UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA – ÁREA DE BOTÂNICA PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

SUCESSÃO SECUNDÁRIA EM ÁREAS DE MATA ATLÂNTICA DE PERNAMBUCO:

mudanças florísticas e estruturais

LADIVANIA MEDEIROS DO NASCIMENTO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Doutor em Botânica.

Orientador: Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio

RECIFE, PE

2010

Ficha catalográfica

N244s Nascimento, Ladivania Medeiros do

Sucessão secundária em áreas de Mata Atlântica de Pernambuco: mudanças florísticas e estruturais / Ladivania Medeiros do Nascimento. -- 2010.

106 f.: il.

Orientador: Everardo Valadares de Sá Baretto Sampaio. Tese (Doutorado em Botânica) – Universidade Federal Rural de Pernambuco. Departamento de Biologia, Recife, 2010.

Inclui referências e anexo.

1. Estrutura 2. Riqueza 3. Diversidade 4. Regeneração natural 5. Florística 6. Floresta secundária I. Sampaio, Everardo Valadares de Sá Barretto II. Título

CDD 581.5

LADIVANIA MEDEIROS DO NASCIMENTO

SUCESSÃO SECUNDÁRIA EM ÁREAS DE MATA ATLÂNTICA DE PERNAMBUCO: MUDANÇAS FLORÍSTICAS E ESTRUTURAIS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica – PPGB da Universidade
Federal Rural de Pernambuco – UFRPE, como um dos requisitos para obtenção do título de
Doutor em Botânica.

Boutof em Bouineu.	
DEFENDIDA EM	
Prof. Dr. Everardo Valadares de Sá Barreto Sampaio (Presidente da banca / Orientador)	
Prof ^a Dr ^a Ana Lícia Patriota Feliciano	
Prof. Dr. Evandro Luiz Mendonça Machado	
Prof ^a Dr ^a Maria Regina de Vasconcelos Barbosa	
Prof ^a Dr ^a Maria Rejan Guedes-Bruni	

Prof. Dr. Rinaldo Luiz Ferreira Caraciolo

DEDICATÓRIA

Aos meus grandes amores: Clodoaldo e Mariana Que aguentaram firmemente os momentos de ausência e estresse

> À natureza que me revelou, com muita receptividade e carinho, um pouco dos seus segredos.

"Na natureza há um eterno viver, um eterno devir, um eterno Movimento, embora não avance um passo. Transforma-se eternamente, e não tem um momento de pausa. Não sabe deter-se, e cobre de maldições a pausa. No entanto, está parada, o seu passo é comedido, as suas exceções raras, as suas leis imutáveis..."

W. Goethe

AGRADECIMENTO

Tendo chegado ao fim do complexo caminho que conduziu a esta tese, é com carinho que agradeço a todos os que ao longo do percurso me encorajaram, apoiaram, partilharam os seus conhecimentos ou contribuiram de qualquer outra forma para que tenha chegado até aqui. Distinguirei apenas alguns deles, mas a todos quero expressar os meus sinceros agradecimentos.

Em primeiro lugar, agradeço a DEUS, por permitir que meus guias espirituais estejam sempre no meu caminho, me orientando na busca pelo crescimento conjunto do intelecto e do espírito.

Ao meu orientador Professor Dr. Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio, por permitir que escolhesse meus caminhos com liberdade e confiança.

Meus mais calorosos e profundos agradecimentos a Professora Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal, pela co-orientação deste trabalho, pelo constante apoio, por todas as oportunidades e ensinamentos ao longo de todos estes anos, mostrando todos os caminhos que levam a uma pesquisa de qualidade e confiabilidade.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de estudo e ao Projeto Fragmentos de Cooperação Brasil-Alemanha, por me acolher, apoiar e fornecer a logística para realização do trabalho, em especial ao Michael Schessl.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, pela estrutura física e de pessoal: professores e funcionário, em especial à Secretaria Kénia, à colaboração da Professora Dra. Suzene Izídio da Silva; ao Professor Dr. Valdomiro Severino de Souza Júnior pela confiança no uso do Laboratório de Física do Solo.

À Professora Dra. Ana Carolina Borges Lins-e-Silva, primeiramente pela amizade, companheirismo, pelo pacto firmado de "não enloquecermos durante o processo de tese", e segundo, por me permitir fazer parte do seleto grupo do Projeto Fragmentos, cofiando e apoiando o Sub-Projeto Capoeiras.

Aos membros do Laboratório de Ecologia de Plantas (Wilkilane Silva e Juliana S. Gomes), do Laboratório de Fitossociologia da UFRPE, em particular aos colegas que me acompanharam no campo ou laboratório (Poliana, Amanda, Séfora, Diego e Tânia), em tarefas por vezes duras e ao Laboratório de Morfologia e Taxonomia Vegetal da UFPE, em particular ao Profo Dr. Marccus Alves, Anderson Alves-Araújo e Diogo Araújo por trabalharem incansavelmente para identificação e organização da imensidão de plantas coletadas no Projeto Fragmentos.

Agradeço aos "anjos" que por ventura surgem em nossas vidas para nos apoiar em duras tarefas. Meu companheiro mateiro Gênesis Batista (Geninho) foi um desses anjos, pois com ele o difícil trabalho de campo foi realizado com precisão, paciência, coragem, companheirismo, cumpricidade e determinação. Agradeço-te imensamente, Geninho.

Há aqueles "anjos" que aparecem nos momentos finais e de maior aflição e angústia, e para isso, precisamos apenas pedir SOCORRO.... A amiga Maria Carolina Abreu foi um deste anjos em minha vida! Agradeço pela formatação do trabalho e, principalmente, por me transmitir alegria, com seu grande sorriso e a certeza de que tudo dá certo no final.

Aos amigos companheiros de Pós-Graduação Eduardo Almeida e Roberta Sampaio, pelo apoio nos momentos de grandes decisões, sempre como um pequeno grupo forte, durante toda essa longa jornada; aos amigos da jornada da vida, Mavineide, Júnior e Alexandre, por serem como anjos guardiões eternos nesta e, acretido que, em outras vidas.

Ao meu pai, por me considerar uma pessoa especial, simplismente por ser sua filha e a minha mãe, por estar sempre presente com colo de mãe e de vovó, suprindo as carências provocadas pelas ausências deste caminho que escolhi para minha vida. À minha irmã Lania, meus queridos sobrinhos, Deivison, Luiz Henrique, Dinarte e Caio, simplesmente por fazerem parte da minha vida e terem um pedaço do meu coração.

À minha família, meu amado marido Clodoaldo Borba e à minha florzinha, Mariana Borba, luz da minha vida, por serem o meu alicerce e força motriz.

Por fim, agradeço a natureza e as áreas de capoeira por permitirem que saísse diarimente com um pouco dos seus segredos, além de pequenos arranhões e mordidas de mosquitos e carrapatos, mas com a certeza de ser sempre bem vinda.

Meu muito, muito obrigada!!!!!

Deus, sobrevivi!!!!!

RESUMO GERAL

As florestas secundárias têm sido consideradas áreas prioritárias para conservação em várias partes da região tropical, por poder agir como zona tampão, servindo como habitat para as plantas e os animais vindo de florestas maduras destruídas; como corredores entre fragmentos, além da capacidade de acumular biomassa e nutrientes em taxas elevadas, manter ciclos bioquímicos e conservar solo e água em níveis comparados às florestas maduras. Os padrões sucessionais encontrados para florestas secundárias tropicais apontam uma tendência de diminuição da densidade, aumento da área basal, altura, diâmetro, riqueza e diversidade e alterações da composição florística e formas biológicas ao longo do processo sucessional. No Estado, extensas áreas agrícolas abandonadas, principalmente pelo cultivo de cana de açúcar, resultaram em fragmentos de florestas secundárias com diferentes estádios sucessionais e características biológicas pouco conhecidas. Assim, este trabalho, dividido em dois manuscritos, teve como objetivou caracterizar a composição florística por forma biológica (árvores, arbustos, ervas, epífitas e trepadeiras) e a estrutura, riqueza e diversidade das espécies lenhosas de seis capoeiras de 12 e 20 anos, provenientes do abandono de cultivo de cana de açúcar, em Igarassu, Pernambuco. As capoeiras foram selecionadas a partir de fotografías aéreas das décadas de 60, 70, 80, imagens de satélite de 2005 e entrevistas com moradores locais. Nas três áreas de 12 anos foram identificadas 136 espécies, distribuídas em 50 famílias e, nas três de 20 anos, 161 espécies e 57 famílias, um aumento equivalente a 15% na riqueza. Não houve diferença na riqueza por forma biológica entre as capoeiras de 12 e 20 anos, contudo foram evidentes as diferenças na composição florística, principalmente entre arbustos e ervas. O número de espécies do componente arbóreo aumentou com o avanço sucessional, assim como o valor de semelhança florística (índice de Sørensen = 0,41) entre as capoeiras de 12 e 20 anos de regeneração. Houve maior similaridade entre as capoeiras de 20 anos e as florestas maduras. Na matriz de similaridade composta da presença e ausência de 211 espécies arbóreas das seis capoeiras e duas florestas maduras, 53% destas ocorreram apenas nas capoeiras, não sendo registradas na amostragem quantitativa de menos de 1 ha de duas florestas maduras da USJ, porém isso significa que não existam nestas áreas, uma vez que muitas dessas espécies foram citadas no levantamento florístico completo das florestas maduras da USJ. Assim, no primeiro manuscrito concluiu-se que as espécies integrantes das áreas em regeneração são um subconjunto das florestas maduras próximas. O segundo manuscrito mostrou que, apesar dos resultados estatísticos de densidade do dossel não terem indicado diferença significativa entre os tempos de regeneração, pôde-se perceber uma tendência de diminuição, quando comparado a áreas de floresta madura da USJ, corroborando padrões para florestas tropicais. No dossel das capoeiras de 12 e 20 anos, a altura, o diâmetro e o perfilhamento médios, assim como a riqueza e a diversidade foram significativamente diferentes, sugerindo uma tendência de aumento. Enquanto, no sub-bosque as diferenças ocorreram apenas em densidade e riqueza de espécies. A área basal não foi significativamente diferente no espaço e no tempo. A distribuição por classe de diâmetro e altura indicou a substituição das espécies mais importantes no decorrer do processo sucessional. A análise de correlação canônica (CCA) sugeriu que a distribuição de abundância teria correlação com a textura do solo. De forma geral, quando comparado a dados de floresta madura, os resultados corroboram os padrões sucessionais relatados por diversos autores para florestas tropicais, com maior velocidade de recuperação da estrutura e riqueza, que da composição florística.

ABSTRACT

Secondary forests have been considered as priority areas for conservation in tropical regions due to their possible role as buffer zones. They serve as habitats for plants and animals coming from destroyed mature forests and as corridors between forest fragments. They also have the capacity to accumulate biomass and nutrients at high rates, to maintain biogeochemical cycles and to preserve soil and water at levels similar to those of mature forests. Along the successional process, secondary forests show tendencies of lower density, higher biomass, height, diameters, richness and diversity and changes in floristic composition and biological forms. In Pernambuco, large abandoned areas, mainly from sugarcane plantations, resulted in forest fragments at different successional stages, with largely unknown biological characteristics. This work, divided into two manuscripts, aimed at characterizing the flora according to the biological form (trees, shrubs, herbs, epiphytes, vines) and the structure, richness and diversity of woody species in six regenerating forest fragments, 12 and 20 years old, established at sites previously planted to sugarcane, at Igarassu municipality, Pernambuco state. The regenerating fragments were chosen based on aerial photos taken in the 60', 70' and 80', satellite images captured in 2005 and interviews with local residents. In the three 12 year old fragments, 136 species, belonging to 50 families, were identified, while in the 20 year old fragments there were 161 species, belonging to 57 families, an increase equivalent to 15% in the species richness. There were no significant differences between 12 and 20 year old fragments, in the flora distribution among biological forms. However, the species compositions were different, mainly those of herbs and shrubs. The number of species in the tree flora increased with the age of the fragment as well as their floristic similarity (Sørensen index = 0.41). The older regenerating fragments were more similar to mature forests. In the similarity matrix with 211 species, 53% occurred only in the regenerating fragments and were not registered in the survey of two mature forests in the same property but some of them are included in the general species list of mature forests of the property. The first manuscript concludes that the species in the regenerating fragments constitute a subset of the flora of the nearby mature forests. The second manuscript indicates that there was a tendency of lower canopy tree density than in the mature forests, in spite of the absence of significant differences between the fragments of different ages. This confirms the usual pattern for tropical forests. Height, diameter, branch numbers, richness and diversity of the canopy trees were higher in the older fragments while, for the undercanopy plants only density and richness were different. Basal areas were not different. Distributions into diameter and height classes indicated that the most important species changed along the successional process. Canonic correlation analysis suggested that plant density was correlated to soil texture. In general, comparing with mature forests, results corroborate the successional patterns reported by several authors for tropical forests, with a faster recovery of richness and structure than floristic composition.

SUMÁRIO

DEDICATÓRIA	iv
AGRADECIMENTOS	V
RESUMO GERAL	vii
ABSTRACT	vi
LISTA DE TABELAS	xi
LISTA DE FIGURAS	xi
INTRODUÇÃO	8
REVISÃO DE LITERATURA	10
SUCESSÃO: Histórico	10
SUCESSÃO: Método para estudo	13
SUCESSÃO: Distúrbio e histórico de uso	13
SUCESSÃO: Estrutura	16
SUCESSÃO: Riqueza, diversidade e composição florística	19
SUCESSÃO: Solos	22
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26
MANUSCRITO I - Mudanças na composição florística ao longo de uma	
cronossequência de florestas tropicais secundárias do Nordeste do Brasil	40
Resumo	41
Introdução	42
Material e Métodos	43
Resultados e discussão	44
Árvores	45
Arbustos/subarbustos	47
Ervas terrestres/epifíticas	48
Trepadeiras	49
Agradecimentos	50
Referencias bibliográficas	50
MANUSCRITO II - Mudanças na estrutura durante a sucessão de uma floresta	
secundária úmida no nordeste do Brasil	64
Resumo	65

Introdução	66
Métodos	67
Área de estudo	67
Coleta de dados	68
Análise dos dados	69
Resultados	70
Estrutura do dossel e do sub-bosque lenhoso	70
Riqueza, diversidade e distribuição de abundância de espécies lenhosas do	
dossel e sub-bosque	70
Discussão	73
Estrutura do dossel e do sub-bosque lenhoso	73
Riqueza, diversidade e distribuição de abundância de espécies lenhosas do	74
dossel e sub-bosque	74
Conclusão	76
Agradecimentos	77
Referências bibliográficas	77
CONSIDERAÇÕES FINAIS	94
ANEXOS	96
Regras de submissão do Periódico Flora	97
Regras de submissão do Periódico Forest Ecology and Management	98

LISTA DE TABELAS

MANUSCRITO I

Tabela 1. Espécies registradas nas seis capoeiras de 12 e 20 anos de regeneração	
natural na Usina São José, Pernambuco, Brasil. Coletores: L.M. Nascimento e	
G. Batista.	56
MANUSCRITO II	
Tabela 1 – Dados quantitativos do dossel e sub-bosque das capoeiras de 12 e 20	
anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil (n.s = não significativo)	82
Tabela 2 – Densidade (ind.ha ⁻¹), forma biológica e espécies indicadoras (*,	
p≤0,05) do dossel e sub-bosque das florestas secundárias (capoeiras) de 12 e 20	
anos, Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil	83
Tabela 3 - Características químicas e texturais de 180 amostras de solo, coletada	
nas capoeiras de 12 anos (90 parcelas) e de 20 anos (90 parcelas), com	
autovalores da análise de correspondência canônica (CCA), da Usina São José,	
Igarassu, Pernambuco, Brasil. t = resultado do teste estatístico; p =	
probabilidade de hipótese nula	87
Tabela 4 – Resumo dos resultados das análises de correspondência canônica da	
abundância de 27 espécies lenhosas do dossel e 50 espécies do sub-bosque	
distribuídas em 180 parcelas de capoeiras de 12 e 20 anos da Usina São José,	
Igarassu, Pernambuco. São fornecidos resultados para os dois primeiros eixos de	
ordenação	87

LISTA DE FIGURAS

MANUSCRITO I

Figura 1 - Localização das capoeiras de 12 (1, 2, 3) e 20 anos (4, 5, 6) e florestas maduras (FM1 = Silva et al. 2008; FM2 = Silva 2004) da Usina São José,	
Igarassu, Pernambuco, Brasil.)	62
Figura 2 - Número de espécies, compartilhamento e similaridade florística calculado pelo índice de Sørensen (Si) para as forma biológica das capoeiras (FS) de 12 () e 20 () anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco	63
MANUSCRITO II	
Figura 1 - Localização das capoeiras de 12 (1, 2, 6) e 20 anos (3, 4, 5) da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil. FM=Floresta madura	88
Figura 2 - Distribuição da densidade e área basal por classe de diâmetro do dossel (A) e sub-bosque (B) das capoeiras de 12 e 20 anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil	89
Figura 3 - Distribuição dos indivíduos do dossel (A) e sub-bosque (B) por classe de altura (m) das capoeiras de 12 e 20 anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil	90
Figura 4 - Espécies do dossel (A) e sub-bosque (B) com maior densidade e área basal das capoeiras de 12 e 20 anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil	97
Figura 5 - Gráfico de análise de ordenação CCA das parcelas do dossel em capoeiras (FS) de 12 anos e 20 anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil	92

Figura 6 - Gráfico de análise de ordenação CCA das parcelas do sub-bosque em	
capoeiras (FS) de 12 anos e 20 anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco,	
Brasil	93

INTRODUÇÃO

O paradigma sucessional contemporâneo do "não equilíbrio", que contradiz os paradigmas clássicos determinísticos, de equilíbrio e estabilidade, enfatiza os processos, aceitando os sistemas como abertos e ressaltando a importância de localizar o sistema ao seu entorno, além de reconhecer a importância de episódios de distúrbio na composição, estrutura e desempenho da comunidade, enfatizando a transformação dos sistemas naturais provenientes de atividades humanas (PICKETT e OSTFELD 1995).

Os padrões sucessionais em florestas tropicais após a derrubada da vegetação e o uso e abandono da terra foram documentados nas revisões de Brown e Lugo (1990) e Guariguata e Ostertag (2001), onde foi apontado que estruturalmente a densidade tende a diminuir ao longo do processo sucessional, enquanto a área basal e o volume tendem a aumentar lentamente com a idade da floresta. O aumento na riqueza e diversidade ocorre mais rapidamente que as mudanças na composição de espécies e forma biológica entre as fases sucessionais (GÓMEZ-POMPA e VAZQUEZ-YANES 1981; FINEGAN 1996; GUARIGUATA e OSTERTAG 2001). Estas mudanças são determinadas por alterações nas condições físicas e químicas do solo, devido ao histórico de uso da terra, assim como a disposição e disponibilidade espacial das manchas florestais remanescentes, que funcionam como fontes de propágulos (UHL et al. 1988; GUARIGUATA e OSTERTAG 2001).

Dada a grande extensão das florestas secundárias nos trópicos (BROWN e LUGO 1990, WHITMORE 1997, GUARIGURATA e OSTERTAG 2001) estudos que visem avaliar o potencial biológico dessas florestas em regeneração permitirão definir estratégias de conservação e ou recuperação florestal com embasamento científico.

Das florestas neotropicais, a Floresta Atlântica brasileira é a formação mais ameaçada, especialmente no Nordeste do país, em função de sua conversão em áreas agrícolas, notadamente plantios de cana de açúcar. Dos estados daquela região, Pernambuco se destaca por apresentar o maior número de levantamentos quantitativos e qualitativos, permitindo assim um razoável conhecimento da estrutura florestal (MEDEIROS-COSTA 1979; LYRA 1982; CORREIA 1996; TAVARES et al. 2000; SIQUEIRA et al. 2001; ANDRADE e RODAL 2004; FERRAZ e RODAL 2006; COSTA JÚNIOR et al. 2007; NASCIMENTO e RODAL 2007; LINS-e-SILVA e RODAL 2008; GUIMARÃES et al. 2009). Todavia, esses trabalhos priorizaram fragmentos conservados, apesar da ocorrência de grandes áreas em processos de regeneração (capoeiras) no Estado.

Portanto, existe uma enorme lacuna no conhecimento sobre a estrutura e composição florística dessas áreas.

Nesse panorama, este estudo teve como objetivo iniciar o conhecimento sobre estas áreas no Estado, através de dois manuscritos. O primeiro manuscrito parte da premissa que a composição florística varia lentamente ao longo do processo sucessional em florestas tropicais. Em busca dessas respostas foram estudadas três capoeiras de 12 e três de 20 anos para elaboração de uma lista de espécies de regeneração natural. Em cerca de 290 expedições à Usina São José, Igarassu, Pernambuco, foram quantificadas as diferenças proporcionais das formas biológicas nos dois tempos de regeneração. Foi realizada ainda, uma análise de similaridade florística com presença e ausência das espécies arbóreas que ocorreram nas capoeiras de 12 e 20 anos e em florestas maduras da mesma área de estudo.

O segundo manuscrito parte da premissa que parâmetros estruturais como densidade, área basal, riqueza e diversidade também se modifica ao longo do processo sucessional, mas em velocidades distintas. Foram analisados dados provenientes de levantamentos fitossociológicos em seis capoeiras de 12 e 20 anos de regeneração e a distribuição da abundância das espécies mais importantes correlacionadas com parâmetros físicos e químicos do solo.

REVISÃO DE LITERATURA

SUCESSÃO: Histórico

O primeiro pesquisador a formular e estabelecer o princípio da sucessão foi Cowles (1899), apud Tansley (1935), descrevendo a sucessão ecológica em dunas ao sul do lago Michigan, EUA. Cowles estabeleceu que o processo não "caminha" em linha reta e seus estágios podem ser lentos ou rápidos, diretos ou tortuosos e, frequentemente retrogressivos.

No entanto, a base conceitual da sucessão foi estabelecida por Clements (1916), que a definiu como primária, secundária, estágio seral e clímax a fim de embasar sua teoria "holística". Quando a sucessão começa num substrato previamente desocupado é denominada de sucessão primária, enquanto aquela que inicia em um local anteriormente ocupado por uma comunidade (floresta derrubada, campo agrícola abandonado) é denominada sucessão secundária. No conceito de clímax, o autor defende a hipótese que qualquer região possui um clímax teórico em direção, ao qual todas as comunidades estão se desenvolvendo, por mais lento que seja esse desenvolvimento (visão de monoclímax).

Clements, em sua teoria, enfatizou que a comunidade vegetal é um "super organismo" capaz de se dirigir, de maneira ordenada, previsível e progressiva, de um estado estrutural e funcional simples a um estado complexo. Sendo que as mudanças são estabelecidas pela própria comunidade (sistema fechado e auto-regulável), com isso os distúrbios não eram considerados fundamentais no processo sucessional e, sim, visto como exceções.

Esse ponto de vista foi questionado por Gleason (1926), em seu trabalho intitulado "The Individualistic Concept of Plant Succession", que enfatizou a importância de processos estocásticos no estabelecimento e manutenção de comunidade de plantas. Gleason questionou também a afirmação de que comunidades de plantas eram entidades orgânicas altamente integradas, chamando atenção para a unidade e comportamento individualístico das espécies de plantas em oposição aos padrões generalistas utilizados nas classificações de associações de plantas.

Gleason (1927) concluiu que as diferentes causas da sucessão podem atuar simultaneamente, mas em diferentes direções. Os efeitos da sucessão são mostrados através de mudanças no comportamento fisiológico e estrutural dos indivíduos, como tamanho (diâmetro e altura) e

densidade, e da dinâmica (ingresso e morte) no habitat. Todo o fenômeno de sucessão depende da habilidade dos indivíduos se manterem no ambiente e do seu tipo reprodução.

