future research regarding this highly variable ecosystem will develop. Deciduousness, biomass, and other structural parameters, as well as abiotic aspects such as soil fertility, total precipitation, size and strength of the dry season, and its interactions with temperature, could be used to narrow the scope of a future review, which would generate more definitive and useful recommendations for restoration.

### Acknowledgments

The ideas presented in this study evolved over a period of 4 years of discussing papers at the Laboratório de Ecologia e Conservação (Embrapa-Cenargen, Brasília), coordinated by A. Scariot and A. Sevilha. We are grateful for the useful discussions with A. Sampaio, A. Sevilha, and field assistants. An earlier version was written during a quarter at the University of California, Santa Cruz, when D. Vieira received a fellowship from the Center for Tropical Ecology, Agriculture and Development (<http://cen.tread.ucsc.edu>). K. Holl, G. Gilbert, and their students encouraged and significantly improved the quality of this article at that time. J. Kanowski and two anonymous reviewers fine-tuned the quality of the manuscript and our knowledge of the restoration ecology literature. J. Haring, I. Figueiredo, B. Baker, and Scott helped with English editing. CAPES has provided D. Vieira with a doctorate fellowship.

### LITERATURE CITED

- Aide, T. M., and J. Cavellier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* **2**:219–229.
- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera, and H. Marcano-Vega. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* **8**:328–338.
- Asquith, N. M., S. J. Wright, and M. J. Claus. 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* **78**:941–946.
- Augspurger, C. K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* **72**:777–795.
- Baskin, C. C., and J. M. Baskin. 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego, California.
- Belsky, A. J., S. M. Mwonga, R. G. Amundson, J. M. Duxbury, and A. R. Ali. 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high-rainfall and low-rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology* **30**:143–155.
- Blain, D., and M. Kellman. 1991. The effect of water-supply on tree seed-germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **7**:69–83.
- Blasco, F. 1983. The transition from open forest to savanna in continental Southeast Asia. Pages 167–181 in F. Bourlière, editor. *Tropical savannas*. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands.
- Bond, W. J., and J. J. Midgley. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:45–51.
- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. Pages 277–303 in S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Bullock, S. H., H. A. Mooney, and E. Medina. 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Cabin, R. J., S. G. Weller, D. H. Lorence, S. Cordell, and L. J. Hadway. 2002. Effects of microsite, water, weeding, and direct seeding on the regeneration of native and alien species within a Hawaiian dry forest preserve. *Biological Conservation* **104**:181–190.
- Callaway, R. M., and L. R. Walker. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**:1958–1965.
- Camargo, J. L. C., I. D. K. Ferraz, and A. M. Imakawa. 2002. Rehabilitation of degraded areas of central Amazonia using direct sowing of forest tree seeds. *Restoration Ecology* **10**:636–644.
- Chauvet, S., F. Feer, and P.-M. Forget. 2004. Seed fate of two Sapotaceae species in a Guianan rain forest in the context of escape and satiation hypotheses. *Journal of Tropical Ecology* **20**:1–9.
- Cubiña, A., and T. M. Aide. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* **33**:260–267.
- Curran, L. M., and M. Leighton. 2000. Vertebrate responses to spatiotemporal variation in seed production of mast-fruiting dipterocarpaceae. *Ecological Monographs* **70**:101–128.
- D'Antonio, C. M., and P. M. Vitousek. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**:63–87.
- da Silva, J. M. C., C. Uhl, and G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* **10**:491–503.
- de Rouw, A. 1993. Regeneration by sprouting in slash and burn rice cultivation, Tai Rain Forest, Côte d'Ivoire. *Journal of Tropical Ecology* **9**:387–408.
- Dickinson, M. B., D. F. Whigham, and S. M. Hermann. 2000. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* **134**:137–151.
- Donaldson, J. S. 1993. Mast-seeding in the Cycad genus *Encephalartos*: a test of the predator satiation hypothesis. *Oecologia* **94**:262–271.
- Duncan, R. S., and C. A. Chapman. 2003. Consequences of plantation harvest during tropical forest restoration in Uganda. *Forest Ecology and Management* **173**:235–250.
- Duncan, R. S., and V. E. Duncan. 2000. Forest succession and distance from forest edge in an Afro-tropical grassland. *Biotropica* **32**:33–41.
- Engel, V. L., and J. A. Parrotta. 2001. An evaluation of direct seeding for reforestation of degraded lands in central Sao Paulo state, Brazil. *Forest Ecology and Management* **152**:169–181.

- Eriksson, I., D. Teketay, and A. Granstrom. 2003. Response of plant communities to fire in an *Acacia* woodland and a dry Afromontane forest, southern Ethiopia. *Forest Ecology and Management* **177**: 39–50.
- Eriksson, O., and A. Jakobsson. 1999. Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology* **13**:411–423.
- Ewel, J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica* **12**:2–7.
- Fensham, R. J., and D. W. Butler. 2004. Spatial pattern of dry rainforest colonizing unburnt *Eucalyptus* savanna. *Austral Ecology* **29**: 121–128.
- Fensham, R. J., R. J. Fairfax, D. W. Butler, and D. M. J. S. Bowman. 2003. Effects of fire and drought in a tropical eucalypt savanna colonized by rain forest. *Journal of Biogeography* **30**:1405–1414.
- Fetene, M., and Y. Feleke. 2001. Growth and photosynthesis of seedlings of four tree species from a dry tropical Afromontane forest. *Journal of Tropical Ecology* **17**:269–283.
- Feyera, S., E. Beck, and U. Luttge. 2002. Exotic trees as nurse-trees for the regeneration of natural tropical forests. *Trees—Structure and Function* **16**:245–249.
- Figueiredo, I. B. 2002. Padrões de polinização e dispersão de sementes de espécies arbóreas de floresta estacional decidual, Brasil Central. Bachelor Monograph, UNESP, Instituto de Biociências, Rio Claro, SP, Brazil.
- Finegan, B., and D. Delgado. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored, on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology* **8**: 380–393.
- Forget, P.-M., K. Kitajima, and R. B. Foster. 1999. Pre- and post-dispersal seed predation in *Tachigali versicolor* (Caesalpinaceae): effects of timing of fruiting and variation among trees. *Journal of Tropical Ecology* **15**:61–81.
- Forget, P.-M., J. M. Rankin-De Merona, and C. Julliot. 2001. The effects of forest type, harvesting and stand refinement on early seedling recruitment in a tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* **17**:593–609.
- Frankie, G. W., H. G. Baker, and P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa-Rica. *Journal of Ecology* **62**:881–919.
- Garwood, N. C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* **53**:159–181.
- Garwood, N. C. 1989. Tropical seed banks: a review. Pages 149–208 in M. A. Leck, V. T. Parker, and R. L. Simpson, editors. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, California.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pages 145–194 in S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Gerhardt, K. 1994. Seedling development of four tree species in secondary tropical dry forest in Guanacaste, Costa Rica. *Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 39. Stockholm, Uppsala, Sweden.
- Gerhardt, K. 1996a. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management* **82**:33–48.
- Gerhardt, K. 1996b. Germination and development of sown mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in secondary tropical dry forest habitats in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* **12**:275–289.
- Gillespie, T. W. 1999. Life history characteristics and rarity of woody plants in tropical dry forest fragments of Central America. *Journal of Tropical Ecology* **15**:637–649.
- Gillespie, T. W., A. Grijalva, and C. N. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* **147**:37–47.
- Gillison, A. N. 1983. Tropical savannas of Australia and the Southwest Pacific. Pages 183–243 in F. Bourlière, editor. *Tropical savannas*. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands.
- Goldammer, J. G. 1993. Fire management. Pages 1221–1265 in L. Pancel, editor. *Tropical Forestry Handbook*, Vol. 2. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Griz, L. M. S., and I. C. S. Machado. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the Northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **17**:303–321.
- Guariguata, M. R., J. J. Rosales Adame, and B. Finegan. 2000. Seed removal and fate in two selectively-logged lowland forests with contrasting protection levels. *Conservation Biology* **14**:1046–1054.
- Guarino, E. S. G. 2004. Germinação de sementes e estabelecimento de plântulas de árvores em florestas estacionais decíduas e pastagens abandonadas. Dissertation, Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brazil.
- Hammond, D. S. 1995. Postdispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **11**:295–313.
- Hardwick, K., J. Healey, S. Elliott, N. Garwood, and V. Anusarnsunthorn. 1997. Understanding and assisting natural regeneration processes in degraded seasonal evergreen forests in northern Thailand. *Forest Ecology and Management* **99**:203–214.
- Henery, M. L., and M. Westoby. 2001. Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. *Oikos* **92**:479–490.
- Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* **31**:229–242.
- Holl, K. D. 2002. Tropical moist forest. Pages 539–558 in M. Perrow and A. J. Davy, editors. *Handbook of Ecological Restoration*, Vol. II. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Holl, K. D., and M. E. Lulow. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rain-forest. *Biotropica* **29**:459–468.
- Holl, K. D., and E. Quiros-Nietzen. 1999. The effect of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* **87**:391–395.
- Holmgren, M., M. Scheffer, and M. A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* **78**: 1966–1975.
- Honu, Y. A. K., and Q. L. Dang. 2000. Responses of tree seedlings to the removal of *Chromolaena odorata* Linn. in a degraded forest in China. *Forest Ecology and Management* **137**:7582.
- Honu, Y. A. K., and Q. L. Dang. 2002. Spatial distribution and species composition of tree seeds and seedlings under the canopy of the shrub, *Chromolaena odorata* Linn., in Ghana. *Forest Ecology and Management* **164**:185–196.
- Hopkins, B. 1992. Ecological processes at the forest-savanna boundary. Pages 21–33 in P. A. Furley, J. Proctor, and J. A. Ratter, editors. *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London, United Kingdom.
- Howe, H. F., and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**:201–228.
- Itoh, A., T. Yamakura, M. Kanzaki, T. Ohkubo, P. A. Palmiotto, J. V. LaFrankie, J. J. Kendawang, and H. S. Lee. 2002. Rooting ability of cuttings relates to phylogeny, habitat preference and growth characteristics of tropical rainforest trees. *Forest Ecology and Management* **168**:275–287.
- Janzen D. H. 1966. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* **21**:620–637.
- Janzen D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within dry season in Central America. *Ecology* **21**:620–637.

- Janzen, D. H. 1981. Guanacaste tree seed-swallowing by Costa-Rican range horses. *Ecology* **62**:587–592.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystem. Pages 130–137 in E. O. Wilson, editor. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C.
- Janzen, D. H. 2002. Tropical dry forest: area de conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica. Pages 559–583 in M. Perrow and A. J. Davy, editors. *Handbook of Ecological Restoration*, Vol. II. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Jones, F. A., C. J. Peterson, and B. L. Haines. 2003. Seed predation in neotropical pre-montane pastures: site, distance, and species effects. *Biotropica* **35**:219–225.
- Justiniano, M. J., and T. S. Fredericksen. 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* **32**:276–281.
- Kammesheidt, L. 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* **15**:143–157.
- Kanowski, J., C. P. Catterall, and G. W. Wardell-Johnson. 2005. Consequences of broadscale timber plantations for biodiversity in cleared rainforest landscapes of tropical and subtropical Australia. *Forest Ecology and Management* **208**:359–372.
- Kanowski, J., C. P. Catterall, G. W. Wardell-Johnson, H. Proctor, and T. Reis. 2003. Development of forest structure on cleared rainforest land in eastern Australia under different styles of reforestation. *Forest Ecology and Management* **183**:265–280.
- Kennard, D. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **18**:53–66.
- Kennard, D. K., K. Gould, F. E. Putz, T. S. Fredericksen, and F. Morales. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **162**:197–208.
- Khurana, E., and J. S. Singh. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* **28**:39–52.
- Lai, P. C. C., and B. S. F. Wong. 2005. Effects of tree guards and weed mats on the establishment of native tree seedlings: implications for forest restoration in Hong Kong, China. *Restoration Ecology* **13**:138–143.
- Lieberman, D., and M. G. Li. 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* **3**:375–382.
- Marcano-Vega, H., T. M. Aide, and D. Baez. 2002. Forest regeneration in abandoned coffee plantations and pastures in the Cordillera Central of Puerto Rico. *Plant Ecology* **161**:75–87.
- Marod, D., U. Kutintara, H. Tanaka, and T. Nakashizuka. 2002. The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecology* **161**:41–57.
- Marod, D., U. Kutintara, H. Tanaka, and T. Nakashizuka. 2004. Effects of drought and fire on seedling survival and growth under contrasting light conditions in a seasonal tropical forest. *Journal of Vegetation Science* **15**:691–700.
- McLaren, K. P., and M. A. McDonald. 2003a. Seedling dynamics after different intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. *Journal of Tropical Ecology* **19**:567–578.
- McLaren, K. P., and M. A. McDonald. 2003b. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* **183**:61–75.
- McLaren, K. P., and M. A. McDonald. 2003c. Coppice regrowth in a disturbed tropical dry limestone forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* **180**:99–111.
- Meiners, S. J., and K. LoGiudice. 2003. Temporal consistency in the spatial pattern of seed predation across a forest—old field edge. *Plant Ecology* **168**:45–55.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* **28**:581–589.
- Menaut, J. C., M. Lepage, and L. Abbadie. 1995. Savannas, woodlands and dry forests in Africa. Pages 64–92 in S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Miller, P. M. 1999. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **15**:179–188.
- Miller, P. M., and J. B. Kauffman. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* **30**:538–546.
- Mooney, H. A., S. H. Bullock, and E. Medina. 1995. Introduction. Pages 1–8 in S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Morellato, L. P. C., D. C. Talora, A. Takahasi, C. C. Bencke, E. C. Romera, and V. B. Zipparro. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* **32**:811–823.
- Murphy, P. G., and A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67–88.
- Murphy, P. G., and A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and Caribbean islands. Pages 9–34 in S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira, and J. M. C. Silva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* **76**:25–39.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, and E. A. S. Serrao. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brazil. Pages 215–229 in A. B. Anderson, editor. *Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazon rain forest*. Columbia University Press, New York.
- Osunkoya, O. O. 1994. Postdispersal survivorship of North Queensland rainforest seeds and fruits: effects of forest, habitat and species. *Australian Journal of Ecology* **19**:52–64.
- Osunkoya, O. O., J. E. Ash, M. S. Hopkins, and A. W. Graham. 1992. Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests. *Oecologia* **91**:569–578.
- Otsamo, R. 2000. Early development of three planted indigenous tree species and natural understorey vegetation in artificial gaps in an *Acacia mangium* stand on an *Imperata cylindrica* grassland site in South Kalimantan, Indonesia. *New Forests* **19**:51–68.
- Pariona, W., T. S. Fredericksen, and J. C. Licona. 2003. Natural regeneration and liberation of timber species in logging gaps in two Bolivian tropical forests. *Forest Ecology and Management* **181**:313–322.
- Parrotta, J. A., and O. H. Knowles. 1999. Restoration of tropical moist forest on degraded bauxite mined lands in the Brazilian Amazon. *Restoration Ecology* **7**:103–116.
- Parrotta, J. A. 1995. Influence of overstorey composition on understorey colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *Journal of Vegetation Science* **6**:627–636.
- Peña-Claros, M., and H. De Boo. 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* **18**:261–274.
- Pennington, R. T., D. E. Prado, and C. A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* **27**:261–273.
- Pinard, M. A., F. E. Putz, D. Rumíz, R. Guzmán, and A. Jardim. 1999. Ecological characterization of tree species for guiding forest management decisions in seasonally dry forests in Lomerío, Bolivia. *Forest Ecology and Management* **131**:201–213.
- Posada, J. M., T. M. Aide, and J. Cavellier. 2000. Cattle and weedy shrubs as restoration tools of tropical montane rainforest. *Restoration Ecology* **8**:370–379.
- Price, M. V. and S. H. Jenkins. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. Pages 191–235 in D. R. Murray, editor. *Seed dispersal*. Academic Press, Sydney, Australia.

- Ray, G. J., and B. J. Brown. 1995. Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* **3**:86–94.
- Rincon, E., and P. Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees—Structure and Function* **7**:202–207.
- Rundel, P. W., and K. Boonpragob. 1995. Dry forests ecosystems in Thailand. Pages 93–123 in S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Russell-Smith, J. 1996. Regeneration of monsoon rain forest in northern Australia: the sapling bank. *Journal of Vegetation Science* **7**:889–900.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in Central-America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* **3**: 407–416.
- Saha, S., and H. F. Howe. 2003. Species composition and fire in a dry deciduous forest. *Ecology* **84**:3118–3123.
- Sampaio, E. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. Pages 35–63 in S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Sampaio, E., I. H. Salcedo, and J. B. Kauffman. 1993. Effect of different fire severities on coppicing of caatinga vegetation in Serra Talhada, Pe, Brazil. *Biotropica* **25**:452–460.
- Sanchez-Azofeifa, G. A., M. Kalacska, M. Quesada, J. C. Calvo-Alvarado, J. M. Nassar, and J. P. Rodríguez. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* **19**:285–286.
- Scariot, A., and A. C. Sevilha. 2000. Diversidade, estrutura e manejo de florestas decíduais e as estratégias para a conservação. Pages 183–188 in T. B. Cavalcanti and B. M. T. Walter, editors. *Tópicos atuais em botânica: palestras convidadas do 51º Congresso Nacional de Botânica*. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília.
- Singh, J. S., and V. K. Singh. 1992. Phenology of seasonally dry tropical forest. *Current Science* **63**:684–689.
- Skoglund, J. 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of Vegetation Science* **3**:357–360.
- Slocum, M. G., and C. C. Horvitz. 2000. Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology* **149**:51–62.
- Souza, R. P., and I. F. M. Válio. 2001. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica* **33**:447–457.
- Sun, D., and G. R. Dickinson. 1996. The competition effect of *Brachiaria decumbens* on the early growth of direct-seeded trees of *Alphitonia petriei* in tropical North Australia. *Biotropica* **28**:272–276.
- Sun, D., G. R. Dickinson, and A. L. Bragg. 1995. Direct seeding of *Alphitonia petriei* (Rhamnaceae) for gully revegetation in tropical northern Australia. *Forest Ecology and Management* **73**:249–257.
- Swaine, M. D. 1992. Characteristics of dry forest in West Africa and the influence of fire. *Journal of Vegetation Science* **3**:365–374.
- Teketay, D., and A. Granstrom. 1995. Soil seed banks in dry Afromontane forests of Ethiopia. *Journal of Vegetation Science* **6**:777–786.
- Toh, I., M. Gillespie, and D. Lamb. 1999. The role of isolated trees in facilitating tree seedling recruitment at a degraded sub-tropical rain-forest site. *Restoration Ecology* **7**:288–297.
- Uhl, C., R. Buschbacher, and E. A. S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* **76**:663–681.
- Vázquez-Yanes, C., and A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:69–87.
- Vesk, P. A., and M. Westoby. 2004. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology* **92**:310–320.
- Viana, V. M., A. A. J. Tabanez, and J. L. F. Batista. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. Pages 351–355 in W. F. Laurance and R. O. J. Bierregard, editors. *Tropical forest remnants*. The University of Chicago Press.
- Vieira, D. L. M. 2002. Efeitos da exploração madeireira na estrutura e regeneração de populações de árvores de floresta estacional decidual. Dissertation, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil.
- Vieira, D. L., M., A. Scariot, A. B. Sampaio, and K. D. Holl. In press. Tropical dry-forest regeneration from root suckers in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. **177**:249–257.
- Xiao, Z. S., Z. B. Zhang, and Y. S. Wang. 2005. The effects of seed abundance on seed predation and dispersal by rodents in *Castanopsis fargesii* (Fagaceae). *Plant Ecology* **177**:249–257.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk, and I. J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**:125–159.
- Westoby, M., M. Leishman, and J. Lord. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **351**:1309–1317.
- Willson, M. F., and F. H. J. Crome. 1989. Patterns of seed rain at the edge of a tropical Queensland rain-forest. *Journal of Tropical Ecology* **5**:301–308.
- Woods, K., and S. Elliott. 2004. Direct seeding for forest restoration on abandoned agricultural land in northern Thailand. *Journal of Tropical Forest Science* **16**:248–259.
- Zahawi, R. A. 2005. Establishment and growth of living fence species: an overlooked tool for the restoration of degraded areas in the tropics. *Restoration Ecology* **13**:92–102.
- Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella, and T. M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* **8**:350–360.

