



PPG Ecologia da Conservação



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ - UESC
Programa de Pós-Graduação Ecologia e Conservação da
Biodiversidade

LARISSA ROCHA SANTOS

FENOLOGIA E ESTRUTURA DO COMPONENTE ARBÓREO EM ÁREAS DE
DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DE FLORESTA ATLÂNTICA NA
RESERVA ECOLÓGICA DA MICHELIN, BAHIA, BRASIL

ILHÉUS – BA
2011



PPG Ecologia da Conservação



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ - UESC
Programa de Pós-Graduação Ecologia e Conservação da
Biodiversidade

LARISSA ROCHA SANTOS

FENOLOGIA E ESTRUTURA DO COMPONENTE ARBÓREO EM ÁREAS DE
DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DE FLORESTA ATLÂNTICA NA
RESERVA ECOLÓGICA DA MICHELIN, BAHIA, BRASIL

Dissertação apresentada à Universidade Estadual de Santa Cruz, para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Orientador: Dr^a. Regina H. R. Sambuichi
Co-orientador: Dr^a. Daniela C. Talora

ILHÉUS – BA
2011

LARISSA ROCHA SANTOS

**FENOLOGIA E ESTRUTURA DO COMPONENTE ARBÓREO EM ÁREAS DE
DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DE FLORESTA ATLÂNTICA NA
RESERVA ECOLÓGICA DA MICHELIN, BAHIA, BRASIL**

Comissão Examinadora:

Dra. Daniela C. Talora (UESC)

Dr. Marcelo S. Mielke (UESC)

Dra. Eliana Cazetta (UESC)

Dra. L. Patricia C. Morellato (UNESP)

Ilhéus, Bahia, 18 de fevereiro de 2011

**DEDICO ESTE TRABALHO,
A TODAS AS PLANTAS QUE SOBREVIVEM
ÀS AÇÕES CRUÉIS E GANANCIOSAS
DOS HUMANOS**

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, Roseli O. Rocha Santos e Nilson dos Santos por todo amor, dedicação, apoio, incentivo em todos os momentos, por me fazer entender a importância dos estudos. Eles são a minha base, minha referência e sempre serão as pessoas mais importantes para mim. As minhas irmãs e sobrinho: Sabrina Rocha, “Bininha” e meu querido sobrinho “Bruninho” que mesmo a distância, torce por mim; e Bianca Rocha minha irmãzinha, que sempre me apóia, me analisa, me aconselha, e principalmente por cuidar de mim no início do processo do mestrado (período pré-seleção) e no final do processo (estresse da dissertação)... “santa Bizinha”

Ao Grupo Michelin e a toda sua equipe, pelo apoio logístico e financeiro, que possibilitaram que essa pesquisa fosse desenvolvida. Principalmente a Kevin Flesher por acreditar em mim e apoiar minha pesquisa, pelos seus sábios conselhos ecológicos, pelas agradáveis caminhadas pela mata acompanhadas de muitas histórias e risadas. A Juliana Laufer que sempre me apoiou pessoal e profissionalmente, por todas as vezes que ela “deu um jeitinho” para que eu conseguisse cumprir meu cronograma de campo, por todas as vezes que se preocupou com comigo e com meu projeto, por sua amizade e momentos felizes que me proporciona. Ao André Santos, andrézinho, que sempre estava disposto a fazer o necessário para ajudar, tornando muito mais agradável e fácil as minhas idas a campo.

À Fapesb pela bolsa, que possibilitou dedicação total as atividades do mestrado.

Ao Instituto de estudos socioambientais do sul da Bahia (IESB), que me apoiou nos primeiros meses do trabalho.

Ao Deni, meu parceiro de campo que me ensinou muitas coisas sobre as plantas e os animais da região (em especial sobre o macaco prego), pela “injeção” de animo nos dias mais duros de campo, pela companhia agradável e pela sua amizade.

À Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) e aos funcionários (em especial a Vanessa) aos professores do programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, que deram o seu melhor para formar a turma e um curso de alta qualidade. Principalmente a “sábua” professora Ana Schilling, que sempre estava disposta a ajudar, mostrando que o mundo da estatística não é tão assustador. Ao professor André Amorim, que nos levou ao mundo da taxonomia em diversos locais da nossa Bahia. À professora Márcia Rocca, que me mostrou “o mundo em cima das árvores” (o dossel), e pelos seus palpites e questionamentos em diferentes momentos deste trabalho.

Aos doutores Marcelo Mielke, Eliana Cazetta, Patrícia Morellato por aceitarem compor a banca examinadora.

À Regina Sambuichi, que apostou em mim e aceitou me orientar. Pelo seu apoio no desenvolvimento do trabalho, principalmente com o lado burocrático que foi essencial para o andamento da pesquisa.

À Daniela Talora, pela orientação, “pela adoção”, por sempre me mostrar “um norte” nos momentos em que me sentia perdida, pelas discussões ecológicas enriquecedoras, pela experiência passada, pelas reuniões com almoço e sobremesa. Por se preocupar com meu trabalho e com meu bem estar, por tantas e tantas correções e sugestões no trabalho que o levaram a um salto de qualidade, por me apoiar, por me animar nos momentos difíceis. Pela amizade, por acreditar em mim e me incentivar sempre, e por me fazer amadurecer (cheguei a “fruto maduro” em poucos meses...rs) como profissional e como pessoa.

Ao José Lima, meu amigo e companheiro de coletas botânicas. Muito obrigada pela companhia do campo, pelas aulas de taxonomia em campo e no herbário, pelas identificações taxonômicas, pelos conselhos, pela amizade. À todos do herbário CEPEC (Cristiane, Carlinhos, Geane, Lukas, Gabriel, Sara, Diogo, Lima) pela parceria e pelos palpites que me ajudaram durante o processo de identificação. Principalmente ao “chefia” André Amorim pelas caronas e por esclarecer as dúvidas “cruéis” quanto à taxonomia.

À Mari, Lele e Ursinha (as meninas da casa rosa), por todos os dias compartilhados, repletos de muita alegria, amor, cafés da manha, almoços caseiros, pelas reflexões profundas, pelas risadas, pela amizade, pelo apoio... por serem minha família “sintonia”.

À Marcela, minha “malinha querida”, por fazer da minha ida ao campo uma “diversão”, pela sua amizade, pelas comidas compartilhadas, pelos vídeos produzidos, pelo apoio nos mais diversos momentos. A Priscilinha por me acolher em sua casa, mesmo sem me conhecer. A Michaele pelas conversas e conselhos, por compartilhar as idéias e conflitos fenológicos. A todos os meus amigos, que me ajudaram de uma forma ou de outra a trilhar esse caminho: Eliane, Ana Cláudia, Arê, Kate, Gustavo (chefinho), Tati e Jú (as meninas do Goiais), Julis, Nanda, Sassá, katrin. Aos companheiros e amigos da primeira turma da ecologia (Sara, Fau, Lu, Mel, Andes, Peu, Ric, Gab, Thaline) por toda experiência e amizade compartilhada.

À Simey Fisch, uma pessoa que admiro muito tanto como profissional quanto como pessoa, por todos os seus ensinamentos que levo comigo, por ter me mostrado esse mundo fantástico da ecologia e dos trabalhos em campo.

Ao Edinei Gomes, “meu neguinho”, meu companheiro. Por me apoiar em todos os momentos, por acreditar em mim e me incentivar a ir em frente. Por estar junto em todos os momentos, no importando se são de alegria, tristeza, tensão ou estresse. Por me dar carinho, amor, esperança, por ser meu parceiro e marido.

RESUMO

FENOLOGIA E ESTRUTURA DO COMPONENTE ARBÓREO EM ÁREAS DE DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DE FLORESTA ATLÂNTICA NA RESERVA ECOLÓGICA DA MICHELIN, BAHIA, BRASIL

Os remanescentes de floresta atlântica na região sul da Bahia, são formados por um mosaico de áreas em diferentes estágios sucessionais. Com o objetivo de entender a dinâmica de regeneração de uma floresta, do ponto de vista florístico-estrutural e ecológico, uma comunidade arbórea de floresta atlântica em diferentes estágios de regeneração foi estudada na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. Foi utilizado o método do ponto quadrante em 12 transectos, distribuídos entre as quatro áreas em diferentes graus de sucessão (capoeira jovem – CJ; capoeira madura – CM; floresta intermediária – FI; floresta madura – FM). Foram analisados 624 indivíduos arbóreos (DAP>10 cm) quanto à estrutura e florística. Destes indivíduos, 520 que apresentavam a copa visível, tiveram a fenologia acompanhada mensalmente, durante dois anos. Foram encontradas 194 espécies pertencentes a 136 gêneros e 47 famílias. A maior riqueza em espécies na comunidade foi encontrada nas famílias Fabaceae, Sapotaceae, Myrtaceae, Lauraceae e Rubiaceae. Houve variação nas famílias de maior IVI entre os estágios sucessionais, entretanto a família Fabaceae foi a mais importante em todas as áreas. Os dados estruturais (diâmetro, altura e densidade) e o índice de similaridade tenderam a aumentar com o tempo de regeneração das áreas. A porcentagem de espécies raras, assim como de tolerantes à sombra, foi mais alta nos estágios mais tardios. Foram encontradas duas espécies no estágio inicial que são típicas de ambientes mais tardios, evidenciando a chegada de propágulos provenientes de áreas mais tardias. O comportamento fenológico sazonal foi observado em todas as fenofases nos quatro estágios sucessionais, com variações de intensidade e correlações significativas com a temperatura, insolação e o comprimento do dia, mas não com a precipitação. A intensidade de produção dos recursos (folha, flor e fruto) diminuiu gradualmente com o aumento do grau de regeneração dos estágios sucessionais. A intensidade das fenofases reprodutivas foi maior para os indivíduos intolerantes à sombra, o que é característico do comportamento de maior esforço reprodutivo das espécies r-estrategistas, mais comuns em áreas iniciais de sucessão. Os dados mostraram o potencial de recuperação das áreas secundárias estudadas, e

evidenciaram que os diferentes estágios sucessionais oferecem recursos complementares, que garantem a sobrevivência e manutenção da flora e fauna. Os resultados reforçam a necessidade de proteger as capoeiras e as florestas tardias, mostrando a importância das áreas mesmo em estágios iniciais de sucessão para a manutenção dos remanescentes de floresta atlântica da região.

Palavras-Chave: Floração; frutificação; regeneração; biologia reprodutiva.

ABSTRAT

PHENOLOGY AND STRUCTURE OF THE TREE COMPONENT IN AREAS OF DIFFERENT STAGES OF SUCCESSION OF ATLANTIC FOREST IN ECOLOGICAL RESERVE MICHELIN, BAHIA, BRAZIL

The Atlantic forest remnants in southern Bahia, are formed by a mosaic of areas in different successional stages. In order to understand structural and ecological approaches of the regeneration dynamics in a forest, we studied different stages of regeneration at Michelin Ecological Reserve, Brazil, Bahia. We used the method of point quadrant in 12 transects, distributed among the four areas in different degrees of succession (young secondary forest - CJ; mature secondary forest - CM; intermediate forest - FI; mature forest - FM). We analyzed 624 individual trees (DBH > 10 cm). Among the individuals, the only 520 which had visible cups, were monitored for reproductive and vegetative phenophases, monthly for two years. We found 194 species belonging to 136 genera and 47 families. The highest species richness were found in Fabaceae, Sapotaceae, Myrtaceae, Lauraceae and Rubiaceae families. There were variations in IVI among families among the different successional stages, but Fabaceae family was the most important in all areas. The structural data (diameter, height and density) and the similarity index tended to increase with degree of regeneration in the areas. The percentage of rare species and the proportion of shade tolerant individuals, was higher in later stages. Two species were found in the early stages that are typical of mature environments, indicating the arrival of propagules from more mature areas. We have found species in the earlier stages that are typical of mature environments, indicating the arrival of propagules from mature forest. Seasonal phenophases were found in all four successional stages. There were monthly variations

on intensity and significant correlations with temperature, sunlight and day length, but not with rainfall. The intensity of resources produced (leaf, flower and fruit) decreased gradually as the degree of regeneration increased. The intensities of the reproductive phenophases were higher in intolerant to shade individuals, which is a characteristic behavior of reproductive effort in r-strategists species, most common in earlier successional areas. The data showed the recovery potential of secondary areas studied, and showed that the different successional stages provide additional resources to ensure the survival and maintenance of flora and fauna. The results reinforce the need to protect the secondary and mature forests, showing the importance of areas at secondary stages of succession to the maintenance of the remnants of Atlantic forest in the region.

Key-word: Flowering, fruiting, regeneration, reproductive biology

LISTA DE FIGURAS

- Figura 3.1 – a) Localização da Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia ($13^{\circ}50'S$, $39^{\circ}10'W$) em destaque (contorno preto) e o mapeamento do mosaico florestal do entorno da área de estudo. Os fragmentos maiores que 1 ha estão em azul, a linha pontilhada é a estrada pavimentada (BA001) e os principais corpos hídricos em azul escuro (modificado de Flesher 2006). b) Caracterização florestal das áreas da Reserva Ecológica da Michelin (modificado de Flesher 2006), as áreas nomeadas de Mata Mista foram denominadas nesse estudo de floresta intermediária (FI) e as três áreas de Mata Primária foram consideradas como floresta madura (FM)..... 34
- Figura 3.2 – Comparação da estrutura das áreas de diferentes estágios sucessionais (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura), na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. (a) Boxplot do diâmetro dos indivíduos arbóreos. (b) Boxplot da altura dos indivíduos arbóreos. As informações do boxplot representam: a média em metros (linhas horizontais); desvio padrão (caixa); mínimo e máximo (linhas verticais); outliers (circunferências)..... 37
- Figura 3.3 – Distribuição das espécies e indivíduos em relação ao grupo ecológico quanto a tolerância à sombra, nos estágios sucessionais (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura), da Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. (a) Distribuição da porcentagem das espécies. (b) Distribuição da porcentagem dos indivíduos. Valores sobre a barra correspondem ao número de espécies ou indivíduos representados pela respectiva barra 38
- Figura 3.4 – Representação das 10 espécies com maior índice de importância (%IVI) nos diferentes estágios sucessionais (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura), na Reserva ecológica da Michelin, Brasil, Bahia..... 39
- Figura 3.5 – Distribuição do diâmetro a altura do peito (DAP) nos diferentes estágios sucessionais (CJ - capoeira jovem; CM - capoeira madura; FI - floresta intermediária; FM - floresta madura), da Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. As classes foram calculadas segundo a fórmula proposta por Spiegel (1977). As classes se referem aos intervalos de: 10 a 18 cm (Classe 1); >18 a 26 cm (classe 2); >26 a 34 cm (classe 3); >34 a 42 cm (classe 4); >42 a 50 cm (classe 5); >50 a 58 (classe 6); >58 a 66 (classe 7); >66 a 74 cm (classe 8); >74 a 82 cm (classe 9), >82 cm (classe 10)..... 41
- Figura 4.1 – a) Localização da Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia ($13^{\circ}50'S$, $39^{\circ}10'W$) em destaque (contorno preto) e o mapeamento do mosaico florestal do entorno da área de estudo. Os fragmentos maiores que 1 ha estão em azul, a linha pontilhada é a estrada pavimentada (BA001) e os principais corpos hídricos em azul escuro (modificado de

Flesher 2006). b) Caracterização florestal das áreas da Reserva Ecológica da Michelin (modificado de Flesher 2006), as áreas nomeadas de Mata Mista foram denominadas nesse estudo de floresta intermediária (FI) e as três áreas de Mata Primária foram consideradas como floresta madura (FM)..... 58

Figura 4.2 – Distribuição anual da precipitação média mensal (barras), médias mensais de temperatura (linha), na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. Informações climáticas fornecidas pela estação meteorológica da Michelin. a) Dados climáticos históricos (1997-2009). b) Dados climáticos de janeiro de 2008 a março de 2010, período de observação fenológica..... 59

Figura 4.3 – Padrões fenológicos em porcentagem de intensidade para as fenofases vegetativas (primeira coluna), floração (segunda coluna) e frutificação (terceira coluna), nos diferentes estágios sucessionais (capoeira jovem – primeira linha; capoeira madura – segunda linha; floresta intermediária – terceira linha; floresta madura – quarta linha), em um remanescente de floresta atlântica, na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. Período estudado foi de junho de 2008 a maio de 2010..... 65

Figura 4.4 – Média anual da intensidade das fenofases (brotamento, botão, antese, fruto imaturo e maduro), nos diferentes estágios (CJ - capoeira jovem; CM - capoeira madura; FI - floresta intermediária; FM - floresta madura), durante o período de observação fenológica na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. Atenção para os valores do eixo y (intensidade de Fournier), eixo foi alterado para adequar a escala..... 67

Figura 4.5 – Intensidade de Fournier para botão (primeira coluna), antese (segunda coluna), fruto imaturo (terceira coluna) e fruto maduro (quarta coluna), dos dois grupos ecológicos (intolerantes à sombra - linha contínua; tolerantes a sombra - linha pontilhada), nos diferentes estágios (capoeira jovem – primeira linha; capoeira madura – segunda linha; floresta intermediária – terceira linha; floresta madura – quarta linha), da Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia..... 68

LISTA DE TABELAS

Tabela 3.1 – Variáveis calculadas para os diferentes estágios sucessionais (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura), na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. Os valores de dominância relativa estão representando a soma da porcentagem das três espécies mais dominantes.....	37
Tabela 3.2 – Número total de espécie em cada estágio sucessional (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura) e número de espécies compartilhadas entre os estágios, com seus respectivos valores do índice de similaridade de Jaccard entre parenteses, na Reserva ecológica da Michelin, Brasil, Bahia...	40
Tabela 4.1 – Tabela 4.1 – Sumário dos resultados das análises circulares das fenofases nos diferentes estágios sucessionais em um remanescente de floresta atlântica, na Bahia – BR (Reserva Ecológica Michelin), onde o primeiro ano de estudo é de junho de 2008 a maio de 2009 e o segundo de junho de 2009 a maio de 2010	66
Tabela 4.2 – Correlação de Spearman entre as fenofases (brotamento; queda foliar; botão; antese; fruto imaturo e fruto maduro) e os fatores climáticos (temperatura média; precipitação mensal total; horas de insolação e comprimento do dia na latitude de 13°) do mês atual, de um e três meses anterior ao evento fenológico, nos diferentes estágios sucessionais (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura), considerando todas as áreas amostradas na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia	67
Tabela 3.1 – Variáveis calculadas para os diferentes estágios sucessionais (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura), na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. Os valores de dominância relativa estão representando a soma da porcentagem das três espécies mais dominantes.....	37

SUMÁRIO

1. Introdução	14
2. Revisão da Literatura	16
Referências Bibliográficas.....	23
3. Capítulo 1	29
Estrutura e florística do componente arbóreo de áreas em diferentes estágios sucessionais na floresta atlântica sul baiana	
3.1 Introdução	30
3.2 Material e Métodos.....	32
3.3 Resultados	35
3.4 Discussão.....	41
Referências Bibliográficas.....	45
Anexo I	48
4. Capítulo 2	53
Fenologia do componente arbóreo em diferentes estágios sucessionais de floresta atlântica no sul da Bahia	
3.1 Introdução	54
3.2 Material e Métodos.....	56
3.3 Resultados	63
3.4 Discussão.....	69
Referências Bibliográficas.....	73
5. Considerações Finais	76

1. INTRODUÇÃO GERAL

O desmatamento das áreas de floresta atlântica para a agricultura e pastagem, além do corte seletivo para extração de madeira, levaram ao atual estado de depauperação desse ecossistema (Myers et al. 2000). Na região sul da Bahia, as áreas de mata outrora convertidas em cultivo tem sido abandonadas, e estão em processos iniciais de recuperação, compondo um mosaico formado pelos diferentes estágios sucessionais (Faria et al. 2009). Mesmo esta região tendo poucos remanescentes de florestas tardias acima de 100 hectares (Landau et al. 2008), tem apresentado altos níveis de endemismo, riqueza e diversidade (Gentry 1982; Mori et al. 1983; Thomas et al. 1998), sendo considerada uma área de alta prioridade entre as prioritárias para a conservação (Martini et al. 2007).

Fragmentos isolados mesmo de grande extensão (>100 ha), como são vistos na região sul da Bahia, podem não ter o tamanho suficiente para sustentar populações viáveis de uma ampla gama de espécies (Landau et al. 2008). O efeito da fragmentação e da formação de bordas na comunidade arbórea das florestas tropicais, ainda é mal compreendido (Laurence et al. 2006), especialmente quando se considera os aspectos funcionais do ecossistema. A fim de diminuir o grau de isolamento das áreas no sul da Bahia, tem sido empregados programas de corredor ecológico da mata atlântica (Mesquita 2004; Tabarelli et al. 2005), que consistem em interligar blocos remanescente de mata utilizando e protegendo a vegetação que se encontra entre eles. Normalmente essas áreas usadas para interligar os fragmentos estão em estágio inicial de sucessão (Faria et al. 2009). No entanto, são poucos os estudos ecológicos que envolvam essas áreas em recuperação (Piotto et al. 2009; Pessoa et al. 2011b). A maioria dos estudos permanece concentrada em florestas tardias (Mori et al. 1983; Amorim et al. 2005; Martini et al. 2007; Scudeller et al. 2001; Thomas et al. 2008).

Com isso, ainda pouco se sabe sobre a estrutura, a composição florística e o padrão reprodutivo em ambientes fragmentados e em regeneração no sul da Bahia. Os aspectos ecológicos relacionados aos ambientes sucessionais podem estar correlacionadas aos padrões exibidos pelas espécies pioneiras (Laurence et al. 2006), uma vez que elas se proliferam rapidamente em ambientes fragmentados e em estágios iniciais de sucessão. Esse padrão de ocupação das espécies colonizadoras se deve, principalmente, ao aumento de luz causado pela alta mortalidade nesses ambientes sucessionais (Parry 1981; Swaine & Whitmore 1988). Espécies pioneiras

conhecidas como r-estrategistas, se destacam pela reprodução intensa com grande quantidade de propágulos, que formam os bancos de sementes (Nicols et al. 1976; Swaine & Whitmore 1988), e lhes conferem um alto potencial para recolonização de áreas recém abertas onde são altamente dominantes (Peña-Claros et al. 2003; Laurence et al. 2006; Piotto et al. 2009). Alguns autores atribuem o aumento de riqueza em espécies em áreas mais tardias à mortalidade dessas espécies pioneiras dominantes, o que permite o estabelecimento de novas espécies (Peña Claros et al. 2003).

Por outro lado, as espécies k-estrategistas são mais comuns em áreas sucessionais mais tardias porque necessitam de sombra para a germinação e estabelecimento de suas plântulas, apresentam crescimento lento e demoram mais para atingir a idade reprodutiva, o que acarreta menor investimento na reprodução, (Nicols et al. 1976; Swaine & Whitmore 1988). Assim, percebe-se que o padrão reprodutivo das espécies vegetais pode variar entre diferentes grupos ecológicos, gerando diferenças entre habitats, como áreas em diferentes graus de regeneração (Sakai 2001) e com a fragmentação (Fuchs et al. 2003; Laurance et al. 2003).

Estudos que comparam a estrutura e a florística em áreas de diferentes estágios de regeneração podem ser usados como bons indicadores do processo de sucessão (Foster & Tilman 2000), e geram informações importantes sobre a história de vida das espécies, que envolvem desde o recrutamento até a mortalidade (Capers et al. 2005). Por outro lado, a variação estrutural e florística ao longo do tempo auxiliam na compreensão do processo de regeneração (Capers et al. 2005), indicando como funciona a dinâmica de substituição de espécies nos estágios sucessionais. Já estudos que mostram o comportamento fenológico no processo de regeneração, permitem conhecer a variação espaço-temporal dos principais recursos alimentares (folhas, flores e frutos) e gera subsídios para melhor compreensão da dinâmica das interações flora-fauna e funcionamento das florestas nos diferentes estágios sucessionais.

Para entender a dinâmica de regeneração de uma floresta, do ponto de vista florístico-estrutural e ecológico, este trabalho estudou uma comunidade arbórea em diferentes estágios de regeneração de floresta atlântica na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia.