Seguindo a mesma linha de questionamento de Gleason, Tansley (1935) propôs que a sucessão seria um processo contínuo de mudança da vegetação, no qual os fatores dominantes das mudanças sucessionais são resultantes de interações biológicas entre as plantas e o seu habitat (sucessão autogênica) e de fatores externos (sucessão alogênica). Além disso, o autor elaborou o conceito de policlímax, em oposição ao conceito de monoclímax (criado por Clements), afirmando ser improvável que todas as comunidades de uma dada região climática convirjam para o mesmo ponto, quando as condições do habitat físico não são uniformes. Acrescentando que para esta questão, um meio-termo aceitável seria o reconhecimento de que os grandes tipos vegetacionais característicos seriam limitados por um único clímax climático teórico, embora o policlímax possa ser determinado por outros fatores, como tipo de solo, pastagens, fogo, topografia etc.

No sentido de romper com o paradigma determinístico de sucessão, Watt (1947) na síntese sobre padrões e processos em comunidade de plantas, propôs que as comunidades de plantas deveriam ser melhor concebidas como mosaicos de fases estruturais que estão sempre em mudança, provocadas por processos dinâmicos de morte, substituições e micro-sucessões. Whittaker (1953) fez a junção das visões de Gleason (1926) e Tansley (1935) para descrever a vegetação clímax em constante mudança ao longo de uma paisagem de variação contínua (gradiente ambiental).

Ainda com idéias determinísticas e predomínio da visão holística de equilíbrio e estabilidade, Margalef (1963) e Odum (1969) retrabalharam a teoria básica de Clements para incluir atributos funcionais, tais como metabolismo da comunidade, defendendo a sucessão como uma estratégia auto-organizadora, mas ainda relegando os fatores externos, como distúrbios em larga escala, variação climática e imigração de novas espécies a papéis menores.

Mueller-Dombois e Ellenberg (1974) salientaram a importância de distinguir três tipos básicos de mudanças na vegetação, decorrentes da natureza do distúrbio, do momento de sua ocorrência e das modificações provocadas pela vegetação em si mesma. Autores como Wiens (1984), Pickett e White (1985) enfatizaram a importância de ciclos relativamente frequentes de distúrbios e consideraram a mudança contínua da vegetação como uma normalidade. Estes autores ponderaram que o distúrbio funciona nas mais variadas escalas temporais e espaciais, sendo que frequência, intensidade e amplitude são suas características mais relevantes.

Numa revisão sobre os mecanismos que governam a sucessão em comunidades naturais, Connel e Slayter (1977), enfatizaram três principais modelos: facilitação, inibição e tolerância. No modelo de facilitação as espécies colonizadoras modificam o ambiente, tornando-o mais

apropriado para o estabelecimento e crescimento das espécies posteriores. Evidências que suportem este modelo aplicam-se principalmente a ambientes em sucessão primária. No modelo de tolerância as modificações causadas pelo estabelecimento dos colonizadores não interferem nas taxas de recrutamento e crescimento das espécies, e a sequência de espécies é determinada pelas características dos seus ciclos de vida. Os autores encontraram poucas evidências que suportassem este modelo. No modelo de inibição as primeiras espécies de colonizadores inibem a entrada de espécies tardias, apropriando-se de espaço e outros recursos, inibindo a invasão de novos colonizadores ou suprimindo o desenvolvimento dos que já estão presentes. Os autores encontraram um considerável conjunto de evidências que suportam este modelo.

Segundo Ricklefs (2003), todos os três mecanismos propostos em Connel e Slayter (1977) não atuam de forma independente, pois, junto com as histórias de vida, as características das espécies são fatores importantes em toda *sere*. O autor deu como exemplo as fases iniciais da sucessão em campos abandonados no Piemonte da Carolina do Norte (EUA), onde nos primeiros 3 a 4 anos os campos abandonados são dominados por um pequeno número de espécies que substituem umas as outras numa rápida sequência.

O paradigma contemporâneo, também chamado paradigma do não equilíbrio, para contradizer os paradigmas clássicos, enfatiza os processos em detrimento da busca por um estado final; aceita os sistemas como abertos e ressalta a importância de localizar o sistema em relação ao seu entorno, com o qual são trocados organismos e nutrientes; reconhece a ocorrência e importância de episódios de distúrbio na composição, estrutura e desempenho da comunidade; ressalta a multiplicidade de mecanismos reguladores; rejeita a existência de um ponto de equilíbrio; enfatiza a fluidez e transformação dos sistemas naturais e incorpora a atividade humana e seus efeitos (PICKETT e OSTFELD 1995).

Pickett et al. (2008), numa visão contemporânea da sucessão, reconheceram a importância de pontos da visão de Clements (1916) e Gleason (1926, 1927) na dinâmica da vegetação, reiterando o papel do distúrbio e do histórico de uso, da sobrevivência das espécies ou da dispersão para outros locais e as muitas causas de como as espécies se estabelecem, crescem, se reproduzem e interagem com outros organismos e com o ambiente físico. Os autores acrescentaram que o entendimento destes processos poderia permitir intervir nas mudanças da vegetação através da restauração, manejo ou conservação destas comunidades.

SUCESSÃO: Método para estudo

Quanto aos métodos de estudo da sucessão secundária em ecossistemas florestais, Gómez-Pompa e Wiechers (1979) comentaram que podem seguir vários caminhos: o primeiro método consiste em estudar através do tempo o que ocorre em uma determinada área, após esta ter sido perturbada. Porém, os autores acrescentaram que este método apresenta sérias limitações, já que requer um espaço de tempo demasiadamente grande para se obter resultados sobre o processo geral de sucessão. Outro método consiste em estudar em uma mesma zona ecológica, diversos estádios sucessionais de idade conhecida (cronossequências), uma vez que com base nas informações das amostras no espaço, podem-se interpretar as trocas ao longo do tempo. Neste sentido, Begon et al. (2007) acrescentaram a importância de uso de dados confiáveis como mapas históricos, fotografias aéreas, imagens de satélite, datação com carbono ou outras técnicas que possibilitam estimar a idade da comunidade.

A maioria dos estudos sobre o desenvolvimento de florestas secundárias na Amazônia, por exemplo, tem sido conduzida partindo das cronossequências sucessionais, representadas por uma série de sítios de diferentes idades, mas com clima, solo, topografia, uso prévio da terra e potencial de colonização similares (SALDARRIAGA et al. 1988; UHL et al. 1988; SALOMÃO 1994; STEININGER 2000; COELHO 2002).

Os poucos estudos com inventário contínuo, utilizando parcelas permanentes, se referem a estádios iniciais de sucessão vegetal após a abertura de clareiras em florestas maduras (ZWETSLOOT 1981; UHL e JORDAN 1984; UHL 1987). Conforme Pickett (1989), estudos que utilizam cronossequências e inventários contínuos são complementares, considerando que a cronossequência serve como fonte de informações descritivas para geração de hipóteses, as quais podem ser verificadas em comparação com informações obtidas nas parcelas permanentes (dinâmica). Os estudos de cronossequência são rápidos, de custo relativamente baixo, e expressam padrões de mudanças na estrutura e composição florísticas que ocorrem durante o desenvolvimento da floresta.

SUCESSÃO: Distúrbio e histórico de uso

O distúrbio é definido por Grime (1979) como um mecanismo que limita a biomassa das plantas, causando sua destruição parcial ou total. Forman e Godron (1986), apud Glenn-Lewin e Van Der Maarel (1992), conceituam o distúrbio como um evento que causa uma significante

mudança nos padrões normais dos sistemas ecológicos. Uma terceira definição trata o distúrbio como um processo que conduz a um aumento na disponibilidade de recursos para as plantas sobreviventes e ou para as novas colonizadoras (WHITE e PICKETT 1985).

As discussões em torno do distúrbio estão centradas nas suas consequências sobre a diversidade e a mudança da vegetação, especialmente sobre seus efeitos na heterogeneidade espacial e temporal dos ecossistemas e na abundância relativa das espécies presentes (DENSLOW 1987).

De acordo com Glenn-Lewin e Van Der Maarel (1992), o distúrbio e a sucessão estão essencialmente ligados. O distúrbio conduz a um aumento nos recursos a partir dos quais os indivíduos sobreviventes aceleram o seu crescimento e abrem espaço na comunidade, criando condições para o nascimento e a colonização de novos indivíduos.

O padrão de sucessão em florestas tropicais úmidas após a derrubada da vegetação e o uso da terra foi bem documentado por Brown e Lugo (1990) e Guariguata e Ostertag (2001). Mudanças na estrutura (área basal, densidade, estratificação do dossel), riqueza e composição de espécies, e no funcionamento florestal (ciclagem de nutrientes, produtividade primária líquida, luminosidade) ocorrem através de uma sequência de eventos e processos após o abandono da terra (GUARIGUATA e OSTERTAG 2001). Tais mudanças são conduzidas pelo tipo de alterações estruturais nas condições físicas e químicas do solo devido ao histórico de perturbação e uso da terra, e pela disponibilidade e disposição espacial das manchas de florestas remanescentes (estrutura e configuração da paisagem), que funcionam como fontes de sementes para a regeneração (UHL et al. 1988; GUARIGUATA e OSTERTAG 2001).

Estudos em fragmentos de floresta secundária com históricos conhecidos demonstraram que, em muitos casos, a regeneração natural sem nenhum tipo de manejo pode gerar comunidades semelhantes estruturalmente às florestas primárias em poucas décadas, assim como observado por Aide et al. (2000), Mesquita et al. (2001), Calvo et al. (2002).

De acordo com Halpern (1989), a diferença na velocidade de sucessão de áreas com históricos de uso de agricultura abandonada e que sofreram corte raso, ocorre devido, no primeiro caso, à ausência de espécies lenhosas, enquanto no outro pelo potencial de regeneração acrescido pela existência de sementes armazenadas no solo (banco de sementes) e na serrapilheira, além de rebrota de tocos e raízes.

Nos campos abandonados, principalmente se foram revolvidos por muitos anos com destruição dos bancos de sementes, a maioria das espécies envolvidas na sucessão não está presente inicialmente, mas é dispersa até o local, diminuindo a velocidade da regeneração (WILLSON e CROME 1989). Em geral, áreas grandes, muito abertas e que sofreram intensa

perturbação são mais sujeitas a deficiências na chegada de sementes (GUARIGUATA e PINARD 1998; HOLL 1999).

Uma vez que nem todas as plantas são adaptadas para rápida e ampla dispersão, campos recentemente abandonados são normalmente colonizados por poucas espécies (WILLSON e CROME, 1989), geralmente propagadas pelo vento ou por aves (AIDE et al. 2000; FINEGAN e DELGADO 2000). Espécies com frutos e sementes mais pesados, incluindo aqueles dispersados por mamíferos, não são tão móveis e chegam mais tarde (GILL e MARKS 1991; MYSTER 1993). A primeira espécie a chegar a um local pode tender a se espalhar rapidamente e inibir o crescimento de novas plântulas, limitando ainda mais a diversidade no início da sucessão (CONNELL e SLATYER 1977; MYSTER e PICKETT 1992).

De maneira geral, a recuperação da estrutura florestal em áreas pós-agrícola ocorre mais rapidamente do que a composição e riqueza de espécies (BROWN e LUGO 1990, GUARIGUATA e OSTERTAG 2001; CHADZON 2003). A recuperação lenta da composição de espécies das florestas secundárias é muitas vezes atribuída à inadequada dispersão de espécies secundárias tardias (WHITMORE 1997). A proximidade de áreas naturais intactas que funcionem como fonte de dispersão de propágulos pode acelerar o processo de regeneração (UHL 1987; UHL et al. 1988; HOLL 1999; GUARIGUATA e OSTERTAG 2001), funcionando como fontes de sementes e de agentes dispersores (HOLL 1999; CUBIÑA e AIDE 2001; MESQUITA et al. 2001), enquanto a ausência destas fontes pode provocar a estagnação do processo de sucessão, permitindo que as primeiras plantas a colonizarem o local dominem o ambiente por um longo período (GUARIGUATA e OSTERTAG 2001).

Loiselle et al. (1996), observaram que para a maioria das espécies das florestas tropicais, a entrada de sementes através da chuva de sementes é a principal fonte para sua regeneração e manutenção na floresta. Estas espécies não dependem das condições de luz no sub-bosque para germinar, apresentando germinação rápida ao atingir o solo (MARTINEZ-RAMOS e SOTO-CASTRO 1993).

Estudos de terras agrícolas abandonadas nos últimos 30-50 anos, em várias regiões tropicais, permitiram uma avaliação dos efeitos de tempo de uso da terra e sobre vários aspectos da recuperação florestal (CHADZON 2003). A partir destas avaliações, surgiram padrões claros: as taxas de recuperação são aceleradas se o uso da terra foi de baixa intensidade, se as áreas recuperadas são relativamente pequenas, se os solos são férteis e, se existem remanescentes florestais próximos (CHADZON 2003). Áreas que tenham sido submetidas a pastoreio, ao processo repetido de corte e queima ou a revolvimento da terra por mineração, garimpo etc., durante longos períodos (>10 anos) têm lenta recuperação (CHADZON 2003). Numa

cronossequência de 50 anos no México, Hughes et al. (1999) observaram este claro padrão nas áreas de agricultura abandonada.

SUCESSÃO: Estrutura

É bem conhecido que a densidade e a área basal médias das florestas tropicais variam muito com as condições de solos, água e luz, bem como entre estádios sucessionais (GUARIGUATA e OSTERTAG 2001; CHADZON et al. 2007). Geralmente, florestas maduras apresentam maior número de árvores com áreas basais grandes, enquanto florestas secundárias apresentam uma baixa densidade de árvores de maior porte e redução significativa na cobertura e altura do dossel (SALDARRIAGA et al. 1988; BROWN e LUGO 1990; AIDE et al. 1996; KAPOS et al. 1997; TABARELLI e MANTOVANI 1999; DENSLOW e GUZMAN 2000; OOSTERHOORN e KAPPELLE 2000; GUARIGUATA e OSTERTAG 2001; WILLIAMS-LINERA 2002), criando condições abióticas não-propícias à germinação e estabelecimento de espécies de plântulas características do interior da floresta, como dessecamento, aumento da temperatura, diminuição da umidade do solo, e maior taxa de danos mecânicos (GUARIGUATA e OSTERTAG 2001). Em resumo, as condições abióticas e bióticas encontradas em florestas secundárias alterariam o balanço dos fatores causadores de mortalidade em relação a áreas de floresta mais antiga, menos perturbada, e teriam forte influência na estrutura, abundância de espécies e na diversidade da comunidade (GUARIGUATA e OSTERTAG 2001).

A área basal e o volume (índice de biomassa) tende a aumentar com o aumento da idade da floresta, padrão que é visto como uma das principais características da sucessão (FINEGAN 1996; GRAU et al. 1997; GUARIGUATA e OSTERTAG 2001). O aumento tende a ocorrer de maneira mais rápida nos primeiros 25 anos da sucessão (GRAU et al. 1997; AIDE et al. 2000), mas, em alguns casos, mesmo após um longo período de tempo (60 a 100 anos), a floresta tropical ainda não recupera totalmente a área basal e volume das florestas maduras (SALDARRIAGA et al. 1988; TURNER et al. 1997, GRAU et al. 1997; LIEBSCH et al. 2007).

Na Nigéria, Aweto (1981) observou que houve um aumento na densidade, altura e diâmetro das arbóreas com a idade de abandono; no entanto, a densidade aumentou rapidamente até o sétimo ano, permanecendo constante até a fase madura, concluindo que as maiores mudanças estruturais e também florísticas são percebidas nos 10 primeiros anos de sucessão.

Numa cronossequência de 16 a 18 anos de floresta secundária regenerada após abandono por pastagem, comparada com florestas antigas úmidas na Costa Rica, Guariguata et al. (1997)

observaram que a densidade e a área basal foram semelhantes entre todos as áreas, independente da idade de abandono no dossel e sub-bosque, mas que a densidade de palmeiras foi bem superior nas florestas antigas.

Na Amazônia, Ferreira e Prance (1999), comparando três hectares de floresta madura e três de florestas secundárias de cerca de 40 anos, observaram que a densidade, área basal e biomassa foram semelhantes, enquanto a flora foi bastante distinta. Os autores concluíram que 40 anos foi um tempo suficiente para recuperação da estrutura da área, mas não da composição florística. Em contrapartida, em Porto Rico, Aide et al. (2000), estudando uma cronossequência de 71 pastagens abandonadas, observaram que 40 anos foi um tempo suficiente para recuperação da estrutura e da riqueza, mas não da composição florística, que continuava bastante diferente das florestas maduras comparadas, sugerindo plantios de enriquecimento para recompor a flora original.

Estudando dois trechos de floresta secundária de 15 e 40 anos, Oliveira-Filho et al. (2004) observaram que a densidade de árvores foi mais alta no povoamento mais jovem, particularmente para árvores menores, ao passo que os dois povoamentos não diferiram em área basal e volume por hectare. Árvores de espécies tolerantes à sombra e de espécies de sub-bosque foram significativamente mais abundantes no povoamento mais velho. Apesar de compartilharem uma grande proporção de espécies (49%) os dois povoamentos diferiram quanto à abundância de muitas espécies.

Schorn (2005), estudando áreas secundárias de Floresta Ombrófila Densa Submontana no Paraná, compreendendo três estágios distintos (inicial, 13 anos; intermediário, 20 anos; e floresta primária alterada), encontrou no estádio inicial que a densidade de árvores foi inferior a do estádio intermediário, passando 1113 para 2240 ind./ha, respectivamente, além de ter sido bastante concentrada em poucas espécies.

Na região de Bragantina, Pará, Rodrigues et al. (2007) caracterizaram e compararam a estrutura de florestas secundárias com quatro anos de idade, que foram formadas após a utilização de dois diferentes sistemas de eliminação da cobertura vegetal - o sistema alternativo que corta e tritura a biomassa e o sistema tradicional que utiliza o fogo. Os parâmetros da estrutura horizontal confirmaram um padrão bastante comum para florestas tropicais em estádio inicial de sucessão: alta densidade, baixa riqueza florística, grande abundância de gramíneas e ervas, baixa diversidade, equabilidade baixa e a presença de espécies características. No entanto, apontaram diferenças estruturais significativas entre tratamentos apenas no componente arbóreo.

A distribuição dos indivíduos por classe de altura e diâmetro são parâmetros utilizados para avaliar o estádio sucessional em que se encontram as populações das florestas (TUCKER et al. 1998). Segundo Condit et al. (1998), para se conhecer as mudanças que ocorreram no passado e

predizer o futuro, realizam-se estudos na distribuição do diâmetro das espécies do dossel, onde o número elevado de indivíduos jovens indica que a população estaria estável e crescente. Porém, ainda não é comprovada a afirmação de que populações com baixas densidades de jovens em relação a adultos estão necessariamente em declínio, devido à dificuldade e complexidade de registrar tendências populacionais de longo prazo (CONDIT et al. 1998).

Numa revisão sobre a fisiologia das florestas tropicais em processo de sucessão, Bazzaz e Pickett (1980) relataram que o crescimento em altura e diâmetro no início da sucessão pode ser extremamente rápido e, em estádios mais avançado, mais lento. Nesta revisão, os autores citaram que o crescimento em diâmetro de 2 a 3 cm anuais são comuns em espécies pioneiras e que este rápido crescimento pode estar associado com o rápido acúmulo e concentração de nutrientes nos tecidos secundários em crescimento. Richards (1996), acrescentou que a taxa média de crescimento de espécies de florestas secundárias pode ser 2 a 3 vezes superior à de espécies de florestas maduras.

Na Nigéria, Ross (1954) constatou que uma espécie arbórea pioneira muito comum (*Trema guianeensis*) em 2,5 meses após a abertura da área, formou uma copa de 60 a 90 cm de altura; em cinco anos, a vegetação tinha cerca de 10 m de altura e estava começando a estratificar; em 14 anos, a espécie dominante (*Musanga cecropioides*) formou um dossel de 23 m, e os níveis de iluminação perto do solo foram próximas aos de florestas maduras. Assim como Ewel (1976), na Guatemala, que observou crescimento em altura de 15 a 20 m em duas espécies pioneiras (*Ochroma lagopus* e *Cecropia peltata*) em 14 anos de sucessão.

Guariguata et al. (1997) avaliaram a estrutura da vegetação numa cronossequência na Costa Rica, incluindo todas as formas de crescimento (árvores, arboretas, palmeiras, arbustos, e regenerantes arbóreos), observaram que não houve diferença significativa entre o diâmetro médio do indivíduos ≥10 cm de DAP por idade, mas houve diferença entre as áreas de floresta secundária. Todas as outras formas de crescimento apresentaram diferença significativa entre as áreas por idade.

Numa cronossequência de 2 a 18 anos e uma floresta antiga em Rondônia, Alves et al. (1997) observaram que a área basal estava concentrada nos diâmetros <10 cm de DAP em todas as áreas, independente da idades de abandono, além do que foi havendo um aumento da estratificação ao longo do processo sucessional, com as áreas de 18 anos apresentando semelhança com a floresta antiga em área basal por classe de diâmetro.

Em áreas com diferentes idades e histórico de uso na Costa Rica, Kalacska et al. (2004) observaram que em todas as áreas a maior densidade ocorreu nas menores classes de diâmetro, mas que nas maiores classes houve um aumento da densidade da idade de abandono. Schorn

(2005), no sub-bosque de áreas em regeneração no Paraná, encontrou o mesmo padrão de comportamento do dossel de florestas tropicais, isto é, maior concentração de indivíduos e espécies nas menores classes de diâmetro. Kalacska et al. (2004) e Brearley et al. (2004), na Indonésia, quando compararam a distribuição da densidade por classe de diâmetro entre os estádios iniciais e os intermediários da sucessão, não encontraram diferenças significativas entre eles.

Numa floresta secundária no Pará, Carim et al. (2007) encontraram uma baixa frequência de indivíduos e biomassa nas classes diamétricas acima dos 30cm mesmo após 40 anos de abandono. Os autores justificam o baixo incremento em diâmetro pelo histórico de uso da terra, que antes do abandono e início da sucessão, teve, por vários anos, intenso cultivo de mandioca e manejo por métodos tradicionais de corte e queima.

SUCESSÃO: Riqueza, diversidade e composição florística

De acordo com autores como Odum (1969) e Margalef (1968, 1997), a diversidade deve aumentar ao longo do processo sucessional, assim como a complexidade estrutural. Esta hipótese foi apoiada por ecologistas como Bazzaz (1975), Myster e Pickett (1992), Aide et al. (1996) e Kalacska et al. (2004) que estudaram as comunidades em processo inicial e intermediário da sucessão. Entretanto, Chadzon et al. (2007), alertaram para a dificuldade de comparações diretas pela falta de uniformização das medidas de diversidade.

Na Nigéria, Aweto (1981), analisando a sucessão secundária de florestas úmidas perenifólias, com idades de 1, 3, 7 e 10 anos e uma floresta madura, observou que embora o número de espécies e o número de espécies arbóreas tenham aumentado consideravelmente durante a sucessão, o número total de espécies tendeu a estabilizar-se depois do sétimo ano.

Ribas et al. (2003), estudando a composição florística de dois trechos de floresta secundária com idade de 15 e 30 anos em Viçosa, Minas Gerais, não encontraram diferença significativa com a idade de abandono, com 67 e 69 espécies, respectivamente. Também em Minas Gerais, Araújo et al. (2005) encontraram valores semelhantes (64 espécies), estudando a regeneração natural em área de estéril de caulim de 20 anos. No entanto, os autores ressaltaram que há uma tendência a aumento da riqueza de espécies em função do avanço do processo sucessional, assim como observado por Tabarelli e Mantovani (1999).