**II**

## **Anexo 2**

**Dispersão no fim da época seca limita o estabelecimento de plântulas  
de árvores de florestas secas?**

## RESUMO

Nós testamos as hipóteses: (i) sementes de florestas secas têm alta mortalidade por dessecação pré-germinação e pós-germinação devido ao tempo entre a dispersão e a germinação e à irregularidade das chuvas no início do período chuvoso; (ii) o tamanho das plântulas geradas de sementes dispersas na época seca e que sobrevivem aos veranicos são maiores ao final da estação chuvosa, porque têm mais tempo disponível para crescimento, que as dispersas na estação chuvosa. Nós investigamos a possível compensação (trade-off) entre muitas plântulas pequenas (dispersão natural) × poucas plântulas grandes (dispersão atrasada) na sobrevivência durante a estação seca. Para testar estas hipóteses semeamos em casa de vegetação oito espécies de árvores, simulando a época natural de dispersão e quando as chuvas estariam mais constantes. Uma vez que o sombreamento pode atenuar os efeitos da dessecação, aplicamos três níveis de sombreamento na casa de vegetação: sol pleno, sombreamento parcial e sombreamento intenso (10%, 40% e 72% de Densidade de Fluxo de Fótons, sol pleno, sombreamento parcial, sombreamento intenso, respectivamente). A precipitação diária foi simulada à de um ano mediano (1.118 mm) na região de ocorrência das florestas secas do Brasil Central. Após o término do período chuvoso, parte das plântulas foi removida para obtenção de massa seca e parte foi mantida para acompanhamento da sobrevivência durante a estação seca. Houve um gradiente de temperatura máxima, umidade relativa mínima e umidade do solo do sol pleno para o sombreamento intenso. Em sol pleno, três espécies tiveram maior sobrevivência ao final da estação chuvosa na dispersão atrasada e uma teve menor sobrevivência. Em sombreamento parcial, três tiveram maior sobrevivência e três tiveram menor sobrevivência. Em sombreamento intenso, duas tiveram maior sobrevivência e quatro tiveram menor sobrevivência. A menor germinação esperada de sementes dispersas na época natural e em sol pleno não foi evidente porque as espécies apresentaram certa dormência. A dispersão atrasada foi vantajosa para o estabelecimento inicial de plântulas de germinação mais rápida, mas irrelevante ou até mesmo prejudicial para outras, uma vez que nesta época aumenta a presença de patógenos que podem atacar a semente logo após a embebição da semente. Outro motivo para as sementes dispersas com atraso não terem sucesso significativo na produção de plântulas é que o clima externo da casa de vegetação foi certamente mais ameno que na região de ocorrência das florestas, reduzindo o potencial de mortalidade por dessecação. Nas quatro espécies que tiveram maior dormência, a época de dispersão não afetou a massa de raiz principal, enquanto que três das quatro com maior velocidade de germinação tiveram maior massa de raiz principal quando dispersas em setembro. O crescimento na estação chuvosa não afetou a sobrevivência durante a subsequente estação seca. Não foi possível determinar o melhor habitat e época de dispersão para o sucesso de estabelecimento das espécies estudadas, uma vez que não houve mortalidade discrepante das sementes da dispersão natural e em sol pleno, e o crescimento na estação chuvosa não afetou a sobrevivência durante a estação seca.

## ABSTRACT

We examined the following hypothesis: (i) seeds of dry forests have high pre-germination and post-germination mortality by desiccation due to the time between seed dispersal and germination and due to irregular rains at the onset of the rainy season; (ii) seedlings from seeds dispersed in the dry season which survive to the dry spells are higher at the end of the first rainy season than that dispersed in the rainy season because the former have more time to grow. We evaluated the possible trade-off between many small seedlings (natural dispersal)  $\times$  few high seedlings (delayed dispersal) on the seedling survival during the dry season. To test these hypothesis we sowed eight tree species in green-house simulating the timing of natural dispersal and the timing when rains are more constant. Once the shading may counteract the effects of desiccation, we applied three levels of shading (10%, 40% and 72% of Photosynthetic Photon Flux Density). We applied the daily precipitation of the median year (1994; 33 years data) from a major patch of dry forests in Central Brazil (municipality of São Domingos, Goiás state). At the end of the rainy season, part of the seedlings was collected for growth measurements (dry mass) and part was left to follow the dry season survivorship. There was a gradient in maximum temperature, relative humidity and soil moisture from full sun to heavy shading. In full sun, three species had higher survival and one species had lower survival at the end of the rainy season when dispersed in the rainy season than when dispersed in the dry season. In partial shading, three species had higher survival and three species had lower survival when dispersed in the rainy season. In heavy shading, two species had higher survival and four species had lower survival when dispersed in the rainy season. The lower germination percentages expected for seeds dispersed in the dry season and in full sun was not sharp because species had some dormancy. The delayed dispersal was advantageous for the initial establishment on fast germinating species, but it was irrelevant or even disadvantageous for others, once pathogens are more active in this season. Another reason to the results be unexpected is that the external weather was certainly milder than in São Domingos in that median year, reducing the potential mortality by desiccation. The four species of higher dormancy were not affected by timing of seed dispersal, while three out of four fast germinating species had higher root biomass when dispersed in the dry season. The growth during the rainy season did not affect seedling survival during the dry season. It was not possible to determine the best habitat and dispersal season to the establishment success of the studied species, once mortality was not so intense for the seeds dispersed at the dry season, and under full sun; and growth during the rainy season did not affect seedling survival during the dry season.



## **Introdução**

A época de dispersão de sementes de espécies arbóreas é bastante previsível em florestas secas. A maturação de frutos carnosos concentra-se na estação chuvosa e a de frutos secos na estação seca (Janzen 1967, Singh & Singh 1992, Bullock et al. 1995, Justiniano & Fredericksen 2000, Griz & Machado 2001). Independentemente da época de dispersão, em florestas estacionais a maioria dessas sementes permanece dormente até o início da próxima estação chuvosa, quando prontamente germinam (Frankie et al. 1974, Garwood 1983). Assim, a germinação no início da estação chuvosa parece ser uma característica evolutivamente selecionada em florestas estacionais (Garwood 1983, Marod et al. 2002), maximizando o uso da primeira estação chuvosa para o estabelecimento das plântulas antes da próxima estação seca, o que potencialmente aumenta a probabilidade de sobrevivência das plântulas (veja Garwood 1983 para uma discussão completa).

Entretanto, a precipitação altamente variável entre anos e os veranicos frequentes são características de regiões onde ocorrem florestas estacionais (Blain & Kellman 1991, Murphy & Lugo 1995, Sampaio 1995). Veranicos de até duas semanas ocorrem no início da estação chuvosa, e a chegada exata de chuvas consistentes é imprevisível (Garwood 1985, Blain & Kellman 1991). A inconstância das primeiras chuvas e a ocorrência de veranicos no início da estação chuvosa são importantes fontes de mortalidade por dessecação em sementes e plântulas recém germinadas nas florestas secas (Ray & Brown 1995, McLaren & McDonald 2003, Vieira & Scariot 2006) e mesmo em florestas pouco ou não sazonais (Augspurger 1980, Burslem et al. 1996, Engelbrecht et al. 2006).

Portanto, coletar sementes na estação seca e plantá-las quando existe maior probabilidade de ocorrência de chuvas constantes, quando o solo está suficientemente

úmido, reduziria os efeitos dos veranicos e poderia aumentar o estabelecimento de plântulas. Alguns estudos simularam a ausência de veranicos em florestas secas, adicionando água a sementes e plântulas (Blain & Kellman 1991, Gerhardt 1996a, McLaren & McDonald 2003). Esses estudos foram realizados com três, uma e quatro espécies respectivamente, e apenas um estudo (McLaren & McDonald 2003) encontrou uma relação positiva entre a suplementação de água e a germinação e a sobrevivência de plântulas. Entretanto, semear quando as chuvas são constantes pode ser uma prática de manejo importante para a restauração de florestas secas, que ainda não foi avaliada.

Embora essa prática possa aumentar a germinação de sementes, as plântulas terão menos tempo para se desenvolver antes do início da estação seca. Essa prática seria particularmente importante para a restauração de áreas abertas, onde a dessecação de sementes e plântulas é mais intensa (Ray & Brown 1995, McLaren & McDonald 2003, Vieira & Scariot 2006). Outra vantagem do plantio atrasado é que se reduz o tempo que as sementes ficam disponíveis aos predadores, outro obstáculo significativo à germinação de sementes e conseqüentemente à regeneração da floresta (Nepstad et al. 1996, Holl & Lulow 1997). Uma vez que a maioria das sementes de espécies arbóreas de florestas secas é longa (Baskin & Baskin 1998, Khurana & Singh 2001), o seu armazenamento poderia ser feito com sucesso de maneira simples, em temperatura ambiente (Lima et al. 2006).

Neste trabalho, testamos a hipótese de que sementes de árvores de florestas secas têm alta mortalidade por dessecação pré-germinação, devido ao tempo decorrido entre a dispersão e a germinação, assim como após a germinação, devido aos veranicos, comuns no início do período chuvoso. Para testar esta hipótese, semeamos em setembro, simulando a época natural de dispersão (antes das chuvas) e em novembro, quando as chuvas são mais constantes. Esperamos que a semente tardia (novembro) propicie (i)

maior porcentagem de germinação e (ii) maior sobrevivência inicial das plântulas emergidas do que a sementeira na época de dispersão natural (setembro). Esperamos que haja ainda variação entre as espécies; espécies com sementes que não apresentam dormência e que germinam prontamente após as primeiras chuvas tenham maior mortalidade quando dispersas em setembro que em novembro. Espécies com sementes que apresentam algum tipo de dormência, atrasem naturalmente a germinação até o período em que as chuvas são mais constantes e tenham mortalidade similar quando dispersas em setembro e em novembro (Blain & Kellman 1991).

Testamos também a hipótese de que as plântulas provenientes de sementes semeadas na época seca que sobreviverem aos veranicos serão maiores ao final da estação chuvosa, porque terão mais tempo disponível para o crescimento. Se isso ocorrer, essas plântulas terão maior probabilidade de sobreviver à próxima estação seca (um ano) que as plântulas de sementes dispersas durante o período chuvoso. Também investigamos a interação entre a época de dispersão e o sombreamento (três níveis de sombreamento), que pode atenuar os efeitos da dessecação de sementes e plântulas (Ray & Brown 1995, McLaren & McDonald 2003, Vieira & Scariot 2006), mas também pode diminuir a probabilidade de sobrevivência das plântulas pela baixa disponibilidade de luz (Balderrama & Chazdon 2005, Baraloto et al. 2005a,b). A resposta às variações de luminosidade é altamente variável entre espécies, mas as espécies estudadas são classificadas como heliófitas (para *Cedrela*, *Myracrodruon* e *Tabebuia* veja Guzmán-Gutiérrez 2001; para *Amburana* veja Ramos et al. 2004) ou não há informação científica publicada sobre seus requerimentos de luz. Todas as espécies ocupam o dossel da floresta quando adultas, e plântulas são encontradas no sub-bosque (Vieira & Scariot no prelo; obs. pessoal).

## Material e Métodos

*Coleta de sementes* - Coletamos sementes de árvores de Floresta Estacional Decidual em São Domingos (13°39'S, 46°45'W), nordeste do estado de Goiás, no vale do rio Paranã, em agosto e setembro de 2005. Nessa região ocorrem importantes manchas dessa formação florestal no Brasil Central (Ratter 1992, IBGE 1995, Scariot & Sevilha 2005; para uma descrição detalhada da área veja Scariot & Sevilha 2005, Vieira & Scariot 2006). Dado a disponibilidade de indivíduos férteis, coletamos sementes de 3-10 indivíduos para garantir um mínimo de representatividade da variabilidade genética. As sementes predadas ou deterioradas foram dispensadas. Trinta sementes saudáveis foram pesadas e medidas para a caracterização das espécies.

*Espécies estudadas* - Escolhemos cinco espécies pelo alto valor de importância (VI) em florestas deciduais da região. Juntas, elas representam 33% do VI total dessa formação florestal no vale do Paranã (Sevilha & Scariot, dados não publicados): *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan (Mimosaceae), *Aspidosperma pyriforme* Mart. (Apocynaceae), *Cavanillesia arborea* (Willdenow) K. Schum. (Bombacaceae), *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae), *Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl. (Bignoniaceae), *Amburana cearensis* (Allemão) A.C.Sm. (Fabaceae) e *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae), embora contribuam com baixos valores de importância nas florestas da região, foram incluídas por estarem ameaçadas de extinção (IUCN 2006), demandando estudos urgentes para subsidiar o manejo de suas populações. *Sterculia striata* A. St.-Hil. & Naudin (Sterculiaceae), foi escolhida por ter sementes grandes e dispersas por vertebrados, características raras nessa fitofisionomia (Vieira & Scariot 2006). Os critérios de escolha objetivaram incluir a maior

representatividade da comunidade arbórea, tanto por VI, quanto por abranger espécies com sementes de características distintas (Tabela 1).

*Armazenamento de sementes* - Parte das sementes coletadas foi destinada à armazenagem em condição ambiente – sementes armazenadas em sacos de papel dentro de uma sala de alvenaria – para a semeadura em 15 de novembro de 2005 (atrasada). A outra parte das sementes foi colocada para germinar em 21 de setembro de 2005. As sementes dispersas nas épocas natural e atrasada também foram germinadas em laboratório (à temperatura de 25°C, umidade constante e fotoperíodo de 12 horas), para verificar possível perda na germinabilidade após o armazenamento (Tabela 1; Lima et al. 2006).

*Experimentos de casa de vegetação* - Testamos o efeito da época de dispersão, natural (setembro) e atrasada (novembro), em casa de vegetação na Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia em Brasília (15°44'S, 47°53'W). As sementes foram dispostas, levemente apertadas contra o solo permanecendo parcialmente enterradas, em canteiros com solo das áreas de coleta de sementes (profundidade de 25 cm). O solo superficial foi coletado de uma área recentemente desmatada e gradeada. A pluviosidade na casa de vegetação foi simulada à de um ano de pluviosidade mediana no povoado de Estiva, São Domingos, nordeste do estado de Goiás (1.188 mm, ano de 1994, série temporal de 1969 a 2001; <http://hidroweb.ana.gov.br/>; Figura 1a). Calibramos o tempo de funcionamento dos aspersores com a quantidade de água registrada em um pluviômetro (2mm de precipitação em 10 minutos). Duas épocas de dispersão foram utilizadas: (i) dispersão natural, 21 de setembro (7 de outubro para *Cavanillesia*); (ii) dispersão atrasada - 15 de novembro, quando as chuvas distribuíam-se de forma regular (Figura 1a). Três níveis de luz foram aplicados: (i) sol pleno ( $72 \pm 4\%$  EP de Densidade de Fluxo de Fótons; medido com sensor de quantum conectado ao

data logger LI 2000 em períodos de céu aberto, em oito medidas distribuídas durante um dia); (ii) sombreamento parcial ( $40 \pm 3\%$ ); (iii) sombreamento intenso ( $10 \pm 1\%$ ). Assim, o experimento teve os fatores época de dispersão (dois níveis), sombreamento (três níveis) e espécies (oito níveis). O sombreamento foi feito com sombrites 90% e 30% nos dois níveis de sombreamento, sendo dispostos nos quatro lados e no teto da casa de vegetação. Cada nível de tratamento teve 84 sementes, com uma distância de 6 cm entre sementes (Figura 2).

*Censos e medidas* - As sementes foram vistoriadas em intervalos de 3-5 dias a partir do primeiro dia de chuva (18 de outubro de 2005) por dois meses, e mensalmente até novembro de 2006. Metade das plantas foi coletada para evitar ou reduzir a competição entre plântulas. A densidade do plantio foi de 36% da densidade de plântulas (<100 cm de altura) das árvores encontradas nas florestas da região de coleta das sementes e do solo (Sampaio 2001). A coleta das plântulas foi intercalada (extraímos uma planta a cada duas), e a primeira plântula retirada foi sorteada para cada nível do tratamento, seguindo-se a ordem após a primeira planta. Plântulas mortas foram ignoradas. Após o período chuvoso (25/04/2006), metade das plântulas remanescentes foi novamente removida para obtenção de massa seca. A outra parte foi mantida para acompanhamento da sobrevivência após a estação seca. A altura e o diâmetro das plantas remanescentes foram medidos em 25/05/2006 para verificarmos a relação entre tamanho e sobrevivência após a seca. As plântulas coletadas foram secas em estufa a 70°C até peso constante e foram pesadas por partes em balança de precisão 0,01 g: raízes principais e laterais, caules, folhas, cotilédones e pecíolos, ráquis e raquíolas, quando pertinente. Neste trabalho apresentamos apenas as massas, totais, de raízes principais e de caule; essas últimas duas são as partes relacionadas com sobrevivência após seca (órgãos que podem conter reservas).

*Dados ambientais* - A temperatura, umidade do ar e umidade do solo foram medidas nos três níveis de luz da casa de vegetação. A umidade e a temperatura do ar foram medidas a cada 10 minutos com sensores HOBO® Pro RH/Temp (um aparelho em cada nível de luz). Os dados de temperatura máxima e mínima e de umidade relativa máxima e mínima médias mensais são mostrados (Figura 1b,c). A umidade do solo foi determinada por gravimetria em diferentes períodos após as chuvas, totalizando 14 medidas (Figura 1d). Coletamos quatro amostras de solo em cada nível de luz, sorteando quatro canteiros a cada coleta.

*Análise de dados* - Neste estudo, cada semente foi considerada uma amostra independente. Não houve repetição de casa de vegetação, nível de luz ou blocos, devido à indisponibilidade de outras casas de vegetação. Optamos então pela subdivisão da casa de vegetação em três partes (níveis de luz), assim cada compartimento teve uma área relativamente grande, o que permitiu menor influência dos outros compartimentos e maior homogeneidade microclimática dentro dos tratamentos de sombreamento, do que se os tratamentos fossem aplicados em vários pequenos blocos. As proporções de germinação foram comparadas, para cada espécie, entre os fatores época de dispersão e sombreamento com análises Log-linear (Tabachnik & Fidell 2001). A curva de sobrevivência de sementes e plântulas desde o primeiro censo (três dias após a primeira chuva, 18/10/2005) até o final da estação chuvosa (25/04/2006; 192 dias) foi comparada entre as duas épocas de dispersão para cada espécie em cada nível de sombreamento. As curvas são a proporção das sementes plantadas que sobreviveram ao longo do tempo (função de sobrevivência), e foram comparadas pelo teste Log-Rank (StatSoft 2000). Para essa análise, as sementes e plântulas foram consideradas indivíduos vivos, não havendo distinção entre elas. Isto permitiu que a curva de sobrevivência acompanhasse toda a trajetória das sementes, e a proporção final de sobreviventes fosse em relação ao

total de sementes plantadas. As plântulas coletadas em janeiro foram censuradas, fazendo parte da análise até o momento da coleta. A sobrevivência após a estação seca (novembro de 2006) foi comparada entre os tratamentos (época de dispersão e luz) e com as co-variáveis altura e diâmetro de cada planta com regressão logística (Tabachnik & Fidell 2001). O crescimento (biomassa totais, de raízes e de caule) ao final da estação chuvosa foi comparado por ANOVAs de dois fatores. Novamente, cada plântula foi considerada uma amostra independente.

