



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
Instituto de Biologia

JULIA RAQUEL DE SÁ ABÍLIO MANGUEIRA

**CONSERVAÇÃO E MANEJO DE REMANESCENTES FLORESTAIS DEGRADADOS
EM PAISAGEM AGRÍCOLA DE ELEVADA FRAGMENTAÇÃO**

**CONSERVATION AND MANAGEMENT OF SECOND-GROWTH AND DEGRADED
FOREST REMNANTS IN HUMAN MODIFIED LANDSCAPES**

CAMPINAS

2017

JULIA RAQUEL DE SÁ ABÍLIO MANGUEIRA

Conservação e manejo de remanescentes florestais degradados em paisagem agrícola de elevada fragmentação

Conservation and management of second-growth and degraded forest remnants in human modified landscapes

Thesis presented to the Biology Institute of the University of Campinas in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor, in the area of Plant Biology.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Doutora, na Área de Biologia Vegetal.

ESTE ARQUIVO DIGITAL CORRESPONDE À VERSÃO FINAL DA TESE DEFENDIDA PELA ALUNA JULIA RAQUEL DE SÁ ABÍLIO MANGUEIRA E ORIENTADA PELO PROF. DR. RICARDO RIBEIRO RODRIGUES.

Orientador: Ricardo Ribeiro Rodrigues

CAMPINAS

2017

Agência(s) de fomento e nº(s) de processo(s): CNPq, 140825/2013-4
ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-7011-6960>

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

Mangueira, Julia Raquel de Sá Abílio, 1986-
M314c Conservação e manejo de remanescentes florestais degradados em paisagem agrícola de elevada fragmentação / Julia Raquel de Sá Abílio
Mangueira. – Campinas, SP : [s.n.], 2017.

Orientador: Ricardo Ribeiro Rodrigues.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Ecologia de restauração. 2. Florestas secundárias. 3. Mata Atlântica. 4. Biodiversidade - Conservação. 5. Florística. I. Rodrigues, Ricardo Ribeiro. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Conservation and management of second-growth and degraded forest remnants in human-modified landscapes

Palavras-chave em inglês:

Restoration ecology
Secondary forests
Mata Atlântica (Brazil)
Biodiversity conservation
Floristic

Área de concentração: Biologia Vegetal

Titulação: Doutora em Biologia Vegetal

Banca examinadora:

Ricardo Ribeiro Rodrigues [Orientador]
Ingrid Koch
Sergius Gandolfi
Leandro Reverberi Tambosi
Ricardo Augusto Gorne Viani
Data de defesa: 30-05-2017
Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal

Campinas, 30 de maio de 2017.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues

Prof. Dra. Ingrid Koch

Prof. Dr. Sergius Gandolfi

Prof. Dr. Leandro Reverberi Tambosi

Prof. Dr. Ricardo Augusto Gorni Viani

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.

À minha mãe, Maria da Penha
Carlos de Sá, ofereço.

Ao meu pai, José Lindenberg Abílio Mangueira
(in memorian), dedico.

*“Cipó Caboclo ‘tá’ subindo na virola
Chegou a hora do Pinheiro balançar
Sentir o cheiro do mato, da Imburana
Descansar, morrer de sono na sombra da Barriguda
De nada vale tanto esforço do meu canto
Pra nosso espanto tanta mata haja vão matar
Tal Mata Atlântica e a próxima Amazônica
Arvoredos seculares, impossível replantar
Que triste sina teve o Cedro, nosso primo
Desde menino que eu nem gosto de falar
Depois de tanto sofrimento seu destino
Virou tamborete, mesa, cadeira, balcão de bar
Quem por acaso ouviu falar da Sucupira?
Parece até mentira que o Jacarandá
Antes de virar poltrona, porta, armário
Mora no dicionário, vida eterna, milenar*

*Quem hoje é vivo corre perigo
E os inimigos do verde, da sombra, o ar
Que se respira e a clorofila
Das matas virgens destruídas vão lembrar
Que quando chegar a hora,
É certo que não demora,
Não chame Nossa Senhora
Só quem pode nos salvar é*

*Caviúna, Cerejeira, Baraúna
Imbuia, Pau-d'arco, Solva
Juazeiro e Jatobá
Gonçalo-Alves, Paraíba, Itaúba
Louro, Ipê, Paracaiúba
Peroba, Massaranduba
Carvalho, Mogno, Canela, Imbuzeiro
Catuaba, Janaúba, Aroeira, Araribá
Pau-Ferro, Angico, Amargoso, Gameleira
Andiroba, Copaiába, Pau-Brasil, Jequitibá”*

(Matança – Xangai)

Agradecimentos

O fim do doutorado coincide com o fim de um ciclo muito importante na minha vida, para minha formação enquanto pesquisadora, profissional, e como pessoa: o período de sete anos que morei em São Paulo. Por isso, permitam-me quebrar um pouco o protocolo e contar uma breve história.

Sou formada em Ciências Biológicas e Gestão Ambiental. Entre as inúmeras disciplinas que cursei para me formar nos dois cursos, cursei uma chamada “Recuperação de Áreas Degradadas”, ministrada pela professora (e minha querida orientadora da graduação) Dra. Elba Ferraz. Ao cursar esta disciplina, tive a certeza: dentre todas as áreas da ciência que entrei em contato nos dois cursos, era aquilo que “queria fazer na vida”. O material didático da disciplina era uma cartilha produzida pelo Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, pelos professores Ricardo Rodrigues, Sergius Gandolfi, e pelo engenheiro agrônomo André Nave. Tentei fazer um estágio no LERF já durante a graduação, mas não consegui. Me formei, fiz uma especialização, e só em 2009 fui para Piracicaba, para fazer um estágio de um mês do qual nunca mais voltei.

Eu não estava errada com a minha escolha. Tudo que aprendi sobre restauração ecológica, área de estudo pela qual me apaixonei e me dedico até hoje, aprendi nesses sete anos de trabalho no LERF. Nem tenho palavras para agradecer as inúmeras oportunidades e aprendizados que surgiram na minha vida neste período. Ao prof. Ricardo Rodrigues, meu querido orientador, agraço imensamente pela acolhida, pela amizade, pelos ensinamentos, por ser firme e exigente, por ser um pesquisador e um restaurador entusiasmado. Agradeço, inclusive, pela liberdade que me deu ao longo do meu mestrado e doutorado, para que eu pudesse atuar na prática da restauração, o que me trouxe habilidades, conhecimentos e experiências que eu jamais teria adquirido de outra forma. Ricardo, muito obrigada! A Sergius Gandolfi, agradeço por ser uma figura tão querida e carismática, um pesquisador tão sábio e acessível, tão humano, e por transformar qualquer cafezinho na cozinha numa aula e num aprendizado incrível.

A todos os amigos do LERF... nunca serei grata o suficiente. A convivência com vocês me transformou profundamente, e levarei todos comigo para sempre. Agradeço pela imensa receptividade, por formarmos um grupo tão “sabido” e ao mesmo tempo tão legal e animado, por dividirmos, na mesma salinha da pós, na mesma escadinha, de discussões científicas de alto nível a cores de esmaltes. Agradeço à mulherada mais incrível da restauração desse universo, as muLERFs, porque nós somos brutas no campo, carregamos peso e fazemos faxina no laboratório, mas fazemos os melhores “Chás de Unhas” de todos os tempos. Durante

este período, convivi com várias gerações do LERF (agora já sou “das antigas”), e a cada nova seleção, sempre conseguimos manter o mesmo espírito de amizade, cooperação e alegria. Muito obrigada por tudo e por cada coisa, vocês são especiais demais!

Agradeço a Chico, por toda a colaboração aos alunos do laboratório, e agradeço imensamente, e especialmente, a Vandi, sem o qual seria completamente impossível realizar meus trabalhos de campo do mestrado e do doutorado. O melhor ajudante de campo, e amigo, de todos os tempos! Obrigada por tudo, Vandi! A todos os estagiários e amigos que me ajudaram em campo, que dividiram as agruras dos mutirões de plantio e das matas ultra degradadas. Seria impossível sem vocês, muito obrigada!

Agradeço ao Instituto de Ciências Biológicas, da UNICAMP, e de forma muito especial, à Maria Roseli de Melo e Rafael Pessoa, por todo apoio ao longo do doutorado. Agradeço à CAPES e ao CNPq, pelas bolsas concedidas, e à FAPESP, pelo projeto temático, que possibilitaram a realização deste trabalho e a sua divulgação em eventos nacionais e internacionais.

A todos da Bioflora, agradeço pela atenção, pela parceria, pelas mudas que utilizei no experimento, por todo o apoio ao longo desses últimos anos. Agradeço de forma muito especial a André Nave, pela presença tranquila, pela amizade, por compartilhar seus conhecimentos tão generosamente, e por todas as oportunidades que me deu neste período. E à Mari, por ser nossa mãezona, nosso oráculo, nossa fonte infinita de cooperação e amizade! E agora mãe de Giuseppe, que menino sortudo!

Agradeço aos professores e funcionários do Departamento de Ciências Ambientais da Universidade de São Carlos, com os quais tive a honra e o prazer de conviver entre 2012 e 2014, quando fui professora substituta. Foi um enorme presente esta experiência! Agradeço especialmente aos meus alunos, das turmas de 2010, 2011 e 2012 do curso de Gestão e Análise Ambiental, pela paciência com meus tropeços de professora inexperiente, pela atenção, e pelo imenso aprendizado que me proporcionaram, que com certeza estão presentes nesta tese.

Agradeço, enormemente, aos co-autores dos trabalhos que compõem esta tese. No capítulo 1, contei com a valiosa amizade e parceria de Ana Paula Schitkoski, com todo o apoio no início do projeto de Kátia Ferraz e Sílvio Ferraz, e com a valiosíssima parceria e amizade (e paciência!) de Thaís Azevedo e Leandro Vieira. No capítulo 2, agradeço a Ricardo César, Cinthia Montibeller e Fabiano Farah, por toda a amizade, trocas e aprendizado, ao longo de todos esses anos. E por fim, no capítulo 3, tive a honra e o prazer de contar com a colaboração da prof. Dra. Karen Holl, da University of California. Karen, thank you very much for sharing your knowledge and experience with me, thank you for your patience and dedication, it has been

an honor to work with you! A cada um, agradeço a oportunidade de trabalharmos juntos, a troca de conhecimentos e experiências. Esta tese é de vocês também!

Agradeço a Vinícius Souza, Daniella Schweizer e Ricardo Viani pelas contribuições no exame de qualificação. À Ingrid Koch, Natália Ivanauskas e Ricardo Viani pelas valiosas correções na pré-banca e por todo apoio que me deram ao longo de todo o doutorado.

Agradeço aos amigos de longe, de Recife, amigos de uma vida inteira, que para minha sorte continuam meus amigos até hoje. Agradeço especialmente aos amigos da UPE, do CEFET, e às minhas amigas fofinhas do NAP, o grupo com mais mães e crianças por metro quadrado do universo! A amizade de vocês, que continua sólida mesmo com a distância e com o tempo, é muito valiosa para mim, e me fez ter forças para correr atrás de tudo que sonhei.

Por fim, mas não menos importante, agradeço à minha família, tios e primos das famílias Sá e Abílio-Mangueira, que são a base forte que me permite voar cada vez mais alto (e para cada vez mais longe). Aos meus pais, Penha e Lindenberg, por tudo que representam na minha vida e por tudo o que me proporcionaram. Cada palavra desta tese tem um pouco da vibração, da torcida, do amor, e da educação firme que me deram. Meu pai nos deixou muito cedo, logo no começo do doutorado, mas tudo que aprendi com ele está refletido aqui, neste documento, e em tudo que faço na minha vida, todos os dias. Aos meus irmãos, Guilherme e Jiddu, por serem tão diferentes de mim e tão parceiros, cuja amizade é base para tudo que faço. E à Ivanise, por ser uma presença constante na minha vida, por sua presença calma e amizade ao longo de todos esses anos, nos tempos bons e também nos tempos difíceis. À família Soares, agradeço a acolhida amorosa nos últimos anos, e por me adotarem aqui no Mato Grosso, na reta final do doutorado. Não tenho palavras para agradecer a presença de todos vocês na minha vida!

A Leonardo Soares, agradeço por me escolher para ser sua parceira de vida, pela paciência, por todo carinho e todo amor. E a Pink e Luna, por me levarem para passear e por tudo que os cães nos ensinam.

A cada um de vocês, a todos que não citei aqui, às florestas e ao universo: muito obrigada.

RESUMO

Em paisagens agrícolas altamente fragmentadas, remanescentes de florestas secundárias ou florestas primárias degradadas desempenham um importante papel de conservação da biodiversidade, já que representam os únicos habitats florestais nessas paisagens. Neste contexto, este trabalho procurou avaliar a diversidade florística remanescente numa paisagem com menos de 15% de cobertura florestal no interior do estado de São Paulo, e discutir como potencializar o papel de conservação da biodiversidade desempenhado pelos diferentes remanescentes de florestas. No Capítulo 1, descrevemos a diversidade vegetal remanescente dos estratos adulto e regenerante de 12 remanescentes, comparamos as diversidades alfa, beta e gama, e relacionamos os dados de diversidade vegetal com métricas de estrutura e dinâmica da paisagem. As 297 espécies nativas encontradas (diversidade gama) demonstram o papel de conservação da biodiversidade desempenhado por esses fragmentos. Embora a diversidade na escala do fragmento seja baixa (diversidade alfa), o conjunto de fragmentos desempenha um importante papel na conservação da diversidade em escala regional (diversidade beta). Além disso, áreas com 8 anos de regeneração (tempo desde o abandono) apresentam diversidade maior do que em áreas com 13 ou 30 anos. Este resultado demonstra o potencial de conservação das florestas secundárias e a demanda urgente de manejo dos fragmentos mais antigos da paisagem. Neste contexto, no Capítulo 2, é apresentada uma revisão da literatura sobre o manejo de remanescentes com o objetivo de conservação da biodiversidade em florestas tropicais, a fim de descrever diferentes métodos de manejo, quais conceitos norteiam esses métodos, e quais as lacunas existentes. Os métodos que foram revisados nesse capítulo foram: retirada dos fatores de degradação, adensamento, enriquecimento, controle de espécies nativas hiperabundantes e de espécies exóticas invasoras. Com base nos dados secundários e na identificação de lacunas, apresentamos propostas que visam orientar o manejo adaptativo de fragmentos florestais remanescentes para potencializar seu papel de conservação da biodiversidade. Por fim, no Capítulo 3, são apresentados os resultados de um experimento de manejo de fragmentos florestais, onde foi feito o enriquecimento com quatro espécies finais da sucessão: *Hymenaea courbaril*, *Copaifera langsdorffii*, *Myroxylon peruferum* e *Cariniana estrellensis*, que foram introduzidas usando as técnicas de: semeadura direta, plantio de mudas jovens e plantio de mudas maduras. A semeadura direta é a técnica que apresenta menor custo, mas foi bem sucedida apenas para *H. courbaril*, enquanto que a sobrevivência foi maior para as mudas maduras do que para as mudas jovens para todas as espécies. Nossos resultados demonstram que a relação custo/benefício do manejo de fragmentos será maior se for adotada uma estratégia

diferenciada de plantio para cada espécie, considerando suas características funcionais. Com esta tese, concluímos que as estratégias para conservação da biodiversidade em paisagens agrícolas altamente fragmentadas devem ser adotadas considerando a escala regional e não de cada fragmento, já que cada um apresenta um conjunto próprio de espécies e tem um papel único e importante na conservação da biodiversidade. Neste contexto, a restauração ecológica desses fragmentos é imprescindível para conservação do pool de espécies regional e para a manutenção da oferta de serviços ecossistêmicos.

Palavras-chave: restauração ecológica; florestas secundárias; Mata Atlântica; participação da diversidade; enriquecimento.

ABSTRACT

Second-growth and degraded old-growth forest remnants play an important role for provision of ecosystem services in human modified landscapes, especially because these remnants represent the last refugees for biodiversity, since they are the only forest habitat in most landscapes. In Brazilian Atlantic Forest, a highly fragmented biome, we evaluated the remnant floristic diversity in a highly fragmented river basin, and discussed how to increase the role of biodiversity conservation played by these forest patches. In Chapter 1, we assessed the diversity of regenerating and adults' layers in 12 forest patches in the landscape, described and compared the alpha, beta and gamma diversities, and finally analyzed the influence of landscape metrics on plant diversity. 297 species were sampled among 60 plots, and they represent an important biodiversity that must be conserved. Although at plot level the alpha diversity is low, the group of forest remnants (beta diversity) plays a crucial role to conserve the regional species pool. Besides, plant communities in 8 years old forest remnants presented highest diversity when compared to 13 or 30 years old patches, what shows the potential of young secondary forests for biodiversity conservation and the urgent need of restoration of old forest patches. For that matter, in Chapter 2, we reviewed the literature in order to analyze the state of art in tropical forest remnants restoration, different methods applied, the theoretical concepts that nurture the practice, and research gaps. We reviewed studies that presented the following methods: removal of degradation drivers, increase in population density, forest enrichment, control of hyper abundant native species and control of exotic invasive species. Based on research gaps and the reviewed secondary data, we present proposes to guide forest adaptive management aiming to increase their role of biodiversity conservation. Finally, at Chapter 3, we present the results of an enrichment experiment in three forest remnants in southeastern Brazil, in which we planted four tree native late successional species: *Hymenaea courbaril*, *Copaifera langsdorffii*, *Myroxylon peruiferum* and *Cariniana estrellensis*, which were introduced through direct seeding, planting of large seedlings and small seedlings. Direct seeding is the least expensive technique but was successful only for one large-seeded species, *Hymenaea courbaril*. Survival was greater for large than small seedlings for all species, suggesting that the additional cost of large seedlings is warranted to enhance success. Our results highlight that management strategies should be selected at species level to increase restoration success. With this study, we conclude that the conservation plans in highly fragmented landscapes should be taken at regional level, and not at forest patch level, since every forest remnant present a distinctive group of species that must be conserved, and therefore play a unique role for biodiversity conservation. For that matter, their

restoration is mandatory for the conservation of regional species pool and maintenance of ecosystem services provision.

Key words: ecological restoration; second-growth forests; Atlantic Forest; Additive partition of diversity; forest enrichment.

SUMÁRIO

1. Introdução Geral.....	15
2. Objetivos do Trabalho.....	17
3. Estrutura da Tese.....	17
4. Referências Bibliográficas.....	19
CAPÍTULO 1	22
Conservation potential for biodiversity conservation of highly deforested landscapes: a study case in Brazilian Atlantic Forest	22
1. Introduction.....	23
2. Methods	25
3. Results.....	33
4. Discussion.....	41
References.....	45
Supplementary Material.....	53
CAPÍTULO 2	65
Métodos de Manejo de Fragmentos Florestais: Revisão da literatura e propostas para orientar a prática	65
1. Introdução	66
2. Manejo de fragmentos: revisão da literatura.....	68
3. Rendimento operacional e gargalos econômicos para a prática de manejo de remanescentes florestais	86
4. Manejo Adaptativo de Remanescentes Florestais – Propostas para orientar a prática.....	88
5. Considerações finais	94
Referências Bibliográficas	96
CAPÍTULO 3	106
Enrichment planting strategies to restore degraded tropical forests in southeastern Brazil.....	106
Abstract.....	107
1. Introduction.....	107
2. Methods	109
3. Results.....	112
4. Discussion.....	114
Literature Cited	116
Supplementary Material.....	123
5. Considerações Finais	128

1. INTRODUÇÃO GERAL

Florestas secundárias ou primárias degradadas representam elementos frequentes em paisagens tropicais, e em alguns casos são os únicos habitats florestais em paisagens antrópicas (CHAZDON; PERES; et al., 2009). Ao mesmo tempo em que mais de metade das florestas tropicais atuais são áreas em regeneração (FAO, 2010), fragmentos antigos estão sendo continuamente degradados ou sendo substituídos por áreas antropizadas ou por sucessão secundária (FERRAZ et al., 2014; MOLIN et al., 2017). Neste contexto, é necessário compreender o papel desempenhado por cada um desses tipos de remanescentes florestais na conservação do pool de espécies regional.

O papel de conservação da biodiversidade desempenhado por florestas secundárias e primárias degradadas depende do contexto onde estão inseridas, e diversos fatores influenciam este processo de sucessão (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). A estrutura e dinâmica da paisagem, resultantes da perda de habitat e uso do solo para fins antrópicos, influenciam o estado de conservação das florestas remanescentes, definindo sua área, conectividade, e forma, por exemplo. A influência desses fatores que atuam em escala regional sobre a biodiversidade tem sido alvo de estudo nos últimos anos (PINTO et al., 2010; NABE-NIELSEN et al., 2010; COSTANZA et al., 2011; CUSHMAN et al., 2011; PEREIRA et al., 2013; RIGUEIRA et al., 2013, entre outros). Ao mesmo tempo, o regime de distúrbios em escala local, como fogo, extração seletiva, entrada de gado, e a proliferação de espécies hiperabundantes, desempenham um importante papel na seleção de espécies e estruturação da comunidade vegetal, e em paisagens altamente fragmentadas, é possível que esses fatores tenham maior influência sobre a biodiversidade do que a estrutura e dinâmica da paisagem (BARLOW et al., 2016).

Como resultado da expansão histórica da fronteira agrícola e do processo de urbanização, a Floresta Atlântica está hoje representada principalmente por fragmentos pequenos, i.e. com área menor que 50ha, imersos em uma matriz antrópica dominada por pastagens, culturas agrícolas e áreas urbanas (TABARELLI et al., 2004; RIBEIRO et al., 2009). O estado de São Paulo apresenta semelhante panorama, restando apenas aproximadamente 17,5% de cobertura com vegetação nativa, dos quais apenas 4,54% são de remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual (Instituto Florestal, 2011). Nesse contexto de paisagem agrícola tecnificada, com elevada fragmentação, os

diferentes regimes de distúrbio aos quais os remanescentes são submetidos, em função dos diferentes usos agrícolas do entorno, implicam na definição de trajetórias sucessionais distintas, o que aumenta a diferenciação entre as comunidades florestais. Nesse contexto, é possível observar um aumento na diversidade beta, proporcionando o acúmulo de maior número de espécies na escala da paisagem, mesmo que cada remanescente apresente baixa riqueza ou diversidade (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2013; BECA et al., 2017).

Nesse cenário, a restauração ecológica surge como uma ciência que auxilia o restabelecimento de um ecossistema que foi degradado, danificado ou destruído (SER, 2004). A restauração ocorre quando um ecossistema não consegue se recuperar naturalmente de um distúrbio, ou quando este processo poderia demorar séculos para acontecer (CHAZDON, 2003). O conceito atual de restauração estabelece que, para a efetiva conservação da biodiversidade, é necessário considerar todos os elementos da paisagem, tendo em vista que cada um deles desempenha um papel distinto na conservação do pool de espécies regionais. Assim, associado à restauração de áreas abertas, é imprescindível a restauração de remanescentes florestais degradados e o favorecimento da regeneração natural e da sucessão secundária, já que esses fragmentos remanescentes representam os únicos habitats florestais que fazem a conservação da biodiversidade remanescente na maioria das paisagens (LAESTADIUS et al., 2015; URIARTE; CHAZDON, 2016).

A inclusão dos remanescentes florestais em projetos de conservação e restauração na escala da paisagem torna-se ainda mais importante quando consideramos as metas ambiciosas de restaurar 15% das áreas degradadas (Declaração de Aichi-Nagoya, ONU, 2014), ou 150 milhões de hectares (Bonn Challenge, 2011) no mundo até 2020, ou ainda 350 milhões de hectares de áreas degradadas até 2030 (New York Declaration on Forests, 2014). No Brasil, metas ambiciosas também foram estabelecidas: em 2015, o governo federal se comprometeu a restaurar 12 milhões de florestas até 2020 (Decreto Federal Nº 8.972, 23 de janeiro de 2017), e o Pacto pela Restauração da Floresta Atlântica tem como objetivo viabilizar a restauração de 15 milhões de hectares até 2050 (CALMON et al., 2011). Projetos de restauração de áreas já desmatadas, além de mais caros e com um pool de espécies menor, podem gerar deslocamento do uso da terra e desmatamentos em outras regiões (LATAWIEC et al., 2015), por isso é importante considerar diversas estratégias para restauração em larga escala, incluindo o manejo de fragmentos degradados.

Dentre as diversas técnicas de restauração que podem ser aplicadas conforme o grau de degradação sofrido pelo ecossistema natural, o controle de espécies hiperabundantes e o enriquecimento com espécies nativas de grupos funcionais comprometidos apresentam-se como técnicas que permitem aumentar a diversidade florística e funcional desses fragmentos naturais, potencializando a volta do ecossistema a uma trajetória sucessional aceitável (BRANCALION et al., 2015; VIDAL et al., 2016). O manejo é recomendado para remanescentes florestais que ainda apresentam alguma resiliência, mas que apresentam diversidade florística e/ou funcional tão baixa a ponto de comprometer os serviços ambientais providos por aquele ecossistema. No entanto, o foco da restauração ecológica tem sido a restauração de áreas desmatadas, e poucos estudos testaram métodos de restauração de fragmentos florestais remanescentes, especialmente com objetivo de potencializar seu papel de conservação da biodiversidade regional. Esta lacuna de dados e conhecimento dificulta a orientação de projetos e delineamento de experimentos em campo (VIANI et al., 2015).

2. OBJETIVO DO TRABALHO

Esta tese tem como objetivo geral analisar o papel de conservação da biodiversidade desempenhado por fragmentos florestais remanescentes em paisagens agrícolas altamente fragmentadas, e discutir as possíveis ações de manejo que poderiam potencializar este papel. Para atender a este objetivo, investigamos: (1) Qual a diversidade florística de fragmentos florestais remanescentes inseridos numa paisagem agrícola altamente fragmentada?; (2) Qual o conhecimento científico atual sobre manejo de fragmentos com o objetivo de conservação da biodiversidade?; e (3) O enriquecimento de fragmentos florestais degradados com espécies nativas de grupos funcionais comprometidos pode contribuir para restauração ecológica desses fragmentos?

3. ESTRUTURA DA TESE

No **Capítulo 1**, avaliamos a diversidade florística de fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual inseridos em paisagens agrícolas com elevada fragmentação,

considerando duas situações: fragmentos inseridos em uma matriz de cana-de-açúcar e fragmentos inseridos em uma matriz de pastagem, duas das principais paisagens agrícolas dominantes do estado de São Paulo e de vários outros estados brasileiros. Concluímos que as florestas secundárias são importantes elementos para conservação da biodiversidade na paisagem, e que os fragmentos degradados de floresta primária ainda contem uma importante diversidade de espécies, mas que demandam ações de manejo para potencializar este papel. Concluímos que matriz agrícola onde os fragmentos estão inseridos exercem influências distintas sobre a comunidade vegetal, visto que apresentam diferentes regimes de distúrbios que definem trajetórias sucessionais distintas. Neste contexto, concluímos que a conservação da biodiversidade, em paisagens altamente fragmentadas e com baixa cobertura florestal, deve ser planejada na escala regional, considerando os diferentes fragmentos existentes na paisagem, já que, em conjunto, eles desempenham um importante papel de conservação da diversidade de espécies arbustivo-arbóreas que não seria encontrado analisando os fragmentos isoladamente.

Considerando a necessidade de restauração de fragmentos florestais, no **Capítulo 2**, apresentamos uma revisão da literatura sobre métodos de restauração utilizados para manejo de fragmentos, com o objetivo de conservação da biodiversidade. Com base em dados secundários, discutimos como implementar o manejo adaptativo e o delineamento de estudos de manejo, de forma a potencializar o papel de conservação da biodiversidade desses fragmentos florestais em paisagens agrícolas muito fragmentadas, a fim de orientar trabalhos futuros nesta área de estudo e prática.

Por fim, no **Capítulo 3**, discutimos os resultados de um experimento de enriquecimento para a restauração de três fragmentos degradados na bacia do Rio Corumbataí. Utilizamos quatro espécies finais da sucessão: *Hymenaea courbaril*, *Copaifera langsdorffii*, *Myroxylon peruiferum* e *Cariniana estrellensis*, que foram introduzidas usando as técnicas de: semeadura direta, plantio de mudas jovens (indivíduos com até 2 meses de viveiro) e plantio de mudas maduras (indivíduos com até 8 meses de viveiro). Entre os três métodos testados, o plantio de mudas maduras apresentou o melhor desempenho e melhor curso-benefício, mesmo considerando o maior custo para produção das mudas. Para uma das espécies, no entanto, a semeadura direta foi o melhor método, e neste contexto, discutimos que a escolha do método mais adequado deve considerar as características funcionais e ecológicas das espécies. Por

fim, discutimos que a restauração ecológica é altamente dependente da precipitação, visto que o experimento foi implantado num ano atípicamente seco, e que, em casos de elevada variabilidade interanual na quantidade de chuvas, espécies com sementes grandes e dormência (tegumento impermeável) podem ser as mais recomendadas para plantios de enriquecimento.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F. P. L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F.; CHAZDON, R. L.; MEAVE J. A.; NORDEN, N.; SANTOS, B. A.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, 2015.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; RÖS, M.; ESCOBAR, F.; et al. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. (T. Kitzberger, Ed.). **Journal of Ecology**, v. 101, n. 6, p. 1449–1458, 2013.
- BARLOW, J.; LENNOX, G. D.; FERREIRA, J.; et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144–147, 2016.
- BECA, G.; VANCINE, M. H.; CARVALHO, C. S.; et al. High mammal species turnover in forest patches immersed in biofuel plantations. **Biological Conservation**, *in press*, 2017.
- BRANCALION, P. H. S.; GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R. R. **Restauração Florestal**. 1° ed. São Paulo - SP: Oficina de Textos, 2015.
- CALMON, M.; BRANCALION, P. H. S.; PAESE, A.; et al. Emerging Threats and Opportunities for Large-Scale Ecological Restoration in the Atlantic Forest of Brazil. **Restoration Ecology**, v. 19, n. 2, p. 154–158, 2011.
- CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 1–2, p. 51–71, 2003.

- CHAZDON, R. L.; PERES, C. A.; DENT, D.; et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation biology**, v. 23, n. 6, p. 1406–17, 2009.
- COSTANZA, J. K.; MOODY, A.; PEET, R. K. Multi-scale environmental heterogeneity as a predictor of plant species richness. **Landscape Ecology**, v. 26, n. 6, p. 851–864, 2011.
- CUSHMAN, S. A.; SHIRK, A.; LANDGUTH, E. L. Separating the effects of habitat area, fragmentation and matrix resistance on genetic differentiation in complex landscapes. **Landscape Ecology**, v. 27, n. 3, p. 369–380, 2011.
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations. **Global Forest Resources Assessment**. Rome, Italy, 2010.
- FERRAZ, S. F. B.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; CASSIANO, C. C.; et al. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? **Landscape Ecology**, v. 29, n. 2, p. 187–200, 2014.
- LAESTADIUS, L.; BUCKINGHAM, K.; MAGINNIS, S.; SAINT-LAURENT, C. Before Bonn and beyond: the history and future of forest landscape restoration. **Unasylva**, v. 245, n. 66, p. 11–17, 2015.
- LATAWIEC, A. E.; STRASSBURG, B. B.; BRANCALION, P. H.; RODRIGUES, R. R.; GARDNER, T. Creating space for large-scale restoration in tropical agricultural landscapes. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 13, n. 4, p. 211–218, 2015.
- MOLIN, P. G.; GERGEL, S. E.; SOARES-FILHO, B. S.; FERRAZ, S. F. B. Spatial determinants of Atlantic Forest loss and recovery in Brazil. **Landscape Ecology**, 2017. Springer Netherlands.
- NABE-NIELSEN, J.; SIBLY, R. M.; FORCHHAMMER, M. C.; FORBES, V. E.; TOPPING, C. J. The effects of landscape modifications on the long-term persistence of animal populations. **PloS One**, v. 5, n. 1, p. e8932, 2010.
- PEREIRA, L. C. DA S. M.; OLIVEIRA, C. DE C. C. DE; TOREZAN, J. M. D. Woody Species Regeneration in Atlantic Forest Restoration Sites Depends on Surrounding Landscape. **Natureza & Conservação**, v. 11, n. 2, p. 138–144, 2013.
- PINTO, S. R. R.; MENDES, G.; SANTOS, A. M. M.; et al. Landscape attributes drive complex spatial microclimate configuration of Brazilian Atlantic forest fragments. **Tropical Conservation Science**, v. 3, n. 4, p. 389–402, 2010.

- RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, 2009.
- RIGUEIRA, D. M. G.; ROCHA, P. L. B. DA; MARIANO-NETO, E. Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: Resources for conservation. **Biodiversity and Conservation**, v. 22, n. 13–14, p. 3141–3163, 2013.
- TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. DA; GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, v. 13, p. 1419–1425, 2004.
- URIARTE, M.; CHAZDON, R. L. Incorporating natural regeneration in forest landscape restoration in tropical regions: synthesis and key research gaps. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 915–924, 2016.
- VIANI, R. A. G.; MELLO, F. N. A.; CHI, I. E.; BRANCALION, P. H. S. A new focus for ecological restoration: management of degraded forest remnants in fragmented landscapes. **GPL news**, v. november, n. 12, p. 5–9, 2015.
- VIDAL, C. Y.; MANGUEIRA, J. R.; FARAH, F. T.; ROTHER, D. C.; RODRIGUES, R. R. Biodiversity Conservation of Forests and their Ecological Restoration in Highly-modified Landscapes. In: C. Gheler-Costa; M. C. Lyra-Jorge; L. M. Verdade (Eds.); **Biodiversity in Agricultural Landscapes of Southeastern Brazil**. p.342, 2016. Berlim: DE GRUYTER OPEN.

CAPÍTULO 1

The potential for biodiversity conservation of highly deforested landscapes: a study case in Brazilian Atlantic Forest

Julia R. S. A. Mangueira, Leandro T. A. Vieira, Thaís N. Azevedo, Ana Paula S. Sabino, Kátia M. M. P. B. Ferraz, Sílvio F. Ferraz, Ricardo R. Rodrigues

Artigo a ser submetido à revista “Forest Ecology and Management”.

1. INTRODUCTION

Tropical forests host among one-half and two-thirds of the Earth's terrestrial biodiversity (GARDNER et al., 2010), but most of them are regenerating or recovering from past disturbances (FAO, 2012). Although we must recognize that the total biodiversity of pristine forests will never be supported by regenerating forests (GIBSON et al., 2011), recent studies have reported the importance of secondary forests and remnant areas outside forest reserves to conserve biodiversity, provision of ecosystem services, stepping stones, fauna and flora refugees, among others (NORDEN et al., 2009; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2009; CHAZDON; PERES; et al., 2009; BRANCALION, PEDRO H. S. et al., 2012; VIANI et al., 2015; POORTER et al., 2016). This is particularly important for Brazilian Atlantic Forest, where most of its original area has been lost (RIBEIRO et al., 2009) and, despite it is considered one of the five global biodiversity hotspots, it still experiences annual deforestation rates of more than 20.000 ha (SOARES-FILHO et al., 2014).

Forest cover changes come from deforestation, but some tropical regions also experience spontaneous regeneration, mainly due to land abandonment, which sometimes overcome habitat loss (RUDEL et al., 2002; MOLIN et al., 2017). Therefore, highly-modified landscapes are typically an agro-mosaic containing forest fragments with different degradation history and drivers, that usually include i) old-growth forest fragments that have never experienced clear-cutting, but still have suffered from anthropogenic disturbances and hence are degraded, and ii) secondary forests that are regenerating after clear-cut, fire or the abandonment of croplands and pastures (GARDNER et al., 2009; MOLIN et al., 2017). Besides the increase in studies about Brazilian Atlantic Forest, still little is known about its remnant biodiversity. Less than 1% of the remnant area has been sampled, and most of the current knowledge about this domain comes from private lands and areas outside forest reserves (LIMA et al., 2015).

The different disturbance regimes to which these forest remnants are exposed play an important role on defining plant community, because of its deleterious effects for some groups, such as large seeded and late successional species, and also because it favors the proliferation of pioneer species and vines, for example (MELO et al., 2007; LIEBSCH et al., 2008; LÔBO et al., 2011; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015).

Disturbances are also responsible for increasing the compositional and functional differentiation among forest patches, especially in highly deforested landscapes with long land-use history. So, although local biota is threatened by repeated disturbances, there might be an increase in regional diversity, due to this landscape-moderated dissimilarity of local communities (TSCHARNTKE et al., 2012; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2013). The influence of landscape structure increase when fragmentation is higher, as in our study region, where forest remnants undergoing disturbance effects can persist in an alternative steady state of arrested succession, because ecological processes (such as pollination and seed dispersal) are limited due to low forest cover (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015).

The degree of change in species diversity along a range of samples, habitats or communities is measured by beta-diversity (β), since it provides a direct link between biodiversity at local (α diversity) and regional scales (γ diversity) (MAGURRAN, 1988). Although there is a great variety of methods to measure and analyze β diversity (TUOMISTO, 2010), and there is little consensus on the literature of which analysis is better for each study (ANDERSON et al., 2011), additive partition of biodiversity is a promising approach to analyze patterns of diversity sampled from hierarchically studies (CRIST et al., 2003). Using this method, it is possible to decompose γ diversity into α and β components that are expressed in units of species richness, what allows their comparison across spatial sampling scales (VEECH et al., 2002).

Studies with beta-diversity are important to understand the mechanisms that maintain biodiversity along local to larger scales, and therefore are useful to develop and implement conservation strategies at landscape scale (SOCOLAR et al., 2016). In Atlantic Forests, few studies have analyzed beta-diversity patterns. Similar patterns of high species turnover among forest remnants and landscapes were found for plants and also for large-bodied animals (MACHADO et al., 2016; BECA et al., 2017), and a high accumulation of species, even when compared to protected areas (FARAH et al., in preparation). These results must be considered when conservation plans for Atlantic Forest are designed, considering that biodiversity is spread in most landscapes, rather than restricted to large and old-growth forest remnants.

An important point to increase feasibility of such large-scale conservations plans is to take into account not only how communities are structured along landscapes, but also the historical transformations that habitat patches and biodiversity were submitted to (MOLIN et al., 2017). This is particularly important in dynamic landscapes, where

deforestation, regeneration, harvesting, grazing and urbanization, among others, have shaped the distribution of patches along the landscape and played an important role on selecting species (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). For that matter, the actual perspective of restoration defines that it is crucial to include multiple forms of different habitat types in conservation plans, together with restoration of cleared areas and other land uses, in order to enhance ecological integrity at larger scales (LAESTADIUS et al., 2015). It considers that each type of habitat has a different contribution for regional biodiversity, and together they provide more options for the persistence of populations of threatened and endangered species (CHAZDON; LAESTADIUS, 2016).

To discuss these issues, we assessed the floristic composition and diversity of 60 plots embedded in a human modified landscape highly fragmented and with a dynamic history of occupation, in order to understand what is the remaining plant community, and what is the role played by degraded old-growth forests and secondary forest remnants on overall biodiversity conservation. We assessed not only species composition, but also the presence of important functional groups, such as animal-dispersed and late successional species. Moreover, we analyzed the patterns of plant diversity at local scale (alpha diversity) and at different landscape scales (beta diversity), in order to understand how these elements contributes to regional diversity (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2013; SOCOLAR et al., 2016). To our knowledge, only Machado et al. (2016) and Bergamin et al. (2017) analyzed patterns of beta diversity of native vegetation in Brazilian Atlantic Forest, so this remains an open field for studies in such a fragmented landscape. Finally, we assessed the influence of landscape structure and dynamic metrics, in an attempt to understand what is the role played by these attributes over plant community composition in landscapes below fragmentation thresholds (PREVEDELLO; VIEIRA, 2009; BANKS-LEITE et al., 2014).

2. METHODS

STUDY SITE

Study areas are located in the countryside of São Paulo state, Brazil, in the Corumbataí River basin. It is located between the latitudes 22° 04' 46" S and 22° 41' 28" S, and longitudes 47° 26' 23" W and 47° 56' 15" W and covers an area of

approximately 1,700 km² (CASSIANO et al., 2013). Eight municipalities are totally or partially inserted in this basin, containing *c.* 650 000 inhabitants. Most of the area is flat relief, only interrupted by basaltic cuestas, which still maintain larger portion of native vegetation. The basin is located in a transition of Atlantic Forest to Brazilian Savanna (Cerrado), and its vegetation is composed mostly by seasonal deciduous and semideciduous forests (GARCIA et al., 2006).

The replacement of forests to agricultural uses goes back to early 19th century, and nowadays the main agricultural land uses are sugarcane plantations and pasturelands. This region, however, has a very dynamic history, with cycles of different agricultural crops, mainly sugarcane, coffee, silviculture, and in smaller scale, row crops and fruticulture (GARCIA et al., 2006). Together with increasing urbanization, these dynamic cycles of high technological agriculture and recurrent impacts to forest remnants (such as regular fires and pesticides) have influenced the distribution of native vegetation along the basin. Valente and Vettorazzi (2005) concluded that, in 2001, 90% of forest remnants were smaller than 5 ha, and less than 1% were larger than 85 ha. Ferraz et al. (2014), however, observed an increase in forest cover, of 8-15% and 10% in sugarcane landscapes and pasturelands, respectively. This expansion happened mostly near previously existing forest remnants, so current remnants are highly heterogeneous. Although the authors observed that forest regeneration has overcome forest loss, old-growth forests are being replaced by young secondary forests, which represent an overall decrease in habitat quality.

LANDSCAPES SELECTION, STRUCTURE AND DYNAMIC METRICS

In 2010, six landscapes were selected to be representative to the predominant agricultural matrices of Corumbataí river basin, therefore, three landscapes were selected in sugarcane matrix and three in pasture matrix. The landscapes are 4 km x 4 km large, and presented at least 10% of native vegetation cover and at least 70% of agricultural matrix in 2008, the latest satellite image available when the selection was performed. The images were photointerpreted and the following land-use classes were considered: sugarcane, pasture, native vegetation cover, orange plantations, eucalyptus plantations, urban areas and others. See details of landscape selection in Ferraz et al. (2014).

To describe the structure of each landscape, we have used five metrics: Mean Forest Age (in years), Local Forest Neighborhood Dominance (in %), Local Forest Cover (%), Elevation (in meters), Forest Proximity (unitless) and Forest Contiguity (unitless). To assess landscapes dynamic, aerial photographs from 1962, 1978 and 1995, and satellite images of 2008 (used as reference for mapping) were also photointerpreted and classified using the same land-use classes. Land-use transitions of each landscape were analyzed to calculate the following metrics: Mean Annual Forest Change rate and Forest Change Curvature Profile. All metrics are described in Table 1 and follow the methods proposed by Ferraz et al. (2014).

Table 1. Description of landscape structure and dynamic parameters selected in the Corumbataí River Basin.

Landscape Metrics	Unit	Description
Mean Forest Age (FA)	Years	Calculated as the overlaying of land cover maps, using the difference between the most recent date and the first years of occurrence in the past.
Local Forest Neighborhood Dominance (FORNEIGH)	%	The proportion of surrounding cells around each forest focal cell (1 ha) covered by forest.
Local Forest Cover (FORCOVER)	%	Proportion of each focal cell (1 ha) covered by forest.
Forest Proximity (PROX)	Unit less	Used as a surrogate of local connectivity, the mean proximity index of forest present in a 2km buffer around forest cells (1 ha).
Forest Contiguity (FORCONT)	Unit less	Calculated as the relative size of forest patches in relation to each landscape.
Elevation	Meters	Obtained from the digital elevation

Table 1. Description of landscape structure and dynamic parameters selected in the Corumbataí River Basin.

Landscape Metrics	Unit	Description
		model ASTER (Advanced Spaceborne Thermal Emission And Reflection Radiometer) which image was acquired on October 2011.
Mean Annual Forest Change rate (q)	%/year	It measures the annual forest change rate on focal cells (1 ha) using the annual rate of forest change equation (FAO, 1995). Positive values represent forest increment and negative values represent forest loss over the years.
Forest Change Curve Profile (FCCP)	Unit less	It is calculated to describe when forest changes are concentrated over time: positive values represent forest changes in earlier years, and negative values represent forest changes concentrated in recent years.

VEGETATION SAMPLING AND BIOTIC DATA

We conducted floristic assessments in 12 Seasonal Semideciduous Forest remnants in the Corumbataí River basin, six embedded in sugarcane landscapes and six in pasturelands. We considered forest remnants to be all natural forest habitats in the landscapes, regardless of their stage of succession. In two forest remnants in each of the six selected landscapes, individuals of shrub and tree species were sampled (Fig. 1). In each remnant, five plots of 30 x 8 meters were established for adults sampling, and regenerating individuals were sampled in a sub-plot of 30 x 2 meters. Therefore, in

total, we sampled 1.44 ha for adults and 0.36 ha for regenerating individuals. All plots were established at edge-interior direction at least 3 meters distant from the edge, in order to avoid large canopy gaps, grasses and vines. In total, 60 plots were sampled in the Corumbataí River basin, 30 in forest remnants embedded in sugarcane matrix and 30 in pasturelands. The distance among sampled remnants varied from 0.2 to 2.5 km in sugarcane landscapes, and 0.6 to 1.2 km in pasturelands.

We sampled two forest layers in each plot. All individuals with circumference at breast height (CBH) \geq 15cm were considered adults (including arborescent palms), and all individuals with CBH < 15 and at least 30 cm high were considered regenerating. All sampled individuals were identified to species level, by comparing to ESA Herbarium (ESALQ/USP) collection and consultancy to experts. We excluded from data exotic species and other life forms (vines and herbs, mainly), individuals that we could not classify to at least family level, and dead adult individuals.

All species were classified into three functional groups (Supplementary Material - Table 1), based on literature data and consultancy to experts. For seed dispersal syndrome, species were classified as Autochoric, Zoolochoric, Anemochoric and Unclassified (*sensu* VAN DER PIJL, 1982). For successional group, we classified species as Pioneer, Non-Pioneer of Canopy (which includes species that reaches the canopy and sub-canopy), Understorey, and Unclassified (which includes species that we do not have enough information for classification and also species typical from others physiognomies) (adapted from WHITMORE, 1989; GANDOLFI, 2000). Finally, for life form, we used Undershrub, Shrub, Treelet, Tree, Palm, and Unclassified. For dispersal syndrome, some species were classified into two classes, mainly due to primary and secondary syndromes. For life form, some species were also classified into two or three groups, due to phenotypic variation on the study region. These mixed categories were included in order to avoid missing information, to allow the inclusion of contrasting classification of species in the literature, and to consider phenotypic variation of species. We also classified species according to their threatening status, following the Brazilian governmental Red List (available at <http://www.cnflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/listavermelha>).

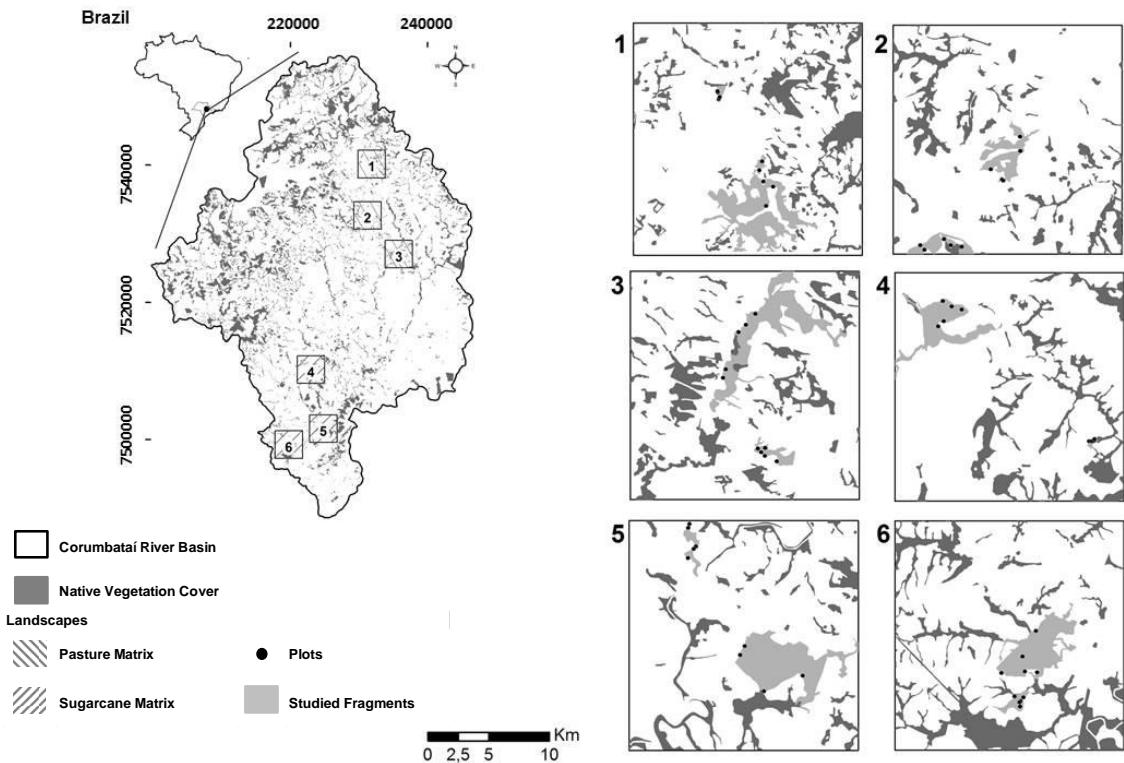


Fig. 1. Distribution of the landscapes dominated by pastureland (1-3) and sugarcane (4-6) in the Corumbataí river basin (southeastern Brazil), with corresponding land-use classes, with a highlight to the two forest remnants and plots sampled in each landscape.

DATA ANALYSES

Overall Plant Diversity

Since regenerating and adult individuals' abundance varied considerably among plots, we used the Fisher alpha diversity index (FISHER et al., 1943) to describe biodiversity among plots, remnants and landscapes, and also to compare diversity with landscape structure and dynamic metrics (see next section). This index is insensitive to sample size (MAGURRAN, 1988) and it has been previously used for ecological studies in fragmented landscapes (LAURANCE et al., 2001; BENCHIMOL; PERES, 2015). Low values of Fisher alpha indicate that few species are added as the sampling size increase, what means higher dominance by common species. When alpha value is high, rare species are more abundant, and increasing sampling size adds more species (MAGURRAN, 1988). Thus, to freely compare and describe plant diversity we

performed the Fisher alpha diversity index for all 60 plots considering adult and regenerating individuals together and separately.

In order to assess whether the regenerating layer and adult layer were correlated to each other, we performed the Mantel test considering the Euclidean distance after a Hellinger transformation, which is appropriated to reduce the importance of large abundances (BORCARD et al. 2011). We tested the significance of the correlations through 999 randomly permutations (LEGENDRE AND LEGENDRE, 2012). If there was a relationship between the two distance matrices, further analysis would be expected to produce the same outcomes for both vegetation layers.

Considering that most forest remnants in the landscapes experienced forest suppression and/or regeneration, we assessed differences in floristic diversity among groups of regeneration. We assembled the plots into four groups according to their time of regeneration (time since abandonment from previous anthropic uses), based on aerial photographs and satellite images used to calculate landscape dynamic metrics: 1) 20 plots with at least 30 years of regeneration (i.e., in 1978, these plots were already forests. For analyses purposes, we included in this group 9 plots that were already classified as forests in 1962); 2) 17 plots with at least 13 years of regeneration (i.e., plots that started to be classified as forests in 1995); 3) 17 plots with at least 8 years of regeneration (i.e., plots that started to be classified as forests in 2000); and finally 4) 5 plots that are *Eucalyptus* plantations that have been abandoned and now present an understorey of native species regeneration, but still can't be considered forest. We have used 59 plots in this analyses, one plot has been excluded due to missing landscape information. As response variable, we have used Fisher alpha. Adults and regenerating individuals were analyzed together and separately. We constructed box-plots to visualize the differences between diversities of adult and regenerating layers among different ages of regeneration and among agricultural matrix (pastureland and sugarcane). We performed a two-way ANOVA to test the differences of Fisher's diversity and richness between type of matrix and years of regeneration, considering a significance level of 5%.

Partition of diversity

To better understand how diversity is distributed along the landscape and the relationship of its components among different scales, we performed a partition of

diversity. Since the composition and diversity of the 59 plots were very heterogeneous regarding the agricultural matrix and years of regeneration (one was excluded due to missing information), we performed an Additive Partitioning of diversity using the Shannon Weiner index and species richness, available in vegan package (OKSANEN et al. 2016) in R (R Core Team 2016). This analysis decompose gama (γ) diversity into alpha (α) and beta (β) components that are expressed in the same units (CRIST et al., 2003). Thus, the total species diversity and richness (γ) found for entire region is partitioned into the average diversity and richness that occur for each plot (α) and among plots (β), so the contributions of α and β to total diversity can be compared across the hierarchical sampling design (CRIST et al., 2003). In other words, we tested whether the gamma diversity and richness (γ) are randomly decomposed into alpha (each plot) and among three levels of beta diversity: β_1 – among forest remnants; β_2 – among landscapes; and β_3 – among matrices. We randomized 999 times to generate a distribution of expected values for each component of diversity and richness according the null model. Null-models are greatly indicated for analyzing different components of diversity, by comparing the observed similarity in community composition to that expected assuming random assembly, and also by correcting for differences in species richness between localities (CHASE et al., 2011). This approach is especially recommended when changes in β diversity are simultaneous with differences in α and/or γ diversity, as in the case of habitat loss (PÜTTKER et al., 2015). Specifically, $p<0,05$ indicates that alpha and beta diversity and richness is higher or lower than expected according to the null hypothesis, which means that there are differences in diversity and richness between plots (α_{plot}), among forest remnants (β_{rem}), among landscapes (β_{lan}) or among matrices (β_{mat}). To visualize these results, a bar chart was plotted with the proportion of contribution to gamma diversity and richness of each component observed against expected.

Influence of landscape metrics on species composition

To assess the influence of dynamic and structure of landscape on vegetation composition, we applied a Canonical Redundancy Analysis (RDA; RAO 1964). RDA is a constrained ordination method that preserves the Euclidean distances among sites in the full-dimensional space. This analysis was performed at plot level, and we used 58 plots - two were excluded due to lack of landscape information. Also, to diminish noise

which could mask patterns (TER BRAAK 1995), we considered in the analysis only species recorded in more than one plot. Thus, out of 297 species, 100 were recorded at one site only, so we analyzed a matrix of 197 species *vs* 58 plots considering adults and regenerating species together. For adult species, out of 161 species, we analyzed 99, and for regenerating layer, out of 238 species, 160 species were analyzed. For longer gradients or landscapes, as in our study case, many species are replaced by others along the gradient, which generates many zeros in the species data matrix (LEGENDRE AND GALLAGHER 2001), even after rare species are excluded. To minimize this issue, we performed a resemblance matrix among sites using Hellinger's transformation of species data (LEGENDRE AND GALLAGHER 2001), which results in a matrix of distance that is appropriate for the analysis of community composition (LEGENDRE AND LEGENDRE 1998). On the environmental matrix used as a constraining matrix on RDA, we used the landscape structure, dynamic metrics and elevation for each plot obtained from the digital elevation model ASTER (Advanced Spaceborne Thermal Emission And Reflection Radiometer) which image was acquired on October 2011. Since environmental matrix has different units, we also performed standardization on the environmental matrix by scaling each datum to zero mean and unit variance. Both transformations were realized using Deconstand function in R. There were no significant autocorrelation among landscape metrics after Spearman test, considering $\alpha=0.05$. To estimate the approximated significance of the relationship between the floristic data set and the environmental variables, we applied a Monte Carlo test with 999 random permutations, assuming H_0 as a non-linear relationship between the matrices. To perform this analyses, we used the “Vegan package” (OKSANEN et al. 2014) in the R statistical language and environment (R Development Core Team 2014).

3. RESULTS

VEGETATION DATA

In the landscape, 7686 individuals were sampled, which were classified into 297 species. 161 species and 1803 individuals were sampled as adults, and 5883 individuals from 238 species were sampled on the regeneration layer. Among adults, six species were not confirmed and two were classified until genus level, and among regenerating

species, two were not confirmed, eight were classified until genus level, and nine were classified to family level.

Fabaceae and Meliaceae were the most abundant families, each with more than 1.000 individuals sampled. The most abundant species on regeneration layer were the shrubs *Hybanthus atropurpureus* (A.St.-Hil.) Taub. and *Acnistus arborescens* (L.) Schldl., and among adults, the trees *Trichilia clausenii* C.DC., *Eugenia florida* DC. and *Cupania vernalis* Cambess. According to the Brazilian government, six of the species sampled are classified as “nearly threatened” (*Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg.; *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl.; *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos; *Ocotea puberula* (Rich.) Nees; *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart.), two are considered vulnerable (*Cedrela fissilis* Vell.; *Cedrela odorata* L.), and one is threatened (*Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze), but all were sampled with less than 5 individuals.

From more than half species (171), 10 or less individuals were sampled in all plots, and from 51 species, only one individual was sampled, most of them classified as Non-Pioneer of canopy trees. Most species were classified from shrub to tree (84%), and mainly classified as Non Pioneer of Canopy (39%), Understorey (24%) and Pioneer (17%). Almost 65% of species were classified as Zoochoric (including few species also classified as Autochoric and Anemochoric) and 21% were classified as Anemochoric (including few species also classified as Autochoric).

The similarity among plots was correlated between tree layer and regenerating layer according Mantel test ($r=0,38$; $p=0,001$). In other words, the similarity in species composition found among plots for adult tree species is the same that found for regenerating layer.

Considering the agricultural matrix, pastureland was richer and more diverse (247 species; Fisher alpha: 480.7) than sugarcane (192 species; Fisher alpha: 365.9). In the landscape, the regeneration layer was more diverse than the adults' layer (Fisher alpha: 488.1 and 407.4, respectively), and species density is estimated to be 111 and 661 species/ha, respectively. At the landscape, total density found was 1252 adult ind. ha^{-1} and 16341 regenerating ind. ha^{-1} . At plot level, adult individuals' diversity (Fisher alpha) ranged from 2.23 to 23.15 (8.02 in average). For the regeneration layer, diversity ranged from 2.83 to 22.42 (9.10 in average; Fig. 2). Considering adults only, this analysis indicates a significant difference between years of regeneration ($F=2.855$, $p=0.046$), but not for matrix ($F=3.636$, $p=0.062$) or the interaction ($F=0.464$, $p=0.631$).

For regenerating layer, the two-way ANOVA indicates a significant difference in Fisher's diversity among agricultural matrices ($F=6.116$, $p=0.0168$), but not to years of regeneration ($F=1.137$, $p=0.343$) or their interaction ($F=2.037$, $p=0.141$). Finally, for adults and regenerating layers together, the same results were found: diversity is different between pasture and sugarcane ($F=4.251$, $p=0.044$) but not different considering the years of regeneration ($F=1.451$, $p=0.238$) or the interaction between the two variables ($F=0.882$, $p=0.42$). For species richness, there was no significant difference in all analysis. Overall, the diversity is higher in pasture than in sugarcane matrix (except for adults), higher in eight years of regeneration than 30 years, and lowest in 13 years of regeneration.

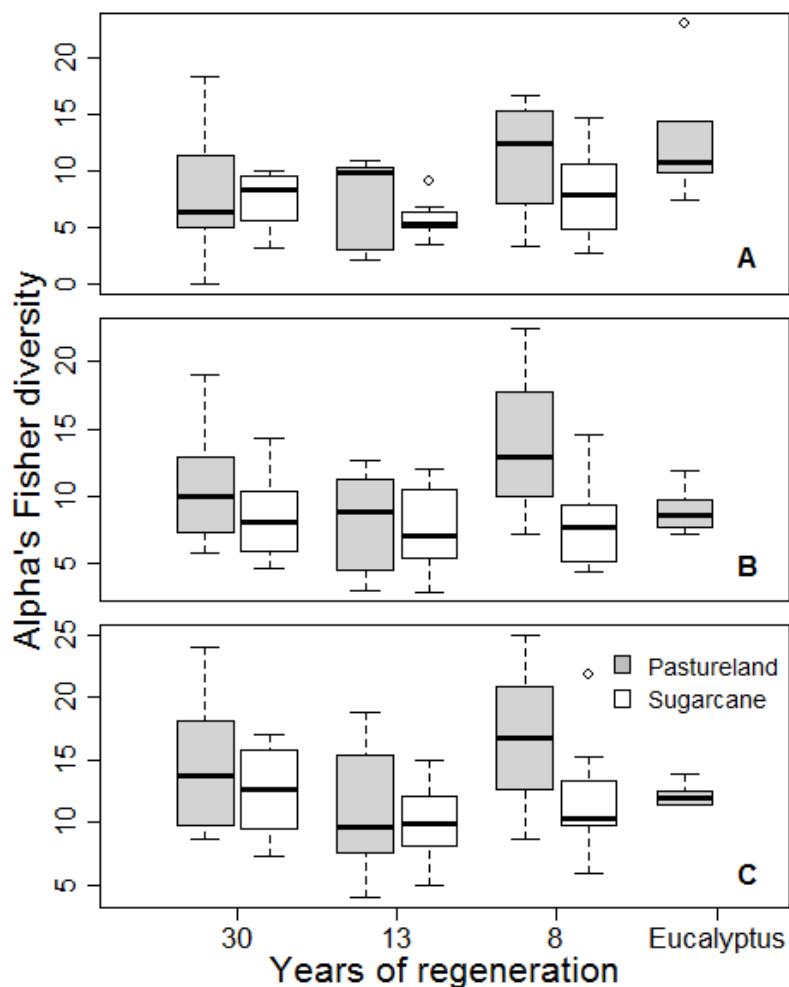


Fig. 2. Plant diversity among agricultural matrices (pasturelands and sugarcane), years of regeneration (time since abandonment) and abandoned *Eucalyptus* with native species' understory, on 60 sampling plots on the Corumbataí river basin, Brazil. A: adult layer; B: regeneration layer; and C: adults and regenerating together.

PARTITION OF DIVERSITY

The total diversity and richness differed significantly from null model for all alpha and beta components, considering the adults and regenerating together or separately (Fig. 3). More than 40% of total diversity was due to alpha component alone in all cases (for regenerating and adults together, it was close to 60%), but it was significantly lower than expected. Beta components among forest remnants (β_{rem}), among landscapes (β_{lan}) and among matrices (β_{mat}) were higher than expected for adults and regenerating, together or separately, but β_{rem} was particularly important for total diversity, comprising for 18%, 23% and 21% of adults and regenerating together, adults layer and regenerating layer, respectively. In other words, although a greater portion of total diversity is found locally (at plot level), differences among plots, landscapes and matrices are more important (significantly greater than expected) for total diversity than the alpha component.

In contrast with total diversity, for total species richness, less than 40% was due to alpha and β_{rem} together in all cases, and both were significantly lower than expected. β_{lan} and β_{mat} , on the other hand, were higher than expected and together they responded for more than 60% of total species richness, for adults and regenerating (together or separately).