Anderson (2007) analisou uma cronossequência de 62 florestas tropicais e comprovou a teoria de queda na chegada de novas espécies ao longo do tempo, enquanto as perdas de espécies não apresentam tendências temporais.

As mudanças de espécies por forma biológica foram descritas por Gómez-Pompa e Vazquez-Yanes (1981), através de cinco estádios sucessionais em florestas secundárias no México. Para os autores, o primeiro estádio é dominado por espécies de vida curta, especialmente ervas, além de arbustos ou arbóreas de pequeno porte, podendo durar meses, sendo mais longo se a área, anteriormente tiver sido utilizada para pastagem. O segundo estádio é dominado por arbustos secundários que eliminam as ervas em função do sombreamento. Durante este estádio as espécies de sombra que requerem temperaturas mais baixas e elevados níveis de luz para germinarem aparecem, dependendo da área, pode durar de 6 a 18 meses. Este é um período de rápido crescimento, dominado por arbustos de vida curta (*Piper, Myriocarpa, Urera* e *Solanum*) com até 3 m da altura. Na sombra produzida por estes arbustos algumas ervas do estádio anterior persistem. O terceiro estádio pode durar de 3 a 10 anos, sendo dominado por árvores secundárias de baixa estatura (Heliocarpus, Trema, Hampea e Miconia) embora contenha árvores altas. Estas árvores altas com 10 m ou mais (Cecropia, Didymopanax, Ochroma, Robinsonella) caracterizam o próximo estádio, com duração de 10 a 40 anos ou mais. Algumas árvores primárias, que finalmente alcançam 25 m ou mais, também ocorrem neste estádio. Estas espécies compreendem a vegetação dominante do quinto estádio sucessional.

De forma muito semelhante, Finegan (1996) descreveu as mudanças na composição florística do dossel, caracterizando a primeira década da sucessão pelo domínio de espécies de vida curta, como *Cecropia*, *Ochroma* e *Solanum*, além de muitas Melastomataceae e Rubiaceae. Depois deste período, o dossel seria dominado por espécies arbóreas de vida longa e estatura alta, mas que necessitam de luz, como por exemplo: *Alchornea*, *Cordia*, *Inga*, *Jacaranda*, *Laetia*, *Simarouba*, *Spondias*, *Trema*, *Vochysia* e *Vismia*, ou por espécies de ampla distribuição, como *Didymopanax morototoni* (Araliaceae), *Goupia glabra* (Celastraceae), *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae), *Laetia procera* (Flacourtiaceae) e *Simarouba amara* (Simaroubaceae).

O aumento da riqueza e diversidade é acompanhado também pelo aumento da equabilidade (uniformidade), assim como visto por Nicholson e Monk (1974), estudando uma cronossequência de 2 a 200 anos de idade na Geógia (EUA), onde a riqueza e equabilidade das formas de crescimento (herbáceas, trepadeiras, arbustos e árvores) aumentaram rapidamente após as fases iniciais da sucessão e, depois a uma velocidade cada vez menor durante os outros estádios.

Diversos autores constataram em florestas tropicais, a maior abundância de lianas (DeWALT et al. 2000; PEÑA-CLAROS e De BOO 2002) e arbustos na fase inicial da sucessão,

enquanto palmeiras, árvores do dossel e arvoretas do sub-bosque têm maior abundância nas fases posteriores da sucessão e nas florestas maduras. (GUARIGUATA et al. 1997). Este padrão também foi encontrado por Capers et al. (2005), estudando uma cronossequência (13, 16, 21 e 26 anos) de pastagens abandonadas na Costa Rica.

Numa revisão sobre os padrões e processos em florestas secundárias neotropicais, Finegan (1996) salientou que é importante lembrar que a riqueza de espécies é apenas um descritor e não um indicador da recuperação florestal, que pode, em poucas décadas, ser recuperada, porém a matriz de espécies sempre será diferente. O autor alertou para o fato que a composição de espécies deve ser levada em consideração na escolha de áreas prioritárias para conservação.

As mudanças na composição florística são geralmente mais rápidas entre as espécies iniciais que entre as tardias (SHUGART e HETT 1973). Saldarriaga (1988) observou que, apesar da rápida recuperação da riqueza das florestas secundárias após 40 anos na Colômbia, estas diferiram em termos de composição florística das florestas maduras, destacando três espécies pioneiras dominantes (*Vochysia* spp., *Goupia glabra* e *Jacaranda copaia*).

Oliveira e Jardim (1998) observaram a importância em abundância de espécies de Melastomataceae, Salicaceae, Clusiaceae e Lacistemataceae nos estádios inicial e intermediário de uma floresta secundária no Pará. A presença de espécies de Melastomataceae e Malpighiaceae, bem como a grande riqueza e abundância de Myrtaceae foi considerado um bom indicador da manutenção da diversidade e de várias interações ecológicas, especialmente as que envolvem animais e plantas (CARIM et al. 2007). Segundo Rocha e Silva (2002), estas famílias possuem muitas espécies que atraem vertebrados dispersores que, por sua vez, são elementos chave para a continuidade do processo sucessional. Myrtaceae e Rubiaceae estão entre as famílias que mais contribuem para elevada riqueza de espécies do sub-bosque de áreas de floresta atlântica (MELO e MANTOVANI 1994; SILVA 1994; GUILHERME et al. 2004).

Num estudo na Serra do Baturité, Ceará, Cavalcante et al. (2000) observaram diferenças na organização comunitária, na similaridade florística e na fitodiversidade de áreas de florestas preservadas e desflorestadas há 24 anos. Myrtaceae, Malpighiaceae, Clusiaceae e Leguminosae foram as famílias mais importantes na área preservada, enquanto na área desflorestada foram Leguminosae, Clusiaceae, Melastomataceae e Cecropiaceae.

Em floresta secundária da Amazônia, Carim et al. (2007) observaram a supremacia da família Leguminosae em termos de riqueza, abundância de indivíduos e área basal, confirmando a importância desta família na floresta amazônica, inclusive nos processos de sucessão secundária, assim como visto por Gama et al. (2002), Baar et al. (2004) e Alvino et al. (2005). Ainda segundo Carim et al. (2007), a ausência de Salicaceae, Clusiaceae, Lacistemaceae e Melastomataceae entre

as mais representativas quanto à riqueza e abundância de espécies, caracterizou a área de 40 anos como floresta secundária relativamente madura.

Durigan et al. (2008), analisando as relações de similaridade florística entre 21 comunidades florestais de diferentes estádios sucessionais, localizadas na região do Planalto de Ibiúna, São Paulo, observaram que dentro de uma mesma formação vegetal, comunidades em etapas paralelas do processo sucessional tendem a ter floras semelhantes, mas são estruturalmente distintas, sugerindo que a evolução estrutural da floresta não acompanhou as mudanças florísticas esperadas ao longo da sucessão secundária.

SUCESSÃO: Solos

O solo, em relação ao clima, à geologia e a outros fatores do ambiente, é considerado como o melhor estratificador de ambientes (RESENDE e REZENDE 1983). Ele varia em pequenas distâncias e suas características, inclusive as topográficas, podem originar padrões intrincados de disponibilidade de recursos, como radiação solar direta, água e nutrientes, o que influência a vegetação, a sustentabilidade agrícola, a erosão e os desbarrancamentos e a biodiversidade (RESENDE et al. 2002). À medida que os solos se desenvolvem e aumentam a sua capacidade de retenção de umidade, aumenta a densidade de plantas (STODDART e SMITH 1955).

Uma vez que o solo e a vegetação estão intimamente relacionados, é óbvio que os cinco fatores de formação do solo propostos por JENNY (1941), como o clima, organismo, relevo, material de origem e tempo, são os mesmos que determinam a formação da vegetação. A vegetação não é determinada pelo solo e nem o solo é determinado pela vegetação. Vegetação e solo desenvolvem-se ao mesmo tempo (MAJOR 1951).

Segundo Golley et al. (1978), o solo superficial é uma parte dinâmica do ecossistema; contém uma concentração total maior dos elementos essenciais do que o material de origem, atuando, em parte, como um reservatório de nutrientes. O processo de recuperação das características químicas e físicas do solo degradado, pelo qual a própria vegetação é responsável, ocorre através da adição de matéria orgânica e regulação dos regimes hídricos e térmicos, obedecendo a um ritmo imposto pelas fases sucessionais.

Jordan e Kline (1972) e Odum (1969) acrescentaram que com o avanço da sucessão pode haver acúmulo ou perda de nutrientes no solo. Um balanço positivo pode ser consequência do aumento de biomassa, que aumenta, consequentemente, o índice de ciclagem; enquanto, um

balanço negativo pode ser devido a porções normais de perda e um grande déficit pode indicar ruptura nos processos dinâmicos do solo.

A possibilidade de que fatores do solo controlem a ocorrência das espécies em florestas tropicais tem a muito intrigado os pesquisadores, sendo que os fatores químicos do solo foram os primeiros a serem estudados, dada a necessidade desse tipo de conhecimento na agricultura (SOLLINS 1998).

De maneira geral, as florestas secundárias tendem a acumular rapidamente nutrientes nas folhas e raízes nos estádios iniciais da sucessão (GÓMEZ-POMPA e VÁZQUEZ-YANES 1974). Segundo Bazzaz (1996), as mudanças mais drásticas no solo ocorrem no primeiro ano de sucessão e os principais fatores que provocam estas alterações são a adição de matéria orgânica, o desenvolvimento de uma camada de serrapilheira e a estabilização da superfície do solo. Nos estádios mais tardios, o retorno de nutrientes tende a ser mais lento, porque a maioria da biomassa fica alocada na madeira (PEET 1992). Porém, é importante ressaltar que a recomposição dos nutrientes depende do tipo de floresta e de solo, além do tipo e intensidade da atividade do uso da área (KAPELLE et al. 1995; FOSTER et al. 2003).

As perturbações que iniciam a sucessão secundária geralmente causam aumento na disponibilidade de nitrogênio, porque a supressão da vegetação dominante aumenta a temperatura e a umidade do solo, causando um aumento da decomposição e da liberação de nitrogênio (TILMAN 1987, 1988; VITOUSEK et al. 1989). Além disso, as primeiras espécies colonizadoras na sucessão secundária apresentam muitas vezes crescimento rápido, com alto teor nutritivo e relativamente, alto taxas de decomposição e de liberação de nutrientes. Após este primeiro impulso, é esperado o declínio do nitrogênio (GRIME 2001), como visto por Rice e Pancholy, citados por Odum (1988), numa série de trabalhos da década de 70, que mostraram evidências da inibição da nitrificação nos estádios maduros do processo sucessional, sugerindo que pode haver mudanças na fonte de nitrogênio, do nitrato para a amônia, durante a sucessão.

Denslow et al. (1998) observaram que em florestas com alta disponibilidade de nutrientes no solo pode haver o favorecimento das espécies que apresentam elevada taxa de crescimento durante os estádios iniciais de sucessão, pois as espécies com baixas taxas de crescimento tendem a responder menos ao aumento nos níveis de nutrientes. Segundo Pereira et al. (1999), as espécies arbóreas, em geral, apresentam maiores taxas de crescimento em solos úmidos, de boa aeração e ricos em nutrientes.

Oliveira Filho et al. (1998) e Fagundes et al. (2007), trabalhando em florestas de Minas Gerais, encontraram uma forte correlação entre a distribuição das espécies na área e os diferentes tipos de solo, vinculado a diferenças de drenagem, fertilidade e declividade.

Na Amazônia, Gehrich et al. (2005) estudaram o papel da fixação biológica do nitrogênio em florestas secundárias de 2 a 25 anos e em florestas maduras. Os autores constataram que a fixação foi elevada em todas as áreas secundárias e baixa em florestas maduras, tendo como principal argumento a elevada percentagem de Leguminosae capazes de rebrotar nas áreas secundárias.

A análise dos teores de nutrientes e carbono nas camadas superficiais do solo pode detectar pequenas diferenças com o desenvolvimento da vegetação secundária, resultado da maior adição de matéria orgânica com a sucessão (GUARIGUATA e OSTERTAG 2001). Como mostrou o estudo de Wisniewski et al. (2000), há um aumento dos teores de nutrientes do solo nos estádios sucessionais mais avançadas, além de uma tendência a diminuição da acidez ao longo do processo, em função do maior aporte de matéria orgânica.

De maneira mais específica e sem tirar a importância dos demais macro e micronutrientes, o fósforo é um nutriente considerado determinante no crescimento das plantas, uma vez que tem considerável importância no metabolismo do carbono, bem como na formação de açúcares fosfatados (GRANT et al. 2001). Esse elemento é absorvido pelas plantas, sobretudo na forma de diidrogenofosfato ou fosfato diácido (H2PO4-), porém no solo, sua abundância relativa é controlada pelo pH e sua concentração na solução do solo, geralmente é baixa, devido a sua rápida adsorção nas superfícies coloidais e a formação de precipitados como fosfatos de cálcio, magnésio, ferro ou de alumínio (VAN RAIJ et al. 2001).

Em solos ácidos, como em geral ocorre na Amazônia, a concentração de fósforo é bastante limitante para o crescimento das plantas (DIAS FILHO 1998). Em áreas degradadas, as plantas são submetidas a situações extremas no que concerne à captação e utilização dos recursos primários (luz, CO₂, H₂O e nutrientes) e necessitam desenvolver estratégias adaptativas que favoreçam o estabelecimento e o crescimento nessas áreas durante o seu ciclo de vida (PUERTA 2002).

A correlação entre as propriedades físicas e químicas do solo e a idade de abandono foi defendida por Bard (1952), analisando a estrutura da sucessão secundária numa cronossequência (1, 2, 5, 10, 15, 25, 40 e 60 anos) em florestas dos Estados Unidos. Spittler (2001), reafirmou esta hipótese, observando que, ao longo do processo de sucessão secundária, o solo tende a sofrer mudanças em suas características, com tendência de aumento do pH e melhoria das propriedades físicas, devido à maior abundância de raízes e fauna de solo.

Os solos tropicais, especialmente os arenosos que ocorrem nas planícies litorâneas brasileiras, são conhecidos por sua baixa fertilidade, devido à alta lixiviação e intemperismo aos quais são impostos (VITOUSEK e SANFORD 1986). Segundo Chapin III (1980), os solos

inférteis como os arenosos são dominados por espécies de crescimento lento, devido à sua baixa capacidade de fotossíntese e absorção de nutrientes. O requerimento anual de nutrientes destas espécies é baixo porque a produção de tecidos é lenta e a taxa da perda de nutrientes através da lixiviação e senescência das folhas, é baixa.

Numa comparação global, incluindo as florestas tropicais, temperadas e florestas secundárias, Johnson et al. (2002) mostraram que o acúmulo de biomassa em solos arenosos pobres em nutrientes é menor do que em solos não-arenosos, e que tanto a fertilidade do solo e a umidade tendem a variar com a textura do solo. Zarin et al. (2001), acrescentaram que a a textura do solo está correlacionada com a taxa de acúmulo de biomassa em áreas de agricultura abandonada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIDE, T.M.; ZIMMERMAN, J.K.; ROSARO, M.; MARCANO, H. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. **Biotropica**, v. 28, n. 1, p. 537-548, 1996.

AIDE, T.M.; ZIMMERMAN, J.K.; PASCARELLA, J.B.; RIVERA, L.; MARCANO-VEJA, H. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. **Restoration Ecology**, v. 8, n.4, p. 328-338, 2000.

ALVES, D.S; SOARES, J.V.; AMARAL, S; MELLO, E.M.K.; ALMEIDA, S.A.S.; SILVA, O.S.; SILVEIRA, A.M. Biomass of primary and secondary vegetation in Rondônia, Western Brazilian Amazon. **Global Change Biology**, v. 3, n.1, p. 451-461, 1997.

ALVINO, F.O.; SILVA, M.F.F.; RAYOL, B.P. Potencial de uso das espécies arbóreas de uma floresta secundária, na Zona Bragantina, Pará, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 35, n. 4, p. 413-420, 2005.

ANDEL, T.V. Floristic composition and diversity of mixed primary and secondary forests in Northwest Guyana. **Biodiversity and Conservation**, v.10, n. 10, p. 1645-1682, 2001.

ANDERSON, K.J. Temporal patterns in rates of community change during succession. **The American Naturalist**, v. 169, n. 6, p. 780-793, 2007.

ANDRADE, K.V.S.A.; RODAL, M.J.N. Fisionomia e estrutura de um remanescente de floresta estacional semi-decidual de terras baixas no nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 3, p. 463-474, 2004.

ARAÚJO, F.S.; MARTINS, S.V.; MEIRA NETO, J.A.A.; LANI, J.L.; PIRES, I.E. Florística da vegetação arbustivo-arbórea colonizadora de uma área degradada por mineração de caulim, em Brás Pires, MG. **Revista Árvore**, v.29, n. 6, p. 983-992, 2005.

AWETO, A.O. Secondary Succession and Soil Fertility Restoration in South-Western Nigeria: I. Succession. **The Journal of Ecology**, v. 69, n. 2, p. 601-607, 1981.

BAAR, R.; CORDEIRO, M.R.; DENICH, M.; FÖLSTER, H. Floristic inventory of secondary vegetation in agricultural systems of East-Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, n. 3, p. 501-528, 2004.

BARD, G.E. Secondary Succession on the Piedmont of New Jersey. **Ecological Monographs**, v. 22, n. 3, p. 195-215, 1952.

BAZZAZ, F.A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. **Ecology**, v. 56, p. 485-488, 1975.

BAZZAZ, F.A. Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 320p.

BAZZAZ, F.A.; PICKETT, S.T.A. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. **Annual Review Ecology and Systematics**, v. 11, p. 287-310, 1980.

BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J.L. **Ecologia de indivíduos a ecossistemas**. 4 ed. Porto Alegre: Artmed Editora S/A. 2007. 752p.

BREARLEY, F.Q.; PRAJADINATA, S.; KIDD, P.S.; PROCTOR, J.; SURIANTATA. Structure and floristics of an old secondary rain forest in Central Kalimantan, Indonesia, and a comparison with adjacent primary forest. **Forest Ecology and Management**, v. 195, p. 385-397, 2004.

BROWN, S.; LUGO, A.E. Tropical secondary forests. **Journal of Tropical Ecology**, v.6, p.1-32, 1990.

CALVO, L.; TÁRREGA, R.; de LUIS, E. Secondary succession after perturbations in a shrubland community. **Acta Oecologica**, v. 23, p. 393-404, 2002.

CAPERS, R.S.; CHAZDON, R.L.; BRENES, A.R.; ALVARADO, B.V. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. **Journal of Ecology**, v. 93, n.6, p. 1071-1084, 2005.

CARIM, S., SCHWARTZ, G., SILVA, M.F.F. Riqueza de espécies, estrutura e composição florística de uma floresta secundária de 40 anos no leste da Amazônia. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 2, p. 293-308, 2007.

CAVALCANTE, A.M.B.; SOARES, J.J.; FIGUEIREDO, M.A. Comparative phytosociology of tree sinusiae between contiguous forests in different stages of succession. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 60, n. 4, p. 551-562, 2000.

CHADZON, R.L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n.1-2, p. 51-71. 2003.

CHAPIN III, F.S. The mineral nutrition of wild plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, p. 233-240, 1980.

CHAZDON, R.L.; LETCHER, S.G.; VAN BREUGEL, M.; MARTÍNEZ-RAMOS, M., BONGERS, F., FINEGAN, B. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of the Royal Society Biological**, v. 362, n. 1478, p. 273-289, 2007.

CLEMENTS, F.E. Plant succession an analysis of development of vegetation. Carnegie Inst. Wash. Pub., 1916. 242p.

COELHO, R.F.R. Análise florística e estrutural de uma floresta em diferentes estágios sucessionais no município de Castanhal, Pará. 2002. 48 f. Dissertação (Mestrado) - Ciências Florestais, Universidade Federal Rural da Amazônia. Belém. 2002.

CONDIT, R.; SUKUMAR, R.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. **The American Naturalist**, v. 152, p. 495-509, 1998.

CONNELL, J.H.; SLATYER, R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1119-1144, 1977.

CORREIA, M.S. Estrutura da vegetação da mata serrana de um brejo de altitude de **Pesqueira–PE**. 1996. 89 f. Dissertação (Mestrado) – Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco. Recife. 1996.

COSTA JÚNIOR, R.F.; FERREIRA, R.L.C.; RODAL, M.J.N.; FELICIANO, A.L.P.; SILVA, W.C. Florística arbórea de um fragmento de Floresta Atlântica em Catende, Pernambuco – Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 2, n. 4, p. 297-302, 2007.

CUBIÑA, A.; AIDE, T.M. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. **Biotropica**, v. 33, n. 2, p. 260-267, 2001.

DENSLOW, J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 431-451, 1987.

DENSLOW, J.S.; ELLISON, A.M.; SANFORD, R.E. Treefall gap size effects on above and below-ground processes in a tropical wet forest. **Journal of Ecology**, v. 86, p. 597-609, 1998.

DENSLOW, J.S.; GUZMAN, S. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. **Journal of Vegetation Science**, v. 11, p. 201-212, 2000.

DeWALT, S.J.; SCHNITZER, S.A.; DENSLOW, J.S. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, p. 1-19, 2000.

DIAS FILHO, M.B. Pastagens cultivadas na Amazônia oriental brasileira: processos e causas de degradação e estratégias de recuperação. In: DIAS, L.E.; MELLO, J.W.V. (eds). **Recuperação de áreas degradadas**. Viçosa: DSO-UFV/SOBRADE. 1998. p. 135-147.

DURIGAN, G.; BERNACCI, L.C.; FRANCO, G.A.D.C.; ARBOCZ, G.F.; METZGER, J.P.; CATHARINO, E.L.M. Estádio sucessional e fatores geográficos como determinantes da similaridade florística entre comunidades florestais no Planalto Atlântico, Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 22, n. 1, p. 51-62, 2008.

EWEL, J.J. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. **Journal of Ecology**, v. 64, p. 293-308, 1976.

FAGUNDES, L.M.; CARVALHO, D.A.; VAN DEN BERG, E.; SÁ E MELO MARQUES, J.J.G.; MACHADO, E.L.M. Florística e estrutura do estrato arbóreo de dois fragmentos de florestas decíduas às margens do Rio Grande, em Alpinópolis e Passos, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 1, p. 65-78, 2007.

FERRAZ, E.M.N.; RODAL, M.J.N. Caracterização fisionômica-estrutural de um remanescente de floresta ombrófila montana de Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n.4, p. 911-926, 2006.

FERREIRA, L.V.; PRANCE, G.T. Ecosystem recovery in terra firme forests after cutting and burning: a comparison on species richness, floristic composition and forest structure in the Jaú National Park. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 130, p. 97-110, 1999.

FINEGAN, B. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 11, n. 3, p. 119-124, 1996.

FINEGAN, B.; DELGADO, D. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. **Restoration Ecology**, v. 8, n. 4, p. 380-393, 2000.

FOSTER, D.; SWANSON, F.; ABER, J.; BURKE, I.; BROKAW, N.; TILMAN, D.; KNAPP, A. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. **Bioscience**, v. 53, n.1, p. 77-88, 2003.

GAMA, J.R.V.; BOTELHO, S.A.; BENTES-GAMA, M.M. Composição florística e estrutura da regeneração natural de floresta secundária de várzea baixa no estuário amazônico. **Revista Árvore**, v. 26, n. 5, p. 559-566, 2002.

GEHRING, C., VLEK, P.L.G, SOUZA, L.A.G., DENICH, M. Biological nitrogen fixation in secondary regrowth and mature rainforest of central Amazonia. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 111, n.1-4, p. 237-252, 2005.

GILL, D.S.; MARKS, P.L. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. **Ecological Monographs**, v. 61, n.2, p. 183-205, 1991.

GLEASON, H.A. Further views on the succession – concept. **Ecology**, v. 8, n. 3, p. 299-326, 1927.

GLEASON, H.A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, n.1, p. 7-26, 1926.