## **Resultados**

Os compartimentos da casa de vegetação, simulando distintas intensidades luminosas, foram diferentes para a luz, temperaturas máximas diárias do ar, umidades relativas mínimas diárias do ar e para umidade do solo, alguns dias após eventos de precipitação. A umidade do solo foi semelhante entre as áreas somente quando medida até dois dias após um evento de precipitação. Houve um gradiente de temperatura máxima, umidade relativa mínima e umidade do solo do sol pleno para o sombreamento intenso (Figura 1).

*Hipótese 1 – Sementes dispersas antes das chuvas teriam menor germinação e sobrevivência inicial de plântulas devido à dessecação.*

*Porcentagem de germinação –* As espécies foram afetadas diferentemente com relação à época de dispersão das sementes, luz e sua interação (Tabela 2; Figura 3). Houve efeito de época de dispersão na porcentagem de germinação para três (*Cavanillesia*, *Cedrela* e *Tabebuia*) das oito espécies estudadas. Para essas espécies mais *Amburana*, houve interação entre época de dispersão e sombreamento. Para *Cavanillesia*, houve menor porcentagem de germinação para as sementes dispersas em setembro, mas a amplitude foi maior em sombreamento parcial. Para *Cedrela*, houve



uma nítida diminuição na porcentagem de germinação das sementes dispersas em setembro em sol pleno. *Amburana* teve menor porcentagem de germinação para as sementes dispersas em setembro apenas em sol pleno, o inverso ocorreu em sombreamento intenso. Para *Myracrodruon* o efeito da época de dispersão foi marginal, influenciado pela menor porcentagem de germinação de sementes dispersas em setembro no sol pleno. *Tabebuia*, ao contrário do esperado, teve a porcentagem de germinação maior para sementes dispersas em setembro, com maior amplitude de diferença em sombreamento intenso. *Anadenanthera* e *Sterculia* tiveram efeito positivo do sombreamento na porcentagem de germinação, ocasionado pela menor dessecação das sementes. *Aspidosperma* teve maior porcentagem de germinação no sombreamento parcial.

*Tempo de germinação* - Apesar do tempo de 61 dias entre a dispersão natural e a atrasada (39 dias para *Cavanillesia*), as chuvas simuladas começaram apenas em 18 de outubro, reduzindo a possibilidade de diferença no tempo de germinação para no mínimo 28 dias. As sementes da dispersão natural tiveram menor velocidade de germinação que as da dispersão atrasada, poucas das sementes da dispersão natural germinaram prontamente após o início das chuvas (Figura 4). Já as sementes dispersas em novembro, quando o solo estava bastante úmido, germinaram rapidamente, fazendo com que as diferenças nos tempos de germinação fossem quase sempre inferiores a 28 dias, variando entre espécies de 0 a 28 dias. Comparando-se as medianas dos tempos de germinação entre as diferentes épocas para cada espécie, verifica-se que sementes de *Amburana* e *Tabebuia* dispersas em setembro tiveram germinação mais lenta, resultando numa diferença de 0-9 e 9-13 dias, respectivamente, entre a dispersão natural e a dispersão atrasada (valores expressam a amplitude das diferenças entre os tratamentos de sombreamento). *Aspidosperma* e *Sterculia* tiveram diferença de 12-16,

*Cedrela* de 13-18, *Anadenanthera* de 16 (todas as sementes germinaram no mesmo intervalo entre censos), *Myracrodruon* de 16-18 e *Cavanillesia* de 16-28 dias entre a dispersão natural e a dispersão atrasada.

*Sobrevivência ao final da estação chuvosa* – A sobrevivência das plântulas não seguiu os resultados de germinação para a maioria das espécies (Figura 3). *Cedrela* e *Sterculia* se comportaram como o esperado. Houve maior germinação e sobrevivência de sementes dispersas em novembro a sol pleno. Em sombreamento parcial e intenso não houve efeito da época da dispersão. *Amburana*, *Aspidosperma*, *Myracrodruon* e *Tabebuia* não tiveram maior sobrevivência quando dispersas em novembro. Pelo contrário, em sombreamento parcial e intenso houve menor sobrevivência ao final da estação chuvosa. A sobrevivência de plântulas de *Anadenanthera* foi maior na dispersão atrasada em sombreamento parcial, mas principalmente em sombreamento intenso. Sementes dispersas em setembro germinaram mais rapidamente no sombreamento intenso, e para essas, as chuvas irregulares aumentaram a mortalidade, assim como fez no sol pleno e sombreamento parcial. *Cavanillesia*, outra espécie com germinação rápida, também teve alta mortalidade quando dispersa em setembro. Como em *Anadenanthera*, a maior mortalidade em sombreamento parcial e intenso está associada à germinação mais rápida nessas áreas. Assim, em pleno sol, três espécies foram beneficiadas pela dispersão atrasada, uma prejudicada e quatro indiferentes. Em sombreamento parcial, três foram beneficiadas, três prejudicadas e duas foram indiferentes. Em sombreamento intenso, duas foram beneficiadas, duas indiferentes e quatro prejudicadas quando dispersas em novembro.

*Hipótese 2 – Plântulas oriundas de sementes dispersas antes das chuvas atingiriam um maior tamanho ao final da estação chuvosa, resultando em maior*

*probabilidade de sobrevivência ao final da estação seca, em relação às plântulas de sementes da dispersão atrasada.*

Dentre as oito espécies estudadas, duas tiveram maior massa total, três tiveram maior massa de raiz principal e duas tiveram maior massa de caule quando dispersas em setembro do que em novembro (Figura 5; Tabela 3). Apenas *Anadenanthera* teve efeito da época de dispersão ao mesmo tempo para a massa de raiz principal e caule, resultando em quatro espécies com maior biomassa em órgãos de reserva potenciais quando dispersas em setembro (*Anadenanthera*, *Aspidosperma*, *Cavanillesia* e *Cedrela*). Plântulas de *Aspidosperma*, além do efeito da época de dispersão, tiveram efeito da interação entre época de dispersão e sombreamento na massa total, de raiz principal e de caule. Plântulas de *Aspidosperma* crescendo em sombreamento parcial e intenso tiveram maior biomassa quando semeadas em setembro. *Myracrodruon* também teve interação entre época de dispersão e sombreamento, em que plântulas em sombreamento parcial tiveram maior massa de caule quando semeadas em setembro. *Tabebuia* teve massa de caule maior quando dispersa em novembro. Todas as espécies tiveram efeito do sombreamento em pelo menos um dos três parâmetros de massa avaliados. Quatro espécies aumentaram a biomassa com o aumento da porcentagem de luz (*Amburana*, *Anadenanthera*, *Cavanillesia* e *Sterculia*). *Cedrela*, que não pôde ser avaliada no sol pleno (100% de mortalidade), juntamente com *Myracrodruon* e *Tabebuia* tiveram maior crescimento em sombreamento parcial.

*O tamanho das plântulas no final da estação chuvosa afeta a sobrevivência durante a época seca?*

Não houve mortalidade durante a estação seca (censos de maio a novembro de 2006), exceto para uma planta de *Aspidosperma* dispersa em novembro em sombreamento parcial, apesar das plântulas diferirem de tamanho entre os tratamentos

de luz e época de dispersão e terem variação dentro dos tratamentos (veja erro padrão; Figura 5). Isto indica que o tamanho da plântula ao final da estação chuvosa não afetou a sobrevivência na época seca.

## **Discussão**

*Hipótese 1 – Sementes dispersas antes das chuvas teriam menor germinação e sobrevivência inicial de plântulas devido à dessecação.*

A menor germinação esperada de sementes dispersas na época natural e em sol pleno não foi tão evidente, porque a maioria das espécies atrasou a germinação, chegando ao ponto (*Amburana*) de germinarem simultaneamente com as sementes dispersas em novembro. Com isso, concluímos que as sementes das espécies tiveram certa dormência para evitar o risco de mortalidade pós-embebição ou pós-germinação após as primeiras chuvas. Porém, plântulas de *Anadenanthera* e *Cavanillesia*, que tiveram a germinação mais rápida, sobreviveram mais na dispersão atrasada (exceto *Anadenanthera* no sol pleno), principalmente na área sombreada, onde a germinação de ambas foi muito rápida. Para essas espécies, a maior permanência da umidade nos solos sombreados disparou a germinação precoce e conseqüentemente aumentou a mortalidade de plântulas. Mesmo para *Cavanillesia*, cujas sementes possuem uma mucilagem para evitar dessecação após embebição, os períodos secos diminuíram a germinação e a sobrevivência após a germinação. Resultado similar foi encontrado para plântulas de *Cavanillesia platanifolia* (Bonpl.) Kunth, que tiveram maior sobrevivência quando foram constantemente regadas, comparadas àquelas que enfrentaram períodos secos de duas semanas (Garwood 1985).

Para *Tabebuia*, a dispersão atrasada diminuiu pela metade a porcentagem de germinação, provavelmente porque nesta época a atividade de microrganismos está

muito maior, principalmente na área sombreada (D.L.M. Vieira, obs. pessoal em campo e em casa de vegetação), favorecendo o apodrecimento de sementes pré-germinação. Parte das sementes de *Aspidosperma* dispersas no sombreamento intenso também apodreceu. Na época da dispersão atrasada, as chuvas eram constantes fora da casa de vegetação e a incidência de luz foi menor que a encontrada pelas sementes dispersas em setembro. Em outubro houve quatro dias de chuva em Brasília, em novembro houve 18 dias e em dezembro 24 dias. A baixa incidência de luz, juntamente com a alta atividade biológica durante as chuvas constantes provocou a mortalidade dessas plântulas e sementes embebidas (como é o caso de *Tabebuia*) por fungo. Plântulas originadas de sementes dispersas em setembro estavam mais desenvolvidas em novembro, o que confere maior resistência à patógenos (Gilbert et al. 2001, Baraloto et al. 2005a).

Apesar da precipitação na casa de vegetação simular o ano mediano em uma região de florestas secas (1994, São Domingos, Goiás), o clima externo à casa de vegetação foi certamente mais ameno que o de São Domingos em 1994. De setembro de 2005 a abril de 2006 (época da instalação e primeira estação chuvosa do experimento), Brasília teve 102 dias de chuva enquanto o experimento teve 62 dias de chuva. Esta amenização das temperaturas mais extremas pode ter reduzido a mortalidade por dessecação. Além disso, este experimento foi realizado com um ano de precipitação total mediana, mas existem muitas possibilidades de distribuição de chuvas. A data de ocorrência da primeira chuva, o volume e a frequência das primeiras chuvas podem alterar a germinação e a sobrevivência das plântulas (Augsburger 1980).

*Hipótese 2 – Plântulas oriundas de sementes dispersas antes das chuvas atingiriam um maior tamanho ao final da estação chuvosa, resultando em maior probabilidade de sobrevivência ao final da estação seca, em relação às plântulas de sementes da dispersão atrasada.*

Para confirmar a hipótese de que as plântulas oriundas de sementes semeadas em setembro seriam maiores que as semeadas em novembro, necessitava-se que elas germinassem anteriormente às dispersas em novembro. Uma vez que muitas espécies atrasaram a germinação quando dispersas em setembro, chegando ao ponto de germinar concomitantemente com as dispersas em novembro (*Amburana* no sol pleno), a hipótese não pode ser aceita para todas as espécies. Assim, as quatro espécies que tiveram maior atraso na germinação não sofreram efeito da época de dispersão na massa de raiz principal, enquanto que três das quatro espécies com germinação mais rápida tiveram maior massa de raiz principal quando dispersas em setembro. *Myracrodruon*, uma espécie que teve rápida germinação mas não teve maior massa de raiz quando dispersa em setembro do que em novembro, sofreu alta mortalidade das sementes que germinaram rapidamente depois de dispersas e teve alta sobrevivência das plântulas originadas de sementes que demoraram a germinar após a dispersão, ou seja, próximo às dispersas em novembro.

*Compensação sobrevivência × crescimento entre as épocas de semeadura.*

A germinação e a sobrevivência inicial de plântulas de árvores de florestas secas aumentam com o sombreamento, uma vez que o solo mantém água por mais tempo e/ou o microclima é mais ameno (Gerhardt 1996b, Ray & Brown 1995, McLaren & McDonald 2003, Woods & Elliot 2004, Vieira et al. 2007). Porém, em áreas abertas, o crescimento de plântulas estabelecidas é maior do que em áreas sombreadas (Fetene & Feleke 2001, Marod et al. 2004). Neste estudo, quando sementes foram semeadas na

época natural de dispersão, o sombreamento parcial ou intenso aumentou a porcentagem de germinação de metade das espécies e a sobrevivência ao final da estação chuvosa para seis das oito espécies estudadas, confirmando os estudos anteriores, apesar da magnitude das diferenças ser pequena; exceto para *Cedrela*. O crescimento das plântulas na área sombreada foi bastante inferior ao crescimento no sombreamento parcial e sol pleno, também confirmando os dados da literatura. Entretanto, para três espécies, o sol pleno propiciou maior crescimento que o sombreamento parcial.

Não foi possível determinar o melhor habitat e época de dispersão para o sucesso no estabelecimento após a estação seca, uma vez que não houve mortalidade discrepante no sol pleno (exceto para *Cedrela*) e o crescimento na estação chuvosa não afetou a sobrevivência durante a estação seca. Uma vez que a germinação e a sobrevivência foram maiores para espécies de rápida germinação, a estratégia de semear após chuvas constantes para este tipo de espécie parece ser positiva. Um experimento de campo, acompanhado a longo prazo seria necessário para verificar se existe um melhor ambiente para a sobrevivência dessas espécies, e se de fato, o tamanho das plântulas afeta a sobrevivência. Por exemplo, o maior crescimento poderia propiciar maior sobrevivência após herbivoria, fogo, ou escape à competição com capim ou outra cultura. A sobrevivência de praticamente todas as plântulas durante a estação seca é um resultado inesperado, uma vez que a mortalidade durante a estação seca é um dos principais fatores limitantes à regeneração de árvores de florestas sazonais (Lieberman e Li 1992, Cabin et al. 2002, Marod et al. 2002, McLaren & McDonald 2003, Marod et al. 2004, Russell-Smith & 2006), mesmo para plântulas decíduas (McLaren & McDonald 2003, Vieira et al. 2007). Embora não houve diferença na mortalidade de plântulas decíduas entre as épocas seca e chuvosa em uma floresta seca na Índia (Marod 2004). Fatores encontrados em ambiente natural, mas não em casa de vegetação, podem

contribuir para a mortalidade de plântulas decíduas, como predação de raízes por cupim (D.L.M. Vieira, obs. pessoal).

#### *Características ecológicas de plântulas de florestas secas*

Nossos resultados aumentam a discussão sobre as características ecológicas de plântulas de florestas secas. Estudando nove espécies vicariantes, Hoffmann & Franco (2003) encontraram que plântulas de 150 dias de idade de florestas de galeria do Brasil Central têm razão raiz/parte aérea igual a 1,26, enquanto para plântulas de cerrado a razão é 2,31. Estes e outros autores argumentam que no cerrado a luz é mais abundante, mas água e nutrientes são fatores limitantes causando um maior investimento em raízes, que serviriam também como reserva para rebrotar após fogo (Moreira & Klink 2000, Hoffmann & Franco 2003). Em florestas, a luz seria o fator limitante favorecendo o maior crescimento da parte aérea (Hoffmann & Franco 2003). O ambiente das florestas secas indica que as plântulas são altamente limitadas por água durante o período seco. Por outro lado, no período chuvoso a grande quantidade de serrapilheira acumulada durante o período seco é decomposta rapidamente, disponibilizando grande quantidade de nutrientes (Roy & Singh 1995, Campo et al. 1998). Uma plântula de espécie decídua, como as estudadas aqui, deveria crescer rapidamente durante a época chuvosa e acumular biomassa em raízes e caule, que teriam função de armazenamento (Wurth et al. 2005) para a produção de folhas no início das chuvas. De fato, as plântulas de *Amburana*, *Anadenanthera*, *Sterculia* e *Tabebuia* tiveram raízes tuberosas. As raízes não teriam a função de captar água durante a seca, uma vez que a planta é decídua e que florestas secas são encontradas freqüentemente em afloramentos calcáreos ou em solos muito rasos, onde não há água durante a época seca. A luz não seria um fator tão limitante quanto em florestas úmidas, pois o dossel tem abertura de 10% de luz em média (Vieira & Scariot no prelo), muito maior que a média de 2% de florestas mais



úmidas (Nicotra et al. 1999, Poorter & Arets 2003). Além disso, nas primeiras chuvas o dossel da floresta não está completamente fechado, pois muitas espécies ainda não produziram folhas. Assim, diferentemente de plantas de cerrado, as raízes não seriam necessariamente grandes, uma vez que o caule também pode armazenar amido, mas a proporção de biomassa em folhas seria semelhante às plantas de cerrado, uma vez que luz não é tão limitante e as plântulas precisam de reserva para o brotamento. De fato, a razão raiz/parte aérea de plantas de cerca de 150 dias foi extremamente variável entre espécies (plântulas da dispersão atrasada, crescidas em sombreamento parcial: *Cavanillesia*, *Aspidosperma*, *Myracrodruon*, *Cedrela*, *Anadenanthera*, *Amburana*, *Tabebuia* e *Sterculia* tiveram razão de 0,3, 0,6, 0,6, 0,7, 1,1, 1,2, e 2 e 2,4 respectivamente) Porém, o valor médio (1,13) entre espécies foi semelhante às plantas de floresta de galeria. A proporção de biomassa em folhas (folhas/biomassa total) em *Cavanillesia*, *Aspidosperma*, *Myracrodruon*, *Cedrela*, *Anadenanthera*, *Amburana*, *Tabebuia* e *Sterculia* foi de 0,22; 0,30; 0,41; 0,25; 0,26; 0,17; 0,24; 0,14; respectivamente, com média de 0,24 entre espécies, semelhante a de plântulas de cerrado, que tiveram em média 0,22 (Hoffmann & Franco 2003).

#### *Considerações finais*

Embora a época seca seja ideal para a dispersão, certamente esta não o é para a germinação. As sementes das espécies devem apresentar quiescência até as primeiras chuvas e alguma dormência depois. As sementes das espécies deste estudo tiveram dormência variada, desde as que germinam rapidamente, *Anadenanthera* e *Cavanillesia*, até as que germinam após chuvas mais consistentes, *Amburana* e *Tabebuia*. Assim, a dispersão atrasada pode ser vantajosa para o estabelecimento inicial de algumas espécies, mas irrelevante ou até mesmo prejudicial para outras, uma vez que nesta época aumenta a presença de competidores e de patógenos que podem atacar a semente logo

após a embebição. Pesquisas futuras poderiam avaliar a variabilidade de dormência entre as espécies em escala de tempo de dias, com diferentes potenciais hídricos; a variabilidade na dessecação após embebição e germinação com diferentes potenciais hídricos; e a variabilidade na duração e sincronia da frutificação. Dado o padrão errático das chuvas, e o impacto que isto tem na regeneração de florestas secas, a seleção natural deve atuar para uma alta variabilidade nos mecanismos de regeneração dentro das espécies. Estas pesquisas promoveriam o entendimento das estratégias de regeneração de cada espécie para subsidiar o seu manejo adequado.