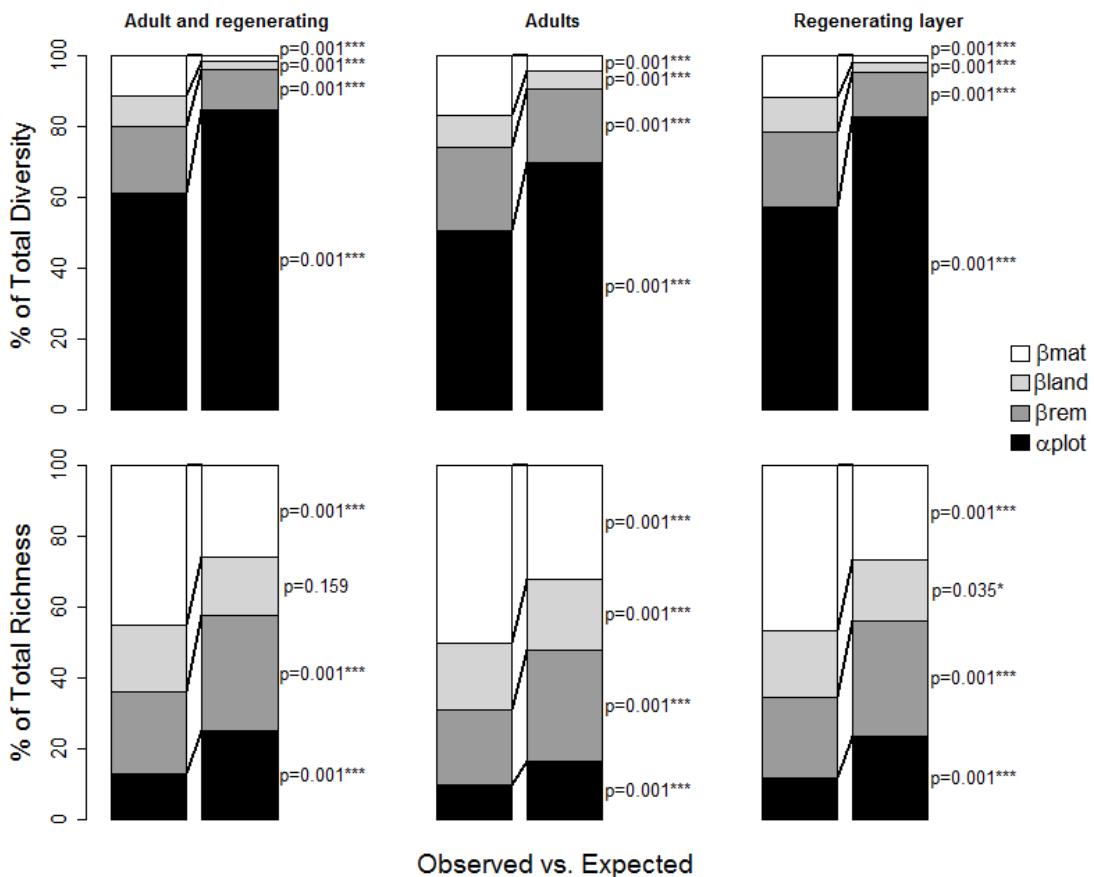


Fig 3. Additive partition of plant species diversity (Shannon index) and richness among 59 plots on the Corumbataí river basin, Brazil. Values are expressed as the percent of the total diversity and richness explained by each hierarchical level of sampling: α plot – Alpha diversity (plot level); β rem – Beta diversity among forest remnants; β lan - Beta diversity among landscapes; and β mat – Beta diversity among sugarcane and pastureland matrices. The observed partitions are compared to expected values obtained through randomization.

INFLUENCE OF LANDSCAPE STRUCTURE AND DYNAMIC METRICS ON SPECIES DISTRIBUTION

Overall, regeneration process have been dominant in pastureland plots and sugarcane plots were predominantly more stables, since some of them were kept without forest suppression or regeneration. These processes of regeneration and deforestation were concentrated in early years, but plant diversity among plots did not differ (Fig. 4).

In the Canonical Redundancy Analysis (RDA) considering all species together, adults and regenerating layer (Fig. 4a), the total inertia was 0.785, and the inertia of the constrained axes was 0.148, which means that the R^2 was 18.84. In other words, this value is the proportion of total variance in plant composition explained by landscape metrics. Also, the relationship between the floristic data set and the landscapes metrics was significant ($F=1.422$, $p=0.001$). The RDA ordination indicated that the plots were grouped together mostly among landscapes in a pattern that the pasturelands plots, center to right in ordination, were positively influenced by Elevation, Mean Forest Age (FA) and Mean Annual Forest Change rate (q). Contrary, the sugarcane plots were positively influenced by Local Forest Neighborhood Dominance (FORNEIGH), Forest Change Curve Profile (FCCP), Forest Contiguity (FORCONT). Despite this general pattern, few plots of S1 and P3 landscapes were mixed among all plots.

The same interpretation of RDA ordination considering all species together was found for adult species and regenerating layer, although for regenerating layer in a high level of congruence. For adult species, the total inertia was 0.838 and for constrained axes was 0.159 with a $R^2=18.57$. These values for regenerating layer were respectively 0.805, 0.147 and 18.30. Also, the relationship between the floristic data set and the landscapes metrics was significant for both adults and regenerating metrics ($F = 1.398$ and 1.373 , respectively, $p=0.001$) (Fig. 5).

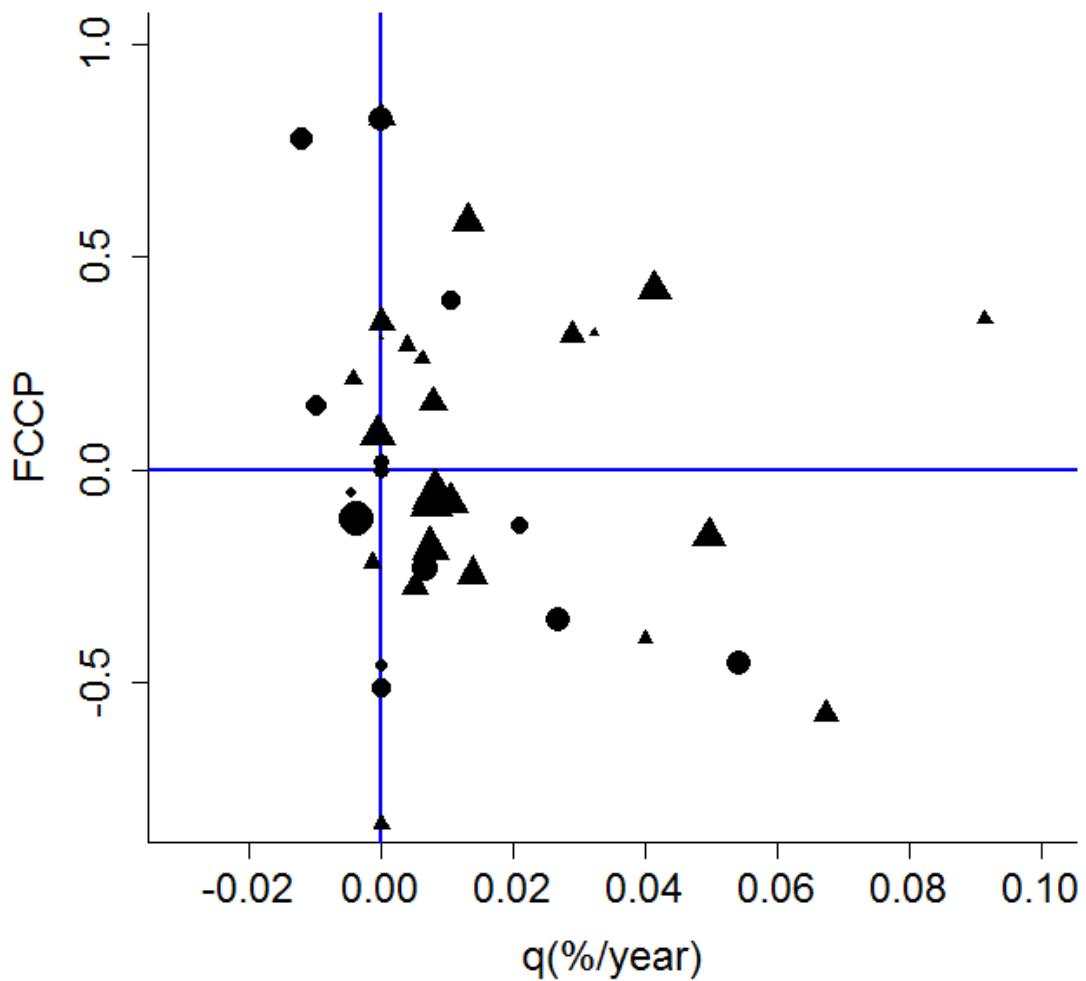


Fig. 4. Distribution of sampling plots in relation to Forest Change Profile Curve (FCCP) and Annual Forest Change rate (q). Circles represent plots embedded in sugarcane landscapes and triangles represent plots embedded in pasturelands, and their size is related to the diversity index. Adapted from Ferraz et al. (2014).

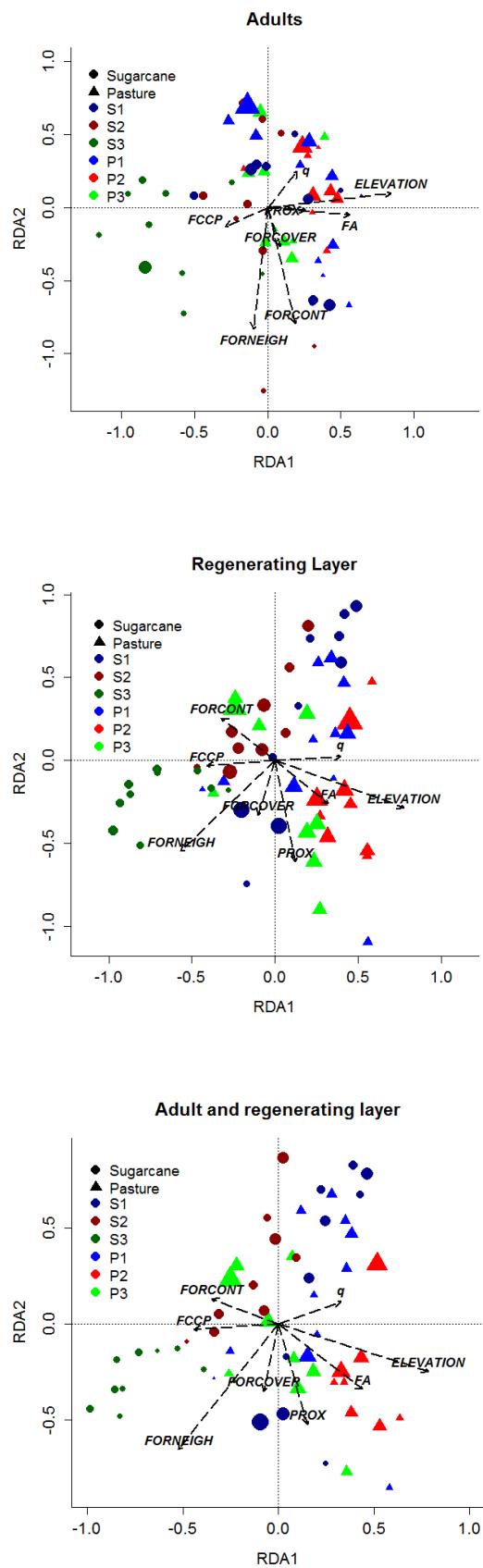


Fig. 5. Relationship between landscape structure and dynamic metrics on plant species composition, in 58 sampling plots on Corumbataí river basin, Brazil. FA: Mean Forest Age; FCCP: Forest Change Curve Profile; FORCOVER: Local Forest Cover; FORCONT: Forest Contiguity; FORNEIGH: Local Forest Neighborhood Dominance; PROX: Forest Proximity; q: Mean Annual Forest Change rate. S1, S2, S3: Studied landscapes in sugarcane matrix; P1, P2, P3: Studied landscapes in pasturelands.

4. DISCUSSION

Previous studies have shown, and our results support, that there is an important plant diversity and richness that still remains in an agricultural landscape, deforested and with recurrent impacts to biodiversity (MAGNANO et al., 2014; MACHADO et al., 2016; FARAH et al., in preparation). Plant diversity differed among agricultural matrices, probably as a response to the different disturbance regimes of pasturelands and sugarcane fields. Forest remnants in pasturelands were overall more dynamic, where deforestation and regeneration occurred more frequently over past few years (FERRAZ et al., 2014), so the highest habitat heterogeneity could also explain the highest diversity (RICKLEFS, 1977). Regenerating layer was richer and more diverse than adults' layer, due to the presence of shrubs and small trees on the understory, but also by presenting most of adult species and species that were present in the landscape or fragment, but not on the same plot. Although adult individuals are present in low density when compared to other fragments of Tropical Semideciduous Forests (IVANAUSKAS et al., 1999), this regenerating species pool and high individuals density per hectare suggests that these forest remnants still present resilience and therefore may be able to persist in the landscape. The great number of animal-dispersed species, as adults and regenerating, suggests that the seed dispersal process is still happening in such an anthropic landscape. On the other hand, however, the process of defaunation observed in human modified landscapes, specially of large seed dispersers, remains as one of the main issues to be addressed, and limits the potential of persistence of large seeded species in our study sites and other tropical regions (MELO et al., 2006; CRAMER et al., 2007; DIRZO et al., 2014).

These results are consistent with previous studies that have shown the great influence of agricultural uses over plant diversity, ecological processes, such as seed dispersal and recruitment, and ultimately, forest resilience (HERRERA et al., 2010; JAKOVAC et al., 2015). It is important to notice that our plots were located near forest edges, where these impacts are stronger and diversity is expected to be low (MURCIA, 1995). Our results showed that at plot level this diversity is actually low, what might be explained by a myriad of factors that influence plant diversity in different scales. At plot level, there are natural processes such as environmental filtering (soil conditions and light availability) and ecological filtering (demographic stochasticity, seed dispersal limitations, competition, recruitment, among others) that have great influence on selecting species and defining biodiversity (WILLS et al., 2006; ARROYO-

RODRÍGUEZ et al., 2015). In degraded environments, however, these processes are strengthened by anthropogenic disturbances, such as edge effects, competition with hyper abundant native species, mainly vines in our case (SCHNITZER; CARSON, 2010; TABARELLI et al., 2012) and regenerating species selection by cattle pressure (GRISCOM et al., 2009). These disturbances have been shown to decrease diversity, thus leading to biotic homogenization at local level (PÜTTKER et al., 2015).

These disturbances at plot level are even more important as our results showed that plots with 8 years of regeneration are more diverse than plots with 30 or 13 years since abandonment. As previously found for other tropical regions and for the Corumbataí river basin (FERRAZ et al., 2014; MOLIN et al., 2017), despite it was observed an increase in forest cover in recent years, it arose along a decrease in forest quality, because old-growth forests are being replaced by secondary forests in many stages of succession. This result can be discussed in two ways: first, it shows that there is an urgent need for conservation and restoration of old-growth forest patches in human modified landscapes. They are irreplaceable for biodiversity conservation (GIBSON et al., 2011), particularly for groups of species sensitive to fragmentation and anthropogenic disturbances, such as large-seeded species (MELO et al., 2007), endemic species (LIEBSCH et al., 2008) and rare species (MOUILLOT et al., 2013). The removal of degradation drivers and restoration of these patches could reverse their trajectory of degradation and increase their potential for housing such sensitive groups (VIDAL et al., 2016). Second, this result reinforces the importance of forest regeneration for conservation of biodiversity at landscape scale (LATAWIEC et al., 2016). In our study sites, young forest regeneration countered for the greatest diversity communities at plot level. Natural regeneration has also been included as one of the main methods to restore degraded and open areas in large-scale projects, what would increase forest cover in highly fragmented landscapes (CHAZDON; GUARIGUATA, 2016). Together with old-growth forests (and not by replacing them), young forest stands and disturbed patches increase habitat cover for native species, increase habitat heterogeneity at landscape level, and enhance landscape connectivity, what extends the potential for biodiversity conservation of human modified landscapes (TABARELLI; AGUIAR, ANTONIO VENCESLAU; et al., 2010).

Beta diversity was higher than expected by chance for total diversity among plots, among time of regeneration and among matrices, and in most cases for species richness (except among plots), consistent with previous studies in other tropical regions

(ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2013; MACHADO et al., 2016). In our study area, the constant process of deforestation and regeneration, together with recurrent anthropic pressure, implied in different successional pathways for forest remnants. Each trajectory implies in different forest assemblages, which allows the accumulation of a higher number of species at landscape level (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015; PÜTTKER et al., 2015). For that matter, as proposed by Tscharntke et al. (2012), the landscape-moderated dissimilarity of local communities (*alpha*) determines landscape-wide biodiversity (*beta*) and overrides negative local effects of habitat fragmentation on biodiversity.

This has a great influence on management strategies and the conservation role of old-growth degraded forests and secondary forests in human-modified landscapes. Previous studies have shown, and our results supports, that these disturbed forest remnants have low plant diversity and richness, especially when compared to large tracts of pristine forests (SANTO-SILVA et al., 2015). On the other hand, all forest remnants together still preserve high diversity at landscape level, i.e. high beta diversity, even when compared to large conservation units (FARAH et al., in preparation), and not only for plants but also for other biological groups, such as large-bodied mammals (BECA et al., 2017). Therefore, in human modified landscapes, each forest remnant has a great value for the conservation of overall biodiversity, even the smallest ones, and the discussion regarding the conservation role of secondary forests should be moved from the local to the landscape level (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2009, 2015; BERGAMIN et al., 2017).

Notwithstanding, in highly modified landscapes, it is not often clear what is the best strategy to conserve the remnant biodiversity. Previous studies have reported that, in landscapes with low patch number, increasing connectivity is ineffective, whereas at low connectivity increasing high patch number is useless (JOHST et al., 2011). Others have found that 30% of habitat cover is the turning point for species occurrence and to the persistence of functional groups sensitive to fragmentation (PARDINI et al., 2010; ESTAVILLO et al., 2013). Therefore, landscapes below this threshold should not be targeted as priority areas for restoration, due to the low cost-effectiveness of these projects (TAMBOSI; METZGER, 2013; BANKS-LEITE et al., 2014). Nonetheless, each biological group has a different response for fragmentation thresholds and landscape structure, and for plants, regenerating individuals tends to reflect the current

quality and configuration of the landscape, while adults are able to remain on the landscape for a very long time following habitat loss (RIGUEIRA et al., 2013).

In Atlantic Forest, 88% of forest cover are present in landscapes below theoretical biodiversity thresholds (BANKS-LEITE et al., 2014), and therefore would be in danger of not being targeted for restoration programs. Besides, landscapes with different anthropic occupation present different distribution of patches and different historical dynamics. In our study sites, the influence of landscape structure and dynamic metrics over plant diversity differed among agricultural matrices, suggesting that, in highly fragmented landscapes, only the percentage of forest cover is not enough to define restoration and conservation strategies. On our study region, sugarcane landscapes present larger and less connected forest remnants, whereas in pastureland landscapes, forest patches are mostly connected, but are usually smaller and in linear shape (FERRAZ et al., 2014). Therefore, different strategies should be taken to in each landscape to conserve biodiversity. In landscapes with low forest cover and highly dynamic history, as our study sites, it might be much more efficient to increase biodiversity persistence by decreasing patch destruction than by increasing patch creation (JOHST et al., 2011), so it is crucial that the remnant biodiversity should be maintained through conservation and restoration of current forest patches. This strategy must be considered to implement new protected areas, therefore increasing the number of conservation units, since biodiversity is spread in forest remnants in the landscape (BERGAMIN et al., 2017), and also for financial incentive programs and legislation. Although nowadays there are several instruments for increasing landscape forest cover, very few requires the increase in quality of actual forest remnants and prevention of within-forest disturbances (BRANCALION, et al., 2012; VIANI et al., 2015; BARLOW et al., 2016).

FINAL CONSIDERATIONS

Our study showed the high potential for biodiversity conservation of old-growth degraded and secondary forests in highly modified landscapes. We found a plant diversity higher than expected by chance in both regenerating and adults' layers, but plant communities are different among forest remnants and among agricultural matrices. Therefore, to conserve biodiversity in highly deforested landscapes,

conservation plans should be taken at regional level, and not at forest patch level, since every forest remnant present a distinctive group of species that must be conserved, and thus play a unique role for biodiversity conservation.

As previously stated by Arroyo-Rodríguez and colleagues (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015), to conserve the real biodiversity that is still present in these landscapes (instead of the “potential” and many times impossible biodiversity) it is required more research on the elements that allow the persistence of species in these landscapes, incorporate these secondary and degraded forest remnants as crucial elements for biodiversity conservation, and research on how to restore these forest remnants in order to improve their role for biodiversity conservation. It is likely that these forest remnants will not be able to support similar communities to pristine forests, even if properly managed, but their role for biodiversity conservation and provision of ecosystem services remains, potentially allowing the ‘payment’ of extinction debts in human highly modified landscapes (BANKS-LEITE et al., 2014).

REFERENCES

- ANDERSON, M. J.; CRIST, T. O.; CHASE, J. M.; et al. Navigating the multiple meanings of Beta diversity: A roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**, v. 14, n. 1, p. 19–28, 2011.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F. P. L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, n. February 2016, 2015.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; PINEDA, E.; ESCOBAR, F.; BENÍTEZ-MALVIDO, J. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. **Conservation biology**, v. 23, n. 3, p. 729–39, 2009.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; RÖS, M.; ESCOBAR, F.; et al. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 6, p. 1449–1458, 2013.
- BANKS-LEITE, C.; PARDINI, R.; TAMBOSSI, L. R.; et al. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. **Science**, v. 1041, 2014.

- BARLOW, J.; LENNOX, G. D.; FERREIRA, J.; et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535, n. 7610, p. 144–147, 2016.
- BECA, G.; VANCINE, M. H.; CARVALHO, C. S.; et al. High mammal species turnover in forest patches immersed in biofuel plantations. **Biological Conservation**, 2017.
- BENCHIMOL, M.; PERES, C. A. Edge-mediated compositional and functional decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of isolation. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 2, p. 408–420, 2015.
- BERGAMIN, R. S.; BASTAZINI, V. A. G.; VÉLEZ-MARTIN, E.; et al. Linking beta diversity patterns to protected areas: lessons from the Brazilian Atlantic Rainforest. **Biodiversity and Conservation**, 2017.
- BRANCALION, P. H. S.; VIANI, R. A. G.; RODRIGUES, R. R.; CÉSAR, R. G. Estratégias para auxiliar na conservação de florestas tropicais secundárias inseridas em paisagens alteradas. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais**, v. 7, n. 3, p. 219–234, 2012.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. **Numerical Ecology with R**. Springer, New York, USA. 2011.
- CASSIANO, C. C.; FROZINI, S.; FERRAZ, D. B.; et al. Spatial Assessment of Water-Related Ecosystem Services to Prioritize Restoration of Forest Patches. **Natureza & Conservação**, v. 11, n. December, p. 176–180, 2013.
- CHASE, J. M.; KRAFT, N. J. B.; SMITH, K. G.; VELLEND, M.; INOUYE, B. D. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. **Ecosphere**, v. 2, n. 2, p. art24, 2011.
- CHAZDON, R. L.; GUARIGUATA, M. R. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 716–730, 2016.
- CHAZDON, R. L.; LAESTADIUS, L. Forest and landscape restoration: Toward a shared vision and vocabulary. **American Journal of Botany**, v. 103, n. 11, p. 1869–1871, 2016.
- CHAZDON, R. L.; PERES, C. A.; DENT, D.; et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation biology**, v. 23, n. 6, p. 1406–17, 2009.

- CRAMER, J. M.; MESQUITA, R. C. G.; BRUCE WILLIAMSON, G. Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. **Biological Conservation**, v. 137, n. 3, p. 415–423, 2007.
- CRIST, T. O.; VEECH, J. A; GERING, J. C.; SUMMERVILLE, K. S. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. **The American Naturalist**, v. 162, n. 6, p. 734–43, 2003.
- DIRZO, R.; YOUNG, H. S.; GALETTI, M.; et al. Defaunation in the Anthropocene. **Science**, v. 345, n. 6195, p. 401–406, 2014.
- ESTAVILLO, C.; PARDINI, R.; ROCHA, P. L. B. DA. Forest loss and the biodiversity threshold: an evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. **PloS One**, v. 8, n. 12, p. e82369, 2013.
- FAO, FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **Forest resources assessment 1990: Global synthesis**. Rome - Italy, 1995.
- FAO, FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **State of the World 's Forests**. Rome, Italy, 2012.
- FERRAZ, S. F. B.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; CASSIANO, C. C.; et al. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? **Landscape Ecology**, v. 29, n. 2, p. 187–200, 2014.
- FISHER, R. A.; CORBET, A. S.; WILLIAMS, C. B. The Relation Between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population. **Journal of Animal Ecology**, v. 12, n. 1, p. 42–58, 1943.
- GANDOLFI, S. **História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas**. Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP. São Paulo, Brasil , 2000
- GARCIA, G. J.; ANTONELLO, S. L.; MAGALHÃES, M. G. M. The Environmental Atlas of the Corumbataí Watershed – SP, Brazil. **Revista Brasileira de Cartografia**, v. 58, n. 1, p. 73–79, 2006.
- GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; CHAZDON, R.; et al. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v. 12, n. 6, p. 561–582, 2009.
- GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; SODHI, N. S.; PERES, C. A. A multi-region assessment of tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2293–2300, 2010.

- GIBSON, L.; LEE, T. M.; KOH, L. P.; et al. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. **Nature**, v. 478, n. 7369, p. 378–381, 2011.
- GRISCOM, H. P.; GRISCOM, B. W.; ASHTON, M. S. Forest Regeneration from Pasture in the Dry Tropics of Panama: Effects of Cattle, Exotic Grass, and Forested Riparia. **Restoration Ecology**, v. 17, n. 1, p. 117–126, 2009.
- HERRERA, J. M.; GARCÍA, D.; MORALES, J. M. Matrix effects on plant-frugivore and plant-predator interactions in forest fragments. **Landscape Ecology**, v. 26, n. 1, p. 125–135, 2010.
- IVANAUSKAS, N. M.; RODRIGUES, R. R.; NAVÉ, A. G. Fitossociologia de um trecho de Floresta Estacional Semidecidual em Itatinga, São Paulo , Brasil. **Scientia Florestalis**, v. 56, p. 83–99, 1999.
- JAKOVAC, C. C.; PEÑA-CLAROS, M.; KUYPER, T. W.; BONGERS, F. Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 1, p. 67–77, 2015.
- JOHST, K.; DRECHSLER, M.; TEEFFELEN, A. J. A. VAN; et al. Biodiversity conservation in dynamic landscapes: trade-offs between number, connectivity and turnover of habitat patches. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, n. 5, p. 1227–1235, 2011.
- LAESTADIUS, L.; BUCKINGHAM, K.; MAGINNIS, S.; SAINT-LAURENT, C. Before Bonn and beyond: the history and future of forest landscape restoration. **Unasylva**, v. 245, n. 66, p. 11–17, 2015.
- LATAWIEC, A. E.; CROUZEILLES, R.; BRANCALION, P. H. S.; et al. Natural regeneration and biodiversity: a global meta-analysis and implications for spatial planning. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 844–855, 2016.
- LAURANCE, W. F.; D'ANGELO, S.; PÉREZ-SALICRUP, D.; et al. Rain forest fragmentation and the structure of amazonian liana communities. **Ecology**, v. 82, n. 1, p. 105–116, 2001.
- LEGENDRE, P.; GALLAGHER, E. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia** v. 129, p. 271-280, 2001.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 2nd ed. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier B.V., 1998.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 3rd ed. Oxford, UK: Elsevier B.V., 2012.

- LIEBSCH, D.; MARQUES, M.; GOLDENBERG, R. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. **Biological Conservation**, v. 141, n. 6, p. 1717–1725, 2008.
- LIMA, R. A. F.; MORI, D. P.; PITTA, G.; et al. How much do we know about the endangered Atlantic Forest? Reviewing nearly 70 years of information on tree community surveys. **Biodiversity and Conservation**, 2015.
- LÔBO, D.; LEÃO, T.; MELO, F. P. L.; SANTOS, A. M. M.; TABARELLI, M. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 2, p. 287–296, 2011.
- MACHADO, F. S.; FONTES, M. A. L.; SANTOS, R. M. DOS; GARCIA, P. O.; FARRAPO, C. L. Tree diversity of small forest fragments in ecotonal regions: why must these fragments be preserved? **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 3, p. 525–537, 2016.
- MAGURRAN, A. E. **Ecological diversity and its measurement**. 1° ed. Cambridge - UK: University Press, 1988.
- MELO, F. P. L. DE; DIRZO, R.; TABARELLI, M. Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v. 132, n. 1, p. 50–60, 2006.
- MELO, F. P. L.; LEMIRE, D.; TABARELLI, M. Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment. **Ecoscience**, v. 14, n. 1, p. 124–129, 2007.
- MOLIN, P. G.; GERGEL, S. E.; SOARES-FILHO, B. S.; FERRAZ, S. F. B. Spatial determinants of Atlantic Forest loss and recovery in Brazil. **Landscape Ecology**, 2017. Springer Netherlands.
- MOUILLOT, D.; BELLWOOD, D. R.; BARALOTO, C.; et al. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. **PLoS Biology**, v. 11, n. 5, 2013.
- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 10, n. 2, p. 58–62, 1995.
- NORDEN, N.; CHAZDON, R. L.; CHAO, A.; JIANG, Y.-H.; VÍLCHEZ-ALVARADO, B. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. **Ecology letters**, v. 12, n. 5, p. 385–94, 2009.

- OKSANEN, J., F.; BLANCHET, G.; KINTDT, R.; LEGENDRE, P.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; WAGNER, H. **Vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. 2014.
- OKSANEN, J., F.; BLANCHET, G.; KINTDT, R.; LEGENDRE, P.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; WAGNER, H. **Vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.3-5. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. 2016.
- PARDINI, R.; BUENO, A. D. A.; GARDNER, T. A; PRADO, P. I.; METZGER, J. P. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. **PloS one**, v. 5, n. 10, p. e13666, 2010.
- POORTER, L.; BONGERS, F.; AIDE, T. M.; et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, p. 1–15, 2016.
- PREVEDELLO, J. A.; VIEIRA, M. V. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 5, p. 1205–1223, 2009.
- PÜTTKER, T.; ARRUDA BUENO, A. DE; PRADO, P. I.; PARDINI, R. Ecological filtering or random extinction? Beta-diversity patterns and the importance of niche-based and neutral processes following habitat loss. **Oikos**, v. 124, n. 2, p. 206–215, 2015.
- R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2016.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2014.
- RAO, C. R. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. **Sankhya: The Indian Journal of Statistics**, Series A 26:329-358, 1964.
- RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, 2009.
- RICKLEFS, R. E. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. **American Naturalist**, v. 111, n. 978, p. 376–381, 1977.