O primeiro capítulo desse trabalho fez uma análise florística e estrutural dos diferentes estágios sucessionais, aqui denominados de capoeira jovem (CJ), capoeira madura (CM), floresta intermediária (FI) e floresta madura (FM). As informações

geradas a partir desse estudo pretendem contribuir com a caracterização de áreas de floresta atlântica em diferentes estágios sucessionais. O segundo capítulo discute as diferenças nos padrões fenológicos reprodutivos e vegetativos nesses diferentes ambientes estudados, visando caracterizar a distribuição espaço-temporal dos recursos produzidos pela comunidade arbórea (folhas, flores e frutos) nos diferentes ambientes estudados.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

A grande riqueza de espécies em florestas tropicais já foi registrada em diversos trabalhos no Brasil (Thomas et al. 1998; Morellato & Haddad 2000; Myers et al. 2000; Giuliatti et al. 2005; Martini et al. 2007; Leal et al. 2010; Tabarelli 2010) e no mundo (Gentry & Dodson 1987; Terborgh 1992; Myers et al. 2000). A região sul da Bahia tem se destacado em relação à diversidade e endemismo nos levantamentos florísticos e estudos quanto à estrutura da floresta (Thomas et al. 1998; Martini et al. 2007). A região vem sofrendo grande perda de área e fragmentação com as perturbações antrópicas, principalmente pelo desmatamento para agricultura e corte seletivo para extração de madeira. Atualmente a floresta atlântica do sul da Bahia encontra-se formada por um mosaico de áreas em diferentes estágios de regeneração, e compostas por áreas em estágios iniciais de recuperação após o abandono do cultivo ali efetivado (Faria et al. 2009). Conhecer os remanescentes em diferentes graus de regeneração, quanto aos aspectos estruturais, florísticos e reprodutivos, pode auxiliar no entendimento da dinâmica florestal, contribuindo para a conservação deste tão ameaçado ambiente.

2.1. Estrutura e composição florística em diferentes estágios sucessionais

Diferentes estágios sucessionais criam diferentes micro-ambientes dentro das grandes áreas florestais. Essas diferenças geradas pela mudança de luz disponível e pelas características do solo (nutrientes disponíveis e compactação) refletem em diferentes condições para o crescimento e estabelecimento das espécies vegetais (Denslow & Guzman 2009).

Áreas em estágio mais inicial de sucessão, que estão sob maior intensidade de irradiação, apresentam melhores condições ambientais para espécies que consideradas r-estrategistas, também conhecidas como pioneiras (Whitmore 1989).

Espécies pertencentes a esse grupo ecológico germinam e se estabelecem sob irradiação plena, apresentando crescimento rápido, sendo favorecidas em ambientes alterados e fragmentados, e, portanto, dominando ambientes em estágios sucessionais iniciais (Parry 1981; Swaine & Whitmore 1988; Laurence et al. 2003). As espécies pioneiras investem muito recurso na reprodução, produzindo grandes quantidades de propágulos que podem ficar viáveis no solo por longos períodos, formando grandes bancos de semente que germinam sempre que as condições forem propícias, como o aumento da irradiação na formação de clareiras florestais (Nicols et al. 1976; Whitmore 1989).

A razão de abundância e dominância entre as espécies muda ao longo do tempo durante o processo de regeneração. Ambientes que apresentavam condições mais propícias para a sobrevivência de espécies pioneiras, por ter mais luz e menos competição, são transformados pelas próprias espécies colonizadoras, que tornam o ambiente mais sombreado e fértil, propício à colonização de outros grupos ecológicos (Finegan 1984). A mudança nas condições ambientais permite o estabelecimento e desenvolvimento de outras espécies, com diferentes graus de sensibilidade à sombra, e levam ao aumento das taxas de mortalidade ou mesmo a extinção local de muitas espécies pioneiras, também conhecidas como r-estrategistas ou intolerantes à sombra (Nicols et al. 1976; Finegan 1984; Laurence et al. 2003).

A substituição de espécies (“turnover”) é esperada com a transição dos diferentes estágios sucessionais (Capers et al. 2005; Piotto et al. 2009). Uma mudança gradual na estrutura e composição florística também é prevista, conforme a sucessão caminha dos estágios iniciais para os finais (Finegan 1984). Em ambientes mais estáveis como os estágios de sucessão mais tardios, são encontradas maiores riquezas em espécies, e as espécies k-estrategistas, também conhecidas como tardias ou tolerantes à sombra, são mais freqüentes nesse ambiente, enquanto as r-estrategistas passam a ser mais raras (Laurence et al. 2003). Isso ocorre porque, as espécies k-estrategista, de áreas de sucessão mais tardias são potencialmente melhores competidoras e apresentam maior longevidade do que as espécies que as precedem (Nicols et al. 1976; Swaine & Whitmore 1988).

Estudos de cronosequência em florestas tropicais de diferentes regiões tropicais (Grau et al. 1997; Aide et al. 2000; Guariguata & Ostertag 2001; Peña Claros et al. 2003; Carim et al. 2007), inclusive no Sul da Bahia (Piotto et al. 2009), tem encontrado essa diferença estrutural e florística entre as áreas de diferentes idades. Esses

trabalhos sugerem que há um aumento em altura, diâmetro, área basal e densidade conforme o tempo de regeneração das áreas. No entanto, alguns trabalhos mostram que a recuperação das áreas pode estar ocorrendo apenas no aspecto estrutural e de riqueza em espécies, mas as diferenças na composição florística podem se manter por tempo indeterminado (Peña Claros et al. 2003; Carim et al. 2007; Piotto et al. 2009), podendo a área não apresentar mais a composição anterior ao período da grande perturbação. Essa alteração na composição de espécies tem efeitos imprevisíveis sobre a funcionalidade das florestas, comprometendo aspectos ecológicos como as interações inter-específicas.

2.2. Padrão fenológico em diferentes estágios sucessionais da floresta atlântica

O comportamento fenológico pode variar entre diferentes grupos de espécies, entre habitats em diferentes graus de regeneração (Sakai 2001) e devido aos efeitos da fragmentação (Fuchs et al. 2003; Laurance et al. 2003). Espera-se encontrar maior quantidade de recursos nos ambientes de estágio sucessional mais inicial, onde espécies r-estrategistas são mais freqüentes (Laurance et al. 2003), pois estas investem grande parte de seus recursos em reprodução. Nessas áreas são esperados maiores freqüências dos eventos reprodutivos, que são geralmente mais prolongados e intensos (Augspurger 1983; Kang & Bawa 2003).

2.2.1. Fenologia: sua importância e aplicações

A observação dos ritmos da natureza é uma prática antiga e freqüente, usada desde os primórdios quando os homens buscavam seus alimentos nas matas. Nas plantas essa prática passou a ser ainda mais intensa e importante com a agricultura. O foco principal de estudos fenológicos é conhecer a temporalidade dos eventos biológicos cíclicos. Para as plantas, os dados mais comumente coletados envolvem a foliação, floração e frutificação, bem como a correlação destes com os fatores climáticos, e como eles são influenciados pelas interações bióticas, por fatores endógenos e pelas relações filogenéticas (Williams-Linera & Meave 2002).

Os estudos de fenologia apresentam muitos diferentes enfoques. Envolvem a periodicidade e sincronismo dos eventos fenológicos em diferentes níveis hierárquicos (comunidade, população, espécies), e em diferentes grupos morfológicos (lianas e epífitas) ou ecológicos quanto ao hábito (arbóreas, arbustivas e herbáceas), quanto ao

estrato (dossel e sub-bosque), quanto a estratégias reprodutivas (r e k estrategista) e quanto à síndrome de dispersão (zoocórico e anemocórico), podendo ainda comparar diferentes ecossistemas (Williams-Linera & Meave 2002; Sakai et al. 2001; Forrest & Miller-Rushing 2010).

Esses diferentes enfoques geram informações básicas e necessárias para o entendimento da dinâmica dos ecossistemas, seus processos evolutivos e das interações entre plantas e animais (Van Schaik & Wright 1993; Almeida & Alves 2000; Reis et al. 2005). Estes também são essenciais em projetos de produção de mudas, reflorestamento, cultivos e manejo, já que fornecem informações do ciclo de vida da planta e do melhor período para obtenção sementes (Alencar et al. 1979; Falcão et al. 2000; Reis et al. 2000; Mantovani et al. 2004; Pessoa, et al. 2011a). Além disso, devido à alta correlação entre as variáveis climáticas e as fenofases, estudos de fenologia podem gerar informações para monitorar as consequências das mudanças climáticas para os ecossistemas (Chabot & Hicks 1982; Alley 1999; Ahas et al. 2002; Walther et al. 2002; Chuine et al. 2004; Cleland et al. 2007; Ibanez et al. 2010).

2.2.2. Estudos fenológicos em Florestas Tropicais

As florestas neotropicais são aquelas que se encontram na faixa tropical, ou seja, entre o trópico de Câncer (latitude aproximada de 23,5°) e o tópicico de Capricórnio (latitude aproximada de -23,5°). Estudos fenológicos nestas florestas apresentam distribuição muito desigual, se concentrando principalmente em pequenas regiões do Panamá, Brasil, Costa Rica, México, Colômbia, Peru, Guianas e Guianas Francesas (Morellato & Haddad 2000; Williams-Linera & Meave 2002). No Brasil estes estudos são concentrados na Amazônia (Alencar et al. 1979; Peres 1994a; Peres 1994b; Gribel et al. 1999; Ruiz & Alencar 2004; Haugaasen & Peres 2005; Pinto et al. 2005) e no sudeste do país, principalmente no estado de São Paulo (Morellato et al. 2000; Talora & Morellato 2000; Ramos & Santos 2005; Castro et al. 2007; Genini et al. 2009; Staggemeier et al. 2010). Na Bahia, os estudos fenológicos são mais raros e recentes, alguns em andamento (Mori et al. 1982; Pessoa 2008; Pessoa et al. 2011b).

Nos trópicos, como o clima se mostra previsível, com temperaturas relativamente constantes e altas, mas com variações na precipitação, as diferenças na fenologia das comunidades são dadas principalmente pela existência ou não de um período seco no ano (Njoku 1964; Jackson 1978; Frankie et al. 1974; Van Schaik & Wright 1993).

Assim, os estudos fenológicos em florestas tropicais normalmente são separados em relação ao déficit hídrico, causado pela presença ou ausência de uma estação seca bem definida. Se houver sazonalidade, ou seja, quando a média de precipitação do mês mais seco é inferior a 60 mm (*sensu* Wright & Van Schaik 1994), a floresta é considerada como tropical seca ou semi-decidual e quando a sazonalidade é fraca, como floresta tropical úmida ou chuvosa. Para cada um desses tipos de formação tropical, são previstas diferentes respostas fenológicas.

Nos trópicos a variação sazonal na temperatura média e no fotoperíodo são pequenas, por isso a precipitação tem importante papel entre os fatores próximos e evolutivos na fenologia de plantas tropicais (Sakai, 2001), tornando a influência do clima mais evidente em florestas tropicais secas do que em úmidas (Croat 1969; Hilty 1980; Borchert 1996; Sakai 2001). Isso explica porque a maioria das pesquisas sobre fenologia e sazonalidade em florestas neotropicais tem sido realizada em ambientes sazonais (Frankie et al. 1974; Monasterio & Sarmiento 1976; Alencar et al. 1979; Opler et al. 1980; Morellato et al. 1989). Em contraste, estudos de fenologia em florestas tropicais úmidas, com clima pouco sazonal, continuam escassos (Bencke & Morellato, 2002). No entanto, muitos estudos realizados em florestas tropicais úmidas encontram padrões fenológicos significativamente sazonais (Frankie et al. 1974; Wright & Van Schaik 1994; Morellato et al. 2000; Talora & Morellato 2000; Marques et al. 2004; Genini et al. 2009; Staggemeier et al. 2010).

2.2.3. Fenologia Vegetativa

Nos trópicos, a fenologia foliar tem recebido menos atenção do que a fenologia reprodutiva, talvez porque nesta região a maioria das espécies é perene, ou seja, a foliação é contínua e a maioria das espécies conserva grande parte das suas folhas ao longo do ano (Fenner 1998; Eamus 1999; Williams-Linera & Meave 2002). O pequeno número de espécies decíduas é relacionado aos períodos de seca serem pouco restritivos e à ausência de estresse hídrico nas florestas tropicais úmidas (Haugaasen & Peres 2005)

O padrão contínuo para broto e queda foliar sugere que essa estratégia seja mais vantajosa, pois permite a translocação de nutrientes, além de possibilitar a manutenção da taxa fotossintética o ano todo (Jackson 1978). Apesar do padrão contínuo, os ciclos vegetativos respondem melhor à sazonalidade climática do que os ciclos reprodutivos (Frankie et al. 1974; Brooke et al. 1996; Morellato et al. 2000).

O brotamento nas florestas tropicais sazonais tende a se concentrar no final da estação seca ou no início da úmida (Frankie et al. 1974; Opler et al. 1980), evitando assim o maior período de restrição hídrica. Em florestas tropicais de clima menos restritivo, o brotamento costuma ocorrer de forma mais concentrada no final do período úmido ou início do seco (Lieberman 1982; Koptur et al. 1988; Haugaasen & Peres 2005).

Estudos desenvolvidos na floresta atlântica, em ambiente de baixa sazonalidade climática, encontraram correlação positiva significativa do brotamento com a temperatura e com o comprimento do dia (Talora 1996; Talora & Morellato 2000; San Martin-Gajardo & Morellato 2003), ou com o pico de irradiação, coincidente com a estação seca (Van Schaik & Wright 1993; Wright & Van Schaik 1994). Para os autores, a alta radiação luminosa, predominante nos períodos mais secos, garante maior taxa fotossintética e eficiência na transferência de fotoassimilados para o crescimento. Outros autores, entretanto, associaram o brotamento na estação seca com a baixa abundância de herbívoros, devido à menor taxa de danos nas folhas ser encontrada na estação seca (Coley 1980; Aide 1992). Alguns estudos indicam que a queda foliar tem maior intensidade na estação seca, devido ao estresse hídrico gerado (Frankie et al. 1974; Fournier 1976; Opler et al. 1976; Morellato et al. 1989; Eamus 1999; Lieberman 1982; Justiniano & Fredericksen 2000). Esta estratégia de perda foliar acentuada na estação seca foi encontrada tanto em região tropical com sazonalidade definida (Frankie et al. 1974; Lieberman 1982), como em regiões tropicais úmidas sem estação seca definida (Frankie et al. 1974; Marques et al. 2004; Haugaasen & Peres 2005).

2.2.4. Fenologia Reprodutiva

Floração

Alguns dos primeiros estudos fenológicos em floresta tropical sazonal, realizados na Costa Rica, encontraram sincronismo na floração, com a maioria das espécies apresentando flores no final da estação seca (Fournier & Sallas 1966; Janzen 1967), o mesmo foi visto em outros trabalhos também sob climas tropicais sazonais (Frankie et al. 1974; Fournier 1976; Alencar et al. 1979; Opler et al. 1980; Lampe et al. 1992; Newstrom et al. 1994; Justiniano & Fredericksen 2000). A maior intensidade de floração no final do período de seca tem sido apontada como resultado do aumento de recurso proveniente da maior taxa fotossintética que ocorre na estação mais seca, de maior

irradiação (Wright & Van Schaik 1994). Outra associação sugerida para este padrão é o fato que a floração no período seco permite germinação e sobrevivência das plântulas num momento mais favorável, por ajustar a frutificação para o final do período seco ou início da estação úmida (Van Schaik et al. 1993). Ainda, a floração e o brotamento podem estar correlacionados diretamente (Njoku 1963), alguns estudiosos acreditam que os fatores que induzem o crescimento vegetativo também afetam a floração (Brooke et al. 1996). A relação é vista em algumas regiões onde a data de ocorrência da produção de flores e folhas não diferem (Van Schaik & Wright 1993; Morellato et al. 2000).

Em florestas sob clima pouco restritivo, o pico de floração pode ocorrer em outras estações do ano, como na transição entre as estações seca e úmida (Koptur et al. 1988; Morellato et al. 1989; Morellato 1991), ou na estação úmida (Mori et al. 1982; Morellato et al. 2000; Marques et al. 2004; McLaren & McDonald 2005). O menor sincronismo da floração com o clima em florestas pouco sazonais sugere que fatores ambientais devem ter menor influência em seus padrões (Frankie et al. 1974; Hilty 1980; Koptur et al. 1988; Talora & Morellato 2000). Segundo Borchert (1980) em ambientes com menor sazonalidade, os padrões fenológicos são mais influenciados por fatores endógenos ou, conforme sugere Aide (1988), por pressões seletivas bióticas, como a exercida por herbívoros, predadores, competidores, polinizadores e dispersores.

Frutificação

O entendimento do padrão de frutificação é mais complexo do que a floração e a foliação, pois além da influência dos fatores abióticos, bióticos e endógenos, existem grandes diferenças no tempo de maturação dos frutos (Wright 1996). A maturação pode ocorrer logo após a fecundação ou pode ser retardada até mais de uma estação reprodutiva, as estratégias que podem estar relacionados com a maturação e dispersão dos frutos no período mais propício para o estabelecimento das plântulas (Snow 1965; Van Schaik & Wright 1993).

Assim, estudos em florestas tropicais não têm encontrado um padrão de sazonalidade para a frutificação (Heideman 1989; Van Schaik & Wright 1993; Brooke et al. 1996; Morellato et al. 2000; Marques et al. 2004). A produção de frutos tem apresentado padrões variados, como o pico na estação seca (Janzen 1967; Lamper et al. 1992) ou na estação úmida (Frankie et al. 1974; Alencar et al. 1979; Morellato 1991;

Haugaasen & Peres 2005) frutificação bimodal com predomínio de espécies zoocóricas na estação úmida (Foster 1982; Stevenson et al, 1998; Justiniano & Fredericksen 2000; Funch et al. 2002) e frutificação ao longo do ano todo (Alencar 1990; Smith-Ramirez & Armesto 1994; Morellato et al. 2000; Marques et al. 2004). Produção de frutos durante o ano todo pode ser favorecida pela diminuição da competição por dispersores e pelo estabelecimento das plântulas em ambientes (Snow 1965).

O predomínio de espécies com frutos zoocóricos na estação chuvosa é associado à necessidade de água para o desenvolvimento da polpa do fruto carnoso (Janzen 1967; Frankie et al. 1974; Alencar et al. 1979; Lieberman 1982; Steege & Persuad 1991; Morellato 1991). Já os frutos anemocóricos, ou secos, apresentam pico de maturação na estação seca (Frankie et al. 1974; De Lampe et al. 1992), fato que tem sido atribuído ao aumento de sua dispersão, devido aos ventos mais fortes e desfolhamento acentuado da vegetação nesse período (Frankie et al. 1974; Jackson 1978; Opler et al. 1980; Lieberman 1982; Morellato 1991).

O período de frutificação pode ainda estar associado à época do ano mais adequada à germinação das sementes (Daubenmire 1972; Foster 1982; Garwood 1983; Haugaasen & Peres, 2005), ou com a maior atividade da fauna frugívora no período mais úmido (Funch et al. 2002), facilitando a dispersão de sementes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ahas, R., Aasa, A., Menzel, A., Fedotova, V.G. & Scheifinger, H. (2002) Changes in European spring phenology. *International Journal of Climatology*, 22, 1727-1738.
- Aide, T. M. (1988) Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature*, v. 336, p. 574-575.
- Aide, T.M. (1992) Dry Season Leaf Production : An Escape from Herbivory. *Biotropica*, 24, 532-537.
- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Rivera, L. & Marcano-Vega, H. (2000) Forest Regeneration in a Chronosequence of Tropical Abandoned Pastures: Implications for Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, 8, 328-338.
- Alencar, J.C. (1990) Interpretação fenológica de espécies lenhosas de campina na Reserva Biológica de Campina do INPA ao norte de Manaus. *Acta Amazonica*, v.20, p.145-183
- Alencar, J.C., Almeida, R.A. & Fernandes, N.P. (1979) Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 9:163-198.
- Alley, R.B. (1999) Global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 9987-9988.
- Almeida, E.M. & Alves, M.A.S. (2000) Fenologia de *Psychotria nuda* e *Psychotria brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no Sudoeste do Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 14: 335-346.
- Amorim AMA, Fiaschi P, Jardim JG, Thomas WW, Clifton B, Carvalho AM (2005) The vascular plants of a forest fragment in southern Bahia, Brazil. *Sida* 21:1726–1752

- Ausgpurger, C.K. (1983) Phenology, Flowering synchrony, and fruit set of six Neotropical shrubs. *Biotropica* 15:257-267.
- Bencke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. (2002) Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, 25, 269–275.
- Borchert, R. (1980) Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. *Ecology*, p. 1065-1074.
- Borchert, R. (1996) Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *J Trop Ecol* 12:65–80
- Brooke, M.L., Jones, P., Vickery, J. & Waldren, S. (1996) Seasonal patterns of leaf growth and loss, flowering and fruiting on a subtropical Central Pacific Island. *Biotropica*, 28, 164–179.
- 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 MFFD. (2007) Riqueza de espécies, estrutura e composição florística de uma floresta secundária de 40 anos no leste da Amazônia. *Acta Botanica Brasilica*.21(2):293-308.
- Castro, E.R., Galetti, M. & Morellato, L.P.C. (2007) Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil. *Australian Journal of Botany*, 55, 725.
- Chabot, B.F. & Hicks, D.J. (1982) The Ecology of Leaf Life Spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 229-259.
- Chuine, I., Yiou, P., Seguin, B., Daux, V., Le, E., Ladurie, R. & Parker, D.E. (2004) grape ripening as a past climate indicator. *Nature*, 42.
- Cleland, E.E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H.A. & Schwartz, M.D. (2007) Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 22, 357-65.
- Coley PD (1980) Effects of leaf age and plant life-history patterns on herbivory. *Nature* 284:545–546
- Croat, T.B. (1969) Seasonal flowering behavior in Central Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 56: 295-307
- Daubenmire, B. (1972) Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in North-Western Costa Rica. *J. Ecol.*, v.60, n.1, p.147-170.
- Denslow, J.S. & Guzman G., S. (2009) Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 11, 201-212.
- Eamus, D. (1999) Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 14, 11-16.
- Falcão, M.A., Galvão, R.M.S., Clement, C.R., Ferreira, S.A.N. & Sampaio, S.G. (2000) Fenologia e produtividade do araçá-boi (*Eugenia stipitata*, Myrtaceae) na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 30:9-21.
- Faria, D., Mariano, E., Martini, A.M.Z., Ortiz, J.V., Montingelli, R., Rosso, S., Paciencia, M.L.B. & Baumgarten, J. (2009) Forest structure in a mosaic of rainforest sites: The effect of fragmentation and recovery after clear cut. *Forest Ecology and Management*, 257, 2226-2234.
- Fenner, M. (1998) The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1, 78-91.
- Finegan, B. (1984) Forest succession. *Nature*, 312, 109-114.
- Forrest, J. & Miller-Rushing, A.J. (2010) Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3101-3112.
- Foster, B.L. & Tilman, D. (2000) Dynamic and static views of succession : Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 1-10.

- Foster, R. (1982) The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: Leigh Junior, E.G.; Rand, A.S. e Windsor, D.M. (eds.). *The ecology of a tropical forest*. Washington: Institution Press. p. 151-172.
- Fournier, L.A. E Sallas, S. (1966) Algunas observaciones sobre la dinamica de la floracion en el bosque humedo de Villa Colon. *Revta. Biol. Trop.* , v.14, p. 75-85.
- Fournier, L.A. (1976) Observaciones fenológicas en el bosque húmedo premontano de San Pedro de Montes Oca, Costa Rica. *Turrialba*, v.26, n.1, p.54-59.
- Frankie, G.W., Baker, H.G. & Opler, P.A. (1974) Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 62, 881.
- Fuchs, E J; Lobo, J A; Quesada, M. (2003) Effects of Forest Fragmentation and Flowering Phenology on the Reproductive Success and Mating Patterns of the Tropical Dry Forest Tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology*, 17 (1): 149-157.
- Funch, L.S.; Funch, R.; Barroso, G.M. (2002) Phenology of gallery and montane forest in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Biotropica*, v. 34, p. 40-50.
- Garwood, N. (1983) Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecol. Monog.*, v. 53, p. 159-181.
- Genini, J., Galetti, M. & Morellato, L.P.C. (2009) Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204, 131-145.
- Gentry, A.H. & Dodson, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19:149-156.
- Gentry AH (1982) Neotropical Xoristic diversity. *Ann Mo Bot Gard* 69:557–593
- Giulietti, A.M., Harley, R.M., De Queiroz, L.P., Wanderley, M.D.G.L. & Van Den Berg, C. (2005) Biodiversity and Conservation of Plants in Brazil. *Conservation Biology*, 19, 632-639.
- Grau, H.R., Arturi, M., Brown, A. & Aceñolaza, P. (1997) Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. *Forest Ecology and Management*, 95, 161-171.
- Gribel, R., Gibbs, P.E. & Queiróz, A.L. (1999) Flowering phenology and pollination biology of *Ceiba pentandra* (*Bombacaceae*) in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 247-263.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185-206.
- Haugaasen, T. & Peres, C.A. (2005) Tree Phenology in Adjacent Amazonian Flooded and Unflooded Forests. *Biotropica*, 37, 620-630.
- Heideman, P. D. (1989): Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rain- forest. *J. Ecol.* 77: 1059–1079
- Hilty, S.L. (1980) Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica*, 12, 292–306.
- Ibanez, I., Primack, R.B., Miller-Rushing, A.J., Ellwood, E., Higuchi, H., Lee, S.D., Kobori, H. & Silander, J.A. (2010) Forecasting phenology under global warming. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3247-3260.
- Jackson, J.F. (1978) Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica*, 10, 38–42.
- Janzen, D.H. (1967) Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, v.21, p.620-637
- Justiniano, M.J. & Fredericksen, T.S. (2000) Phenology of Tree Species in Bolivian Dry Forests. *Biotropica*, 32, 276-281.