**Agradecimentos** - Agradeço Antonieta N. Salomão e Anderson C. Sevilha por disponibilizarem a casa de vegetação e demais equipamentos na Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia. Victor V.F. de Lima, Nilton F. Barbosa, Juarez P. do Amaral, Vanessa Martins, Marcos P.R. da Silva, Junio O. da Silva, Aline Z.M. Simões, Ângela Rossi e Lourdiane M.G. Nogueira, pelo auxílio na coleta de dados. Anderson C. Sevilha, Ernestino S. Guarino e Maurício B. Sampaio pela cooperação no desenho experimental e pela leitura crítica do manuscrito. Parte deste trabalho foi financiada pelo FNMA, através do Edital Conservação e Reintrodução de espécies ameaçadas de extinção. D.L.M. Vieira teve bolsa de doutorado do CNPq.

### **Literatura citada**

Augspurger, C.K. (1980) Irregular Rain Cues and the Germination and Seedling Survival of a Panamanian Shrub (*Hybanthus-Prunifolius*). *Oecologia* 44: 53-59.

- Balderrama, S.I.V. & Chazdon, R.L. (2005) Light-dependent seedling survival and growth of four tree species in Costa Rican second-growth rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 21: 383-395.
- Baraloto, C., Forget, P.M., & Goldberg, D.E. (2005a) Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology* 93: 1156-1166.
- Baraloto, C., Goldberg, D.E., & Bonal, D. (2005b) Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting microhabitats. *Ecology* 86: 2461-2472.
- Baskin, C.C., & Baskin, J.M. (1998) *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego.
- Blain, D., & Kellman, M. (1991) The effect of water-supply on tree seed-germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 7: 69-83.
- Bullock, S.H. (1995) Plant reproduction in neotropical dry forests. Pages 277-303 in S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Burslem, D., Grubb, P.J., & Turner, I.M. (1996) Responses to simulated drought and elevated nutrient supply among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. *Biotropica* 28: 636-648.
- Cabin R.J., Weller S.G., Lorence D.H., Cordell S., & Hadway L.J. (2002) Effects of microsite, water, weeding, and direct seeding on the regeneration of native and alien species within a Hawaiian dry forest preserve. *Biological Conservation* 104:181-190
- Campo, J., Jaramillo, V.J., & Maass, J.M. (1998) Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115: 167-172.
- Engelbrecht, B.M.J., Dalling, J.W., Pearson, T.R.H., Wolf, R.L., Galvez, D.A., Koehler, T., Tyree, M.T., & Kursar, T.A. (2006) Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia* 148: 258-269.
- Fetene, M. & Feleke, Y. (2001) Growth and photosynthesis of seedlings of four tree species from a dry tropical afro-montane forest. *Journal of Tropical Ecology* 17: 269-283.
- Frankie, G.W., Baker, H.G., & Opler, P.A. (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa-Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Garwood, N.C. (1983) Seed-Germination in a Seasonal Tropical Forest in Panama - a Community Study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- Garwood, N.C. (1985) The Role of Mucilage in the Germination of Cuipo, *Cavanillesia-Platanifolia* (H-and-B) Hbk (Bombacaceae), a Tropical Tree. *American Journal of Botany* 72: 1095-1105.

- Gerhardt, K. (1996a) Germination and development of sown mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in secondary tropical dry forest habitats in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12: 275–289.
- Gerhardt, K. (1996b) Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management* 82: 33-48.
- Gilbert, G.S., Harms, K.E., Hamill, D.N., & Hubbell, S.P. (2001) Effects of seedling size, El Niño drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panama. *Oecologia* 127: 509-516.
- Griz, L.M.S., & Machado, I.C.S. (2001) Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17: 303-321.
- Guzmán-Gutiérrez, R.A. (2001) Clasificación de especies forestales en gremios ecológicos en el bosque seco de Lomerío, Santa Cruz, Bolivia. Pages 77-97 in B. Mostacedo and T.S. Fredericksen, editors. *Regeneración y silvicultura de bosques tropicales en Bolivia*. Proyecto BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.
- Hoffmann, W.A. & Franco, A.C. (2003) Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology* 91: 475-484.
- Holl, K.D., & Lulow, M.E. (1997) Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29: 459-468.
- IBGE. (1995) Zoneamento geoambiental e agroecológico do estado de Goiás: região nordeste. *Série Estudos e Pesquisas em Geociências*. Rio de Janeiro: IBGE / Divisão de Geociências do Centro-Oeste.
- IUCN. (2006). 2006 IUCN Red List of Threatened Species. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Download em 09 de novembro de 2006.
- Janzen D.H. (1967) Synchronization of sexual reproduction of trees within dry season in Central America. *Ecology* 21:620–637.
- Justiniano, M. J., & Fredericksen, T.S. (2000) Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32: 276-281.
- Khurana, E. & Singh, J.S. (2001) Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest : a review. *Environmental Conservation* 28: 39-52.
- Lieberman, D., & Li, M.G. (1992) Seedling Recruitment Patterns in a Tropical Dry Forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* 3: 375-382.
- Lima V.V.F., Vieira, D.L.M., Salomão, A.N., Mundim, R.C, & Sevilha, A.C. (2006) Germinação de espécies de floresta decidual após armazenamento: implicações para restauração. *Revista Brasileira de Biociências* (no prelo).

- Marod, D., Kutintara, U., Tanaka, H., & Nakashizuka, T. (2004) Effects of drought and fire on seedling survival and growth under contrasting light conditions in a seasonal tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 15: 691-700.
- Marod, D., Kutintara, U. Tanaka, H., & Nakashizuka, T. (2002) The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecology* 161: 41-57.
- McLaren, K.P., & McDonald, M.A. (2003) The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* 183: 61-75.
- Moreira, A.G., & Klink, C.A. (2000). Biomass allocation and growth of tree seedlings from two contrasting Brazilian savannas. *Ecotropicos* 13: 43-51.
- Murphy, P.G., & Lugo, A.E. (1995) Dry forests of Central America and Caribbean islands. Pages 9-34 in S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Nepstad, D.C., Uhl, C., Pereira, C.A., & Silva, J.M.C. (1996) A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L., & Iriarte, S.V.B. (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Poorter, L. & Arets, E. (2003) Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166: 295-306.
- Ramos, K.M.O., Felfili J.M., Fagg, C.W., Silva, J.C.S., & Franco, A.C. (2004) Desenvolvimento inicial e repartição de biomassa de *Amburana* cearensis (Allemao) A.C. Smith, em diferentes condições de sombreamento. *Acta Botânica Brasílica* 18: 351-358.
- Ratter, J.A. (1992) Transitions between cerrado and forest vegetation in Brasil. Pages 51-76 in P.A. Furley, J. Proctor and J. A. Ratter, editors. *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London.
- Ray, G.J., & Brown, B.J. (1995) Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* 3: 86-94.
- Roy, S. & Singh, J.S. (1995) Seasonal and Spatial Dynamics of Plant-Available N and P Pools and N-Mineralization in Relation to Fine Roots in a Dry Tropical Forest Habitat. *Soil Biology & Biochemistry* 27: 33-40.
- Russell-Smith J., & Setterfield, S.A. (2006) Monsoon rain forest seedling dynamics, northern Australia: contrasts with regeneration in eucalypt-dominated savannas. *Journal of Biogeography* 33:1597-1614

- Sampaio, A.B. (2001) Efeito de borda nas espécies arbóreas de uma Floresta Estacional Decidual no Vale do Paranã. Dissertação de Mestrado. Departamento de Ecologia. Brasília, Universidade de Brasília. 82 pp.
- Sampaio, E. (1995) Overview of the Brazilian caatinga. Pages 35-63 in S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina, editors. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, New York.
- Scariot, A., & Sevilha, A.C. (2005) Biodiversidade, estrutura e conservação de florestas estacionais decíduais no Cerrado. Pages 121-139 in A. Scariot, J.C.Sousa-Silva, & J. M. Felfili, editors. Ecologia, biodiversidade e conservação do Cerrado. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Singh, J.S., & Singh, V.K. (1992) Phenology of seasonally dry tropical forest. *Current Science* 63: 684-9.
- Statsoft, Inc. (2000) STATISTICA for Windows. Statsoft, Inc., Tulsa.
- Tabachnick, B.G., & Fidell, L.S. (2001) Using Multivariate Statistics. Allyn & Bacon, Boston. 966pp.
- Vieira, D.L.M. & Scariot, A. (2006) Effects of logging, liana tangles and pasture on seed fate of dry forest tree species in Central Brazil. *Forest Ecology and Management* 230: 197-205.
- Vieira, D.L.M., Scariot, A. & Holl, K.D. (2007) Effects of habitat, cattle grazing and selective logging on seedling survival and growth in dry forests of Central Brazil. *Biotropica* (março/2007).
- Vieira, D.L.M. & Scariot, A. (no prelo) Environmental variables and tree population structures in deciduous forests of Central Brazil with different levels of logging. *Brazilian Archives of Biology and Technology*.
- Wurth, M.K.R., Pelaez-Riedl, S., Wright, S.J., & Korner, C. (2005) Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia* 143: 11-24.

Tabela 1. Características das espécies estudadas.

Espécies	Posição do VI		Tamanho da		Porcentagem de	
	(média de duas florestas intactas) <sup>a</sup>	Massa fresca da semente (g)	semente (cm) largura / comprimento	Época de dispersão	germinação em laboratório <sup>b</sup> Set/Nov	Principal agente de dispersão
<i>Amburana cearensis</i>	- <sup>c</sup>	0,53	1,1 / 1,6	Ago-set	100/98	vento
<i>Anadenanthera colubrina</i>	29,0	0,25	1,5 / 1,8	Ago-set	93/99	vento
<i>Aspidosperma pyrifolium</i>	12,3	0,28	2,3 / 2,4	Ago-set	85/77	vento
<i>Cavanillesia arborea</i>	4,7	1,55	1,2 / 4,9	Set-out	-/75	vento
<i>Cedrela fissilis</i>	14,0	0,03	0,5 / 1,0	Ago-set	58/65	vento
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	1,7	0,02	0,4 / 0,3	Ago-set	83/78	vento
<i>Sterculia striata</i>	28,0	1,37	1,1 / 1,7	Ago-set	100/100	vertebrados
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	3,0	0,11	1,0 / 1,1	Ago-set	88/87	vento

<sup>a</sup>Scariot & Sevilha 2005.

<sup>b</sup>Lima et al. 2006

<sup>c</sup>Não amostrada

Tabela 2. Análise log-linear testando os efeitos principais e a interação de época de dispersão e sombreamento na germinação de sementes de oito espécies de árvores.

	gl	Associação Parcial $X^2$	P
<i>Amburana</i>			
Época de dispersão	1	0,00	1,000
Sombreamento	2	5,83	0,054
Interação	2	7,87	0,020
<i>Anadenanthera</i>			
Época de dispersão	1	3,03	0,082
Sombreamento	2	35,07	<0,001
Interação	2	2,88	0,237
<i>Aspidosperma</i>			
Época de dispersão	1	0,15	0,700
Sombreamento	2	9,47	0,009
Interação	2	1,43	0,490
<i>Cavanillesia</i>			
Época de dispersão	1	13,55	<0,001
Sombreamento	2	0,42	0,809
Interação	2	6,52	0,038
<i>Cedrela</i>			
Época de dispersão	1	10,24	0,001
Sombreamento	2	18,02	<0,001
Interação	2	36,17	<0,001
<i>Myracrodruon</i>			
Época de dispersão	1	3,36	0,067
Sombreamento	2	0,65	0,723
Interação	2	3,33	0,189
<i>Sterculia</i>			
Época de dispersão	1	3,55	0,060
Sombreamento	2	7,70	0,021
Interação	2	2,63	0,268
<i>Tabebuia</i>			
Época de dispersão	1	88,12	<0,001
Sombreamento	2	24,86	<0,001



Interação	2	6,55	0,038
-----------	---	------	-------

---

Tabela 3. Resultados das ANOVAs de dois fatores realizadas para cada espécie testando os efeitos de época de dispersão, sombreamento e interação na biomassa total, de raiz e caule ao final da estação chuvosa. P significativos estão em negrito.

	gl	Total		Raiz principal		Caule	
		F	P	F	P	F	P
<i>Amburana</i> (n=99)							
Época de dispersão	1	1,05	0,307	2,03	0,157	0,81	0,370
Sombreamento	2	36,48	<b>&lt;0,001</b>	56,39	<b>&lt;0,001</b>	22,03	<b>&lt;0,001</b>
Interação	2	1,63	0,202	0,96	0,387	1,40	0,253
<i>Anadenanthera</i> (n=62)							
Época de dispersão	1	7,25	<b>0,009</b>	7,81	<b>0,007</b>	4,52	<b>0,038</b>
Sombreamento	2	27,98	<b>&lt;0,001</b>	40,03	<b>&lt;0,001</b>	16,27	<b>&lt;0,001</b>
Interação	2	1,60	0,212	0,35	0,708	0,69	0,504
<i>Aspidosperma</i> (n=97)							
Época de dispersão	1	3,59	0,061	3,34	0,071	5,42	<b>0,022</b>
Sombreamento	2	1,98	0,144	6,85	<b>0,002</b>	1,16	0,318
Interação	2	3,94	<b>0,023</b>	4,37	<b>0,015</b>	3,23	<b>0,044</b>
<i>Cavanillesia</i> (n=46)							
Época de dispersão	1	1,47	0,233	4,46	<b>0,042</b>	0,64	0,430
Sombreamento	2	0,96	0,392	10,91	<b>&lt;0,001</b>	1,71	0,196
Interação	2	0,94	0,398	0,68	0,515	0,52	0,601
<i>Cedrela</i> (n=39)							
Época de dispersão	1	4,33	<b>0,045</b>	5,25	<b>0,028</b>	3,19	0,083
Sombreamento	1	5,11	<b>0,030</b>	17,84	<b>&lt;0,001</b>	2,89	0,098
Interação	1	0,26	0,616	0,12	0,728	0,12	0,733
<i>Myracrodruon</i> (n=59)							
Época de dispersão	1	2,29	0,136	1,29	0,260	2,99	0,090
Sombreamento	2	5,10	<b>0,009</b>	4,76	<b>0,013</b>	3,78	<b>0,029</b>
Interação	2	3,12	0,052	1,98	0,149	4,45	<b>0,016</b>
<i>Sterculia</i> (n=97)							
Época de dispersão	1	1,11	0,294	0,30	0,585	0,55	0,461
Sombreamento	2	65,97	<b>&lt;0,001</b>	106,89	<b>&lt;0,001</b>	19,70	<b>&lt;0,001</b>
Interação	2	0,16	0,848	0,22	0,801	1,96	0,147
<i>Tabebuia</i> (n=62)							
Época de dispersão	1	0,86	0,359	0,26	0,612	4,07	<b>0,049</b>

Sombreamento	2	7,89	<b>0,001</b>	11,08	<b>&lt;0,001</b>	2,75	0,072
Interação	2	1,83	0,170	2,40	0,100	2,22	0,118

---

## LEGENDA DAS FIGURAS

Figura 1. Variáveis ambientais na casa de vegetação no período do experimento. **a**, precipitação diária aplicada na casa de vegetação simulando o ano mediano de uma série de 32 anos (1994, dados de 1969-2001) numa região de Florestas Deciduais do nordeste de Goiás ( $13^{\circ}35'S$  e  $46^{\circ}46'W$ ). As épocas de dispersão aplicadas são indicadas. **b**, temperaturas máxima e mínima diária (média para cada mês). **c**, Umidades relativas máxima e mínima diária (média para cada mês). O aparelho no sol pleno não funcionou de março a julho, o aparelho no sombreamento parcial não funcionou em março, abril, julho, agosto e setembro e o aparelho no sombreamento intenso não funcionou em março e abril. **d**, umidade do solo estimada por gravimetria em alguns dias durante o experimento.

Figura 2. Esquema experimental implementado na casa de vegetação.

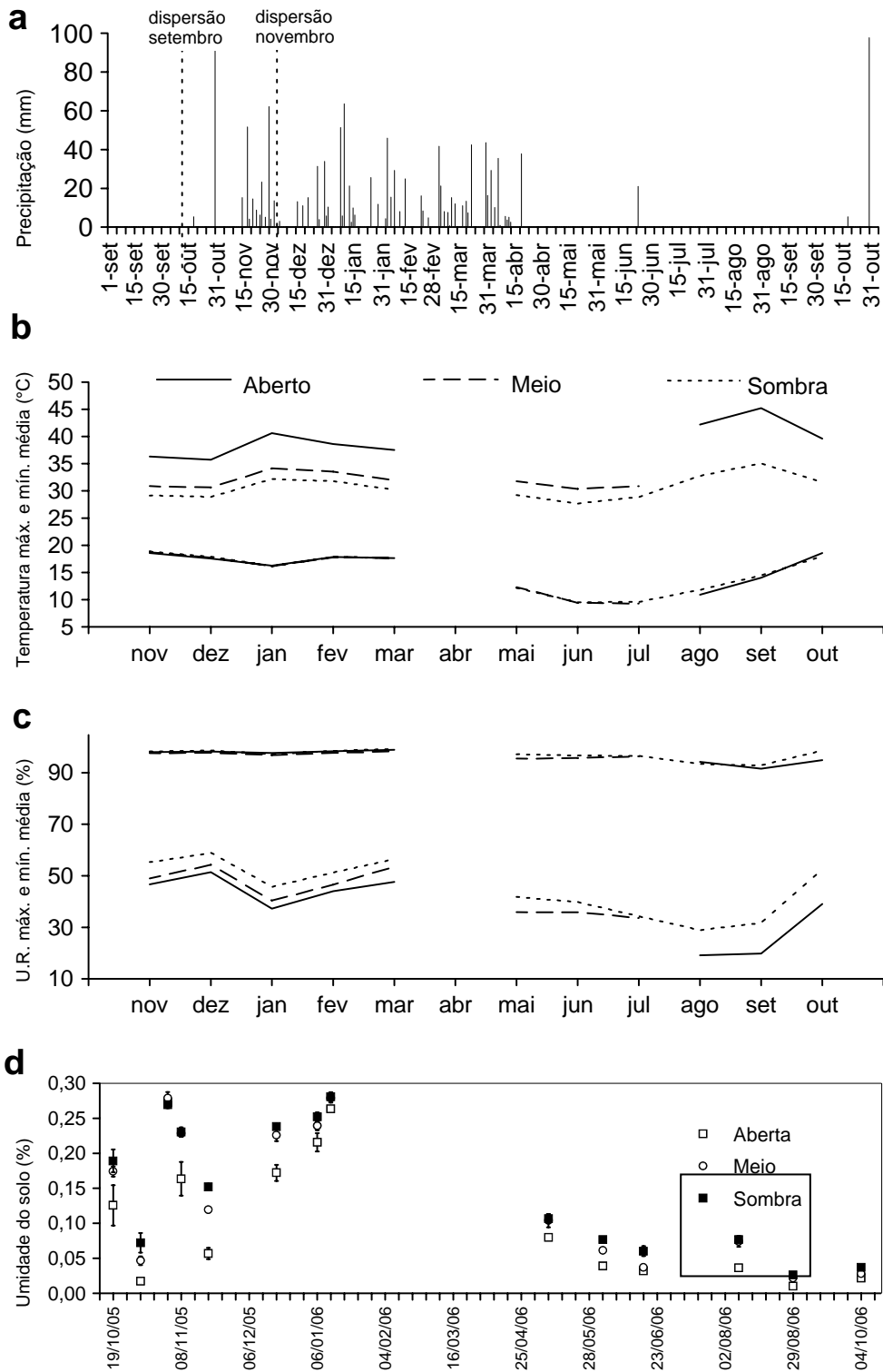
Figura 3. Porcentagem de germinação e função de sobrevivência de sementes/plântulas de oito espécies de árvores em duas épocas de dispersão e três níveis de sombreamento (sol pleno = aberto, sombreamento parcial = meio, sombreamento intenso = sombra). Para a porcentagem de germinação, os efeitos significativos (análises log-lineares) dos fatores época e sombreamento são mostrados. Para a função de sobrevivência, as comparações entre as duas épocas de dispersão foram feitas para cada área do viveiro (teste Log-Rank) e são mostradas juntamente com os gráficos.

