



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS ÁREA
DE CONCENTRAÇÃO: BOTÂNICA TROPICAL**



CAMILA DE CÁSSIA TRAVASSOS FONSECA

**ESTRUTURA E FLORÍSTICA DE SAMAMBAIAS E LICÓFITAS EM UMA
CRONOSSEQUÊNCIA DE VEGETAÇÃO SECUNDÁRIA E NA FLORESTA
PRIMÁRIA NA AMAZÔNIA ORIENTAL**

BELÉM

2016

CAMILA DE CÁSSIA TRAVASSOS FONSECA

**ESTRUTURA E FLORÍSTICA DE SAMAMBAIAS E LICÓFITAS EM UMA
CRONOSSEQUÊNCIA DE VEGETAÇÃO SECUNDÁRIA E NA FLORESTA
PRIMÁRIA NA AMAZÔNIA ORIENTAL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia e ao Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte das exigências do programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas: Área de concentração Botânica Tropical, para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Dr Leandro Valle Ferreira

BELÉM

2016

Fonseca, Camila de Cássia Travassos

Estrutura e florística de samambaias e licófitas em uma cronossequência de vegetação secundária e na floresta primária na Amazônia Oriental / Camila de Cássia Travassos Fonseca. – Belém, PA, 2016.

63 f.

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Botânica Tropical) – Universidade Federal Rural da Amazônia / Museu Paraense Emílio Goeldi, 2016.

Orientador: Leandro Valle Ferreira.

1. Samambaias – estrutura – composição 2. Licófitas – estrutura – composição 3. Cronossequência – vegetação secundária 4. Variáveis edáficas I. Ferreira, Leandro Valle, (orient.) II. Título

CDD – **587.3109811**

CAMILA DE CÁSSIA TRAVASSOS FONSECA

**ESTRUTURA E FLORÍSTICA DE SAMAMBAIAS E LICÓFITAS EM UMA
CRONOSSEQUÊNCIA DE VEGETAÇÃO SECUNDÁRIA E NA FLORESTA
PRIMÁRIA NA AMAZÔNIA ORIENTAL**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural da Amazônia e ao Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte das exigências do programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas: Área de concentração Botânica Tropical, para obtenção do título de Mestre.
Orientador: Prof. Dr. Leandro Valle Ferreira

Aprovado em 29 de fevereiro de 2016.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Leandro Valle Ferreira - Orientador
Museu Paraense Emílio Goeldi

Profa. Dra. Roberta Macedo Cerqueira - 1º Examinador
Universidade Federal do Pará - UFPA

Profa. Dra. Rosa de Nazaré Paes da Silva - 2º Examinador
EMBRAPA Amazônia Oriental - EMBRAPA

Prof. Dr. Rafael de Paiva Salomão - 3º Examinador
Museu Paraense Emílio Goeldi - MPEG

Aos meus eternos financiadores de sonhos, meus amados pais João Batista da Silva Fonseca e
Maria Raimunda Travassos.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

À Deus, Aquele que esteve comigo nas horas mais difíceis e na Sua presença me acalmei.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de mestrado.

À Universidade Federal Rural da Amazônia em parceria com o Museu Paraense Emílio Goeldi pela oferta do Curso de Pós-graduação em Ciências biológicas: ênfase em Botânica tropical, o qual tive a oportunidade de cursar.

Ao Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração da Floresta Nacional de Caxiuanã (PELD-Caxiuanã) pelo financiamento da pesquisa.

Ao meu orientador Prof. Dr. Leandro Valle Ferreira agradeço pelos desafios! Asas só são dadas pra quem não tem medo de voar! E então, tive a coragem de alçar meu primeiro voo em maiores alturas! Cresci muito pessoal e profissionalmente ao ter tido o prazer de tê-lo como meu orientador, sem dúvida, este trabalho não seria o mesmo sem suas correções em CAIXA ALTA e destacadas em vermelho! Mais uma vez, meu muito obrigada, professor.

À Msc. Priscilla Sanjuan de Medeiros pela crucial ajuda no trabalho de campo, pelas riquíssimas contribuições nas análises estatísticas e a este trabalho. Mas, principalmente, quero agradecer por toda compreensão, paciência e dedicação durante esse processo de aprendizagem ecológica. Me sinto lisonjeada por ter sido sua aluna, obrigada.

Aos auxiliares de campo, Seu Pão e seu filho Renato, funcionários da Estação Científica Ferreira Penna (ECFp) que durante a coleta foram sempre atenciosos e dispostos a ajudar, inclusive aptos a identificação de pteridófitas em campo.

À banca examinadora pelas valiosas contribuições a este trabalho. Obrigada, Dr. Mário Jardim, Dr^a. Roberta Cerqueira e Dr. Rafael Salomão, grandes ecologistas!

Às amigas mestres dos magos Natália Couto, Fernanda Paz e Rafaella Damasceno pelo companheirismo e pelos inúmeros momentos de risadas necessários para a boa saúde mental durante esses 24 meses!