- Kang, H. & Bawa, K.S. (2003) Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 90, 865-876.
- Koptur, S., Haberf, W.A., Frankie, G.W. & Baker, H.G. (1988) Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 323-346.
- Lampe, M.G. ; Bergeron, Y. ; Mcneil, R.; Leduc, A. (1992) Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation of northeastern Venezuela. *Biotropica*, v.24, n.1, p. 64-76.
- Landau EC, Hirsch A, Musinsky J (2008) Vegetation cover and land use in the Atlantic coastal forest of southern Bahia, Brazil, based on satellite imagery: a comparison among municipalities. *Mem N Y Bot Gard* 100:221–244
- Laurance, W.F., Rankin-de Merona, J.M., Andrade, A., Laurance, S.G., D'Angelo, S., Lovejoy, T.E. & Vasconcelos, H.L. (2003) Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 343-347.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A.C., Fearnside, P.M., Ribeiro, J.E.L. & Capretz, R.L. (2006) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology*, 87, 469-82.
- Leal, I.R., Bieber, A.G.D., Tabarelli, M. & Andersen, A.N. (2010) Biodiversity surrogacy: indicator taxa as predictors of total species richness in Brazilian Atlantic forest and Caatinga. *Biodiversity and Conservation*.
- Lieberman, D. (1982) Seasonality and Phenology in a Dry Tropical Forest in Ghana. *The Journal of ecology*, 70, 791-806.
- Mantovani, A. & Morellato, L.P.C. (2004) Fenologia reprodutiva e produção de sementes em *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze. *Rev Bras Bot*, 3, 787-796.
- Marques, M.C.M., Roper, J.J. & Baggio Salvalaggio, A.P. (2004) Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. *Plant Ecology (formerly Vegetatio)*, 173, 191-201.
- Martini, A.M.Z., Fiaschi, P., Amorim, A.M., da Paixao, J.L. (2007) A hot-point within a hot-spot: a high diversity site in Brazil's Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation* 16, 3111–3128
- McLaren, K.P. & McDonald, M.A. (2005) Seasonal Patterns of Flowering and Fruiting in a Dry Tropical Forest in Jamaica¹. *Biotropica*, 37, 584–590.
- Mesquita CAB (2004) RPPN da Mata Atlântica Conservation International. Belo Horizonte, Brazil
- Monasterio, M., Sarmiento, G., Biogeography, J. & Dec, N. (1976) Phenological Strategies of Plant Species in the Tropical Savanna and the Semi-Deciduous Forest of the Venezuelan Llanos Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*, 3, 325-355.
- Morellato, L.P.C. & Haddad, C.F.B. (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32, 786–792.
- Morellato, L.P.C. (1991) Estudo da fenologia de arvores, arbustos e lianas de uma floresta semi-decídua do Brasil. Campinas: UNICAMP, 1991. 354 p. Tese (Doutorado em Ecologia) - Instituto de Biologia, UNICAMP.
- Morellato, L.P.C., Talora, D., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Zipparro, V.B. (2000) Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica*, 32, 811–823.
- Morellato, L.P.C.; Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.F.; Joly, C.A. (1989) Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revta. brasil. Bot.*, v.12, p.85-98.
- Mori, A. S.; Lisboa, G.; Kallunki, J.A. (1982) Fenologia de uma mata higrófila Sul-baiana. Centro de Pesquisas do Cacau, Ilhéus, Bahia, Brasil. *Revista Theobroma*, 12(4):217-230.

- Mori, S.A., Boom, B.B., Carvalho, A.M., Santos, T.S. (1983) Southern Bahian moist forests. *The Botanical Review* 49, 155–232.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A. da & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-8.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG (1994) A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141–159
- Nichols, J., Conley, W., Batt, B. & Tipton, A. (1976) Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r-and K-selection. *American Naturalist*, 110, 995–1005.
- Njoku, E. (1964) Seasonal Periodicity in the Growth and Development of some Forest Trees in Nigeria: II. Observations on Seedlings. *The Journal of Ecology*, 52, 19–26.
- Opler, P.A., Frankie, G.W. & Baker, H.G. (1976) Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*, 3, 231–236.
- Opler, P.A., Frankie, G.W., Baker, H.G., Journal, T., Mar, N., Bakers, H.G., Jose, S. & Rica, C. (1980) Comparative Phenological Studies of Treelet and Shrub Species in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 68, 167-188.
- Parry, G.D. (1981) The meanings of r-and K-selection. *Oecologia*, 48, 260–264.
- Peña Claros, M. (2003) Changes in Forest Structure and Species Composition during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*. 35(4):450-461.
- Peres, C.A. (1994a) Primate responses to phenological changes in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 26, 98–112.
- Peres, C.A. (1994b) Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 26, 285-294.
- Pessoa, M.D.S. (2008) Comparação da comunidade arbórea e fenologia reprodutiva de duas fisionomias em floresta atlântica no sul da Bahia, Brasil. Dissertação de mestrado Universidade Estadual Santa Cruz, Ilheus, Bahia, 81p.
- Pessoa, M.S., Vleeschouwer, K.M., Amorim, A. M., Talora, D.C. (2011a) Calendário Fenológico: Uma ferramenta para auxiliar no cultivo de espécies arbóreas nativas da Floresta Atlântica no sul da Bahia. Editus. Volume 1. 128 p. ISBN 978-85-7555-216-3
- Pessoa, M. S.; Vleeschouwer, K. M., Talora, D. C., Rocha, L., Amorim, A. M. (2011b) Are pioneer species important resources in disturbed areas? The case of *Miconia mirabilis* (Melastomataceae) in southeastern Bahia, Brazil. *Flora*, submetido
- Pinto, A.M., Ribeiro, R.J., Alencar, J.C. & Barbosa, A.P. (2005) Fenologia de Simarouba amara Aubl. na reserva florestal Adolpho Ducke, Manaus, AM. *Acta Amaz*, 35, 347–352.
- Piotto D, Montagnini F, Thomas WW, Ashton M, Oliver C. (2009) Forest recovery after swidden cultivation across a 40-year chronosequence in the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. *Plant Ecology*. 205(2):261-272.
- Ramos, F.N. & Mae, F.A. (2005) Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments : fragment and habitat scales. *Canadian Journal of Botany*, 1316, 1305-1316.
- REIS, M. S. et al. (2000) Sustained yield management of *Euterpe edulis* Martius (Palmae): a tropical palm tree from the Atlantic Tropical Forest. *Journal of Sustainable Forestry*, v. 11, n. 3, p. 1-17.
- Reys, P., Galetti, M. & Morellato, L.P.C. (2005) Fenologia reprodutiva e disponibilidade de frutos de espécies arbóreas em mata ciliar no rio Formoso, Mato Grosso do Sul. *Biota Neotropica*, 5, 1-10.
- Ruiz, R.R. & Alencar, J.C. (2004) Comportamento fenológico da palmeira patauá (*Oenocarpus bataua*) na reserva florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. *Acta Amaz*, 34, 553–558.
- Sakai, S. (2001) Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology*, 43, 77–86.

- San Martin-Gajardo, I. & Morellato, L.P.C. (2003) Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26, 299–309.
- Scudeller VV, Martins FR, Shepherd GJ (2001) Distribution and abundance of arboreal species in the Atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. *Plant Ecol* 152:185–199. doi:10.1023/A:1011494228661
- Smith-Ramirez, C.; Armesto, J.J. (1994) Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé, Chile - ecologies, and climatic constraints. *J. Ecol.*, v. 82, p. 353-365
- Snow, D.W. (1965) A Possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos*, v.15, n.2, p.274-281.
- Staggemeier, V.G., Diniz-Filho, J.A.F. & Morellato, L.P.C. (2010) The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *Journal of Ecology*.
- Steege, H. & Persuad, C.A. (1991) The phenology of guyanese timber species: a compilation of a century of observations. *Vegetatio*, v. 95, p. 177-198.
- Stevenson, P.R., Qulñones, M.J. & Ahumada, J.A. (1998) Annual Variation in Fruiting Pattern Using Two Different Methods in a Lowland Tropical Forest, Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica*, 30, 129–134.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C., (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75(1), p.81–86.
- Tabarelli, M. (2010) Tropical Biodiversity in Human-Modified Landscapes : What is our Trump Card? *Biotropica*, 42, 553-554.
- Tabarelli M, Pinto LP, Silva JMC, Hirota MM, Bede LC (2005) Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade* 1:132–138
- Talora, D. & Morellato, L.P.C. (2000) Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23, 13–26.
- Talora, D.C. 1996. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. Dissertação, Rio Claro: UNESP, 1996. p.85. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, 1996.
- Terborgh, J.W. (1992) Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica*, 24, 283–292.
- Thomas, W.M.W., Carvalho, A.M.V., Amorim, A.M.A., Garrison, J., Arbeláez, A.L. (1998) Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 7, 311–322.
- Van Schaik, C.P., Terborgh, J.W. & Wright, S.J. (1993) The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 353–377.
- Walther, G., Post, E., Convey, P. & Menzel, A. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 389-395.
- Whitmore, T.C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70(3), p.536–538.
- Williams-Linera, G. & Meave J.A. (2002) Patrones fenológicos de bosque lluvioso neotropical de bajura. In *Ecología de bosques lluviosos Neotropicales* (M. Guariguata & G. Kattan, eds.). IICA, San Jose, p.407-431.
- Wright, S.J. & Van Schaik, C.P. (1994) Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*. 143(1):192–199.
- Wright SJ (1996) Phenological responses to seasonality in tropical forest plants. In SD Mulkey, RL Chazdon, AP Smith (eds) *Tropical forest ecophysiology*, Chapman & Hall, New York, pp 440-460.

3. CAPÍTULO 1

Estrutura e florística do componente arbóreo em diferentes estágios sucessionais na floresta atlântica sul baiana

Larissa Rocha^{1,2}

¹ Universidade Estadual Santa Cruz UESC), Rodovia Ilhéus/Itabuna, km 16, 45.650-000, Ilhéus, Bahia, Brasil

² Email para correspondência: rocha_larissa@yahoo.com.br

RESUMO

A região sul da Bahia se destaca por apresentar índices de diversidade de planta entre os maiores do mundo. Os remanescentes de floresta atlântica na região são formados por um mosaico de áreas em diferentes estágios sucessionais. Conhecer a estrutura e a florística de áreas de diferentes estágios sucessionais permite uma melhor compreensão da complexidade e da dinâmica do ecossistema. Assim, o objetivo desse trabalho foi comparar a estrutura e a composição florística do componente arbóreo (DAP>10 cm) de quatro áreas em diferentes graus de regeneração na Bahia. Foi utilizado o método do ponto quadrante em 12 transectos, sendo três em cada estágio sucessional. Foram amostrados 624 indivíduos representando 194 espécies pertencentes a 136 gêneros e 47 famílias. As famílias com maior riqueza em espécies para a comunidade foram Fabaceae com 22, Sapotaceae e Myrtaceae com 17, Lauraceae e Rubiaceae com 10. Os dados estruturais (diâmetro, altura e densidade) tenderam a aumentar com o tempo de regeneração das áreas. O índice de similaridade também seguiu o gradiente de sucessão das áreas, com os maiores valores entre as capoeiras (CJ e CM), que compartilharam 25 espécies, e entre as florestas (FI e FM) com 31 espécies em comum. Houve variação nas famílias de maior IVI entre os estágios, mas a família Fabaceae foi a mais importante em todas as áreas. A porcentagem de espécies raras, assim como de tolerantes à sombra, foi mais alta nos estágios mais tardios. No entanto espécies mais comuns em estágios tardios também foram encontradas em áreas mais iniciais, evidenciando a chegada de propágulos provenientes de áreas mais tardias. Os dados encontrados evidenciam o potencial de recuperação das áreas secundárias estudadas e reforçam a importância da manutenção dos remanescentes de floresta atlântica da região, mesmo em estágios iniciais de conservação.

Palavras Chave: Comunidade arbórea, regeneração, tolerância à sombra.

3.1. INTRODUÇÃO

A floresta atlântica é considerada um ecossistema prioritário para a conservação da biodiversidade, um “hot spot”, devido ao seu atual estado de conservação e sua alta diversidade e endemismo (Myers et al. 2000). Como reflexo da exploração e uso das áreas de floresta atlântica pelo homem, esta atualmente inclui áreas de agricultura ou pastagem que foram abandonadas e estão em diferentes estágios de recuperação (SOS Mata Atlântica 2002; Wright & Muller-Landau 2006). Os remanescentes da floresta atlântica do sul da Bahia, também passaram por esse histórico de exploração, sendo representados por um mosaico sucessional formado por muitas áreas ainda em estágios iniciais de recuperação (Mori et al. 1983; Faria et al. 2009).

Resultados provenientes de estudos que comparem a estrutura e a florística da vegetação em áreas de diferentes estágios de regeneração podem ser usados como bons indicadores do processo de sucessão (Foster & Tilman 2000), e geram informações importantes sobre a história de vida das espécies, que envolvem desde o recrutamento até a mortalidade (Capers et al. 2005). Por outro lado, a variação estrutural e florística ao longo do tempo auxiliam na compreensão do processo de regeneração (Capers et al. 2005), indicando como funciona a dinâmica de substituição de espécies nos estágios sucessionais.

O poder de regeneração da floresta tropical é alto, principalmente quando as áreas em regeneração recebem propágulos de áreas mais tardias (Guariguata & Ostertag 2001). Estudos recentes desenvolvidos em florestas tropicais úmidas indicaram que a recuperação da estrutura e riqueza de áreas degradadas demora cerca de 40 anos ou mais para ocorrer (Finegan et al. 1996; Aide et al. 2000; Piotto et al. 2009). Independente do tempo de recuperação, não existe garantia de que os estágios sucessionais finais consigam ser ocupados pelas mesmas espécies que ocorriam na área antes da alteração ocorrer, embora possam adquirir uma estrutura semelhante à da mata original. Assim, mesmo em casos em que a estrutura e a riqueza das florestas sejam restabelecidas, espécies diferentes podem compor a comunidade final (Aide et al. 2000; Piotto et al. 2009), o que pode comprometer a funcionalidade da floresta, pois a composição florística distinta pode interferir nas relações estabelecidas entre os organismos.

Espécies r-estrategistas, conhecidas como pioneiras são mais abundantes em fases iniciais de sucessão, onde apresentam grande dominância (Parry 1981; Swaine & Whitmore 1988). Espécies com essa estratégia são favorecidas em ambientes com alta irradiação onde germinam e se estabelecem, e apresentam reprodução intensa com grande quantidade de propágulos, que formam os bancos de sementes. Estas características lhes conferem um alto potencial para recolonização de áreas recém abertas onde são altamente dominantes (Peña Claros et al. 2003; Laurence et al. 2006; Piotto et al. 2009). Alguns autores atribuem o aumento de riqueza em espécies nas áreas mais tardias, à mortalidade das espécies pioneiras dominantes, o que permite o estabelecimento de novas espécies (Peña Claros et al. 2003). Por outro lado, as espécies k-estrategistas são mais comuns em áreas mais tardias, apresentam menor investimento na reprodução, necessitam de sombra para a germinação e estabelecimento de suas plântulas, apresentam crescimento lento e demoram mais para atingir a idade reprodutiva (Nicols et al. 1976; Swaine & Whitmore 1988).

Apesar da alta diversidade encontrada nas florestas da região sul da Bahia (Mori et al. 1983; Thomas et al. 1998; Martini et al. 2007), e da heterogeneidade sucessional de seus remanescentes (Faria et al. 2009) trabalhos que comparem a estrutura e a composição em diferentes graus de sucessão ainda são escassos (Pessoa 2008; Piotto et al. 2009). Para preencher essa lacuna, o objetivo desse trabalho foi estudar uma área de floresta atlântica da região sul da Bahia, que apresenta um histórico de perturbação por diferentes usos antrópicos e se encontra atualmente formada por fragmentos de diferentes idades, em diferentes estágios de regeneração.

Especificamente, o estudo procurou responder as seguintes questões: 1) Como se dá a diferença da estrutura entre os diferentes estágios sucessionais? 2) Há diferença das famílias e espécies mais dominantes entre os estágios sucessionais, se houver, como essa variação ocorre? 3) Quais as tendências da composição florística entre os estágios sucessionais? 4) Como muda a distribuição das espécies e indivíduos no diferentes grupos ecológicos (r e k) nos diferentes estágios sucessionais? Nossa hipótese inicial de trabalho é que deve existir um gradiente de estrutura e complexidade, com algumas espécies em comum, das áreas em estágio inicial de regeneração para as mais tardias.

3.2. MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO – O estudo foi realizado na Reserva Ecológica Michelin (REM), localizada no município de Igrapiúna, Brasil, Bahia (13°50'S, 39°10'W), a 18 km da costa litorânea (Fig. 3.1). A reserva é formada por remanescentes de floresta atlântica de diferentes estágios sucessionais, devido ao histórico de uso. Apresenta mais de 3.000 ha e no seu entorno encontram-se diversos sistemas agroflorestais e mais de 4.000 fragmentos de floresta, sendo a maioria < 30 ha e poucos > 500 ha. A área que pertence à reserva é formada por um mosaico com diferentes estágios sucessionais que sofreram diferentes tipos perturbações antrópicas ao longo dos anos, como repetidas extrações de madeira, pressões de caça e exploração do palmito jussara, *Euterpe edulis* Mart., e algumas áreas convertidas em agricultura e pastagens (Flesher 2008). A reserva apresenta áreas dominadas por plantas pioneiras, que foram plantios a menos de 30 anos e atualmente estão no início do processo de recolonização. Também é possível encontrar áreas de floresta mais tardias, com árvores de grande porte e sub-bosque menos denso, indicando que estas não foram completamente desmatadas no século XX (Flesher 2008).

A região apresenta clima tropical chuvoso, com temperatura média de 24,8 °C, precipitação média anual superior a 1.800 mm e mensal sempre maior que 100 mm, sem déficit hídrico. A temperatura apresenta pequena variação, com os meses mais frios do ano entre junho e outubro (temperatura média de 23 °C), e os mais quentes de novembro a maio (temperatura média 26 °C). A precipitação média mensal é de 121 mm para o período mais seco, de setembro a dezembro. Os meses mais chuvosos, de janeiro a agosto apresentam pluviosidade média de 169 mm (dados climáticos da estação meteorológica da Michelin, localizada dentro da área de estudo). Como o clima da região não apresenta estações bem definidas, pode ser considerado de baixa sazonalidade (Wright & Van Shaik 1994).

COLETA DE DADOS – O levantamento foi planejado para amostrar os estágios sucessionais mais representativos da REM, segundo descrição de trabalhos realizados na área (Flesher 2006; 2008). Flesher (2006; 2008) caracterizou os estágios sucessionais pela presença ou ausência de espécies pioneiras (pertencentes aos gêneros: *Cecropia*, *Didymopanax*, *Byrsonima*, *Solanum*, *Henrietta*, *Miconia*, *Tibouchina*, *Tapirira*, *Vismia*, *Kielmyera*, *Stryphnodendron*, *Inga*, *Balizia*, *Piper*, *Cyperus*), pela abundância de cipós, de bromélias e outras epífitas, além de estimativas da altura do dossel, do diâmetro, da densidade do subosque. Baseado nessas informações foi

elaborado um mapeamento das áreas da REM, separando os diferentes estágios sucessionais (Flesher 2006 e 2008; Fig. 3.1b). Com o mapeamento e com informações do tempo aproximado que cada área não sofre grandes perturbações (Flesher, comunicação pessoal), foi possível identificar no campo as áreas desses diferentes estágios sucessionais. Estes foram denominados de capoeira jovem (CJ), capoeira madura (CM), floresta intermediária (FI) e floresta madura (FM), do menor para o maior tempo sem perturbações (27, 60, 80 e mais que 100 anos respectivamente).

Em cada um dos quatro estágios sucessionais, foram aleatorizados três transectos de 200 m. Nesses transectos foi aplicado o método do ponto quadrante (Cottam & Curtis 1956), com pontos centrais a cada 15 m, totalizando 156 pontos ao longo dos 12 transectos. Em cada quadrante foram incluídos indivíduos com diâmetro à altura do peito (DAP, à 130 cm do solo) igual ou maior que 10 cm. Cada indivíduo teve sua altura estimada, seu DAP e sua distância até o ponto central medidos. Os indivíduos amostrados foram coletados para futura identificação taxonômica. A identificação se deu de acordo com o sistema de classificação APG II (2003), por meio de comparações com material depositado no Herbário do Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC). As amostras foram depositadas no herbário da Universidade Estadual de Santa Cruz, no município de Ilhéus.

Em cada um dos quatro estágios sucessionais, foram aleatorizados três transectos de 200 m, onde foi aplicado o método do ponto quadrante (Cottam & Curtis 1956), com pontos centrais a cada 15 m, totalizando 156 pontos ao longo dos 12 transectos. Em cada quadrante foram incluídos indivíduos com diâmetro à altura do peito (DAP, à 130 cm do solo) igual ou maior que 10 cm. Cada indivíduo teve sua altura estimada, seu DAP e sua distância até o ponto central medidos. Os indivíduos amostrados foram coletados para futura identificação taxonômica. A identificação se deu de acordo com o sistema de classificação APG II (2003), por meio de comparações com material depositado no Herbário do Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC). As amostras foram depositadas no herbário da Universidade Estadual de Santa Cruz, no município de Ilhéus.

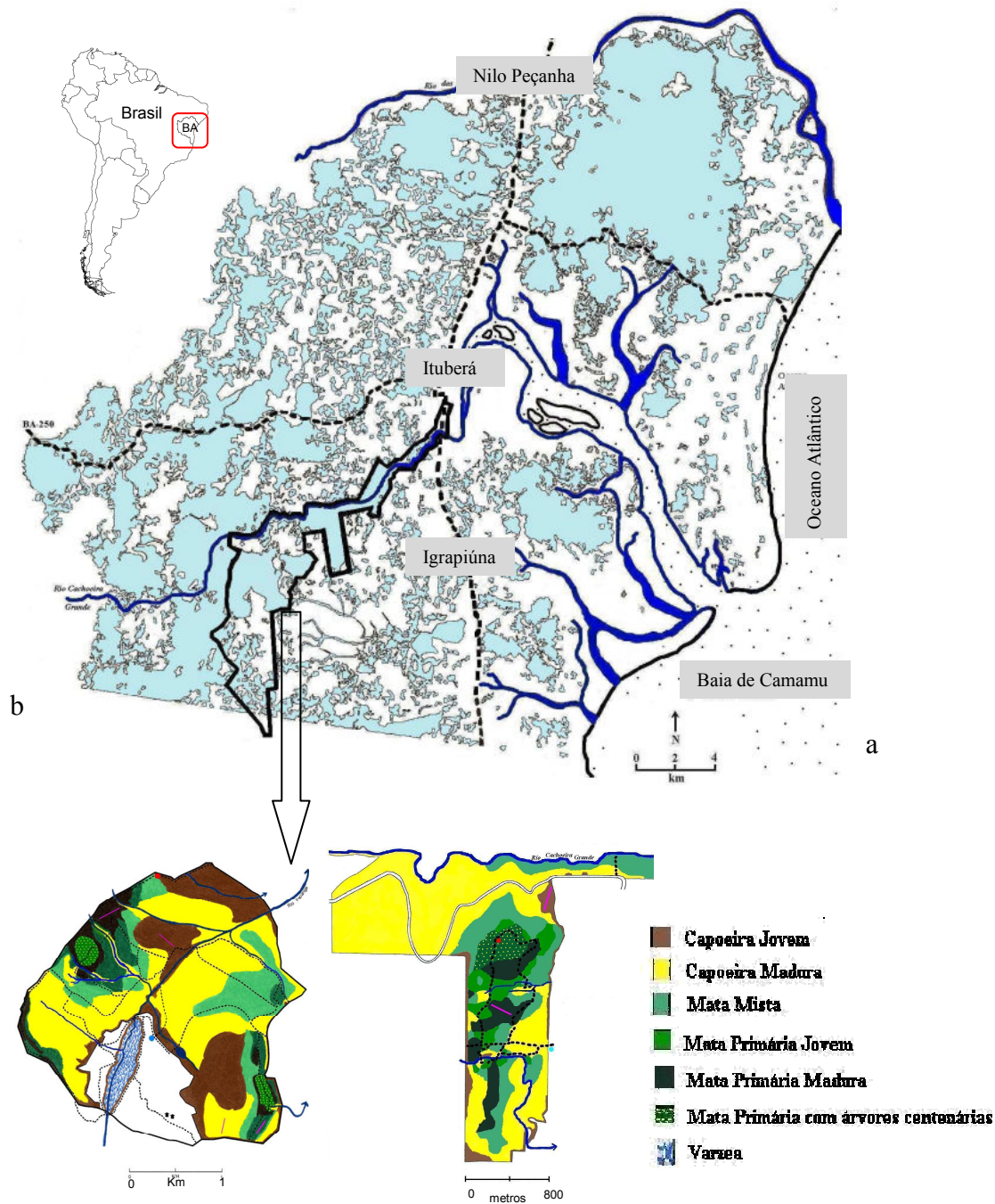


Figura 3.1 – a) Localização da Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia ($13^{\circ}50'S$, $39^{\circ}10'W$) em destaque (contorno preto) e o mapeamento do mosaico florestal do entorno da área de estudo. Os fragmentos maiores que 1 ha estão em azul, a linha pontilhada é a estrada pavimentada (BA001) e os principais corpos hídricos em azul escuro (modificado de Flesher 2006). b) Caracterização florestal das áreas da Reserva Ecológica da Michelin (modificado de Flesher 2006), as áreas nomeadas de Mata Mista foram denominadas nesse estudo de floresta intermediária (FI) e as três áreas de Mata Primária foram consideradas como floresta madura (FM).