- RIGUEIRA, D. M. G.; ROCHA, P. L. B. DA; MARIANO-NETO, E. Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: Resources for conservation. **Biodiversity and Conservation**, v. 22, n. 13–14, p. 3141–3163, 2013.
- RUDEL, T. K.; BATES, D.; MACHINGUIASHI, R. A Tropical Forest Transition? Agricultural Change ,out-migration and secondary forests in the Ecuadorian Amazon. **Annals of the Association of American Geographers**, v. 92, n. 1, p. 87–102, 2002.
- SANTO-SILVA, E. E.; WITHEY, K. D.; ALMEIDA, W. R.; et al. Seedling assemblages and the alternative successional pathways experienced by Atlantic forest fragments. **Plant Ecology & Diversity**, n. MAY, p. 1–10, 2015.
- SCHNITZER, S. A.; CARSON, W. P. Trepadeiras suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. **Ecology Letters**, v. 13, n. 7, p. 849–857, 2010.
- SOARES-FILHO, B.; RAJAO, R.; MACEDO, M.; et al. Cracking Brazil's Forest Code. **Science**, v. 344, n. 6182, p. 363–364, 2014.
- SOCOLAR, J. B.; GILROY, J. J.; KUNIN, W. E.; EDWARDS, D. P. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 31, n. 1, p. 67–80, 2016.
- TABARELLI, M.; AGUIAR, A. V.; RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; PERES, C. A. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest : Lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2328–2340, 2010.
- TABARELLI, M.; SANTOS, B. A.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F. P. L. DE. Secondary forests as biodiversity repositories in human-modified landscapes : insights from the Neotropics. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais**, v. 7, n. 3, p. 319–328, 2012.
- TAMBOSI, L. R.; METZGER, J. P. A Framework for Setting Local Restoration Priorities Based on Landscape Context. **Natureza & Conservação**, v. 11, n. December, p. 152–157, 2013.
- TER BRAAK, C. J. F. Ordination. Pages 91-173 *In:* JONGMANN, R. H. G.; TER BRAAK, C. J. F.; VAN TANGEREN, O. R. F. (editors). **Data analysis in community and landscape ecology**. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 1995.

- TSCHARNTKE, T.; TYLIANAKIS, J. M.; RAND, T. A.; et al. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. **Biological Reviews**, v. 87, n. 3, p. 661–685, 2012.
- TUOMISTO, H. A diversity of beta diversities: Straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. **Ecography**, v. 33, n. 1, p. 2–22, 2010.
- VALENTE, R. DE O. A.; VETTORAZZI, C. A. Avaliação da estrutura florestal na bacia hidrográfica do Rio Corumbataí , SP. **Scientia Florestalis**, n. 68, p. 45–57, 2005.
- VAN DER PIJL, L. **Principles of dispersal in higher plants**. 2nd ed. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 1982.
- VEECH, J. A; SUMMERSVILLE, K. S.; CRIST, T. O.; GERING, J. C. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. **Oikos**, v. 99, n. 1, p. 3–9, 2002.
- VIANI, R. A. G.; MELLO, F. N. A.; CHI, I. E.; BRANCALION, P. H. S. A new focus for ecological restoration: management of degraded forest remnants in fragmented landscapes. **GPL news**, v. november, n. 12, p. 5–9, 2015.
- VIDAL, C. Y.; MANGUEIRA, J. R.; FARAH, F. T.; ROTHER, D. C.; RODRIGUES, R. R. Biodiversity Conservation of Forests and their Ecological Restoration in Highly-modified Landscapes. In: C. Gheler-Costa; M. C. Lyra-Jorge; L. M. Verdade (Eds.); **Biodiversity in Agricultural Landscapes of Southeastern Brazil**. p.342, 2016. Berlim: DE GRUYTER OPEN.
- WHITMORE, T. C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology**, v. 70, n. 3, p. 536–538, 1989.
- WILLS, C.; HARMS, K. E.; CONDIT, R.; et al. Nonrandom Processes Maintain Diversity in Tropical Forests. **Science**, v. 311, n. January, p. 527–531, 2006.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups		Vegetation Layer		
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
Anacardiaceae					
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Myracrodroon urundeuva</i> Allemão	NonPioneer Canopy	Autochoric	Tree	X	
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Pi	Zoochoric	Tree	X	X
Annonaceae					
<i>Annona sylvatica</i> A.St.-Hil.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	
<i>Guatteria australis</i> A.St.-Hil.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	UC	Zoochoric	Tree/Shrub		X
<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
Apocynaceae					
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	
<i>Aspidosperma ramiflorum</i> Müll.Arg.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree		X
<i>Rauvolfia sellowii</i> Müll.Arg.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Treelet	X	
<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	Pi	Zoochoric	Tree	X	X
Araliaceae					
<i>Aralia excelsa</i> (Griseb.) J.Wen	Pi	Zoochoric	UC	X	
<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne. & Planch.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. & Schldl.) Frodin & Fiaschi	UC	Zoochoric	Shrub		X
Arecaceae					
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Palm	X	X
Asteraceae					
<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M. King & H. Rob.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Treelet		X
<i>Cyrtocymura scorpioides</i> (Lam.) H.Rob.	UC	Anemochoric	SubShrub		X
<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree/treelet		X
<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	Pi	Anemochoric	Tree	X	
<i>Piptocarpha axillaris</i> (Less.) Baker	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	
<i>Vernonanthura divaricata</i> (Spreng.) H. Rob.	Pi	Anemochoric	Tree/Shrub		X
Bignoniaceae					

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups			Vegetation Layer	
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
<i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree/Treelet	X	X
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	
<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree		X
<i>Tabebuia roseoalba</i> (Ridl.) Sandwith	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	
Boraginaceae					
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Cordia superba</i> Cham.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	NonPioneer Canopy	Zoochoric/ Anemochoric	Tree	X	X
Burseraceae					
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
Cannabaceae					
<i>Celtis fluminensis</i> Caraúta	Pi	Zoochoric	Tree	X	
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	Pi	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Pi	Zoochoric	Tree	X	
Celastraceae					
<i>Maytenus aquifolia</i> Mart.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Maytenus gonoclada</i> Mart.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Maytenus ilicifolia</i> Mart. ex Reissek	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Maytenus robusta</i> Reissek	Understory	Zoochoric	Shrub		X
Chrysobalanaceae					
<i>Hirtella gracilipes</i> (Hook.f.) Prance	Understory	Zoochoric	Shrub		X
Clethraceae					
<i>Clethra scabra</i> Pers.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree		X
Combretaceae					
<i>Terminalia argentea</i> Mart.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree		X
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	
<i>Terminalia triflora</i> (Griseb.) Lillo	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
Ebenaceae					
<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree/Treelet	X	X

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups		Vegetation Layer		
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
Elaeocarpaceae					
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
Erythroxylaceae					
<i>Erythroxylum cuneifolium</i> (Mart.) O.E.Schulz	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Erythroxylum pelleterianum</i> A.St.-Hil.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
Euphorbiaceae					
<i>Acalypha brasiliensis</i> Müll.Arg.	Pi	Autochoric	Tree/Treelet		X
<i>Actinostemon conceptionis</i> (Chodat & Hassl.) Hochr.	Understory	Autochoric	Shrub		X
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.	Understory	Autochoric/ Zoochoric	Shrub		X
<i>Actinostemon klotzschii</i> (Didr.) Pax	Understory	Autochoric	Shrub	X	
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	Pi	Zoochoric	Tree/Treelet	X	X
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	Pi	Zoochoric	Tree	X	
<i>Croton cf. alchorneicarpus</i> Croizat	UC	Autochoric	Tree		X
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Pi	Autochoric	Tree	X	X
<i>Croton piptocalyx</i> Müll.Arg.	Pi	Autochoric	Tree	X	X
<i>Croton urucurana</i> Baill.	Pi	Autochoric	Tree		X
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	Understory	Autochoric/ Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Sebastiania serrata</i> (Baill. ex Müll. Arg.) Müll. Arg.	Understory	Autochoric/ Zoochoric	Shrub		X
<i>Sebastiania</i> sp.	UC	UC	UC		X
Fabaceae					
<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	NonPioneer Canopy	Autochoric	Tree	X	X
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	NonPioneer Canopy	Anemochoric/ Autochoric	Tree/Treelet		X
<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) Benth.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree/Treelet	X	X
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree/Treelet		X
<i>Bauhinia brevipes</i> Vogel	UC	Autochoric	UC	X	
<i>Bauhinia forficata</i> Link	Pi	Autochoric	Tree	X	X
<i>Calliandra foliolosa</i> Benth.	Pi	Autochoric	Treelet	X	X
<i>Cassia ferruginea</i> (Schrad.) Schrad. ex DC.	Pi	Autochoric	Tree	X	
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillem. ex Benth.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups		Vegetation Layer		
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
<i>Dahlstedtia muehlbergiana</i> (Hassl.) M.J.Silva & A.M.G. Azevedo	UC	Autochoric	Tree	X	
<i>Dahlstedtia pentaphylla</i> (Taub.) Burkart	UC	Anemochoric	Tree/Treelet		X
<i>Dalbergia brasiliensis</i> Vogel	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree		X
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree		X
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Pi	Autochoric/ Zoochoric	Tree/Treelet	X	X
<i>Erythrina cristagalli</i> L.	Pi	Autochoric	Treelet	X	
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	Pi	Zoochoric	Tree		X
<i>Inga marginata</i> Willd.	Pi	Zoochoric	Tree		X
<i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
<i>Inga striata</i> Benth.	Pi	Zoochoric	Tree		X
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.	NonPioneer Canopy	Anemochoric/ Autochoric	Tree		X
<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree/Treelet	X	X
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree/Treelet		X
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	
<i>Machaerium floridum</i> (Mart. ex Benth.) Ducke	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	
<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth.	Pi	Anemochoric	Tree/Treelet	X	X
<i>Machaerium paraguariense</i> Hassl.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Machaerium stipitatum</i> Vogel	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Machaerium villosum</i> Vogel	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) Kuntze	Pi	Autochoric	Tree/Treelet		X
<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	NonPioneer Canopy	Anemochoric/ Autochoric	Tree		X

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups		Vegetation Layer		
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	NonPioneer Canopy	Autochoric	Tree	X	
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	NonPioneer Canopy	Anemochoric/ Autochoric	Tree	X	X
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	Pi	Anemochoric	Tree/Treelet	X	X
<i>Senegalia polypylla</i> (DC.) Britton & Rose	Pi	Anemochoric/ Autochoric	Tree	X	X
<i>Senegalia tenuifolia</i> (L.) Britton & Rose	Pi	Anemochoric/ Autochoric	Treelet/ Shrub	X	X
<i>Senna pendula</i> (Humb.& Bonpl.ex Willd.) H.S.Irwin & Barneby	Pi	Autochoric	Tree/Shrub		X
<i>Zollernia ilicifolia</i> (Brongn.) Vogel	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree/Shrub	X	X
<i>Lonchocarpus sp.</i>	UC	UC	UC		X
<i>Lonchocarpus sp.2</i>	UC	UC	UC		X
Lacistemataceae					
<i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
Lamiaceae					
<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	Pi	Zoochoric	Tree	X	
<i>Aegiphila verticillata</i> Vell.	Pi	Zoochoric	Shrub	X	
Lauraceae					
<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Ocotea velutina</i> (Nees) Rohwer	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
Lecythidaceae					
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
Loganiaceae					
<i>Strychnos brasiliensis</i> Mart.	Understory	Zoochoric	Shrub		X

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups		Vegetation Layer		
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
Lythraceae					
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	NonPioneer Canopy	Anemochoric/Autochoric	Tree	X	X
Malpighiaceae					
<i>Bunchosia pallescens</i> Skottsb.	UC	Zoochoric	Tree/Treelet		X
<i>Byrsinima intermedia</i> A.Juss.	UC	Zoochoric	Shrub	X	X
Malvaceae					
<i>Bastardiodipsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	Pi	Autochoric	Tree	X	X
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Eriotheca candolleana</i> (K.Schum.) A.Robyns	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Pi	Zoochoric	Tree	X	
<i>Luehea candidans</i> Mart. & Zucc.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Luehea grandiflora</i> Mart. & Zucc.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A.Robyns	UC	UC	UC		X
Melastomataceae					
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana	UC	Zoochoric	Tree/Treelet		X
<i>Miconia chamissois</i> Naudin	UC	Zoochoric	Shrub		X
<i>Miconia paucidens</i> DC.	Pi	Zoochoric	Shrub		X
<i>Melastomataceae 1</i>	UC	UC	UC		X
<i>Melastomataceae 2</i>	UC	UC	UC		X
Meliaceae					
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Cedrela odorata</i> L.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Guarea kunthiana</i> A.Juss.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Trichilia clausseni</i> C.DC.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree/Treelet	X	X
<i>Trichilia elegans</i> A.Juss.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups		Vegetation Layer		
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
<i>Trichilia silvatica</i> C.DC.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	
Monimiaceae					
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Mollinedia widgrenii</i> A.DC.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
Moraceae					
<i>Ficus guaranitica</i> Chodat	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
Myristicaceae					
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	UC	Zoochoric	Tree	X	X
Myrtaceae					
<i>Calyptrothecia clusiifolia</i> O.Berg	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Calyptrothecia lucida</i> Mart. ex DC.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kieraesk.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O.Berg	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Campomanesia phaea</i> (O.Berg) Landrum	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Treelet	X	
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> (Mart.) O.Berg	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Eugenia blastantha</i> (O.Berg) D.Legrand	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Eugenia cf. moraviana</i> O. Berg	UC	Zoochoric	UC		X
<i>Eugenia cf. prasina</i> O.Berg	UC	Zoochoric	Tree	X	
<i>Eugenia dodonaeifolia</i> Cambess.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Eugenia florida</i> DC.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Eugenia hiemalis</i> Cambess.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Eugenia ligustrina</i> (Sw.) Willd.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Eugenia myrcianthes</i> Nied.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Eugenia paracatuana</i> O.Berg	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Eugenia pluriflora</i> DC.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	
<i>Eugenia speciosa</i> Cambess.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	
<i>Eugenia sphenophylla</i> O.Berg	Understory	Zoochoric	Shrub	X	
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Myrcia cf. guianensis</i> (Aubl.) DC.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	
<i>Myrcia cf. heringii</i> D.Legrand	Understory	Zoochoric	Shrub	X	
<i>Myrcia cf. pubipetala</i> Miq.	UC	Zoochoric	Tree	X	

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups		Vegetation Layer		
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
<i>Myrcia hebepetala</i> DC.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Myrcia selloi</i> (Spreng.) N.Silveira	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Myrciaria peruviana</i> var. <i>trunciflora</i> Mattos	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Myrciaria</i> sp.	UC	Zoochoric	UC	X	
<i>Myrtaceae</i> 1	UC	Zoochoric	UC		X
<i>Neomitranthes glomerata</i> (D.Legrand) D.Legrand	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Plinia cauliflora</i> (Mart.) Kausel	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Eugenia</i> sp. 1	UC	Zoochoric	UC		X
<i>Eugenia</i> sp. 2	UC	Zoochoric	UC		X
<i>Psidium</i> sp.	UC	Zoochoric	UC	X	
Nyctaginaceae					
<i>Guapira hirsuta</i> (Choisy) Lundell	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
Ochnaceae					
<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
Opiliaceae					
<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth. & Hook.f.	UC	UC	UC		X
Peraceae					
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
Phyllanthaceae					
<i>Phyllanthus acuminatus</i> Vahl	NonPioneer Canopy	Autochoric	Tree		X
<i>Savia dictyocarpa</i> Müll.Arg.	NonPioneer Canopy	Autochoric	Tree		X
Phytolaccaceae					
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree/Treelet	X	
<i>Seguieria langsdorffii</i> Moq.	NonPioneer Canopy	Zoochoric/ Anemochoric	Tree		X
Picramniaceae					
<i>Picramnia sellowii</i> Planch.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
Piperaceae					
<i>Piper aduncum</i> L.	Understory	Zoochoric	Shrub		X

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups		Vegetation Layer		
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
<i>Piper amalago</i> L.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Piper arboreum</i> Aubl.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Piper caldense</i> C.DC.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Piper frutescens</i> C.DC.	Understory	Zoochoric	Shrub/ Undershrub		X
<i>Piper gaudichaudianum</i> Kunth	Understory	Zoochoric			X
<i>Piper glabratum</i> Kunth	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Piper lhotzkyanum</i> Kunth	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Piper umbellatum</i> L.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
Polygonaceae					
<i>Coccoloba cordata</i> Cham.	NonPioneer Canopy	UC	Tree	X	X
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	
Primulaceae					
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	Pi	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
Proteaceae					
<i>Roupala montana</i> var. <i>brasiliensis</i> (Klotzsch) K.S.Edwards	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
Rhamnaceae					
<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
Rosaceae					
<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
Rubiaceae					
<i>Alibertia concolor</i> (Cham.) K.Schum.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Alseis floribunda</i> Schott	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree		X
<i>Amaioua intermedia</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
<i>Chomelia bella</i> (Standl.) Steyermark.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Chomelia obtusa</i> Cham. & Schlecht.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Chomelia pohliana</i> Müll.Arg.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Cordiera sessilis</i> (Vell.) Kuntze	UC	Zoochoric	Treelet		X

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups			Vegetation Layer	
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	Understory	Anemochoric	Shrub	X	X
<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. & Schldl.) DC.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schldl.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Ixora venulosa</i> Benth.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Margaritopsis astrellantha</i> (Wernham) L.Andersson	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Psychotria carthagenaensis</i> Jacq.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Psychotria deflexa</i> DC.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schldl.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Psychotria velloziana</i> Benth.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Randia calycina</i> Cham.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Chomelia</i> sp.	UC	UC	UC		X
<i>Rubiaceae</i> 1	UC	UC	UC		X
Rutaceae					
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree		X
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A.St.-Hil.) A. Juss. ex Mart.	Understory	Autochoric	Shrub	X	X
<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	Understory	Autochoric	Shrub		X
<i>Galipea jasminiflora</i> (A.St.-Hil.) Engl.	Understory	Autochoric	Shrub	X	X
<i>Metrodorea nigra</i> A.St.-Hil.	Understory	Autochoric/ Zoochoric	Shrub		X
<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lem.	NonPioneer Canopy	Autochoric	Treelet		X
<i>Zanthoxylum acuminatum</i> (Sw.) Sw.	Pi	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
<i>Zanthoxylum cf. monogynum</i> A.St.-Hil.	Pi	Zoochoric	Tree	X	
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	Pi	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Pi	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	Pi	Zoochoric	Tree	X	X
Salicaceae					
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	NonPioneer	Zoochoric	Tree		X

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups		Vegetation Layer		
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
Canopy					
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree/Treelet	X	X
<i>Prockia crucis</i> P.Browne ex L.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
Sapindaceae					
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree/Treelet	X	X
<i>Allophylus semidentatus</i> (Miq.) Radlk.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	
<i>Allophylus sericeus</i> (Cambess.) Radlk.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Cupania tenuivalvis</i> Radlk.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
Sapotaceae					
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree	X	X
Siparunaceae					
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
Solanaceae					
<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schltl.	Pi	Zoochoric	Tree/Treelet		X
<i>Cestrum axillare</i> Vell.	Understory	Zoochoric	Shrub	X	X
<i>Cestrum strigilatum</i> Ruiz & Pav.	Understory	Zoochoric	Shrub		X
<i>Solanum argenteum</i> Dunal	Pi	Zoochoric	Tree/Treelet		X
<i>Solanum granulosoleprosum</i> Dunal	Pi	Zoochoric	Tree/Treelet		X
<i>Solanum hirtellum</i> (Spreng.) Hassl.	Pi	Zoochoric	Shrub		X
<i>Solanum pseudoquina</i> A.St.-Hil.	Pi	Zoochoric	Tree/Treelet		X
<i>Solanum sp.</i>	UC	UC	UC		X
<i>Solanaceae 1</i>	UC	UC	UC		X
<i>Solanaceae 2</i>	UC	UC	UC		X
<i>Solanaceae 3</i>	UC	UC	UC		X

Supplementary Table 1. List of species sampled in adult and regenerating layer in 60 plots in the Corumbataí River basin, southeastern Brazil, and their classification according to functional groups. Pi=Pioneer; UC= Unclassified

	Functional Groups		Vegetation Layer		
	Successional Group	Dispersal Syndrome	Life Form	Adult	Regenerating
<i>Solanaceae</i> 4	UC	UC	UC		X
Symplocaceae					
<i>Symplocos pubescens</i> Klotzsch ex Benth.	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
Thymelaeaceae					
<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.) Nevling	NonPioneer Canopy	Zoochoric	Tree		X
Urticaceae					
<i>Cecropia glaziovii</i> Snelth.	Pi	Zoochoric	Tree		X
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Pi	Zoochoric	Tree	X	X
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	Pi	Zoochoric	Tree/Shrub	X	X
Verbenaceae					
<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Juss.	Pi	Anemochoric	Tree/Treelet	X	X
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	Pi	Zoochoric	Tree	X	
<i>Lantana trifolia</i> L.	UC	Zoochoric	Shrub	X	
Violaceae					
<i>Hybanthus atropurpureus</i> (A.St.-Hil.) Taub.	Understory	Autochoric	Shrub		X
<i>Hybanthus communis</i> (A.St.- Hil.) Taub.	Understory	Autochoric	Shrub		X
Vochysiaceae					
<i>Callisthene minor</i> Mart.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	
<i>Qualea multiflora</i> subsp. <i>pubescens</i> (Mart.) Stafleu	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Treelet	X	
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	NonPioneer Canopy	Anemochoric	Tree	X	X
<i>Vochysiaceae</i> 1	UC	UC	UC		X

CAPÍTULO 2

Métodos de Manejo de Fragmentos Florestais: Revisão da literatura e propostas para orientar a prática

**Julia Raquel de Sá A. Mangueira; Cinthia Montibeller; Ricardo Gomes César;
Fabiano Turini Farah; Ricardo Ribeiro Rodrigues**

Capítulo a ser publicado no livro “Bases para Tomada de Decisões sobre o Manejo em Fragmentos Florestais Degradados – Floresta Estacional Semidecidual”.

1. INTRODUÇÃO

Estamos na era da restauração ecológica (SUDING, 2011). Os mais recentes acordos internacionais comprovam esta afirmação, tendo em vista que foram estabelecidas metas ambiciosas de restaurar 15% das áreas degradadas (Declaração de Aichi-Nagoya, ONU, 2014), ou 150 milhões de hectares (Bonn Challenge, 2011) no mundo até 2020, ou ainda 350 milhões de hectares de áreas degradadas até 2030 (New York Declaration on Forests, 2014). No Brasil, metas ambiciosas também foram estabelecidas: em 2015, o governo federal se comprometeu a restaurar 12 milhões de florestas até 2020 (Decreto Federal Nº 8.972, 23 de janeiro de 2017), e o Pacto pela Restauração da Floresta Atlântica tem como objetivo viabilizar a restauração de 15 milhões de hectares até 2050 (CALMON et al., 2011).

O conceito de restauração atual considera que todos os elementos da paisagem devem ser incluídos em projetos de restauração e conservação da biodiversidade em larga escala, incluído áreas abertas a serem restauradas, remanescentes de floresta primária (ainda que degradados), e áreas em sucessão secundária (CHAZDON; GUARIGUATA, 2016). Inúmeros autores já demonstraram o potencial de conservação da biodiversidade desempenhado por remanescentes de florestas secundárias e primárias degradadas em paisagens tropicais altamente modificadas (TABARELLI et al., 2012; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015; BONGERS et al., 2015; POORTER et al., 2016; VIDAL et al., 2016).

Na Floresta Atlântica, mesmo em paisagens agrícolas altamente fragmentadas, ainda são encontradas inúmeras espécies e grupos funcionais importantes, como espécies zoocóricas e finais de sucessão (VIDAL et al., 2016; Mangueira et al., dados não publicados), dispersas em fragmentos degradados em diferentes estágios de sucessão. Apesar de ser considerada um dos hotspots de biodiversidade mundiais, a Floresta Atlântica possui apenas 2,6% de sua área protegida por unidades de conservação, e 80% da sua cobertura florestal remanescente está dispersa em fragmentos menores que 50 ha e em áreas privadas (RIBEIRO et al., 2009; SOARES-FILHO et al., 2014). Devido às perturbações recorrentes sofridas por esses remanescentes, vários autores também já discutiram a necessidade urgente de ações de manejo para potencializar este papel de conservação da biodiversidade (GARDNER et al., 2009; BRANCALION et al., 2012; TABARELLI et al., 2012; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015; BONGERS et al., 2015; VIDAL et al., 2016, dentre outros).

Todos esses estudos demonstraram que os remanescentes de floresta secundária e remanescentes degradados de floresta madura, ainda que pequenos e dispersos na paisagem, desempenham um importante papel não apenas para a conservação da biodiversidade remanescente, mas também para aumentar as chances de sucesso das ações de restauração (atuando como fonte de propágulos), sequestrar carbono e prover outros serviços ecossistêmicos.

Nesse contexto, a restauração ecológica de florestas secundárias degradadas tem chamado a atenção dos pesquisadores. Viani et al. (2015) destacaram que a restauração de fragmentos degradados pode ser uma importante estratégia não apenas para melhorar o estado de conservação dessas áreas, mas também para que, ao incluir a restauração desses fragmentos, seja realmente possível atingir as metas estabelecidas mundialmente. Embora já se reconheça o valor das florestas secundárias e primárias degradadas para a conservação da biodiversidade e sua contribuição para as áreas em processo de restauração, a pesquisa e prática em restauração ecológica ainda tem investido pouco no manejo de remanescentes florestais nas últimas décadas, visto que o foco desses estudos reside na recuperação de áreas já desmatadas.

Neste manuscrito, nos referimos a manejo como uma abordagem baseada em uma filosofia de manejo adaptativo (GUNDERSON, 2000). Esse tipo de manejo admite que o conhecimento humano será sempre incompleto e que a interação humana com os ecossistemas estará sempre evoluindo, se aprofundando e se adaptando. O manejo adaptativo reconhece que os recursos manejados irão sempre mudar, de modo que os restauradores devem responder por meio de ajustes nas estratégias de restauração à medida que as mudanças acontecem, de modo integrado e multidisciplinar. Com essa abordagem, reforçamos que o manejo adaptativo tenha sempre os processos ecológicos como sustentação teórica e alvo.

Dessa forma, as estratégias e ações discutidas neste capítulo devem ser encaradas como ponto de partida para discussões posteriores e novos experimentos em restauração ecológica. Em escala local, o restaurador deve reunir o mais amplo conjunto de dados a respeito de seu ecossistema e, a partir de uma avaliação do estado de perturbação, decidir a respeito das melhores estratégias, as ações e intensidades dessas ações a serem empregadas em cada situação de degradação. No entanto, o manejo de fragmentos para fins de conservação da biodiversidade ainda é área relativamente pouco estudada e com poucos trabalhos publicados, e portanto carece de uma bibliografia sistematizada sobre o tema, que possa subsidiar uma tomada de

decisão. Para áreas desmatadas em processo de restauração, Durigan & Ramos (2013) compilaram diversas experiências de manejo adaptativo, que podem nortear recomendações de manejo para fragmentos degradados.

Para suprir esta lacuna, neste capítulo apresentamos uma revisão da literatura de métodos que tem sido testados para manejo de fragmentos florestais degradados inseridos em matriz agrícola tecnificada, com objetivo de potencializar seu papel de conservação da biodiversidade. Nessa revisão, a partir da discussão dos sucessos e insucessos, assim como dos principais desafios encontrados, apresentamos algumas propostas para nortear a pesquisa e prática de manejo nos próximos anos, buscando suprir as lacunas científicas desse tema. Apresentamos dados para discutir o rendimento operacional em diferentes métodos de manejo de fragmentos degradados, e os gargalos que limitam esta prática, especialmente a falta de incentivos financeiros. Por fim, com base em todos os dados discutidos ao longo do capítulo, listamos as principais considerações necessárias para fomentar a prática de manejo de fragmentos degradados.

2. MANEJO DE FRAGMENTOS: REVISÃO DA LITERATURA

Nesta seção, discutiremos os dados obtidos através de uma ampla revisão da literatura, incluindo artigos publicados em revistas nacionais e internacionais, livros e capítulos de livros, dissertações e teses, que testaram diferentes métodos de manejo de fragmentos florestais degradados. O foco desta revisão é encontrar experiências que possam nortear o manejo de fragmentos degradados de Florestas Estacionais Semideciduais (FES) com o objetivo de potencializar o papel desses fragmentos na conservação da biodiversidade, no entanto, abordamos e discutimos experiências e o conhecimento acumulado em outras formações de florestas tropicais. Os trabalhos identificados na literatura nesse tema foram agrupados de acordo com o método utilizado (retirada dos fatores de degradação, adensamento, enriquecimento, manejo de espécies invasoras e nativas hiperabundantes), e são apresentados nos itens a seguir.

2.1. Retirada dos fatores de degradação dos fragmentos florestais degradados

Os principais fatores de degradação que estagnam ou limitam a sucessão florestal devem ser previamente identificados e interrompidos, a fim de favorecer a

regeneração natural e recuperação da comunidade (RODRIGUES et al., 2009). Os principais fatores de degradação de remanescentes florestais comumente observados em paisagens tropicais estão relacionados às culturas agrícolas (no caso da Floresta Atlântica, especialmente cana-de-açúcar), silvicultura, pastagens e áreas urbanas. O uso do fogo na matriz agrícola, a caça e a extração seletiva de madeira, deriva de herbicidas, entrada de gado e invasão biológica estão entre alguns dos principais fatores que levam ao declínio da biodiversidade e à degradação dos remanescentes (TABARELLI; GASCON, 2005; JOLY et al., 2014).

O controle dos fatores de perturbação é primordial para aumentar as chances de sucesso da restauração e potencializar a capacidade de autorrecuperação da comunidade. As ações podem variar desde a construção de aceiros para diminuir as chances de incêndios, instalação de cercas na área para impedir o acesso de animais, até o controle de espécies invasoras ou nativas hiperabundantes (discutidas nas próximas seções deste capítulo). Neste contexto, para quaisquer projetos de restauração, independente do grau de degradação da área (seja numa área sem regeneração natural a ser restaurada desde o início ou o manejo e conservação de remanescentes naturais), a retirada dos fatores de degradação deve ser a primeira etapa. A recorrência de perturbações afetará o desenvolvimento do projeto, aumentando os custos e diminuindo a sua efetividade (ISERNHAGEN et al., 2009)

Em paisagens pouco fragmentadas, com elevado potencial de regeneração natural ou com histórico recente de desmatamento e degradação, é provável que apenas retirar os fatores de perturbação dos remanescentes florestais seja suficiente para a sua recuperação (CHAZDON; GUARIGUATA, 2016). Em paisagens altamente modificadas, no entanto, existem inúmeros fatores de degradação que comprometem a biodiversidade e limitam o potencial de regeneração natural e de autorrecuperação dos remanescentes, como regime de distúrbios, disponibilidade de propágulos e características da paisagem (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). Neste contexto, apenas a interrupção de perturbações não é suficiente, e as ações de manejo subsequentes são imprescindíveis para retomar a trajetória sucessional das comunidades e possibilitar a recuperação dos fragmentos (VIANI et al., 2015)

2.2. Adensamento dos fragmentos florestais degradados (Recuperação da estrutura da floresta)

O adensamento é uma técnica comumente utilizada em projetos de restauração ecológica visando o restabelecimento da cobertura de copas por indivíduos arbustivo-arbóreos e palmeiras em áreas desmatadas, possibilitando a construção de uma estrutura inicial favorável à continuidade da dinâmica florestal típica, através do aumento no número de indivíduos em áreas onde a regeneração natural é baixa ou espacialmente heterogênea (BRANCALION et al., 2015). O restabelecimento da estrutura do remanescente degradado é uma etapa fundamental na restauração da comunidade florestal. Essa reestruturação visa conter e reverter o processo de retrogressão sucessional, que é representado pela queda contínua na abundância geral de indivíduos, redução da altura dos indivíduos e do número de estratos, perda da continuidade do dossel e da biomassa geral da comunidade (TABARELLI et al., 2008; FARAH et al., 2014).