Ao amigo, grande taxonomista Msc. Sebastião Maciel por ter participado e contribuído com toda minha formação científica, aprendi e continuo aprendendo muito com você. Obrigada pela ajuda nas identificações, mas muito mais do que isso, obrigada pela sua amizade.

À Dra Anna Luiza Ilkiu-Borges pelo incentivo à pesquisa, pela energia positiva e o sorriso contagiante que nos fazem ganhar o dia pelos corredores da Coordenação de Botânica.

Ao secretário do curso Anderson Alves pelos inúmeros favores, mas principalmente pelo carinho e amizade.

Aos meus amigos da vida Auricélia Ferreira, Benedito Nunes, Humberto Jácome, Isabella Alves, João Luís, Jonilcy Moreira, Julia Monttes, Karline Holanda, Maria Augusta, Railene Alencar, Rosicléia Cruz, Valéria Neves e Vergiana Paixão pelas palavras de incentivo que me fazem acreditar.

Aos amigos da Coordenação da Botânica Júlio Souza e Maria Félix e a todos os colegas do curso de mestrado pelos bons momentos, em especial à Elayne Braga, pessoa por quem tenho profunda admiração.

À minha família, um agradecimento especial por tudo que sou, fui ou posso sonhar ser.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Classes de idade, idades desde o tempo de abandono em anos e número de áreas por classe de idade na cronossequência na FLONA de Caxiuanã.....	23
Tabela 2 - Espécies, família, forma de vida e abundância de indivíduos absoluta por classe e total de samambaias e licófitas em relação as quatro classes de idade na cronossequência, FLONA de Caxiuanã. (FV= forma de vida; C= classe; EP= epífitas; HE= hemiepífitas; TE= terrestres).....	27
Tabela 3 - Resultado do pós-teste MANOVA. Valor de p indica a significância da similaridade florística em relação as cinco categorias estudadas. *= p com valor significativo.....	30
Tabela 4 - Resultado do pós-teste MANOVA. Valor de p indica a significância da similaridade química do solo em relação as cinco categorias estudadas. *= p com valor significativo.....	31
Tabela 5 - Resultado do pós-teste MANOVA. Valor de p indica a significância da similaridade física do solo com as cinco categorias estudadas. *= p com valor significativo.....	32
Tabela 6 - Resultado do pós-teste MANOVA. Valor de p indica a significância da similaridade da umidade do solo em relação as cinco categorias estudadas. *= p com valor significativo.....	33
Tabela 7 - Resultado do pós-teste MANOVA. Valor de p indica a significância da similaridade da abertura de dossel em relação as cinco categorias estudadas. *= p com valor significativo.....	34
Tabela 8 - Resultados do Teste de Mantel analisados par a par para a matriz da comunidade vegetal (C) e as matrizes de variáveis edáficas (Areia fina=AF; Areia grossa= AG; AD= Argila dispersa em água; AT= Argila total; Al= alumínio; Ca= cálcio; CaMg= cálcio+magnésio; K= potássio; MO= matéria orgânica; Na= sódio; P= fósforo; pH= potencial hidrogeniônico; S= silte) *- Correlação significativa.....	36

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Localização da Floresta Nacional de Caxiuanã no estado do Pará (A); posição da Estação Científica Ferreira Penna em relação à Floresta Nacional de Caxiuanã (B) e os principais tipos de vegetações da Estação Científica Ferreira Penna (C).....22
- Figura 2** - Ilustração de uma imagem convertida em preto (cobertura de dossel) e branco (abertura de dossel) para contagem de pixels e posterior cálculo de cobertura de dossel no programa ImageJ. Foto: Camila Travassos.....26
- Figura 3** - Espécies de samambaias e licófitas mais abundantes na cronossequência, compreendendo cerca de 90% da amostragem de indivíduos.....28
- Figura 4 - A. Figura 4 - A.** Abundância de indivíduos (N) e riqueza de espécies (S) em relação às classes de idade da cronossequência (Clas 1= 1-10 anos; Clas 2= 11-25 anos; Clas 3= 26-45 anos; Clas 4= floresta primária) 29
- Figura 5:** Análise NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) mostrando a distribuição da composição de espécies em relação às categorias de idade (1 - estagio entre 1 e 10 anos; 2 - entre 11 e 25 anos; 3 - entre 26 e 45 anos e 4 - floresta primária.....31
- Figura 6:** Análise NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) demonstrando separação entre as características químicas do solo e em relação às categorias de idade (1 - estagio entre 1 e 10 anos; 2 - entre 11 e 25 anos; 3 - entre 26 e 45 anos e 4 - floresta primária. Exceto entre 2 e 3, 2 e 4 e 1 e 4.....32
- Figura 7:** Análise NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) demonstrando separação entre as características físicas do solo e em relação às categorias de idade (1 - estagio entre 1 e 10 anos; 2 - entre 11 e 25 anos; 3 - entre 26 e 45 anos e 4 - floresta primária. Exceto entre 2 e 1, 2 e 4, 1 e 4.....33
- Figura 8:** Análise NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) demonstrando separação entre a umidade do solo e em relação às categorias de idade (1 - estagio entre 1 e 10 anos; 2 - entre 11 e 25 anos; 3 - entre 26 e 45 anos e 4 - floresta primária. Exceto entre 2 e 1, 2 e 4, 1 e 4.....34
- Figura 9:** Análise NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) demonstrando que não há separação entre às categorias de idade em relação à abertura do dossel (1 - estagio entre 1 e 10 anos; 2 - entre 11 e 25 anos; 3 - entre 26 e 45 anos e 4 - floresta primária. Exceto entre 2 e 1 e 3 e 1.....35
- Figura 10:** Diagrama indicando as relações entre a comunidade samambaias e licófitas em regeneração e o conjunto de variáveis edáficas com resultado significativo. (*= $p < 0.05$; **= $p < 0.001$). (MO= matéria orgânica).....36