ANÁLISE DE DADOS – Para análise da estrutura, foram estimados os parâmetros de densidade relativa (DR), frequência relativa (FR), dominância relativa (DoR) e índice de

importância (IVI), segundo Martins (1993). Os valores de riqueza foram obtidos com os índices de diversidade de Shannon (H') e o índice de equitabilidade de Pielou (J).

A divisão das classes de diâmetro foi feita de acordo com a fórmula proposta por Spiegel (1977). A comparação de altura e diâmetro dos indivíduos entre os estágios sucessionais foi feita com Kuskral-Wallis (H) e, quando significativo, o teste de Dunn (Z) foi feito posteriormente.

Cada espécie inventariada teve seu grupo ecológico definido (*sensu* Swaine & Whitmore 1988 e Whitmore 1989), sendo classificada em intolerante a sombra (pioneiras) ou tolerante à sombra (climácicas). A classificação baseou-se em dados da literatura que utilizaram os conceitos dos autores citados, além de observações diretas e na experiência de campo dos autores. Quando houve discrepância na classificação, optou-se sempre pela classificação mais comum dentro do grupo taxonômico. Nos casos em que não havia informação suficiente para enquadrar a espécie em um dos grupos ecológicos, esta foi enquadrada no grupo “desconhecido”.

3.3. RESULTADOS

ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO - Os dados da composição florística e da estrutura do componente arbóreo coletados foram usados para caracterizar os diferentes estágios sucessionais de forma independente, evidenciando características marcantes de cada área.

(i) Capoeira Jovem (CJ) – Os 156 indivíduos amostrados foram divididos em 41 espécies, 33 gêneros e 22 famílias. Nesse estágio sucessional os indivíduos apresentaram as menores médias de DAP e altura, e também a menor densidade. Foi registrado diâmetro máximo de 42 cm e a média foi de 16,8 cm ($\pm 6,2$; Fig. 3.2a). A altura variou entre três e 20 m, com média 10 m ($\pm 2,8$; Fig. 3.2b). A densidade de indivíduos encontrada foi de 470 por ha (Tab. 3.1). As famílias mais ricas em espécies foram Fabaceae com seis, seguida por Melastomataceae e Lauraceae com quatro. As espécies mais freqüentes nesse estágio sucessional foram *Tapirira guianensis* com 31 indivíduos, *Miconia dodecandra* e *Senna multijuga* com 14 indivíduos (Anexo 1). Foram encontrados os menores valores de riqueza em espécies (41), de diversidade ($H'=1,35$) e de equitabilidade ($J=0,83$), o que indica que a área apresentou alta dominância de poucas espécies. De fato, as três espécies mais freqüentes representaram mais de

80% da dominância relativa e 38% do total de indivíduos deste estágio sucessional (Tab. 3.1).

(ii) Capoeira Madura (CM) – Os indivíduos foram distribuídos em 77 espécies, 66 gêneros e 37 famílias. Nessa área foram registrados indivíduos com até 61 cm de diâmetro e altura máxima de 30 m. O valor médio dos diâmetros medidos foi 20,7 cm ($\pm 10,8$) e de altura foi 13,4 m ($\pm 4,8$; Fig. 3.2a e 3.2b). A densidade de indivíduos foi de 476 indivíduos por ha (Tab. 3.1). As famílias com maior riqueza em espécies foram Fabaceae com 10 espécies e Melastomataceae, Lauraceae e Annonaceae com quatro. As espécies mais abundantes foram *Helicostylis tomentosa* com 13 indivíduos, *Pourouma velutina* com oito e *Vochysia acuminata* com sete indivíduos (Anexo 1). Estas espécies mais freqüentes representaram apenas 18% do total dos indivíduos. Os índices de diversidade ($H'=1,77$) e equitabilidade ($J=0,93$) foram altos em relação aos outros estágios, sendo menor apenas que a FM (Tab. 3.1).

(iii) Floresta intermediária (FI) – Foram amostradas 75 espécies, pertencentes a 64 gêneros e 32 famílias. Nesse estágio sucessional, os indivíduos apresentaram diâmetro máximo de 76 cm e médio de 20,3 cm ($\pm 10,0$; Fig. 3.2a). A altura variou de 5 a 25 m, com média de 13,3 ($\pm 4,0$; Fig. 3.2b) e a densidade de indivíduos foi de 653 ind./ha (Tab. 3.1). As famílias com maior número de espécies foram Sapotaceae com nove espécies, Fabaceae com sete espécies e Rubiaceae com seis espécies. *Helicostylis tomentosa* foi à espécie mais abundante apresentando 14 indivíduos, seguida por *Tovomita choisyana* com 12 e *Pogonophora schomburgkiana* com 11 (Anexo 1). Essas três espécies mais abundantes representaram 24% dos indivíduos. Esse estágio sucessional apresentou índices de diversidade ($H'=1,69$) e equitabilidade ($J=0,90$) similares a CM (Tab. 3.1).

(iv) Floresta madura (FM) – Foram encontradas 93 espécies correspondentes a 72 gêneros e 35 famílias. As maiores médias de diâmetro e de altura, assim como a maior densidade ocorreram nesse estágio sucessional, que apresentou maior freqüência de árvores de grande porte, com diâmetro maior que 90 cm e altura superior a 35 m. A média de diâmetro foi 26,2 cm ($\pm 16,9$) e de altura foi 15 m ($\pm 5,4$; Fig. 3.2a e 3.2b). A densidade de indivíduos arbóreos foi alta, num total de 828 indivíduos por ha. As famílias com maior riqueza foram Myrtaceae com 12 espécies, seguida de Sapotaceae e Fabaceae com 10. As espécies mais freqüentes foram *Helicostylis tomentosa* com 11 indivíduos, *Virola officinalis* com sete e *Nectandra cuspidata*, *Pogonophora schomburgkiana* e *Pouteria bangii* com cinco (Anexo 1). As três espécies mais

freqüentes representaram 14% do total dos indivíduos amostrados e 37% de dominância. Esse estágio sucessional foi o mais rico em espécies, o mais diverso ($H' = 1,87$) e com maior equitabilidade ($J=0,95$; Tab. 3.1).

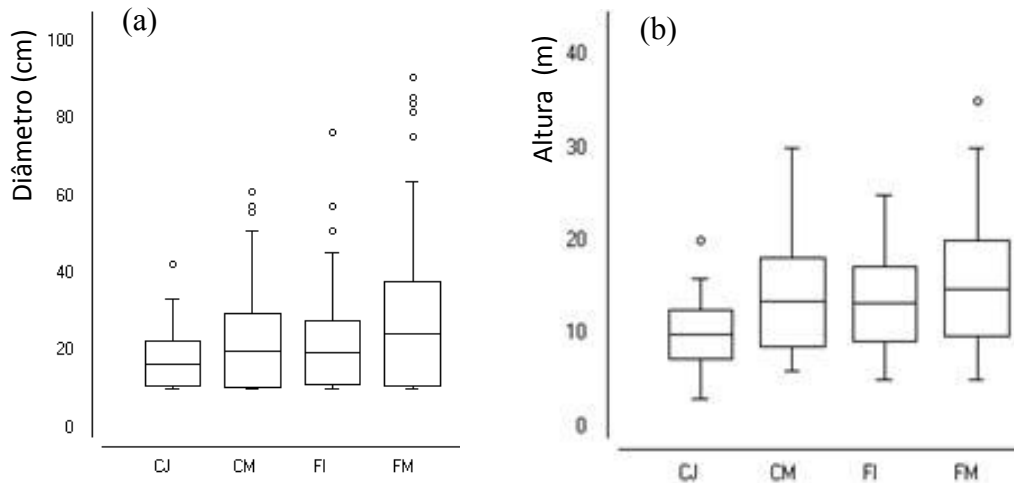


Figura 3.2 – Comparação da estrutura das áreas de diferentes estágios sucessionais (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura), na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. (a) Boxplot do diâmetro dos indivíduos arbóreos. (b) Boxplot da altura dos indivíduos arbóreos. As informações do boxplot representam: a média em metros (linhas horizontais); desvio padrão (caixa); mínimo e máximo (linhas verticais); outliers (circunferências).

Tabela 3.1 – Variáveis calculadas para os diferentes estágios sucessionais (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura), na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. Os valores de dominância relativa estão representando a soma da porcentagem das três espécies mais dominantes.

	Densidade ind/ha	Dominância (% 3 mais)	Riqueza de espécies	Shannon	Equitabilidade
CJ	470	80,1	41	1,35	0,83
CM	476	53,8	77	1,77	0,93
FI	653	50,2	75	1,69	0,90
FM	828	36,5	93	1,87	0,95

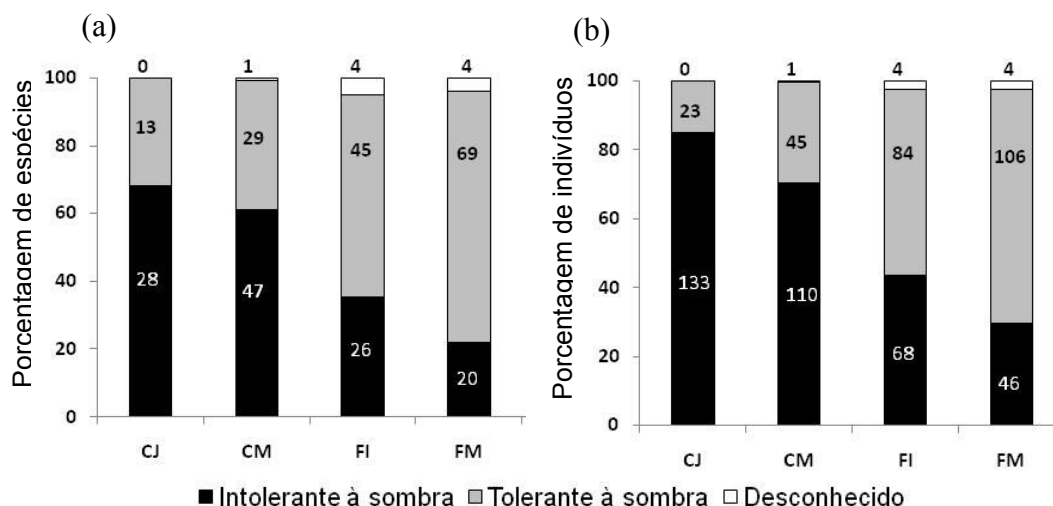


Figura 3.3 – Distribuição das espécies e indivíduos em relação ao grupo ecológico quanto a tolerância à sombra, nos estágios sucessionais (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura), da Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. (a) Distribuição da porcentagem das espécies. (b) Distribuição da porcentagem dos indivíduos. Valores sobre a barra correspondem ao número de espécies ou indivíduos representados pela respectiva barra.

COMPARAÇÃO ENTRE OS DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS

(i) Composição florística – A espécie de maior IVI da comunidade arbórea estudada foi *Helicostylis tomentosa* (10,2%), a única espécie que apresentou alto valor de importância em mais de um estágio sucessional (Fig. 3.4). Esta foi a mais importante na FM (9,3%) e na FI (13,6%), foi a terceira mais importante na CM (9,1%) e foi a menos importante na CJ (0,5%). Na CJ as espécies com maior IVI, foram as intolerantes à sombra e pertenceram às famílias Anacardiaceae, Melastomataceae e Fabaceae. Na CM as espécies mais importantes também foram do grupo das intolerantes a sombra, no entanto pertencem a outras famílias (Urticaceae, Vochysiaceae e Moraceae). Entre as espécies mais importantes da FI e da FM, estão tanto espécies intolerantes quanto tolerantes à sombra, estas pertencentes às famílias Moraceae, Euphorbiaceae e Clusiaceae na FI e Moraceae, Myristicaceae e Fabaceae na FM (Fig. 3.4; Anexo 1).

A variação das espécies mais importante entre os estágios reflete a baixa similaridade da composição florística entre os mesmos, que não ultrapassou 22% (Tab. 3.2). Os maiores índices de similaridade foram encontrados entre as capoeiras (CJ e CM), que compartilharam 25 espécies, e entre as florestas (FI e FM) com 31 espécies em comum (Tab. 3.2). Apenas cinco espécies ocorreram em todos os estágios

sucessionais, foram *Eschweilera ovata*, *Helicostylis tomentosa*, *Lacmellea bahiensis*, *Pourouma moffis* pertencentes ao grupo das intolerantes à sombra e apenas a *Pogonophora schomburgkiana* tolerante à sombra. O estágio sucessional mais avançado (FM) apresentou o maior número de espécies exclusivas (51) que representam 55% do total de espécies desta área. A quantidade de espécies exclusivas diminuiu dos estágios avançados para os mais iniciais de sucessão: CM apresentou 34 espécies (44%), a FI teve 32 (42%) e a CJ teve oito espécies (20%).

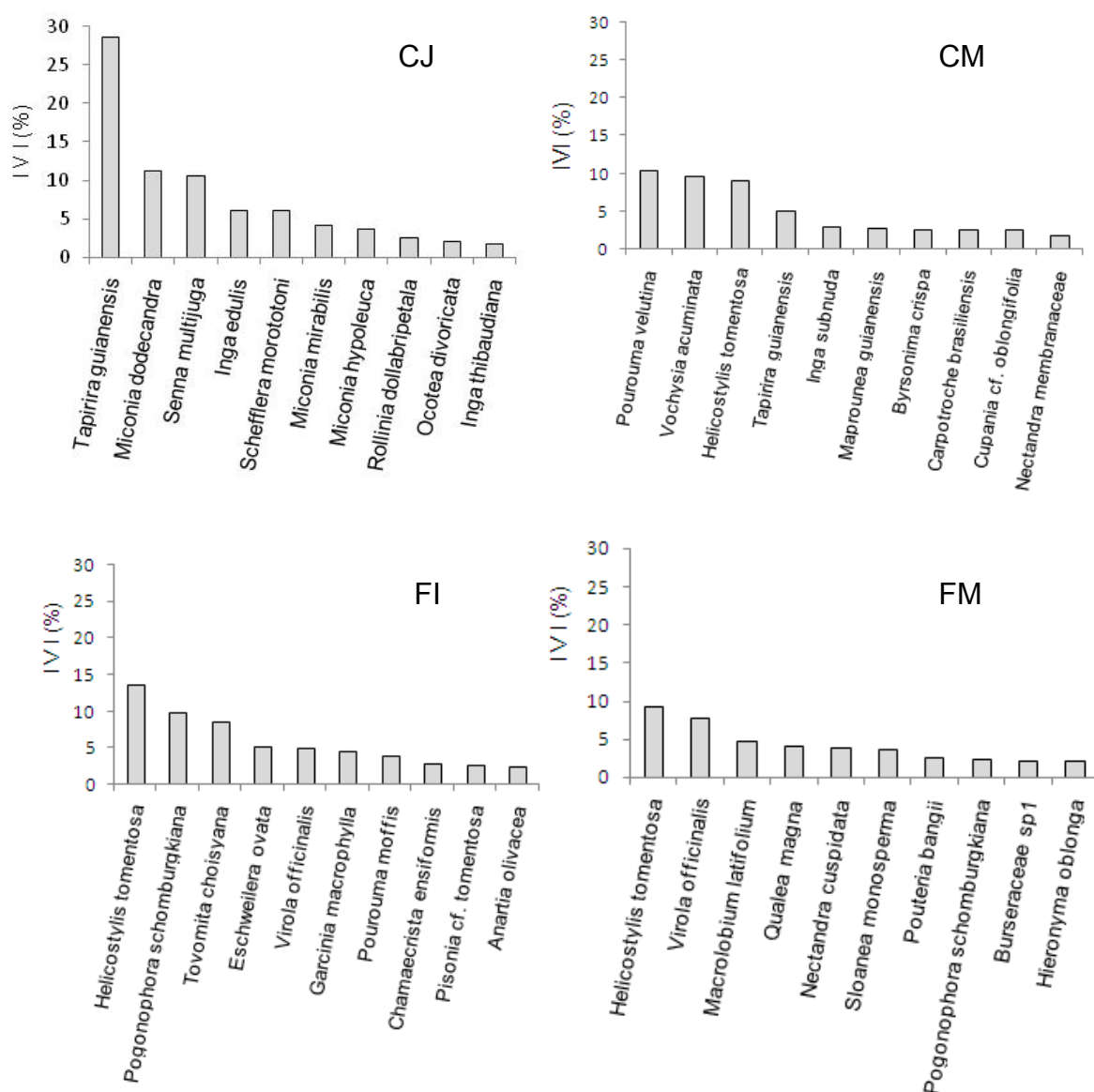


Figura 3.4 – Representação das 10 espécies com maior índice de importância (%IVI) nos diferentes estágios sucessionais (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura), na Reserva ecológica da Michelin, Brasil, Bahia.

Tabela 3.2 – Número total de espécie em cada estágio sucessional (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura) e número de espécies compartilhadas entre os estágios, com seus respectivos valores do índice de similaridade de Jaccard entre parenteses, na Reserva ecológica da Michelin, Brasil, Bahia.

	N° espécies	CJ	CM	FI
CJ	41	-	-	-
CM	77	25 (22,0)	-	-
FI	76	13 (12,0)	21 (13,7)	-
FM	93	14 (10,4)	20 (11,8)	31 (18,3)

(ii) Estrutura do componente arbóreo – Houve diferença significativa, $p < 0,01$, entre as áreas quanto ao diâmetro ($H=33,34$) e a altura ($H=109,3$; Fig. 3.2a e 3.2b). Os estágios sucessionais que diferiram entre si foram CJ e CM ($Z=3,0$ para diâmetro e $Z=6,9$ para altura; $p < 0,05$), CJ e FI ($Z=3,2$ para diâmetro e $Z=7,3$ para altura), CJ e FM ($Z=5,8$ para diâmetro e $Z=9,9$ para altura) e entre CM e FM ($Z=2,7$ para diâmetro e $Z=3,0$ para altura). A distribuição diamétrica seguiu o padrão de exponencial negativa (“J” invertido) em todas as áreas, ou seja, apresentou muito mais indivíduos nas classes de menor diâmetro (Fig. 3.5). As áreas com estágios de regeneração mais iniciais (CJ, CM e FI) não apresentaram indivíduos maiores que 58 cm de diâmetro (classe 7 a 10), exceto um indivíduo (*Pouteria aff. grandiflora*) na FI, com 76 cm (Fig. 3.5).

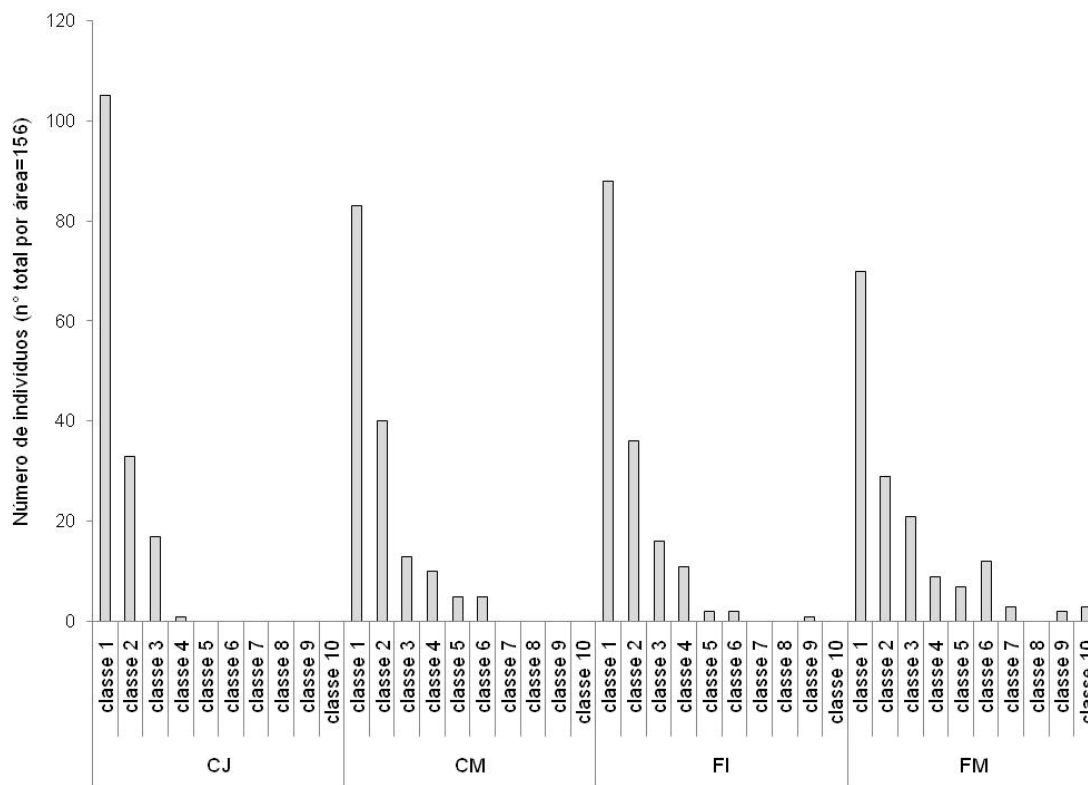


Figura 3.5 – Distribuição do diâmetro a altura do peito (DAP) nos diferentes estágios sucessionais (CJ - capoeira jovem; CM - capoeira madura; FI - floresta intermediária; FM - floresta madura), da Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. As classes foram calculadas segundo a fórmula proposta por Spiegel (1977). As classes se referem aos intervalos de: 10 a 18 cm (Classe 1); >18 a 26 cm (classe 2); >26 a 34 cm (classe 3); >34 a 42 cm (classe 4); >42 a 50 cm (classe 5); >50 a 58 cm (classe 6); >58 a 66 cm (classe 7); >66 a 74 cm (classe 8); >74 a 82 cm (classe 9), >82 cm (classe 10).

A média de altura foi menor no estágio mais inicial (CJ) e maior no estágio mais avançado (FM), enquanto as áreas intermediárias (CM e FI) foram bem similares entre si (Fig. 3.2b). A densidade de indivíduos arbóreos aumentou gradualmente com o grau de regeneração dos estágios sucessionais, ou seja, a CJ foi a menos densa com 470 ind./ha, depois a CM com 476 ind./ha, seguido da FI com 653 ind./ha e da FM com 828 ind./ha (Tab. 3.1).

3.4. DISCUSSÃO

Os dados de estrutura e da composição florística encontrados nos diferentes estágios sucessionais mostraram que existem diferenças entre os mesmos, corroborando com a classificação feita a priori (Flesher, 2006). Os estágios iniciais apresentaram parâmetros estruturais (altura, diâmetro, densidade) menores do que os

estágios sucessionais mais tardios, no entanto essas diferenças foram pequenas ou não significativas. Trabalhos que comparam áreas de diferentes idades ou estágios sucessionais na floresta tropical também observaram menores valores dos parâmetros estruturais em áreas com grau de regeneração mais inicial (Grau et al. 1997; Peña Claros et al. 2003; Liebsch et al. 2007; Piotto et al. 2009).

Todos os estágios sucessionais apresentaram a distribuição diamétrica com padrão de exponencial negativa (“J” invertido), ou seja, com a maioria indivíduos nas menores classes de diâmetro. Esta distribuição também foi encontrada em outras comunidades, tanto para florestas de estágios sucessionais mais inicial quanto nas mais tardias (Finegan & Delgado 2000; Silva & Nascimento 2001; Carim et al. 2007; Piotto et al. 2009). Esta distribuição é uma tendência natural apresentada em florestas tropicais equilibradas (Carim et al. 2007), indicando que não há ruptura na estrutura da comunidade, como as geradas por corte seletivo.