Figura 4. Data de germinação de espécies de árvores dispersas em 15 de setembro (Dispersão Natural) e em 15 de novembro (Dispersão atrasada) em três condições de

sombreamento (sol pleno = aberto, sombreamento parcial = meio, sombreamento intenso = sombra). As faixas cinzas indicam o 1ºquartil-3ºquartil e os traços sólidos perpendiculares indicam a mediana (18 de outubro). As linhas perpendiculares tracejadas indicam a data da primeira chuva (18/outubro) e da dispersão em novembro (atrasado; 15/novembro). Sementes de *Cavanillesia* tiveram a dispersão natural em 7 de outubro.

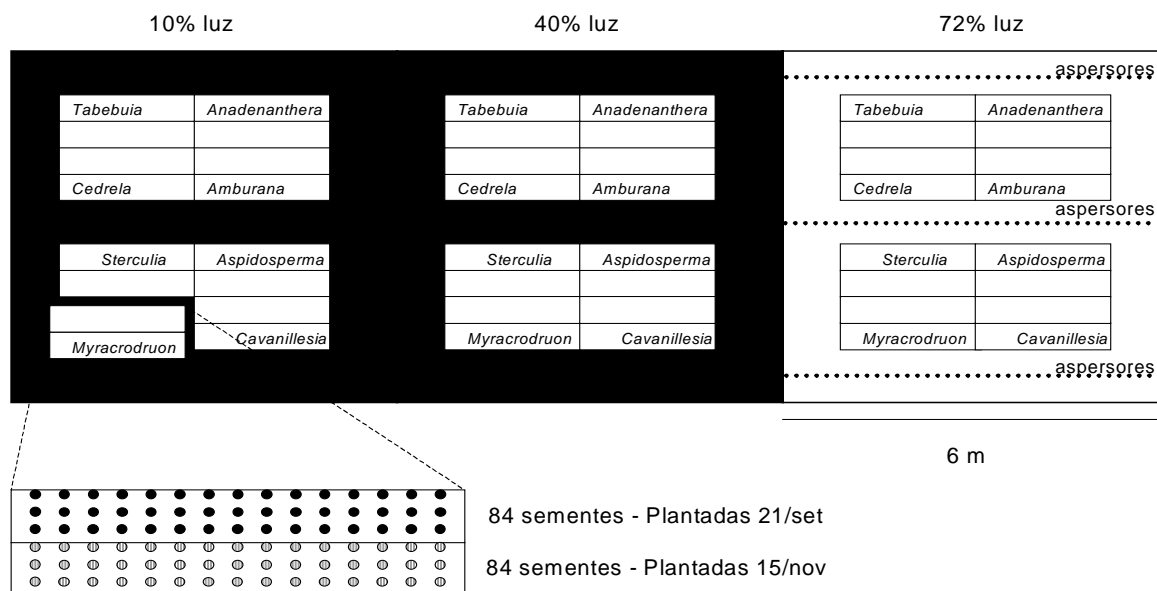
Figura 5. Massa seca total, de raízes e de caule de plântulas de oito espécies de árvores em duas épocas de dispersão e três níveis de sombreamento (sol pleno = aberto, sombreamento parcial = meio, sombreamento intenso = sombra). As sementes foram dispersas no fim da estação seca (setembro/2005; outubro/2005 para *Cavanillesia*) e na estação chuvosa (novembro/2005) e as plântulas foram coletadas e medidas no final da estação chuvosa (abril/2006). Os efeitos significativos (ANOVAs) dos fatores época e sombreamento são mostrados.

**Figura 1**

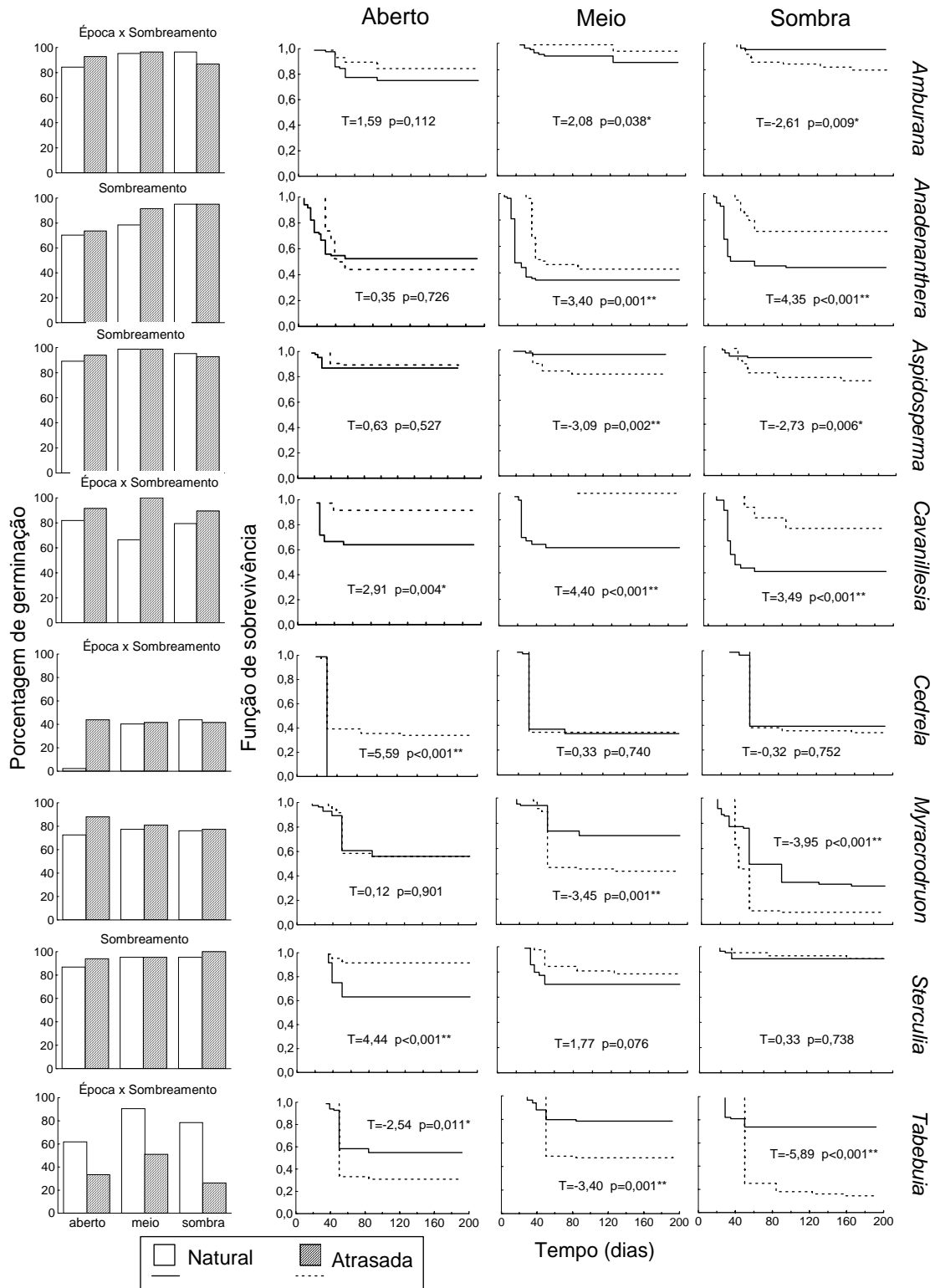


**Figura 2**

**Casa de Vegetação**

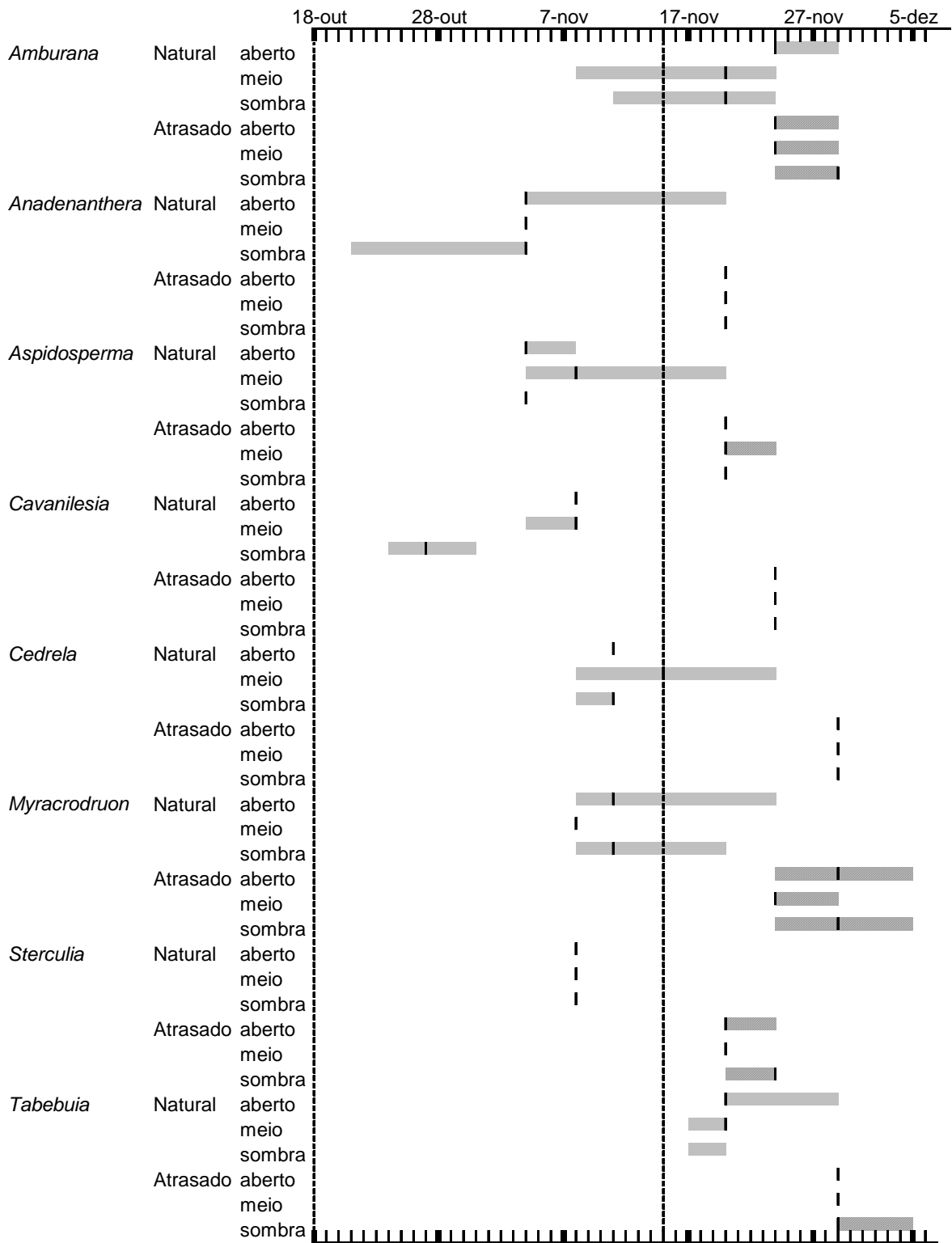


**Figura 3**

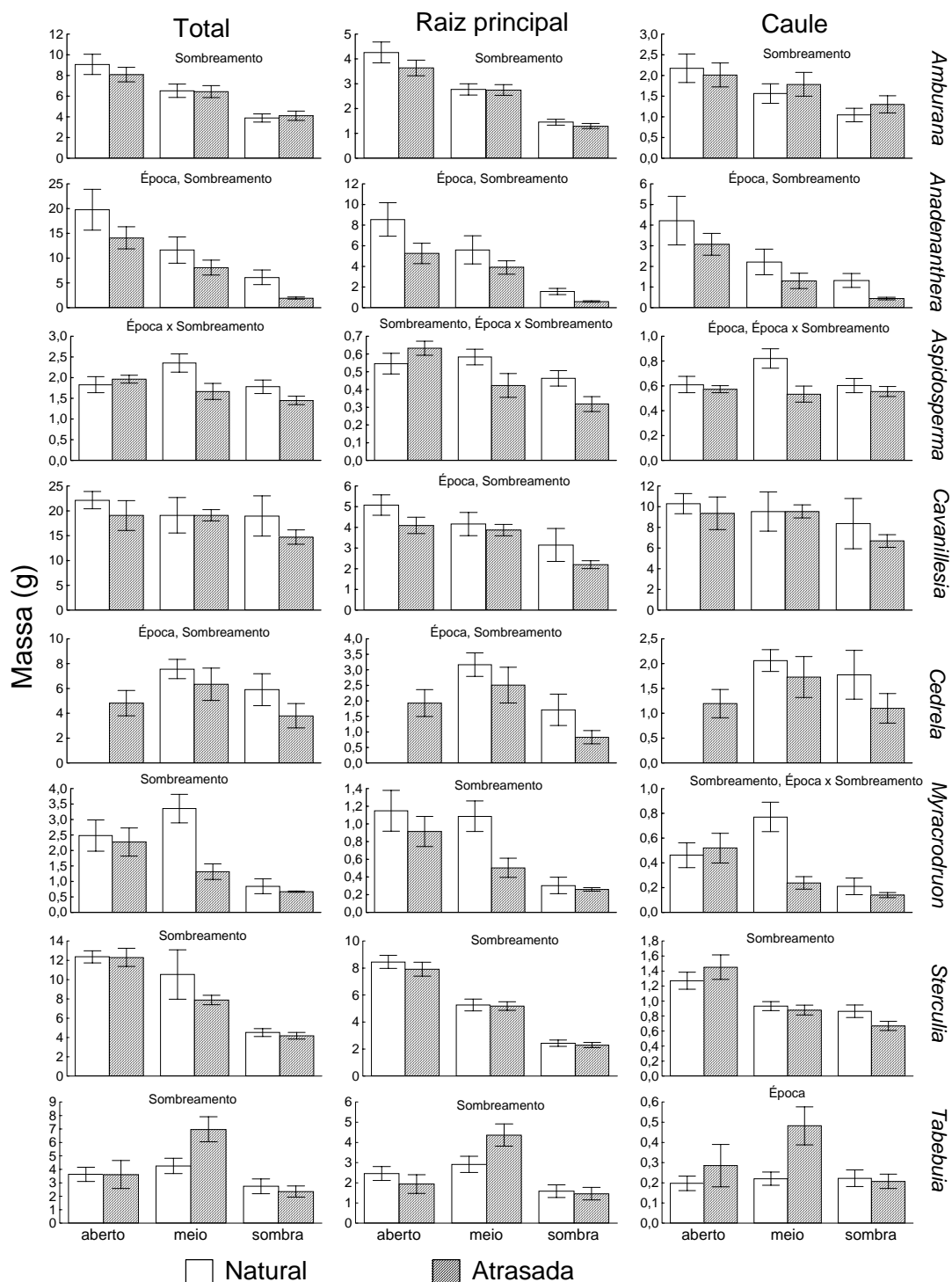




**Figura 4**



**Figura 5**



**III**

## **Anexo 3**

### **Efeitos de clareiras, gado e exploração madeireira no desenvolvimento de plântulas de florestas secas do Brasil Central**

Artigo no prelo (prova não corrigida): Vieira, D.L.M., A. SCARIOT & K.D. HOLL. 2007.

Effects of habitat, cattle grazing and selective logging on seedling survival and growth  
in dry forests of Central Brazil. *Biotropica* 31 (2): \_-\_.

LRH: Vieira, Scariot and Holl

RRH: Seedling development in dry forests

**Effects of habitat, cattle grazing and selective logging on seedling survival  
and growth in dry forests of Central Brazil<sup>1</sup>**

**Daniel L. M. Vieira<sup>2</sup>**

Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Caixa Postal 04457, 70919-970,  
Brasília, DF, Brazil

**Aldicir Scariot**

Laboratório de Ecologia e Conservação, Embrapa – Recursos Genéticos e Biotecnologia,  
Caixa Postal 02372, 70770-900, Brasília, DF, Brazil and United Nations Development  
Programme

**Karen D. Holl**

Environmental Studies Department, University of California, Santa Cruz, CA 95064 USA

---

<sup>1</sup> Received \_\_\_\_\_; revision accepted \_\_\_\_\_.

<sup>2</sup> Corresponding author. Current address: Laboratório de Ecologia e Conservação, Embrapa – Recursos Genéticos e Biotecnologia, C P 02372, 70770-900, Brasília, DF, Brazil; e-mail: [dvieira@cenargen.embrapa.br](mailto:dvieira@cenargen.embrapa.br)

## **ABSTRACT**

We studied the effect of forest gaps and cattle grazing on survival and growth of seedlings of seven native tree species planted in dry forest fragments with different intensities of past logging in Central Brazil. Seedling survival after 12 mo ranged from 35 to 77 percent among species. Survival of most species was similar in gaps and understory in minimally disturbed forest remnants, but was lower in the gaps of more heavily logged forests. In contrast, growth was much higher in gaps than in understory in minimally disturbed forests, but for most species was similar in gaps and understory in more heavily logged forests. We did not detect an effect of cattle on seedling survival. Seedlings of the most commonly logged species show a high potential to survive and grow when planted in logged forests.

## **RESUMO**

Avaliamos os efeitos de clareiras e pastoreio de gado na sobrevivência e no crescimento de plântulas de sete espécies de árvores plantadas em fragmentos de florestas estacionais decíduais com diferentes intensidades de exploração madeireira no Brasil Central. A sobrevivência de plântulas após 12 meses variou de 35 a 77 por cento entre espécies. A sobrevivência da maioria das espécies foi semelhante em clareiras e sub-bosque em fragmentos pouco perturbados, mas foi menor nas grandes clareiras de um fragmento mais perturbado. Em contraste, o crescimento foi muito maior nas clareiras que no sub-bosque em florestas menos perturbadas, mas foi similar entre clareiras e sub-bosque nos fragmentos mais explorados. Nós não detectamos o efeito do gado na sobrevivência de plântulas. Plântulas das espécies mais comumente exploradas tiveram alto potencial para sobreviver e crescer quando plantadas em florestas exploradas.

*Key words: Astronium fraxinifolium; Cavanillesia arborea; Cerrado; tropical deciduous forests; Enterolobium contortisiliquum; Eugenia dysenterica; field experiments; Myracrodruon urundeuva, Schinopsis brasiliensis, Tabebuia impetiginosa.*

Tropical dry forests are the most threatened tropical ecosystem (Janzen 1988, Mooney *et al.* 1995, Khurana & Singh 2001, Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005). Dry forests of Central Brazil have been almost completely converted to agricultural lands, mainly pastures (IBGE 1995; Scariot & Sevilha 2000, 2005). Located on highly fertile soils where the topography is flat, these forests cover only 5 percent of their original area (Andahur 2001). In addition, most of the remaining forested areas have been logged and disturbed by fire and cattle grazing for the last 40 years (Scariot & Sevilha 2000, Vieira 2002). Nonetheless, little research has been conducted to understand and enhance the regeneration of tropical dry forests in Brazil (Vieira & Scariot 2006).