GLENN-LEWIN, D.C.; VAN DER MAAREL, E. Patterns and processes of vegetation dynamics. In: GLENN-LEWIN, D.C. et al (Eds.). **Plant succession: theory and prediction**. USA. Chapman & Hall, 1992. p. 11-44.

GOLLEY, F.B.; McGINNIS, J.T.; CLEMENTS, R.G.; CHILD, G.I.; DUEVER, M.J. Ciclagem de minerais em um ecossistema de floresta tropical úmida. São Paulo: EDUSP, 1978. 256p.

GÓMEZ-POMPA, A.; VÁZQUEZ-YANES, C. Successional studies of a rain forest in México. In: WEST, D.C.; SHUGART, H.H.; BOTKIN, D.B. (Eds.). **Forest Succession: Concepts and application**. New York: Springer-Verlag, 1981. p. 246-266.

GÓMEZ-POMPA, A.; WIECHERS, B.L. Regeneracion de los ecossistemas tropicales y subtropicales. In: GÓMEZ-POMPA, A.; AMO, R.S. (Eds.). **Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Vera Cruz, México**. México: Companhia Editorial Continental, 1979. p. 11-30.

GRANT, C.A.; FLATEN, D.N.; TOMASIEWICZ, D.J.; SHEPPARD, S.C. A importância do fósforo no desenvolvimento inicial da planta. Potafos - Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato. **Informações Agronômicas**, v. 95, p. 1-5, 2001.

GRAU, H.R.; ARTURI, M.F.; BROWN, A.D.; ACEÑOLAZA, P.G. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. **Forest Ecology and Management**, v. 95, p. 161-171, 1997.

GRIME, J.P. **Plant strategies and vegetation processes**. Chichester: John Wiley & Sons, 1979. 222 p.

GRIME, J.P. **Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties**. 2 ed. Chichester: John Wiley & Sons, 2001. 506 p.

GUARIGUATA, M.R.; CHAZDON, R.L.; DENSLOW, J.S.; DUPUY, J.M.; ANDERSON, L. Structure and floristic of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. **Plant Ecology**, v. 132, p. 107-120, 1997.

GUARIGUATA, M.R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, p. 185-206, 2001.

GUARIGUATA, M.R.; PINARD, M.A. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: Implications for natural forest management. **Forest Ecology and Management**, v. 112, p. 87-99, 1998.

GUILHERME, F.A.G.; MORELLATO, L.P.C.; ASSIS, M.A. Horizontal and vertical tree community structure in a lowland Atlantic Rain Forest, Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, p. 725-737, 2004.

GUIMARÃES, F.J.P.; FERREIRA, R.L.C.; MARANGON, L.C.; DA SILVA, J.A.A.; APARÍCIO, P. DA S.; ALVES JÚNIOR, F.T. Estrutura de um fragmento florestal no Engenho Humaitá, Catende, Pernambuco, Brasil. **Revista brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.13, suppl., p. 940-947, 2009.

HALPERN, C.B. Early successional patterns of forest species: interactions of life-history traits and disturbance. **Ecology**, v. 70, p. 704-720, 1989.

HOLL, K. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. **Biotropica**, v. 31, n. 2, p. 229-242, 1999.

HUGHES, R.F.; KAUFFMAN, J.B.; JARAMILLO, V.J. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. **Ecology**, v. 80, p. 1892-1907, 1999.

JENNY, H. **Factors of soil formation**. New York: McGraw-Hill Book Company, Inc., 1941. 281 p.

JOHNSON, D.W.; KNOEPP, J.D.; SWANK, W.T.; SHAN, J.; MORRIS, L.A.; VAN LEAR, D.H.; KAPELUCK, P.R. Effects of forest management on soil carbon: results of some long-term resampling studies. **Environmental Pollution**, v. 116, p. 201-208, 2002.

JORDAN, C.F.; KLINE, J.R. Mineral cycling: some basic concepts and their applications in a tropical rain forest. **Annual Review Ecological System**, v. 3, p. 33-50. 1972.

KALACSKA, M.; SANCHEZ-AZOFEIFA, G.A.; CALVO-ALVARADO, J.C.; QUESADA, M.; RIVARD, B.; JANZEN, D.H. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of tropical dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 200, p. 227-247, 2004.

KAPOS, V.; WANDELLI, E.; CAMARGO, J.L.; GANADE, G. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. In: LAURANCE, W.F.; BIERREGAARD Jr, R.O. (Eds). **Tropical forest remnants: ecology management, and conservation of fragmented communities**. The University of Chicago Press, Chicago & London, 1997. p. 33-44.

KAPPELLE, M.; KENNIS, P.A.F.; VRIES, R.A.J. Changes in diversity along a successional gradient in a Costa Rican upper montane Quercus forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 4, p. 10-34, 1995.

LIEBSCH, D.; GOLDENBERG, R.; MARQUES, M.C.M. Florística e estrutura de comunidades vegetais em uma cronossequência de Floresta Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. **Acta Bot. Bras.**, v. 21, n.4, p. 983-992, 2007.

LINS-E-SILVA, A.C.B.; RODAL, M.J.N. Tree community structure in an urban remnant of atlantic coastal forest in Pernambuco, Brazil. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 100, p. 511-534, 2008.

LYRA, A.L.R.T. Efeito do relevo na vegetação de duas áreas do Município do Brejo da Madre de Deus (PE). 1982. 102 f. Dissertação (Mestrado) — Pós-graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife. 1982.

MAJOR, J. A functional, factorial approach to plant ecology. Ecology, v.32, n.3, p.392-412, 1951.

MARGALEF, R. Successions of populations. **Advancing Frontiers of Plant Sciences**, v. 2, p. 137-188, 1963.

MARGALEF, R. **Perspectives in Ecological Theory**. Chicago: University of Chicago Press, Illinois, USA. 1968. 111 p.

MARGALEF R. Our biosphere. In: KINNE, O. (Ed.). Excellence in Ecology. Oldendorf Luke: Ecology Institute. 1997. 176 p.

MARTINEZ-RAMOS, M.; SOTO-CASTRO, A. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. **Vegetatio**, v. 107/108, p. 299-318, 1993.

MEDEIROS-COSTA, J.T. Aspectos da vegetação de Suape: O espaço da futura barreira florestal. In: **Programa Ecológico e Cultural do Complexo Industrial Portuário de Suape** – **PECCIPS**. Recife: CONDEPE. 1979. 43p. (Informe Téc. n°31).

MELO, M.M.R.F.; MANTOVANI, W. Composição florística e estrutura de trecho de Mata Atlântica de encosta na Ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brasil). **Boletim do Instituto de Botânica**, v. 9, p. 107-158, 1994.

MESQUITA, R.C.G.; ICKES, K.; GANADE, G.; WILLIAMSON, G.B. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. **The Journal of Ecology**, v. 89, n. 4, p. 528-537, 2001.

MUELLER-DOMBOIS, D., ELLENBERG, G.H. Aims and methods of vegetation ecology. New York: Willey & Sons, 1974. 547p.

MYSTER, R.W. Tree invasion and establishment in old fields at Hutcheson Memorial. **Botanical Review**, v. 59, p. 251-272, 1993.

MYSTER, R.W.; PICKETT, S.T.A. Dynamics of associations between plants in ten old fields during 31 years of succession. **The Journal of Ecology**, v. 80, n. 2, p. 291-302, 1992.

NASCIMENTO, L.M.; RODAL, M.J.N. Fisionomia e estrutura de uma floresta estacional montana do maciço da Borborema, Pernambuco-Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 1, p. 27-39, 2008.

NICHOLSON, S.A.; MONK, C.D. Plant species diversity in old-Field succession on the Georgia Piedmont. **Ecology**, v. 55, n. 5, p. 1075-1085, 1974.

ODUM, E.P. The strategy of ecosystem development. **Science**, v. 164, p. 262-270, 1969.

ODUM, E.P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Guanabara, 1988. 434 p.

OLIVEIRA FILHO, A.T.; CURI, N.; VILELA, E.A.; CARVALHO, D.A. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. **Biotropica**, v. 30, p. 362-372, 1998.

OLIVEIRA, F.P.M.; JARDIM, M.A.G. Composição florística de uma floresta secundária no município de Igarapé-Açu, estado do Pará, Brasil. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi - **Série Botânica**, v. 14, n. 2, p. 127-144, 1998.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; CARVALHO, D.A.; VILELA, E.A.; CURI, N.; FONTES, M.A.L. Diversity and structure of the tree community of a fragment of tropical secondary forest of the brazilian Atlantic Forest domain 15 and 40 years after logging. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 4, p. 685-701, 2004.

OOSTERHOORN, M.; KAPPELLE, M. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. **Forest Ecology and Management**, v. 126, p. 291-307, 2000.

PEET, R.K. Community structure and ecosystem function. In: GLENN-LEWIN, D.C.; PEET, R.K.; VEBLEN, T.T. (eds.). **Plant Succession: theory and prediction**. London: Chapman & Hall, 1992. p. 103-151.

PEÑA-CLAROS, M.; DE BOO, H. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 261-274. 2002.

PEREIRA, C.F.S.; MESQUITA, M.R.; PROCÓPIO, L.C. Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. Amazonas: INPA-DFID, 1999.

PICKETT, S.T.A. Space-for-Time Substitution as an Alternative to Long-Term Studies. In: LIKENS,G. E. (Ed.). **Long-term Studies in Ecology**. New York: Springer-Verlag, 1989. p. 110-135.

PICKETT, S.T.A.; CADENASSO, M.L.; MEINERS, S.J. Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. **Applied Vegetation Science**, v. 12, p. 9-21, 2008.

PICKETT, S.T.A.; OSTFELD, R.S. The shifting paradigm in ecology. In: KNIGHT, R.L.; BATES, S.F. (eds). A New Century for Natural Resources Management. Washington: DC: Island Press, 1995. p. 261-278.

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

PUERTA, R. Regeneração natural em pastagens abandonadas na região de Manaus em função da distância da floresta continua. **Scientia Forestalis**, v. 62, p. 32-39, 2002.

RESENDE, M.; CURI, N.; REZENDE, S.B.; CORRÊA, S.A. **Pedologia: Base para distinção de ambientes**. 4.ed. Viçosa: NEPUT, 2002. 338 p.

RESENDE, M.; REZENDE, S. B. Levantamentos de solos: uma estratificação de ambientes. **Informe Agropecuário**, v. 9, n. 105, p. 3-25, 1983.

RIBAS, R.F.; MEIRA NETO, J.A.A.; SILVA, A.F.S.; LOPES, A. Composição florística de dois trechos em diferentes etapas serais de uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, v.27, n.6, p.821-830, 2003.

RICHARDS, P.W. **The tropical rain forest: an ecological study**. 2.ed. Cambridge: University Press, 1996. 575 p.

RICKLEFS, R.E. (Ed.) A economia da natureza. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003. 501 p.

ROCHA, A.E.S.; SILVA, M.F.F. Catálogo de espécies de floresta secundária. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2002. 212 p.

RODRIGUES, M.A.C.M.; MIRANDA, I.S.; KATO, M.S.A. Estrutura de florestas secundárias após dois diferentes sistemas agrícolas no nordeste do estado do Pará, Amazônia Oriental. **Acta Amazonica**, v. 37, n. 4, p. 591-598, 2007.

ROSS, R. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasha Forest Reserve. **Journal of Ecology**, v. 42, p. 259-282, 1954.

SALDARRIAGA, J.G.; WEST, D.C.; THRP, M.L.; UHL, C. Long-term chronossequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. **Journal of Ecology**, v. 76, p. 938-958, 1988.

SALOMÃO, R.P. Estimativas de biomassa e avaliação do estoque de carbono da vegetação de florestas primárias e secundárias de diversas idades (capoeiras) na Amazônia oriental, Município de Peixe-Boi, Pará. 1994. 96 f. Dissertação (Mestrado) Pós-Graduação em Biologia, Universidade Federal do Pará, Belém, 1994.

SCHORN, L.A. Estrutura e dinâmica de estágios sucessionais de uma floresta ombrófila densa em Blumenau, Santa Catarina. 2005. 192 f. Tese (Doutorado) Pós-Graduação em Ciências Florestais, Universidade Federal do Paraná. 2005.

SHUGART, H.H.; HETT, J.M. Succession: Similarities of Species Turnover Rates. **Science**, v. 180, n. 4093, p. 1379-1381, 1973.

SILVA, F.C. Composição florística e estrutura fitossociológica da floresta tropical ombrófila da encosta atlântica no município de Morretes – Estado do Paraná. **Acta Biológica Paranaense**, v. 23, p. 1-54, 1994.

SIQUEIRA, D.R.; RODAL, M.J.N.; LINS-E-SILVA, A.C.B.; MELO, A.L. Physiognomy, structure and floristic in an area of Atlantic Forest in Northeast Brazil. In: GOTTSBERGER G.; LIEDE, S. (eds.). **Life forms and dynamics in tropical forest**. Berlin: J. Cramer, 2001. p. 11-27.

SOLLINS P. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: Does soil matter? **Ecology**, v.79, p. 23-30, 1998.

SPITTLER, P. Potencial de manejo de los bosques secundarios en la zona seca del noroeste de Costa Rica. Eschborn: TÖB/ GTZ, 2001. 141 p.

STEININGER, M.K. Secondary forest structure and biomass following short and extended land-use in central and southern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, n. 16, p. 689-708, 2000.

STODDART, L.A.; SMITH, A.D. Plant ecology in relation to grazing. In: STODDART, L.A.; SMITH, A.D. (eds.), **Range Management**. 2.ed. New York: McGraw-Hill Book Company, Inc., 1955. p. 114-129.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo-Brasil). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 22, p. 217-223, 1999.

TANSLEY, A.G. The use and abuse of vegetacional concepts and terms. **Ecology**, v. 16, n. 3, p. 284-307, 1935.

TAVARES, M.C.G.; RODAL, M.J.N.; LUCENA, M.F.A.; MELO, A.L. Fitossociologia do componente arbóreo de um trecho de floresta ombrófila montana do Parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, Pernambuco. **Naturalia**, v. 25, p. 17-32, 2000.

TILMAN, D. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. **Ecological Monographs**, v. 57, p. 189-214, 1987.

TUCKER, J.M.; BRONDIZIO, E.S.; MORÁN, E.F. Rates of forest regrowth in eastern Amazônia: A comparison of Altamira and Bragantina regions, Pará State, Brazil. **Interciencia**, v. 23, n. 2, p. 64-73, 1998.

TURNER, I.M.; WONG, Y.K.; CHEW, P.T.; IBRAHIM, A.B. Tree species richness in primary and old secondary tropical forest in Singapore. **Biodiversity Conservation**, v. 6, p. 537-543, 1997.

UHL, C. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. **Journal of Ecology**, v. 75, p. 377-407, 1987.

UHL, C., BUSCHBACHER, R; SERRÃO, E. A. S. Abandoned pastures in Eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. **Journal of Ecology**, v. 76, p. 663-681, 1988.

UHL, C.; JORDAN, C.F. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. **Ecology**, v. 65, n. 5, p. 1476-1490. 1984.

VAN RAIJ, B.; ANDRADE, J.C.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A. Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. Campinas: Instituto Agronômico, 2001. 285 p.

VITOUSEK, P.M.; SANFORD Jr., R.L. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, p. 137-167, 1986.

VITOUSEK, P.M.; MATSON, P.A.; VANCLEVE, K. Nitrogen Availability and Nitrification during Succession - Primary, Secondary, and Old-Field Seres. **Plant and Soil**, v. 115, p. 229-239, 1989.

WATT, A.S. Pattern and process in the plant community. **Journal of Ecology**, v. 35, n. ½, p. 1-22, 1947.

WHITE, P.S.; PICKETT, S.T.A. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: WHITE, P.S.; PICKETT, S.T.A. (Eds.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. New York: Academic Press, 1985. p. 3-13.

WHITMORE, T.C. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In: LAURANCE, W.F.; BIERREGAARD Jr., R.O. (Eds). **Tropical forest remnants: ecology management, and conservation of fragmented communities**. The University of Chicago Press, Chicago & London, 1997. p. 3-12.

WHITTAKER, R.H. A Consideration of Climax Theory: the Climax as a population and pattern. **Ecological Monographs**, v. 23, p. 41-78, 1953.

WIENS, J.A. On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. In: STRONG JR, D.R.; SIMBERLOFF, D.; ABELE, L.G.; THISTLE, A.B. (Eds.). **Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence**. Princeton: Princeton University Press, 1984. p. 439-457.

WILLIAMS-LINERA, G. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 11, n.10, p. 1825-1843, 2002.

WILLSON, M.F.; CROME, F.H.J. Patterns of seed rain at the edge of a tropical Queensland rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, p. 301-308, 1989.

WISNIEWSKI, C.; CURCIO, G.R.; RACHWAL, M.F.G. Características químicas e granulométricas das camadas superficiais de dois solos sob diferentes sistemas de uso. **REUNIÃO BRASILEIRA DE MANEJO E CONSERVAÇÃO DE SOLO E ÁGUA**. 13, Ilhéus. Anais... Ilhéus: ago. 2000.

ZARIN, D.J., DUCEY, M.J., TUCKER JM; SALAS, W.A. Potential biomass accumulation in Amazonian regrowth forests. **Ecosystems**, v. 4, p. 658-668, 2001.

ZWETSLOOT, H. Forest succession on a deforested area in Suriname. **Turrialba**, v. 31, n. 4, p. 369-379, 1981.

MANUSCRITO I

A SER ENVIADO AO PERIÓDICO:



Mudanças na composição florística ao longo de uma cronossequência de florestas tropicais secundárias do Nordeste do Brasil

Ladivania Medeiros do Nascimento^{1,2}, Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio³, Suzene Izídio da Silva⁴, Maria Jesus Nogueira Rodal⁴ e Ana Carolina Borges Lins-e-Silva⁵

Resumo

Os padrões encontrados para florestas secundárias tropicais apontam para o aumento da riqueza de formas biológicas e alteração da composição florística ao longo do processo sucessional. Assim, este trabalho objetivou caracterizar qualitativamente a composição florística das capoeiras de 12 e 20 anos, provenientes do abandono de cultivo de cana de açúcar, em Igarassu, Pernambuco por forma biológica (árvores, arbustos, ervas, epífitas e trepadeiras). Realizou-se ainda um estudo comparativo de dados florísticos do componente arbóreo de outros trabalhos realizados na mesma área de estudo com objetivo de analisar o nível de similaridade entre as capoeiras e as florestas maduras. Foram selecionadas seis áreas a partir de fotografias aéreas das décadas de 60, 70, 80, imagens de satélite de 2005 e entrevistas com moradores locais. Nas três áreas de 12 anos foram identificadas 136 espécies, distribuídas em 50 famílias e, nas três de 20 anos, 161 espécies e 57 famílias, um aumento equivalente a 15% na riqueza. Não houve diferença na riqueza por forma biológica entre as capoeiras de 12 e 20 anos, porém as diferenças na composição florística, principalmente em todas as formas biológicas foram evidentes. O número de espécies do componente arbóreo aumentou com o avanço sucessional. Houve maior similaridade entre as capoeiras entre si (Si=0,41), que entre as florestas maduras. No entanto, vale ressaltar as capoeiras mais antigas foram mais similares às florestas maduras que as mais jovens. Das 211 espécies analisadas na matriz binária, 53% dessas ocorreram apenas nas capoeiras, não sendo registradas na amostragem quantitativa de menos de um ha de duas florestas maduras da USJ, porém isso significa que não existam nessas áreas, uma vez que muitas dessas espécies foram citadas no levantamento florístico completo das florestas maduras da USJ. Assim, pode-se concluir que as espécies integrantes das áreas em regeneração são um subconjunto das florestas maduras próximas; que a conservação destes fragmentos representa a continuidade do processo de sucessão, por funcionarem como fonte de dispersão de propágulos.

Palavras-chave: Capoeira, flora vascular, formas biológicas e sucessão secundária

¹ Universidade Federal Rural de Pernambuco, Pós-Graduação em Botânica. Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, CEP 52171-900, Recife, PE, Brasil.

² Autor para correspondência: ladivania@hotmail.com

³ Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Energia Nuclear, Centro de Tecnologia, Av. Prof. Luis Freire, 1000, Cidade Universitária, Recife, PE, CEP: 50740-540.

⁴ Universidade Federal Rural de Pernambuco- Depto.Biologia - Botânica, Av. Dom Manuel de Medeiros, s/n, CEP 52171-900, Recife, PE, Brasil.

⁵ Universidade Federal Rural de Pernambuco- Depto.Biologia - Ecologia, Av. Dom Manuel de Medeiros, s/n, CEP 52171-900, Recife, PE, Brasil.

Introdução

Há décadas, as florestas tropicais vêm sendo substituídas por florestas secundárias, em decorrência da crescente atividade antrópica, como extração de madeira, pecuária extensiva e agricultura e ocupação urbana (Brown e Lugo, 1990). Na região nordeste do Brasil, a cultura da cana de açúcar, desde o início do século passado, ocupou praticamente toda a extensão que antes era ocupada pela Floresta Atlântica (Câmara, 2003). Como resultado, houve a formação de uma paisagem fragmentada composta por floresta primária e florestas secundárias de várias idades, circunscritas numa matriz de pastagens ou campos cultivados (Ranta et al., 1998; Trindade et al., 2008).

As florestas secundárias ou capoeiras podem fornecer serviços ambientais, como proteção contra erosão, fixação de carbono atmosférico (Fearnside e Guimarães, 1996), refúgio para animais (DeWalt et al., 2003), além de recurso madeireiro (Finegan, 1992). São, também, laboratórios naturais, capazes de gerar informações indispensáveis ao entendimento da dinâmica sucessional (Lugo, 1992).

Diferentes autores relataram que nas florestas tropicais existe substituição contínua das espécies e de formas biológicas ao longo do processo sucessional, após o abandono da terra (Gomez-Pompa e Vázquez-Yanes, 1981; Guariguata et al., 1997; Guariguata e Ostertag, 2001; Capers et al., 2005; Carim et al., 2007). Tais mudanças são conduzidas pelos tipos de alterações estruturais nas condições físicas e químicas do solo, histórico de perturbação e uso da terra, e pela disponibilidade e disposição espacial de florestas remanescentes (estrutura e configuração da paisagem), que funcionam como fontes de sementes para a regeneração (Guariguata e Ostertag, 2001).

No Brasil, ainda são poucos os trabalhos abordando a riqueza e a composição florística de florestas secundárias estes concentrados no Norte e no Sudeste do país (Gama et al., 2002; Meira-Neto e Martins, 2002; Souza et al., 2002; Ribas et al., 2003; Carim et al., 2007, entre outros), muitos deles abordando apenas o componente lenhoso.

Apesar do alto grau de destruição da floresta atlântica no nordeste, vastas áreas estão em processo de regeneração natural (Trindade et al., 2008). No entanto, pouco se sabe sobre a composição florística dessas florestas secundárias, aspecto básico para o entendimento do processo de regeneração, assim como para indicação de procedimentos para recuperação de áreas degradadas.

Diante deste fato, foi realizado um levantamento da composição florística de florestas secundárias em regeneração após abandono do cultivo de cana de açúcar, em uma área de Pernambuco, com objetivo de caracterizar qualitativamente as alterações da composição florística

e das formas biológicas de capoeiras de 12 e 20 anos, assim como sua similaridade com florestas maduras da mesma área de estudo.

Material e métodos

Entre junho de 2006 e julho 2009 foram realizadas coletas semanais em seis fragmentos florestais secundários (capoeiras) pertencentes à Usina São José, Igarassu, PE. Os fragmentos estavam localizados entre as coordenadas 07°41′04,9" e 07°54′41,6" S e 34°54′17,6" e 35°05′07,2" W, dentro de uma área total de 280 km², onde 88% são ocupados por monocultura de cana de açúcar (Trindade et al., 2008). Os seis fragmentos estão equidistantes em média 1,6 km das florestas maduras, denominadas assim por não terem sofrido corte raso nos últimos 60 anos (Fig. 1).