Os menores valores de diâmetro, assim como de altura média e densidade, foram registrados para o estágio mais inicial e os maiores valores para o estágio mais tardio. Essa tendência de aumento em altura e diâmetro conforme o amadurecimento dos estágios sucessionais parece ser o padrão comumente encontrado em áreas de florestas tropicais no Panamá (Denslow & Guzman 2009) e Costa Rica (Finegan & Delgado 2000), de floresta amazônicas na Bolívia (Peña Claros et al. 2003), e em áreas de floresta atlântica na Bahia (Piotto et al. 2009). Esse aumento é esperado em ambientes mais tardios, onde há maior abundância de espécies k-estrategistas que apresentam maior incorporação de biomassa, tem vida mais longa (Nicols et al. 1976; Parry 1981; Swaine & Whitmore 1988). Esse tipo de estrutura com a incorporação de indivíduos maiores ao longo da sucessão indica a convergência para um estágio sucessionais mais estável (Peña Claros et al. 2003).

Alguns trabalhos têm apontado que a riqueza e diversidade em espécies estão associadas diretamente com a densidade de indivíduos numa dada área (Martini et al. 2007; Denslow & Guzman 2009). Apesar de serem medidas diferentes, a riqueza, a diversidade, a equitabilidade e a dominância estão altamente correlacionadas entre si e podem estar associadas à densidade. Em uma área com baixa densidade e com alta dominância (maior frequência de poucas espécies) provavelmente será encontrada uma menor riqueza (número de espécies), diversidade (baseado no número de indivíduos por espécie) e equitabilidade (baseado na diversidade e riqueza). Esse padrão ficou evidente nas nossas áreas de estudo quando comparados os estágios

sucessionais mais extremos (CJ com FM). No estágio mais inicial (CJ) foi encontrada alta dominância de três espécies pioneiras, intolerantes à sombra (*Tapirira guianensis*; *Miconia dodecandra*; *Senna multijuga*), que juntas representaram mais de 80% de dominância relativa. Também foi encontrada a menor riqueza (41 espécies), a menor diversidade (1,35nats/ind.) e a menor equitabilidade (0,83). O oposto foi visto na floresta mais tardia, na qual as três espécies mais freqüentes (*Helicostylis tomentosa*; *Virola officinalis*; *Macrolobium latifolium*) representam apenas 37% da dominância relativa e foram observados os maiores valores para riqueza (91 espécies), diversidade (1,87 nats/ind.) e equitabilidade (0,95). Outros estudos que comparam áreas de diferentes idades ou graus de regeneração também apontam que, com o amadurecimento do estágio de regeneração da área, há um aumento da riqueza (Peña Claros et al. 2003; Carim et al 2007; Liebsch et al. 2007; Piotto et al. 2009), da diversidade (Peña Claros et al. 2003; Liebsch et al. 2007) e da equitabilidade (Liebsch et al. 2007). O aumento da riqueza e da diversidade em estágios mais tardios pode ser atribuído à mortalidade de espécies pioneiras que dominavam o ambiente, ou seja, com a diminuição da dominância há um aumento da riqueza (Peña Claros et al. 2003; Piotto et al. 2009). Esse fato pode ser atribuído ao relaxamento da competição e à facilitação, onde as pioneiras melhoram as condições ambientais e expandirem o nicho efetivo para espécies k-estrategistas (Brooker et al. 2007).

A família Fabaceae apresentou a maior riqueza, foi uma das três famílias mais ricas em todos os estágios sucessionais. No entanto, nenhuma das espécies da família apresentou indivíduos em todos os estágios sucessionais, indicando uma grande taxa de substituição (“turnover”). Na FM as famílias mais ricas foram Myrtaceae, Fabaceae e Sapotaceae, na FI as famílias foram similar a FM, mas a Myrtaceae foi substituída pela Rubiaceae e nas capoeiras (CJ e CM) as famílias Sapotaceae e Rubiaceae foram substituídas por Melastomataceae e Lauraceae, famílias comuns em áreas perturbadas. A alta taxa de substituição das espécies entre áreas de floresta tropical de diferentes estágios de regeneração também foi encontrada em outra área de floresta atlântica do sul da Bahia (Piotto et al. 2009) e na Amazônia Boliviana (Peña Claros et al. 2003). Estudo realizado no Sul da Bahia que comparou a composição florística em uma cronosequência evidenciou a alta taxa de substituição de espécies principalmente entre as áreas mais iniciais, nas quais espécies pioneiras dominantes (como as pertencentes à família Melastomataceae) apresentaram rápido declínio (Piotto et al. 2009), o que foi bastante semelhante ao estudo aqui apresentado.

As espécies intolerantes à sombra, as pioneiras, foram muito comuns em áreas em estágio inicial de regeneração, representando até 85% dos indivíduos. Estas foram sendo substituídas por indivíduos de espécies tolerantes à sombra, conforme o grau de regeneração dos estágios sucessionais aumentava. A predominância de espécies pioneiras em áreas mais recentes também foi observada em outras áreas de florestas tropical (Finegan & Delgado 2000; Peña Claros et al. 2003; Piotto et al. 2009). Essa diferença na abundância entre áreas de diferentes estágios sucessionais está de acordo com o esperado para espécies intolerantes e tolerantes à sombra (Finegan 1984; Swaine & Whitmore 1988; Whitmore 1989).

A alta taxa de substituição de espécies no processo sucessional também é reforçada pelos baixos índices de similaridade encontrados entre as áreas. Os maiores valores de similaridade foram encontrados para os estágios sucessionais mais próximos entre si, indicando que as áreas capoeiras (CJ e CM) e as florestas (FI e FM) são mais semelhantes entre si em termos florísticos. Estudos comparando a similaridade de áreas em diferentes idades também encontraram menores índices de similaridade nos estágios sucessionais mais extremos (Peña Claros et al. 2003; Liebsch et al. 2007; Piotto et al. 2009). Os baixos índices de similaridade podem ter sido influenciados pelo grande número de espécies raras (considerada rara, nesse estudo, quando a espécie teve apenas um indivíduo amostrado), que foram maiores na floresta mais avançada (51) e diminuíram gradativamente até a capoeira mais inicial (oito). Grande quantidade de espécies exclusivas também tem sido encontrada em outras áreas de floresta tropical (Finegan 1996; Peña Claros et al. 2003; Liebsch et al. 2007; Carim et al. 2007). Este fato reforça a complexidade das áreas tropicais de alta diversidade, principalmente as da região sul da Bahia onde é encontrado o recorde de diversidade do Brasil e do Mundo (Thomas et al. 1998; Martini et al. 2007)

O poder de regeneração da floresta tropical é alto, principalmente quando as áreas em regeneração estão localizadas próximas a florestas maduras que podem ser fonte de propágulos de diversas espécies que são raras ou ausentes nesse período inicial de sucessão (Guariguata & Ostertag 2001; Piotto et al 2009). A área estudada teve aumento em todos os parâmetros estruturais com o aumento do grau de regeneração, mostrando tendência à recuperação de sua estrutura. A composição florística também teve indícios de recuperação, apresentando espécies k-estrategistas e comuns de estágio mais tardio, nas áreas de capoeira mais jovem. Estudos realizados na área indicaram que a fauna apresentou indícios de recuperação, após 11

anos da decretação da reserva, pois a abundância relativa da assembléia de mamíferos aumentou em 74% (Laufer 2009). Um conjunto de fatores encontrados na área de estudo reforça o potencial de recuperação das capoeiras e sua importância para a dinâmica florestal. Primeiro, as áreas de capoeira na Reserva não estão isoladas da floresta tardia, o que facilita a colonização das áreas iniciais por propágulos provenientes das áreas adjacentes. Segundo, o aumento dos parâmetros estruturais com a regeneração indica que as áreas deixadas para conservação estão se recuperando espontaneamente ao longo do tempo. O fato de serem encontrados indivíduos jovens de espécies típicas da floresta mais madura, no interior das áreas em regeneração indica o potencial dessas áreas continuarem o processo de sucessão, se incorporando às áreas mais estáveis de final de sucessão. Terceiro, o aumento populacional da fauna, indica a possibilidade de restabelecimento de interações ecológicas, como processos de polinização e dispersão, quando as áreas alteradas são suprimidas de grandes perturbações.

AGRADECIMENTOS

A Michelin pelo apoio financeiro e logístico. A equipe da Michelin, principalmente Kevin Flesher, Juliana Laufer e André Santos que contribuíram e possibilitaram a execução do trabalho. À Fapesb bolsa de mestrado recebida.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Rivera, L. & Marcano-Vega, H. (2000) Forest Regeneration in a 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(4): 399-436.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2007) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 18-34.
- 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 MFFD. (2007) Riqueza de espécies, estrutura e composição florística de uma floresta secundária de 40 anos no leste da Amazônia. *Acta Botanica Brasilica*.21(2):293-308.
- Cottam, G. & Curtis, J.T. (1956) The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37(4): 451-460.
- Denslow, J.S. & Guzman G., S. (2009) Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 11, 201-212.

- Faria, D., Mariano, E., Martini, A.M.Z., Ortiz, J.V., Montingelli, R., Rosso, S., Paciencia, M.L.B. & Baumgarten, J. (2009) Forest structure in a mosaic of rainforest sites: The effect of fragmentation and recovery after clear cut. *Forest Ecology and Management*, 257, 2226-2234.
- Finegan B. (1996) Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution*. 11(3):119-124.
- Finegan, B. & Delgado, D. (2000) Structural and Floristic Heterogeneity in a 30-Year-Old Costa Rican Rain Forest Restored on Pasture Through Natural Secondary Succession. *Restoration Ecology*, 8, 380-393.
- Finegan, B. (1984) Forest succession. *Nature*, 312, 109-114.
- Flesher, K.M. (2006) The Biogeography of the Medium and Large Mammals in a Human-dominated Landscape in the Atlantic Forest of Bahia, Brazil: Evidence for the Role of Agroforestry Systems as Wildlife Habitat. University of Reutgers, New Jersey (PhD. Tesis), 624p.
- Flesher, K.M. (2008). Orientação para pesquisadores da Reserva Ecológica Michelin, Centro de estudos da Biodiversidade – CEB. Reserva Ecológica da Michelin – Bahia, Brasil.
- Foster, B.L. & Tilman, D. (2000) Dynamic and static views of succession : Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 1-10.
- Grau, H.R., Arturi, M., Brown, A. & Aceñolaza, P. (1997) Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. *Forest Ecology and Management*, 95, 161-171.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185-206.
- Laufer, J. (2009) Variação na estrutura da assembléia de mamíferos de médio e grande porte entre dois períodos de amostragem na reserva Ecológica Michelin, Igrapiúna, Bahia, Brasil. Dissertação de mestrado Universidade Estadual Santa Cruz, Ilheus, Bahia, 76p.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A.C., Fearnside, P.M., Ribeiro, J.E.L. & Capretz, R.L. (2006) Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology*, 87, 469-82.
- Liebsch D, Goldenberg R, Marques MCM. (2007) Florística e estrutura de comunidades vegetais em uma cronoseqüência de Floresta Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 21(4):983-992.
- Martini, A.M.Z., Fiaschi, P., Amorim, A.M., da Paixao, J.L. (2007) A hot-point within a hot-spot: a high diversity site in Brazil's Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation* 16, 3111–3128
- Martins, F.R. (1993) Estrutura de uma floresta mesófila. Campinas, Editora da Unicamp.
- Mori, S.A., Boom, B.M., Carvalho, A.M. de & Santos, T.S. dos. (1983) Southern Bahian moist forests. *The Botanical Review*, 49, 155–232.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A. da & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-8.
- Nichols, J., Conley, W., Batt, B. & Tipton, A. (1976) Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r-and K-selection. *American Naturalist*, 110, 995–1005.
- Parry, G.D. (1981) The meanings of r-and K-selection. *Oecologia*, 48, 260–264.
- Peña Claros, M. (2003) Changes in Forest Structure and Species Composition during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*. 35(4):450-461.
- Pessoa, M.D.S. (2008) Comparação da comunidade arbórea e fenologia reprodutiva de duas fisionomias em floresta atlântica no sul da Bahia, Brasil. Dissertação de mestrado Universidade Estadual Santa Cruz, Ilheus, Bahia, 81p.

Piotto D, Montagnini F, Thomas WW, Ashton M, Oliver C. Forest recovery after swidden cultivation across a 40-year chronosequence in the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. *Plant Ecology*. 2009;205(2):261-272.

Silva, G.C. & Nascimento, M.T. (2001) Fitossociologia de um remanescente de mata sobre tabuleiros no norte do estado do Rio de Janeiro (Mata do Carvão). *Rev Bras Bot*, 3, 51-62.

Spiegel, M.R. (1977) *Estatística*. São Paulo: McGrawHill do Brasil. 580p

Swaine, M.D. & Whitmore, T.C., (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75(1), p.81–86.

SOS Mata Atlântica (2002) *Atlas de Remanescentes da Mata Atlântica* SOS Mata Atlantica/INPE, São Paulo

Thomas, W.M.W., Carvalho, A.M.V., Amorim, A.M.A., Garrison, J., Arbeláez, A.L. (1998) Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 7, 311–322.

Whitmore, T.C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70(3), p.536–538.

Wright, S.J. & Van Schaik, C.P. (1994) Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*. 143(1):192–199.

Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., (2006) The future of tropical forest species. *Biotropica* 38, 287–301.

ANEXO

Anexo 1 – Lista das espécies arbóreas inventariadas, número de indivíduos em cada estágio sucessional e sua classificação em grupo ecológico segundo a tolerância a sombra (*sensu* Swaine & Whitmore 1988; Whitmore 1989) na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia.

Famílias e espécies	CJ	CM	FI	FM	Total	Grupo ecológico
Achariaceae						
<i>Carpotroche brasiliensis</i> (Raddi) A. Gray	0	5	1	0	6	tol
Anacardiaceae						
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	31	5	0	0	36	int
Annonaceae						
<i>Anaxagorea dolichocarpa</i> Spr. & Sardiw.	0	0	1	0	1	tol
<i>Guatteria blanchetiana</i> R.E. Fries CF.	0	0	0	2	2	tol
<i>Guatteria oligocarpa</i> Mart.	0	1	0	0	1	int
<i>Pseudoxandra bahiensis</i> Maas	0	0	0	1	1	int
<i>Rollinia dollabripetala</i> (Raddi) R.E.Fr.	5	0	0	0	5	int
<i>Xylopia ochrantha</i> Mart.	0	1	0	0	1	int
<i>Xylopia</i> sp1	0	2	1	0	3	int
<i>Xylopia</i> sp2	0	1	1	0	2	int
Apocynaceae						
<i>Anartia olivacea</i> (Muell. Avg.) Mgf	0	1	4	2	7	tol
<i>Himatanthus bracteatus</i> (A. DC.) Woodson	2	1	3	0	6	int
<i>Lacmellea bahiensis</i> J. F. Morales	1	1	1	1	4	int
Araliaceae						
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerem. & Frodin	10	2	0	0	12	int
Asteraceae						
<i>Vernonia difusa</i> Less.	0	1	0	2	3	int
Bignoniaceae						
Bignoniaceae sp1	0	0	1	0	1	desc
Bignoniaceae sp2	0	0	0	1	1	desc
<i>Tabebuia</i> cf. <i>cassinoides</i> DC.	0	0	0	1	1	tol
Boraginaceae						
Boraginaceae sp1	0	2	0	0	2	int
Boraginaceae sp2	0	0	1	0	1	int
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	0	2	3	0	5	int
<i>Cordia</i> sp1	0	1	0	0	1	int
Burseraceae						
Burseraceae sp1	0	0	0	3	3	tol
<i>Protium aracochini</i> (Aubl.) March.	0	0	0	1	1	tol
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) March.	0	0	0	1	1	tol
<i>Protium icicariba</i> var. <i>talmonii</i> Daly	0	0	0	1	1	tol
<i>Protium warmingianum</i> March. Vell	0	0	1	1	2	tol
<i>Tetragastris catuaba</i> Cunha	0	0	1	1	2	tol
Caricaceae						
<i>Jacaratia heptaphylla</i> (Vell.) DC	0	0	1	0	1	int
Celastraceae						
<i>Maytenus</i> sp1	0	1	0	0	1	int
Chrysobalanaceae						
Chrysobalanaceae sp1	0	0	1	0	1	tol
<i>Couepia belemii</i> Puanca	0	0	0	1	1	tol
<i>Licania belemii</i> Puanca	0	0	0	1	1	tol
<i>Licania hypoleuca</i> Benth.	0	0	0	1	1	tol
<i>Licania salzmanii</i> (Hook. F.) Fritsch.	0	0	0	1	1	tol

Famílias e espécies	CJ	CM	FI	FM	Total	Grupo ecológico
Clethraceae						
<i>Clethra</i> sp1	0	3	0	0	3	int
Clusiaceae						
<i>Garcinia macrophylla</i> Mart.	1	0	7	1	9	int
<i>Symphonia globulifera</i> L. F.	0	2	1	1	4	int
<i>Tovomita choisyana</i> PI & Tr.	0	1	12	1	14	tol
<i>Tovomita mangle</i> G. Mariz	0	0	1	1	2	tol
Cunoniaceae						
<i>Lamanonia</i> sp1	0	0	0	3	3	int
Dichapetalaceae						
<i>Stephanopodium blanchetianum</i> Baill.	0	1	0	0	1	tol
Elaeocarpaceae						
<i>Sloanea garckeana</i> K. Schum. S. L.	0	0	1	1	2	tol
<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	0	0	0	3	3	tol
<i>Sloanea usurpatrix</i> Sprangue & Riley	0	0	2	0	2	tol
Erythroxilaceae						
<i>Erythroxylum cuspidifolium</i> Mart.	0	0	0	1	1	tol
Euphorbiaceae						
<i>Actinostemon</i> sp1	0	0	1	0	1	tol
<i>Aparisthmium cordatum</i> (Juss.) Baill.	3	2	0	0	5	int
<i>Bernardia</i> sp1	0	0	0	1	1	tol
<i>Croton</i> sp1	1	0	0	0	1	int
Euphorbiaceae sp1	0	0	0	1	1	desc
<i>Mabea piriri</i> Aublet	0	1	2	2	5	int
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	0	5	0	0	5	int
Fabaceae						
<i>Albizia pedicellaris</i> (DC) L. Rico	0	1	0	0	1	int
<i>Andira anthermia</i> (Vell.) Macbr.	0	1	0	0	1	tol
<i>Balizia pedicellaris</i> (DC.) Barneby & Crimes	0	1	0	0	1	int
<i>Chamaecrista ensiformis</i> (Vell.) I & B	0	0	3	0	3	tol
Fabaceae sp1	0	0	0	1	1	desc
<i>Inga edulis</i> Mart.	10	3	1	0	14	int
<i>Inga laurina</i> (SW.) Wild.	0	0	2	1	3	int
<i>Inga subnuda</i> Salzi ex Benth	2	5	0	0	7	int
<i>Inga thibaudiana</i> DC.	4	2	0	0	6	int
<i>Macrolobium latifolium</i> Vog.	0	0	1	4	5	tol
<i>Parkia pendula</i> (Wild.) Benth.	1	2	0	1	4	tol
<i>Peltogyne angustiflora</i> Ducke	0	0	0	1	1	int
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	0	0	0	2	2	int
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby	14	1	0	0	15	int
<i>Swartzia cf. riedelii</i> R.S.Cowan	0	2	0	0	2	tol
<i>Swartzia flaemingii</i> Raddi	0	0	1	2	3	tol
<i>Swartzia langsdorffii</i> Radd	1	0	0	0	1	tol
<i>Swartzia simplex</i> Sw.	0	0	0	2	2	tol
<i>Swartzia</i> sp1	0	0	2	0	2	tol
<i>Tachigali densiflora</i> (Benth.) L. G. Silva & H. C. Lima	0	0	1	0	1	int
<i>Tachigali</i> sp.	0	2	0	0	2	int
<i>Vataireopsis araroba</i> (Aguiar) Ducke	0	0	0	1	1	tol
Hypericaceae						
<i>Vismia macrophylla</i> Kunth	1	0	0	0	1	int

Famílias e espécies	CJ	CM	FI	FM	Total	Grupo ecológico
Icacinaceae						
<i>Emmotum nitens</i> (Benth) Miers	1	0	0	2	3	tol
Lacistemataceae						
<i>Lacistema robustum</i> Schum.	2	2	0	1	5	int
Lauraceae						
<i>Beilschmiedia linharensis</i> Sach.Nishida & van der Werff	0	0	0	1	1	tol
<i>Cryptocarya riedeliana</i> P.L.R. Moraes	0	1	0	0	1	tol
<i>Licaria bahiana</i> Kurz	2	0	0	0	2	tol
<i>Nectandra cuspidata</i> Nees	1	0	1	5	7	tol
<i>Nectandra membranaceae</i> (SW.) Griseb.	0	3	0	0	3	tol
<i>Ocotea aff. costulata</i> (Hess) Mez Wild.	0	0	1	0	1	tol
<i>Ocotea cf. prolifera</i> (Ness) Mez.	0	0	0	1	1	tol
<i>Ocotea cf. corymbrosa</i> (Meissn.) Mez	0	3	0	0	3	tol
<i>Ocotea divoricata</i> (Peirot.) Mez	4	1	0	0	5	tol
<i>Ocotea percurrrens</i> Vicentini	2	0	0	0	2	tol
Lecythydaceae						
<i>Eschweilera cf. alvimii</i> S.A.Mori	0	0	0	1	1	tol
<i>Eschweilera ovata</i> (Camb.) Miers	1	2	7	3	13	int
Lecythydaceae sp1	0	0	1	0	1	tol
<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	0	0	0	1	1	tol
Malpighiaceae						
<i>Byrsonima crispa</i> Abr. Juss.	1	4	0	2	7	int
<i>Byrsonima sericea</i> DC.	3	3	0	0	6	int
Malvaceae						
<i>Apeiba albiflora</i> Ducke	0	2	0	0	2	int
<i>Eriotheca globosa</i> (Aubl.) A. Robyns	0	0	0	1	1	tol
<i>Eriotheca macrophylla</i> (K.Sch.) A. Robyns	0	0	1	0	1	tol
<i>Hydrogaster trinerve</i> Kuhlmann	0	0	0	2	2	tol
<i>Sterculia excelsa</i> Mart.	0	1	1	0	2	tol
Melastomataceae						
<i>Henriettea succosa</i> (Aubl.) DC.	0	1	0	0	1	int
<i>Miconia calvescens</i> DC.	0	0	1	0	1	int
<i>Miconia dodecandra</i> (Desr.) Cogn.	14	2	0	0	16	int
<i>Miconia hypoleuca</i> (Benth.) Triana	7	1	0	0	8	int
<i>Miconia mirabilis</i> (Aulb.) L. Wms.	8	0	0	1	9	int
<i>Tibouchina francavillana</i> Cogn.	3	2	0	0	5	int
Meliaceae						
<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	1	1	0	2	4	tol
<i>Trichilia</i> sp1	0	0	1	0	1	tol
Moraceae						
<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	0	0	1	1	2	int
<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pavon	0	0	1	0	1	tol
<i>Ficus clusiifolia</i> Schott.	0	1	0	0	1	int
<i>Ficus</i> sp1	0	1	0	0	1	int
<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poepp. Et Endl.) Rusby	1	13	14	11	39	int
<i>Sorocea racemosa</i> Gaudich.	0	0	0	1	1	int