O adensamento pode ser obtido de duas formas: (1) usando o banco de sementes do solo; (2) através do plantio de mudas ou sementes (ROZZA et al., 2006). No caso de remanescentes florestais degradados, a área a ser restaurada (p.ex., uma borda ou clareira antrópica) pode guardar várias espécies, que à primeira vista encontram-se ocultas, na forma de um banco de sementes. Esse banco é formado pela chuva de sementes recente ou antiga, e seu potencial pode ser aproveitado para a restauração da comunidade florestal. Se adequadamente induzido, o banco de sementes pode levar à germinação e ao estabelecimento de uma alta densidade de indivíduos, compostos por diversas espécies de genótipos autóctones, portanto extremamente adaptados às condições locais (tipo de solo, regime de chuvas, etc.). O aproveitamento do banco de sementes evita a introdução de espécies e genótipos não regionais (por meio de mudas, p.ex.), que poderiam ter menor probabilidade de sobrevivência. Ao mesmo tempo, evita a introdução de plantas invasoras no remanescente florestal, o que seria uma falha grosseira no caso de um plantio mal executado (RODRIGUES et al., 2009, 2011).

Em casos onde existe uma cobertura espessa de serapilheira, gramíneas ou trepadeiras hiperabundantes, bem como pela competição e efeito alelopáctico de plantas agressivas e/ou invasoras, a remoção dessas barreiras à regeneração natural irá aumentar a incidência luminosa e variação na temperatura no ambiente. Esta mudança no microclima possibilitará a germinação principalmente das sementes de espécies

arbóreas pioneiras, caso estas existam no banco. Desse modo, a cobertura pioneira obtida por meio da regeneração levará à reestruturação da floresta, condição necessária para continuidade do processo sucessional (ROZZA et al., 2006).

O estímulo do banco de sementes só é eficiente, no entanto, se o controle das plantas competidoras e/ou a remoção da cobertura impeditiva tiverem início na época chuvosa, conforme observado por Farah (2003), ao manejar um remanescente florestal degradado no município de Campinas (SP). O manejo pode não ter o efeito desejado se for realizado fora da época de chuvas regulares, pois se corre o risco de estimular a germinação de plântulas seguida por alta mortalidade poucos dias depois, em decorrência de veranicos ou da estação seca. Nesse caso, a operação de manejo realizada de forma errada levará à perda de boa parte do banco de sementes local. O autor também observou que, mesmo com o manejo realizado corretamente, a expressão da regeneração natural pode ser bastante heterogênea, tanto qualitativa (composição) quanto quantitativamente (número de indivíduos). Assim, a expressão da regeneração natural através da indução do banco de sementes é fortemente influenciada pela forma do manejo, condições climáticas no microsítio e interações intra e interespecíficas na comunidade, e o monitoramento da área demonstrará a necessidade de manejo adaptativo.

Em áreas onde não há resiliência do banco de sementes, o adensamento deve ser feito através do plantio de mudas ou sementes de espécies que apresentem crescimento rápido e formação de copa densa e ampla - as chamadas espécies recobridoras (RODRIGUES et al. 2011; BRANCALION; RODRIGUES; GANDOLFI, 2015). Essa operação tem como objetivo aumentar o número de indivíduos em áreas com falhas na regeneração natural, fechar rapidamente clareiras abertas e sombrear áreas em plantios já em andamento ou em áreas de regeneração natural escassa. Com a introdução dessas espécies, espera-se recuperar a fisionomia florestal inicial da área, melhorar as condições de microclima para germinação e desenvolvimento de espécies não pioneiras da sucessão e controlar o crescimento e abundância de espécies invasoras ou hiperabundantes, como trepadeiras e gramíneas (ISERNHAGEN et al., 2009; BRANCALION et al., 2015)

Neste contexto, alguns estudos testaram o plantio de adensamento como uma metodologia para introduzir espécies de rápido crescimento e boa cobertura de copa para cicatrizar clareiras florestais com baixa resiliência e de difícil recuperação. Em um trecho de floresta com baixa expressão da regeneração após o corte de trepadeiras

(Parques Estaduais de Vassununga e Porto Ferreira - Santa Rita do Passa Quatro, SP), Jordão (2009) efetuou o plantio de espécies arbóreas visando o recobrimento do terreno. A autora encontrou maiores valores de sobrevivência e crescimento das espécies em áreas de borda menos sombreadas, visto que as espécies selecionadas precisaram desta condição para se desenvolver.

A escolha correta das espécies de recobrimento é fundamental. Elas devem ser definidas com base na flora local e adaptadas ao tipo de solo e regime de umidade do sítio, correspondendo àquelas espécies arbustivo-arbóreas de rápido crescimento e ampla cobertura de copa, logo nos primeiros meses após o plantio. Nem todas as espécies pioneiras se aplicam para esse fim. Como exemplo, a embaúba (*Cecropia pachystachya*), muito usada na restauração pelo rápido crescimento em altura, possui cobertura de copa escassa, não exercendo adequadamente o papel de rápida recobridora. A observação local dirá quais são as espécies recobridoras mais adequadas na região. Espécies como fumo-bravo (*Solanum mauritianum*; *S. granulosum-leprosum*), *Trema micrantha* (pau-pólvora) e mutambo (*Guazuma ulmifolia*) são exemplos de espécies adequadas para várias regiões de domínio de FES (Figura 1). Desta forma, para cicatrizar clareiras e recuperar a estrutura da floresta, devem ser utilizadas espécies claramente recobridoras, enquanto que espécies pioneiras que não exercem essa função devem ser usadas para agregar diversidade ao remanescente.



Figura 1. *Solanum mauritianum*, uma espécie recobridora que pode ser usada para adensamento de fragmentos em várias regiões de domínio de Floresta Estacional Semidecidual.

Fotografias: Fabiano Farah

2.3. Enriquecimento dos fragmentos florestais degradados (recuperação da composição florística e funcional da comunidade)

O enriquecimento representa a introdução de espécies finais de sucessão ou de outras formas de vida que não conseguem colonizar a área naturalmente, através de plantio de mudas, semeadura, transposição de *topsoil*, transposição de plântulas, dentre outros (ISERNHAGEN et al., 2009; VIANI; RODRIGUES, 2009; ISERNHAGEN, 2010; BOURLEGAT, LE et al., 2013; BERTACCHI et al., 2015; BRANCALION et al., 2015), de forma a aumentar o número de espécies e a diversidade da comunidade, numa tentativa de contribuir para a sua manutenção em longo prazo. Em áreas em processo de restauração (sejam fragmentos ou, mais comumente, áreas abertas) inseridas em paisagens altamente fragmentadas, pode ser necessário incluir, como uma etapa do projeto, o enriquecimento dessas comunidades. Neste tipo de paisagem, frequentemente existe limitação da oferta, dispersão ou estabelecimento de espécies finais de sucessão, o que poderá levar à estagnação da sucessão nas áreas em restauração, que neste caso permanecem indefinidamente na condição degradada a menos que sejam implementadas ações de manejo (VIANI et al., 2015).

Em áreas desmatadas onde foram realizados plantios de restauração, têm sido testadas diferentes estratégias de enriquecimento, com diferentes objetivos, cujos resultados oferecem bases teóricas e práticas importantes para experimentos de manejo em remanescentes de florestas secundárias. Bertacchi et al. (2015) avaliaram a sobrevivência e o crescimento de nove espécies arbóreas plantadas através de semeadura direta no sub-bosque de áreas em restauração com diferentes idades que, mesmo após décadas de plantio e recuperação da estrutura da floresta, ainda apresentam limitações na regeneração natural. Os autores concluíram que nas áreas mais jovens e sob clareiras de deciduidade, típicas de Florestas Estacionais Semideciduais (SOUZA et al., 2014), as espécies apresentaram melhores taxas de recrutamento, o que sugere que as espécies podem ter um comportamento idêntico em remanescentes de florestas secundárias. Santos & Durigan (2013) encontraram resultados semelhantes em três áreas de restauração de FES com diferentes idades: cinco espécies arbóreas, com alto valor comercial e tolerantes à sombra, foram plantadas no sub-bosque dos plantios. Embora o sombreamento não tenha afetado significativamente a mortalidade, as mudas apresentaram maior crescimento em áreas abertas e clareiras, por isso os autores recomendam que sejam abertas clareiras no dossel antes de realizar o plantio de

enriquecimento. De maneira semelhante, César et al. (2016) observaram que o manejo de trepadeiras favorece a sobrevivência das mudas plantadas para o enriquecimento de remanescentes florestais degradados, provavelmente devido a maior disponibilidade de luz para as mudas. Numa tentativa de inserir outras formas de vida em uma área em restauração em Iracemápolis (SP), Le Bourlegat et al. (2013) testaram o enriquecimento através de semeadura direta de três espécies de trepadeiras sob a copa de quatro espécies com diferentes comportamentos de deciduidade. As espécies de trepadeiras apresentaram desempenho semelhante independente da espécie que compõe o dossel, indicando que podem ser semeadas em qualquer local no interior das áreas. Embora tenham encontrado baixas taxas de emergência, os autores consideram que esta estratégia é viável para enriquecimento de áreas em restauração, embora sejam necessários mais estudos. É necessário ponderar também que, para o manejo de fragmentos florestais, o enriquecimento com espécies de trepadeiras deve ser analisado caso a caso, visto que a hiperabundância dessas espécies é um dos principais fatores a serem superados em fragmentos degradados. Em uma floresta tropical em restauração no Panamá, Schweizer et al. (2013) encontraram maiores taxas de mortalidade e menores taxas de crescimento em mudas plantadas sob indivíduos adultos de espécies relacionadas filogeneticamente às espécies plantadas, o que oferece um critério de seleção para disposição das espécies no campo.

Em florestas secundárias degradadas, Mangueira et al. (dados não publicados) realizaram o plantio de enriquecimento utilizando quatro espécies arbóreas finais de sucessão, introduzidas através de semeadura direta, plantio de mudas jovens (até dois meses de viveiro) e plantio de mudas maduras (até nove meses de viveiro). Os autores encontraram diferenças na sobrevivência das espécies de acordo com os diferentes métodos, embora não tenham encontrado diferenças no crescimento dos indivíduos. Devido a uma forte seca no ano de implantação do projeto, houve uma elevada taxa de mortalidade, corroborando com trabalhos anteriores de que a restauração é altamente dependente da precipitação (FARAH, 2003; WILSON, 2015). Em condições climáticas favoráveis, é possível que as taxas de sobrevivência dos indivíduos plantados em fragmentos degradados seja semelhante aos plantados em fragmentos conservados (YEONG et al., 2016).

Em florestas secundárias, embora poucos trabalhos abordem o enriquecimento para fins de conservação, plantios de enriquecimento com fins econômicos estão bem descritos na literatura, nas mais diversas regiões de florestas tropicais (RAMOS; AMO,

DEL, 1992; ÅDJERS et al., 1995; MONTAGNINI et al., 1997; RICKER et al., 1999; D'OLIVEIRA, 2000; PEÑA-CLAROS et al., 2002; KEEFE et al., 2009, dentre outros). Na Floresta Atlântica, ainda existem poucas iniciativas de plantios de enriquecimento com espécies para aproveitamento madeireiro, exatamente pelo fato de ainda haver elevadas taxas de desmatamento, poucas regiões com extensas coberturas de habitat, além de restrições legais para manejo dos remanescentes (MAY, 2011). Por isso, o foco dos estudos com enriquecimento para fins econômicos tem sido na região amazônica. Ainda se sabe pouco sobre o efeito do manejo de florestas secundárias sobre a biodiversidade, embora alguns trabalhos apontem que não há redução significativa de riqueza e composição de comunidades vegetais e animais após o corte e colheita das espécies madeireiras (PUTZ et al., 2012). Não se sabe, no entanto, qual seria o impacto dessas atividades de exploração num ecossistema tão fragmentado e tão pouco conhecido como a Floresta Atlântica, no qual menos de 1% da área remanescente deste domínio foi amostrado (LIMA et al., 2015). Neste contexto, na Floresta Atlântica, devido ao elevado grau de fragmentação (i.e., baixa cobertura florestal, baixa conectividade entre as manchas e tamanho reduzido da maior parte dos remanescentes), a recomendação é que o manejo desses remanescentes seja feito exclusivamente para fins de conservação, de forma a potencializar o papel de conservação da biodiversidade desempenhado pelas florestas secundárias que sobraram nas paisagens altamente modificadas (BRANCALION et al., 2012; VIDAL et al., 2016).

2.4. Controle e eliminação de espécies nativas hiperbundantes

Em florestas tropicais degradadas, múltiplos fatores que operam desde a escala local até a escala global interferem na dinâmica das comunidades florestais e interferem na sua trajetória sucessional (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). Os diferentes regimes de distúrbios antrópicos frequentemente causam mudanças na composição taxonômica e funcional das comunidades, através da seleção de grupos de espécies adaptadas às características de ambientes degradados, dominados por borda e isolados de outros remanescentes florestais (LÔBO et al., 2011).

Uma das mais proeminentes mudanças estruturais que estão em curso em diversas florestas tropicais é o aumento na abundância e biomassa de trepadeiras, o que pode acarretar em alterações severas na dinâmica florestal e seu funcionamento

(SCHNITZER; BONGERS, 2011). Mesmo espécies arbóreas nativas, como espécies pioneiras e bambus, quando hiperabundantes, influenciam a distribuição de outros grupos funcionais na comunidade, devido às suas características ecológicas como tempo de vida, fenologia e deciduidade (TABARELLI et al., 2010). Neste contexto, espécies nativas podem ser passíveis de ação de manejo, de forma a favorecer o retorno da comunidade a uma trajetória sucessional aceitável, conforme discutimos nos itens a seguir.

2.4.1. Manejo de Trepadeiras

Trepadeiras enraízam no solo e investem seus recursos em crescimento e produção de biomassa em detrimento de manter sua rigidez e, dessa forma, dependem de apoio estrutural externo para atingir o dossel florestal (DEN DUBBELDEN; OOSTERBEEK, 1995). Em algumas espécies esta dependência estrutural é facultativa. Em florestas tropicais bem conservadas, cerca de 25% de todas as espécies lenhosas presentes na comunidade são trepadeiras (SCHNITZER; BONGERS, 2002), cujo papel é mais benéfico do que negativo sobre sua dinâmica e ciclo de regeneração, bem como sobre a fauna (ENGEL; OLIVEIRA, 1998). As trepadeiras são particularmente importantes para a ciclagem de nutrientes (PUTZ, 1983), fornecimento de recursos alimentares, via de deslocamento e abrigo para a fauna (MORELLATO et al., 1996), e cicatrização de clareiras (SCHNITZER et al., 2000), além de promoverem maior complexidade estrutural do dossel (PUTZ et al., 2012).

Em florestas tropicais fragmentadas e degradadas, tem sido observado um aumento na densidade, biomassa e na produtividade das comunidades de trepadeiras, alterando a estrutura e função dos fragmentos. Estudos indicam que esse aumento tem sido atribuído principalmente à recorrência de distúrbios, naturais e antrópicos, ao aumento da demanda evapotranspirativa em decorrência da crescente severidade das secas sazonais, ao aumento tanto dos níveis de CO₂ atmosférico quanto da deposição de nutrientes (SCHNITZER; BONGERS, 2011; SCHNITZER, 2015). Quando distúrbios ou fatores de degradação são mantidos, como é o caso da maioria dos fragmentos de FES do interior da Floresta Atlântica, em áreas intensamente ocupadas pela agropecuária, algumas espécies de trepadeiras são favorecidas e tendem a se proliferar e acelerar o colapso do ecossistema por suprimir os processos sucessionais da comunidade florestal (ENGEL; OLIVEIRA, 1998; PINARD et al., 1999; SCHNITZER

et al., 2000). Mesmo em florestas tropicais bem conservadas, as trepadeiras podem competir intensamente com árvores, reduzindo o crescimento e a fecundidade e aumentando a mortalidade das mesmas (GRAUEL; PUTZ, 2004), efeitos que são ampliados em áreas perturbadas onde estas se tornam hiperabundantes (SCHNITZER et al., 2000; SCHNITZER; CARSON, 2010; FARAH et al., 2014). A proliferação de trepadeiras restringe a diversidade de árvores e suprime a regeneração natural, o que ocorre de forma diferencial entre as espécies e pode mudar o equilíbrio nas interações competitivas entre as plântulas (SCHNITZER et al., 2000; PEREZ-SALICRUP et al., 2001; SCHNITZER; CARSON, 2010). Além disso, florestas com trepadeiras hiperabundantes podem apresentar redução na quantidade de carbono sequestrado (VAN DER HEIJDEN, et al., 2015).

A presença de trepadeiras hiperabundantes representa um filtro ecológico a curto (restringindo o estabelecimento de plântulas de espécies pioneiras) e longo prazo (prejudicando a comunidade de árvores não pioneiras adultas). A combinação destas barreiras ecológicas pode manter os remanescentes florestais degradados em um estado alternativo estável dominado por trepadeiras hiperabundantes, com poucas chances de ocorrer sucessão para as condições ecológicas pré-distúrbio (SCHNITZER et al., 2000; CÉSAR, 2013). Consequentemente, o aumento da abundância e biomassa de trepadeiras tem efeitos deletérios para a composição e o funcionamento da floresta (SCHNITZER; BONGERS, 2011). Diante disso, mesmo que a presença de trepadeiras hiperabundantes não seja a causa primária da degradação, pode contribuir com processos irreversíveis de degradação estrutural e funcional e, deste modo, o seu controle tem sido recomendado como ferramenta de manejo conservacionista (ENGEL; OLIVEIRA, 1998; ROZZA et al., 2006; FARAH et al., 2014).

O manejo de trepadeiras deve ser realizado de acordo com os objetivos do projeto, a fisionomia vegetal a ser manejada e a disponibilidade de recursos financeiros e humanos das atividades de restauração ecológica. Na literatura, foram descritas diferentes estratégias de manejo de trepadeiras em florestas tropicais, como: i) herbicidas (PUTZ, 1991), ii) fogo (GERWING, 2001), iii) controle biológico (KING et al., 2011), e iv) remoção por capina (GIRÃO, 2015). Todos esses métodos apresentam riscos que devem ser considerados antes da sua aplicação, como a vigorosa rebrota das trepadeiras após o fogo, os danos que podem ser causados aos demais indivíduos pelo borrifamento de herbicidas para controle das trepadeiras, e a imprevisibilidade dos efeitos do controle biológico.

O corte das trepadeiras com facão apresenta menor impacto ambiental, menor custo, e a maioria das pessoas está acostumada com esta ferramenta (PAUL; YAVITT, 2011). O corte pode ser realizado a aproximadamente um metro de altura em relação ao solo. César et al. (2016) apontam que não é necessário que os indivíduos manejados sejam removidos da copa das árvores, pois isso reduziria o rendimento operacional, causaria danos na copa das árvores e aumentaria o risco de acidentes. As trepadeiras deixadas nas copas secam em poucas semanas e reduzem a área coberta sobre as árvores, reduzindo a competição por luz, e caem naturalmente das árvores em menos de um ano e meio (Figura 2). A perda da parte aérea também reduz a competição radicular das trepadeiras com as árvores por água e nutrientes (SCHNITZER et al., 2005). Em setores da floresta dominados por trepadeiras, o manejo abre o dossel e aumenta a entrada de luz no sub-bosque, no entanto, o dossel volta a fechar rapidamente: em um estudo realizado em um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual perturbado, César et al. (2016) observaram que as árvores remanescentes reocuparam o dossel dez meses após o manejo de trepadeiras.

Esta recuperação do dossel ocorre, em um primeiro momento, pelas árvores pioneiras emergidas do banco de sementes, inibindo a rebrota e germinação de trepadeiras por meio do sombreamento do sub-bosque realizado pelas copas (ROZZA et al., 2006). Em um experimento na Área de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) Mata de Santa Genebra, uma unidade de conservação de uso sustentável federal de 251,7 ha localizada no município de Campinas (SP), a alta densidade de regenerantes obtidos em parcelas após o manejo mostrou que o acúmulo dos restos podados de trepadeiras no solo secou gradativamente e não inibiu localmente a emergência da regeneração natural. Em outros casos, se a serapilheira ou depósito superficial de restos de poda das trepadeiras for muito espesso, o banco de sementes pode ser estimulado de forma mais eficiente a partir da operação de revolvimento de solo, acelerando a decomposição do material podado e a incorporação da matéria orgânica (FARAH, 2003). Os indivíduos que regeneram sob essas condições são aqueles que sobreviveram a distúrbios e que conseguiram sobreviver ao tempo que permaneceram sob a manta de trepadeiras. Portanto, o manejo das trepadeiras hiperabundantes, ao invés de promover estresse nos indivíduos da regeneração avançada, corresponde a uma oportunidade única para que eles sobrevivam e retomem o crescimento, indo contribuir futuramente na formação do dossel.



Figura 2. Indivíduo arbóreo infestado por trepadeiras. A) antes do manejo de trepadeiras, B) oito meses após o manejo, C) 18 meses após o manejo.

Fonte: César et al. (2016)

Rozza et al. (2006), também na Mata de Santa Genebra, testaram o manejo visando a restauração de manchas dominadas por trepadeiras hiperabundantes. O experimento considerou diferentes níveis de intensidade de manejo, e testou (a) o corte de trepadeiras na área total da parcela, (b) em faixas cobrindo 50% da parcela e (c) de modo pontual, cortando trepadeiras em um raio de 40 cm ao redor do caule de árvores e arbustos. Após 24 meses de avaliação, observou-se regeneração arbustivo-arbórea significativamente maior no tratamento em área total. Os tratamentos com intensidade menor não foram eficientes na medida em que essas trepadeiras possuem alastramento muito vigoroso, fechando rapidamente áreas de clareiras, principalmente por meio de rebrotas e pelo crescimento horizontal sobre o dossel da floresta nos limites da área manejada. Chi (2016) também observou rebrota e crescimento vigorosos das trepadeiras após o manejo no Parque Estadual de Vassununga. Este desenvolvimento não foi associado ao corte na estação chuvosa, um padrão oposto ao dos demais tipos de plantas.

Quando realizado na estação chuvosa, no entanto, o manejo de trepadeiras pode favorecer o desenvolvimento da comunidade arbustiva e arbórea em curto prazo. Em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual, César et al. (2016) observaram que o manejo de trepadeiras aumentou a biomassa dos indivíduos arbóreos com DAP entre 1.58 cm e 5 cm em menos de três anos após o manejo, em relação à áreas sem

manejo. O manejo de trepadeiras também favoreceu a sobrevivência de mudas plantadas para o enriquecimento do fragmento e um rápido fechamento do dossel pelas árvores menos de dez meses após o manejo.

Poucas espécies de trepadeiras tornam-se hiperabundantes em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual degradados. Mello (2015) observou que somente três espécies representavam aproximadamente 30% dos indivíduos de trepadeiras em um fragmento degradado em Piracicaba (SP), enquanto Sfair et al. (2015) constataram que cinco espécies de trepadeiras ocupavam mais que 50% dos indivíduos arbóreos em uma floresta em Paulo de Faria (SP). Em teoria, o manejo seletivo destas espécies beneficiaria um maior número de árvores, gerando mínimo impacto na comunidade de trepadeiras, pois poucas espécies seriam manejadas (SFAIR et al., 2015). No entanto, os setores dominados por trepadeiras em fragmentos degradados apresentam emaranhados densos de trepadeiras finas de diversas espécies (MELLO, 2015), que entrelaçam tanto em árvores quanto em outras trepadeiras para obter suporte, e que rebrotam e crescem vigorosamente após o manejo (CHI, 2016). Neste contexto, o manejo seletivo de espécies de trepadeiras seria operacionalmente inviável, dado o tempo que seria necessário para identificar e cortar cada haste, pelo fato de que o manejador nem sempre é aquele que identifica as espécies de trepadeiras, e pela dificuldade de movimentação nesses fragmentos florestais.

Em todos os casos, é necessária uma definição clara dos objetivos do manejo de trepadeiras, além de um planejamento a médio e longo prazo de ações de restauração a fim de manter a sustentabilidade das áreas manejadas (ENGEL; OLIVEIRA, 1998). É provável que um único manejo não seja suficiente para o controle efetivo das trepadeiras (CHI, 2016), por isso é necessário considerar múltiplos manejos até a recuperação da comunidade. Em alguns fragmentos, somente a remoção das trepadeiras pode não ser suficiente para o recrutamento de indivíduos arbóreos (CAMPANELLO et al., 2007), e outras ações, como plantios de adensamento e enriquecimento discutidos anteriormente neste capítulo, podem ser necessárias nas áreas manejadas caso a densidade de indivíduos arbóreos regenerantes obtidos seja baixa. Apesar dos vários estudos já desenvolvidos sobre o tema, os resultados de testes experimentais nem sempre são conclusivos, assim muitos desafios permanecem em relação à efetividade, custo e viabilidade operacional do manejo de trepadeiras (VIANI et al., 2015; CÉSAR et al., 2016).

2.4.2. Manejo de bambus em fragmentos florestais degradados

Em determinados trechos muito perturbados de remanescentes florestais (p.ex. abertos para plantio/extracção de árvores ou acometidos por incêndio), certas bambusoídeas de caule relativamente fino e flexível, como p.ex. do gênero *Chusquea* (taquari), ou lenhoso, do gênero *Guadua* (taquara), ocupam o terreno em alta densidade, escalam arbustos, árvores e palmeiras. Outras espécies de bambus exclusivamente lenhosos, p.ex. do gênero *Merostachys*, formam touceiras de taquaras, com grande porte em altura e diâmetro, formando manchas de touceiras no terreno, porém de modo mais restrito que as espécies de bambusoídeas anteriores. Nesses casos, as bambusoídeas assumem uma distribuição similar ao de espécies invasoras ou trepadeiras hiperabundantes, exercendo forte competição sobre as espécies arborescentes, diminuindo sua densidade e riqueza (LIMA et al., 2012; ROTHER et al., 2013).

Em unidades de conservação no interior do estado de São Paulo, diferentes autores observaram esses efeitos negativos dos bambus sobre a comunidade vegetal (ARAÚJO, 2008; IVANAUSKAS et al., 2012; SOUZA et al., 2014). A ocupação de grandes trechos das áreas protegidas por bambus dificultou a regeneração natural de espécies nativas, e em alguns locais, após a morte dos bambus, abriu-se uma grande clareira que começou a ser dominada por trepadeiras, formando um denso emaranhado que impediu a chuva e germinação de sementes. Bambus são conhecidos por terem eventos de florescimento e frutificação maciça e eficiente sincronia, quando após algumas décadas de crescimento (p.ex., para *Merostachys riedeliana*, um intervalo de 30-32 anos), indivíduos da mesma espécie em uma ampla distribuição geográfica atingem o florescimento exatamente na mesma época, frutificam e senescem (GUILHERME; RESSEL, 2001). Nesse momento, as touceiras secam, tombam e os colmos ficam depositados no solo, possibilitando a reocupação gradativa da área pela regeneração natural arbórea.

Neste contexto, essas plantas têm frequentemente suscitado dúvidas se deveriam ser objeto de manejo. Em remanescentes florestais com grande área, a previsão desse fenômeno e a constatação local de que bambus ocupam manchas restritas no espaço, não coloca essas plantas como ameaça à estrutura florestal. Já em pequenos remanescentes, touceiras de bambu podem ocupar uma proporção relativamente grande

da área total do fragmento. Nesse caso, o monitoramento da expansão vegetativa das touceiras de bambu informará se elas estão exercendo competição com as plantas dos outros grupos (arbustos, árvores, palmeiras, etc.). A partir da correta identificação da espécie e constatação de alta densidade, pode ser necessária uma ação de raleamento, de modo a favorecer a regeneração arbustivo-arbórea, possibilitar a manutenção da estrutura florestal e prevenir a perda de espécies. Portanto, a necessidade do manejo de bambus deve ser avaliada caso a caso, dependendo da espécie e do comportamento no local, sempre com base no monitoramento da expansão das touceiras, bem como na avaliação da riqueza vegetal associadas às touceiras.

2.5. Controle e eliminação de espécies exóticas invasoras em fragmentos florestais degradados

Uma espécie pode ser considerada invasora quando é introduzida em um habitat que não ocupa naturalmente (frequentemente esta introdução é feita por humanos), estabelece uma população e se dispersa de forma atonônama (SIMBERLOFF, 2010). Em ecossistemas degradados, frequentemente espécies exóticas se beneficiam do ambiente alterado e ocupam nichos não ocupados por espécies nativas. Neste contexto, as espécies exóticas invasoras podem alterar funções no ecossistema, como a ciclagem de nutrientes, competir com espécies nativas por recursos, e interferir na sucessão secundária, ao impedir a regeneração natural de espécies nativas, dentre outros efeitos deletérios (VITOUSEK et al., 1997). Em alguns casos, a presença dessas espécies não representa uma ameaça ao equilíbrio do ecossistema, e em áreas degradadas ou em processo de restauração, é possível até utilizá-las como aliadas na recuperação do ecossistema (D'ANTONIO; MEYERSON, 2002).

Quando as espécies exóticas tornam-se invasoras, no entanto, podem dominar a comunidade ou interferir de forma negativa na sucessão do ecossistema. Nesses casos, é necessária a adoção de ações de controle e manejo dessas espécies, de forma a auxiliar a recuperação. Nesta seção, discutimos trabalhos que manejaram dois grupos de espécies exóticas que podem alterar e estagnar a sucessão da comunidade em florestas secundárias degradadas: as herbáceas invasoras, especialmente as gramíneas africanas, e espécies arbóreas invasoras.

2.5.1. Controle de herbáceas invasoras em fragmentos florestais degradados

Em ambientes muito alterados, a regeneração frequentemente é impedida pela competição com espécies herbáceas invasoras. Em fragmentos degradados, essa situação é mais frequente em áreas com alta incidência luminosa, fator indispensável ao crescimento dessas herbáceas, como, por exemplo, áreas na borda, grandes clareiras, e fragmentos que sofreram grandes alterações como incêndios e desmatamentos. Da mesma forma, herbáceas são o principal problema a ser superado nos projetos de restauração florestal de áreas abertas desmatadas. Um grupo importante de herbáceas invasoras em remanescentes florestais é o das gramíneas, formado prioritariamente por espécies originárias das savanas africanas, e que foram disseminadas pelo mundo para uso em pastagens, pelo alto vigor do metabolismo C4, grande facilidade de dispersão de sementes, crescimento rápido, rusticidade e capacidade de rebrota. Devido a essas características, essas gramíneas tendem a ganhar a competição sobre as espécies nativas, dificultando a germinação e estabelecimento dos indivíduos arbustivo-arbóreos (HOLL et al., 2000; CÉSAR et al., 2014; MANTOANI; TOREZAN, 2016). Podemos citar alguns gêneros importantes, como *Urochloa* spp. (braquiárias), *Panicum* sp. (colonião) e *Melinis* sp. (capim-gordura).

Tradicionalmente, o controle de gramíneas tem sido realizado de forma mecânica (roçadeira) ou química (uso de herbicidas), sendo que a segunda opção geralmente apresenta melhor custo-benefício (CÉSAR et al., 2013). Na restauração de áreas abertas, após o controle inicial, tem sido utilizada a cobertura do solo com espécies de adubos verdes, que nos primeiros anos do projeto tem apresentado um excelente desempenho para sombrear o terreno, impedindo a germinação e o crescimento das herbáceas invasoras e criando um habitat favorável ao estabelecimento das plantas arbustivo-arbóreas. No caso de herbáceas, o sombreamento do terreno impede que haja o crescimento das rebrotas, e após alguns anos as herbáceas invasoras se extinguem (BRANCALION et al., 2015). Esta estratégia ainda não foi testada para o manejo de remanescentes degradados, entretanto potencialmente poderia apresentar resultados interessantes na cicatrização de clareiras e sombreamento da área.