The most obvious impact of selective logging is the increase in canopy openness (Uhl & Vieira 1989, Webb 1997). Increased canopy openness can promote the regeneration of light demanding species (Holdsworth & Uhl 1997, Bawa & Seidler 1998, Pinard *et al.* 1999, Fredericksen & Mostacedo 2000). However, seedlings in tropical dry forests are highly limited by water availability (Lieberman & Li 1992; Marod *et al.* 2002; McLaren & McDonald 2003a, b). Hence, seedlings may have higher survival in shaded areas, where desiccation is less probable during the dry season (Lieberman & Li 1992; Ray & Brown 1995; Gerhardt 1996; McLaren & McDonald 2003a, b). In contrast, seedling growth may be faster in high light conditions of dry forest gaps during the rainy season (Rincon & Huante 1993, Gerhardt 1996, McLaren & McDonald 2003b). The balance of the trade-off in survival and growth is not clear in logged forests, where abiotic conditions are more extreme than in unlogged sites (Whitman *et al.* 1997, Dickinson *et al.* 2000).

Another frequent source of disturbance in dry forests of Central Brazil is cattle grazing inside the forest fragments (Vieira 2002). Past research suggests that large herbivores may have a strong effect on natural regeneration of forest vegetation (Relva



& Veblen 1998). Nevertheless, cattle have a patchy pattern of grazing and prefer shaded areas in these forests, where the less dense shrub strata does not restrict movement and the canopy provides some shade during the dry season (Vieira 2002, Krzic *et al.* 2003). Therefore their impact on regeneration may be higher in sites with high canopy cover, although in temperate forests of Argentina cattle had higher browsing intensities in canopy gaps, where sapling density was higher than in understory (Relva & Veblen 1998).

We conducted a factorial experiment planting seedlings of seven tree species in four forest fragments along a gradient of logging disturbance, in two habitats (gap and understory), with and without cattle present. We addressed the following questions: (1) What is the effect of treefall gaps on seedling mortality and growth? And how does this effect interact with season and intensity of logging? (2) Do cattle grazing and trampling decrease seedling survival? If so, does the impact of cattle vary predictably by habitat and by the degree of logging intensity?

The study was carried out in the northeast of Goiás state (Central Brazil; 13° 35' – 13° 40' S, 46° 44' – 46° 46' W), in the Paranã River basin. This basin has been intensely modified by human activities, mainly by cattle ranches, which account for more than 70 percent of the regional economy (Scariot & Sevilha 2005). The annual rainfall is  $1236 \pm 50$  mm (SE, data from 1969 to 1994; ANA 2005) with 89 percent falling during the wet season (October to March). The mean annual temperature is 23°C and varies little throughout the year. The landscape is flat with limestone outcrops. The dominant soil is nitosol with a clayey texture (Scariot & Sevilha 2005). Seasonally deciduous forest develops on these soils, with a canopy stratum between 17 and 23 m and a basal area of 23-28 m<sup>2</sup>/ha (Scariot & Sevilha 2000). More than 100 tree species are found, which are characteristic of the main Brazilian biomes: savanna (*Cerrado*),

xerophytic forest (*Caatinga*), and rain forest (Atlantic and Amazon Forests). Although there are few endemic species, the forest physiognomy is unique, with *Combretum* spp., *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. and *Tabebuia impetiginosa* (Mart.) Standl. being the most abundant tree species (Scariot & Sevilha 2000).

We selected seven tree species that are abundant in mature forest fragments. Five are important timber species: *Astronium fraxinifolium* Schott, *Myracrodruon urundeuva*, *Schinopsis brasiliensis* Engl. (all Anacardiaceae); *Tabebuia impetiginosa* (Bignoniaceae); and *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Mimosaceae) (IBGE 1995, Scariot & Sevilha 2000). Two study species, *Eugenia dysenterica* DC. (Myrtaceae) and *Cavanillesia arborea* K. Schum. (Bombacaceae), are among the few species that have large fruits and seeds attractive to vertebrate fauna in this region (Figueiredo 2002, Vieira 2002). *Eugenia* occupies the midstory while all other study species occupy the canopy strata. All species studied are classified as shade intolerant in the literature (Lorenzi 1992, Pinard *et al.* 1999, Lorenzi 2002, Souza *et al.* 2002). All species disperse seeds from the end of the dry to the beginning of the rainy season.

From July to October seeds were collected from at least three remnant individuals of each species in pastures of the region. Seeds were germinated directly in 0.7-l plastic bags filled with soil from pasture surrounding the fragments. *Cavanillesia* was germinated in 1.5-l bags because its seeds are larger. Seeds remained in a nursery ~ 20 km from outplanting sites from October 2000 to January 2001 under 25 percent shading, a light level intermediate between forest understory and gap environments. During this time seedlings received water daily until one week before outplanting, when they were exposed to full sun and received water every two days to acclimate them to field conditions. Seedlings were planted in the fragments on February 1-2, 2001 (middle of the rainy season). One week later all dead seedlings were replaced.

Four forest fragments were selected along a logging gradient: unlogged (U); lightly logged in 2000 (L1); heavily logged in 1997 (L2); and heavily logged and burned in 1997 (L3). In each fragment, plots were established in eight gaps and eight adjacent understory (non-gap) sites, with all sites >60 m from the fragment edge (see Sampaio 2001 showing no edge effects on the tree community). Canopy openness was much higher in gaps in L2 and L3 due to more intense logging; openness was slightly higher in understory sites in L3 because understory sites were mostly surrounded by tree gaps (Table 1).

Soil characteristics were analyzed four years after experiments were implemented, so data should be interpreted cautiously because nutrient values may have changed. We took samples at 0-10 cm depth for five gaps and five understory sites out of eight studied in each fragment (Table 1). Overall, the burned fragment (L3) had the highest levels of soil nutrients and L2 had the highest proportion of sand. Gaps had higher concentrations of Ca and Na than understory sites.

The gaps were created by selective logging (or naturally in U) 1-3.5 yr prior to the experiment. We managed gaps before planting by cutting saplings >2 m in height (residual saplings from pre-gap formation) to standardize gap structure within and among forest fragments. Smaller vegetation was disturbed considerably during the experiment establishment (cutting saplings, establishing fences, digging and planting seedlings). To prevent cattle access to half of the seedlings, we built sturdy 3 × 6 m enclosures from wood posts and wire in each gap and understory site. One seedling of each species was planted inside and one outside of these fenced areas. Seedlings were planted on a 1 × 1 m grid positioned in the center of the gap. Thus, the experimental design was: 7 species × 2 canopy conditions × 8 replicates × 2 levels of cattle access × 4 fragments × 1 seedling = 896 seedlings (128 seedlings per species). Seedlings were

measured one week after planting for height of apical meristem and diameter at stem base, and then monthly for one year. When possible, the cause of mortality was determined.

Survival after one year was analyzed as a function of the main effects (species, habitat and cattle exclosure) using log-linear analysis (Tabachnick & Fidell 2001, Statsoft 2000). Data from each fragment were analyzed independently because logging effects were not replicated. We verified the partial association of each factor and interaction, computing the likelihood ratio  $X^2$  of the model that included all main factors with the model that excluded each main factor, and then repeated the process for all two-way interactions (Statsoft 2000). To select the best model we started with a model including all significant partial associations and then eliminated factors and interactions that did not improve the model at  $P < 0.05$  (Statsoft 2000).

To test the hypothesis that mortality in gaps is higher during the dry season, we used survival analysis (Statsoft 2000). We compared the survival curves, which describe the proportion of survivors during a period as a fraction of the number alive at the beginning of the period. The Wilcoxon test was used to compare observed to expected numbers of failure in each interval (Statsoft 2000).

Growth data were analyzed as Relative Growth Rate (RGR), calculated as:  $RGR (\%) = (\ln H_{(t_2)} - \ln H_{(t_1)}) / (t_2 - t_1) \times 100$ ; where H = height, t = time in years.

For each fragment, we ran a split-plot ANOVA to test the effects of habitat (whole plot), species (split plot), and their interactions on growth in height and diameter using the PROC MIXED procedure in SAS (Littell *et al.* 1996). In cases of significant interaction between habitat and species, we analyzed the habitat effect for each species by t-tests, using the Satterwaite approximation for degrees of freedom (Littell *et al.* 1996). Since diameter and height were correlated ( $r^2 = 0.54$ ,  $P < 0.0001$ ) and results

were the same, we only present the results for height. For growth analyses, we grouped seedlings inside and outside fences, as it was clear from our observations that no seedlings had suffered cattle herbivory. *Enterolobium* was excluded from growth analyses because high mortality resulted in sufficiently small seedling numbers in certain habitat × fragment combinations to preclude statistical comparisons of growth.

After one year, overall seedling survival was 55 percent in U, 58 percent in L1, 42 percent in L2 and 77 percent in L3. Seedling survival varied among species in all fragments (Table 2), with *Astronium*, *Cavanillesia*, and *Enterolobium* generally showing lower overall survival than the other species in all fragments except L3 (Figure 1). In L2, for all but one species seedlings in gaps had lower survival than in the understory. In L3, one species (*Enterolobium*) had extremely low survival in gaps (Figure 1). The differences in mortality in gaps compared to understory were driven by higher mortality in gaps at the end of the rainy season, after which time the survival curves in the two habitats were roughly parallel (Gehan's generalized Wilcoxon test  $z = -2.07$ ,  $P = 0.039$  for L1,  $z = -6.41$ ,  $P < 0.001$  for L2, and  $z = -5.22$ ,  $P < 0.001$  for L3; Figure 2). Survival curves were similar in gaps and the understory sites in U (Gehan's generalized Wilcoxon test  $z = -0.92$ ,  $P = 0.357$ ). Cattle did not affect 1-yr seedling survival (overall 59% in cattle exclosures vs. 56% outside cattle exclosures) in any of the forest fragments regardless of habitat type (Table 2).

Seedling growth varied by logging intensity, habitat, and species (Table 3). Overall there was a trend of higher growth in heavily logged fragments (L2 and L3) compared to the less disturbed fragments (Figure 1). In contrast to survival, growth was higher in gaps than in the understory in U and L1 for most species; *Myracrodruon*, *Astronium*, *Schinopsis* and *Cavanillesia* grew at least three times faster in gaps compared to the understory in these forest fragments. In L2 and L3 there was a tendency

toward higher growth in gaps, although the difference was significant only for *Schinopsis*. *Tabebuia* and *Eugenia* had slow growth rates in general. Negative growth potential occurred when apical meristem died and seedlings sprouted lower on the stem.

Most previous studies have shown that dry forest seedlings have higher survival in closed forest compared to open areas during the dry season (Lieberman & Li 1992, Ray & Brown 1995, Gerhardt 1996, McLaren & McDonald 2003b). In contrast, in the large gaps of our more heavily logged sites, seedlings had lower survival at the end of the rainy season and beginning of the dry season, when dry spells are frequent which may result in seedling desiccation, particularly in unshaded areas (McLaren & MacDonald 2003b). By the second half of the dry season mortality rate was similar in gaps and understory sites, which is not surprising; once the forest loses leaves during the dry season, cover differences are lower between gap and understory areas. In general, past research in moister tropical forests has shown survival to be higher in gaps than in the understory (Augsburger 1984, Osunkoya *et al.* 1992, Van Rheenena *et al.* 2004). None of our study species showed significantly higher survival in gaps, although they are all classified as shade-intolerant. Rain forest understory receives 1-3% of full sun (Osunkoya *et al.* 1994) while understory in dry forest receives *ca.* 10 percent of full sun during the rainy season (Table 1 and McLaren & McDonald 2003a), so light may not be a factor limiting survival in the understory at our study site. It is difficult to explain the high mortality of *Cavanillesia* in general and *Enterolobium* in the gaps of the heavily logged sites. Both species are rare as >1 yr old plants in these forests. We noted high seedling predation by termites in *Cavanillesia* in gaps. Successional dynamics of Brazilian dry forest species are not well understood, but it appears that *Enterolobium* may be highly susceptible to desiccation in open areas, although this species can grow rapidly in gaps once established (data not shown).

The fast-growing species (*Astronium*, *Myracrodruon* and *Schinopsis*) grew more rapidly in gaps than in the understory in less disturbed forests, but growth was high in the understory in more heavily logged forests, reducing differences between gaps and understory in these sites. These growth trends can be explained by differences in both light and nutrients. Seedlings grow faster in heavily logged sites, as understory in highly logged sites is frequently quite open as it is surrounded by gaps (Table 1). Although the growth patterns in the two heavily logged sites are similar, L3 had proportionally higher growth for all species and canopy conditions analyzed. In fact, L3 was the only studied forest that was recently burned, and had the highest nutrient levels even 7.5 years after the fire event. Sites have increased nutrient availability soon after (Kennard & Gholz 2001) and even six years following a fire event (Kennard 2004), which can result in enhanced seedling growth (Kennard & Gholz 2001, Kennard 2004).

Many studies have demonstrated effects of large herbivores on natural regeneration (Relva & Veblen 1998, Brockway & Lewis 2003, Krzic *et al.* 2003). The fact that we did not detect effect of cattle on seedling survival is likely due to the low stocking rates of cattle in these forest fragments (0.5 cattle/ha). Estimated natural seedling density in this forest (54,000 seedlings/ha; Sampaio 2001) indicates ample available forage for cattle, and their impact is thus likely to be highly patchy. In a more recent study, with a shorter census interval in these same forest fragments, Guarino (2004) demonstrated that only 5 percent of seedling mortality was caused by cattle trampling. However, cattle browsing effects may be stronger during other life history stages (e.g., seed predation; Vieira 2002).

Seedling survival and growth (planted after 4 months growing in a nursery) do not appear to represent a bottleneck to forest recovery in dry forests of Central Brazil as 57 percent of seedlings survived one year after outplanting and overall relative growth

rate was 39 percent. In general seedlings show a high potential to survive and grow in the logged forests. Related research in this system suggests that germination and seedling establishment phases represent more significant barriers to forest recovery (Vieira 2002). However, open areas, such as large gaps generated by logging, can promote high seedling mortality, which could be avoided by leaving some cover and targeting planting efforts below the canopy of existing trees. The fact that seedling survival by shade-intolerant species in this study was not higher in gaps than in the understory - and indeed, was lower in some cases - corroborates the hypothesis that gaps are not strong promoters of niche differentiation of seedlings of tropical dry forests (Vargas-Rodriguez *et al.* 2005). There has been little study of which tree species are best suited for restoration of dry forests of Central Brazil; we recommend *Myracrodruon* and *Schinopsis*, as both had higher survival and growth rates across sites with a range of disturbance levels.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank the field assistants Valdeci, Tião and Edson. P. Bueno and A. Sevilha contributed to all phases of this research; Dr. C. Cordeiro helped with statistics. Members of the Holl lab group, M. Ashton, and three anonymous reviewers improved the manuscript. DLM Vieira was supported by CNPq grants and a fellowship from CentTREAD at UCSC. This paper is part of a project funded by GEF / BIRD / PRONABIO / PROBIO / MMA / CNPq and Embrapa-Cenargen.

#### LITERATURE CITED

- ANA. 2005. Sistema de Informações Hidrológicas (HidroWeb), Agência Nacional de Águas. <http://hidroweb.ana.gov.br>.
- ANDAHUR, J. P. J. V. 2001. Florestas e questões de gestão ambiental na bacia do rio Paranã. M. Sc. thesis. Universidade de Brasília, Brasília, Brazil.



- AUGSPURGER, C. K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *J. Ecol.* 72: 777-795.
- BAWA, K. S., AND R. SEIDLER. 1998. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. *Conserv. Biol.* 12: 46-55.
- BROCKWAY, D. G., AND C. E. LEWIS. 2003. Influence of deer, cattle grazing and timber harvest on plant species diversity in a long leaf pine bluestem ecosystem. *For. Ecol. Manage.* 175: 49-69
- DICKINSON, M. B., D. F. WHIGHAM, AND S. M. HERMANN. 2000. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *For. Ecol. Manage.* 134: 137-151.
- FIGUEIREDO, I. B. 2002. Padrões de polinização e dispersão de sementes de espécies arbóreas de floresta estacional decidual, Brasil Central. Bachelor Monograph, UNESP, Instituto de Biociências, Rio Claro, Brazil.
- FREDERICKSEN, T. S., AND B. MOSTACEDO. 2000. Regeneration of timber species following selection logging in a Bolivian tropical dry forest. *For. Ecol. Manage.* 131: 47-55.
- GERHARDT, K. 1996. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *For. Ecol. Manage.* 82: 33-48.
- GUARINO, E. S. G. 2004. Germinação de sementes e estabelecimento de plântulas de árvores em florestas estacionais deciduais e pastagens abandonadas. M. Sc. thesis, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil.
- HOLDSWORTH, A. R., AND C. UHL. 1997. Fire in Amazonian selectively logged rain forest and the potential for fire reduction. *Ecol. Appl.* 7: 713-725.
- IBGE. 1995. Zoneamento geoambiental e agroecológico do estado de Goiás: Região nordeste. IBGE / Divisão de Geociências do Centro-Oeste, Rio de Janeiro, Brasil.
- JANZEN, D. H., 1988. Tropical dry forest: The most endangered major tropical ecosystem. In E. O. Wilson (Ed.). *Biodiversity*, pp. 130-137. National Academy Press, Washington, DC.
- KENNARD, D. 2004. Commercial tree regeneration 6 years after high-intensity burns in a seasonally dry forest in Bolivia. *Can. J. For. Res.* 34: 2199-2207.
- KENNARD, D. K., AND H. L. GOHLZ. 2001. Effects of high- and low-intensity fires on soil properties and plant growth in a Bolivian dry forest. *Plant and Soil* 234: 119-129.
- KHURANA, E., AND J. S. SINGH. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: A review. *Environ. Conserv.* 28: 39-52.
- KRZIC, M., R. F. NEWMAN, AND K. BROERSMA. 2003. Plant species diversity, soil quality in harvested and grazed in boreal aspen stands of northeastern British Columbia. *For. Ecol. Manage.* 182: 315-325.
- LIEBERMAN, D., and M. LI. 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *J. Veg. Sci.* 3: 375-382.
- LITTELL, R., G. A. MILLIKEN, W. W. STROUP, AND R. D. WOLFINGER. 1996. SAS system for mixed models. SAS Institute, Cary, NC.
- LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Editora Plantarum, Nova Odessa, Brazil.
- \_\_\_\_\_. 2002. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil vol. 2. Editora Plantarum, Nova Odessa, Brazil.
- MAROD, D., U. KUTINTARA, H. TANAKA, AND T. NAKASHIZUKA. 2002. The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in

- Thailand. *Plant Ecol.* 161: 41-57.
- MCLAREN, K. P., AND M. A. McDONALD. 2003a. Seedling dynamics after different intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. *J. Trop. Ecol.* 19: 567-578.
- \_\_\_\_\_, AND \_\_\_\_\_. 2003b. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *For. Ecol. Manage.* 183: 61-75.
- MOONEY, H. A., S. H. BULLOCK, AND E. MEDINA. 1995. Introduction. In S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina. (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*, pp. 1-8. Cambridge University Press, New York, New York.
- OSUNKOYA, O. O., J. E. ASH, M. S. HOPKINS, AND A. W. GRAHAM. 1992. Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests. *Oecologia* 91: 569-578.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, and \_\_\_\_\_. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in Northern Queensland. *J. Ecol.* 82: 149-163.
- PINARD, M. A., F. E. PUTZ, D. RUMÍZ, R. GUZMÁN, AND A. JARDIM. 1999. Ecological characterization of tree species for guiding forest management decisions in seasonally dry forests in Lomerío, Bolivia. *For. Ecol. Manage.* 131: 201-213.
- RAY, G. J., AND B. J. BROWN. 1995. Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree propagation techniques. *Rest. Ecol.* 3: 86-94.
- RELVA, M. A., AND T. T. VEBLEN. 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *For. Ecol. Manage.* 108: 27-40.
- RINCON, E., AND P. HUANTE. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees* 7: 202-207.
- SAMPAIO, A. B. 2001. Efeito de borda nas espécies arbóreas de uma floresta estacional decidual no Vale do Paranã. M. Sc. thesis, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil.
- SANCHEZ-AZOFEIFA, G. A., M. KALACSKA, M. QUESADA, J. C. CALVO-ALVARADO, J. M. NASSAR, AND J. P. RODRÍGUEZ. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Cons. Biol.* 19: 285-286.
- SCARIOT, A., AND A. C. SEVILHA. 2000. Diversidade, estrutura e manejo de florestas decíduais e as estratégias para a conservação. In T. B. Cavalcanti, and B. M. T. Walter (Eds.). *Tópicos atuais em botânica: palestras convidadas do 51o Congresso Nacional de Botânica*, pp. 183-188. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, Brazil.
- \_\_\_\_\_, and \_\_\_\_\_. 2005. Biodiversidade, estrutura e conservação de florestas estacionais decíduais no Cerrado. In A. Scariot, J. C. Sousa-Silva, and J. M. Felfili (Eds.). *Ecologia, biodiversidade e conservação do Cerrado*. MMA, Brasília, Brazil.
- SOUZA, E. R. B., R. V. NAVES, I. F. CARNEIRO, W. M. LEANDRO, AND J. D. BORGES. 2002. Crescimento e sobrevivência de mudas de cagaiteira (*Eugenia dysenterica* DC) nas condições do cerrado. *Rev. Bras. Frut.* 24: 491-495.
- STATSOFT, INC. 2000. *Statistica for windows (Volume III): Statistics II*, 2nd edition, Tulsa, Oklahoma.
- TABACHNICK, B. G., AND L. S. FIDELL. 2001. *Using multivariate statistics*. Allyn & Bacon, Boston, Massachusetts.
- UHL, C., AND I. C. G. VIEIRA. 1989. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: A case study from the Paragominas region of the state of Pará. *Biotropica* 21: 98-106.
- VAN RHEENENA, H. M. P. J. B., R. G. A. BOOTA, M. J. A. WERGERA, AND M. U. ULLOA.