Famílias e espécies	CJ	CM	FI	FM	Total	Grupo ecológico
Myristicaceae						
<i>Virola gardneri</i> Warb.	0	1	0	0	1	int
<i>Virola officinalis</i> Warb.	0	0	6	7	13	int
Myrtaceae						
<i>Calyptranthes concinna</i> DC.	0	0	0	1	1	tol
<i>Eugenia</i> cf. <i>copacabanensis</i> Kiaersk	0	0	0	1	1	tol
<i>Eugenia</i> cf. <i>pauciflora</i> DC.	0	1	0	0	1	tol
<i>Eugenia flamingensis</i> O. Berg.	0	0	0	2	2	tol
<i>Eugenia fluminensis</i> Berg.	0	0	2	2	4	tol
<i>Eugenia jurujubensis</i> Kiaerisk	0	0	0	1	1	tol
<i>Eugenia platyphylla</i> O. Berg.	0	0	0	1	1	tol
<i>Eugenia</i> sp2	0	0	1	2	3	tol
<i>Marlierea</i> sp1	0	0	1	0	1	tol
<i>Myrcia pubipetala</i> Miq	0	0	2	0	2	tol
<i>Myrcia amazonica</i> DC.	0	0	0	1	1	tol
<i>Myrcia splendens</i> (SW) DC	0	0	0	1	1	tol
<i>Myrciaria floribunda</i> (West ex Willd) C.C. Berg	0	0	1	0	1	tol
<i>Myrciaria guaquiea</i> (Kiaersk) Mattos & D. Legrand	0	0	0	1	1	tol
Myrtaceae sp1	0	0	0	2	2	tol
Myrtaceae sp2	0	0	0	1	1	tol
<i>Plinia muricata</i> Sobral	0	1	0	0	1	tol
Nyctaginaceae						
<i>Guapira nitida</i> ex. Desc. (Mart.) Lund.	0	0	0	1	1	tol
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	0	2	0	2	4	tol
Nyctaginaceae sp1	0	0	0	1	1	tol
<i>Pisonia</i> cf. <i>tomentosa</i> Casar	0	1	4	1	6	tol
Ochnaceae						
<i>Elvasia tricapellata</i> Sastre	0	1	0	0	1	tol
Olacaceae						
<i>Aptandra tubicina</i> (Poepp.) Miers	0	0	1	0	1	tol
<i>Heisteria brasiliensis</i> Engl.	0	1	0	2	3	tol
Olacaceae sp1	0	0	1	0	1	desc
<i>Tetrastylidium grandifolium</i> (Baill) Sleumer	0	2	0	0	2	int
Peraceae						
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	0	0	1	0	1	int
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers	4	1	11	5	21	tol
Phyllanthaceae						
<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão	0	2	0	1	3	int
<i>Hieronyma oblonga</i> (Tul.) Muell. Arg.	0	0	2	2	4	tol
<i>Margaritaria nobilis</i> L. F.	0	1	0	0	1	int
Rubiaceae						
<i>Alibertia elliptica</i> (Cham.) Schum. Wf.	0	0	1	0	1	tol
<i>Alseis floribunda</i> Schott	0	0	1	0	1	int
<i>Amaioua intermedia</i> var. <i>brasiliana</i> (A. Rich.) Steyerf.	1	0	3	1	5	tol
<i>Coussarea ilheotica</i> Müll. Arg. CF	0	1	0	0	1	tol
<i>Guettarda angelica</i> Mart. Cx. Müll. Arg.	2	0	2	0	4	int
<i>Guettarda platyphylla</i> M. Arg.	1	0	0	0	1	int
<i>Psychotria carthagenesis</i> Jacq.	0	1	0	0	1	tol
Rubiaceae sp1	0	0	1	0	1	desc
Rubiaceae sp2	0	1	0	0	1	desc
<i>Simira</i> sp1	0	0	1	0	1	tol

Famílias e espécies	CJ	CM	FI	FM	Total	Grupo ecológico
Rutaceae						
<i>Zanthoxylum retusum</i> (Albuq.) P.G.Waterman	0	1	0	0	1	tol
Salicaceae						
<i>Banara serra</i> (Vellozo) Warburg.	1	1	0	0	2	tol
<i>Casearia Totalmersoniana</i> Cambess.	0	1	1	0	2	int
<i>Casearia ulmifolia</i> Vahl. ex Vent. CF	2	0	1	0	3	int
Sapindaceae						
<i>Cupania cf. oblongifolia</i> Mart.	0	5	0	2	7	tol
<i>Cupania impressinervia</i> Acev. Rodr	0	1	0	0	1	tol
Sapindaceae sp1	0	0	0	1	1	desc
<i>Talisia coriacea</i> Radlk	0	0	1	0	1	int
Sapotaceae						
<i>Chrisophyllum flexuosum</i> Martius	0	1	0	0	1	tol
<i>Chrysophyllum splendens</i> Sprengel	1	0	0	0	1	tol
<i>Diploon cuspidatum</i> (Hoehne) Cronq.	0	0	2	1	3	tol
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	0	0	2	1	3	tol
<i>Manilkara aff. multifida</i> T.D.Penn.	0	0	0	1	1	tol
<i>Manilkara triflora</i> (Allemão) Monach.	0	0	0	1	1	tol
<i>Micropholis crassipedicellata</i> (Mart. & Eichler)	0	0	0	1	1	tol
<i>Micropholis garrdineriana</i> (A.D.C.) Pierre	0	0	1	0	1	tol
<i>Micropholis guyanensis</i> (A.D.C.) Pierre	0	0	0	1	1	tol
<i>Pouteria aff. grandiflora</i> (A.D.C.) Baehni	0	0	1	0	1	tol
<i>Pouteria bangii</i> (Rushy) Penn.	0	0	0	5	5	tol
<i>Pouteria caimito</i> (R&P.) Radlk	0	0	1	1	2	tol
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	0	0	1	0	1	tol
<i>Pouteria reticulata</i> (Engler) Eyma	0	0	1	2	3	tol
<i>Pradosia bahiensis</i> Teixeira	0	0	0	1	1	tol
<i>Pradosia lactescens</i> (Vell.) Radlk.	0	0	1	0	1	tol
Sapotaceae sp1	0	0	1	0	1	desc
Simaroubaceae						
<i>Simaba guianensis</i> Aubl.	0	0	0	1	1	tol
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	3	2	1	0	6	tol
Siparunaceae						
<i>Siparuna guianensis</i> Aublet.	0	0	2	1	3	tol
Urticaceae						
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	1	2	0	0	3	int
<i>Pourouma moffis</i> Aubl.	1	2	6	3	12	int
<i>Pourouma velutina</i> Mart. ex Miq.	1	8	1	0	10	int
Violaceae						
<i>Rinorea guianensis</i> Aublet.	0	1	1	1	3	tol
Vochysiaceae						
<i>Qualea magna</i> Kulman	0	0	0	3	3	tol
<i>Vochysia acuminata</i> Bong.	0	7	0	0	7	int
<i>Vochysia gardineri</i> Warm.	0	1	0	0	1	int
<i>Vochysia ruedeliana</i> Staf.	0	0	0	1	1	tol

Legenda: Capoeira jovem (CJ), capoeira madura (CM), floresta intermediária (FI), floresta madura (FM), total de indivíduos amostrados (Total), tolerantes a sombra (tol), intolerantes a sombra (int), grupo sem classificação quando a sensibilidade a sombra (desc).

4. CAPÍTULO 2

Fenologia do componente arbóreo em diferentes estágios sucessionais de floresta atlântica no sul da Bahia

Larissa Rocha^{1,2}

¹ Universidade Estadual Santa Cruz UESC), Rodovia Ilhéus/Itabuna, km 16, 45.650-000, Ilhéus, Bahia, Brasil

² Email para correspondência: rocha_larissa@yahoo.com.br;

Fenologia do componente arbóreo em diferentes estágios sucessionais de floresta atlântica no sul da Bahia

Larissa Rocha^{1,2} & Daniela Talora^{1,2}

¹ Universidade Estadual Santa Cruz UESC), Rodovia Ilhéus/Itabuna, km 16, 45.650-000, Ilhéus, Bahia, Brasil

² Email para correspondência: rocha_larissa@yahoo.com.br; dani.talora@gmail.com

RESUMO

Padrões fenológicos apresentam grandes variações em florestas tropicais, o que pode ser causado, entre outras coisas, pelo grau de conservação e estágio sucessionais das áreas estudadas. Este trabalho teve como objetivo avaliar o comportamento fenológico vegetativo e reprodutivo de uma comunidade arbórea de floresta atlântica em diferentes estágios sucessionais, bem como entender a distribuição espaço-temporal dos principais recursos alimentares (folha, flor e fruto). Para tanto, 520 indivíduos arbóreos tiveram seu comportamento fenológico acompanhado mensalmente, durante dois anos, em quatro áreas em diferentes graus de sucessão (capoeira jovem – CJ; capoeira madura – CM; floresta intermediária – FI; floresta madura – FM), na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. Os resultados mostraram que os quatro estágios sucessionais estudados apresentaram todas as fenofases com picos significativamente sazonais e correlacionados com a temperatura, insolação e o comprimento do dia, mas não com a precipitação. A intensidade de produção dos recursos diminuiu gradualmente com o aumento do grau de regeneração dos estágios sucessionais. A intensidade das fenofases reprodutivas foi maior para os indivíduos intolerantes à

sombra, o que é característico do comportamento de maior esforço reprodutivo das espécies r-estrategistas, mais comuns em áreas iniciais de sucessão. Os dados encontrados deixam evidente a necessidade de se proteger as áreas de capoeira assim como as áreas de florestas tardias, que devido à formação em mosaico, oferecem recursos complementares que garantem a sobrevivência e manutenção da flora e fauna.

Palavras - Chave: Espécies intolerantes à sombra; disponibilidade de recurso; floração; frutificação; mudança foliar.

4.1. INTRODUÇÃO

Os padrões fenológicos das comunidades podem ser influenciados por fatores bióticos e abióticos. Os principais fatores bióticos relacionados às alterações da fenologia de espécies vegetais são as interações com polinizadores, dispersores e predadores (Wolda 1988; Rathcke & Lacey 1985; Borchert et al. 2005; Willian-Linera & Meave 2002). Por outro lado, os fatores abióticos mais importantes na determinação dos padrões fenológicos são os componentes do clima, em especial a temperatura, a precipitação, o comprimento do dia, bem como a quantidade de radiação solar (Sakai 2001; Willians-Linera & Meave 2002; Ramos & Santos 2005).

Em florestas tropicais de clima pouco sazonal, sem uma estação restritiva, a influência do clima no padrão fenológico é menor do que em regiões de clima sazonal, com estações bem definidas, como as florestas temperadas (Croat 1969; Hilty 1980; Borchert 1996; Morellato et al. 2000; Sakai 2001). Mesmo sob clima pouco sazonal, muitos estudos têm encontrado fenofases correlacionadas significativamente com o clima, principalmente com o comprimento do dia (Mori et al. 1982; Morellato et al. 2000; Talora & Morellato 2000), temperatura (Mori et al. 1982; Morellato et al. 2000; Talora & Morellato 2000; Staggemeier et al. 2010) e precipitação (Opler et al. 1976; Alencar et al. 1979). Nestas florestas tropicais também tem sido registradas fenofases com distribuição agregada, ou seja, com concentração significativa em torno de uma data média (Morellato et al. 2000; Talora & Morellato 2000; Genini et al. 2009; Staggemeier et al. 2010).

A grande variação nos padrões fenológicos encontrada em regiões tropicais também pode ser atribuída a variações na composição florística (Frankie *et al.* 1974; Alencar *et al.* 1979; Heideman 1989; Stevenson et al. 2008), na estrutura dos habitats,

como as áreas em diferentes graus de regeneração (Roos & Quinn 1977; Newstrom et al. 1994; Levey 1990; Kang & Bawa 2003; Pessoa et al. 2011), bem como aos efeitos causados pela fragmentação do habitat (Fuchs et al. 2003; Laurance et al. 2003).

Áreas em diferentes estágios de regeneração apresentam diferenças principalmente quanto à intensidade luminosa, quantidade de nutrientes e grau de compactação do solo (Finegan 1984; Denslow & Guzman 2009). Plantas que estão sob maior radiação luminosa e/ou com mais nutrientes disponíveis tendem a se reproduzir de maneira mais constante e intensa (Levey 1990; Kang & Bawa 2003; Laurance 2003; Pessoa et al. 2011). Essas diferenças no ambiente influenciam a composição florística e o padrão reprodutivo das espécies.

A composição florística geralmente varia entre os diferentes estágios sucessionais. Nas áreas em estágio de sucessão mais inicial é mais comum encontrar espécies intolerantes à sombra, também conhecidas como pioneiras ou r-estrategistas (Swaine & Whitmore 1988; Whitmore 1989). As espécies r-estrategistas e k-estrategistas apresentam comportamentos opostos quanto sua história de vida, crescimento, reprodução e senescência, e quanto à sensibilidade a irradiação. As k-estrategistas, por exemplo, alocam menor proporção dos recursos disponíveis para a reprodução, pelo menos nos primeiros anos de vida, o que resulta em menor esforço reprodutivo, menor quantidade de propágulos (Nicols et al. 1976; Parry 1981). No entanto, estas espécies precisam de mais tempo para atingir a idade reprodutiva, e ocorrem com maior frequência em ambientes mais estáveis e de longa duração. Espécies com estratégia k, também são conhecidas como tolerantes à sombra em florestas tropicais (Finegan 1984; Swaine & Whitmore 1988; Whitmore 1989).

Por outro lado, as espécies r-estrategistas, são mais abundantes e muitas vezes dominantes em ambientes de sucessão inicial. Estas apresentam rápida incorporação de biomassa, resultando em um rápido crescimento. Alocam maior quantidade de recursos para a reprodução, resultando em eventos reprodutivos mais intensos e frequentes (Nicols et al. 1976; Parry 1981; Swaine & Whitmore 1988; Laurence et al. 2003).

Parte significativa dos remanescentes de florestas tropicais é representada por áreas secundárias (Wright & Muller-Landau 2006), o que não é diferente na área de estudo. No sul da Bahia, em geral, os remanescentes de floresta tropical atlântica são formados por um mosaico de áreas em diferentes estágios de regeneração (Faria et al. 2009), e caracterizados pelo alto nível de riqueza em espécies e endemismo (Thomas

et al. 1998; Martini et al. 2007). Assim, a área estudada, como a maioria dos remanescentes de floresta tropical da região, encontra-se formada por um mosaico composto por diferentes estágios de regeneração devido ao histórico de exploração. Sabendo que áreas em diferentes estágios de regeneração podem apresentar diferentes padrões reprodutivos e vegetativos, a caracterização dos diferentes estágios sucessionais, em aspectos florísticos e ecológicos, pode ajudar a elucidar as causas das possíveis diferenças encontradas.

Diante deste contexto, o objetivo deste trabalho foi estudar o padrão fenológico de áreas em diferentes graus de regeneração, visando entender a diferença da distribuição espaço-temporal dos principais recursos (folha, flor e fruto) em cada estágio sucessional. Especificamente procurou-se responder as seguintes questões: Como o padrão fenológico varia entre os estágios sucessionais? Há algum fator climático que tem correlação mais intensa com os padrões fenológicos em um determinado estágio sucessional? Nossa hipótese inicial de trabalho é que as áreas em estágio inicial de colonização apresentem recursos mais abundantes do que as áreas mais tardias, devido às condições de maior luminosidade e menor competição encontrada naqueles ambientes, o que deve gerar padrões fenológicos e correlações climáticas diferentes entre os estágios sucessionais.

4.2. MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO - O estudo foi conduzido em uma área de Floresta Atlântica na Reserva Ecológica da Michelin (REM), localizada no município de Igrapiúna, BA, Brasil (13°50'S, 39°10'W), a 18 km do mar (Fig. 4.1). A reserva apresenta mais de 3.000 ha e no seu entorno encontram-se diversos sistemas agroflorestais e mais de 4.000 fragmentos de floresta. As áreas da reserva sofreram perturbações antrópicas ao longo dos anos. As áreas florestais de maior valor para agricultura, normalmente localizada em altitudes mais baixas (92m) e próximas aos rios, foram desmatadas freqüentemente para plantações e pastagens. Já as áreas florestais de difícil acesso para a agricultura, normalmente de maior altitude (380m) e de solo rochoso, sofreram com perturbações menores como as pressões de caça, corte seletivo de madeira e exploração do palmito jussara, *Euterpe edulis* (Flesher 2006 e 2008). Devido ao histórico de exploração, a reserva é formada por um mosaico de áreas em diferentes estágios de sucessão.

CLIMA - A região apresenta clima tropical úmido, com temperatura média de 24,8°C, precipitação média anual superior a 1.800 mm e mensal sempre maior que 100 mm, sem déficit hídrico (Fig. 4.2a). A temperatura apresenta pequena variação, sendo a média mensal do período mais frio de 23,4°C, nos meses de junho a outubro e de 25,8°C no período mais quente, de novembro a maio. A precipitação média mensal varia de 121 mm no período mais seco, entre setembro e dezembro, a 169 mm para os mais chuvosos, de janeiro a agosto. O comprimento do dia tem os menores valores em junho, 11h e 11min, e maiores valores em dezembro, 12h e 47 min. Os meses com menor comprimento do dia, de maio a agosto, estão compreendidos na estação mais fria e mais úmida da região. Pelas características climáticas de temperatura e precipitação, o clima é considerado de baixa sazonalidade (Wright & Van Shaik 1994).

Durante o período de observação (junho 2008 a maio de 2010), o mês com temperatura média mais alta foi março de 2010 com 27,5°C e o mais frio em julho de 2008 com 22,1°C (Fig. 4.2b). Os anos de 2008 e 2009 foram anos mais secos do que a média da região, com precipitação anual de 1.429 e 1.666 mm, respectivamente. No entanto, o início de 2010 foi um período mais úmido do que os outros anos, tendo 1.019 mm de precipitação total até maio e médias mensais de precipitação maiores do que a média histórica. Os dados climáticos foram fornecidos pela estação meteorológica da Michelin, localizada na área de estudo.

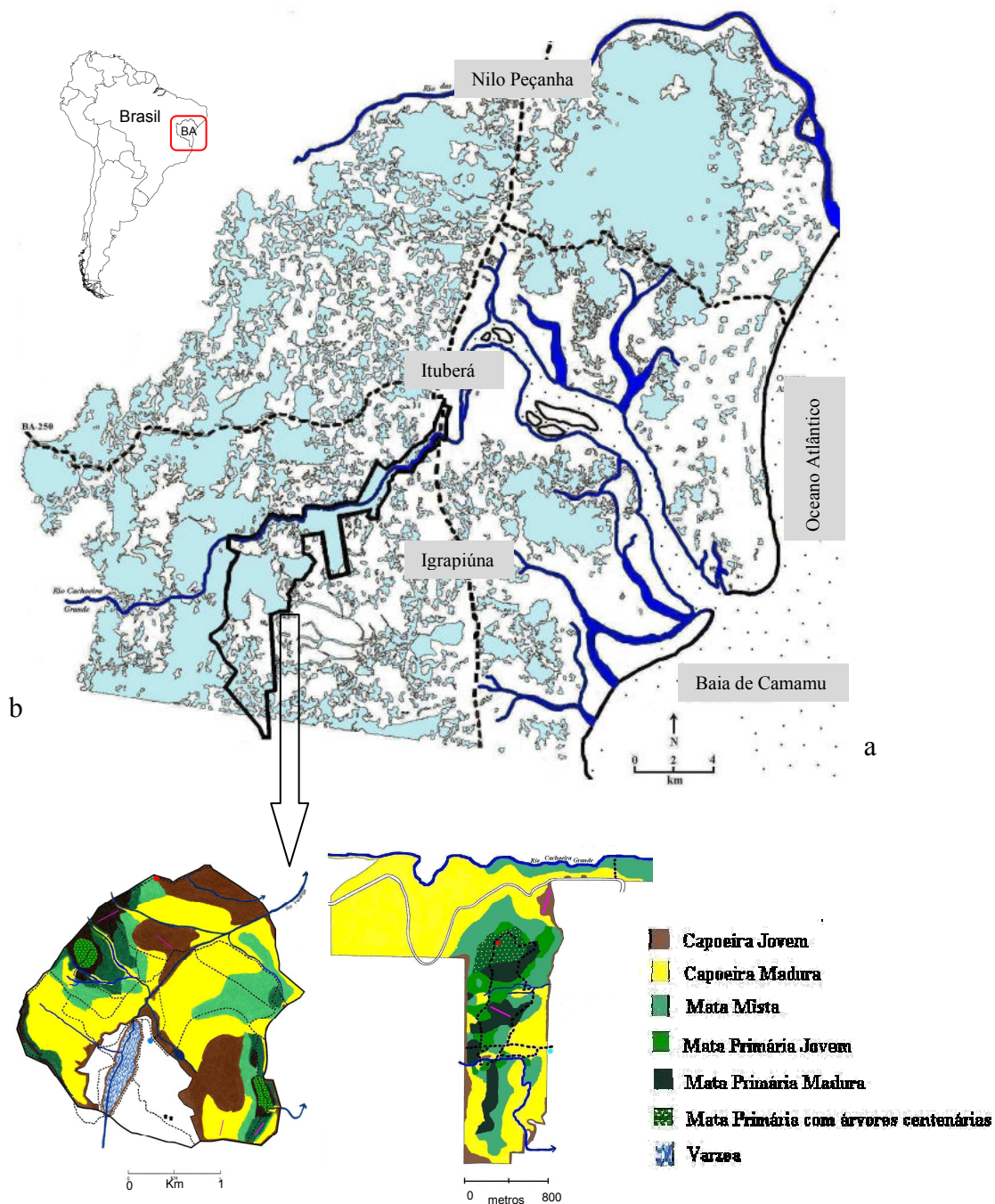


Figura 4.1 – a) Localização da Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia ($13^{\circ}50'S$, $39^{\circ}10'W$) em destaque (contorno preto) e o mapeamento do mosaico florestal do entorno da área de estudo. Os fragmentos maiores que 1 ha estão em azul, a linha pontilhada é a estrada pavimentada (BA001) e os principais corpos hídricos em azul escuro (modificado de Flesher 2006). b) Caracterização florestal das áreas da Reserva Ecológica da Michelin (modificado de Flesher 2006), as áreas nomeadas de Mata Mista foram denominadas nesse estudo de floresta intermediária (FI) e as três áreas de Mata Primária foram consideradas como floresta madura (FM).

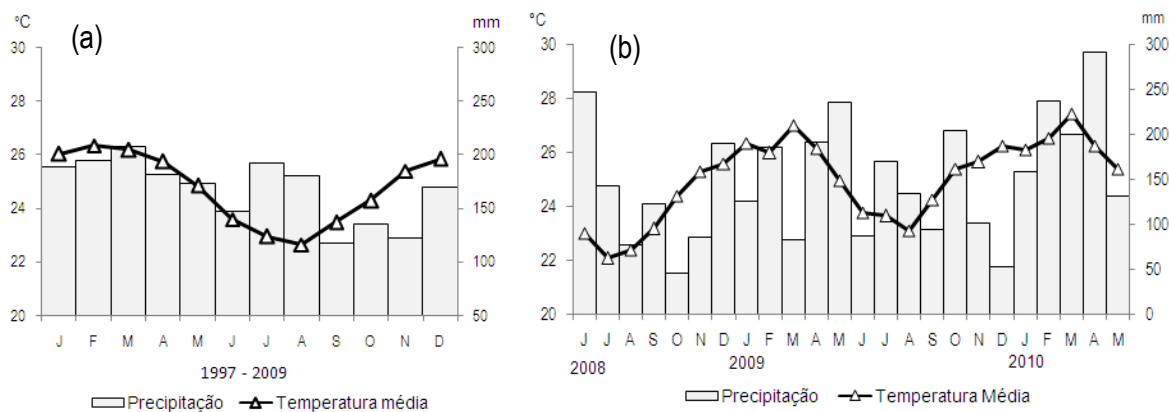


Figura 4.2 – Distribuição anual da precipitação média mensal (barras), médias mensais de temperatura (linha), na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. Informações climáticas fornecidas pela estação meteorológica da Michelin. a) Dados climáticos históricos (1997-2009). b) Dados climáticos de janeiro de 2008 a março de 2010, período de observação fenológica.

CARACTERIZAÇÃO DA VEGETAÇÃO - O estudo foi realizado em quatro estágios de sucessão da Reserva Ecológica da Michelin. Os estágios selecionados, do menor para o maior grau de perturbação, segundo classificação prévia (Flesher, 2006), foram: capoeira jovem (CJ), capoeira madura (CM), floresta intermediária (FI) e floresta madura (FM). As informações aqui apresentadas sobre diâmetro, altura, composição das espécies e similaridade entre as diferentes áreas foram coletadas durante o estudo e se referem ao capítulo 1 dessa dissertação. As análises do coeficiente de similaridade (Jaccard) entre os estágios sucessionais indicaram que as áreas com estágio sucessionais mais próximos entre si são mais similares do que os estágios mais distantes correspondendo à classificação feita priori por Flesher (2006). Assim, capoeiras (CJ e CM) e as florestas (FI e FM) são mais semelhantes entre si em termos estruturais e florísticos. As informações sobre o tempo de regeneração de cada área foram fornecidas pelo administrador de pesquisa da REM (Flesher, comunicação pessoal). As espécies foram classificadas em grupos ecológicos, segundo a sensibilidade a sombra, como intolerantes ou tolerantes a sombra (*sensu* Swaine & Whitmore 1988; Whitmore 1989). Quando não havia informações suficientes sobre a espécie, esta foi classificada como “desconhecido” (Rocha & Talora 2011, em preparação).