Em todos os casos, ações de restauração que promovam o rápido estabelecimento inicial de uma estrutura florestal, cicatrizando grandes clareiras e áreas abertas dentro dos fragmentos, poderiam diminuir os custos gerais da restauração, por

abreviarem o tempo dedicado ao controle das gramíneas. Em projetos de restauração em áreas abertas, com o plantio em área total, falhas grosseiras na fase inicial do processo de restauração levam à permanência das gramíneas por tempo indeterminado, mantendo o sistema em um estado estável que dificilmente será revertido naturalmente. Entre essas falhas podemos citar a falta de controle inicial e periódico eficiente das gramíneas nos primeiros anos do projeto, a escolha errada das espécies arbóreas para o plantio associada à alta mortalidade dos indivíduos, a definição errada da proporção de indivíduos plantados de um grupo funcional (p.ex. uso predominante de indivíduos não recobridores do terreno), entre outras. Essas lições podem ser trazidas para a prática do manejo de remanescentes, visto que em áreas de grandes clareiras, mesmo no interior do remanescente, é muito comum encontrar touceiras de gramíneas africanas que impedem a regeneração natural e estagnam a sucessão da comunidade (Figura).



Figura 3. Presença de gramíneas em remanescentes florestais degradados: **A.** Gramíneas ocupando uma clareira no interior de um remanescente; **B.** Sub-bosque sem regeneração natural e ocupado por gramíneas.

Fotografias: Julia Raquel Mangueira

2.5.2. Controle de espécies arbóreas invasoras em fragmentos florestais degradados

As espécies arbóreas invasoras representam um grande desafio para a restauração ecológica. Essas espécies ocorrem em ambientes que sofreram algum distúrbio, seja natural ou antrópico, e se estabelecem e dominam o ambiente devido a algumas características que favorecem o seu comportamento competitivo, dentre eles:

período juvenil curto, alto potencial de dispersão da espécie (muitas delas são atrativas de fauna), alta taxa de germinação e estabelecimento, e longo tempo de vida e persistência no ambiente (REJMANEK; RICHARDSON, 1996; D'ANTONIO; MEYERSON, 2002). Existem diversas iniciativas de manejo e controle dessas espécies, especialmente em áreas abertas e plantios homogêneos (DECHOUM; ZILLER, 2013), e estas experiências podem orientar a prática de manejo em remanescentes degradados.

Algumas espécies podem ser consideradas invasoras em todas as regiões brasileiras e, por isso, quando encontradas em remanescentes florestais, o seu controle e manejo deve ser prioritário (p.ex. *Acacia mangium*, *Leucaena leucocephala*, *Melia azedarach*, entre várias outras – veja revisão em ZENNI; ZILLER, 2011) (Figura 3). Algumas delas, no entanto, devem ter sua densidade avaliada localmente. Como exemplo, *Schizolobium parahyba* (guapuruvu) e *Psidium guajava* (goiabeira) da que se comportam como ruderais. Na maioria das regiões, a baixa densidade de indivíduos dessas espécies não interfere negativamente, pelo contrário, a goiabeira fornece recursos alimentares, poleiros e abrigo para a fauna, o que favorece muito o processo de sucessão ecológica. Em determinados sítios, por outro lado, ocorrem em densidade elevada a tal ponto de formarem maciços quase homogêneos, o que sugere a necessidade de raleamento de parte dos indivíduos, permitindo a diversificação gradativa da flora pelo ingresso de novas espécies.

Nos casos em que há necessidade de manejo dessas espécies, tem sido utilizado o corte de baixo impacto dos indivíduos, de quaisquer idades, que pode ser feito com facão ou motosserra, dependendo do porte. A aplicação de herbicida no toco (ou em um buraco feito no tronco) diminui muito (e em alguns casos, elimina) a possibilidade de rebrota, aumentando a eficácia do controle desses indivíduos (DECHOUM; ZILLER, 2013). No caso de indivíduos jovens, o controle antes da idade reprodutiva previne a dispersão de sementes e o estabelecimento de mais indivíduos, diminuindo a possibilidade de reocupação da área. O mais importante, no entanto, é que estas áreas devem ser monitoradas periodicamente, de forma a observar se a regeneração natural de espécies nativas está ocorrendo, ou se as espécies exóticas invasoras ainda persistem e devem ser controladas novamente.



Figura 3. Indivíduos da arbórea invasora *Acacia mangium*, em projetos de restauração florestal no estado da Bahia.

Fotografia: Fabiano Farah

3. RENDIMENTO OPERACIONAL E GARGALOS ECONÔMICOS PARA A PRÁTICA DE MANEJO DE REMANESCENTES FLORESTAIS

Um dos gargalos para que a restauração ecológica de fragmentos florestais degradados ganhe escala é a falta de incentivos financeiros, principalmente quando o objetivo desse manejo é potencializar o papel de conservação de biodiversidade que esses fragmentos já desempenham (BRANCALION et al., 2012; VIANI et al., 2015; VIDAL et al., 2016). Dentro de propriedades rurais, as matas ribeirinhas, topos de morro e encostas estão protegidas como áreas de preservação permanente. Além disso, pelo menos mais uma porcentagem da área da propriedade também deve estar coberta com vegetação nativa protegida como Reserva Legal (Lei 12.651/2012). Embora este seja um grande avanço para a proteção de fragmentos de florestas na propriedade rural (localizados majoritariamente dentro de propriedades privadas - SOARES-FILHO et al., 2014), não há nenhuma obrigação legal que obrigue os proprietários a manter a qualidade desses fragmentos, apenas a sua estrutura. Além disso, as iniciativas de incentivos financeiros que estimulem o manejo desses remanescentes, como o

pagamento por serviços ambientais, ainda são tímidas e pouco abrangentes (CUNHA et al., 2011).

Ainda é escassa a literatura que aborda o custo e o rendimento operacional do manejo de fragmentos. A maioria dos trabalhos desse tema, e mesmo os estudos que abordam técnicas tradicionais de restauração ecológica, como semeadura direta e plantio de mudas em áreas abertas, ainda discutem pouco a questão do custo e da viabilidade operacional (PALMA; LAURANCE, 2015). Os poucos trabalhos que abordam o custo do manejo de trepadeiras, por exemplo, foram desenvolvidos no contexto de produção madeireira em florestas tropicais sem perturbações severas, sendo o corte de trepadeiras realizado apenas em árvores individuais de interesse econômico (PINHO et al., 2009). Estes valores dificilmente podem ser extrapolados para estimar o rendimento operacional do manejo de trepadeiras para a recuperação de fragmentos florestais degradados, devido às diferenças entre os métodos de manejo e a estrutura da vegetação entre florestas conservadas e perturbadas.

César (2013) estimou que seriam necessários em média $88,3 \pm 45,0$ homens-hora (hh) por hectare para o corte de todas as trepadeiras (mínimo de 25,4 e máximo 200,2 hh/ha), em um fragmento em Piracicaba (SP). Em setores degradados do Parque Estadual de Vassununga, foram estimados 216 ± 40 hh/ha para manejar todas as trepadeiras (Felipe de Arantes Mello e Luciana de Carvalho 2016, dados não publicados). Considerando o valor diário de um trabalhador como R\$150,00, o manejo de trepadeiras custaria em Piracicaba em torno de R\$1.656 \pm 844/ha, e no PE Vassununga, R\$4.050 \pm 750/ha manejado. Mangueira et al. (dados não publicados) encontraram um valor aproximado de R\$1.362,00/ha para implantação de um enriquecimento de remanescentes, utilizando semeadura direta e plantio de mudas nativas de quatro espécies arbóreas nativas finais de sucessão.

A variação nos custos destas atividades pode ser devido a diversos fatores que podem afetar o rendimento operacional do manejo de fragmentos, o que interfere diretamente no custo do projeto. Apesar da falta de estudos, observações empíricas apontam que a facilidade de deslocamento na área a ser manejada, a abundância de trepadeiras, a presença de pernilongos e/ou carapatos, a experiência e motivação da equipe, a temperatura e até mesmo o período do dia em que o manejo está sendo realizado podem afetar o rendimento operacional. César (2013) observou relações contra-intuitivas entre o rendimento do manejo de trepadeiras e as características da floresta perturbada: o tempo estimado necessário para manejar trepadeiras diminui

conforme aumenta a abundância de trepadeiras >1 cm de diâmetro, enquanto que o manejo requer mais tempo em locais com mais árvores de DAP>5 cm. Estas relações ocorrem provavelmente porque, em florestas tropicais perturbadas, o manejo de trepadeiras em áreas com mais árvores seria realizado com mais cautela para não danificar estes indivíduos, enquanto que parcelas com elevada abundância de trepadeiras tendem a apresentar um dossel baixo e poucos indivíduos arbóreos, como uma clareira, o que facilita o manejo de trepadeiras em área total.

Existem outros gargalos na cadeia da restauração que limitam a implantação de estratégias de manejo em larga escala, desde a coleta de sementes até a produção e distribuição de mudas. Usualmente, a produção dos viveiros está restrita às espécies mais comuns utilizadas em plantios (desde generalistas a pioneiras, incluindo espécies exóticas), o que reduz a oferta de espécies finais de sucessão e de outras formas de vida. Estes últimos grupos englobam as principais espécies necessárias para o enriquecimento de florestas secundárias para fins de conservação da biodiversidade, as quais geralmente estão disponíveis nos viveiros em número reduzido de espécies ou em baixa quantidade de mudas.

4. MANEJO ADAPTATIVO DE REMANESCENTES FLORESTAIS – PROPOSTAS PARA ORIENTAR A PRÁTICA

Neste capítulo, revisamos os trabalhos científicos que abordam estratégias de manejo para lidar com os diversos fatores de degradação aos quais os fragmentos florestais inseridos em paisagens agrícolas tecnificadas estão permanentemente expostos. Mesmo após esses fragmentos serem manejados para potencializar o seu papel de conservação da biodiversidade remanescente, esse papel vai continuar recebendo influência negativa dos fatores de perturbação oriundos da área agrícola do entorno. Neste contexto, o conceito de manejo adaptativo representa a melhor abordagem para fragmentos florestais degradados, pois considera que sempre será necessário reavaliar a situação ambiental obtida após o manejo e referendar ou redefinir as estratégias de manejo.

A primeira etapa para qualquer projeto de restauração ter possibilidade de sucesso é um diagnóstico preciso e detalhado de cada situação ambiental de degradação. Para o manejo de fragmentos degradados, o diagnóstico do ecossistema, realizado com esforço amostral adequado e escala espacial abrangendo todo o sistema

(local e paisagem regional) é o ponto de partida para identificar os fatores de degradação e potencialidades de resiliência (Figura 5). Nesse diagnóstico, devem ser identificados os trechos degradados, e para cada situação de degradação recomendamos uma abordagem de manejo diferenciada, inicialmente aplicada em caráter experimental, em pequena escala, com posterior avaliação dos resultados obtidos, rediscussão das ações realizadas e adoção ou não de ações corretivas, sempre na busca dos melhores resultados ecológicos. Essa estratégia permitirá uma ampliação gradativa da escala de manejo, aumentando a possibilidade de sucesso. Essa precaução em termos de escala evita a aplicação de ações de manejo não devidamente testadas em todo o fragmento, o que tem grande chance de insucesso devido à heterogeneidade de situações de degradação de fragmentos florestais, com consequências imprevisíveis sobre a biodiversidade remanescente. Nesse sentido, recomenda-se sempre um delineamento experimental incluindo áreas não manejadas como controle, possibilitando mensurar o ganho efetivo das ações efetivadas de manejo. Da mesma forma, deve-se comparar o ganho nos parâmetros ecológicos comparando-se a área manejada no tempo inicial (antes do manejo) e final (pós manejo). Essa abordagem permite a avaliação e a redefinição das ações de restauração para a área, bem como o registro de experiência de manejo para novas situações de florestas degradadas a serem restauradas.

Planejamento do Manejo Adaptativo visando a Restauração Ecológica de Remanescentes Florestais Degradados

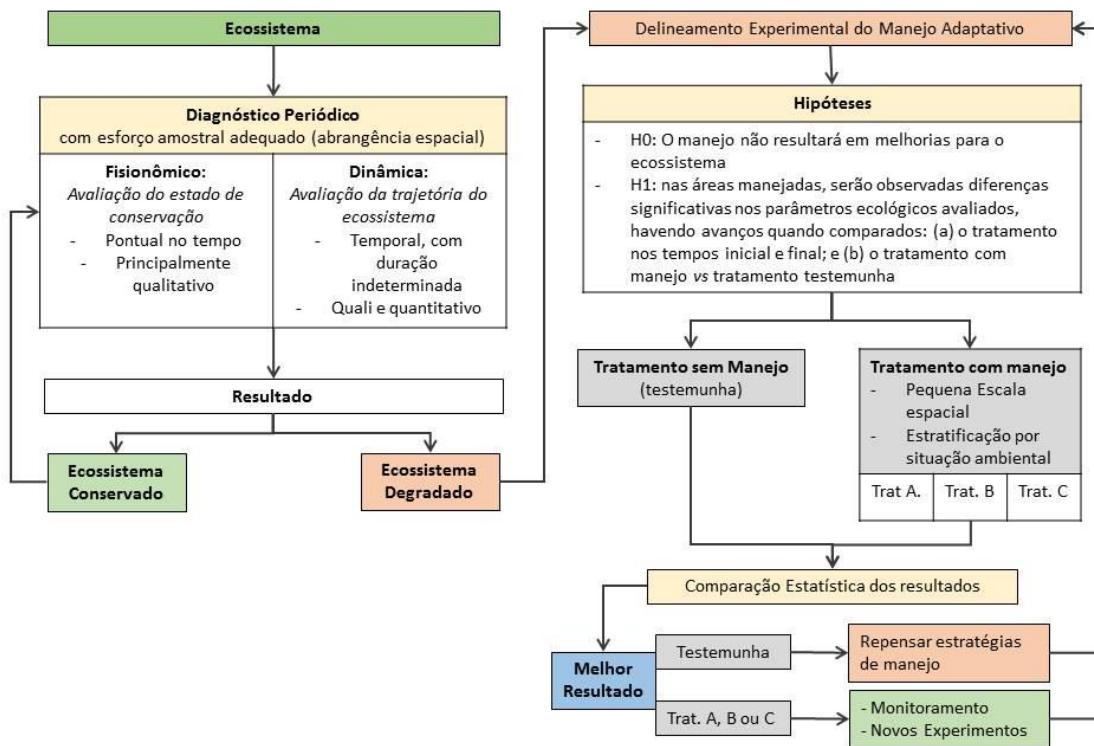


Figura 5. Proposta teórica de delineamento de experimentos visando a restauração ecológica de remanescentes florestais degradados.

Considerando os principais fatores de degradação discutidos neste capítulo, a Figura 6 ilustra uma proposta de estratégia de manejo adaptativo de fragmentos florestais degradados inseridos em paisagem agrícola tecnificada, quando o objetivo do manejo for a conservação da biodiversidade. A retirada dos fatores de perturbação deverá ser o primeiro passo, como estratégia de favorecimento e condução da regeneração natural nessas áreas muito perturbadas. A retirada desses fatores e o controle de espécies competidoras (nativas ou exóticas) deverá propiciar a reocupação da área com espécies nativas arbustivo-arbóreas num primeiro momento. É importante reiterarmos, como dito anteriormente, que a expressão da regeneração natural poderá apresentar elevada heterogeneidade espacial, tanto qualitativa (variação nas espécies) quanto quantitativamente (número de indivíduos), em decorrência dos diferentes históricos de perturbação de cada trecho do fragmento. Desta forma, o monitoramento da área em restauração é essencial para que sejam adotadas as ações mais adequadas segundo os resultados obtidos em cada momento. No caso de áreas em que, p.ex., o

corte de trepadeiras ou o revolvimento do solo não levou à indução do banco de sementes de pioneiras e de recobrimento, deve ser realizado o plantio de adensamento. Já em áreas onde foi realizado o adensamento, porém não está havendo o ingresso de novas espécies, deve ser efetuado o plantio de enriquecimento.

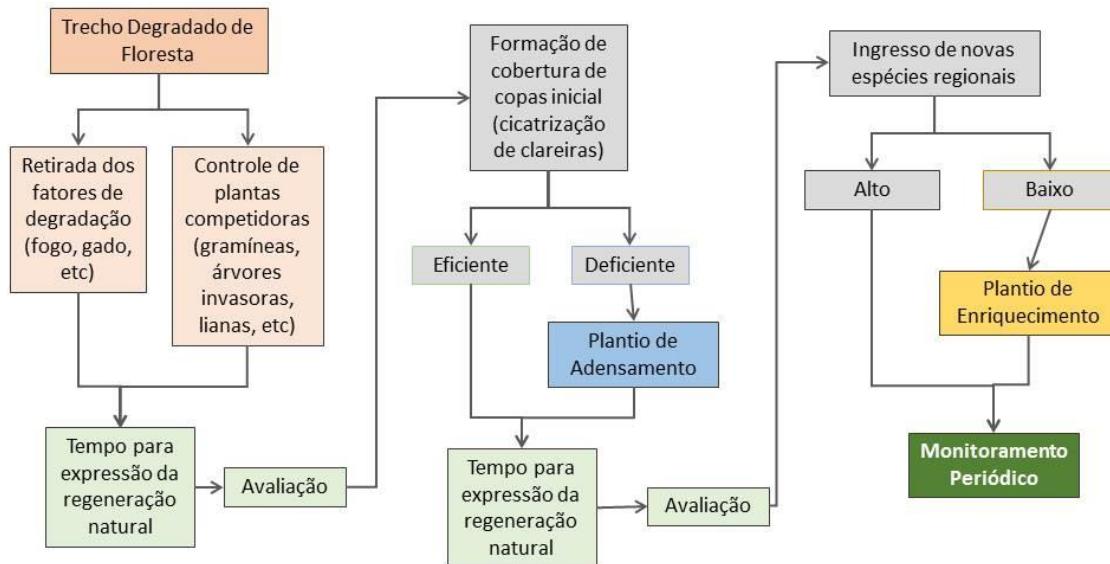


Figura 6. Esquema geral visando à restauração de um trecho degradado de remanescente florestal, baseado em avaliações periódicas da expressão da regeneração natural ou do plantio de espécies nativas regionais, e respectivas ações de manejo adaptativo.

A implantação de experimentos de manejo de diferentes fatores de degradação, na prática, apresenta uma elevada variedade de delineamentos e estratégias. Plantios de adensamento e enriquecimento são em geral realizados em blocos casualizados (JORDÃO, 2009; SCHWEIZER et al., 2013; BERTACCHI et al., 2015) e utilizam plantios de mudas como principal método de restauração. No entanto, Farah (2003), Jordão (2009), e Rozza et al. (2007) também testaram o revolvimento do solo para indução do banco de sementes, e Bertacchi et al. (2016), e Mangueira et al. (dados não publicados) testaram também semeadura direta e plantio de plântulas.

O manejo de trepadeiras, em outras fisionomias tropicais, tem sido realizado frequentemente de forma silvicultural, ou seja, na escala do indivíduo arbóreo de interesse comercial. Com base no conhecimento científico atual e nos resultados disponíveis na literatura apresentados até aqui, a nossa recomendação é que, em

fragmentos florestais degradados, o manejo de trepadeiras seja realizado através do corte de todos os indivíduos de trepadeiras em uma área delimitada do fragmento. Esta ação localizada nas áreas infestadas reduzirá a competição de trepadeiras com a comunidade arbórea e arbustiva como um todo, permitindo o desenvolvimento tanto dos indivíduos arbóreos no sub-bosque quanto a ocupação do dossel pelos indivíduos maiores, levando à reestruturação do fragmento. O manejo provavelmente trará mais benefícios para a estrutura florestal em setores com diversas árvores nativas, mas com dossel baixo e coberto por trepadeiras, onde o desenvolvimento das árvores está comprometido pela competição intensa com esta forma de vida (Figura 7). Não recomendamos o manejo de trepadeiras em toda a área do fragmento, mesmo em fragmentos muito degradados, pois as trepadeiras são componentes importantes dos processos ecológicos das florestas tropicais (SCHNITZER; BONGERS, 2002; PUTZ et al., 2012) e mesmo estes fragmentos podem conter elevada riqueza de espécies de trepadeiras (ROCHA, 2014; MELLO, 2015).



Figura 7. Exemplos de A) floresta perturbada que seria beneficiada pelo manejo de trepadeiras, B) floresta perturbada onde o manejo de trepadeiras não seria necessário.

Fotografias: A) Vanessa J. Girão; B) Ricardo Gomes César

O manejo em área total deve considerar, além da rebrota das trepadeiras manejadas, a reinfestação das parcelas por trepadeiras dos demais trechos do fragmento pelas bordas da área manejada, o que diminuiria a efetividade do manejo. Desta forma, recomendamos que as parcelas de manejo devem apresentar a menor relação perímetro/área possível (Figura 4). O manejo visando a recuperação da estrutura florestal feito em “faixas” dentro do fragmento florestal seriam rapidamente reocupados por trepadeiras e, portanto, o manejo em áreas circulares ou quadradas seria potencialmente mais efetivo.

Além do formato da parcela de manejo, a frequência adequada e o tempo total de corte de trepadeiras são fatores fundamentais para o sucesso da restauração. Na literatura, existem projetos com frequência de dois meses de cada manejo (ROZZA et al., 2006), 6-7 meses (AMADOR; VIANA, 2000) e até 8-10 meses (CÉSAR et al., 2016). Chi (2016) testou o manejo tanto na estação seca quanto na estação chuvosa, no entanto, as trepadeiras rebrotaram vigorosamente independente da estação, indicando a necessidade de múltiplos manejos. Mais estudos são necessários sobre a frequência do manejo de trepadeiras, considerando a frequência e vigor de reinfestação e o desenvolvimento da vegetação nativa. O controle de trepadeiras somente será efetivo se for feito até o completo fechamento do dossel pelos indivíduos arbóreos presentes na comunidade florestal, seja através da regeneração natural ou plantio.

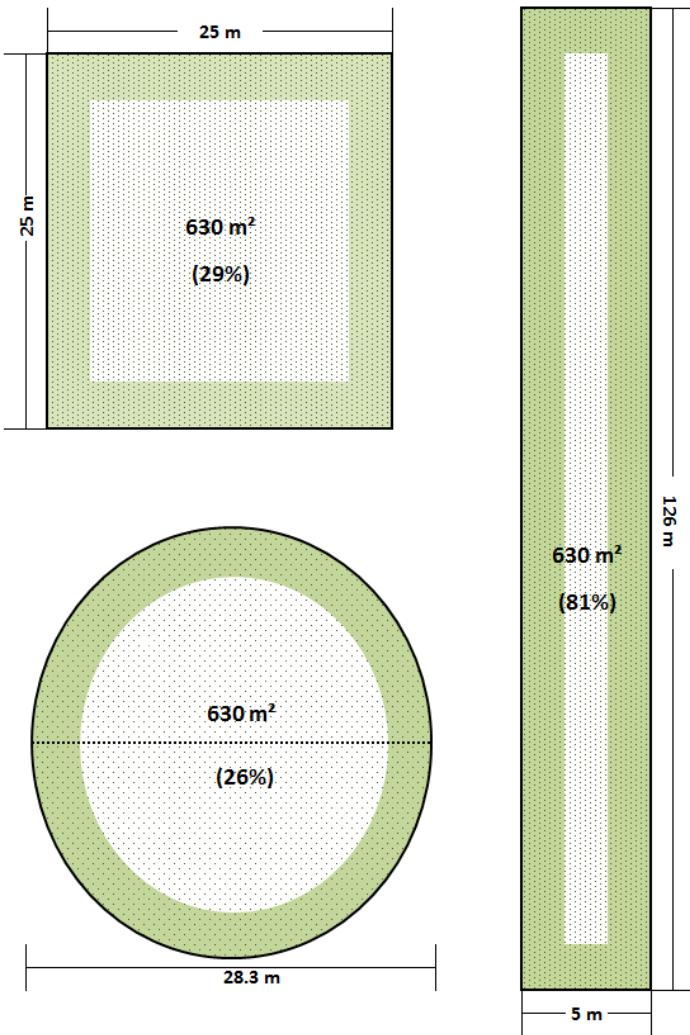


Figura 4. Diferentes formatos de parcelas para manejo de trepadeiras em fragmentos florestais degradados. Os diferentes formatos apresentam diferentes proporções de área suscetível à reinfestação por trepadeiras pelas bordas (definida arbitrariamente a dois metros da borda da parcela), vindas da floresta não manejada. Os números entre parênteses indicam a proporção da área manejada suscetível à infestação de trepadeiras vindas pelas bordas. Neste contexto, as parcelas circulares ou quadradas seriam potencialmente mais efetivas para o manejo de trepadeiras.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Parte significativa da biota tropical está restrita a fragmentos florestais perturbados e pequenos, localizados em terras privadas, a maioria usada para produção agrícola intensiva. O manejo destes fragmentos visando a potencialização de seu papel

de conservação da biodiversidade pode ser uma ferramenta crucial para a persistência da biodiversidade em paisagens antrópicas. Apesar de programas internacionais estabelecerem objetivos ambiciosos para a restauração de áreas degradadas, poucos trabalhos e políticas públicas abordam a problemática da restauração de fragmentos florestais degradados, a principal fonte de biodiversidade para os programas de restauração em paisagens antropizadas.

Ainda existem enormes lacunas no conhecimento para nortear a prática da restauração de fragmentos. Pouco se sabe até o momento sobre quais são as melhores estratégias de manejo para cada situação ambiental e sobre como a comunidade responde às ações. Com base no conhecimento acumulado até o momento, no entanto, já se pode afirmar que a restauração ecológica de florestas secundárias degradadas é possível, desde que observados alguns pontos:

(a) Gestão adequada. Uma vez que se trata de um trabalho de longo prazo, é preciso compromisso e planejamento dos recursos até que o processo tenha uma conclusão, caso contrário implicaria em perda dos recursos investidos.

(b) Conhecimento do ecossistema e uso adequado da resiliência local. Estratégias como o uso da regeneração natural sempre que possível proporcionam maiores benefícios ecológicos, menor tempo de restauração e redução de custos. Naturalmente, isso implica na compreensão dos elementos e da dinâmica do ecossistema local.

(c) Uso da resiliência regional. Em médio e longo prazo, a restauração só será efetiva se houver uma abordagem ao nível da paisagem, interligando o remanescente florestal em restauração com outros na paisagem, p.ex. aproveitando as áreas de preservação permanente, que são naturalmente áreas que atravessam grandes paisagens por estarem associadas a cursos d'água. O aumento da conectividade na paisagem irá possibilitar o trânsito de animais polinizadores e dispersores de sementes, e consequentemente, possibilitar a sustentabilidade dos ecossistemas em processo de restauração, sem os quais será inviabilizado.

(d) Manejo adaptativo. Onde a resiliência não for expressa, onde o manejo não surtir o efeito desejado ou com a observação de novos distúrbios, novas decisões deverão ser tomadas. Dessa forma, o manejo adaptativo representa um aprimoramento contínuo das estratégias e ações em decorrência da natureza intrinsecamente dinâmica do ecossistema. Obviamente, esse processo só pode funcionar com um trabalho contínuo de monitoramento, por meio do qual são realizadas avaliações periódicas dos

parâmetros ecológicos observados e traçadas tendências para o ecossistema em restauração, sempre o comparando com ecossistemas de referência.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ÅDJERS, G.; HADENGGANAN, S.; KUUSIPALO, J.; NURYANTO, K.; VESA, L. Enrichment planting of dipterocarps in logged-over secondary forests: effect of width, direction and maintenance method of planting line on selected Shorea species. **Forest Ecology and Management**, v. 73, n. 1–3, p. 259–270, 1995.
- ARAUJO, L. S. **Padrões e condicionantes da dinâmica da paisagem na floresta com bambus do Parque Estadual Intervales, SP.** Tese de Doutorado. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, São Paulo, 2008
- AMADOR, D. B.; VIANA, V. M. Dinâmica de “capoeiras baixas” na restauração de um fragmento florestal. **Scientia Forestalis**, n. 57, p. 69–85, 2000.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F. P. L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, n. February 2016, 2015.
- BAUCOM, R. S.; MAURICIO, R. The evolution of novel herbicide tolerance in a noxious weed: The geographic mosaic of selection. **Evolutionary Ecology**, v. 22, n. 1, p. 85–101, 2008.
- BERTACCHI, M. I. F.; AMAZONAS, N. T.; BRANCALION, P. H. S.; et al. Establishment of tree seedlings in the understory of restoration plantations: Natural regeneration and enrichment plantings. **Restoration Ecology**, v. 24, n. 1, p. 100–108, 2015.
- BONGERS, F.; CHAZDON, R.; POORTER, L.; PEÑA-CLAROS, M. The potential of secondary forests. **Science**, v. 348, n. 6235, p. 642–3, 2015.
- BOURLEGAT, J. M. G. LE; GANDOLFI, S.; BRANCALION, P. H. S.; DIAS, C. T. DOS S. Enriquecimento de floresta em restauração por meio de semeadura direta de trepadeiras. **Hoehnea**, v. 40, n. 3, p. 465–472, 2013.
- BRANCALION, P. H. S.; GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R. R. **Restauração Florestal.** 1º ed. São Paulo - SP: Oficina de Textos, 2015.

- BRANCALION, P. H. S.; VIANI, R. A. G.; RODRIGUES, R. R.; CÉSAR, R. G. Estratégias para auxiliar na conservação de florestas tropicais secundárias inseridas em paisagens alteradas. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais**, v. 7, n. 3, p. 219–234, 2012.
- BRANCALION, P. H. S.; VIANI, R. A. G.; STRASSBURG, B.; RODRIGUES, R. R. Finding the money for tropical forest restoration. **Unasylva**, v. 63, p. 25–34, 2012.
- CALMON, M.; BRANCALION, P. H. S.; PAESE, A.; et al. Emerging Threats and Opportunities for Large-Scale Ecological Restoration in the Atlantic Forest of Brazil. **Restoration Ecology**, v. 19, n. 2, p. 154–158, 2011.
- CAMPANELLO, P. I.; GARIBALDI, J. F.; GATTI, M. G.; GOLDSTEIN, G. Trepadeiras in a subtropical Atlantic Forest: Host preference and tree growth. **Forest Ecology and Management**, v. 242, n. 2–3, p. 250–259, 2007.
- CÉSAR, R. G. **Trepadeiras hiperabundantes como filtros ecológicos para a sucessão secundária em fragmentos florestais degradados Piracicaba**. Universidade de São Paulo Escola Superior de Agricultura “ Luiz de Queiroz ” , 2013
- CÉSAR, R. G.; BRANCALION, P. H. S.; RODRIGUES, R. R.; OLIVEIRA, A. M. D. S.; ALVES, M. C. Does crotalaria (Crotalaria breviflora) or pumpkin (Cucurbita moschata) inter-row cultivation in restoration plantings control invasive grasses? **Scientia Agricola**, v. 70, n. 4, p. 268–273, 2013.
- CÉSAR, R. G.; HOLL, K. D.; GIRÃO, V. J.; et al. Evaluating climber cutting as a strategy to restore degraded tropical forests. **Biological Conservation**, v. 201, n. September, p. 309–313, 2016.
- CÉSAR, R. G.; VIANI, R. A. G.; SILVA, M. C. DA; BRANCALION, P. H. S. Does a native grass (*Imperata brasiliensis* Trin.) limit tropical forest restoration like an alien grass (*Melinis minutiflora* P. Beauv.)? **Tropical Conservation Science**, v. 7, n. 4, p. 639–656, 2014.
- CHAZDON, R. L.; GUARIGUATA, M. R. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 716–730, 2016.
- CHI, I. E. **Caracterização fitossociológica da comunidade de trepadeiras e sua rebrota após o corte em uma floresta estacional semidecídua degradada**. Dissertação de Mestrado. 80p. Universidade Federal de São Carlos, Araras, 2016.