O clima local é tipo As' (Köppen, 1936), caracterizado como quente e úmido, com precipitação média anual de 1687 mm e temperatura média de 24,9°C (dados metereológicos da Usina São José, do período de 1998 a 2000). A predominância geológica da região é da Formação Barreiras, de idade plio-pleistocênica, a mais extensa dentre as unidades geológicas que ocorrem no segmento litorâneo, constituída por sedimentos areno-argilosos não consolidados, de origem continental (CPRH, 2003). O relevo é constituído por tabuleiros de topo plano, entrecortados por vales estreitos e profundos, cujas vertentes apresentam declividade superior a 30% e com altitudes que variam de 40 a 160 m (CPRH, 2003).

Apesar dos técnicos do RADAMBRASIL mapearem as áreas como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Veloso et al., 1991), os dados climáticos da área de estudo mostraram que ocorre mais de três meses secos (Schessl et al., 2008), não se enquadrando nos parâmetros adotados para essa classificação (Brasil, 1983).

As seis áreas escolhidas tinham distância que variaram de 1,9 a 7 km entre si e tinham condições topográficas semelhantes. Para a escolha foi considerada a idade aproximada da capoeira de cada sítio, baseando-se no aspecto da vegetação, retratado em aerofotos (CONDEPE/FIDEM) sequenciais das décadas de 1960, 1970 e 1980, com escala de 1:30.000, imagens de satélite adquiridas em 2005, e no histórico de perturbação da década de 1990, obtido r meio de entrevistas com antigos moradores locais, cujas famílias foram radicadas na região há muitos anos. Das seis capoeiras, três tinham aproximadamente 12 anos e três 20 anos de regeneração natural da vegetação após suspensão do cultivo de cana de açúcar que havia se prolongado por muitos anos. Até 1980, através das fotos aéreas foi observado que nenhuma área estava em regeneração. Quando selecionadas em 2006, as seis áreas tinham vegetação com fisionomia arbórea/arbustiva e dossel variando de 6 a 18 m de altura.

As coletas foram realizadas pelo o método de caminhamento (Filgueiras et al., 1994), de acordo com as técnicas usuais de coleta para plantas (Mori et al., 1989), nas margens dos fragmentos e no interior de 180 parcelas de 10x10 m, instaladas nos seis fragmentos (30 em cada fragmento). O levantamento priorizou as formas biológicas definidas com base na classificação proposta por Whittaker (1975): arbórea - planta lenhosa com caule único ou pouco ramificado, bem definido, geralmente com mais de 4 m de altura; arbustiva - planta lenhosa, ramificada desde a base, raramente ultrapassando 4 m de altura; erva - planta não lenhosa ou lenhosa apenas na base, geralmente com até 50 cm de altura; trepadeira (herbácea, lenhosa) - planta que se desenvolve apoiando-se sobre outra, ou, menos frequentemente, sobre substrato abiótico, com estruturas especializadas à fixação ou volúveis; epífita - planta que se desenvolve sobre outra (forófito), não mantendo relações nutricionais diretas. Para comparar a riqueza por forma biológica das capoeiras de 12 e 20 anos, foi utilizado o teste G (Sokal e Rohlf, 1995).

As exsicatas testemunhas foram incorporadas ao herbário Professor Vasconcelos Sobrinho (PEUFR), com duplicatas enviadas aos herbários Geraldo Mariz (UFP) e Dárdano de Andrade Lima (IPA). A identificação das espécies foi realizada por especialistas de diferentes instituições do Brasil e por comparação com exsicatas depositadas nos herbários PEUFR e IPA.

Foi elaborada uma lista de espécies, ordenadas por família, com informações da sua forma biológica, local de ocorrência e material testemunho. A classificação de famílias seguiu a proposta do APG II (2003), para fanerógamas, e para pteridófitas adotou-se o sistema de Tryon e Tryon (1982). A grafia dos autores e dos nomes científicos foi confirmada a partir da base de dados do *The International Plant Names Index* (www.ipni.org).

Para avaliação da similaridade florística entre as capoeiras e florestas maduras da mesma área de estudo, foi elaborada uma matriz binária (presença/ausência) contendo 211 espécies arbóreas das capoeiras de 12 e 20 anos e dos levantamentos quantitativos realizados por Silva (2004) e Silva et al. (2008), identificadas no nível específico. A exclusão de lianas e arbustos teve como objetivo uniformizar os dados, uma vez que nem todos os trabalhos determinaram e ou identificaram outras formas biológicas além das arbóreas. Nessa análise utilizou-se o índice de Sørensen (Si) como coeficiente de similaridade, através da fórmula Si=2a/2a+b+c (Mueller-Dombois e Ellemberg, 1974).

Resultados e discussão

Nas áreas de 12 anos foram identificadas 136 espécies, distribuídas em 50 famílias e, nas de 20 anos, 161 espécies e 57 famílias (Tabela 1), um acréscimo equivalente a 15% no número de espécies, indicando uma tendência de acúmulo do número de espécies durante o processo

sucessional. Todavia, alguns autores ressaltaram que variações de riqueza de espécies poder seguir diferentes direções durante o processo sucessional (Castallani e Stubblebine, 1993; Liebsch et al., 2007; Chadzon et al., 2007).

No total foram identificadas 206 espécies, distribuídas em 120 gêneros e 66 famílias. Quando avaliado o tempo de regeneração destas florestas, o número total de espécies pode ser considerado alto, uma vez que levantamentos florísticos realizados em florestas maduras do Estado mostraram valores semelhantes (Rodal et al., 2005a - 205 espécies; Rodal et al., 2005b - 217 espécies).

Pôde-se perceber uma evolução para um padrão mais típico de florestas maduras tropicais, com o aumento em riqueza de Fabaceae, Myrtaceae, Lauraceae, Salicaceae e Sapotaceae nas capoeiras de 20 anos. Estas famílias destacaram-se em riqueza de espécies em trabalhos realizados em florestas maduras da área de estudo (Silva 2004; Silva et al., 2008) e de outras localidades da região nordeste (Rodal et al., 2005a, b; Costa Júnior et al., 2007; Lopes et al., 2008).

Árvores – O componente arbóreo teve o maior número de famílias (39) e espécies (115), mais de 50% do total amostrado (Tabela 1) e, maior acréscimo de espécies com o avanço da sucessão, passando de 79 espécies para 98 espécies (Fig. 2). Em fragmentos de floresta madura da mesma área de estudo, Silva (2004) e Silva et al. (2008) encontraram valores superiores, 113 e 154 espécies, respectivamente. O que poderia indicar uma tendência de aumento da riqueza deste componente ao longo do tempo de regeneração, assim como visto em outras florestas secundárias tropicais (Finegan, 1996; Tabarelli e Mantovani, 1999; Aide et al., 2000; Calvo et al., 2002; Ribas et al., 2003).

As capoeiras de 12 e 20 anos compartilharam 61 espécies, o que representou uma alta similaridade florística (Si = 0,41) entre elas. Das 145 espécies (sendo retiradas no nível de gênero e indeterminadas) que ocorreram nas florestas maduras estudadas por Silva (2004) e Silva et al. (2008), houve o compartilhamento de 34 espécies (Si = 0,23) com as capoeiras de 12 anos e 44 espécies com as de 20 anos (Si = 0,27). Mesmo ainda com baixos valores, foi possível perceber maior similaridade florística entre as florestas maduras e as capoeiras mais antigas. *Brosimum guianensis* (Moraceae), *Apeiba tibourbou* (Malvaceae), *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae), *Cecropia pachystachya* (Cecropiaceae), *Schefflera morototoni* (Araliaceae) e *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) são exemplos de espécies arbóreas que ocorreram em todas as áreas de capoeiras e de floresta madura (Silva, 2004; Silva et al., 2008).

Do total de 211 espécies, 112 ocorreram apenas nas capoeiras, não sendo registrado nas áreas de floresta maduras estudadas por Silva (2004) e Silva et al. (2008). Contudo, o fato de não

terem sido registradas por estes autores não significa que não existem nas áreas, e sim não tenham sido amostradas no conjunto de parcelas de menos de um há, já que muitas dessas espécies foram citadas no levantamento florístico das florestas maduras da USJ realizado por Alves-Araújo et al. (2008).

Fabaceae e Myrtaceae apresentaram um pequeno aumento em número de espécies, passando de 16 e oito espécies nas capoeiras de 12 anos, para 18 e 13 espécies nas de 20 anos, respectivamente. Outras famílias também tiveram acréscimo de uma ou duas espécies com o aumento do tempo de regeneração, entre elas: Annonaceae, Salicaceae, Nyctaginaceae e Sapotaceae. O aumento do número de espécies destas famílias era esperado no processo de sucessão, uma vez que são espécies arbóreas típicas de remanescentes de floresta madura da área de estudo (Silva et al., 2008) e de outras áreas de floresta atlântica do Estado (Andrade e Rodal, 2004; Costa Júnior et al., 2007; Ferraz e Rodal, 2008; Lins-e-Silva e Rodal, 2008; Nascimento e Rodal, 2008).

A riqueza em espécies de Myrtaceae é um bom indicador da manutenção da diversidade e de várias interações ecológicas, especialmente as que envolvem animais e plantas (Carim et al., 2007). Segundo Rocha e Silva (2002), esta família possui muitas espécies que atraem vertebrados dispersores que, por sua vez, são elementos chave para a continuidade do processo sucessional. Myrtaceae está entre as famílias que mais contribuem para elevada riqueza de espécies do subbosque de áreas de floresta atlântica (Melo e Mantovani, 1994; Guilherme et al., 2004; Gomes et al., 2009).

Nas capoeiras de 12 anos, as espécies mais comuns foram: *Albizia saman*, *Inga ingoides* (Fabaceae) e *Apeiba tibourbou* (Malvaceae), enquanto nas de 20 anos predominavam *Tapirira guianensis*, *Eschweilera ovata* (Lecythidaceae) e *Schefflera morototoni* (Araliaceae). As espécies das capoeiras de 12 anos não foram citadas como importantes fisionomicamente por Silva et al. (2008) numa das florestas maduras da área.

Como arbóreas de pequeno porte, *Casearia sylvestris* e *Banara guianensis* (Salicaceae) predominaram no interior mais sombreado das áreas de 12 anos, e *Casearia javitensis* (Salicaceae), *Myrcia guianensis* e *Calyptranthes brasiliensis* (Myrtaceae), nas de 20 anos. *Psidium guajava* e *Vismia guianensis* foram características das bordas (margens) ensolaradas das capoeiras de 12 anos e *Miconia minutiflora* e *Myrcia sylvatica*, das de 20 anos. As palmeiras *Acrocomia sclerocarpa* e *Elaeais guineensis* foram comumente encontradas no interior de todas as áreas, sendo esta última mais comum numa das capoeiras de 20 anos com fisionomia mais aberta.

Arbustos/subarbustos – Foi registrado um total de 14 famílias e 48 espécies, sendo 35 nas capoeiras de 12 anos e 34, nas de 20 anos (Tabela 1). As áreas compartilharam 20 espécies, correspondendo a Si=0,36 de similaridade florística (Fig. 2). De acordo com Kent e Coker (1992), valores maiores ou iguais a 0,5 indicariam alta similaridade. Assim, segundo este conceito os dois tempos de regeneração mostraram uma baixa similaridade desta forma biológica.

Esta diferença florística poderia ser explicada pelo modelo de substituição de espécies (Glenn-Lewis e Van der Maarel, 1992). De acordo com este modelo, após a formação de um dossel florestal, a quatidade de luz que atinge o chão da floresta é reduzida, resultando num subbosque mais sombreado e, consequentemente, excluindo muitas espécies arbustivas e herbáceas dependente de luz, enquanto outras espécies adaptadas a pouca luz começam a se estabelecer. *Piper marginatum e Solanum asperum*, espécies muito comuns nas áreas mais jovens e abertas, poderia ser um bom exemplo deste processo, assim como nas capoerias de 20 anos a presença de espécies de Rubiaceae.

O fato do número de espécies ser superior ao encontrado em levantamentos de floresta atlântica madura do Estado de Pernambuco (Rodal et al., 2005a – 43 espécies; Rodal et al., 2005b – 41 espécies), indicaria a tendência apontada por Gentry (1982) de que existe uma correlação inversa entre a riqueza de árvore e arbustos, tanto em florestas tropicais, quanto em temperadas. Kappelle et al. (1995) e Laska (1997), ambos na Costa Rica, também encontraram resultados que corroboram esta tendência, isto é, após um corte raso, houve um aumento inicial da diversidade de arbustos e, posterior declínio, com o aumento na diversidade de árvores ao longo do processo sucessional.

Fabaceae (17) e Rubiaceae (sete espécies) destacaram-se em número de espécies nas capoeiras de 12 e 20 anos, respectivamente (Tabela 1). Outras famílias apresentaram decréscimo (Melastomataceae, Asteraceae e Solanaceae) ou aumento (Piperaceae, Verbenaceae e Boraginaceae) de uma ou duas espécies nas capoeiras mais velhas (Tabela 1). Laska (1997) apontou a importância em riqueza e diversidade de arbustos das famílias Melastomataceae, Piperaceae e Rubiaceae, comparando florestas secundárias e maduras, assim como a preferência de poucas espécies destas famílias por áreas mais jovens.

Dentre as espécies presentes em áreas sombreadas de 12 anos destacaram-se, pela maior representatividade das populações, *Piper marginatum* (Piperaceae), *Hirtella racemosa* (Chrysobalanaceae) e *Cordia nodosa* (Boraginaceae) e nas de 20 anos, *Psychotria capitata* e *Palicourea crocea* (Rubiaceae). Nas margens ensolaradas de 12 anos, foram destaque *Allamanda cathartica* (Apocynaceae), *Triumfetta semitriloba* (Malvaceae) e *Verbesina macrantha*

(Asteraceae) e nas de 20 anos, *Vernonia brasiliana* (Asteraceae), *Solanum asperum* (Solanaceae) e *Lantana camara* (Verbenaceae).

Ervas terrestres/epifíticas – Nesse grupo foram registradas nove famílias e 16 espécies (Tabela 1), sendo sete espécies nas áreas de 12 anos e 13, nas de 20 anos, com compartilhamento (Fig. 2) de apenas duas espécies (*Cyperus rotundus* e *Urochloa fusca*), indicando uma baixa similaridade florística (Si=0,31).

Nas capoeiras de 12 anos foi marcante a presença de Cyperaceae, com *Cyperus rotundus* presente tanto nas margens como dentro dos fragmentos. Nas capoeiras de 20 anos, *C. rotundus* ocorreu apenas em trechos com dossel mais aberto, como os formados pelas espécies arbóreas *Cordia sellowiana*, *Coccoloba mollis* e *Xylopia frutescens*. Poaceae, com quatro espécies, teve destaque em riqueza nas capoeiras de 12 anos, ocorrendo, sobretudo nas margens ensolaradas dos fragmentos, enquanto nas capoeiras de 20 anos, poucas espécies, como *Lasiacis sorghoidea* ocorreram no interior dos fragmentos. Desta forma, pôde-se perceber como a presença, permanência e ou substituição de espécies herbáceas durante o processo sucessional sofre influência da composição e estrutura das espécies que compõem o dossel. Gómez-Pompa e Vazquez-Yanes (1981) encontraram padrão semelhante de composição de espécies herbáceas de vida curta em florestas secundárias no México.

Cyperus rotundus (Cyperaceae), espécie que pode atingir até mais de 1,5 m de altura, altamente competitiva em ocupação de espaço, parece diminuir e, em alguns trechos, até suprimir a regeneração de arbóreas e, consequentemente, pode estar influenciando no avanço do processo sucessional das capoeiras de 12 anos. Estas observações apóiam as hipóteses levantadas por Grime (1979) sobre a influência de espécies herbáceas competitivas na velocidade do processo sucessional.

Heliconia sp. ocorreu nas duas idades de regeneração, principalmente em áreas sombreadas dentro dos fragmentos. As espécies de Orchidaceae (epifítas e terrestres) ocorreram exclusivamente em ambiente sombreado dentro das áreas de 20 anos, assim como as espécies de Dryopeteridaceae e Adiantaceae. Já Loranthaceae (duas espécies) esteve presente apenas nas margens destes fragmentos. A presença destas famílias nas capoeiras de 20 anos parece indicar um aumento da variação de habitats, isto é, a formação de micro-ambientes de luz e umidade ao longo do processo sucessional (Denslow e Guzman, 2000), permitindo o estabelecimento de espécies típicas de interior de florestas maduras, tais como *Cystopteris* sp. (Dryopeteridaceae) e *Pellea* sp. (Adiantaceae). Segundo Richards (1996), as espécies herbáceas do interior das florestas apresentam adaptações especiais de sobrevivência, sendo particularmente sensível às diferenças

ambientais, podendo atuar como agente indicador de qualidade deste meio e refletir o estádio sucessional.

Trepadeiras – Foram registradas 15 famílias e 24 espécies de trepadeiras lenhosas e herbáceas, correspondendo a 11% do total de espécies (Tabela 1). As trepadeiras constituem um importante componente florístico, estrutural e funcional das florestas tropicais maduras (Hegarty e Caballé, 1991), assim como da regeneração das florestas durante a sucessão florestal, após perturbações naturais e antrópicas (Schnitzer e Carson, 2001; Schnitzer e Bongers, 2002).

O número de espécies foi semelhante para as duas idades de regeneração (16 e 17 espécies), porém a composição florística foi bastaste diferente, com nove espécies ocorrendo exclusivamente nas áreas de 20 anos, com compartilhamento de apenas sete espécies e baixos valores de similaridade florística (Si=0,31) entre as capoeiras de 12 e 20 anos (Fig. 2). Estes valores foram bem inferiores aos encontrados por Araújo (2009) num levantamento das trepadeiras em seis florestas maduras da USJ, onde foram encontradas 93 espécies, distribuidas em 25 famílias. Segundo Hora e Soares (2002) e Schnitzer e Bongers (2002), o número de espécies de trepadeiras, assim como a composição florísticas desta está em parte relacionado à heterogeneidade de habitat e ao nível de perturbações naturais ou antrópicas dos fragmentos.

Segundo Gentry (1991), Fabaceae e Sapindaceae estão entre as famílias com maior número de gêneros e espécies de trepadeiras nas florestas neotropicais. Apesar de apresentarem um número que poderia ser considerado pequeno, estas duas famílias também foram as mais importantes em número de espécies nas capoeiras, independente da idade de regeneração (Tabela 1), assim como encontrado por Araújo (2009), com 18 e cinco, respectivamente.

Nas áreas de 12 anos, as trepadeiras mais comuns foram *Desmoncus polyacanthos* (Arecaceae), *Senna quinquangulata* (Fabaceae), *Paullinia pinnata*, uma Sapindaceae não identificada, uma espécie de *Smilax* (Smilaccaceae) não identificada e *Davilla aspera* (Dilleniaceae), formando emaranhados quase impenetráveis em pontos mais ensolarados nas margens e dentro dos fragmentos. As espécies presentes nas áreas de 20 anos apresentaram tendência a maior distribuição acima das copas das árvores, devido à presença de um dossel formado por espécies com folhagem mais densa (ex. *Tapirira guianensis*) e diminuição da incidência de luz no sub-bosque. Entre as espécies com este comportamento, estavam *Doliocarpus dentatus* e (Dilleniaceae), *Lundia cordata* (Bignoniaceae) e *Serjania salzmanniana* (Sapindaceae). *Tetracera breyniana* (Dilleniaceae) e *Sabicea grisea* (Rubiaceae) foram muito comuns nas margens das capoeiras de 12 e 20 anos, respectivamente.

Considerações finais

Apesar do teste G não indicar diferenças significativas entre o número de espécies das capoeiras de 12 e 20 anos, o fato de haver baixos índices de similaridade indicou floras distintas entre elas. Com relação ao componente arbóreo, mesmo havendo uma tendência de acúmulo crescente de espécies, ainda terá um longo caminho em direção a composição florística das florestas maduras, uma vez que 58% do total de espécies analisadas na matriz de presença e ausência ocorriam exclusivamente nas capoeiras. Assim, pôde-se concluir que as espécies integrantes das áreas em regeneração são um subconjunto das florestas maduras próximas; que a conservação destes fragmentos representa a continuidade do processo de sucessão, por funcionarem como fonte de dispersão de propágulos (Uhl, 1987; Uhl et al., 1988; Holl, 1999).

Agradecimentos

À Usina São José/Grupo Cavalcanti Petribú por permitir o desenvolvimento da pesquisa em sua propriedade; aos grupos de pesquisa do Laboratório de Ecologia de Plantas (LEVE) e do Laboratório de Fitossociologia (LAFIT) da Universidade Federal Rural de Pernambuco pela assistência em campo. Este estudo foi parte do Projeto de Pesquisa Fragmentos de Floresta Atlântica de Cooperação Brasil-Alemanha (Proc. 690147/01-5), financiado pelo CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brasil) com bolsa para a primeira autora.

Referências bibliográficas

- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Rivera, L., Marcano-Veja, H., 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. Restoration Ecology 8, 328-338.
- Andrade, K.S.A., Rodal, M.J.N., 2004. Fisionomia e estrutura de um remanescente de floresta estacional semidecidual de terras baixas no nordeste do Brasil. Revista Brasil ileira de Botânica 27, 463-474.
- Alves-Araújo, A., Araújo, D., Marques, J., Melo, A., Maciel, J.R., Irapuan, J., Pontes, T., Lucena, M.F.A.L., du Bocage, A.L., Alves, M., 2008. Diversity of Angiosperms in Fragments of Atlantic Forest in the State of Pernambuco, Northeastern Brazil. Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability 2, 14-26, Global Science Books

- APG II., 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Botanical Journal of the Linnean Society 141, 399-436.
- Araújo, D., 2009. Diversidade de trepadeiras em áreas de Floresta Atlântica de terras baixas em Pernambuco. Dissertação de Mestrado Biologia Vegetal UFPE, 118p.
- Brasil. Ministerio das Minas e Energia, 1983. Projeto RADAMBRASIL: levantamento de recursos naturais; folhas SC. 24/25, Aracaju / Recife; geológia, geomorfologia, pedologia, vegetação, uso potencial da terra. Rio de Janeiro, IBGE, 851p.
- Brown, S., Lugo, A.E., 1990. Tropical secondary forests. Journal of Tropical Ecology 6, 1-32.
- Calvo, L., Tárrega, R., de Luis, E., 2002. Secondary succession after perturbations in a shrubland community. Acta Oecologica 23, 393-404.
- Câmara, I.G., 2003. Brief history of conservation in the Atlantic forest. In: Galindo-Leal, C., Câmara, I.G. (Eds.). The Atlantic Forest of South America. Washington, Center for Applied Biodiversity Science, pp. 31-42.
- Capers, R.S., Chazdon, R.L., Brenes, A.R., Alvarado, B.V., 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. Journal of Ecology 93, 1071-1084.
- Carim, S., Schwartz, G., Silva, M.F.F., 2007. Riqueza de espécies, estrutura e composição florística de uma floresta secundária de 40 anos no leste da Amazônia. Acta Botanica Brasilica 21, 293-308.
- Castellani, T.T., Stubblebine, W.H. 1993. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. Revista Brasileira de Botânica 16, 181-203.
- Chazdon, R.L., Letcher, S.G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Finegan, B., 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. Philosophical Transactions of the Royal Society Biological 362, 273-289.
- Costa Júnior, R., Ferreira, R.L.C., Rodal, M.J.N., Feliciano, A.L.P., Maragon, L.C., Silva, W.C., 2007. Florística arbórea de um fragmento de floresta atlântica em Catende, Pernambuco Nordeste do Brasil. Revista Brasileira de Ciências Agrárias 2, 297-302.
- CPRH (Companhia Pernambucana do Meio Ambiente), 2003. Diagnóstico socioambiental do litoral norte de Pernambuco. CPRH, Recife.
- Denslow, J.S., Guzman, S., 2000. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. Journal of Vegetacion Science 11, 201-212.
- DeWalt, S.J., Maliakal, S.K., Denslow, J.S., 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. Forest Ecology and Management 182, 139-151.