RESUMO

O objetivo deste trabalho foi avaliar as mudanças na estrutura e composição de espécies em comunidades de samambaias e licófitas em uma cronossequência na Amazônia oriental. O levantamento florístico foi realizado em 40 áreas, totalizando 10.600 km², pertencentes ao Projeto de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração da Floresta Nacional de Caxiuanã (PELD de Caxiuanã), 37 em áreas de vegetação secundária com histórico de uso para a agricultura de corte e queima, variando entre 1 a 45 anos de idade e três áreas em floresta primária (controle). As parcelas referentes à vegetação secundária foram selecionadas com base em informações recolhidas em entrevistas com a comunidade local sobre o histórico de uso da terra e o tempo decorrido desde o abandono, localizadas em área deplatô, próximas à floresta primária. As parcelas foram categorizadas em quatro classes de idade: classe 1 (vegetações secundárias de 1-10 anos de idade); classe 2 (11-25 anos); classe 3 (26-45 anos) e classe 4 (áreas controle > 100 anos). Em cada área foi estabelecida uma parcela de 20 x 20 m de onde foram levantados os dados florísticos: espécies terrestres foram coletadas de maneira usual, epífitas e hemiepífitas foram coletadas em substrato corticícola de espécies arbóreas com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 5 cm até 2 m de altura. As características físicas e químicas do solo (pH, matéria orgânica, umidade, Al, Ca, Ca+Mg, K, Mg, Na) e a textura (teores de areia fina, areia grossa, argila dispersa em água; argila total e silte), bem como a abertura de dossel foram levantadas para identificar a importância do ambiente na estruturação da comunidade. Foram amostrados 1.769 indivíduos, pertencentes a 20 espécies de samambaias e licófitas, destas, 12 são epífitas, sete terrestres e *Lomariopsis japurensis* foi a única hemiepífita registrada. As espécies mais abundantes foram *Selaginella parkeri* (1.364), *Polytaenium guayanense* (89), *Hecistopteris pumila* (71) e *Trichomanes vittaria* (58). A vegetação secundária apresentou o maior número de espécies exclusivas com 12 espécies e a floresta primária, apenas três. Não houve variação na abundância de indivíduos em relação às classes de idade ($p=0,823$), mas há relação entre esta e a riqueza de espécies ($p=0,005$). As variáveis físicas e químicas do solo e a abertura de dossel não estão correlacionadas a riqueza de espécies e abundância de indivíduos na comunidade analisada. A análise de ordenação NMDS demonstrou que há mudanças na composição florística em função da classe de idade, a qual está mais relacionada a Matéria Orgânica, pH, areia fina e silte. Este estudo demonstrou que a regeneração em comunidades de samambaias e licófitas em áreas de corte e queima na Amazônia oriental é marcado por um claro padrão de substituição de espécies em função das prováveis mudanças de microhabitat ao longo do tempo.

Palavras - chave: cronossequência, samambaias, variáveis edáficas.

ABSTRACT

This study aims to evaluate the composition changes in the structure and species of fern and lycophyte communities from the eastern Amazon, in a chronosequence analysis. The floristic survey was conducted in a total of 40 areas (covering 10,600 km²) belonging to the Ecological Research of Long Duration of the Caxiuanã National Forest Project (PELD Caxiuanã). Thirty-seven areas now contain secondary vegetation that arose after historical use of such areas under “slash and burn” agriculture, and the age of such vegetation ranges from 1 to 45 years old. As a control, 3 areas of primary forest were also surveyed. The plots were selected based on information collected through interviews with the local community about the historic usage of the territories and the amount of time since abandonment. All areas were topographically located and had a similar plateau, and they were all near the primary forest. The areas were categorized into four age classes: Class 1 (secondary vegetation from 1-10 years old); Class 2 (11-25 years); Class 3 (26-45 years) and Class 4 (control areas - 100 years). In each area a plot of 20 x 20 m was selected from which floristic data were collected: terrestrial species were collected in the usual way, epiphytes and hemiepiphytes were collected in corticolous substrate from tree species having DBH (diameter at breast height) ≥ 5 cm up to 2m tall. The soil variables (pH, organic matter, moisture, Al, Ca, Ca + Mg, K, Mg, Na and concentrations of fine sand, coarse sand, water dispersible clay, total clay and silt) and canopy cover were analyzed to identify the importance of this environment to the community's structure. 1,769 individuals were sampled belonging to 20 species, of which 12 were epiphytes and 7 were terrestrial and *Lomariopsis japurensis* was the only hemiepiphyte recorded. The most abundant species were *Selaginella parkeri* (1364), *Polytaenium guayanense* (89), *Hecistopteris pumila* (71) and *Trichomanes vittaria* (58). The secondary vegetation showed the highest number of unique species (12 species), whereas the primary forest showed only three. There was no variation in the density of individuals in relation to age group ($p = 0.823$), but there was a relationship between density and species abundance ($p = 0.005$). The analyzed environmental variables are not correlated with species abundance and density of individuals in the analyzed community. The ordination analysis NMDS showed that there are changes in the floristic composition by age class, which is more related to soil variables: organic matter, pH, fine sand and silt. This study showed that regeneration in fern and lycophyte communities in areas of cutting and burning in the eastern Amazon is marked by a clear pattern of replacement species according to likely changes in microhabitat over time.