(i) Capoeira jovem (CJ) – Compreende as áreas em estágio menos avançado de regeneração. Estão localizadas próximas as bordas da floresta e em áreas menos elevadas. Foram utilizadas para agricultura mais recentemente, por volta de 27 anos

atrás. Esse estágio é caracterizado pela alta densidade de plantas herbáceas e pela baixa densidade de indivíduos arbóreos (470 ind./ha). O estrato mais alto, freqüentemente é coberto por trepadeiras. A altura média do estrato arbóreo é de 10m ($\pm 2,8$) e o DAP médio de 16,8cm ($\pm 6,2$). Nessa área, as famílias com maior riqueza de espécies são Fabaceae e Melastomataceae e as espécies arbóreas mais frequentes são *Tapirira guianensis* Aubl., *Senna multijuga* (Rich.) Irwin & Barney, *Miconia dodecandra* (Desr.) Cogn., *Inga edulis* Mart. e *Schefflera morototoni* (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin, todas intolerantes à sombra. Do total de indivíduos amostrados nesse estágio, 85% foram classificados como intolerantes à sombra.

(ii) Capoeira madura (CM) – Formada por áreas em estágio de recuperação mais avançado do que a CJ, também localizadas nas áreas menos elevadas da reserva. Esses locais estão em recuperação há aproximadamente 60 anos, tempo em que não ocorreram grandes perturbações. A densidade de árvores é similar a CJ, com 476 ind./ha, mas as médias de altura (13,4m \pm 4,8) e DAP (20,7cm \pm 10,8) são diferentes significativamente ($p < 0,05$) da CJ. As famílias mais ricas em espécies são Fabaceae, Melastomataceae, Urticaceae e Lauraceae. As espécies lenhosas mais frequentes nesse estágio sucessional são *Helicostylis tomentosa* (Poepp. et Endl.) Rusby, *Pourouma velutina* Mart. ex Miq. e *Vochysia acuminata* Bong., todas intolerantes à sombra. A maioria dos indivíduos (71%) presentes neste estágio sucessional também foi classificada como intolerante à sombra.

(iii) Floresta intermediária (FI) – Compreende as áreas em estágio sucessional mais avançado do que as capoeiras (CJ e CM), com aproximadamente 80 anos sem grandes perturbações. Essas áreas são caracterizadas por abrigarem espécies tanto de capoeira como de floresta madura, tratando-se, portanto, de uma formação de transição. Suas médias de altura (13,3m; \pm 4,0), DAP (20,3cm; \pm 10,0) e sua densidade (653 ind./ha) não diferiram significativamente ($p > 0,05$) dos valores de CM e FM. Sua composição é mais similar à da floresta madura (18,3% índice de similaridade de Jaccard) do que com a das capoeiras (13,7% com a CM e 12,0% com a CJ). A maior riqueza em espécies é encontrada nas famílias Sapotaceae, Fabaceae e Rubiaceae. As espécies mais frequentes são: *Helicostylis tomentosa*; *Tovomita choisyana* Pl & Tr.; *Pogonophora schomburgkiana* Miers; *Eschweilera ovata* (Camb.) Miers. e *Garcinia macrophylla* Mart.. A porcentagem de indivíduos intolerantes (35%) foi menor do que os tolerantes, o inverso do que ocorreu nas capoeiras (CJ e CM).

(iv) Floresta madura (FM) – Formada pelas áreas em estágio mais avançado de recuperação da reserva, que não sofreram grandes perturbações há mais de 100 anos. Estão localizadas nas áreas de maior elevação e de difícil acesso. São caracterizadas pela maior densidade (828 ind./ha) e maior diversidade de espécies arbóreas em relação aos outros estágios. Tem predominância de árvores de grande porte, com registro de indivíduos com diâmetro maior que 90 cm e altura superior a 35 m. A média de DAP registrada na amostragem foi 26,3cm ($\pm 16,9$) e a de altura foi 15,0m ($\pm 5,4$). As famílias com grande riqueza em espécies foram: Myrtaceae; Sapotaceae e Fabaceae. Entre as espécies mais frequentes estão: *Helicostylis tomentosa*; *Virola officinalis* Warb.; *Nectandra cuspidata* Nees e *Pouteria bangii* (Rushy) Penn. A intolerância à sombra foi encontrada na minoria dos indivíduos (31,2%), como visto para a FI (capítulo 01 da dissertação).

COLETA DE DADOS – Foram amostras três transectos de 200m em cada um dos quatro estágios sucessionais na REM. Nesses transectos foi aplicado o método do ponto quadrante (Cottam & Curtis, 1956), com pontos centrais a cada 15m, totalizando 156 pontos ao longo dos 12 transectos. Foram incluídos indivíduos de porte arbóreo que apresentassem diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou maior que 10 cm. Esses indivíduos foram coletados e identificados para analisar a estrutura da área (para mais detalhes consulte o capítulo 1) e marcados para a observação fenológica mensal. Foram excluídos indivíduos cuja copa não estivesse visível durante as observações. Assim, do total de 624 indivíduos amostrados pelo método do ponto quadrante, apenas 520 foram efetivamente observados, sendo 133 na CJ, 138 na CM, 121 na FI e 123 na FM. As observações fenológicas ocorreram mensalmente durante dois anos, junho 2008 a maio de 2010. Para cada indivíduo incluído foram observadas as fenofases vegetativas de brotamento e queda foliar, e as reprodutivas de floração (botão e antese) e de frutificação (fruto imaturo e maduro). Os eventos tiveram a intensidade estimada através de uma escala semi-quantativa composta por cinco classes, variando de 0 a 100% (Fournier 1974).

ANÁLISE DE DADOS – A análise dos dados visou descrever os padrões fenológicos de cada estágio sucessional, assim como correlacioná-los com o clima. Bem como, comparar o padrão fenológico reprodutivo dos dois grupos ecológicos (tolerante e intolerante à sombra).

(i) Padrões fenológicos – Para descrever os padrões fenológicos da comunidade e de cada estágio sucessional foi utilizado o índice mensal de atividade e o de intensidade de Fournier (Bencke & Morellato, 2002). A intensidade foi comparada entre as áreas e entre os anos com o teste de Kruskal-Wallis (H), já que os dados não apresentaram distribuição normal (teste D'Agostino). Quando ocorreu diferença significativa entre as áreas, o teste de Dunn (Z) foi utilizado para indicar entre quais áreas havia diferença. As análises de normalidade e variância foram feitas no programa BioEstat 3.0.

A distribuição da atividade de cada fenofase ao longo dos anos foi analisada com o teste Rayleigh (estatística circular; programa ORIANA 2.0), que mede a concentração (r) da fenofase entorno de uma data média. Esta foi considerada sazonal quando havia concentração significativa em torno da data média de ocorrência. Os valores da concentração (r), que variam de zero a um, foram utilizados para mensurar o grau da sazonalidade das fenofases, sendo que o valor um representa fenofases mais sazonais (Morellato et al. 2000). As fenofases que apresentaram sazonalidade significativa tiveram a data média foi comparada entre os estágios sucessionais com o Watson-Williams F-test (Morellato et al. 2000). Para estes cálculos foi utilizado o pico de atividade dos indivíduos para as fenofases reprodutivas e o pico de intensidade para as fenofases vegetativas. Foram considerados apenas os índices que correspondem a mais de 25% da intensidade, desse modo, permitiu que o aumento das fenofases vegetativas fosse notado, já que estas são mais constantes para grande parte dos indivíduos (adaptado de Talora & Morellato 2000).

(ii) Correlação com o clima – Para verificar a influência do clima, os índices de atividade de cada fenofase foram correlacionados com os principais componentes climáticos que podem influenciar o comportamento das plantas (temperatura média, precipitação mensal total, horas de insolação e comprimento do dia). A correlação foi testada (Spearman, rs) com os componentes climáticos do mês de ocorrência do evento fenológico e com 1 e 3 meses anteriores ao evento na comunidade e em todos os diferentes estágios sucessionais. As análises de correlação foram feitas no programa Past 2.0.

(iii) fenologia nos diferentes grupos ecológicos – A partir da classificação das espécies em grupos ecológicos (*sensu* Swaine & Whitmore, 1988 e Whitmore, 1989), utilizada no estudo que descreve os estágios sucessionais da área (Capítulo 1), foi analisada a resposta da comunidade e de cada estágio sucessional em função da tolerância ou intolerância à sombra, através dos índices de intensidade e atividade. Foi comparada a

intensidade das fenofases, com o teste de Kruskal-Wallis, a fim de verificar se havia diferença significativa do padrão fenológico entre os grupos ecológicos.

4.3. RESULTADOS

COMPARAÇÃO ENTRE OS ESTÁGIOS SUCESSIONAIS – De modo geral, todos os estágios apresentaram as fenofases sazonais, ou seja, teve concentração significativa ($p < 0,05$) em torno da data média de ocorrência (Tab. 4.1). A intensidade das fenofases variou significativamente entre as áreas. A intensidade de recurso produzido (folha; flores e frutos) foi maior no estágio mais inicial de sucessão e diminuiu gradualmente conforme os estágios de sucessão se tornavam mais avançados. A correlação das fenofases com os componentes do clima variou entre os estágios sucessionais e entre os meses do clima correlacionadas (mesmo mês, um e três meses antes ao evento fenológico).

(i) Fenologia vegetativa – O brotamento esteve presente durante o ano todo em todas as áreas, ou seja, foram encontrados indivíduos produzindo folhas durante todo o ano, embora com intensidade variada entre os meses e entre os estágios sucessionais (Fig. 4.3). Todos os estágios sucessionais apresentaram padrão sazonal, com concentração similar. Não houve diferença significativa na data média entre as áreas CJ, CM e FI (ocorreu de outubro a dezembro), somente a FM foi significativamente diferente de todas as demais áreas, com data média em janeiro e fevereiro (Tab. 4.1). A intensidade do brotamento também não apresentou diferença significativa entre as áreas ($H = 6,89$; $p = 0,08$). No entanto, apesar de não significativa a intensidade foi maior no estágio inicial (CJ, com média de 25,3%) e diminuiu gradualmente conforme o estágio sucessional da área se tornou mais avançado (valores médios: 24,1% na CM, 21,7% na FI e 20,3% na FM; Fig. 4.4). O brotamento apresentou correlação com o clima dependente do estágio sucessional e do período observado. De modo geral, a correlação foi mais significativa ($p < 0,01$) na FM, com um e três meses antes da fenofase (Tab. 4.2).

A queda foliar, assim como o brotamento, foi presente durante todo o ano (Fig. 4.3). A sazonalidade foi mais intensa (maior concentração) na CJ, e significativa apenas nas capoeiras (CJ e CM), com data média em setembro e outubro (período mais seco e frio). Já para os índices de intensidade foi observada diferença significativa entre os estágios sucessionais ($H = 12,74$; $p < 0,01$). A diferença ocorreu entre as áreas FI e CM ($Z = 2,78$; $p < 0,05$), e entre FI e FM ($Z = 3,2$; $p < 0,05$). A correlação da fenofase

com o clima variou entre os estágios sucessionais e entre os períodos climáticos comparados. A correlação foi significativa e negativa com a temperatura média, comprimento do dia e precipitação (Tab. 4.2).

(ii) Floração – Todas as áreas estudadas apresentaram padrão sazonal de floração (Tab. 4.1) em todos os estágios sucessionais. A intensidade da sazonalidade foi similar, com concentração um pouco maior na capoeira jovem. As datas médias de ocorrência não apresentaram diferença significativa entre as áreas CJ, CM e FM, ocorrendo em dezembro para botão e em dezembro e janeiro para antese (Tab. 4.1). A FI diferiu significativamente das demais áreas, com botão e antese apresentando data média em novembro. A produção de botões não apresentou diferença significativa entre as áreas ($H=7,07$; $p=0,07$), mas foram encontradas diferenças na antese ($H=16,52$; $p<0,01$). As áreas que diferiram significativamente entre si foram FM da CJ ($Z=3,1$, $p<0,05$) e FM da CM ($Z=3,7$, $p<0,05$). A floração apresentou as maiores médias de intensidade no estágio mais inicial (CJ), que diminuiu progressivamente conforme o estágio de regeneração se tornava mais avançado (CM, FI e FM, respectivamente; Fig. 4.4). De modo geral, a correlação da fenofase com os fatores climáticos variaram com os estágios sucessionais. No entanto, o comprimento do dia e a insolação do mês atual foram significativas em todos os estágios sucessionais observado. Já a precipitação não apresentou correlação significativa com a floração em nenhum estágio sucessional.

(iii) Frutificação – O padrão de frutificação foi sazonal nas diferentes áreas estudadas, com maior concentração na capoeira jovem, e teve a intensidade variando ao longo dos meses de estudo (Fig. 4.3). A data média de ocorrência de frutos imaturos ocorreu de janeiro a março e de frutos maduros de janeiro a maio (Tab. 4.1), e foi diferente significativamente ($p<0,05$) entre os estágios sucessionais. As áreas que apresentaram diferenças quanto à produção de fruto imaturo foram CJ da FI e CJ da FM. Para os frutos maduros foram diferentes CJ da CM, da FI, e da FM. De um modo geral, a produção de frutos imaturos foi significativamente maior do que a de frutos maduros ($H=70,94$; $p<0,01$) e a intensidade de frutificação, tanto para fruto imaturo quanto para fruto maduro, variou entre as áreas (respectivamente, $H=20,04$ e $20,64$; $p<0,01$). Para fruto imaturo houve diferença significativa ($p<0,05$) entre CJ e FI ($Z=2,7$), entre CJ e FM ($Z=4,2$) e entre CM e FM ($Z=3,0$), já para fruto maduro houve diferença apenas entre CJ e FM ($Z=4,1$) e entre CM e FM ($Z=3,5$). A intensidade dos frutos foi

maior na área de estágio sucessional mais inicial (Fig. 4.4). Os frutos imaturos tiveram correlação significativa ($p < 0,01$) a temperatura (mês atual e um mês anterior) e com o comprimento (de três meses antes) independente do estágio sucessional. A precipitação não apresentou correlação significativa com a frutificação (fruto imaturo ou maduro) em nenhum período, independente do estágio sucessional. As outras correlações com as variáveis climáticas variaram, sendo significativas em alguns estágios sucessionais (Tab. 4.2).

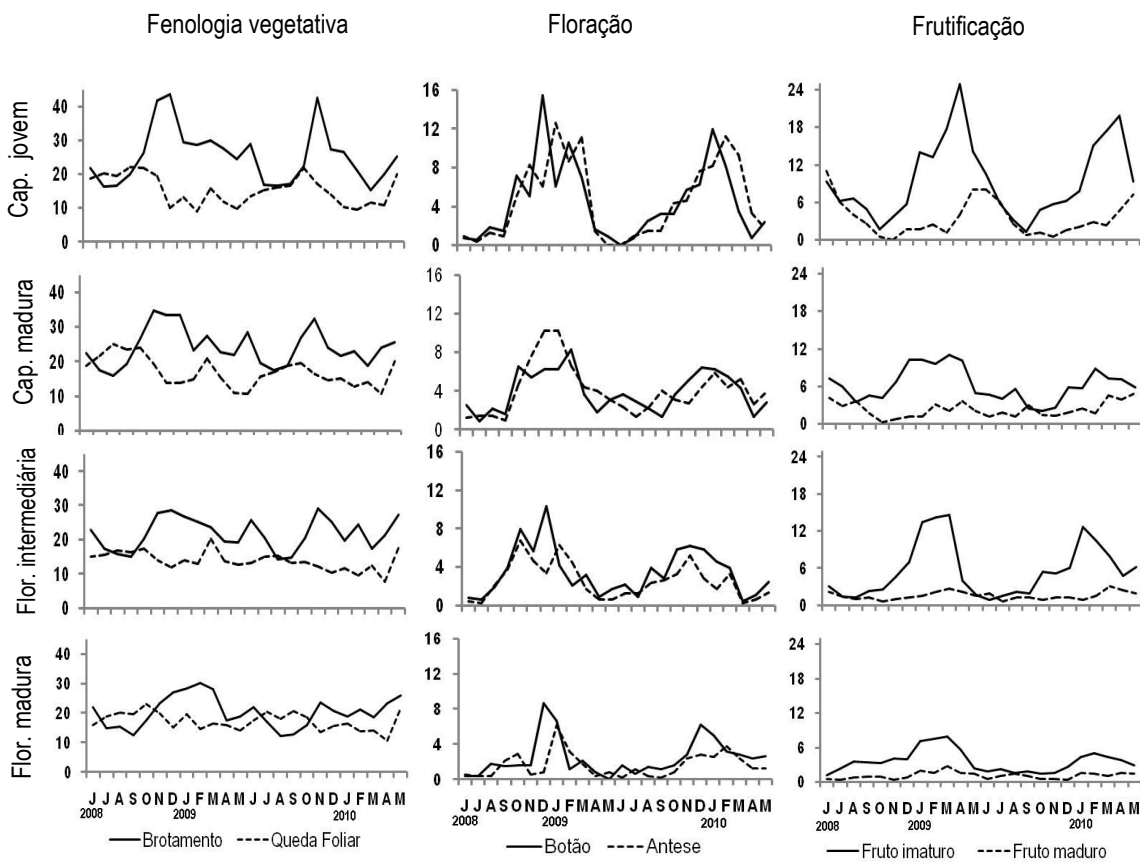


Figura 4.3 – Padrões fenológicos em porcentagem de intensidade para as fenofases vegetativas (primeira coluna), floração (segunda coluna) e frutificação (terceira coluna), nos diferentes estágios sucessionais (capoeira jovem – primeira linha; capoeira madura – segunda linha; floresta intermediária – terceira linha; floresta madura – quarta linha), em um remanescente de floresta atlântica, na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. Período estudado foi de junho de 2008 a maio de 2010.

Tabela 4.1 – Sumário dos resultados das análises circulares das fenofases nos diferentes estágios sucessionais em um remanescente de floresta atlântica, na Bahia – BR (Reserva Ecológica Michelin), onde o primeiro ano de estudo é de junho de 2008 a maio de 2009 e o segundo de junho de 2009 a maio de 2010.

FOLIAÇÃO	BROTAMENTO								QUEDA FOLIAR							
	CJ		CM		FI		FM		CJ		CM		FI		FM	
	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano
Nº observações	50	62	71	60	49	53	70	58	51	41	56	46	32	21	48	34
Vetor médio (μ)	334.2°	300.2°	342.3°	314.8°	347.7°	326.6°	14.5°	42.1°	272.1°	260.5°	271.6°	276.9°	285.6°	206.5°	278.8°	231.5°
Data Média	5/dez	1/nov	13/dez	13/nov	18/dez	27/nov	15/jan	12/fev	3/out	21/set	2/out	7/out	16/out	28/jul	9/out	23/ago
Compr. vetor (r)	0.66	0.43	0.72	0.45	0.67	0.26	0.65	0.22	0.42	0.47	0.27	0.30	0.12	0.19	0.23	0.33
Teste Rayleigh (Z)	21.9	11.7	37.2	12.2	22.1	3.6	29.4	2.9	8.9	9.1	4.1	4.1	0.4	0.8	2.4	3.8
Rayleigh (p)	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.05	P< 0.01	NS	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.05	P< 0.05	NS	NS	NS	P< 0.05

FLORAÇÃO	BOTÃO								ANTESE							
	CJ		CM		FI		FM		CJ		CM		FI		FM	
	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano
Nº observações	79	64	81	48	49	44	44	39	64	73	74	50	44	40	38	30
Vetor médio (μ)	335.6°	352.1°	342.5°	339.5°	310.0°	305.5°	339.2°	354.1°	349.9°	10.9°	345.1°	354.3°	319.0°	314.0°	0.5°	6.1°
Data Média	6/dez	23/dez	13/dez	10/dez	10/nov	6/nov	10/dez	25/dez	20/dez	11/jan	16/dez	25/dez	20/nov	14/nov	6/jan	7/jan
Compr. vetor (r)	0.61	0.52	0.41	0.39	0.61	0.38	0.55	0.31	0.65	0.54	0.48	0.29	0.55	0.45	0.32	0.47
Teste Rayleigh (Z)	29.7	17.4	13.4	7.4	18.4	6.2	13.2	3.7	26.6	20.9	16.8	4.1	13.5	8.2	4.0	6.5
Rayleigh (p)	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.05	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.05	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.05	P< 0.01

FRUTIFICAÇÃO	FRUTO IMATURO								FRUTO MADURO							
	CJ		CM		FI		FM		CJ		CM		FI		FM	
	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano	1º ano	2º ano
Nº observações	78	65	64	46	49	38	40	35	52	58	43	34	26	29	28	22
Vetor médio (μ)	63.3°	68.6°	53.7°	41.7°	25.8°	15.2°	57.7°	28.2°	137.7°	129.2°	136.2°	70.9°	62.2°	52.2°	63.3°	91.9°
Data Média	5/mar	10/mar	23/fev	11/fev	27/jan	16/jan	27/fev	29/jan	19/mar	11/mar	18/mar	12/mar	4/mar	22/fev	5/mar	3/abr
Compr. vetor (r)	0.51	0.52	0.26	0.32	0.55	0.52	0.39	0.33	0.53	0.50	0.46	0.45	0.41	0.45	0.39	0.40
Teste Rayleigh (Z)	20.4	17.8	4.3	4.7	15.0	10.1	6.0	3.7	14.7	14.4	8.9	6.8	4.3	5.8	4.3	3.5
Rayleigh (p)	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.05	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.05	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.01	P< 0.05	P< 0.01	P< 0.05	P< 0.05

NS = não significativo

Tabela 4.2 – Correlação de Spearman entre as fenofases (brotamento; queda foliar; botão; antese; fruto imaturo e fruto maduro) e os fatores climáticos (temperatura média; precipitação mensal total; horas de insolação e comprimento do dia na latitude de 13°) do mês atual, de um e três meses anterior ao evento fenológico, nos diferentes estágios sucessionais (CJ – capoeira jovem; CM – capoeira madura; FI – floresta intermediária; FM – floresta madura), considerando todas as áreas amostradas na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia.

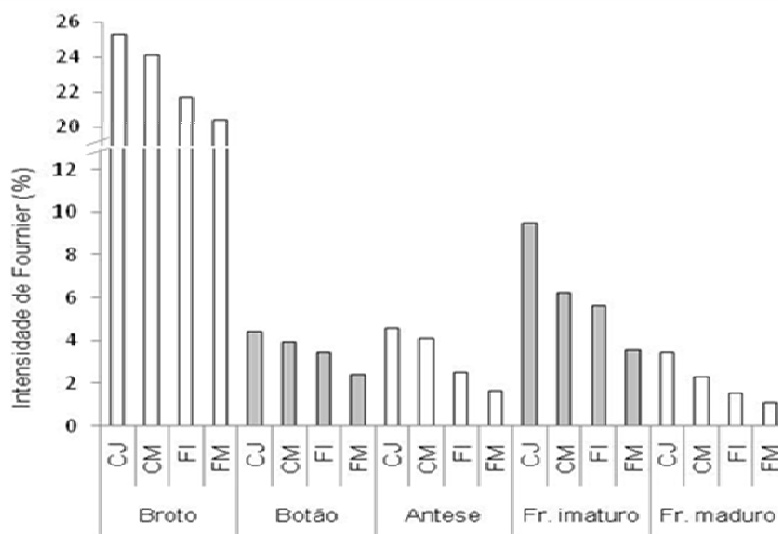
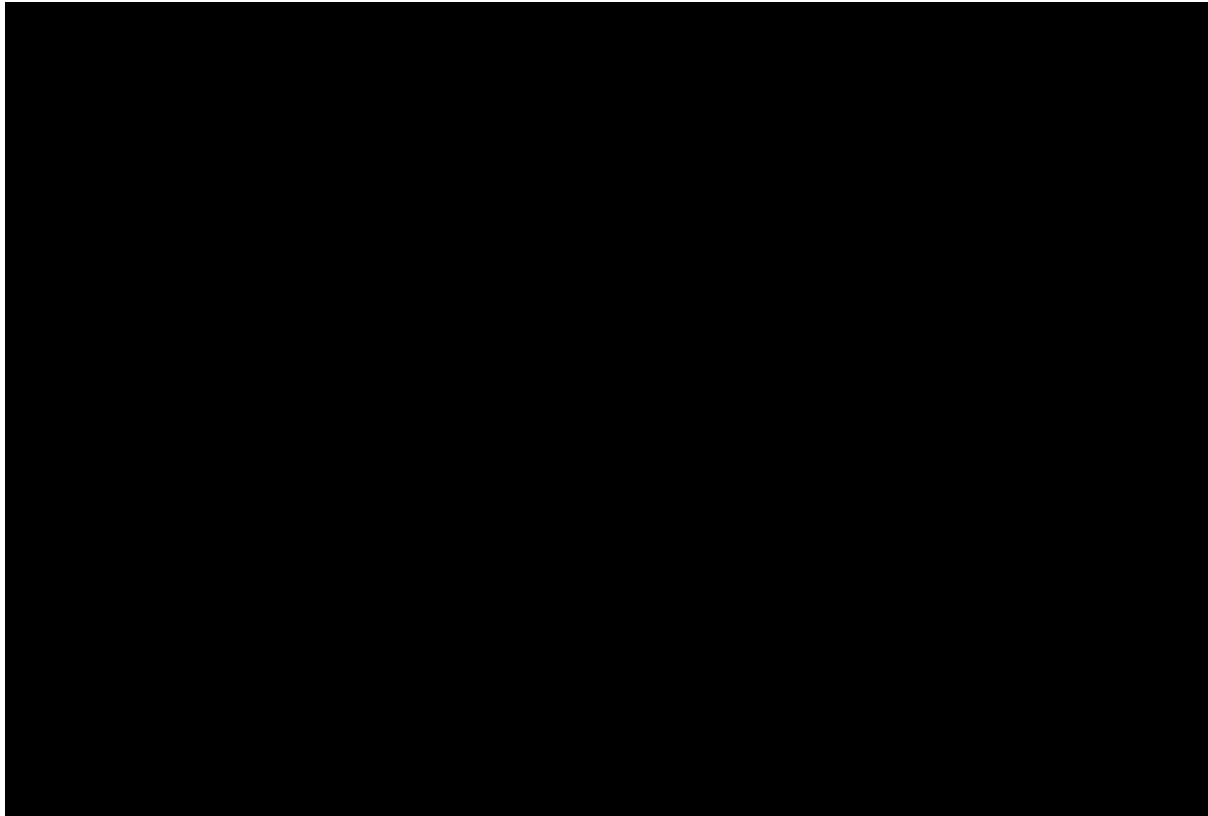


Figura 4.4 – Média anual da intensidade das fenofases (brotamento, botão, antese, fruto imaturo e maduro), nos diferentes estágios (CJ - capoeira jovem; CM - capoeira madura; FI - floresta intermediária; FM - floresta madura), durante o período de observação fenológica na Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia. Atenção para os valores do eixo y (intensidade de Fournier), eixo foi alterado para adequar a escala.