- Fearnside, P.M., Guimarães, W.M., 1996. Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. Forest Ecology and Management 80, 35-46.
- Ferraz, E.M.N., Rodal, M.J.N., 2008. Floristic characterization of a remnant ombrophilous montane forest at São Vicente Férrer, Pernambuco, Brazil. Memoirs of the New York Botanical Garden 100, 468-510.
- Filgueiras, T.S., Brochado, A.L., Nogueira, P.E., Guala Ii, G.F., 1994. Caminhamento: um método expedito para levantamentos florísticos qualitativos. Cadernos de Geociências 12, 39-43.
- Finegan, B., 1992. The management potencial of neotropical secondary lowland rain forest. Forest Ecology and Management 47, 295-391.
- Finegan, B., 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of sucession. Trends in Ecology and Evolution 11, 119-124.
- Gama, J.R.V., Botelho, S.A., Bentes-Gama, M.M., 2002. Composição florística e estrutura da regeneração natural de floresta secundária de várzea baixa no estuário amazônico. Revista Árvore 26, 559-566.
- Gentry, A. H., 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. Evolutionary Biology. Hecht, Wallace and Prance, Plenum Publishing Corporation. 15, 1-84.
- Gentry, A.H., 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz, F.E.; Mooney, H.A.(Eds.), The Biology of Vines. Cambridge, Cambridge University Press. pp. 3-53.
- Gomes, J.G., Lins e Silva, A.C.B., Rodal, M.J.N., Siva, H.C.H., 2009. Estrutura do sub-bosque lenhoso em ambientes de borda e interior de dois fragmentos de floresta atlântica em Igarassu, Pernambuco, Brasil. Rogriguésia 60, 295-310.
- Gómez-Pompa, A., Vázquez-Yanes, C., 1981. Successional studies of a rain forest in México. In: West, D.C., Shugart, H.H., Botkin, D.B. (Eds.), Forest succession: concepts and application. Springer-Verlag, New York, pp. 246-266.
- Glenn-Lewin, D.C., van der Maarel, E., 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. In: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T. (Eds.), Plant succession Theory and Prediction. Chapman & Hall, London, pp. 11-59.
- Grime, J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, Chichester.
- Guariguata, M.R., Chazdon, R.L., Denslow, J.S., Dupuy, J.M., Anderson, L., 1997. Structure and floristic of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. Plant Ecology 132, 107-120.
- Guariguata, M.R., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. Forest Ecology and Management 148, 185-206.

- Guilherme, F.A.G., Morellato, L.P.C., Assis, M.A., 2004. Horizontal and vertical tree community structure in a lowland Atlantic Rain Forest, Southeastern Brazil. Revista Brasileira de Botânica 27, 725-737.
- Hegarty, E.E., Caballé, G., 1991. Distribution and abundance of vines in forest communities. In: Putz, F.E., Mooney, H.A. (Eds.), Biology of vines. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 313-335.
- Holl, K., 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. Biotropica 31, 229-242.
- Hora, R.C., Soares, J.J., 2002. Estrutura fitossociológica da comunidade de lianas em uma floresta estacional semidecidual na Fazenda Canchim, São Carlos, SP. Revista Brasileira de Botânica 25, 323-329.
- Kappelle, M., Kennis, P. A. F., Vries. R. A. J. de, 1995. Changes in diversity along a successional gradient in Costa Rican upper montane Quercus forest. Biodiversity Conservation 4, 10-34.
- Kent, M., Coker, P., 1992. Vegetation Description and Analysis. Belhaven Press. London.
- Köppen, W., 1936. Das geographische System der Klimate. Handbuch der Klimatologie, Bd. 1, Teil C.
- Laska, M.S., 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica. Biotropica 29, 29-37.
- Liebsch, D., Goldenberg, R., Marques, M.C.M., 2007. Florística e estrutura de comunidades vegetais em uma cronosequência de Floresta Atlântica no Paraná. Acta Botanica Brasilica 21, 983-992.
- Lins-e-Silva, A.C.B., Rodal, M.J.N., 2008. Tree community structure in an urban remnant of atlantic coastal forest in Pernambuco, Brazil. Memoirs of the New York Botanical Garden 100, 511-534.
- Lopes, C. G. R., Ferraz, E. M.N., Araújo, E. de L., 2008. Physiognomic-structural characterization of dry- and humid-forest fragments (Atlantic Coastal Forest) in Pernambuco State, NE Brazil. Plant Ecology 198, 1-18.
- Lugo, A.E., 1992. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. Ecological Monographs 62, 1-41.
- Mccune, B., Mefford, M.J., 1999. Multivariate analysis of ecological data. Gleneden Beach, MjM Software.
- Meira-Neto, J.A.A., Martins, F.R., 2002. Composição florística de uma Floresta Estacional Semidecidual Montana no município de Viçosa, MG. Revista Árvore 26, 437-446.

- Melo, M.M.R.F., Mantovani, W., 1994. Composição florística e estrutura de trecho de Mata Atlântica de encosta na Ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brasil). Boletim do Instituto de Botânica 9, 107-158.
- Mesquita, R.C.G., Ickes, K., Ganade, G., Williamson, G.B., 2001. Alternative successional pathways in the amazon basin. Journal of Ecology 89, 528-537.
- Mori, S.A., Silva, L.A.M., Lisboa, G., Coradin, L., 1989. Manual de manejo do herbário fanerogâmico. Ilhéus, Centro de Pesquisas do Cacau.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, G.H., 1974. Aims and methods of vegetation ecology. New York: Willey & Sons.
- Nascimento, L.M., Rodal, M.J.N., 2008. Fisionomia e estrutura de uma floresta estacional montana do maciço da Borborema, Pernambuco - Brasil. Revista Brasileira de Botânica 31, 27-39.
- Ranta, P., Blon, T., Niemelã, J., Joensuu, E., Siitonen, M., 1998. The fragmented Atlantic rain Forest of Brazil: size, shape and distribution of Forest fragments. Biodiversity and Conservation 7, 385-403.
- Ribas, R.F.; Meira Neto, J.A.A., Silva, A.F., Souza, A.L., 2003. Composição florística de dois trechos em diferentes etapas seriais de uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, Minas Gerais. Revista Árvore 27, 821-830.
- Richards, P.W., 1996. The tropical rain forest: an ecological study. 2^a ed. University Press, Cambridge.
- Rocha, A.E.S., Silva, M.F.F., 2002. Catálogo de espécies de floresta secundária. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.
- Rodal, M.J.N., Sales, M.F., Silva M.J., Silva, A.G., 2005a. Flora de um Brejo de Altitude na escarpa oriental do planalto da Borborema, PE, Brasil. Acta Botanica Brasilica 19, 843-858.
- Rodal, M.J.N.; Lucena, M.F.A., Andrade, K.V.S.A., Melo, A.L. de, 2005b. Mata do Toró: uma floresta estacional semidecidual de terras baixas no nordeste do Brasil. Hoehnea 32, 283-294.
- Rodal, M.J.N., Sales, M.F., 2007. Composição da flora vascular em um remanescente de floresta montana no semi-árido do nordeste do Brasil. Hoehnea 34, 433-446.
- Schessl, M., Da Silva, W.L., Gottsberger, G., 2008. Effects of fragmentation on forest structure and litter dynamics in Atlantic rainforest in Pernambuco, Brazil. Flora Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 203, 215-228.
- Schnitzer S.A, Carson W.P., 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. Ecology 82, 913-919.

- Schnitzer, S.A., Bongers, F., 2002. The ecology of lianas and their role in forests. Trends in Ecology and Evolution 17, 223-230
- Silva, A.G., 2004. Fisionomia e estrutura da comunidade arbórea, na Mata dos Macacos Município de Igarassu-PE. Dissertação de Mestrado – Universidade Federal Rural de Pernambuco. 69p.
- Silva, H.C.H., Lins-e-Silva, A.C.B., Gomes, J.S., Rodal, M.J.N., 2008. The Effect of Internal and External Edges on Vegetation Physiognomy and Structure in a Remnant of Atlantic Lowland Rainforest in Brazil. Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability 2, 47-55.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1995. Biometry: the principles and practices of statistics in biological research. 3^a ed. Freeman, New York.
- Souza, A.L. de, Schettino, S., Jesus, R.M. de, Vale, A.B., 2002. Dinâmica da regeneração natural em uma floresta ombrófila densa secundária, após corte de cipós, Reserva Natural da Companhia Vale do Rio Doce S.A., estado do Espírito Santo, Brasil. Revista Árvore 26, 411-419.
- Tabarelli, M.; Mantovani, W., 1999. A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo-Brasil). Revista Brasileira de Botânica 22, 217-223.
- Tilman, D., 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Trindade, M.B., Lins-e-Silva, A.C.B., Silva, H.P., Filgueira, S.B., Schessl, M., 2008. Fragmentation of the Atlantic rainforest in the Northern Coastal Region of Pernambuco, Brazil: recent changes and implications for conservation. Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability 2, 5-13.
- Tryon, R.M., Tryon, A.F., 1982. Ferns and allied plants. Springer-Verlag, New York.
- Uhl, C., 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. Journal of Ecology 75, 377-407.
- Uhl, C., Buschbacher, R, Serrão, E.A.S., 1988. Abandoned pastures in Eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. Journal of Ecology 76, 663-681.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., Lima, J.C.A., 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro, IBGE.
- Whittaker, R.H., 1975. Communities and Ecosystems. Macmillan Publishing Co., New York.

Tabela 1. Espécies registradas nas seis capoeiras de 12 e 20 anos de regeneração natural na Usina São José, Pernambuco, Brasil. Coletores: L.M. Nascimento e G. Batista

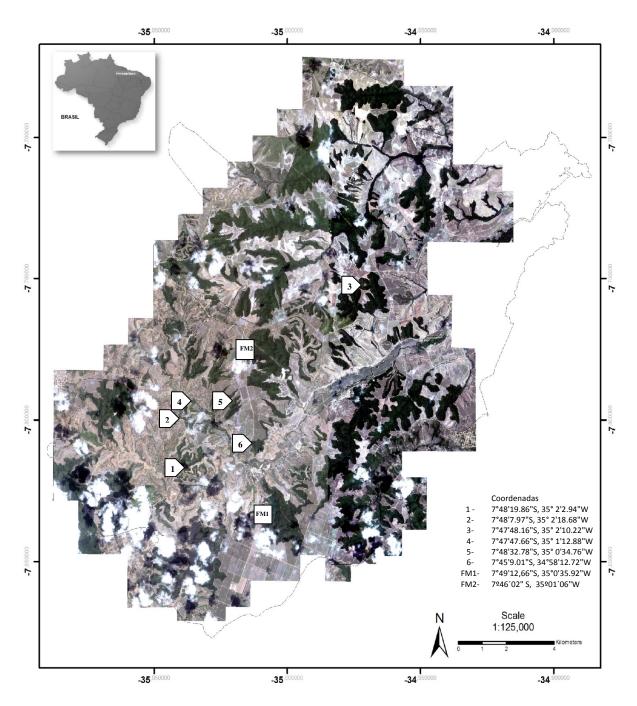


Figura 1 - Localização das capoeiras de 12 (1, 2, 3) e 20 anos (4, 5, 6) e florestas maduras (FM1 = Silva et al., 2008, FM2 = Silva, 2004) da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil.

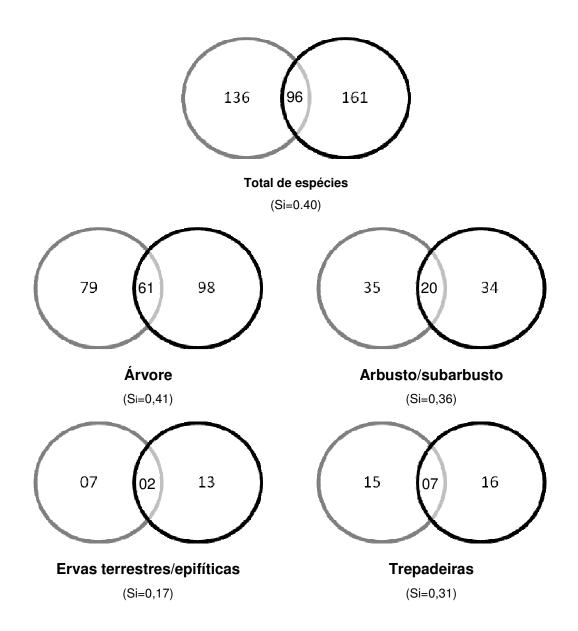


Figura 2 - Número de espécies, compartilhamento e similaridade florística calculado pelo índice de Sørensen (Si) para as formas biológicas das capoeiras (FS) de 12 () e 20 () anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco.

MANUSCRITO II

A SER ENVIADO AO PERIÓDICO:



Mudanças na estrutura durante a sucessão de uma floresta secundária no nordeste do Brasil

Ladivania Medeiros do Nascimento^{1,2}, Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio³,

Maria Jesus Nogueira Rodal⁴

Resumo

Após a destruição de grande parte das florestas tropicais úmidas pelas atividades humanas, tem aumentado a atenção às florestas secundárias tropicais. Extensas áreas agrícolas abandonadas no Estado, principalmente pelo cultivo de cana de açúcar, resultaram em fragmentos de florestas secundárias com diferentes estádios sucessionais, com características biológicas pouco conhecidas até o momento. Assim, este trabalho teve como objetivo conhecer as características de estrutura, da riqueza e da diversidade do dossel e do sub-bosque de áreas em regeneração natural há 12 e 20 anos, anteriormente utilizadas para o cultivo de cana de acúcar. A cronossequência de seis capoeiras foi selecionada a partir de fotografias aéreas das décadas de 60, 70, 80 e imagens de satélite de 2005 da Usina São José, localizada no município de Igarassu, Pernambuco. Apesar dos resultados estatísticos de densidade do dossel não terem indicado diferenca significativa entre os tempos de regeneração, pôde-se perceber uma tendência de diminuição, quando comparado a áreas de floresta madura da USJ, corroborando padrões para florestas tropicais. No dossel das capoeiras de 12 e 20 anos, a altura, o diâmetro e o perfilhamento médios, assim como a riqueza e a diversidade foram significativamente diferentes, indicando uma tendência de aumento, assim como apontado por diversos trabalhos em floresta tropical. No sub-bosque as diferenças ocorreram apenas em densidade e riqueza de espécies. A área basal não apresentou diferença significativa entre as idades nos dois estratos, corroborando os padrões de lenta alteração da biomassa ao longo do processo sucessional. A distribuição por classe de diâmetro e altura indicou mudanças florísticas nos dois estratos e substituição das espécies mais importantes no decorrer da sucessão. A análise de correlação canônica (CCA) sugeriu que a distribuição de abundância teria correlação com a textura do solo.

Palavras-chave: Capoeira; densidade; diversidade; regeneração natural; riqueza.

¹ Universidade Federal Rural de Pernambuco, Pós-Graduação em Botânica. Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, CEP 52171-900, Recife, PE, Brasil.

² Autor para correspondência: <u>ladivania@hotmail.com</u>

³ Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Energia Nuclear, Centro de Tecnologia, Av. Prof. Luis Freire, 1000, Cidade Universitária, Recife, PE, CEP: 50740-540.

⁴ Universidade Federal Rural de Pernambuco- Depto.Biologia - Botânica, Av. Dom Manuel de Medeiros, s/n, CEP 52171-900, Recife, PE, Brasil.

1. Introdução

As áreas de florestas tropicais foram drasticamente reduzidas, devido à exploração de madeira, abertura de novas fronteiras agrícolas e crescimento urbano (Brown e Lugo, 1990). Contudo, em parte destas áreas ocorreu regeneração natural, resultando em grandes extensões de florestas secundárias (Lugo, 1997; Primack e Rodrigues, 2001; FAO, 2004).

Há consenso sobre a importância ecológica e econômica das florestas secundárias (Brown e Lugo, 1990; Corlett, 1995; Grau et al., 1997), no desempenho de importantes funções no ecossistema, uma vez que seu crescimento permite o acúmulo de biomassa, a estabilização do sistema hidrológico e a manutenção ou aumento da biodiversidade (Denich, 1991). Todavia, a continuidade do processo sucessional destas florestas secundárias depende do grau, do tipo e da intensidade de sua utilização (Guariguata e Ostertag, 2001).

Quantificar mudanças ao longo do processo de sucessão é uma informação básica para o entendimento da regeneração natural e para o manejo florestal (Finegan, 1992; Brearley et al., 2004). A maior parte das informações sobre a sucessão nos trópicos é derivada de estudos de cronossequências, nos quais as mudanças temporais são inferidas a partir de um único momento de um conjunto de povoamentos florestais de diferentes idades (Guariguata et al., 1997; Aide et al., 2000; Guariguata e Ostertag, 2001; DeWalt et al., 2003; Carim et al., 2007). Esses estudos mostraram que a densidade tende a diminuir (Guariguata e Ostertag, 2001), enquanto riqueza e diversidade aumentam rapidamente, especialmente no início da sucessão, podendo atingir valores semelhantes às florestas maduras em poucas décadas (Finegan, 1996). A área basal tende a aumentar rapidamente no início da sucessão e modificar-se lentamente ao longo do processo sucessional (Guariguata et al., 1997).

Considerando o grau de fragmentação da Floresta Atlântica na região nordeste do Brasil (Viana et al., 1997; Ranta et al., 1998; Trindade et al., 2008) e a importância das florestas secundárias como um recurso natural em processo de renovação (FAO, 2004), é recomendável e urgente a realização de estudos que vissem entender os caminhos da regeneração natural, através da quantificação da estrutura e da diversidade e de suas alterações ao longo do processo sucessional, para que os resultados possam ser utilizados como ferramenta de definição de estratégias de conservação e manejo destas florestas secundárias, em bases ecologicamente sustentáveis, e seja um recurso passível de utilização pelas gerações presentes e futuras.

Assim, este estudo teve como objetivo caracterizar a estrutura, riqueza e diversidade e distribuição de abundância de espécies lenhosas do dossel e do sub-bosque de áreas em regeneração natural há 12 e 20 anos, comparando-os com trabalhos em florestas maduras da USJ,

testando as premissas de mudanças sucessionais apontados por diversos autores para a região tropical.

2. Métodos

2.1. Área de estudo

O trabalho foi realizado na Usina São José (USJ), pertencente ao grupo Cavalcanti-Petribú, localizada entre as coordenadas 07°41'04,9" - 07°54'41,6" S e 34°54'17,6" - 35°05'07,2" W, com uma grande porção incluída no município de Igarassu, e áreas menores nos municípios de Goiania, Itaquitinga, Itapissuma, Abreu e Lima e Araçoiaba, estado de Pernambuco, Brasil (Trindade et al., 2008) (Fig. 1).

O clima da região é As' (Köppen, 1936), quente e úmido, com precipitação média anual de 1.687 mm e temperatura média anual de 24.9°C (dados metereológicos da Usina São José, do período de 1998 a 2000).

A predominância geológica da região é da Formação Barreiras, de idade plio-pleistocênica, a mais extensa dentre as unidades geológicas que ocorrem no segmento litorâneo da região, constituída por sedimentos areno-argilosos não consolidados, de origem continental (CPRH, 2003). O relevo é composto por tabuleiros de topo plano, entrecortados por vales estreitos e profundos, cujas vertentes apresentam declividade superior a 30% e com altitudes que variam de 40 a 160 m (Trindade et al., 2008). A vegetação predominante foi classificada como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Brasil, 2003), cujas características florísticas e diversidades biológicas têm sido, desde os tempos coloniais, alteradas por atividades humanas, dentre elas a cultura da cana de açúcar (CPRH, 2003).

A USJ possui uma área total de 280 km², 88% ocupados por monocultura de cana de açúcar, e uma cobertura florestal formada por 110 fragmentos, com tamanho médio de 62,9 ha e 96 florestas secundárias (capoeiras), com tamanho médio de 11,4 ha (Trindade et al., 2008).

Para este estudo foram escolhidas seis áreas, equidistantes em média 1,6 km das florestas maduras, denominadas assim por não terem sofrido corte raso nas últimas cinco décadas (Fig. 1).

Na escolha destas áreas foi considerada as idades aproximadas das seis capoeiras, baseandose no aspecto da vegetação, retratado em aerofotos sequenciais das décadas de 1960, 1970 e 1980, fornecidas pela CONDEPE/FIDEM (Agência Estadual de Planejamento e Pesquisas de Pernambuco), com escala de 1:30.000, imagens de satélite adquiridas em 2005 e entrevistas com antigos moradores locais para confirmação do histórico de uso, com foco principal na década de 1990. Foram definidas três capoeiras de idades aproximadas de 12 anos e três de 20 anos. As capoeiras se desenvolveram em locais utilizados para cultivo de cana de açúcar, com supressão da vegetação nativa, e que foram abandonados na década de 1980 e 1990. Todas estavam próximas a florestas maduras e tinham condições topográficas semelhantes.

2.2. Coleta de dados

Em 2007 e 2008 foram estabelecidas 30 parcelas permanentes de 10×10 m em cada capoeira, com 10 m de distância entre si, totalizando 1,8 ha, onde foram amostrados todos os indivíduos lenhosos do dossel (árvores, trepadeiras lenhosas e palmeiras) com diâmetro do caule à 1,30 m do solo (DAP) \geq 5 cm. No vértice esquerdo/inferior de cada parcela foram demarcadas subparcelas de 5×5 m para medição de indivíduos do sub-bosque (arbustos, trepadeiras lenhosas, palmeiras e regenerantes arbóreos, isto é, indivíduos jovens que compõem o dossel) com diâmetro do caule ao nível do solo (DAS) \geq 1 < 5 cm. Os critérios de inclusão foram padronizados para os trabalhos realizados nas florestas da Usina São José (Gomes et al., 2009).

Cada indivíduo amostrado foi identificado, numerado e teve anotada a circunferência (posteriormente transformada em diâmetro), estimada a altura total (com uma régua marcada a cada 50 cm) e contado o número de caules (perfilhos) a partir da base. O material botânico fértil ou estéril foi coletado, seguindo técnicas usuais (Mori et al., 1989), com determinação taxonômica através de consulta a especialistas do Brasil e por comparação com material de herbário, seguindo o sistema de classificação APG II (2003). As exsicatas foram depositadas no Herbário Vasconcelos Sobrinho (PEUFR), e enviadas duplicatas aos herbários Geraldo Mariz (UFP) e Dárdano de Andrade Lima (IPA).

Para as análises físicas e químicas dos solos foi coletada uma amostra no centro de cada parcela, na profundidade de 0 a 20 cm. As análises granulométricas (porcentagem de areia, silte e argila) foram realizadas no Departamento de Agronomia, Área de Solos da Universidade Federal Rural de Pernambuco, seguindo procedimentos do Manual de Métodos de Análise de Solo (EMBRAPA, 1997) e as análises químicas foram realizadas pelo Instituto de Pesquisas Agropecuárias de Pernambuco (IPA), com determinação dos teores de pH em água, fósforo (P) e potássio (K) disponíveis e cálcio (Ca²⁺), magnésio (Mg²⁺) e o alumínio (Al³⁺) extraíveis, seguindo protocolo estabelecimento pela EMBRAPA (1997).

2.3. Análises dos dados

Para caracterização da estrutura de abundância dos indivíduos amostrados foram calculados os valores de densidade e de área basal. Também foram calculados a riqueza (S), o índice de diversidade de Shannon-Wiener (H') e o índice de equabilidade de Pielou (J'), utilizando o Programa Mata Nativa 2.0.