2004. Regeneration of timber trees in a logged tropical forest in North Bolivia. *For. Ecol. Manage.* 200: 39-48.
- VARGAS-RODRIGUEZ, Y. L., J. A. VÁZQUEZ-GARCÍA, AND G. B. WILLIAMSON. 2005. Environmental correlates of tree and seedling–sapling distributions in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecol.* 180: 117-134.
- VIEIRA, D. L. M. 2002. Efeitos da exploração madeireira na estrutura e regeneração de populações de árvores de floresta estacional decidual. M. Sc. thesis, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil.
- \_\_\_\_\_, AND A. SCARIOT. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Rest. Ecol.* 14: 11-20.
- WEBB, E. L. 1997. Canopy removal and residual stand damage during controlled selective logging in lowland swamp forest of northeast Costa Rica. *For. Ecol. Manage.* 95: 117-129.
- WHITMAN, A. A., N.V.L. BROKAW, AND J. M. HAGAN. 1997. Forest damage caused by selection logging of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in northern Belize. *For. Ecol. Manage.* 92, 87-96.

TABLE 1. *Characteristics of forest fragments used for seedling survival experiments in dry forests of Central Brazil. For gaps and understory, values show mean (SD).*

Attributes	Unlogged		Logged 1		Logged 2		Logged 3	
	Gap	Understory	Gap	Understory	Gap	Understory	Gap	Understory
Size (ha)	212		134		42		115	
Years since logging	-		1.0		3.5		3.5	
Basal area (m <sup>2</sup> /ha) <sup>a</sup>	24.5		18.2		9.2		10.2	
Canopy openness (%) <sup>b</sup>	34.7 (2.5)	4.4 (0.2)	39.2 (3.3)	3.4 (0.4)	82.4(2.9)	6.3 (0.6)	95.9 (0.1)	10.4 (2.3)
Sand (%)	35.0 (1.8)	36.0 (2.9)	27.5 (5.0)	25.0 (1.8)	44.0 (1.4)	40.0 (4.0)	33.0 (4.5)	33.7 (1.4)
Silt (%)	19.5 (2.7)	21.0 (4.2)	21.0 (2.9)	22.5 (0.0)	16.0 (2.2)	14.5 (1.1)	19.5 (2.1)	19.4 (1.3)
Clay (%)	45.5 (4.1)	43.0 (3.3)	51.5 (4.5)	52.5 (1.8)	40.0 (1.8)	45.5 (3.7)	47.5 (3.1)	46.9 (2.4)
Organic matter	35.5 (6.1)	34.0 (4.3)	48.6 (6.8)	41.8 (6.5)	33.9 (4.3)	40.4 (6.3)	41.0 (4.1)	41.8 (6.7)
pH in water	6.44 (0.22)	6.48 (0.74)	6.68 (0.31)	6.40 (0.20)	6.78 (0.68)	6.28 (0.53)	7.70 (0.35)	6.68 (0.34)
Ca (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	5.6 (1.8)	4.6 (1.8)	8.0 (2.3)	4.6 (1.7)	7.3 (1.3)	5.4 (2.2)	9.4 (2.0)	8.0 (2.2)
Mg (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	1.9 (0.1)	1.9 (0.1)	2.2 (0.7)	2.2 (0.8)	1.9 (0.1)	1.9 (0.1)	2.7 (1.0)	2.5 (0.9)
K (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	0.36 (0.04)	0.35 (0.08)	0.33 (0.08)	0.45 (0.09)	0.41 (0.24)	0.39 (0.11)	0.48 (0.08)	0.57 (0.10)
Na (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )100	6.4 (5.4)	5.0 (2.0)	6.4 (2.9)	4.8 (2.9)	6.6 (3.4)	4.4 (1.8)	10.2 (5.7)	8.8 (2.9)
P (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	0.8 (0.2)	0.8 (0.8)	1.1 (0.6)	1.0 (1.2)	1.7 (1.0)	0.7 (0.2)	3.1 (1.8)	0.6 (0.1)

<sup>a</sup> Individuals  $\geq 5$  cm of diameter at breast height sampled in 25 (20  $\times$  20 m) plots randomly distributed in each fragment (Scariot & Sevilha 2000).

<sup>b</sup> Estimated for each planting site during the 2001 rainy season with spherical densiometer.

TABLE 2. Summary of log-linear analyses testing for the main and interactive effects of habitat (gap and understory), species and cattle on seedling survival after one year for four fragments with different logging intensities. Note that best model  $X^2$  is the fitted model of the observed table.

	Df	Partial Association $X^2$	<i>P</i>
Unlogged			
Habitat	1	0.2	0.675
Species	6	47.7	<0.001
Cattle	1	<0.1	0.889
<b><i>Habitat</i> × <i>Species</i></b>	6	8.4	0.210
Habitat × Cattle	1	1.2	0.272
Species × Cattle	6	6.3	0.393
Best Model: Species	42	19.3	0.999
Logged 1			
Habitat	1	1.2	0.272
Species	6	37.1	<0.001
Cattle	1	0.7	0.410
<b><i>Habitat</i> × <i>Species</i></b>	6	7.6	0.270
Habitat × Cattle	1	<0.1	0.980
Species × Cattle	6	1.9	0.932
Best Model: Species	42	19.3	0.999
Logged 2			
Habitat	1	19.4	<0.001
Species	6	19.1	0.004
Cattle	1	3.2	0.075
<b><i>Habitat</i> × <i>Species</i></b>	6	9.8	0.132
Habitat × Cattle	1	3.7	0.054
Species × Cattle	6	3.7	0.717
Best Model: Species, Habitat	40	27.6	0.931
Logged 3			
Habitat	1	5.6	0.018
Species	6	16.2	0.013
Cattle	1	1.1	0.304
<b><i>Habitat</i> × <i>Species</i></b>	6	14.0	0.030
Habitat × Cattle	1	0.2	0.625
Species × Cattle	6	3.7	0.719

---

Best Model: Species × Habitat	28	8.4	0.999
-------------------------------	----	-----	-------

---

TABLE 3. Summary of split-plot ANOVA testing for the main and interactive effects of habitat (gap and understory) and species on relative growth rate of seedlings in height after one year.

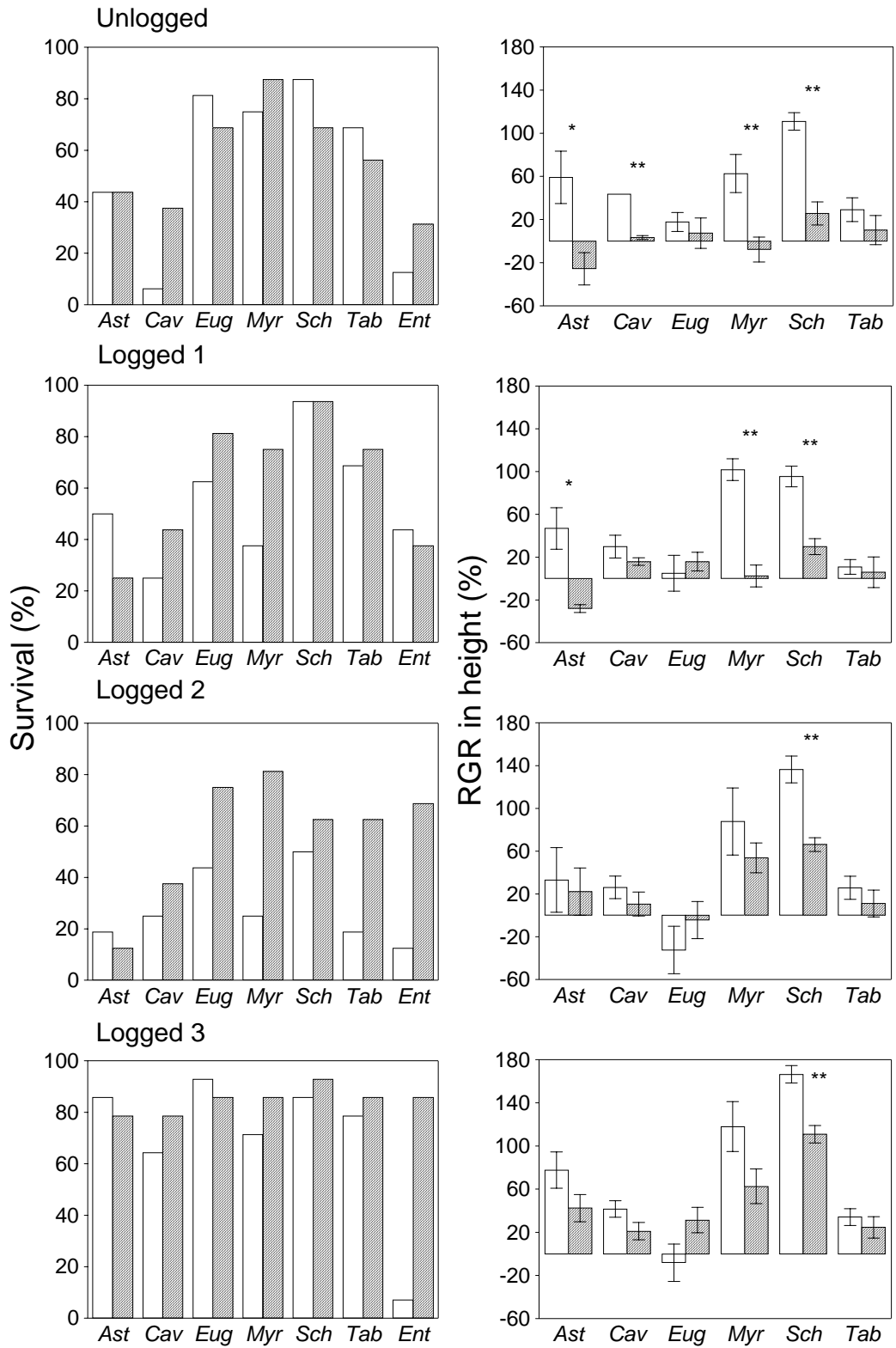
	Num df	Den df	F	P
<b><i>Unlogged</i></b>				
Habitat	1	14.2	31.0	<0.001
Species	5	21.4	11.1	<0.001
<b><i>Habitat</i> × <i>Species</i></b>	5	21.4	4.1	0.009
<b><i>Logged 1</i></b>				
Habitat	1	12.8	27.2	<0.001
Species	5	15.8	12.1	<0.001
<b><i>Habitat</i> × <i>Species</i></b>	5	15.8	9.3	<0.001
<b><i>Logged 2</i></b>				
Habitat	1	9.7	3.6	0.087
Species	5	12.8	21.2	<0.001
<b><i>Habitat</i> × <i>Species</i></b>	5	12.8	2.9	0.058
<b><i>Logged 3</i></b>				
Habitat	1	12.8	7.1	0.020
Species	5	26.1	58.5	<0.001
<b><i>Habitat</i> × <i>Species</i></b>	5	26.1	3.7	0.011

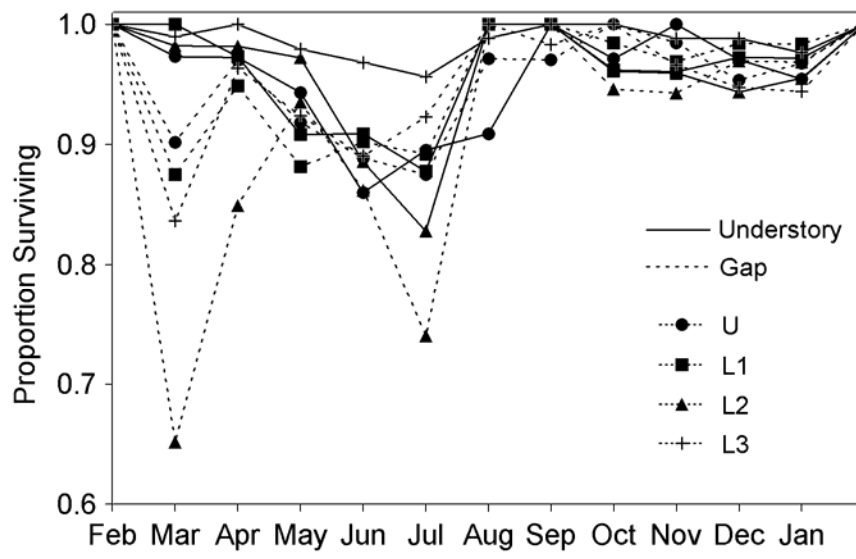
## FIGURE LEGENDS

FIGURE 1. Percent survival and relative growth rate (%) in height of seven species of tree seedlings after one year of planting in gaps (open bars) and understory sites (shaded bars) of four forest fragments along a logging intensity gradient (*Ast* = *Astronium*, *Cav* = *Cavanillesia*, *Eug* = *Eugenia*, *Myr* = *Myracrodruon*, *Sch* = *Schinopsis* and *Tab* = *Tabebuia*, *Ent* = *Enterolobium*). Significant differences in growth between gap and understory for each species are indicated (\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ).

FIGURE 2. Relative proportion of seedlings surviving (averaged across all seven species) over a year in gaps and understory sites of four forest fragments along a logging intensity gradient (U = unlogged, L1 = logged 1, L2 = Logged 2 and L3 = Logged 3). Values are the proportion of seedlings surviving since the previous census.







**IV**

## **Anexo 4**

### **Regeneração de florestas tropicais secas por rebrota de raiz no Brasil**

#### **Central**

Artigo publicado: Vieira, D.L.M., A. SCARIOT, A.B. SAMPAIO & K.D. HOLL. 2006.

Tropical dry-forest regeneration from root suckers in Central Brazil. *Journal of Tropical*

*Ecology* 22: 353-357.

## RESUMO

O objetivo deste trabalho foi verificar o potencial de regeneração por rebrota de áreas de floresta estacional decidual convertidas em pastagens e capoeira. O estudo foi conduzido na bacia do rio Paranã, na região nordeste do estado de Goiás. As áreas estudadas foram pastagens de 25 e 10 anos e Capoeira de 8 anos. A gradagem tem por finalidades desenraizar e triturar as plantas existentes e descompactar o solo superficial, revolvendo-o e eliminando toda a parte aérea das plantas. Em todas as áreas a gradagem foi realizada na época da seca, e, para assegurar que os indivíduos amostrados eram seguramente originados de rebrota, a amostragem foi feita na estação seca, quando não havia mais germinação de sementes. Na pastagem de 25 anos, foram estabelecidas parcelas a diferentes distâncias da borda com a floresta (30 parcelas de 10 x 10 m). Na pastagem de 10 anos e na capoeira foram estabelecidas 30 parcelas (10 x 10 m) ao acaso. Foram identificados e contados todos os indivíduos de espécies arbóreas. A composição de espécies nas três áreas foi comparada àquela do fragmento florestal da fazenda Flor Ermo, para indivíduos com mais de 5 cm de DAP (adultos). Na pastagem de 25 anos foram amostrados 1.261 indivíduos ( $42 \pm 15$  ind./100 m<sup>2</sup>, média  $\pm$  DP), de 39 espécies ( $11,8 \pm 2,5$  espécies/100 m<sup>2</sup>). Na capoeira, área em que não houve plantio de pasto, apenas desmatamento e gradagem, foram encontrados 5.473 indivíduos nos 0,33 ha amostrados ( $182 \pm 41$  ind./100 m<sup>2</sup>), distribuídos em 40 espécies ( $17,6 \pm 2,3$  espécies/100 m<sup>2</sup>). Na pastagem de 10 anos, foram encontrados 423 indivíduos nos 0,33 ha amostrados ( $14 \pm 6$  ind./100 m<sup>2</sup>), distribuídos em 30 espécies ( $6,5 \pm 2,2$  espécies/100 m<sup>2</sup>). A riqueza encontrada nas áreas gradeadas é similar à encontrada na floresta adjacente, onde foram amostradas 51 espécies (em 1.444 indivíduos amostrados). A pastagem de 10 anos, com o menor número de espécies, teve 59% da riqueza de adultos do fragmento e a capoeira teve 80% da riqueza. Os índices de similaridade (Sørensen) entre as áreas gradeadas e o fragmento foram sempre maiores que 0,64. Das espécies amostradas no fragmento, mas não nas pastagens, destacam-se as raras e espécies de madeira leve, que podem perder mais rapidamente a capacidade de rebrota ou mesmo não apresentarem esta capacidade por serem decompostas. Não houve relação entre distância da borda do fragmento florestal e a riqueza de espécies ( $r = 0,05$ ;  $p = 0,79$ ) ou a densidade de indivíduos ( $r = 0,22$ ;  $p = 0,25$ ). Isto indica que as rebrotas são oriundas, em sua maioria, de raízes de árvores da floresta original, que já ocorriam na área antes do corte raso, e não de plantas que chegaram à área via sementes há poucos anos e foram decepadas pela primeira vez na última gradagem. A diferenciação na capacidade de rebrota entre formas de vida ou estágio sucessional das espécies de uma comunidade é uma questão aberta e de fundamental importância, por exemplo, para o investimento em reposição de espécies que não têm esta capacidade.

## SHORT COMMUNICATION

# Tropical dry-forest regeneration from root suckers in Central Brazil

Daniel L. M. Vieira<sup>\*,†,1</sup>, Aldicir Scariot<sup>\*,‡</sup>, Alexandre B. Sampaio<sup>\*,†</sup> and Karen D. Holl<sup>§</sup>

\* Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Laboratório de Ecologia e Conservação. Parque Estação Biológica, Av. W5 Norte/Final, Caixa Postal 02372, 70770-900 Brasília, DF, Brazil

† Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Caixa Postal 04457, 70919-970, Brasília, DF, Brazil

‡ United Nations Development Programme, SCN quadra 2, bloco A, Ed. Corporate Financial Center, 7° andar, CEP 70712-901 Brasília, DF, Brazil

§ Department of Environmental Studies, University of California, Santa Cruz, CA 95064, USA

(Accepted 6 October 2005)

**Key Words:** abandoned pastures, coppice, deciduous forest, regeneration, resprout, savanna

Seed dispersal, predation, desiccation and seedling survival are strong bottlenecks that impede tropical forest recovery on abandoned agricultural lands (reviewed in Holl 2002). The ability to resprout after disturbances overcomes these barriers, as those individuals bypass the seed stage and have more vigorous shoots than seedlings (Bond & Midgley 2001, Kammesheidt 1999, Kennard *et al.* 2002). Resprouting is a particularly important recovery mechanism in tropical dry forests (reviewed in Vieira & Scariot 2006). There are a number of reasons why resprouting may be more important in dry forests than in rain forests, including slower decay rates of trunk bases (Ewel 1980), or adaptation of plants to drought (Bond & Midgley 2001, Sampaio *et al.* 1993).