- CUNHA, A. A.; FREITAS, A.; VEIGA, F.; et al. **Pagamento por Serviços Ambientais na Mata Atlântica - lições aprendidas e desafios**. 2011.
- D'ANTONIO, C. M.; MEYERSON, L. A. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: A synthesis. **Restoration Ecology**, v. 10, n. 4, p. 703–713, 2002.
- D'OLIVEIRA, M. V. Artificial regeneration in gaps and skidding trails after mechanised forest exploitation in Acre, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 127, n. 1–3, p. 67–76, 2000.
- DECHOUM, M. D. S.; ZILLER, S. R. Métodos para controle de plantas exóticas invasoras. **Biotemas**, v. 26, n. 1, p. 69–77, 2013.
- DURIGAN, G.; RAMOS, V. S. **Manejo Adaptativo: primeiras experiências na Restauração de Ecossistemas**. São Paulo-SP: Páginas & Letras Editora e Gráfica, 2013.
- ENGEL, V. L.; OLIVEIRA, R. E. DE. Ecologia de trepadeiras e o manejo de fragmentos florestais. **Série Técnica IPEF**, v. 12, n. 32, p. 43–64, 1998.
- FARAH, F. T. Favorecimento da regeneração de um trecho degradado de floresta estacional Semideciduosa. Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, 2003
- FARAH, F. T.; RODRIGUES, R. R.; SANTOS, F. A. M.; et al. Forest destructuring as revealed by the temporal dynamics of fundamental species – Case study of Santa Genebra Forest in Brazil. **Ecological Indicators**, v. 37, p. 40–44, 2014. Elsevier Ltd.
- FERNANDES, L. D. A. V.; MIRANDA, D. L. C. DE; SANQUETTA, C. R. Potencial alelopático de *Merostachys multiramea* HACKEL sobre a germinação de *Araucaria angustifolia* (BERT.) KUNTZE. **Revista Academica**, v. 5, p. 139–146, 2007.
- GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; CHAZDON, R.; et al. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v. 12, n. 6, p. 561–582, 2009.
- GERWING, J. J. Testing liana cutting and controlled burning as silvicultural treatments for a logged forest in the eastern Amazon. **Journal of Applied Ecology**, v. 38, n. 6, p. 1264–1276, 2001.
- GIRÃO, V. J. **Alterações iniciais na dinâmica de regeneração de um fragmento florestal degradado após manejo de trepadeiras superabundantes**. Universidade de São Paulo , 2015

- GRAUEL, W. T.; PUTZ, F. E. Effects of trepadeiras on growth and regeneration of *Prioria copaifera* in Darien, Panama. **Forest Ecology and Management**, v. 190, n. 1, p. 99–108, 2004.
- GUILHERME, F. A. G.; RESSEL, K. Biologia floral e sistema de reprodução de *Merostachys riedeliana* (Poaceae: Bambusoideae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n. 2, p. 205–211, 2001.
- GUNDERSON, L. H. Ecological resilience-in theory and application. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, p. 425–439, 2000.
- HEIJDEN, G. M. F. VAN DER; POWERS, J. S.; SCHNITZER, S. A. Trepadeiras reduce carbon accumulation and storage in tropical forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 43, p. 13267–13271, 2015.
- HOLL, K. D.; LOIK, M. E.; LIN, E. H. V.; SAMUELS, I. A. Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: Overcoming Barriers to Dispersal and Establishment. **Restoration Ecology**, v. 8, n. 4, p. 339–349, 2000.
- ISERNHAGEN, I. **Uso de semeadura direta de espécies arbóreas nativas para restauração florestal de áreas agrícolas, sudeste do Brasil**. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz - ESALQ/USP, 2010
- ISERNHAGEN, I.; BRANCALION, P. H. S.; RODRIGUES, R. R.; NAVE, A. G.; GANDOLFI, S. Diagnóstico ambiental das áreas a serem restauradas visando a definição de metodologias de restauração florestal. In: R. R. Rodrigues; P. H. S. Brancalion; I. Isernhagen (Eds.); **Pacto pela Restauração da Mata Atlântica: referencial dos conceitos e ações de restauração florestal**. 1a ed., p.259, 2009. São Paulo - SP: Instituto Bioatlântica.
- IVANAUSKAS, N. M.; MIASHIKE, R. L.; GODOY, J. R. L. DE; et al. A vegetação do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 12, n. 1, p. 147–177, 2012.
- JOLY, C. A.; METZGER, J. P.; TABARELLI, M. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. **New Phytologist**, p. n/a-n/a, 2014.
- JORDÃO, S. M. S. **Manejo de trepadeiras em bordas de floresta estacional semidecidua e de cerradão, Santa Rita do Passa Quatro, SP**. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” ESALQ/USP, 2009

- JOSHI, A. A.; MUDAPPA, D.; RAMAN, T. R. S. R. S. Invasive alien species in relation to edges and forest structure in tropical rainforest fragments of the Western Ghats. **Tropical Ecology**, v. 56, n. 2, p. 233–244, 2015.
- KEEFE, K.; SCHULZE, M. D.; PINHEIRO, C.; ZWEDE, J. C.; ZARIN, D. Enrichment planting as a silvicultural option in the eastern Amazon: Case study of Fazenda Cauaxi. **Forest Ecology and Management**, v. 258, n. 9, p. 1950–1959, 2009.
- KING, A. M.; WILLIAMS, H. E.; MADIRE, L. G. Biological Control of Cat's Claw Creeper, *Macfadyena unguis-cati* (L.) A.H.Gentry (Bignoniaceae), in South Africa. **African Entomology**, v. 19, n. 2, p. 366–377, 2011.
- LIMA, R. A. F.; MORI, D. P.; PITTA, G.; et al. How much do we know about the endangered Atlantic Forest? Reviewing nearly 70 years of information on tree community surveys. **Biodiversity and Conservation**, 2015.
- LIMA, R. A. F.; ROTHER, D. C.; MULER, A. E.; LEPSCH, I. F.; RODRIGUES, R. R. Bamboo overabundance alters forest structure and dynamics in the Atlantic Forest hotspot. **Biological Conservation**, v. 147, n. 1, p. 32–39, 2012.
- LÔBO, D.; LEÃO, T.; MELO, F. P. L.; SANTOS, A. M. M.; TABARELLI, M. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 2, p. 287–296, 2011.
- MANTOANI, M. C.; TOREZAN, J. M. D. Regeneration response of Brazilian Atlantic Forest woody species to four years of *Megathyrsus maximus* removal. **Forest Ecology and Management**, v. 359, p. 141–146, 2016.
- MAY, P. H. Iniciativas de Pagamentos por Serviços Ambientais de Carbono Florestal na Mata Atlântica. In: GUEDES, F. B.; SEEHUSEN, S. E. (Eds.); **Pagamentos por Serviços Ambientais na Mata Atlântica: Lições Aprendidas e Desafios**. 1st ed., p.272, 2011. Brasília-DF: MMA.
- MELLO, F. N. A. **Padrões da comunidade de trepadeiras e suas relações com a biomassa arbórea e a regeneração natural em uma Floresta Estacional Semidecidual em Piracicaba, SP: Implicações no manejo de fragmentos florestais degradados**. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Piracicaba, 2015.
- MONTAGNINI, F.; EIBL, B.; GRANCE, L.; MAIOCCO, D.; NOZZI, D. Enrichment planting in overexploited subtropical forests of the Paranaense region of Misiones, Argentina. **Forest Ecology and Management**, v. 99, n. 1–2, p. 237–246, 1997.

- MORELLATO, P. C.; HERMOGENES, F.; BOTANICA, D. DE; et al. Reproductive Phenology of Climbers in a Southeastern Brazilian Forest. **Biotropica**, v. 28, n. 2, p. 180–191, 1996.
- PALMA, A. C.; LAURANCE, S. G. W. A review of the use of direct seeding and seedling plantings in restoration: What do we know and where should we go? **Applied Vegetation Science**, v. 18, n. 4, p. 561–568, 2015.
- PAUL, G. S.; YAVITT, J. B. Tropical Vine Growth and the Effects on Forest Succession: A Review of the Ecology and Management of Tropical Climbing Plants. **Botanical Review**, v. 77, n. 1, p. 11–30, 2011.
- PEÑA-CLAROS, M.; BOOT, R. G. .; DORADO-LORA, J.; ZONTA, A. Enrichment planting of Bertholletia excelsa in secondary forest in the Bolivian Amazon: effect of cutting line width on survival, growth and crown traits. **Forest Ecology and Management**, v. 161, n. 1–3, p. 159–168, 2002.
- PEREZ-SALICRUP, D. R.; CLAROS, A.; GUZMAN, R.; et al. Cost and efficiency of cutting trepadeiras in a lowland liana forest of Bolivia. **Biotropica**, v. 33, n. 2, p. 324–329, 2001.
- PINARD, M. A.; PUTZ, F. E.; LICONA, J. C. Tree mortality and vine proliferation following a wildfire in a subhumid tropical forest in eastern Bolivia. **Forest Ecology and Management**, v. 116, n. 1–3, p. 247–252, 1999.
- PINHO, G. S. C. DE; FIEDLER, N. C.; GUIMARÃES, P. P.; SILVA, G. F.; SANTOS, J. DOS. Análise de custos e rendimentos de diferentes métodos de corte de cipós para produção de madeira na floresta nacional do Tapajós. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 3, p. 555–560, 2009.
- POORTER, L.; BONGERS, F.; AIDE, T. M.; et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, p. 1–15, 2016.
- PUTZ, F. E. How Trees Avoid and Shed Trepadeiras. **Biotropica**, v. 16, n. 1, p. 19–23, 1983.
- PUTZ, F. E. Silvicultural effects of trepadeiras. In: F. E. Putz; H. A. Mooney (Eds.); **The Biology of Vines**. p.493–501, Cambridge - UK: Cambridge University Press, 1991.
- PUTZ, F. E.; ZUIDEMA, P. A.; SYNNOTT, T.; et al. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. **Conservation Letters**, v. 5, n. 4, p. 296–303, 2012.

- RAMOS, J. M.; AMO, S. DEL. Enrichment planting in a tropical secondary forest in Veracruz , Mexico. **Forest Ecology and Management**, v. 54, p. 289–304, 1992.
- REJMANEK, M.; RICHARDSON, D. M. What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? **Ecology**, v. 77, n. 6, p. 1655–1661, 1996.
- RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, 2009.
- RICKER, M.; MENDELSON, R. O.; DALY, D. C.; ÁNGELES, G. Enriching the rainforest with native fruit trees: an ecological and economic analysis in Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico). **Ecological Economics**, v. 31, n. 3, p. 439–448, 1999.
- ROCHA, E. X. DA. **Composição de espécies de trepadeiras e sua resposta ao corte em um fragmento de floresta estacional semidecidual**, Araras , SP. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de São Carlos – UFSCar, 2014.
- RODRIGUES, R. R.; GANDOLFI, S.; NAVÉ, A. G.; et al. Large-scale ecological restoration of high-diversity tropical forests in SE Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 10, p. 1605–1613, 2011.
- RODRIGUES, R. R.; LIMA, R. A. F.; GANDOLFI, S.; NAVÉ, A. G. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1242–1251, 2009.
- ROTHER, D. C.; JORDANO, P.; RODRIGUES, R. R.; PIZO, M. A. Demographic bottlenecks in tropical plant regeneration : A comparative analysis of causal influences. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 15, p. 86–96, 2013.
- ROZZA, A. D. F.; FARAH, F. T.; RODRIGUES, R. R. Ecological management of degraded forest fragments. In: R. R. Rodrigues; S. V. Martins; S. Gandolfi (Eds.); **High Diversity Forest Restoration in Degraded Areas: Methods and Projetcis in Brazil**. p.171–196, New York: Nova Science Publishers, 2006.
- SANTOS, W. L. DOS; DURIGAN, G. Plantio de enriquecimento sob matas ciliares em restauração. In: G. Durigan; V. Santos (Eds.); **Manejo adaptativo: primeiras experiências na restauração de ecossistemas**. 1st ed., p.65, São Paulo - SP: Páginas e Letras Editora e Gráfica, 2013.

- SCHNITZER, S. A. Increasing liana abundance in neotropical forests: causes and consequences. In: S. A. Schnitzer; F. Bongers; F. J. Burnham; F. E. Putz (Eds.); **Ecology of trepadeiras**. p.481, 2015.
- SCHNITZER, S. A.; BONGERS, F. The ecology of trepadeiras and their role in forests. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 17, n. 5, p. 223–230, 2002.
- SCHNITZER, S. A.; BONGERS, F. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: Emerging patterns and putative mechanisms. **Ecology Letters**, v. 14, n. 4, p. 397–406, 2011.
- SCHNITZER, S. A.; CARSON, W. P. Trepadeiras suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. **Ecology Letters**, v. 13, n. 7, p. 849–857, 2010.
- SCHNITZER, S. A.; DALLING, J. W.; CARSON, W. P. The impact of trepadeiras on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. **Journal of Ecology**, v. 88, n. 4, p. 655–666, 2000.
- SCHNITZER, S. A.; KUZEE, M. E.; BONGERS, F. Disentangling above- and below-ground competition between trepadeiras and trees in a tropical forest. **Journal of Ecology**, v. 93, n. 6, p. 1115–1125, 2005.
- SCHWEIZER, D.; GILBERT, G. S.; HOLL, K. D. Phylogenetic ecology applied to enrichment planting of tropical native tree species. **Forest Ecology and Management**, v. 297, p. 57–66, 2013.
- SFAIR, J. C.; ROCHELLE, A. L. C.; MELIS, J. VAN; et al. Theoretical approaches to liana management: a search for a less harmful method. **International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management**, v. 11, n. 2, p. 89–95, 2015.
- SIMBERLOFF, D. Invasive Species. In: SODHI, N. S.; EHRLICH, P. R. **Conservation Biology for All**. 1 Edition ed. New York: Oxford University Press, 2010.
- SOARES-FILHO, B.; RAJAO, R.; MACEDO, M.; et al. Cracking Brazil's Forest Code. **Science**, v. 344, n. 6182, p. 363–364, 2014.
- SOUZA, F. M.; GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R. R. Deciduousness Influences the Understory Community in a Semideciduous Tropical. **Biotropica**, v. 0, n. 0, p. 1–4, 2014.
- SOUZA, F. M.; CIELO-FILHO, R.; IVANAUSKAS, N. M.; et al. **A vegetação da Estação Ecológica de Xitué, Ribeirão Grande-SP: subsídios para o plano de manejo**. São Paulo - SP, 2014.

- SUDING, K. N. Toward an Era of Restoration in Ecology: Successes, Failures, and Opportunities Ahead. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 42, p. 465–487, 2011.
- TABARELLI, M.; AGUIAR, A. V.; GIRÃO, L. C.; PERES, C. A.; LOPES, A. V. Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil. **Conservation Biology**, v. 24, n. 6, p. 1654–1663, 2010.
- TABARELLI, M.; GASCON, C. Lições da pesquisa sobre fragmentação : aperfeiçoando políticas e diretrizes de manejo para a conservação da biodiversidade. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 181–188, 2005.
- TABARELLI, M.; LOPES, A. V.; PERES, C. A. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. **Biotropica**, v. 40, n. 6, p. 657–661, 2008.
- TABARELLI, M.; SANTOS, B. A.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F. P. L. DE. Secondary forests as biodiversity repositories in human-modified landscapes : insights from the Neotropics. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais**, v. 7, n. 3, p. 319–328, 2012.
- VIANI, R. A. G.; MELLO, F. N. A.; CHI, I. E.; BRANCALION, P. H. S. A new focus for ecological restoration: management of degraded forest remnants in fragmented landscapes. **GPL news**, v. november, n. 12, p. 5–9, 2015.
- VIANI, R. A. G.; RODRIGUES, R. R. Potential of the seedling community of a forest fragment for tropical forest restoration. **Scientia Agricola**, v. 66, n. 6, p. 772–779, 2009.
- VIDAL, C. Y.; MANGUEIRA, J. R.; FARAH, F. T.; ROTHER, D. C.; RODRIGUES, R. R. Biodiversity Conservation of Forests and their Ecological Restoration in Highly-modified Landscapes. In: C. Gheler-Costa; M. C. Lyra-Jorge; L. M. Verdade (Eds.); **Biodiversity in Agricultural Landscapes of Southeastern Brazil**. p.342, Berlim: DE GRUYTER OPEN, 2016.
- VIDAL, E.; JOHNS, J.; GERWING, J. J.; BARRETO, P.; CHRISTOPHER, U. Vine management for reduced-impact logging in eastern Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 98, n. 2, p. 105–114, 1997.
- VITOUSEK, P. M.; D'ANTONIO, C. M.; LOOPE, L. L.; REJMÁNEK, M.; WESTBROOKS, R. Introduced species: a significant component of human-caused global change. **New Zealand Journal of Ecology**, v. 21, n. 1, p. 1–16, 1997.

- WILSON, S. D. Managing contingency in semiarid grassland restoration through repeated planting. **Restoration Ecology**, v. 23, n. 4, p. 385–392, 2015.
- YEONG, K. L.; REYNOLDS, G.; HILL, J. K. Enrichment planting to improve habitat quality and conservation value of tropical rainforest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 5, p. 957–973, Springer Netherlands, 2016.
- ZENNI, R. D.; ZILLER, S. R. An overview of invasive plants in Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 34, n. 3, p. 431–446, 2011.

CAPÍTULO 3

Enrichment planting strategies to restore degraded tropical forests in southeastern Brazil

Julia Raquel S. A. Mangueira; Karen D. Holl; Ricardo R. Rodrigues

Artigo a ser submetido à revista Internation Journal of Biological Sciences, Ecosystem Services and Management.

ABSTRACT

In tropical areas with high levels of fragmentation due to agricultural use, forest fragments play an important role for biodiversity conservation at the landscape scale. But these fragments are subject to recurrent disturbances, such as fire and hyper-abundance of climbers, which lead to arrested succession and loss of functional groups. Therefore, adaptive management could facilitate recovery. We studied enrichment strategies to restore tropical forest fragments in the Brazilian Atlantic Forest and we evaluated the costs to implement them in the field. We planted four late secondary tree species as seeds, small seedlings, and large seedlings in three remnants embedded in a landscape dominated by sugarcane plantations. Overall, survival of seedlings was low using all methods due to an unexpected severe drought during the study period. Direct seeding is the least expensive technique but was successful only for one large-seeded species, *Hymenaea courbaril*. Survival was greater for large than small seedlings for all species, suggesting that the additional cost of large seedlings is warranted to enhance success. Our results highlight that management strategies should be selected at the species level to increase restoration success.

Keywords: forest management, secondary forests, tropical forest restoration, direct seeding, large-seeded species

1. INTRODUCTION

The majority of the tropical forests are now naturally regenerating or are secondary forests, in some stage of recovery from past human disturbance (FAO, 2010, 2012). Although the biodiversity conservation value of large tracts of pristine forests is irreplaceable (BARLOW et al., 2007; GIBSON et al., 2011), primary and secondary forest remnants play an important role in supporting ecosystem services, especially their value for carbon mitigation (BONGERS et al., 2015), biodiversity conservation (CHAZDON; HARVEY; et al., 2009), and increasing landscape forest connectivity in highly deforested landscapes (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2009; MAGNAGO et al., 2014).

Nonetheless, forest fragments are commonly subjected to several disturbances, such as selective logging, recurrent fires, edge effects, and hyper-abundance of climbers, which limits their potential for conserving species and supplying ecosystem services (VIANI et al., 2015). These disturbances shift plant community composition in forest remnants, as they commonly favor the proliferation of pioneer species and climbers, and have deleterious effects on large seeded and late successional species (MELO et al., 2007; LÔBO et al., 2011; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). Especially in landscapes with less than 30% of forest cover, such as our study region, forest remnants can persist in an alternative state of arrested succession, because of lack of nearby sources of propagules (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015).

Traditionally, the “natural forest management” concept refers to low or reduced impact logging of tropical forests (BAWA; SEIDLER, 1998), and is usually related to economic goals (PUTZ et al., 2001). In tropical regions such as the Brazilian Atlantic Forest, however, where little forest cover is left, forest management should focus on strategies to increase the role of remnant forest in biodiversity conservation, through reintroducing or increasing populations that are rare and at risk of extinction or functional groups that are missing, such as later successional species (BRANCALION et al., 2013; VIANI et al., 2015; VIDAL et al., 2016). Reintroducing such species through enrichment plantings to existing forest fragments can help to provide stepping stone populations and increase functional connectivity and persistence of species in the landscape (LINDENMAYER et al., 2008; RODRIGUES et al., 2011; BANKS-LEITE et al., 2014).

Although many authors have suggested enrichment planting in remnant forest as a conservation strategy (GARDNER et al., 2009; BRANCALION et al., 2013; MELO et al., 2013; VIANI et al., 2015), few studies have tested specific techniques. Thus far, restoration ecology has focused on testing strategies to recover open and highly degraded areas. Among forest management studies, forest enrichment has been tested as a strategy for enhancing the biodiversity of restoration plantings (BERTACCHI et al., 2015) or to increase the economic value of secondary forests, by introducing valuable species (MONTAGNINI et al., 1997). Thus far, most studies are species-specific and focus on planting seedlings. Past studies have shown that seedling survival and growth rates are greatly influenced by local microclimate (mainly light availability)

(MONTAGNINI et al., 1997; KEEFE, K. et al., 2009), but have focused less on rainfall availability.

In this study, we tested direct seeding and planting of small and large seedlings of four later successional tree species, in three forest fragments with different successional trajectories. We aimed to assess the most suitable strategy to enrich degraded forest fragments, in order to improve their role for biodiversity conservation in highly deforested landscapes. We hypothesized (1) a higher survival rate with small or large seedlings than direct seeding (PALMA; LAURANCE, 2015) and (2a) a higher mortality for seeds and small seedlings in sites with high light levels, due to competition with light-demanding vines and grasses, and (2b) in sites with high litter fall, as a result of thick litter inhibiting germination and growth (FACELLI; PICKETT, 1991; SCHNITZER; CARSON, 2010). We also compared the costs of the three enrichment strategies to recommend the most economically effective strategy for restoration actions in tropical forests.

2. METHODS

2.1. Study Sites

The experiment was implemented in three fragments of Tropical Semideciduous Forest (VELOSO, 1991), which are located in the Corumbataí River Basin of Piracicaba and Charqueada municipalities, São Paulo State, Brazil (See Supplementary Material – Figure S1). This catchment is located between the latitudes 22° 04' 46" S and 22° 41' 28" S, and longitudes 47° 26' 23" W and 47° 56' 15" W and covers an area of approximately 1,700 km² (CASSIANO et al., 2013). Mean annual rainfall is 1,281 mm, but in 2014, it experienced an exceptional drought, during which it rained less than half of the historical average (Biosystems Engineer Department, São Paulo University) (Supplementary Material – Figure S2). During the rainy season of 2014 (first 6 months of the experiment), it rained a total of 348 mm, which is ~46% of mean rainfall during this period. During the dry season of the second 6 months of the experiment, it rained a total of 143 mm, 51% of the historical average rainfall for this period. Thereafter, rainfall was close to average.

We selected three areas that have similar chemical and physical soil characteristics (Supplementary Material - Table S1); all sites have loamy soils that are highly fertile and rich in organic matter and are at least 10 km distant. One site is the oldest but most degraded remnant in the landscape (57 ha); one is a secondary forest in an intermediate stage of succession (70 ha); and one is an abandoned *Eucalyptus* plantation with understory regeneration (113 ha). The *Eucalyptus* plantation was abandoned about 40 years ago, and is dominated by native species with sparse *Eucalyptus* individuals in the canopy.

Land cover in this region has been strongly influenced by humans for more than 200 years with substantial changes in forest cover and in the agricultural matrix over the past 50 years. The landscape is dominated by sugarcane fields, but native vegetation cover has increased from 8 to 15% in recent years, due to new areas of natural regeneration that occur mostly around previously existing old growth forest patches (FERRAZ et al., 2014). Therefore, forest remnants are highly heterogeneous, which is reflected in the three areas where the experiment was conducted.

2.2. Species selection

We selected four late secondary tree species (*Myroxylon peruiferum* L.f., *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze, *Copaifera langsdorffii* Desf., and *Hymenaea courbaril* L.) that were available in nurseries for the enrichment planting (Table 1). Previous floristic assessments showed that these species are present in the landscape, as regenerating and adult individuals, but in very low densities (Mangueira et al., unpublished data). All four species have high commercial value for furniture and civil construction (Lorenzi 2002), so they have been heavily harvested in the past in these forest fragments.

Each species was introduced as three propagule sizes: direct seeding (DS), small seedlings (SS - 2 months of growth in plant nursery; 7.8 cm high in average), and large seedlings (LS - 9 months in plant nursery; 29.7 cm high in average). Seeds and seedlings were all obtained from the same plant nursery, located in Piracicaba (São Paulo state). *H. courbaril* seeds are dormant, but we applied no pre-treatment before sowing.

2.3. Experimental design

The study was set up in a randomized-block design where three blocks were established in each forest remnant (nine blocks in total). The blocks were at least 36 × 160 m and were set up a minimum of 3 meters from forest edges and 50 meters distant from each other. We avoided planting under large canopy gaps and areas infested by hyper-abundant vines. Each block included 12 plots of 10 × 40 m; in each plot 30 individuals of a single species and propagule size (DS, SS, or LS) were planted. Individuals were planted in a 3 × 4 m grid (see sketch in Supplementary Material – Figure 3). One large or small seedling was planted at each planting location; for DS, three seeds of each species were sowed, totaling 90 seeds per plot. For DS, we considered survival as the number of individuals that emerged and survived until the last field evaluation. If any of the three seeds germinated or survived this was considered as surviving, and if more than one seed germinated (only for *H.courbaril*) then the heights of the three individuals at a location were averaged and counted as one surviving individual.

We initiated the experiment in March 2014, during the rainy season. To alleviate the water stress caused by the unexpected low rainfall of the year, all individuals were irrigated after planting, but not thereafter. We controlled leaf-cutting ants using granulated ant baits to reduce herbivory. Survival was recorded four times over the 22 experimental-months, during the peak of each dry and rainy season. Seedling height was measured immediately following planting and after 22 months by measuring the distance between the soil surface and the shoot apical meristem. In order to analyze the mechanic pressure of litter fall on the survival of seeds and seedlings, we measured litter depth to the nearest millimeter at three points in each plot. We also estimated canopy openness by taking hemispheric photographs using a FUJI FinePix S5000 camera with a fish-eye lens (Opteka, 0.22X, AF). Rainfall data were obtained from Biosystems Engineer Department, São Paulo University (ESALQ/USP).

2.4. Cost comparison

We used prices for seeds and seedlings based on their purchase costs from a local nursery. We have included the total cost with field workers to implement the experiment (considering US\$35 per day for labor) and standardized the costs to a per hectare basis for comparison.

2.5. Data analyses

We analyzed the height increase after 22 months as a function of propagule type, species, and their interaction using a randomized-block analysis of variance (ANOVA). Height increase was square root transformed to meet the normality and homogeneity of variance assumptions. If there was a significant model effect for propagule type or species ($p<0.05$), then they were compared using Tukey's tests. Survival rates were calculated per plot and analyzed using the non-parametric Friedman test.

We tested for correlations between survival and height increase with the litter depth and canopy openness using Spearman rank correlation or Pearson correlation coefficients, according to whether data met normality and homogeneity of variance assumptions.

All analyses were conducted using Past 2.17 (Hammer & Harper 2001) and SAS 9.3 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). Hemispheric photographs were analyzed using Hemisfer 1.41 (SCHLEPPI et al., 2007).

3. RESULTS

The most severe drought of the last 30 years greatly reduced the survival of all species and propagules sizes. Across all treatments only 9.2% of individuals survived after 22 months. Survival differed as a function of species ($F_{3, 94} = 12.61$, $p<0.0001$), propagule size ($F_{2, 94} = 29.41$, $p<0.0001$), and their interaction ($F_{6, 94} = 17.22$, $p<0.0001$). *H. courbaril* had the highest survival rate (20.4%) and was the only species that survived when direct seeded (91% germinated and 85% survived, Fig. 1B). Interestingly, all *H. courbaril* seeds germinated a year after planting and 44 individuals

(15%) emerged only in the last field evaluation. The other three species had <10% survival across the three propagules types and performed best when large seedlings were planted (Fig. 1B). *M. peruficum* had higher survival than the other two species and was the only species for which >5% of small seedlings survived.

Across all treatments, height increase was quite low during the study (4 ± 10 cm, mean \pm SD). For large seedlings, individuals from all species grew an average 2.5 ± 7 cm, and *C. langsdorffii* grew more than the other species (in average 4 cm \pm 10 cm). Direct seeded individuals of *H. courbaril* were the tallest of all species and propagule type at the end of the study (32 ± 6 cm) (Fig. 1B).

Litter depth ranged from 2 to 13 cm and canopy cover from 80-100%. These environmental parameters were not significantly correlated with survival or height increase ($r < 0.55$ and $p > 0.08$ for all species and propagule sizes).

3.1. Cost comparison

Planting large seedlings is almost three times more expensive than direct seeding (Table 2). Considering survival rates, however, the differences of the costs were reduced, and LS cost twice as much as DS. Small seedlings cost 39-55% of large seedlings of the same species, but few survived.

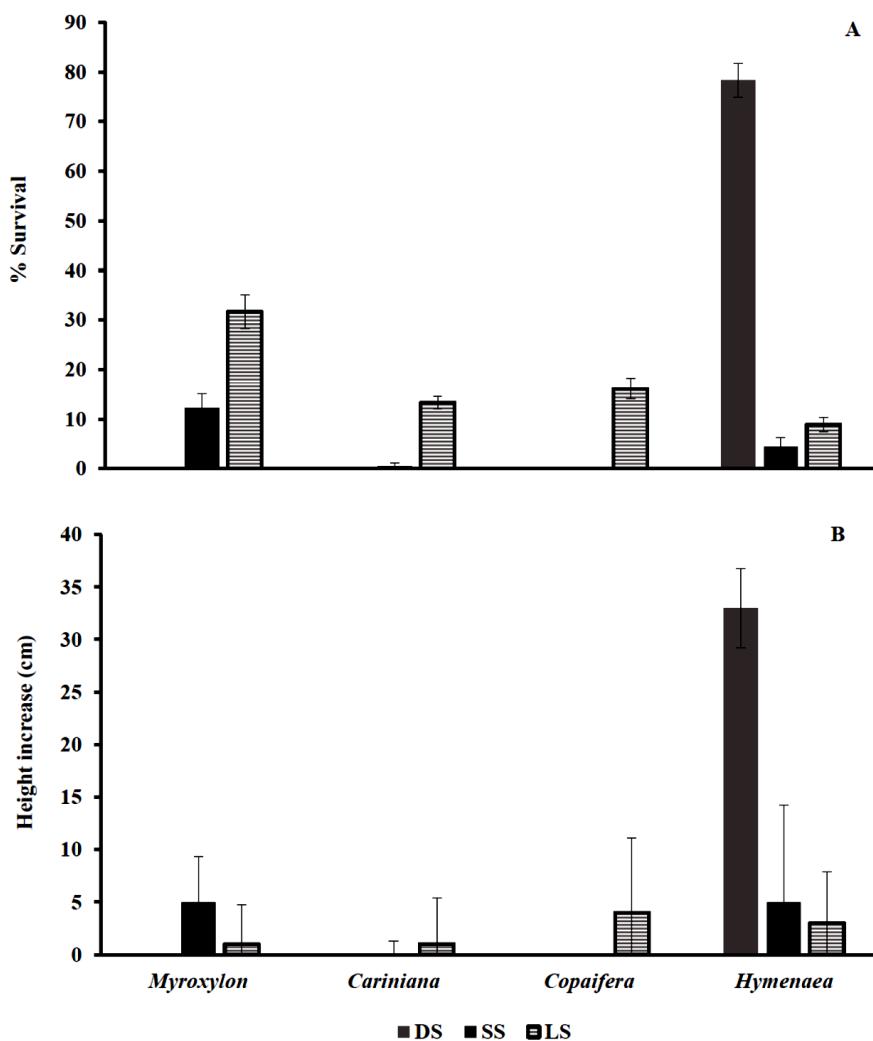


Figure 1. (A) Percent survival and (B) average height increase (cm) of *Myroxylon peruferum*, *Cariniana estrellensis*, *Copaifera langsdorffii*, and *Hymenaea courbaril* planted in three forest remnants through Small Seedlings (SS), Large seedlings (LS) and Direct Seeding (DS), 22 months after planting. Error bars represent the 5% confidence intervals.