As médias de densidade, área basal, diâmetro, altura, número de perfilhos (dois ou mais caules), riqueza e diversidade por parcela de todas as áreas foram comparadas pelo Teste t, simples por grupo, com nível de significância p<0.05 (Zar, 1999).

As distribuições de densidades e área basal por classes de diâmetro e altura foram plotadas empregando-se intervalos de classes regulares de 10 cm e 3 m, respectivamente, para todos os indivíduos do dossel e, de 3 cm e 2 m, respectivamente, para o sub-bosque lenhoso, e para as 10 espécies com maior densidade e área basal do dossel e do sub-bosque, nos dois estádios sucessionais. Os intervalos de classe de diâmetro e de altura do dossel e do sub-bosque de 12 e 20 anos foram comparados pelo teste de Kolmogorov-Smirnov (2xn), para duas amostras independentes, nível de significância de p<0.05. Todas as análises estatísticas foram realizadas através do programa STATISTICA 9.0.

Para correlacionar as variações de densidade das espécies arbóreas nas parcelas com as variáveis edáficas e tempo de regeneração foi adotada a análise de correspondência canônica (CCA, ter Braak, 1987), executada a partir da preparação de duas matrizes para cada estrato, utilizando o programa PC-ORD 4.0 (McCune e Mefford, 1997). Na primeira matriz, 27 espécies do dossel e 50 espécies do sub-bosque foram selecionadas por apresentarem 10 ou mais indivíduos na amostra total. Os valores foram transformados em ln (n + 1) para compensar desvios causados pela baixa frequência dos valores mais elevados (ter Braak, 1995). A segunda matriz de variáveis ambientais incluiu todos os parâmetros físicos e químicos de solo, além da variável tempo de regeneração, delimitando as parcelas de 12 e 20 anos. Em seguida, foi usado o teste "*Indicator Species Analysis*" (Dufrêne e Legendre, 1997), para dar suporte estatístico aos padrões observados. O método assume que existem dois ou mais grupos de unidades amostrais e que a abundância das espécies foi registrada em cada uma delas. Os valores obtidos na análise foram testados estatisticamente, de forma a diferenciá-los do acaso, pelo teste de Monte Carlo com 1000 repetições, p<0.05 (McCune e Mefford, 1997).

3. Resultados

3.1. Estrutura do dossel e do sub-bosque lenhoso

No dossel das capoeiras de 12 anos foram registrados 1547 indivíduos, correspondendo a densidade de 1720 ind.ha⁻¹ e área basal de 19 m²ha⁻¹, enquanto nas capoeiras de 20 anos foram registrados 1496 indivíduos, com 1671 ind.ha⁻¹ de densidade e 18 m²ha⁻¹ de área basal (Tabela 1). Não houve diferença significativa entre as capoeiras por idade, tanto em densidade (p=0,61), quanto em área basal (p=0,40). No sub-bosque houve aumento significante (p=0,000) da densidade de 5705 ind.ha⁻¹ para 9577 ind.ha⁻¹, com o avanço do tempo de regeneração. Entre os componentes do sub-bosque, as regenerantes arbóreas tiveram maior contribuição em densidade, com 78 e 83% do total nas áreas de 12 e 20 anos, respectivamente (Tabela 1).

Cerca de 90% das plantas estavam nas classes de menores diâmetros, independente do tempo de regeneração e do estrato (DAP<10 cm; DAS<3 cm). Não houve diferenças significativas (Kolmogorov-Smirnov, p=0,10) entre os tempos de regeneração por classes de diâmetro (Fig. 2A, B). No entanto, os diâmetros médios do sub-bosque das capoeiras de 20 anos foram estatisticamente inferiores aos das capoeiras de 12 anos (Teste t, p=0,001) (Tabela 1).

Independente da idade, mais de 70% dos indivíduos do dossel ocorreram nas classes de altura entre 3 e 9 m, enquanto no sub-bosque mais de 60% estavam entre 0,2 e 2 m (Fig. 3A, B), sem diferenças significativas (Tabela 1). Porém, o número de indivíduos acima dos 12 m de altura foi superior nas capoeiras de 20 anos (Fig. 3A), assim como a altura média (Teste t, p=0,001).

Ocorreu maior número de indivíduos perfilhados (Tabela 1) no dossel das áreas de 12 anos (5,62 ind/ha, Teste t, p=0,002).

3.2. Riqueza, diversidade e distribuição de abundância do dossel e sub-bosque lenhoso

A riqueza por parcela teve aumento significativo (Kruskal-Wallis, p=0,01) com o avanço do tempo de regeneração nos dois estratos, passando de 63 para 81 espécies no dossel, e de 99 para 110 no sub-bosque (Tabela 1). Os índices de diversidade de Shannon-Wiener (H') e de equabilidade (J) no dossel das capoeiras de 20 anos foram significativamente maiores (Kruskal-Wallis, p=0,05), com valores de 3,44 nats.ind⁻¹ e 0,79, que os das capoeiras de 12 anos, 3,12 nats.ind⁻¹ e 0,76, respectivamente. No sub-bosque, não houve diferença significativa para a diversidade (H' e J) (Tabela 1).

Do total de 89 espécies do dossel das capoeiras de 12 e 20 anos, 54 espécies (61%) foram comuns às duas idades, enquanto das 136 do sub-bosque, 79 (58%) foram compartilhadas pelas duas idades. *Cecropia pachystachya*, *Byrsonima sericea* e *Coccoloba mollis* do dossel, e *Xylopia frutescens*, *Schefflera morototoni* e *Campomanesia dichotoma* do sub-bosque tiveram padrões semelhantes de abundância nas duas idades, dentre as espécies compartilhadas.

Os dois estratos somaram 110 espécies nas capoeiras de 12 anos e 123, nas de 20 anos, com compartilhamento de 47 espécies (76%) e 60 espécies (48%), respectivamente. Dentre elas, *Cupania oblongifolia, Albizia saman, Xylopia frutescens, Eschweilera ovata* destacaram-se em abundância nas capoeiras de 12 anos, enquanto *Tapirira guianensis*, *Schefflera morototoni* e, novamente *Eschweilera ovata* destacaram-se nas de 20 anos (Tabela 2).

As espécies que apresentaram mais indivíduos perfilhados (dois ou mais caules) no dossel e no sub-bosque das áreas de 12 anos foram *Albizia saman*, *Casearia sylvestris*, *Cecropia pachystachia*, *Inga ingoides* e *Apeiba tibourbou*. Esta última espécie destacou-se também nas áreas de 20 anos, além de *Byrsonima sericea*, *Cecropia pachystachia*, *Eschweilera ovata* e *Tapirira guianensis*.

A densidade e a área basal estão concentradas num número reduzido de espécies. No dossel das capoeiras de 12 anos (Fig. 4A), apenas sete espécies foram responsáveis por mais de 50% da densidade: Cecropia pachystachya, Albizia saman, Inga ingoides, Apeiba tibourbou, Casearia sylvestris, Cupania oblongifolia e Xylopia frutescens. Nas de 20 anos, seis espécies responderam por mais da medate da densidade: Apeiba tibourbou, Tapirira guianensis, Schefflera morototoni, Cecropia pachystachya, Eschweilera ovata e Byrsonima sericea. As sete espécies mais abundantes nas áreas de 12 anos apresentaram decréscimo da densidade nas áreas de 20 anos, com exceção de Apeiba tibourbou (Fig. 4A).

Todas as espécies do dossel acima citadas concentraram sua abundância nas classes de diâmetro de DAP < 10 cm e de 4,52 a 9 m de altura. Foram exceções, *Cecropia pachystachya*, que nas capoeiras de 12 anos destacou-se no dossel com altura superior a 9 m e padrão de distribuição em todas as classes de diâmetro. Nas áreas de 20 anos, *Tapirira guianensis* foi destaque nas classes de maiores diâmetros (DAP $\geq 30 \text{ cm}$), com indivíduos maiores que 9 m de altura.

No dossel, a análise de correspondência canônica (CCA) mostrou que apenas o autovalor do primeiro eixo de ordenação foi < 0,30 (0,431). Com efeito, as correlações de Pearson entre espécies e variáveis edáficas foram elevadas nos dois primeiros eixos (0,868 e 0,606). Além disso, o teste de permutação de Monte Carlo mostrou diferenças altamente significativas entre as correlações encontradas para os dois eixos (p<0,01, Tabela 3). Os solos das capoeiras de 12 anos tiveram maiores concentrações de K, Ca e Mg e maiores proporções de argila e silte (Tabela 3).

A ordenação não separou com clareza as parcelas de 12 e 20 anos por textura do solo (Fig. 5). Todavia, *Myrcia sylvatica*, *Bowdichia virgilioides*, *Myrcia racemosa*, *Ocotea glomerata*, *Rapanea guianensis*, *Byrsonima sericea* e *Xylopia frutescens* estiveram mais correlacionadas com as parcelas de solo arenoso (Fig. 5). Por outro lado, *Casearia sylvestris*, *Inga ingoides*, *Cupania oblongifolia*, *Albizia saman* e *Coccoloba mollis* apresentaram alta correlação positiva com as parcelas de solo argiloso, siltoso e com elevados valores de K e Mg (Fig. 5). No segundo eixo, a abundância de *Cordia sellowiana* e *Eschweilera ovata* esteve positivamente correlacionada ao aumento de Al, enquanto *Gustavia augusta* e *Cupania oblongifolia* ao decréscimo deste elemento e aumento de Ca e pH. *Albizia polycephala*, *Apeiba tibourbou*, *Cecropia pachystachia* e *Brosimum guianensis* apresentaram comportamento indiferente às variáveis edáficas (Fig. 5).

De acordo com o teste "*Indicator Species Analysis*", das 27 espécies mais abundantes do dossel, apenas quatro (Tabela 2) apresentaram distribuição significativamente diferenciada (Monte Carlo, p<0,05) nas capoeiras de 12 anos e nove espécies nas de 20 anos.

No sub-bosque das capoeiras de 12 anos, Cupania oblongifolia, Gustavia augusta, Albizia saman, Tapirira guianensis, Xylopia frutescens, Schefflera morototoni, Campomanesia dichotoma, Miconia minutiflora, Machaerium hirtum, Psidium guineense, Casearia sylvestris e Eschweilera ovata foram as mais abundantes. Estas mesmas espécies também foram importantes em abundância nas áreas de 20 anos, porém algumas tiveram decréscimo da densidade, como, por exemplo, Albizia saman e Cupania oblongifolia, além de Myrcia guianensis e Calyptranthes brasiliensis (Myrtaceae), que não estavam presentes nas capoeiras mais jovens (Fig. 4B).

Na análise de CCA do sub-bosque, os autovalores para os dois primeiros eixos foram baixos (<0,3 sensu ter Braak 1995), 0,356 e 0,098, explicando apenas 5,8 e 1,6% da variação global (Tabela 2). Isso significa que os gradientes são curtos, ou seja, há pouca substituição de espécies e a maioria delas se distribui ao longo dos gradientes, variando apenas na abundância (ter Braak, 1995). As correlações de abundância de espécie e solo foram altas, 0,824 (eixo 1) e 0,654 (eixo 2) e significativas (teste de Monte Carlo, p<0,01). Areia (-0,950), argila (0,824) e silte (0,815) foram variáveis fortemente correlacionadas com o primeiro eixo (Tabela 3).

O primeiro eixo da CCA indicou uma forte correlação entre o aumento em abundância de Banara brasiliensis, Casearia sylvestris, Albizia polycephala, Machaerium hirtum, Inga ingoides, Coccoloba mollis e Cupania oblongifolia e o aumento de argila e silte (Fig. 6). Já Allophylus edulis, Pera ferruginea, Calyptranthes brasiliensis, Rapanea guianensis, Byrsonima sericea, Myrcia sylvatica e M. guianensis tenderam a aumento da abundância com o aumento na areia (Fig. 6). No segundo eixo, a abundância de Sorocea hillarii, Bowdichia virgilioides, Sparathanthelium botocundorum e Banara cf. guianensis mostrou correlação positiva com aumento de P, assim

como *Myrcia sylvatica*, *Miconia albicans* e *Clidemia capitelata* uma correlação negativa, isto é, aumento da abundância com a diminuição desse elemento (Fig. 6).

A análise de espécies indicadoras mostrou que das 50 espécies utilizadas para análise do CCA, apenas quatro espécies foram indicadoras de capoeiras de 12 anos e 17 espécies das de 20 anos (Tabela 2).

4. Discussão

4.1. Estrutura do dossel e do sub-bosque lenhoso

O grau de convergência estrutural entre as florestas secundárias e maduras depende do parâmetro considerado e do tempo de regeneração (Brown e Lugo, 1990; Finegan, 1996; Guariguata e Ostertag, 2001). Apesar dos resultados estatísticos não comprovarem a premissa de que a densidade do dossel seria menor nas capoeiras mais velhas, a comparação entre as capoeiras em geral e as florestas maduras da USJ (Silva et al., 2008a - 1471 ind.ha⁻¹; Silva et al., 2008b - 1693 ind.ha⁻¹) apontou esta tendência. Isto se conforma aos padrões relatados para florestas tropicais, que prevêem altas densidades nos estádios iniciais e diminuição ao longo do tempo de regeneração (Saldarriaga et al., 1988; Nicotra et al., 1999; Aide et al., 2000; Denslow e Guzman, 2000; Guariguata e Ostertag, 2001; DeWalt et al., 2003).

As densidades do sub-bosque das capoeiras e das florestas maduras da USJ indicaram uma tendência de aumento da densidade no início da sucessão, seguido de uma diminuição em direção às florestas maduras (Silva et al., 2008a - 8179 ind.ha; Silva et al., 2008b - 4200 e 6093 ind.ha). De acordo com a teoria de Tilman (1988), tal padrão poderia ser explicado pela capacidade competitiva flutuante das espécies ao longo do processo sucessional. No início da sucessão o espaço aberto, geralmente pobre em nutrientes e com grande disponibilidade de luz, é colonizado por um ou mais grupos de espécies oportunistas que dominam este estágio; em seguida, com a entrada de serrapilheira e a atividade de organismos decompositores, a disponibilidade de nutrientes aumenta com o tempo, assim como a biomassa total das plantas, e, em consequência, a penetração de luz que chega ao solo diminui, reduzindo a oferta do recurso luz para o desenvolvimento das árvores.

O fato das capoeiras de 12 e 20 anos não apresentarem diferenças significativas em área basal era esperado, uma vez que em áreas de florestas secundárias tropicais ocorre um rápido acúmulo de biomassa nos primeiros 15 anos de sucessão e mudanças mais lentas depois, sendo necessárias muitas décadas para que a área basal atinja valores próximos das florestas maduras

(Guariguata e Ostertag, 2001). Os valores superiores de área basal reportados por Silva et al. (2008a) e Silva et al. (2008b), 26 e 55 m²ha⁻¹, respectivamente, para as florestas maduras da área de estudo indicam o longo caminho desta trajetória.

De acordo com Brown e Lugo (1990), o perfilhamento favorece o aumento rápido da biomassa, sobretudo logo após o abandono da área. Um tronco múltiplo, geralmente originado a partir de rebrota, poder ser considerado uma característica positiva na conquista de espaço sobre outras plantas, pois, de acordo com Grime (1979) e Kauffman (1991), indivíduos que se regeneram por rebrota não têm que alocar recursos na formação de raízes, conferindo vantagem competitiva sobre as espécies que se instalam a partir de sementes. No caso da área de estudo, o maior acúmulo de biomassa no início da sucessão poderia ser justificado pelo maior perfilhamento nas capoeiras de 12 anos, assim como o menor perfilhamento nas áreas de 20 anos justificariam a menor área basal destas áreas.

A literatura relata que independente do estágio sucessional, as florestas tropicais têm maior concentração de indivíduos nas classes de menores diâmetros e alturas (Oliver e Larson, 1996; Condit et al., 1998; DeWalt et al., 2003). De fato, as capoeiras e a floresta madura da USJ estudada por Silva (2004) corroboram aquele padrão.

4.2. Riqueza, diversidade e distribuição de abundância de espécies lenhosas do dossel e subbosque

Diversos autores relataram que a riqueza de espécies lenhosas em florestas tropicais aumenta rapidamente nos primeiros anos da sucessão secundária e que pode, em poucas décadas de regeneração, apresentar valores comparáveis aos das florestas maduras (Saldarriaga et al., 1988; Kappelle et al., 1996; Tabarelli e Mantovani, 1999; Guariguata e Ostertag, 2001; Kennard, 2002; Peña-Claros, 2003). Os resultados de riqueza encontrados nas capoeiras, quando comparados aos de uma da floresta madura da USJ (Silva et al., 2008b), parecem confirmar essa tendência.

O aumento da riqueza de espécies nos dois estratos nas áreas de 20 anos, quando comparado às de 12 anos, poderia estar relacionado, provavelmente, à alteração das condições ecológicas, como maior ciclagem de nutrientes, maior fertilidade do solo e maior sombreamento, como observado por vários estudos em florestas secundárias tropicais (Aweto, 1981; Guariguata et al., 1997; Aide et al., 2000). Um bom indicador dessas mudanças é o aumento da riqueza e abundância de espécies de Myrtaceae no sub-bosque, por se tratar de uma família típica de

florestas maduras (Reitz, 1967) e representar grande parte dos recursos para frugívoros de médio e grande porte (Sick, 1997; Tabarelli e Mantovani, 1999; DeWalt et al., 2003; Carim et al., 2007).

A diversidade em florestas tropicais, assim como a riqueza, tende a aumentar ao longo do processo sucessional (Bazzaz 1975; Brown e Lugo, 1990; Tabarelli e Mantovani 1999; Brearley et al. 2004; Kalacska et al. 2004). Os resultados do índice de Shannon-Wiener (H') do dossel das capoeiras de 12 e 20 anos e de uma floresta madura da USJ (Silva et al. 2008a - H' 3,85) também apontaram esta tendência. Segundo a literatura, o aumento da riqueza e diversidade durante a sucessão inicial está diretamente relacionado à colonização gradual de espécies provenientes de comunidades próximas com estágio sucessional mais avançado (Guariguata et al., 1997; Holl, 1999; Guariguata e Ostertag, 2001). Neste sentido, Ranta et al. (1998), sugeriram que, apesar da dificuldade de estimar o efeito da distância entre fragmentos vizinhos na capacidade de dispersão dos diferentes grupos de organismos, alguns animais como mariposas, pássaros, morcegos e grandes vertebrados poderiam cruzar distâncias de até 350 m. As capoeiras de 12 e 20 anos estão a, no máximo, 290 e 320 m de fragmentos (ou trechos de floresta) em estádios mais avançado, distâncias inferiores à referida por estes autores, o que justificaria a presença de novas espécies arbóreas no sub-bosque.

Mesmo havendo proximidade com florestas maduras, após uma perturbação as primeiras espécies que colonizam áreas abertas chegam a dominar uma comunidade (Begon et al., 2007). Segundo as teorias de Connell e Slatyer (1977), as características de história de vida das espécies dominantes do dossel podem interferir no aumento da diversidade durante o processo sucessional, uma vez que as colonizadoras podem persistir por vários anos antes da senescência, utilizando estratégias eficientes de ocupação de espaço (como o perfilhamento, por exemplo), inibindo o desenvolvimento de outras espécies. Estas teorias poderiam justificar a dominância de poucas espécies no dossel, principalmente, nas capoeiras de 12 anos. Entretanto, Finegan (1996) ressaltou que não apenas a variação de história de vida das espécies iniciais, mas também fatores, como histórico de uso da área, tipo de dispersão, de germinação e de predação, além da interação entre espécies, influenciam na manutenção, substituição e ou adição de espécies ao longo do processo sucessional.

A análise de correlação entre a distribuição da abundância e as características do solo mostrou a existência de um gradiente curto, indicando que uma ou diversas variáveis não analisadas nesse trabalho poderiam estar interferindo na distribuição das espécies, indicando a necessidade de cautela na interpretação de qualquer resultado. Entretanto, ter Braak (1995) defendeu que a presença de "ruídos" não invalida a análise. Segundo Botrel et al. (2002), variáveis

fundamentais, como luz, água e dispersão das espécies, nem sempre são facilmente mensuráveis, mas agem interativamente com as condições ambientais.

De acordo com Brown (1987) e outros autores (Aweto, 1981; Li et al., 1999; Carvalho et al., 2007) a vegetação está intimamente relacionada ao solo e que diferenças pedológicas, inevitavelmente, condicionariam a abundância de plantas. Assim, apesar de não ter ocorrido diferença significativa entre os tipos de solo dos dois tempos de regeneração, houve correlação entre a abundância das espécies e a textura do solo, o que poderia indicar a preferência de algumas espécies por um dos tipos. Entretanto, esta idéia deve ser vista com cautela, uma vez que espécies do dossel abundantes em parcelas arenosas como, por exemplo, *Tapirira guianensis* e *Schefflera morototoni* foram abundantes no sub-bosque, independente da textura.

5. Conclusão

As características estruturais encontradas na cronossequência (12, 20 anos e floresta madura) corroboram os padrões relatados para florestas secundárias tropicais de diminuição da densidade e aumento da área basal, altura e diâmetro médio. De modo geral, as maiores diferenças estruturais entre as áreas foram determinadas pelos indivíduos das espécies mais abundantes. O aumento da densidade e da área basal de espécies como *Eschweilera ovata*, *Schefflera morototoni* e *Tapirira guianensis* nas capoeiras de 20 anos, assim como a diminuição da densidade de espécies de estádios iniciais como *Cecropia pachystachya* e *Inga ingoides*, em comparação com as áreas de florestas maduras, mostrou claramente uma substituição de espécies durante o tempo de regeneração. O aumento da densidade e da área basal no sub-bosque de espécies que não ocorriam no dossel das capoeiras de 12 anos como, por exemplo, *Calyptranthes brasiliensis*, *Myrcia guianensis* e *Rapanea guianensis* reforçam esta idéia.

O aumento da riqueza com o tempo de regeneração corroborou os padrões tropicais. Os baixos valores de diversidade e equabilidade no dossel, quando comparado aos das florestas maduras, indicam a dominância de poucas espécies, independente do tempo de regeneração. Entretanto, considerando que, no sub-bosque os valores de diversidade, equabilidade são bem superiores aos ocorridos no dossel e que mais de 60% das espécies de sub-bosque eram regenerantes arbóreas, estes resultados poderiam indicar uma tendência de aumento da diversidade e de alterações florísticas ao longo do processo sucessional. A distribuição de abundância das espécies do dossel e do sub-bosque foi correlacionada com as características do substrato, especialmente com a textura do solo.

Agradecimentos

Agradecemos à Usina São José/Grupo Cavalcanti Petribú por permitir o desenvolvimento da pesquisa em sua propriedade; ao Projeto de Pesquisa Fragmentos de Floresta Atlântica de Cooperação Brasil-Alemanha (Proc. 690147/01-5), financiado pelo CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brasil); as grupos de pesquisa do Laboratório de Ecologia de Plantas (LEVE) e do Laboratório de Fitossociologia (LAFIT) da UFRPE pela assistência em campo.