Fenologia reprodutiva nos diferentes grupos ecológicos – Na CJ, o grupo das intolerantes à sombra apresentou fenofases com intensidade significativamente maior do que as tolerantes à sombra, para antese ($H=5,5; p<0,05$), frutos imaturos ($H=17,1; p<0,01$) e frutos maduros ($H=27,8; p<0,01$). Os picos de floração e frutificação dos indivíduos tolerantes, algumas vezes, foram deslocados em relação aos das intolerantes (Fig. 4.5). Na CM, apenas a frutificação apresentou diferença significativa de intensidade entre os grupos ecológicos ($H=7,3$ para fruto imaturo e $H=18,1$ para maduro; $p<0,01$), sendo maior nas intolerantes à sombra. Alguns picos de floração e frutificação dos indivíduos tolerantes à sombra também ocorreram em períodos diferentes dos intolerantes (Fig. 4.5). Na área de FI, a intensidade dos intolerantes e tolerantes à sombra foi similar em todas as fenofases, não apresentando diferença significativa ($p>0,05$). Este foi o estágio sucessional com a porcentagem de indivíduos melhor distribuída entre os grupos (62,6% de tolerantes à sombra e 38,4% de intolerantes). Na FM, a antese ($H=6,2; p<0,01$), os frutos imaturos ($H=9,3; p<0,01$) e os maduros ($H=7,9; p<0,01$) tiveram valores significativamente maiores para indivíduos intolerantes a sombra.

Comparando os grupos ecológicos entre as áreas, não foram encontradas diferenças significativas na floração entre os indivíduos intolerantes ($H=4,5$ para botão e $H=6,1$ para antese; $p>0,05$). Houve diferença para os tolerantes a sombra ($H=13,2$ para botão e $H=16,3$ para antese; $p<0,01$), entre CJ e FM ($Z=3,4; p<0,05$) para botão e CM e FM ($Z=3,7; p<0,05$) para antese. A frutificação apresentou diferenças significativas ($p<0,05$) entre as áreas, para os dois grupos: tolerantes ($H=9,8$ para fruto imaturo e $H=39,9$ para maduro) e intolerantes a sombra ($H=12,4$ para imaturos e $H=19,1$ para maduro). No grupo dos intolerantes houve diferenças significativas entre CJ e FI ($Z=3,2$) e CJ e FM ($Z=2,7$), para frutos imaturos e entre CJ e FI ($Z=3,8$) e CM e FI ($Z=3,5$) para frutos maduros. No grupo dos tolerantes a sombra, as áreas que diferiram entre si foram CM da FI ($Z=3,0$) para fruto imaturo e CJ e CM ($Z=4,4$), CJ e FI ($Z=6,1$), CJ e FM ($Z=3,5$) e FI e FM ($Z=2,7$), para fruto maduro.

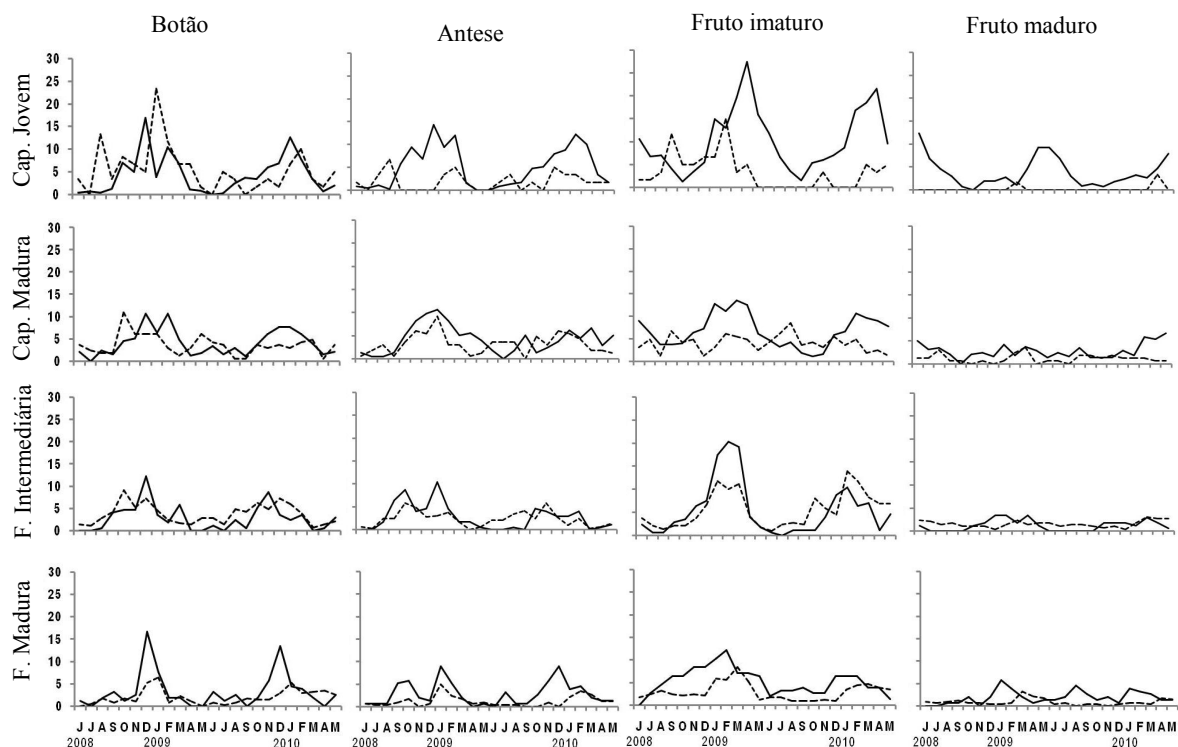


Figura 4.5 – Intensidade de Fournier para botão (primeira coluna), antese (segunda coluna), fruto imaturo (terceira coluna) e fruto maduro (quarta coluna), dos dois grupos ecológicos (intolerantes à sombra - linha contínua; tolerantes a sombra - linha pontilhada), nos diferentes estágios (capoeira jovem – primeira linha; capoeira madura – segunda linha; floresta intermediária – terceira linha; floresta madura – quarta linha), da Reserva Ecológica da Michelin, Brasil, Bahia.

4.4. DISCUSSÃO

A ocorrência de fenofases sazonais, com concentração significativa em torno de um período, ou seja, sazonal, foi encontrada para o brotamento, a floração e a frutificação na área de estudo independente do estágio sucessional, evidenciando que, mesmo sob clima de baixa sazonalidade, há um período mais favorável para cada fenofase. Este padrão sazonal é mais comum em ambientes de clima restritivo, como o das regiões temperadas, onde as fenofases tendem a ocorrer de forma mais sincronizada e sazonal (Sakai 2001). No entanto, estudos em áreas floresta atlântica sob clima de baixa sazonalidade também registraram fenofases sazonais (Morellato et al. 2000, Talora & Morellato 2000, Ramos & Santos 2005; Castro et al. 2007; Genine et al. 2009; Staggemeier et al. 2010), assim como a maioria grande das espécies estudadas na florestas amazônicas por Stevenson et al. (2008). O comportamento fenológico sazonal em áreas de clima pouco restritivo tem sido associado principalmente a variações no comprimento do dia (Mori et al. 1982; Morellato et al. 2000, Talora & Morellato 2000;

Borchert et al. 2005), temperatura (Mori et al. 1982) e precipitação (Alencar et al. 1979). No caso da área de estudo, como o clima não apresenta estação seca bem definida, as correlações gerais ocorreram principalmente com o comprimento do dia.

A renovação das folhas de forma constante e pouco intensa é uma característica comum em áreas de clima pouco restritivo (Frankie et al. 1974; Morellato et al. 2000, Talora & Morellato 2000; William-Linera & Meave 2002; Martin-Gajardo & Morellato 2003). Acredita-se que a queda foliar ocorre para minimizar ou evitar o estresse hídrico, portanto sob clima sem déficit hídrico não há motivo para uma queda foliar ou renovação intensa (Opler et al. 1976; Eamus 1999). Apesar do brotamento não ter correlação significativa com nenhum fator climático, independente do estágio sucessional, houve um ligeiro aumento do período mais quente e úmido da região, o mesmo foi encontrado no sudeste do Brasil para formação semelhante á da área de estudo (Talora & Morellato 2000; Morellato et al. 2000). Estudo em florestas tropicais indica que o auge do brotamento ocorre no período de maior irradiação, podendo ser motivado pela alta taxa fotossintética desse período que aumenta a transferência de fotoassimilados para o crescimento (Wright & Van Schaik 1994).

A elevada irradiação e conseqüentemente alta taxa fotossintética da estação quente (Van Schaik et al. 1993), também pode ter motivado o aumento da atividade reprodutiva nesse período. A floração, de modo geral, foi mais intensa no período mais quente e no final do período seco e início do chuvoso, em todos os estágios sucessionais. Esse padrão também foi encontrado em outras florestas tropicais úmidas (Jackson 1978; Alencar et al. 1979; Heideman 1989; Frankie et al. 1974; Peres 1994; William-Linera & Meave 2002). Para a frutificação a maior intensidade foi vista no período mais úmido e quente para frutos imaturos, e na estação úmida e no final da quente para frutos maduros. O mesmo padrão foi encontrado em áreas de floresta atlântica do sudesde do Brasil, cujo clima não apresenta restrição hídrica (Morellato et al. 2000; Talora & Morellato 2000; Martin-Gajardo & Morellato 2003), em áreas de floresta amazônica (Alencar et al. 1979). Alguns autores indicam que a maior produção de frutos na estação úmida está relacionada com o desenvolvimento da polpa dos frutos carnosos (Frankie et al. 1974; Alencar et al. 1979, Lieberman 1982), tipo de fruto apresentado pela grande maioria das espécies de floresta tropical úmida (Frankie et al. 1974; Morellato et al. 2000). Apesar da produção de frutos aumentar na estação úmida, a frutificação não apresentou nenhuma correlação significativa com a precipitação,

padrão semelhante ao encontrado em outro estudo em floresta de restinga no Nordeste (Medeiros et al., 2007).

Houve variação na intensidade das fenofases entre as diferentes áreas. A intensidade de brotamento, floração e frutificação diminui gradualmente com o aumento do grau de regeneração dos estágios sucessionais, ou seja, as áreas mais iniciais de sucessão produzem maior quantidade de recursos (folha, flor e fruto) do que áreas em estágios mais tardios de sucessão. Este fato pode estar sendo influenciado pela disponibilidade de luz. Há um decréscimo gradual da disponibilidade de luz entre os estágios sucessionais, as plantas das áreas de capoeira recebem maior incidência luminosa do que as de floresta tardia, pois não apresentam um dossel fechado que impeça a irradiação de chegar aos estratos mais baixos. Plantas sob altas condições de irradiação se reproduzem de forma mais contínua, mais freqüente e, geralmente, produzem maior quantidade de recursos (Levey 1990; Kang & Bawa 2003; Laurance 2003; Pessoa et al. 2011).

Foi encontrada que espécies intolerantes tendem a ter fenofases reprodutivas mais intensas do que as espécies tolerantes à sombra. Estes resultados reforçam e ajudam a explicar o padrão de reprodução mais intenso encontrado nos estágios sucessionais mais iniciais, como encontrado neste trabalho, onde mais de 70% dos indivíduos das capoeiras pertenceram ao grupo dos intolerantes à sombra. Assim, os dados encontrados estão de acordo com o comportamento esperado para as áreas em sucessão inicial e para as espécies colonizadoras ali encontradas. As espécies intolerantes à sombra, em geral espécies pioneiras e r-estrategistas, alocam maior proporção de recursos para a reprodução, apresentando grande esforço reprodutivo, produzindo muitos propágulos, podendo apresentar reprodução mais intensa e mais duradoura do que as espécies tolerantes, que são em geral climácicas e k-estrategistas (Parry 1981; Swaine & Whitmore 1988; Whitmore 1989). Como as espécies pioneiras estão em geral sob luz abundante e com nutrientes disponíveis por longo período, não precisam criar reservas para eventos reprodutivos, podendo se reproduzir vários meses por ano, em anos consecutivos ou até mesmo de forma contínua (Whitmore 1990; Levey 1990; Kang & Bawa 2003). Estudos fenológicos que incluem espécies pioneiras têm reforçado o padrão encontrado nesse estudo, ou seja, registraram alta intensidade reprodutiva nessas espécies (Laurence et al. 2003; Pessoa et al. 2011).

Como a maior quantidade de recursos foi produzida nas capoeiras, ficou evidente a importância dessas áreas como fonte de recurso para a fauna. Esse fato já

havia sido evidenciado por Levey (1990), que sugere que as áreas sucessionais, ricas em espécies pioneiras altamente produtivas, sejam classificadas como “key habitats” por garantirem recursos à fauna em momentos de escassez. Esse tipo de categorização se encaixa bem em áreas de floresta como a mata atlântica no sul da Bahia, na qual grande parte dos remanescentes é formada por um mosaico em vários estágios de regeneração (Faria et al. 2009). O uso e a importância das espécies pioneiras como recurso alimentar da fauna tem sido registrado em trabalhos na Amazônia (Peres 2000; Haugaasen & Peres 2007) e na floresta atlântica no sul da Bahia (Catenacci et al. 2009; Pessoa et al. 2011).

Este estudo mostrou a importância das florestas como fonte de recurso contínuo e de alta diversidade, independente do grau de regeneração, reforçando a importância da conservação das áreas em diferentes estágios sucessionais (Levey 1990; Peres 2000; Turner et al. 1997; Pessoa et al. 2011). A importância das áreas iniciais para manter a diversidade de espécies da flora também é salientada em florestas tropicais, principalmente quando estão próximas às florestas conservadas (Turner et al. 1997; Piotto et al. 2009). Diante do atual estado dos remanescentes de florestas tropicais do sul da Bahia, que se encontram formados por um mosaico que em grande parte é composto por áreas com estágios em fases iniciais de regeneração (Faria et al. 2009) e da grande riqueza e endemismo da região (Thomas et al. 1998; Martini et al. 2007). Fica evidente a necessidade de se proteger as áreas de capoeira assim como as áreas de florestas mais tardias, mantendo a heterogeneidade sucessional das florestas que se complementam e possibilitam a sobrevivência e manutenção da flora e fauna.

AGRADECIMENTOS

A Michelin pelo apoio financeiro e logístico. A equipe da Michelin, principalmente Kevin Flesher, Juliana Laufer e André Santos que contribuíram e possibilitaram a execução do trabalho. À Fapesb bolsa de mestrado recebida.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alencar, J.C., Almeida, R.A. & Fernandes, N.P. (1979) Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 9:163-198.
- Bencke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. (2002) Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, 25, 269–275.
- Borchert, R. (1996) Phenology and flowering periodicity of Neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *J Trop Ecol* 12:65–80
- Borchert, R., Renner, S.S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L., Spichiger, R. & Hildebrand, P. von. (2005) Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*, 433, 627-9.
- Castro, E.R., Galetti, M. & Morellato, L.P.C. (2007) Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil. *Australian Journal of Botany*, 55, 725.
- Catenacci, L.S.; De Vleeschouwer, K.M. & Nogueira-Filho, S.L.G. 2009. Seed Dispersal by Golden-headed Lion Tamarins *Leontopithecus chrysomelas* in Southern Bahian Atlantic Forest, Brazil. *Biotropica* 41: 744-750
- Cottam, G. & Curtis, J.T. (1956) The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37(4): 451-460.
- Croat, T.B. (1969) Seasonal flowering behavior in Central Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 56: 295-307
- Denslow, J.S. & Guzman G., S. (2009) Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 11, 201-212.
- Eamus, D. (1999) Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, 14, 11-16.
- Faria, D., Mariano, E., Martini, A.M.Z., Ortiz, J.V., Montingelli, R., Rosso, S., Paciencia, M.L.B. & Baumgarten, J. (2009) Forest structure in a mosaic of rainforest sites: The effect of fragmentation and recovery after clear cut. *Forest Ecology and Management*, 257, 2226-2234.
- Finegan, B. (1984) Forest succession. *Nature*, 312.
- Flesher, K.M. (2006) The Biogeography of the Medium and Large Mammals in a Human-dominated Landscape in the Atlantic Forest of Bahia, Brazil: Evidence for the Role of Agroforestry Systems as Wildlife Habitat. University of Reutgers, New Jersey (PhD. Tesis), 624p.
- Flesher, K.M. (2008). Orientação para pesquisadores da Reserva Ecológica Michelin, Centro de estudos da Biodiversidade – CEB. Reserva Ecológica da Michelin – Bahia, Brasil.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Frankie, G.W., Baker, H.G. & Opler, P.A. (1974) Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 62, 881.
- Fuchs, E J; Lobo, J A; Quesada, M. (2003) Effects of Forest Fragmentation and Flowering Phenology on the Reproductive Success and Mating Patterns of the Tropical Dry Forest Tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology*, 17 (1): 149-157.
- Genini, J., Galetti, M. & Morellato, L.P.C. (2009) Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204, 131-145.

- Haugaasen, T. & Peres, C.A. (2007) Vertebrate responses to fruit production in Amazonian flooded and unflooded forests. *Biodiversity and Conservation*, 16, 4165-4190.
- Heideman, P. D. (1989): Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rain- forest. *J. Ecol.* 77: 1059–1079
- Hilty, S.L. (1980) Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica*, 12, 292–306.
- Jackson, J.F. (1978) Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica*, 10, 38–42.
- Kang, H. & Bawa, K.S. (2003) Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 90, 865-876.
- Laurance, W.F., Rankin-de Merona, J.M., Andrade, A., Laurance, S.G., D'Angelo, S., Lovejoy, T.E. & Vasconcelos, H.L. (2003) Rain-forest fragmentation and the phenology of Amazonian tree communities. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 343-347.
- Levey, D.J. (1990) Habitat-dependent fruiting behaviour of an and understory tree , *Miconia centrodesma* , tropical treefall gaps as keystone habitats for frugivores in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 409-420.
- Lieberman, D. (1982) Seasonality and Phenology in a Dry Tropical Forest in Ghana. *The Journal of ecology*, 70, 791-806.
- Martin-Gajardo, I. S. & Morellato, L.P.C. (2003) Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26, 299–309.
- Martini, A.M.Z., Fiaschi, P., Amorim, A.M., da Paixao, J.L. (2007) A hot-point within a hot-spot: a high diversity site in Brazil's Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation* 16, 3111–3128
- Medeiros, D., Lopes, A. & Zickel, C. (2007) Phenology of woody species in tropical coastal vegetation, northeastern Brazil. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 202, 513-520.
- Morellato, L.P.C., Talora, D., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Zipparro, V.B. (2000) Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica*, 32, 811–823.
- Mori, A. S.; Lisboa, G.; Kallunki, J.A. (1982) Fenologia de uma mata higrófila Sul-baiana. Centro de Pesquisas do Cacau, Ilhéus, Bahia, Brasil. *Revista Theobroma*, 12(4):217-230.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG (1994) A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141–159
- Nichols, J., Conley, W., Batt, B. & Tipton, A. (1976) Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r-and K-selection. *American Naturalist*, 110, 995–1005.
- Opler, P.A., G. W. Frankie & Baker D H. G. (1976) Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. Biogeogr.* 3: 231–236.
- Parry, G.D. (1981) The meanings of r-and K-selection. *Oecologia*, 48, 260–264.
- Peres, C.A. (1994) Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica*, 26, 285-294.
- Peres, C.A. (2000) Identifying keystone plant resources in tropical forests : the case of gums from *Parkia* pods. *Journal of Tropical Ecology*, 287-317.

- Pessoa, M. S.; Vleeschouwer, K. M., Talora, D. C., Rocha, L., Amorim, A. M. (2011) Are pioneer species important resources in disturbed areas? The case of *Miconia mirabilis* (Melastomataceae) in southeastern Bahia, Brazil. *Flora*, submetido.
- Piotto D, Montagnini F, Thomas WW, Ashton M, Oliver C. (2009) Forest recovery after swidden cultivation across a 40-year chronosequence in the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. *Plant Ecology*. 205(2):261-272.
- Ramos, F.N. & Mae, F.A. (2005) Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic forest fragments : fragment and habitat scales. *Canadian Journal of Botany*, 1316, 1305-1316.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. (1985) Phenological Patterns of Terrestrial Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 179-214.
- Roos, F.H. & Quinn, J.A. (1977) Phenology and reproductive allocation in *Andropogon scoparius* (Gramineae) populations in communities of different successional stages. *American Journal of Botany*, 64, 535–540.
- Sakai, S. (2001) Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology*, 43, 77–86.
- Staggemeier, V.G., Diniz-Filho, J.A.F. & Morellato, L.P.C. (2010) The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *Journal of Ecology*.
- Stevenson, P.R., Castellanos, M.C., Cortés, A.I. & Link, A. (2008) Flowering patterns in a seasonal tropical lowland forest in western Amazonia. *Biotropica*, 40, 559–567.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C., (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75(1), p.81–86.
- Talora, D. & Morellato, L.P.C. (2000) Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23, 13–26.
- Thomas, W.M.W., Carvalho, A.M.V., Amorim, A.M.A., Garrison, J., Arbeláez, A.L. (1998) Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 7, 311–322.
- Turner, I., Wong, Y., Chew, P. & Ibrahim, A.B. (1997) Tree species richness in primary and old secondary tropical forest in Singapore. *Biodiversity and Conservation*, 6, 537–543.
- Van Schaik, C.P. , Terborgh, J.W. & Wright, S.J. (1993) The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 353–377.
- Whitmore, T.C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70(3), p.536–538.
- WILLIAMS-LINERA, G. & MEAVE J.A. (2002) Patrones fenológicos de bosque lluvioso neotropical de bajura. In *Ecología de bosques lluviosos Neotropicales* (M. Guariguata & G. Kattan, eds.). IICA, San Jose, p.407-431.
- Wolda, H. (1988) Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 1–18.
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., (2006) The future of tropical forest species. *Biotropica* 38, 287–301.
- Wright, S.J. & Van Schaik, C.P. (1994) Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*. 143(1):192–199.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A estrutura e a composição das áreas estudadas variaram com o estágio sucessional, apresentando os menores diâmetros, altura, densidade e diversidade nos estágios mais iniciais de regeneração, aumentando com a complexidade da floresta, nos estágios mais tardios.

O estudo indicou também que os recursos dessa área estão temporalmente distribuídos de forma contínua ao longo do ano, embora com intensidades diferentes, com um período de escassez de maio a agosto. Em termos espaciais, encontramos recursos ao longo de toda a floresta, em todos os estágios sucessionais, mas com maior intensidade nos estágios mais iniciais de regeneração.

Assim, ficou evidente que os recursos são produzidos de forma complementar entre os ambientes de diferentes estágios sucessionais, evidenciando a importância de se conservar os remanescentes de floresta atlântica, mesmo em estágios iniciais de sucessão.