Key - words: chronosequence, ferns, soil variables

SUMÁRIO

RESUMO

ABSTRACT

1	CONTEXTUALIZAÇÃO	1
1.1	Revisão de Literatura	5
2	ESTRUTURA E FLORÍSTICA DE SAMAMBAIAS E LICÓFITAS EM UMA CRONOSSEQUÊNCIA DE VEGETAÇÃO SECUNDÁRIA E NA FLORESTA PRIMÁRIA NA AMAZÔNIA ORIENTAL	15
2.1	Introdução	15
2.2	Material e Métodos	21
2.3	Resultados	27
2.3.1	Padrões florísticos	27
2.3.2	Relação entre a abundância de indivíduos e riqueza de espécies e as classes de idade	29
2.3.3	Relação entre a abundância de indivíduos e riqueza de espécies e as variáveis ambientais	29
2.3.4	Relação entre a composição de espécies e as categorias de idade	30
2.3.5	Relação entre a propriedade química do solo e as classes de idades	31
2.3.6	Relação entre a propriedade física do solo e as classes de idade	32
2.3.7	Relação entre a umidade do solo e as classes de idade	33
2.3.8	Relação entre a abertura de dossel e as classes de idade	34
2.3.9	Relação entre a composição de espécies e as variáveis edáficas (Bioenv)	35
2.4	Discussão	36
2.5	Conclusão	45
	REFERÊNCIAS	46

1. CONTEXTUALIZAÇÃO

As vegetações secundárias se expandem por cerca de 350 milhões de hectares do planeta, dos quais 30% se encontram na região amazônica (HOUGHTON *et al.*, 2000). As rápidas mudanças de paisagem geram a formação de um mosaico florestal, caracterizado por florestas primárias em maior proporção e florestas secundárias em diferentes estágios sucessionais na floresta tropical (LAURANCE *et al.*, 2011).

A agricultura de corte e queima é uma atividade de subsistência praticada pelas comunidades tradicionais, adotada também pela agricultura familiar (RODRIGUES *et al.*, 2007), apontada como responsável por cerca de 30-35% dos casos de desmatamento na Amazônia e consequente mudanças na cobertura da terra (METZGER, 2002; BREUGEL, 2007). Este sistema agrícola é cíclico, baseado no corte raso da floresta primária ou vegetação secundária e sua posterior queima, seguido por abandono da terra, após alguns ciclos de plantio. Nestas áreas abandonadas ocorre a regeneração natural e a consequente formação das vegetações secundárias.

Estas não substituem a floresta primária, mas oferecem habitats adequados para uma variedade de espécies florestais, servindo como corredor ecológico entre os remanescentes florestais, além de disponibilizarem recursos importantes para a regeneração natural (LAMB *et al.*, 1997; CHAZDON, 2012). São também fontes de recursos de valor econômico e do bem-estar humano, servindo de *pool* de várias espécies de valor alimentício, medicinal e madeireiro (CHAZDON, 2008; PADOCH, 2010). Por isso, as florestas secundárias têm sido consideradas locais primordiais para a investigação da dinâmica sucessional em comunidades tropicais, estes conhecimento servem como base de estratégia para conservação dos habitats (LUGO, 1992).

Na Amazônia Legal, a taxa estimada para o desmatamento foi de 5831 km² com uma variação de 15% entre os anos de 2014 e 2015. Dentre os estados que compõe a Amazônia Legal, o Pará apresentou taxa de 1881 km² de áreas desflorestadas no ano de 2015, assim ocupando a primeira posição entre os estados que mais contribui com desmatamento na região norte do Brasil (INPE, 2015). Apesar disso, 58% do território paraense, cerca de 72.288.206 hectares é composto por áreas protegidas, abrangendo Unidades de Conservação (UCs) federais, estaduais, municipais, Terras indígenas e Quilombolas (SEMAS, 2016), dentre as quais, destacamos a Floresta Nacional de Caxiuanã (FLONA de Caxiuanã) uma UC de uso sustentável de grande importância biológica e econômica para a região norte do Brasil. A

Flona de Caxiuanã, apesar de ser uma área protegida já apresenta mudanças na cobertura da terra em diferentes escalas, devido a intensidade da ação antrópica, principalmente em função da agricultura de corte e queima (LISBOA *et al.*, 1997; CARREIRA *et al.*, 2009) que originou extensas áreas de vegetações secundárias em diferentes estágios de regeneração.