4. DISCUSSION

Some previous studies have shown that the efficacy of specific restoration methods is highly contingent on weather conditions, particularly the amount of rainfall, in a given year (e.g., BAKKER et al. 2003; YOUNG et al. 2005). The exceptional water stress of the year negatively affected the survival and growth of propagules in our

study. Other enrichment studies in Brazilian Atlantic forest remnants (ROZZA et al., 2006; JORDÃO et al., unpublished data) and other tropical regions (YEONG et al., 2016) conducted during average rainfall periods reported higher survival and growth. For that matter, experiments must be planted in the beginning of the rainy season and, due to the annual variations in weather conditions, restoration efforts should be allocated over multiple years in order to increase the chance of encountering favorable conditions (WILSON, 2015). We expected that direct seeding would increase the likelihood of establishment in low rainfall conditions, since seeds may not germinate if conditions are not favorable. This happened with *H. courbaril*; since we did not break seed dormancy, seeds survived during the first low rainfall year and showed high germination in the second year after planting, when there was sufficient rainfall. The other three species, however, had low germination and survival rates, as reported by previous studies (ENGEL; PARROTTA, 2001; CLARK et al., 2007; ROTHER et al., 2013; CECCON et al., 2016). This result suggests that species with thick seed coats may be particularly well suited to direct seeding in variable rainfall conditions.

Propagule size had a strong influence on survival rates and success of planting. Larger seedlings survived better than smaller seedlings, consistent with literature (reviewed by PALMA & LAURANCE 2015). Although we found similar survival rates among large seedlings of the four species planted, for direct seeding, only one large-seeded species germinated and survived. Low survival during both the germination and seedling phase are common in restoration projects and seed addition experiments; values of less than 20% probability of germination and survival until seedling phase are typical for tropical species (HOLL, 2002; CLARK et al., 2007; ROTHER et al., 2013; CECCON et al., 2016; CÉSAR et al., 2016).

Our results and other literature suggest that a mix of direct seeding and planting larger seedlings show promise for enrichment planting, depending on the site conditions and species (COLE et al., 2011; CECCON et al., 2016). Our and past research suggest that direct seeding is considerably cheaper than planting large seedlings (ENGEL; PARROTTA, 2001; SAMPAIO et al., 2007; CAVA et al., 2016), even when the differential survival rates are considered. It is also easier to implement on uneven terrain and in dense vegetation typical of forest remnants, but it only works for certain species. Planting seedlings tends to be the most successful, but also the most costly

strategy. In an attempt to reduce costs, we also tested planting small seedlings, which is roughly half the cost of planting large seedlings. Because of the high mortality rate of small seedlings in our and a prior study (HOLL, 2002), however, we do not recommend this technique for enrichment projects.

In conclusion, our results demonstrate the importance of using different management strategies for each species rather than the common restoration practice of using the same methods at the community level. Species that share functional traits, such as thick coat seeds, may be successful when introduced by the same methods, but further research is necessary. Past and current research show that large seeded species perform better when directed seeded, but different strategies should be tested on a small scale to determine the most cost-effective approach for reintroducing target species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Débora Rother for suggestions on early versions of the manuscript, Cristina Vidal for helping with the supplementary figure, and all students from Laboratory of Ecological Restoration (LERF/ESALQ/USP) for helping in field work and discussion of the data. J.R. Mangueira received a grant from Brazilian National Research Council (CNPq – N° 140825/2013-4). R.R. Rodrigues receives grant from São Paulo Research Agency (FAPESP – N°2013/50718-5).

LITERATURE CITED

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; MELO, F. P. L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, n. February 2016, 2015.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; PINEDA, E.; ESCOBAR, F.; BENÍTEZ-MALVIDO, J. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. **Conservation biology**, v. 23, n. 3, p. 729–39, 2009.
- BAKKER, J. D.; WILSON, S. D.; CHRISTIAN, J. M.; et al. Contingency of grassland restoration on year, site, and competition from introduced grasses. **Ecological Applications**, v. 13, n. 1, p. 137–153, 2003.

- BANKS-LEITE, C.; PARDINI, R.; TAMBOSI, L. R.; et al. Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. **Science**, v. 1041, 2014.
- BARLOW, J.; GARDNER, T. A; ARAUJO, I. S.; et al. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 47, p. 18555–18560, 2007.
- BAWA, K. S.; SEIDLER, R. Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. **Conservation Biology**, v. 12, n. 1, p. 46–55, 1998.
- BERTACCHI, M. I. F.; AMAZONAS, N. T.; BRANCALION, P. H. S.; et al. Establishment of tree seedlings in the understory of restoration plantations: Natural regeneration and enrichment plantings. **Restoration Ecology**, v. 24, n. 1, p. 100–108, 2015.
- BONGERS, F.; CHAZDON, R.; POORTER, L.; PEÑA-CLAROS, M. The potential of secondary forests. **Science**, v. 348, n. 6235, p. 642–3, 2015.
- BRANCALION, P. H. S.; MELO, F. P. L.; TABARELLI, M.; RODRIGUES, R. R. Biodiversity persistence in highly human-modified tropical landscapes depends on ecological restoration. **Tropical Conservation Science**, v. 6, n. 6, p. 705–710, 2013.
- CASSIANO, C. C.; FROSINI, S.; FERRAZ, D. B.; et al. Spatial Assessment of Water-Related Ecosystem Services to Prioritize Restoration of Forest Patches. **Natureza & Conservação**, v. 11, n. December, p. 176–180, 2013.
- CAVA, M. G. DE B.; ISERNHAGEN, I.; MENDONÇA, A. H. DE; DURIGAN, G. Comparação de técnicas para restauração da vegetação lenhosa do Cerrado em pastagens abandonadas. **Hochnea**, v. 43, n. 2, p. 301–315, 2016.
- CECCON, E.; GONZÁLEZ, E. J.; MARTORELL, C. Is Direct Seeding a Biologically Viable Strategy for Restoring Forest Ecosystems? Evidences from a Meta-analysis. **Land Degradation and Development**, v. 520, n. September 2015, p. 511–520, 2016.
- CÉSAR, R. G.; HOLL, K. D.; GIRÃO, V. J.; et al. Evaluating climber cutting as a strategy to restore degraded tropical forests. **Biological Conservation**, v. 201, n. September, p. 309–313, 2016.

- CHAZDON, R. L.; HARVEY, C. A.; KOMAR, O.; et al. Beyond Reserves: A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. **Biotropica**, v. 41, n. 2, p. 142–153, 2009.
- CLARK, C. J.; POULSEN, J. R.; LEVEY, D. J.; OSENBERG, C. W. Are Plant Populations Seed Limited? A Critique and Meta-Analysis of Seed Addition Experiments. **The American Naturalist**, v. 170, n. 1, p. 128–142, 2007.
- COLE, R. J.; HOLL, K. D.; KEENE, C. L.; ZAHAWI, R. A. Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 10, p. 1590–1597, Elsevier B.V, 2011.
- ENGEL, V. L.; PARROTTA, J. A. An evaluation of direct seeding for reforestation of degraded lands in central São Paulo state, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 152, p. 169–181, 2001.
- FACELLI, J. M.; PICKETT, S. T. A. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. **The Botanical Review**, v. 57, n. 1, p. 1–32, 1991.
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations. **State of the World's Forests**. Rome, Italy, 2012.
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations. **Global Forest Resources Assessment**. Rome, Italy, 2010.
- FERRAZ, S. F. B.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; CASSIANO, C. C.; et al. How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? **Landscape Ecology**, v. 29, n. 2, p. 187–200, 2014.
- GARDNER, T. A.; BARLOW, J.; CHAZDON, R.; et al. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v. 12, n. 6, p. 561–582, 2009.
- GIBSON, L.; LEE, T. M.; KOH, L. P.; et al. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. **Nature**, v. 478, n. 7369, p. 378–381, 2011.
- HOLL, K. D. Effect of Shrubs on Tree Seedling Establishment in an Abandoned Tropical Pasture. **Journal of Ecology**, v. 90, n. 1, p. 179–187, 2002.
- KEEFE, K.; SCHULZE, M. D.; PINHEIRO, C.; ZWEDE, J. C.; ZARIN, D. Enrichment planting as a silvicultural option in the eastern Amazon: Case study of Fazenda Cauaxi. **Forest Ecology and Management**, v. 258, n. 9, p. 1950–1959, 2009.

- LINDENMAYER, D.; HOBBS, R. J.; MONTAGUE-DRAKE, R.; et al. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. **Ecology letters**, v. 11, n. 1, p. 78–91, 2008.
- LÔBO, D.; LEÃO, T.; MELO, F. P. L.; SANTOS, A. M. M.; TABARELLI, M. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 2, p. 287–296, 2011.
- MAGNAGO, L. F. S.; EDWARDS, D. P.; EDWARDS, F. A.; et al. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 475–485, 2014.
- MELO, F. P. L.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; FAHRIG, L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; TABARELLI, M. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. **Trends in ecology & evolution**, v. 28, n. 8, p. 462–8, 2013.
- MELO, F. P. L.; LEMIRE, D.; TABARELLI, M. Extirpation of large-seeded seedlings from the edge of a large Brazilian Atlantic forest fragment. **Ecoscience**, v. 14, n. 1, p. 124–129, 2007.
- MONTAGNINI, F.; EIBL, B.; GRANCE, L.; MAIOCCO, D.; NOZZI, D. Enrichment planting in overexploited subtropical forests of the Paranáense region of Misiones, Argentina. **Forest Ecology and Management**, v. 99, n. 1–2, p. 237–246, 1997.
- PALMA, A. C.; LAURANCE, S. G. W. A review of the use of direct seeding and seedling plantings in restoration: What do we know and where should we go? **Applied Vegetation Science**, v. 18, n. 4, p. 561–568, 2015.
- PUTZ, F. E.; BLATE, G. M.; REDFORD, K. H.; FIMBEL, R.; ROBINSON, J. Tropical Forest Management and Conservation of Biodiversity: an overview. **Conservation Biology**, v. 15, n. 1, p. 7–20, 2001.
- RODRIGUES, R. R.; GANDOLFI, S.; NAVÉ, A. G.; et al. Large-scale ecological restoration of high-diversity tropical forests in SE Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 10, p. 1605–1613, 2011.
- ROTHER, D. C.; JORDANO, P.; RODRIGUES, R. R.; PIZO, M. A. Demographic bottlenecks in tropical plant regeneration: A comparative analysis of causal influences. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 15, p. 86–96, 2013.

- ROZZA, A. D. F.; FARAH, F. T.; RODRIGUES, R. R. ECOLOGICAL MANAGEMENT OF DEGRADED FOREST FRAGMENTS. In: R. R. Rodrigues; S. V. Martins; S. Gandolfi (Eds.); **High Diversity Forest Restoration in Degraded Areas: Methods and Projects in Brazil**. p.171–196, 2006. New York: Nova Science Publishers.
- SAMPAIO, A. B.; HOLL, K. D.; SCARIOT, A. Does Restoration Enhance Regeneration of Seasonal Deciduous Forests in Pastures in Central Brazil? **Restoration Ecology**, v. 15, n. 3, p. 462–471, 2007.
- SCHLEPPI, P.; CONEDERA, M.; SEDIVY, I.; THIMONIER, A. Correcting non-linearity and slope effects in the estimation of the leaf area index of forests from hemispherical photographs. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 144, n. 3–4, p. 236–242, 2007.
- SCHNITZER, S. A.; CARSON, W. P. Trepadeiras suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. **Ecology Letters**, v. 13, n. 7, p. 849–857, 2010.
- VELOSO, H. P. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira n.1**. Rio de Janeiro, RJ: IBGE, 1991.
- VIANI, R. A. G.; MELLO, F. N. A.; CHI, I. E.; BRANCALION, P. H. S. A new focus for ecological restoration: management of degraded forest remnants in fragmented landscapes. **GPL news**, v. november, n. 12, p. 5–9, 2015.
- VIDAL, C. Y.; MANGUEIRA, J. R.; FARAH, F. T.; ROTHER, D. C.; RODRIGUES, R. R. Biodiversity Conservation of Forests and their Ecological Restoration in Highly-modified Landscapes. In: C. Gheler-Costa; M. C. Lyra-Jorge; L. M. Verdade (Eds.); **Biodiversity in Agricultural Landscapes of Southeastern Brazil**. p.342, 2016. Berlim: DE GRUYTER OPEN.
- WILSON, S. D. Managing contingency in semiarid grassland restoration through repeated planting. **Restoration Ecology**, v. 23, n. 4, p. 385–392, 2015.
- YEONG, K. L.; REYNOLDS, G.; HILL, J. K. Enrichment planting to improve habitat quality and conservation value of tropical rainforest fragments. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 5, p. 957–973. Springer Netherlands, 2016.
- YOUNG, T. P.; PETERSEN, D. A.; CLARY, J. J. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. **Ecology Letters**, v. 8, n. 6, p. 662–673, 2005.

Tables

Table 1. Enrichment planting species characteristics.

Species Name	Family	Seed size		Ecological characteristics
		Width (mm)	Length (mm)	
<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.*	Fabaceae	8.4	14.8	Late Secondary Canopy, Anemochory, orthodox seeds
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze**	Lecythidaceae	5.6	10.8	Late Secondary Canopy, Anemochory, non-dormant seeds
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.**	Fabaceae	10.6	14.5	Late Secondary Canopy, Zoochory, orthodox seeds
<i>Hymenaea courbaril</i> L.**	Fabaceae	12.0	19.6	Late Secondary Canopy, Zoochory, cutaneous numbness

* Seed size data: Souza & Valio (2001)

** Seed size data: Laboratory of Tropical Silviculture, University of São Paulo.

Table 2. Cost comparisons between planting seeds, small and large seedlings of four late secondary species used in enrichment experiment of degraded forest remnants.

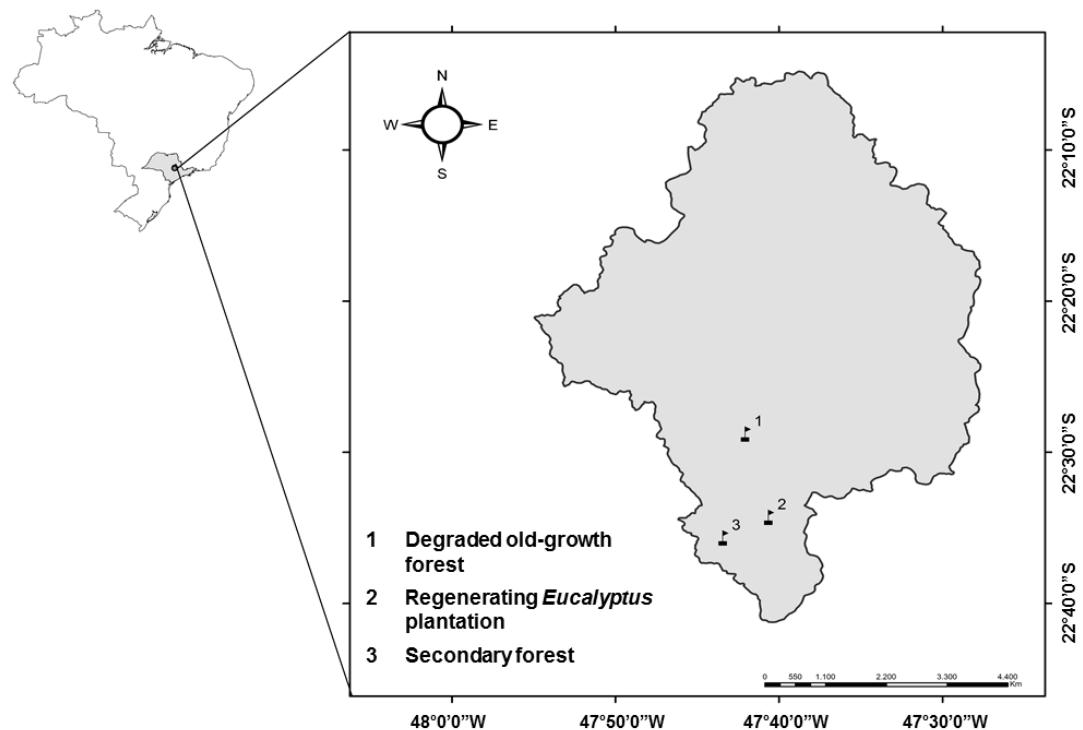
	Seeds		Small seedling		Large seedling	
	US\$/kg	U\$/ha	U\$/seedling	U\$/ha	U\$/seedling	U\$/ha
<i>Myroxylon peruiferum</i>	83.70	3	0.22	15	0.40	28
<i>Cariniana estrellensis</i>	157.61	13	0.22	15	0.40	28
<i>Copaifera langsdorffii</i>	97.83	14	0.20	14	0.50*	26
<i>Hymenaea courbaril</i>	15.22	15	0.20	14	0.38	35
Total		45		57		117

*average price between larger and smaller plastic recipients, both used in the experiment

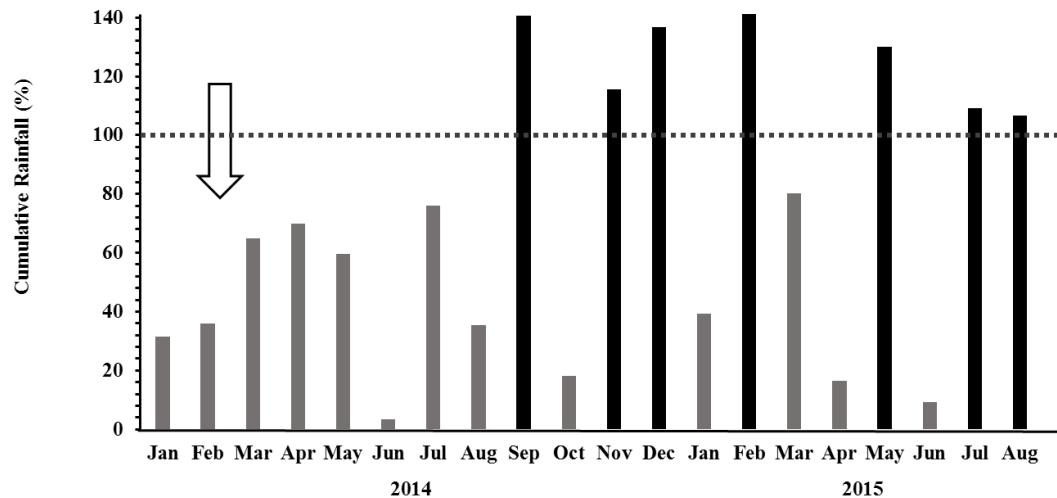
US dollar = 2,3 BRL (2014 quotation)

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary Figure 1. Location of the three forest remnants where an enrichment experiment was implemented, in Corumbataí River Basin, São Paulo State, Brazil. Four species (*Myroxylon peruferum*, *Cariniana estrellensis*, *Copaifera langsdorffii*, and *Hymenaea courbaril*) were planted through Small Seedlings (SS), Large seedlings (LS) and Direct Seeding (DS), and the experiment was monitored for 22 months.

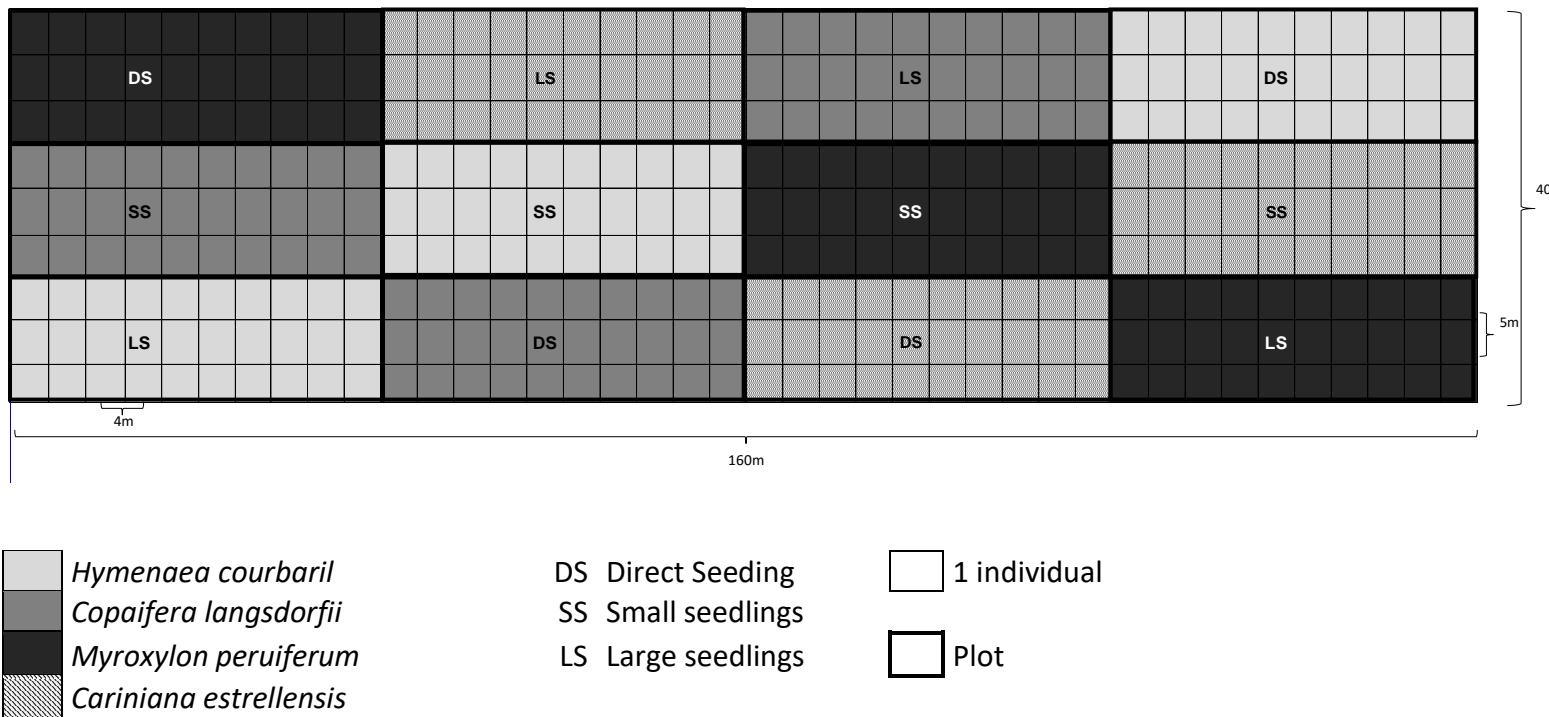


Supplementary Figure 2. Monthly relative rainfall availability (%) in relation to the average rainfall of the past 30 years (1984-2013; dotted line)¹, in Piracicaba municipality, São Paulo, Brazil. The arrow indicates when the forest enrichment experiment was implemented. Dark-gray bars indicate months with cumulative rainfall superior to the relative historical average; light-gray bars indicate rainfall deficit.



¹ Rainfall data from Biosystems Engineer Department, São Paulo University.

Supplementary Figure 3. Sketch of the forest enrichment experimental design. This figure represents an example of one block, where 12 plots were planted (one of each combination of method and species). In each plot, 30 individuals were planted, and in each forest remnant, three blocks were planted.



Supplementary Table 1 – Soil analyses data of the three forest remnants used to the enrichment experiment.

Parameters	Details	Unit	Sites					
			Old-Growth Forest		<i>Eucalyptus</i> regeneration		Secondary Forest	
			0-5 cm	5-10 cm	0-5 cm	5-10 cm	0-5 cm	5-10 cm
pH	CaCl ₂		5.1	4.9	5.3	4.8	6	6.2
O.M.		g dm ⁻³	69	46	66	34	69	37
P	resin	mg dm ⁻³	16	11	22	11	25	11
K			3.7	3.5	3.5	2.8	3.8	3.3
Ca			74	55	44	28	111	74
Mg			16	16	16	13	31	22
H+Al		mmolc dm ⁻³	58	58	31	38	18	20
Al			0	0	0	0	0	0
Sum of bases			94	75	64	44	146	99
CTC			152	133	95	82	164	119
Sat. of bases		V%	62	56	67	54	89	83
Sat. Al		m%	0	0	0	0	0	0
S SO ₄		mg dm ⁻³	14	11	14	11	8	3

Parameters	Details	Unit	Sites					
			Old-Growth Forest		<i>Eucalyptus</i> regeneration		Secondary Forest	
			0-5 cm	5-10 cm	0-5 cm	5-10 cm	0-5 cm	5-10 cm
Cu	DTPA ¹	mg/dm ³	1.6	1.7	1.2	0.9	1.2	1.2
Fe			80	70	104	118	50	60
Zn			4.9	2.9	4.8	2.7	9.8	3.8
Mn			64.4	55.2	35.2	28.8	40.4	59.6
B	(hot water)		1.27	0.9	0.5	0.36	0.68	0.35
Clay	<0.002mm	g/kg	420	473	214	231	393	444
Silt	0.053-0.002mm		180	207	146	139	457	436
Total Sand			400	320	640	630	150	120
Coarse Sand	2.00-0.210mm		200	180	210	210	90	60
Fine Sand	0.210-0.053mm		200	140	430	420	60	60

¹ Diethylenetriaminepentaacetic Acid, used for extraction of micronutrients.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

1. Nas bordas de fragmentos florestais secundários e de fragmentos florestais primários degradados, inseridos em uma paisagem agrícola que apresenta em média menos de 15% de cobertura florestal atual, amostramos 297 espécies arbustivo-arbóreas, de importantes grupos funcionais, como finais de sucessão e dispersas por animais. Estes valores podem ser considerados elevados, mesmo quando comparados à riqueza encontrada em outros fragmentos de Florestas Estacionais Semideciduais ou em áreas protegidas, o que demonstra que esses fragmentos desempenham um importante papel de conservação da diversidade remanescente.
2. Na escala local (diversidade alfa), essa diversidade e riqueza são menores do que o esperado ao acaso. No entanto, quando os fragmentos são analisados em conjunto (diversidade beta), esses componentes apresentam valores significativamente maiores do que o esperado ao acaso, o que indica que a diversidade beta possui maior importância na estruturação da diversidade regional do que a diversidade alfa.
3. Encontramos uma maior diversidade de espécies em florestas secundárias do que em florestas primárias degradadas, o que demonstra tanto a importância da sucessão secundária para a conservação da biodiversidade regional, quanto a necessidade de manejo dos fragmentos mais antigos na paisagem. Neste contexto, a conservação da biodiversidade em paisagens fragmentadas agrícolas deve ser planejada considerando o conjunto de fragmentos florestais e o pool regional de espécies, e não apenas a escala local.
4. Os parâmetros de dinâmica e estrutura da paisagem tiveram influências distintas sobre a comunidade de plantas quando considerada a matriz agrícola onde os fragmentos estão inseridos. Na matriz de pasto, parâmetros de relevo, idade média do fragmento e de dinâmica da paisagem tiveram maior influência sobre a diversidade de espécies arbustivo-arbóreas. Na matriz de cana, parâmetros de estrutura da paisagem, como tamanho relativo do fragmento em

relação à paisagem e quantidade de cobertura florestal na vizinhança, além do tempo desde a regeneração natural, foram mais importantes. Esses parâmetros refletem as diferentes trajetórias de uso e ocupação do solo e os diferentes regimes de distúrbio nessas matrizes, que determinam comunidades vegetais distintas.

5. A restauração desses fragmentos florestais inseridos em paisagens agrícolas fortemente antropizadas deveria ser a ação imprescindível de restauração nessas paisagens, já que são esses fragmentos que estão fazendo a conservação da diversidade que sobrou nessa região. Assim, é necessário um diagnóstico preciso da situação de degradação em cada fragmento florestal dessas paisagens, a fim de aplicar o método mais adequado de manejo para fragmentos florestais, visando potencializar o papel de conservação da biodiversidade. Dentre os métodos possíveis de manejo, destacam-se a retirada dos fatores de degradação (imprescindível em qualquer caso), adensamento, enriquecimento, e manejo de espécies nativas hiperabundantes, como trepadeiras ou exóticas invasoras.
6. O enriquecimento representa uma técnica de introdução de espécies que por ventura estejam ausentes ou em abundância reduzida na área a ser recuperada. Testamos três métodos para enriquecimento de fragmentos (semeadura direta, plantio de mudas jovens e plantio de mudas maduras), dentre os quais o plantio de mudas maduras, embora mais caro, apresentou o melhor desempenho entre as quatro espécies testadas. Para o jatobá (*Hymenaea courbaril*), no entanto, a semeadura direta apresentou o melhor resultado. Para a restauração de fragmentos, concluímos que o método a ser adotado (semeadura direta, ou plantio de mudas jovens ou maduras) deve ser estabelecido para cada espécie, considerando suas características ecológicas e funcionais, de forma a aumentar as chances de sucesso de plantios de enriquecimento.
7. Experimentos de restauração são altamente contingentes com relação à quantidade de chuvas. Nossos resultados demonstram que, em casos de elevada variabilidade na precipitação

anual, espécies com sementes grandes e com dormência da semente (tegumento impermeável) apresentam maiores chances de sobrevivência.



DECLARAÇÃO

Em observância ao **§5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15**, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Tese de Doutorado, intitulada **“Conservação e Manejo de remanescentes florestais degradados em paisagem agrícola de elevada fragmentação”**, desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura: Julia Raquel de Sá Abílio Mangueira
Nome do(a) aluno(a): Julia Raquel de Sá Abílio Mangueira

Assinatura: Ricardo Ribeiro Rodrigues
Nome do(a) orientador(a): Ricardo Ribeiro Rodrigues

Data: 30 de maio de 2017

Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **Conservação e Manejo de remanescentes florestais degradados em paisagem agrícola de elevada fragmentação**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 30 de maio de 2017.

Assinatura : Julia Raquel de Sá Abílio Mangueira
Nome do(a) autor(a): **Julia Raquel de Sá Abílio Mangueira**
RG n.º 6.751.869

Assinatura : Ricardo Ribeiro Rodrigues
Nome do(a) orientador(a): **Ricardo Ribeiro Rodrigues**
RG n.º 10.954.040