Although resprouting is an important regeneration mechanism in tropical forests, many species lose resprouting ability after sequential cutting, fire and tillage (de Rouw 1993, Sampaio *et al.* 1993, Uhl *et al.* 1988). The ability of different species to resprout after repeated disturbances is not well known, particularly on sites that have been disturbed for a long period of time. If tropical tree species are able to resprout after decades of disturbance, this has important implications for tropical forest recovery and restoration, particularly since most woody tropical forest plants have seeds that do not form a long-lived seed bank (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993).

We studied regeneration from root sprouts in three areas once covered by tropical dry forest, including a 10-y-old pasture, a 25-y-old pasture and an early successional forest, in order to determine whether species composition of resprouts changes with increasing disturbance intensity and time, relative to a mature forest. We also evaluated whether the number of

species and individuals in the 25-y-old pasture decreased with distance from the mature forest; we hypothesized that there would be no significant correlation between tree species and density with forest distance, which would provide some evidence that tree seedlings were establishing from 25-y-old roots rather than from seeds that dispersed into and germinated in the pasture sometime after pasture establishment, and resprouted after the last ploughing.

Tropical dry forests in Central Brazil occur on rich soils, which results in intense deforestation for cattle pasture purposes (IBGE 1995). In the Paranã River basin, states of Goiás and Tocantins, there are many dry-forest remnants, however it is estimated that only 5% of the original forest remains (A. B. Sampaio, A. Scariot, unpubl. data). The study was carried out in north-eastern Goiás, in the municipalities of São Domingos and Guarani. The annual rainfall is  $1236 \pm 255$  mm (SD, data from 1969–1994) with 89% of the precipitation falling during the wet season from October to March ([www.hidroweb.ana.gov.br](http://www.hidroweb.ana.gov.br)). The mean annual temperature is 23 °C and remains constant through the year. The landscape is flat and the geology is dominated by limestone. The dominant soil is a nitosol with a clayey texture (IBGE 1995). Seasonally deciduous forests have a canopy height between 17 and 23 m and a basal area of 23–28 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> (dbh > 5 cm; Scariot & Sevilha 2000).

Generally, cattle farmers in the state of Goiás restore pastures every 7 y, ploughing the soil in the middle of the dry season and seeding grass at the beginning of the rainy season. This is a useful opportunity to survey resprouting species and not those establishing from seeds, as ploughing eliminates plant cover completely, allowing plants to begin resprouting after a few days. To be sure that sampled individuals all originated from root suckers we conducted the sampling in the same dry season as

<sup>1</sup> Corresponding author. Email: [dvieira@cenargen.embrapa.br](mailto:dvieira@cenargen.embrapa.br)

the ploughing (i.e. no rain events at least 3 mo before ploughing and between ploughing and survey), before any germination.

We studied one early successional area and two pastures subjected to ploughing. Rosana (13°38'S, 46°43'W) is a 55.2-ha (800 × 690 m) early successional site, bordered by pastures on two sides and successional forests on the other two. The original forest was clear cut 8 y before the study for pasture establishment, but it was abandoned immediately. The site then developed into an early successional forest and was clear cut again and ploughed 1 mo after being clear cut and 5 mo before we surveyed it in October 2003. Vegetation cover was 35%, mostly tree root suckers (15–130 cm in height). The site had *c.* 15 remnant adult trees per ha (all *Cavanillesia arborea* K. Schum.).

Fazendinha (10-y-old pasture) (13°57'S, 46°38'W) is a 22-ha (1110 × 200 m) pasture, bordered by other pastures. The original forest was clear cut 10 y prior to the study for pasture establishment. For some time, it was not ploughed or cut, allowing some tree regeneration. One y before sampling the pasture was slashed and burned and *Zea mays* L. was planted in the rainy season. Finally, the pasture was ploughed 20 d before we surveyed it in October 2003. Vegetation cover was 5%, mostly tree root suckers (15–80 cm in height), although there were also liana and herb root suckers. The pasture had *c.* two remnant adult trees per ha.

Flor Ermo (25-y-old pasture) (13°39'S, 46°45'W) is a 43.4-ha (700 × 620 m) pasture, bordered by other pastures and by an intact forest fragment (270 ha), separated by a dirt road (30 m width). The original forest was clear cut for pasture planting 25 y before the study. It was ploughed twice, first 25 y before the survey and again 2 mo before our survey in August of 2002. In this pasture, vegetation is cut annually at 20 cm above the soil before the first rains, to stimulate grass sprouting. At the time of the survey, vegetation cover was 20%, mostly tree root suckers (15–110 cm in height), although there were some liana and herb root suckers. The pasture had *c.* four remnant adult trees per ha.

In the 25-y-old pasture, we established five parallel transects separated by 100 m, perpendicular to the forest fragment edge. Plots (10 × 10 m) were established on transects at 30, 80, 130, 180, 380, 430, 480, 530 and 580 m from the edge of the forest fragment. The pasture had a patch of shallow soil on a lateritic layer, resulting in a typical cerrado (savanna) vegetation, which prevented sampling at distances of 230, 280 and 330, and at other distances on certain transects. Therefore each distance from the forest fragment edge had 2–5 plots (total = 30 plots). In the 10-y-old pasture and the early successional site we established five parallel transects separated by

100 m, and randomly distributed six plots per transect. All individuals were identified. We determined an individual as one or more stems constituting one clump (group of closely aggregated stems), which originated from one root.

Species composition (presence/absence) in the three areas was compared to the intact forest fragment (250 ha) bordering the 25-y-old pasture with the Sorensen similarity index (Kent & Coke 1994). In the intact forest fragment, individuals > 5 cm (dbh) were sampled in 60 plots of 20 × 20 m. For the 25-y-old pasture, we determined the relationship between species richness and density with distance from the edge of the forest fragment using Pearson correlation (Zar 1999). We do not propose to compare the three ploughed areas, because the intrinsic characteristics of each area and the different histories of use do not permit generalizations about age or pasture management. Another factor that could affect the results is that time between ploughing and sampling was very short for the 10-y-old pasture; therefore, more individuals could have resprouted if we had sampled later.

At the early successional site we observed  $182 \pm 41$  individuals per 100 m<sup>2</sup> of 40 species total ( $17.6 \pm 2.3$  species per 100 m<sup>2</sup>, mean  $\pm$  SD). At the 10-y-old pasture we observed  $14 \pm 6$  individuals per 100 m<sup>2</sup> of 30 species total ( $6.5 \pm 2.2$  species per 100 m<sup>2</sup>). At the 25-y-old pasture we recorded  $42 \pm 15$  individuals per 100 m<sup>2</sup> of 39 species ( $11.8 \pm 2.5$  species per 100 m<sup>2</sup>) (Table 1). Species richness found in the ploughed areas was slightly lower than in the intact forest, where 51 tree species were observed (6.0 individuals per 100 m<sup>2</sup>, total 1444 individuals).

Species richness in the ploughed sites is much higher than those recorded in literature for disturbed tropical sites with comparable histories of land use. In Costa Rica, pastures abandoned for up to 8 y had *c.* 17% of tree species richness of a reference secondary forest (25–40 y old) (Zahawi & Augspurger 1999). In the eastern Amazon, 7-y-old pastures that had burned 1–2 times and were cut 4–6 times, had 1–5 tree species per 100 m<sup>2</sup> (10% of reference forest) and 0–6 individuals per 100 m<sup>2</sup>, after being abandoned for 2.5–8 y. These were mostly composed of pioneer species regenerated from seeds (Uhl *et al.* 1988). In tropical dry forests, however, some studies show a higher frequency of resprouting after disturbance (Kennard *et al.* 2002, McLaren & McDonald 2003). McLaren & McDonald (2003) cut all stems ( $\geq 2$  cm dbh) at 50 cm in height, and 14 mo later they verified coppice shoots in 48 of the 51 sampled species (81% of stems on average).

Species richness ( $r = 0.05$ ,  $n = 30$ ,  $P = 0.79$ ) and abundance ( $r = 0.22$ ,  $n = 30$ ,  $P = 0.25$ ) in the 25-y-old pasture did not decrease with distance from the edge of the forest fragment. Furthermore, in some plots located at

**Table 1.** Species resprouting after ploughing in an early successional site, a 10-y-old pasture, and a 25-y-old pasture, in a dry-forest region of central Brazil. Individuals were surveyed in 30 plots of 10 × 10 m (3000 m<sup>2</sup>) in each area. Trees (> 5 cm dbh, 2.4 ha sampled) observed in an intact forest fragment adjacent to the 25-y-old pasture are shown. Values indicate relative abundance (%).

Family	Species	Forest fragment	Successional site	10-y-old pasture	25-y-old pasture	
Anacardiaceae	<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	1.1	< 0.1	2.6	2.2	
	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allem.	6.2	0.8	6.4	8.4	
	<i>Schinopsis brasiliensis</i> Engl.	–	< 0.1	0.2	2.5	
	<i>Spondias mombin</i> L.	1.5	4.2	–	–	
Apocynaceae	<i>Aspidosperma pyriforme</i> Mart.	3.1	1.3	0.5	1.5	
	<i>Aspidosperma subincanum</i> Mart.	3.0	12.2	15.6	13.0	
	<i>Aspidosperma</i> sp.	0.8	–	–	–	
Bignoniaceae	<i>Jacaranda brasiliensis</i> Pers.	–	< 0.1	–	–	
	<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart.) Standl.	7.9	7.1	4.7	1.3	
	<i>Tabebuia roseo-alba</i> (Ridl.) Sandwith	1.1	1.2	0.9	–	
Bombacaceae	<i>Cavanillesia arborea</i> K. Schum.	1.1	–	–	–	
	<i>Chorisia pubiflora</i> (St. Hil.) Dawson	0.5	–	–	–	
	<i>Pseudobombax tomentosum</i> (Mart. & Zucc.) A. Robyns	1.5	< 0.1	–	–	
Boraginaceae	<i>Cordia glabrata</i> A.DC.	–	< 0.1	0.5	1.7	
	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. ex I. M. Johnst.	–	2.4	–	–	
Caesalpinaceae	<i>Bauhinia</i> cf. <i>acuruana</i> Moric.	3.6	3.2	–	–	
	<i>Bauhinia brevipes</i> Vog.	21.6	14.4	6.4	1.8	
	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	0.2	–	–	0.1	
	<i>Hymenaea courbaril</i> L. var. <i>stilbocarpa</i> (Hayne) Y. T. Lee & Langenh.	0.2	–	–	1.9	
	<i>Senna spectabilis</i> (DC.) Irwin & Barneby var. <i>excelsa</i> (Schrad.) Irwin & Barneby	0.7	1.4	0.2	–	
	<i>Senna splendida</i> (Vogel) H. S. Irwin & Barneby	–	0.1	–	–	
	<i>Swartzia multijuga</i> Vogel	0.5	0.3	–	0.4	
Celastraceae	<i>Sweetia</i> cf. <i>fruticosa</i> Spreng.	0.7	< 0.1	–	0.1	
	<i>Maytenus floribunda</i> Reiss.	–	< 0.1	0.7	–	
Chrysobalanaceae	<i>Licania</i> sp.	0.7	–	–	0.1	
Combretaceae	<i>Combretum duarteanum</i> Cambess.	3.8	0.3	1.7	0.6	
	<i>Combretum</i> sp.	6.1	–	–	0.2	
	<i>Terminalia</i> sp.	0.2	–	–	–	
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum</i> cf. <i>amplifolium</i> Baill.	–	< 0.1	–	–	
Fabaceae	<i>Amburana cearensis</i> (Allemao) A. C. Sm.	0.2	–	–	–	
	<i>Dipteryx alata</i> Vogel	–	–	–	0.6	
	<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.	4.1	0.9	8.0	5.2	
	<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	3.4	1.9	13.5	1.8	
	<i>Machaerium scleroxylon</i> Tul.	1.1	1.8	9.0	12.0	
	<i>Machaerium</i> cf. <i>stipitatum</i> Vogel	7.0	28.5	1.7	7.9	
	<i>Machaerium villosum</i> Vogel	0.8	1.6	4.7	0.1	
	<i>Platypodium elegans</i> Vogel	0.5	0.1	2.1	–	
	Flacourtiaceae	<i>Casearia rupestris</i> Eichler	1.6	–	0.2	–
		<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	0.8	–	–	–
	Mimosaceae	<i>Acacia glomerosa</i> Benth.	0.2	0.4	0.2	2.9
		<i>Acacia</i> spp. <sup>1</sup>	1.0	8.0	1.4	0.2
<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart		0.2	–	–	–	
<i>Anadenanthera peregrina</i> (L.) Speg.		0.8	3.8	5.2	0.6	
Moraceae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> Morong	0.2	0.1	0.2	0.8	
	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	0.2	–	–	–	
Myrtaceae	<i>Eugenia bimarginata</i> O. Berg	–	0.1	–	–	
	<i>Eugenia dysenterica</i> DC.	1.0	< 0.1	6.9	5.4	
	<i>Eugenia</i> sp.	3.6	–	–	10.9	
	Myrtaceae sp. 1	–	0.2	0.2	–	
	Myrtaceae sp. 2	0.2	–	–	–	
Myrtaceae sp. 3	0.2	–	–	–		
Olacaceae	<i>Ximenia americana</i> L.	–	–	–	0.1	
Rhamnaceae	<i>Rhammidium elaeocarpum</i> Reiss.	0.2	–	–	0.2	
Rubiaceae	cf. <i>Amaioua</i> sp.	0.5	–	–	–	
	<i>Coutarea</i> sp.	0.2	–	–	–	
	<i>Randia armata</i> DC.	0.8	0.3	0.9	1.0	
	<i>Simira sampaioana</i> (Standl.) Steyerm.	–	< 0.1	–	–	



Table 1. Continued.

Family	Species	Forest fragment	Successional site	10-y-old pasture	25-y-old pasture
Sapindaceae	<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk.	0.8	2.8	3.5	5.2
	<i>Magonia pubescens</i> A. St. Hil.	–	–	–	4.2
	<i>Talisia esculenta</i> Radlk.	2.8	–	–	0.6
Sapotaceae	<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	0.3	–	–	–
Simaroubaceae	<i>Simarouba versicolor</i> A. St. Hil.	–	–	0.9	0.2
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	0.8	0.3	0.5	2.2
	<i>Sterculia striata</i> A. St. Hil. & Naud.	0.3	0.1	0.2	–
Tiliaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart.	–	–	–	1.0
Ulmaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	0.2	< 0.1	–	0.8
Vochysiaceae	<i>Callisthene fasciculata</i> Mart.	0.2	–	–	0.2
	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	–	–	–	0.3

<sup>1</sup>It was not possible to assign species into *Acacia paniculata* Willd., *A. polyphylla* DC. or *A. farnesiana* (L.) Willd.

500 m from the forest edge, more than 20 individuals of the same species occurred occasionally, including *Aspidosperma subincanum*, *Machaerium scleroxylon* and *Eugenia* sp., which do not form seed banks (A. Salomão, pers. comm.) and are unlikely to disperse 500 m from the forest at high densities. These results suggest that at least some species resprout for 25 y in pasture conditions.

The Sørensen similarity index was relatively high between the forest fragment and the ploughed sites (early successional site: 0.67, 25-y-old pasture: 0.64, 10-y-old pasture: 0.67). Most species found only in the forest fragment or only in ploughed areas had low densities. These species are rare, such as *Amburana cearensis* and *Albizia* cf. *niopoides*, so the results may be the result of insufficient sampling. Other species found in high density in the fragment, but not found in the ploughed sites are species with low-density wood, such as *Cavanillesia arborea* and *Chorisia pubiflora*. *Spondias mombin* and *Pseudobombax tomentosum* have soft wood and were found only in the forest fragment and in the early successional site. Species with low-density wood could lose resprouting ability faster and sometimes do not resprout at all because of decay. Recognizing good resprouting species is important, as they can have higher potential for forest restoration from stakes (Itoh *et al.* 2002).

In the 25-y-old pasture that was grazed, mowed and ploughed, 39 tree species were found resprouting from roots. This result demonstrates that resprouting ability, even after long periods of disturbance, is a conspicuous functional trait of tropical dry forest tree species and should be better evaluated to inform restoration methods.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Tião and Edson for the important contribution in the field work. A. Melo, E. Guarino and A. Sevilha gave

insights to the study. The study was supported by FNMA, CNPq and Conservation International.

## LITERATURE CITED

- BOND, W. J. & MIDGLEY, J. J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* 16:45–51.
- DE ROUW, A. 1993. Regeneration by sprouting in slash and burn rice cultivation, Taï Rain Forest, Côte d'Ivoire. *Journal of Tropical Ecology* 9:387–408.
- EWEL, J. 1980. Tropical succession – manifold routes to maturity. *Biotropica* 12:2–7.
- HOLL, K. D. 2002. Tropical moist forest. Pp. 539–558 in Perrow M. & Davy A. J. (eds). *Handbook of ecological restoration, vol. II*. Cambridge University Press, Cambridge.
- IBGE. 1995. *Zoneamento geoambiental e agroecológico do estado de Goiás: região nordeste*. IBGE/Divisão de Geociências do Centro-Oeste, Rio de Janeiro. 178 pp.
- ITOH, A., YAMAKURA, T., KANZAKI, M., OHKUBO, T., PALMIOTTO, P. A., LAFRANKIE, J. V., KENDAWANG, J. J. & LEE, H. S. 2002. Rooting ability of cuttings relates to phylogeny, habitat preference and growth characteristics of tropical rainforest trees. *Forest Ecology and Management* 168:275–287.
- KAMMESHEIDT, L. 1999. Forest recovery by root suckers and above-ground sprouts after slash-and-burn agriculture, fire and logging in Paraguay and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 15:143–157.
- KENNARD, D. K., GOULD, K., PUTZ, F. E., FREDERICKSEN, T. S. & MORALES, F. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162:197–208.
- KENT, M. & COKE, P. 1994. *Vegetation description and analysis*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester. 363 pp.
- MCLAREN, K. P. & MCDONALD, M. A. 2003. Coppice regrowth in a disturbed tropical dry limestone forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* 180:99–111.

- SAMPAIO, E., SALCEDO, I. H. & KAUFFMAN, J. B. 1993. Effect of different fire severities on coppicing of caatinga vegetation in Serra Talhada, Pe, Brazil. *Biotropica* 25:452–460.
- SCARIOT, A. & SEVILHA, A. C. 2000. Diversidade, estrutura e manejo de florestas decíduais e as estratégias para a conservação. Pp. 183–188 in Cavalcanti, T. B. & Walter, B. M. T. (eds.). *Tópicos atuais em botânica*. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília.
- UHL, C., BUSCHBACHER, R. & SERRAO, E. A. S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76:663–681.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1993. Patterns of seeds longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69–87.
- VIEIRA, D. L. M. & SCARIOT, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14:11–20.
- ZAHAWI, R. A. & AUGSPURGER, C. K. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica* 31:540–552.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 663 pp.