Nos trópicos, estudos sobre sucessão têm avançado cientificamente, principalmente em áreas de vegetações secundárias oriundos de corte e queima (BROW; LUGO, 1990; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Estes estudos descrevem mudanças florística e estruturais ao longo do tempo com rápida recuperação da riqueza e diversidade e lenta regeneração da composição de espécies associadas a qualidade do solo, banco de sementes, histórico de uso da terra e presença de matriz florestal (BROW; LUGO, 1990; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Segundo Guariguata e Ostertag (2001) durante a sucessão há intensa dinâmica e gradual substituição de espécies ao longo do tempo e espaço. Na Amazônia brasileira estudos apontam o predomínio de espécies herbáceas e arbustos e substituição destas por espécies climácicas durante o avanço sucessional (UHL *et al.*, 1987; SALOMÃO, 1994; TUCKER *et al.*, 1998; STEININGER, 2000; COELHO *et al.*, 2003; ARAUJO *et al.*, 2005; RODRIGUES *et al.*, 2007; MASSOCA *et al.*, 2012).

Entretanto, estes estudos têm dado ênfase as espécies arbóreas, geralmente excluindo informações a respeito das espécies do subosque que têm importante papel durante a sucessão (CHAZDON *et al.*, 2009), tal como as samambaias e licófitas, anteriormente agrupadas na divisão parafilética Pteridophyta (PRAYER *et al.*, 2001). Estas plantas apresentam dinâmica substituição de espécies ao longo do tempo, presentes em todas as fases sucessionais (WALKER; SHARPE, 2010). Em geral, pteridófitas são bastante sensíveis às perturbações ambientais e são mais representativas em locais úmidos e sombreados da floresta (TRYON; TRYON, 1982). Entretanto, muitas espécies podem ser encontradas em locais perturbados em diferentes graus, tal como as áreas de vegetações secundárias. Portanto, samambaias e licófitas são potenciais bioindicadoras ambientais, envolvidas durante todo o processo sucessional (SHARPE *et al.*, 2010), embora sejam continuamente negligenciadas em trabalhos sobre sucessão.

Baseado nisso, este estudo teve como objetivo: comparar a estrutura e florística da comunidade de samambaias e licófitas em cronossequência de vegetações secundárias e a floresta primária, divididas em classes de idade, levantando-se as seguintes questões: 1) Há diferença na abundância de indivíduos, riqueza e composição de espécies entre as classes de idade?; 2) Há diferença na abertura de dossel e as características físico-químicas do solo entre

as classes de idade? 3) Há diferença na abundância de indivíduos, riqueza e composição de espécies entre as variáveis ambientais?

REFERÊNCIAS

ARAÚJO, M. M. et al. Padrão e processo sucessionais em florestas secundárias de diferentes idades na Amazônia Oriental. **Ciência Florestal**, v.15, p. 343-357. 2005.

BREUGEL, M. V. **Dynamics of secondary forests**. Wageningen: C.T. de Wit Graduate School Production Ecology & Resource Conservation, 2007. p. 1-239.

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

CARREIRA et al. Caracterização morfológica de macrófitas aquáticas da Flona de Caxiunã – I. Dicotiledôneas. In: LISBOA, P. L. B. **Caxiunã: desafios para a conservação de uma Floresta Nacional na Amazônia**. Belém: MPEG, 2009. p. 331-346.

CHAZDON, R. L. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v.23, p. 1406-1417. 2009.

CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, P. W.; SCHNITZER, S. A. (Org.). **Tropical forest community ecology**. 1. ed. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2008, p.384-408.

CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.7, p.195-218. 2012.

COELHO, R. F. R. et al. Análise florística e estrutural de uma floresta em diferentes estágios sucessionais no município de Castanhal, Pará. **Acta Amazônica**, v.33, p. 563-582. 2003.

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

HOUGHTON, R. A. et al. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. **Nature**, v.403, p. 301-304. 2000.

INPE - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Projeto PRODES: Monitoramento da Floresta Amazônica Brasileira por satélite. **Base de dados**. 2015. Disponível em: <<http://www.obt.inpe.br/prodes/index.php>>. Acesso em: 10 julho 2016.

LAMB et al. Rejoining habitat remnants: restoring degraded rainforest lands. In: LAURENCE, W. F.; BIERREGAARD JR., R. O. (Eds.). **Tropical forest remnants**. Chicago: University of Chicago Press, 1997. p. 366-385.