Referências bibliográficas

- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Rivera, L., Marcano-Veja, H., 2000. Forest regeneration in chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. Restoration Ecology 8, 328-338.
- APG II, 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Botanical Journal of the Linnean Society 141, 399-436.
- Aweto, A.O., 1981.Secondary Succession and Soil Fertility Restoration in South-Western Nigeria: I. Succession. The Journal of Ecology 69, 601-607.
- Bazzaz, F.A., Pickett, S.T.A., 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. Annual Review of Ecology and Systematics 11, 287-310.
- Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L., 2007. Ecologia de indivíduos a ecossistemas. 4 ed.Artmed Editora S/A. Porto Alegre.
- Botrel, R.T., Oliveira-Filho, A.T., Rodrigues, L., Curi, N., 2002. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutural da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. Revista Brasileira de Botânica 25, 195-213.
- Brasil. Ministerio das Minas e Energia, 1983. Projeto RADAMBRASIL: levantamento de recursos naturais; folhas SC. 24/25, Aracaju / Recife; geológia, geomorfologia, pedologia, vegetação, uso potencial da terra. Rio de Janeiro, IBGE.
- Brearley, F.Q., Prajadinata, S., Kidd, P.S., Proctor, J., Suriantata., 2004. Structure and floristics of an old secondary rain forest in Central Kalimantan, Indonesia, and a comparison with adjacent primary forest. Forest Ecology and Management 195, 385-397.
- Brown, K.S., 1987. Soils and vegetation. In: Whitmore, T.C., Prance, G.T. (Eds.). Biogeography and quartenary history in tropical America. Clarendon Press, Oxford, pp. 19-45.

- Brown, S., Lugo, A.E., 1990. Tropical secondary forests. Journal of Tropical Ecology 6, 1-32.
- Carim, S., Schwartz, G., Silva, M.F.F., 2007. Riqueza de espécies, estrutura e composição florística de uma floresta secundária de 40 anos no leste da Amazônia. Acta Botanica Brasilica 21, 293-308.
- Carvalho, W.A.C., Oliveira Filho, A.T., Fontes, M.A.L., Curi, N., 2007. Variação espacial da estrutura da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua em Piedade do Rio Grande, MG, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 30, 315-335.
- Condit, R., Sukumar, R., Hubbell, S.P., Foster, R.B., 1998. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. The American Naturalist 152, 495-509.
- Connell, J.H.; Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist 111, 1119-1144.
- Corlett, R.T., 1995. Tropical secondary forests. Progress in Physical Geography 19, 159-172.
- CPRH (Companhia Pernambucana do Meio Ambiente), 2003. Diagnóstico socioambiental do litoral norte de Pernambuco. CPRH, Recife.
- Denich, M., 1991. Estudo da importância de uma vegetação secundária nova para o incremento da produtividade do sistema de produção na Amazônia Oriental Brasileira. Belém: Embrapa CPATU/ GTZ.
- Denslow, J.S., Guzman, S., 2000. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. Journal of Vegetation Science 11, 201-212.
- DeWalt, S.J., Maliakal, S.K., Denslow, J.S., 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. Forest Ecology and Management 182, 139-151.
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs 67, 345-366.
- EMBRAPA, 1997. Manual de métodos de análise de solo. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro.
- FAO., 2004. Forest Resources Assessment Programme. Working Paper 83/E. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Finegan, B., 1992. The management potencial of Neotropical secondary lowland rain forest. Forest Ecology and Management 47, 295-391.
- Finegan, B., 1996. Pattern and process in Neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. Trends Ecological and Evolution 11, 119-124.

- Furley, P.A. 1992. Edaphic changes at the forest-savanna boundary with particular reference to the neotropics. In: Furley, J.P., Ratter, J.A. (Eds.), Nature and dynamics of forest-savanna boundaries. Champman & Hall, London, pp. 91-118.
- Gomes, J.S., Lins-e-Silva, A.C.B., Rodal, M.J.N., Silva, H.C.H., 2009. Estrutura do sub-bosque lenhoso em ambientes de borda e interior de dois fragmentos de floresta atlântica em Igarassu, Pernambuco, Brasil. Rodriguésia 60, 295-310.
- Grau, H.R., Arturi, M.F., Brown, A.D., Aceñolaza, P.G., 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. Forest Ecology and Management 95, 161-171.
- Grime, J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester.
- Guariguata, M.R., Chazdon, R.L., Denslow, J.S., Dupuy, J.M., Anderson, L., 1997. Structure and floristic of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. Plant Ecology 132, 107-120.
- Guariguata, M.R., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest sucession: changes in structural and functional characteristics. Forest Ecology and Management 148, 185-206.
- Holl, K., 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. Biotropica 31, 229-242.
- Kappelle, M., Geuze, T., Leal, M., Clef, M., 1996, Successional age and forest structure in a Costa Rica upper montane *Quercus* forest. Journal of Tropical Ecology 12, 681-698.
- Kauffman, J.B., 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forests of the eastern amazon. Biotropica 23, 219-224.
- 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.
- Köppen, W., 1936. Das geographische System der Klimate. Handbuch der Klimatologie, Bd. 1, Teil C.
- Li, X., Wilson, S.D., Song, Y., 1999. Secondary succession in two subtropical forests. Plant Ecology 143, 13-21.
- Lugo, A.E., 1997. The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures. Forest Ecology and Management 99, 9-19.
- McCune, B., Mefford, M.J., 1997. Multivariate analysis of ecological data. Version 3.0. MJM Software, Glenden Beach.
- Mori, S.A., Silva, L.A.M., Lisboa, G., Coradin, L., 1989. Manual de manejo do herbário fanerogâmico. Ilhéus, Centro de Pesquisas do Cacau.

- 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.
- Oliveira Filho, A.T., Carvalho, D.A., Vilela, E.A., Curi, N., Fontes, M.A.L., 2004. Diversity and structure of the tree community of a fragment of tropical secondary forest of the brazilian Atlantic Forest domain 15 and 40 years after logging. Revista Brasileira de Botânica 27, 685-701.
- Oliver, C.D., Larson, B.C., 1996. Forest stand dynamics. John Wiley & Sons, New York.
- Pausas, J.G., Austin, M.P., 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. Journal of Vegetation Science 12, 153-166.
- Penã-Claros, M., 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. Biotropica 35, 450-461.
- Primack, R.B., Rodrigues, E., 2001. Biologia da conservação. E. Rodrigues, Londrina.
- Ranta, P., Brom, T., Joensuu, E., Mikko, S., 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of Forest fragments. Biodiversity and Conservation 7, 385-403.
- Reitz, R., 1965. Flora ilustrada catarinense. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, SC.
- Saldarriaga, J.G., West, D.C., Tharp, M.L., Uhl, C., 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. Journal of Ecology 76, 938-958.
- Sick, H., 1997. Ornitologia brasileira. Ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Silva, A.G.S., Sá-e-Silva, I.M.M., Rodal, M.J.N., Lins-e-Silva, A.C.B., 2008a. Influence of edge and topography on canopy and sub-canopy structure of an Atlantic Forest fragment in Igarassu, Pernambuco State, Brazil. Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability 2, 41-46.
- Silva, H.C.H., Lins-e-Silva, A.C.B., Gomes, J.S., Rodal, M.J.N., 2008b. The effect of internal and external edges on vegetation physionomy and structure in a remnant of Atlantic lowland rainforest in Brazil. Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability 2, 47-55.
- Siqueira, A.S., Araújo, G.M., Schiavini, I., 2009. Estrutura do componente arbóreo e características edáficas de dois fragmentos de floresta estacional decidual no vele do rio Araguari, MG, Brasil. Acta Botânica Brasílica 23, 10-21.
- Tabarelli, M., Mantovani, W., 1999. A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo Brasil). Revista Brasileira de Biologia 59, 239-250.
- Ter Braak, C.J.F., 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. Plant Ecology 69, 69-77.

- Ter Braak, C.J.F., 1995. Ordination. In: Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F., Van Tongeren, O.F.R. (Eds.), Data analysis in community and landscape ecology Cambridge University Press, Cambrigde, pp. 91-173.
- Tilman, D., 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Trindade, M.B., Lins-e-Silva, A.C.B., Silva, H.P., Filgueira, S.B., Schessl, M., 2008. Fragmentation of the Atlantic rainforest in the Northern Coastal Region of Pernambuco, Brazil: recent changes and implications for conservation. Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability 2, 5-13.
- Uhl, C., 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. Journal of Ecology 75, 377-407.
- Uhl, C., Buschbacher, R., Serrão, E.A.S., 1988. Abandoned pastures in Eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. Journal of Ecology 76, 663-681.
- Viana, V.M.; Tabanez, A.A.J.; Batista, J.L.F., 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist Forest. In: Laurance, W.F, Bierregard, R.O. (Eds.), Tropical forest remnants: ecology management and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago. pp. 351-365.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. 4ª ed. Prentice-Hall Inc, New Jersey.

Tabela 1 – Dados quantitativos do dossel e sub-bosque das capoeiras de 12 e 20 anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil. (n.s = não significativo)

PARÂMETROS		DOSSEL		SUB-BOSQUE			
PARAMETROS	12 ANOS	20 ANOS	P≤	12 ANOS	20 ANOS	P≤	
Densidade total (ind.ha ⁻¹)	1720±677	1671±641	0,619	5705±4429	9577±5895	0,000	
Densidade de regenerantes arbóreos (ind.ha ⁻¹)	-	-	-	4450 (78%)	7947 (83%)	0,001	
Densidade de arbusto (ind.ha ⁻¹)	-	-	-	1066 (18,7%)	1382 (14,4%)	0,001	
Densidade de trepadeiras lenhosas (ind.ha ⁻¹)	-	-	-	189 (3,3%)	249 (2,6%)	0,001	
Área basal (m² ha ⁻¹)	19,02±0,68	18,05±0,58	0,406	1,43±0,03	1,43±0,02	0,976	
Perfilhamento (nº indivíduos)	5,62±3,60	4,07±2,94	0,002	2,38±3,03	2,68±1,68	0,482	
Altura média (m)	6,97±1,22	8,21±2,44	<0,001	2,32±0,86	2,35±0,56	0,809	
Diâmetro médio (cm)	8,86±2,04	9,52±2,53	0,057	3,29±2,14	2,40±0,52	<0,001	
Riqueza (nº sp.)	63	81	0,01	99	110	0,01	
Regenerantes arbóreas (nº sp.)	-	-	-	66 (66%)	75 (68%)	-	
Arbustos (nº sp.)	-	-	-	24 (24%)	24 (22%)	-	
Trepadeiras lenhosas (nº sp.)	-	-	-	9 (9%)	11 (10%)	-	
Índice de Shannon-Wiener (H')	3,12	3,44	0,05	3,92	3,92	n.s	
Equabilidade (J)	0,76	0,79	0,05	0,85	0,83	n.s	

Tabela 2 – Densidade (ind.ha⁻¹), forma biológica e espécies indicadoras (*, p≤0.05) do dossel e subbosque das florestas secundárias (capoeiras) de 12 e 20 anos, Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil.

Tabela 3 - Características químicas e texturais de 180 amostras de solo, coletada nas capoeiras de 12 anos (90 parcelas) e de 20 anos (90 parcelas), com autovalores da análise de correspondência canônica (CCA), da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil. t = resultado do teste estatístico; p = probabilidade de hipótese nula.

					Dossel		Sub-bosque	
Variáveis edáficas	12 anos	20 anos	t - test	p	Autovalores Eixo 1	Autovalores Eixo 2	Autovalores Eixo 1	Autovalores Eixo 2
pH	4,97±0,29	4,93±0,40	0,747	0,455	0,422	-0,518	0,298	-0,092
P Mehlich (mg.dm ⁻³)	3,98±1,72	3,74±1,50	0,968	0,334	-0,404	-0,330	0,307	0,824
$K^+(mg.dm^{-3})$	$0,18\pm0,11$	$0,09\pm0,06$	6,272	0,000	-0,694	-0,170	0,344	-0,038
Al ⁺⁺⁺ (cmolc.dm ⁻³)	$0,39\pm0,29$	$0,44\pm0,30$	-1,104	0,270	-0,066	0,724	0,126	0,071
Ca ⁺⁺ (cmolc.dm ⁻³)	1,47±0,82	$0,96\pm0,70$	4,545	0,000	-0,327	-0,524	0,297	-0,097
Mg ⁺⁺ (cmolc.dm ⁻³)	1,37±0,58	1,03±0,81	3,182	0,002	-0,554	-0,245	0,496	0,083
Areia (%)	62,02±12,25	72,92±8,97	-6,806	0,000	0,872	0,146	-0,950	0,261
Argila (%)	27,92±9,37	19,80±7,31	6,479	0,000	-0,807	0,090	0,824	-0,322
Silte (%)	10,05±5,08	7,27±2,84	4,538	0,000	-0,775	-0,008	0,815	0,147

Tabela 4 – Resumo dos resultados das análises de correspondência canônica da abundância de 27 espécies lenhosas do dossel e 50 espécies do sub-bosque distribuídas em 180 parcelas de capoeiras de 12 e 20 anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco. São fornecidos resultados para os dois primeiros eixos de ordenação.

	Do	ssel	Sub-bosque	
Variáveis edáficas	1	2	1	2
Autovalores	0,431	0,078	0,356	0,098
Correlação de Pearson espéciexsolo	0,868	0,606	0,824	0,654
Variância explicada (%)	11,4	2,1	5,8	1,6
Variância percentual cumulativa (%)	11,4	13,5	5,8	7,3
Teste de Permutação de Monte Carlo (p<0,01)	0,01	0,01	0,01	0,01

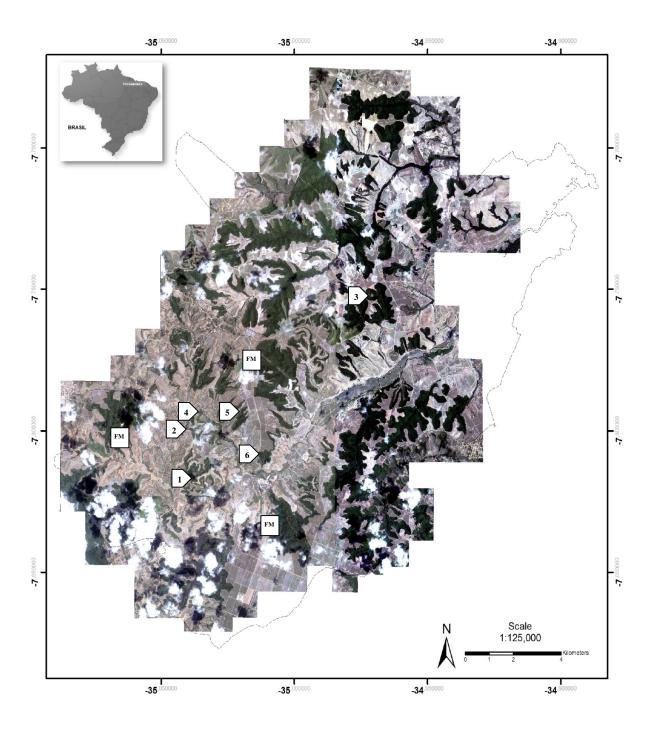
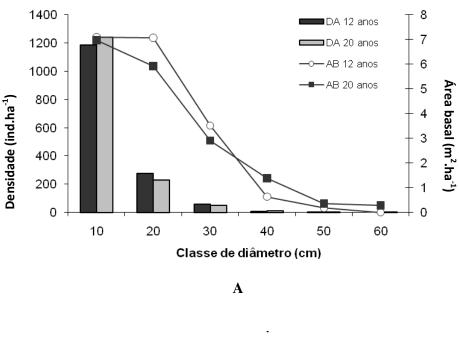


Figura 1 - Localização das capoeiras de 12 (1, 2, 3) e 20 anos (4, 5, 6) da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil. FM=Floresta madura.



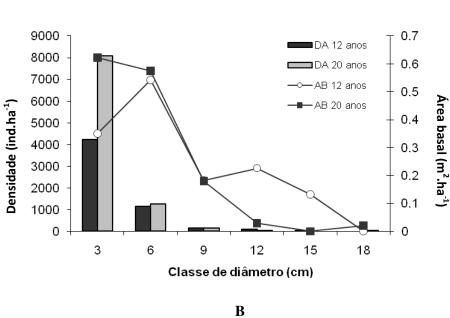


Figura 2 - Distribuição da densidade e área basal por classe de diâmetro do dossel (A) e sub-bosque (B) das capoeiras de 12 e 20 anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil.

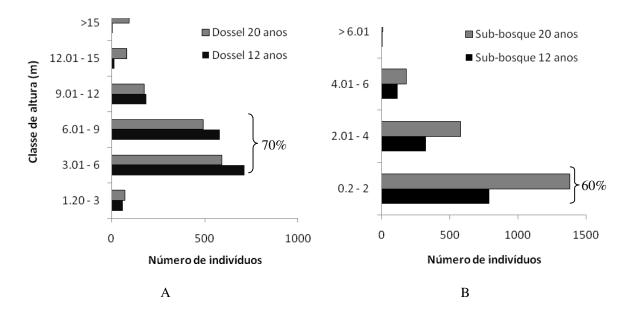
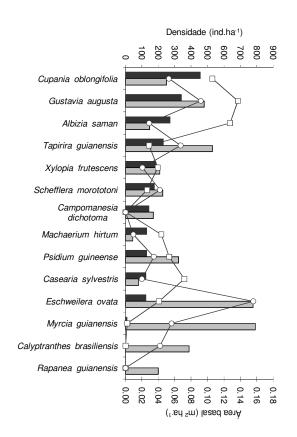
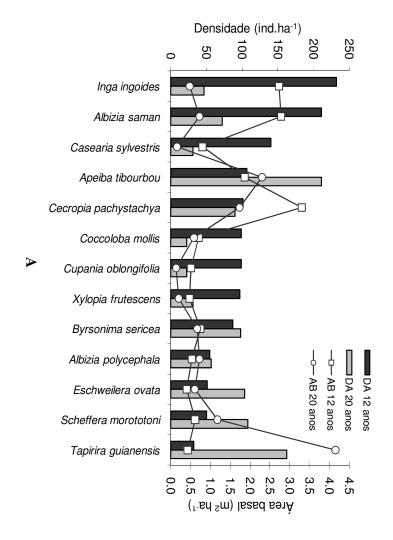


Figura 3 - Distribuição dos indivíduos do dossel (A) e sub-bosque (B) por classe de altura (m) das capoeiras de 12 e 20 anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil.





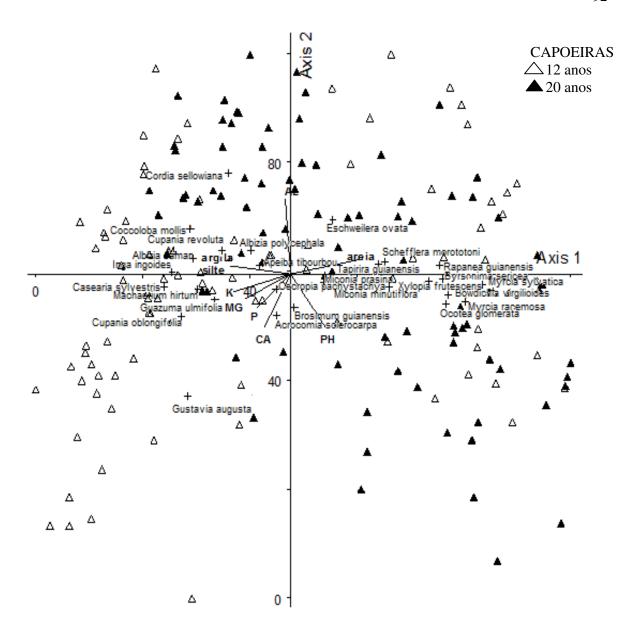


Figura 5 - Gráfico de ordenação CCA das parcelas do dossel em capoeiras (FS) de 12 e 20 anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil.

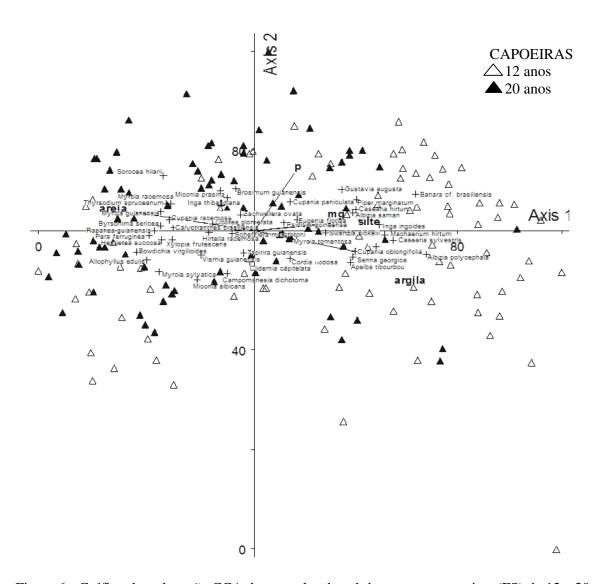


Figura 6 - Gráfico de ordenação CCA das parcelas do sub-bosque em capoeiras (FS) de 12 e 20 anos da Usina São José, Igarassu, Pernambuco, Brasil.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Na literatura há consenso de que os padrões sucessionais para florestas tropicais secundárias indicam tendência de aumento rápido da densidade no estádio inicial da sucessão e, posterior diminuição em estádios mais avançados. Já área basal, diâmetro, altura, riqueza e diversidade têm tendência de aumento progressivo ao longo da sucessão, podendo levar décadas para atingir valores comparáveis aos de florestas maduras, enquanto composições florísticas semelhantes podem levar séculos para serem atingidas. Estas diferenças decorrem do grande número de fatores que podem influenciar na direção e na velocidade da sucessão, tais como: histórico de uso, proximidade dos fragmentos abandonados de fontes de propágulos, matriz circundante e tipo de solo (BROWN e LUGO 1992; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001).

Os resultados de composição florística e de estrutura encontrados nas áreas de capoeira da USJ corroboraram os padrões tropicais acima descritos. Com relação à composição florística das espécies arbóreas, os resultados indicaram que as seis capoeiras tiveram baixa similaridade come as duas florestas maduras da área de estudo. O discreto aumento da similaridade entre as capoeiras de 20 anos e as florestas maduras poderia indicar tendência de aumento da semelhança ao longo do processo. Esta tendência poderia ser reforçada pelo aumento da riqueza e diversidade do sub-bosque lenhoso, quando comparado ao dossel, uma vez que este é formado por um grupo de espécies regenerantes que compõem o dossel de florestas maduras. Seria necessário mais tempo de acompanhamento da vegetação para que mudanças em número de espécies de outras formas biológicas (arbustos, ervas, trepadeiras) pudessem ser percebidas. Com relação àcomposição florística, as duas idades se mostraram bem diferentes. Isto poderia reforçar a idéia de diversos autores de que riqueza e composição florística variam de forma independente (FINEGAN, 1996).

As alterações da distribuição em diâmetro, altura e abundância de espécies estruturantes do dossel indicam a tendência de substituição das espécies ao longo da sucessão. Este padrão pôde ser percebido, por exemplo, nos indivíduos de *Albizia saman*, *Inga ingoides*, *Cecropia pachystachya*, *Tapirira guianenis* e *Schefflera morototoni* que tiveram comportamentos bem distintos nas duas idades de regeneração.

Mesmo considerando que o processo sucessional não segue um caminho direcional e previsível e que diversos fatores podem provocar retrocessos, os resultados indicaram que as áreas de capoeira caminham para estádios sucessionais mais avançados. Nas capoeiras mais jovens e de dossel mais aberto, a regeneração pode estar sendo limitada pela presença de

Cyperus rotundus, embora faltem dados que comprovem esta observação e saiba-se que vários outros fatores podem, também, estar interferindo neste processo.

A interpretação dos resultados deste trabalho permiite inferir que medidas simples como a suspensão de cultivo, permitindo a regeneração natural da vegetação nativa, podem ser utilizadas para aumento da conectividade entre fragmentos de diferentes idades, propiciando fluxo gênico e, conseqüentemente, o aumento da riqueza e diversidade local. As estratégias de gestão para conservação destas áreas devem ser vistas num contexto de paisagem, levando em consideração não só aspectos ecológicos, mas também sociais e econômicos. Este é o grande desafio!

De forma prática, a lista de espécies que ocorreram nas capoeiras poderá ser utilizada, na USJ e em locais próximos, para indicação de espécies a serem usadas em projetos de recuperação florestal.

ANEXOS