- LAURANCE, W. F. et al. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. **Biological Conservation**, v.144, p. 56-67. 2011.
- LISBOA, P. L.; SILVA, A. S. L.; ALMEIDA, S. S. Florística e estrutura dos ambientes. In: LISBOA, P. L. (Org.). **Caxiuanã**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 1997. p. 163-193.
- LUGO, A. E. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. **Ecological Monographs**, v.62, p. 1-41. 1992.
- MASSOCA, P. E. S. et al. Dinâmica e trajetórias da sucessão secundária na Amazônia central. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.7, p. 235-250. 2012.
- METZGER, J. P. Landscape dynamics and equilibrium in areas of slash-and-burn agriculture with short and long fallow period (Bragantina region, NE Brazilian Amazon). **Landscape Ecology**, v.17, p. 419-431, 2002.
- PADOCH, C. Saving slash-and-burn to save biodiversity. **Biotropica**, v.42, p. 550-552. 2010.
- PRYER, K. M. et al. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. **Nature**, v.409, p. 618-622. 2001.
- RODRIGUES, M. A. C. M.; MIRANDA, I. S.; KATO, M. S. A. Estrutura de florestas secundárias após dois diferentes sistemas agrícolas no nordeste do estado do Pará, Amazônia Oriental. **Acta Amazônica**, v. 37, p. 591 – 598. 2007.
- SALOMÃO, R. P. **Estimativas de biomassa e avaliação de estoque de carbono da vegetação de florestas primárias e secundárias de diversas idades (vegetações secundárias) na Amazônia oriental, município de Peixe-boi, Pará**. 1994. 52 f. Dissertação (Mestrado em Ciências biológicas) - Universidade Federal do Pará, Belém, 1994.
- SEMAS - Secretaria de Meio Ambiente e Sustentabilidade/Governo do Pará. Unidades de Conservação. Disponível em: < <https://www.semas.pa.gov.br/2009/11/17/9482/>>. Acesso: 15 jul. 2016.
- SHARPE, J. M.; MEHLTRETER, K.; WALKER, L. R. Ecological importance of ferns. In: MEHLTRETER, K.; K.; WALKER, L. R.; SHARPE, J. M. (Eds). **Fern Ecology**. New York: Cambridge University press, 2010. p. 1-17.
- STEININGER, M. K. Secondary forest structure and biomass following short and extended land-use in central and southern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v.16, p. 689-708. 2000.
- TRYON, R. M.; TRYON, A. F. **Ferns and allied plantas**: com special reference to Tropical America. New York: Springer-Verlag, 1982. 857p.
- TUCKER, J. M. et al. Rates of forest regrowth in eastern Amazonia: a comparison of Altamira and Bragançinha Regions, Pará State, Brazil. **Interciencia**, v.23, p. 1–10. 1998.
- UHL, C. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. **Journal of Ecology**, v.75, p. 377-407.1987.

WALKER, L. R.; SHARPE, J. M. Fern, disturbance and succession. In: In: MEHLTRETER, K.; K.; WALKER, L. R.; SHARPE, J. M. (Eds). **Fern Ecology**. New York: Cambridge University press, 2010. p. 117-208.

1.1. Revisão de Literatura

1.1.1. Teoria da sucessão ecológica

A Teoria da sucessão ecológica surgiu no século XX, originada a partir dos estudos clássicos de Cowles (1899), Clements (1916), Gleason (1926) e Tansley (1935). Esta é definida como um processo de regeneração natural que promove mudanças na estrutura e composição de espécies no espaço e no tempo (MATTHES; MARTINS, 1996).

A sucessão pode ser primária ou secundária e ambas tendem a seguir para um estágio final chamado clímax (CLEMENTS, 1916). A primária ocorre em locais onde não há histórico de ocupação, enquanto que a secundária se origina em áreas onde houve a remoção total ou parcial de comunidades pré-estabelecidas, após algum tipo de perturbação.

Duas teorias clássicas tentam explicar os mecanismo de sucessão: a teoria do equilíbrio que a define como um sistema fechado e autorregulável, no qual a comunidade vegetal funciona como um "superorganismo" e as mudanças ecológicas acontecem de maneira previsível e ordenada, determinada pelo clima e história de vida das espécies (CLEMENTS, 1916). E a teoria do não equilíbrio que define a sucessão como um sistema aberto, totalmente susceptível aos eventos de distúrbio. Neste a comunidade progride em função dos processos estocásticos e influência do comportamento dos indivíduos (GLEASON, 1926).

Na década de 70, a teoria do não equilíbrio passou a substituir as hipóteses deterministas (CHADZON, 2008; CHADZON, 2012). Segundo este novo modelo, devemos primeiramente, dar importância aos fatores estocásticos, buscando compreender o comportamento dos indivíduos mediante as mudanças ambientais (distúrbios), afim de reconhecer os padrões ecológicos envolvidos na dinâmica da comunidade em questão (REES *et al.*, 2001). A sucessão como sistema aberto está sujeita às influências externas como a presença de remanescentes florestais próximos que possibilita eventos de colonização, fluxo de energia e maior complexidade nas relações ecológicas entre comunidades. Outros fatores como histórico de uso da terra, qualidade do solo e banco de sementes, bem como a

probabilidade de novas perturbações (antrópicas ou naturais) e suas consequências também devem ser considerados (PICKETT;OSTFELD, 1995).

Estas teorias refletem e explicam vários padrões de mudanças nas florestas temperadas e tropicais, no entanto, a importância global dos fatores estocásticos continua a ser mal compreendida durante a sucessão (CHAZDON, 2008). Assim, entender os processos ecológicos envolvidos na regeneração se torna importante subsídio para a implementação de ações de manejo, restauração e conservação em ecossistemas impactados (PICKETT *et al.*, 2008; CHAZDON, 2008).

1.1.2. Sucessão e o método da cronosequência

As metodologias utilizadas em estudos de sucessão baseiam-se principalmente em dois métodos: **1)** Estudo a longo prazo: uso de parcelas permanentes, onde o pesquisador analisa as modificações ecológicas ocorrentes desde a última perturbação ambiental até aos diferentes estágios sucessionais. Este método depende de um longo período de tempo e alto custo de manutenção, várias gerações de pesquisadores e diferentes estudos experimentais para compreender a dinâmica ecológica da comunidade em questão (GÓMEZ-POMPA;WIECHERS, 1979; WALKER *et al.*, 2010); **2)** Cronosequência: este método substitui o tempo pelo espaço, utilizando áreas em diferentes estágios sucessionais com idade conhecida, de modo a traçar uma sequência de tempo de desenvolvimento, a partir de áreas de recente perturbação às mais antigas, comparando-as com a floresta primária (PICKETT, 1989; WILDI, 2002). Estes locais tendem a oferecer dados ao pesquisador que os utiliza para gerar suas hipóteses ecológicas.

A cronosequência é uma série de sítios com idades distintas localizados na mesma zona climática que compartilham o mesmo histórico de uso da terra e semelhantes condições edáficas (CHAZDON, 2012). Esta tem sido majoritariamente utilizada na ecologia na tentativa de construir e reconstruir a história ecológica nos diferentes estágios sucessionais, em substituição aos estudos de longo prazo que são geralmente limitados a poucas décadas de duração (BROWN; LUGO, 1990; CHAZDON, 2008; WALKER *et al.*, 2010). Contudo, o método é criticado em seu principal pressuposto que considera que áreas distintas e de idades diferentes estão sob as mesmas influências ambientais e tendem a seguir trajetória sucessional semelhante, além disso, este não fornece informações diretas sobre a dinâmica sucessional e desconsidera variações ambientais entre os sítios, algo que dificilmente ocorre na natureza,

bem como a dificuldade em se comparar histórico de uso da terra entre várias áreas (CHAZDON, 2008; CHAZDON, 2012).

Apesar dos problemas e limitações apontados, a cronosequência é viável, capaz de melhorar como nenhum outro método nossa compreensão sobre o desenvolvimento das comunidades em um curto período de tempo, desde que suas inferências e pressupostos sejam analisados criteriosamente (WALKER *et al.*, 2010; CHAZDON, 2012). Portanto, faz-se necessário considerar o histórico de uso da terra, a semelhança e o tipo de solo, bem como a topografia, de modo a buscar evidências de que estas áreas de diferentes idades estão sendo influenciadas pelas mesmas condições ambientais e se modificando de maneira similar (CHAZDON, 2008; CHAZDON, 2012).

O uso de cronosequências aliado aos estudos de longo prazo pode fornecer uma maior compreensão das comunidades vegetais em regeneração, pois os métodos são complementares, uma vez que cronosequências são capazes de anteceder nosso entendimento sobre sucessão, enquanto que estudos a longo prazo podem verificar a veracidade das hipóteses formuladas com base em cronosequências (PICKET, 1989; ARAUJO *et al.*, 2005). Segundo Walker *et al.* (2010), o descarte do uso de cronosequência retarda a evolução científica acerca da dinâmica de comunidades.

Na Amazônia brasileira, grande parte destes estudos tem sido realizados na perspectiva de cronosequências com histórico de uso da terra conhecidos e fatores abióticos similares, tais como clima, solo e topografia (UHL *et al.*, 1987; SALOMÃO, 1994; TUCKER *et al.*, 1998; STEININGER, 2000; COELHO *et al.*, 2003).

1.1.3. Vegetação secundária: considerações gerais

O aumento populacional e econômico geram maior demanda por recursos naturais e maior intensificação do uso da terra que consequentemente levam a rápida modificação de paisagem na floresta tropical (BREUGEL, 2007). A remoção das florestas primárias para uso agrícola, pecuário e madeireiro causam distúrbios de maneira intensiva e extensiva que geram alterações na composição, tamanho e estrutura da comunidade (CHAZDON, 2012). Uma das consequências é a formação da vegetação secundária que é uma formação florestal em processo de regeneração, após um significativo distúrbio natural ou antrópico e que exibe uma grande diferença na estrutura e composição de espécies quando comparada a floresta primária (CHOKKALINGAM; JONG, 2001).

A vegetação secundária tem se tornado um dos componentes mais importantes da paisagem tropical, cobrindo cerca de 350 milhões de hectares do mundo, dos quais 30% se encontram em território amazônico (HOUGHTON *et al.*, 2000). Para Chazdon (2008), esta pode ser classificada em quatro estágios: início do povoamento, exclusão de espécies intolerantes à sombra, reinício do subosque e floresta madura, baseada em três critérios: biomassa total, estrutura de idade ou tamanho de população arbórea e composição de espécies. A referida autora define como "floresta madura" o estágio mais avançado da regeneração que deve apresentar maior diversidade de arbóreas e epífitas, além de alta heterogeneidade espacial e diversidade funcional, caracterizando uma floresta secundária propriamente dita.

Na Amazônia, áreas em regeneração são conhecidas por "vegetação secundária" (MASSOCA *et al.*, 2012), independentemente de seu estágio sucessional. Esta é "peça-chave" à preservação da biodiversidade, atuando como fonte essencial de recursos para a regeneração natural em áreas perturbadas (LAMB *et al.*, 1997), servindo como corredor ecológico entre áreas remanescentes e fragmentos florestais, assegurando a conservação dos habitats, bem como da flora e fauna local, são também potenciais fontes de recursos para o bem-estar humano (MESQUITA *et al.*, 2001; CHADZON *et al.*, 2009). Devido sua crescente importância, elas têm sido foco de diversos estudos na América tropical (CHOKKALINGAM;JONG, 2001; ZANINI *et al.*, 2014), pois são locais primordiais para investigar a dinâmica sucessional em comunidades (LUGO, 1992), de modo a utilizar esses dados para soluções dos problemas ambientais, principalmente na região amazônica.

1.1.4. A agricultura de corte e queima e a formação da floresta secundária

A agricultura de corte e queima também chamada de agricultura itinerante é uma prática milenar (PEDROSO JÚNIOR *et al.*, 2008), apontada como um dos vetores de mudanças da cobertura da terra, responsável por 48% dos casos de desmatamento nos trópicos e cerca de 30-35% na Amazônia, estando envolvida na consequente formação de florestas secundárias na região tropical (SERRÃO *et al.*, 1996; METZGER, 2002; BREUGEL, 2007). Segundo estimativas, cerca de 37 a 300 milhões de pessoas estão envolvidas com esta atividade (SANCHEZ *et al.*, 2005), sendo a agricultura de corte e queima um dos principais meios de subsistência e economia da população rural e ribeirinha (RODRIGUES *et al.*, 2007).

O sistema é cíclico, baseado no corte raso da floresta primária ou vegetação secundária e sua posterior queima, seguido por abandono da terra, após alguns ciclos de plantio. Estes ciclos duram em média de dois a quatro anos (NEVES *et al.*, 2012), a medida que o solo vai perdendo sua fertilidade há queda na produção agrícola, a terra é então "abandonada" para um descanso chamado de "pousio", cujo a finalidade é reestabelecer a fertilidade do solo para eventual cultivo (DAVIDSON *et al.*, 2008). O pousio tem duração variável, porém, o tempo ideal para a recuperação do solo e suas principais funções ecossistêmicas seria em torno de dez a vinte e cinco anos (NEVES *et al.*, 2012).

Tem-se observado que as populações tradicionais têm adotado uma drástica redução no tempo de pousio em consequência da maximização agrícola (COOMES *et al.*, 2000; METZGER, 2002) em resposta ao aumento populacional e ao acirramento na disputa pela posse de terra nos trópicos (METZGER, 2002). A prática de corte e queima é sustentável, quando praticada em condições de baixa densidade populacional, aliado a oferta e abundância de terras que permitiriam conservar um maior tempo de descanso e consequentemente restauração ecológica (PADOCH, 2010; NEVES *et al.*, 2012).

A dinâmica de paisagem em áreas agrícolas pode apresentar diferentes mudanças em resposta ao tempo de pousio, o corte, a queima e o tamanho da área utilizada (METZGER, 2002). Um estudo de caso realizado na Amazônia peruana (COOMES *et al.*, 2000) e no leste de Madagascar (STYGER *et al.*, 2007) demonstraram que a intensificação do uso da terra e o encurtamento do pousio aceleram o desgaste do solo, como resultado há formação de paisagens dominada por vegetações secundárias cada vez mais jovens e com baixo número de espécies, afetando negativamente o processo sucessional.

Em áreas de agricultura itinerante na Zona bragantina paraense já se pode observar a degradação do solo e a diminuição da produtividade, devido a drástica redução e até exclusão do pousio (METZGER, 2002). Este estudo concluiu que a regeneração em áreas de pousio curto são mais lentas, formando o que ele denominou de "mosaico estacionário", representando vegetações secundárias estagnadas com baixa riqueza de espécies.

Desse modo, a intensidade da prática de corte e queima, aliada ao encurtamento do pousio são os principais fatores envolvidos na variação da dinâmica sucessional de um local para outro, mesmo quando as vegetações secundárias estejam próximos e eventualmente tenham a mesma idade de regeneração (COMES *et al.*, 2000).

1.1.5. Samambaias e licófitas: avanços nos estudos sucessionais

Samambaias e licófitas formam o grupo das plantas vasculares sem sementes. A produção de esporos foi a principal característica responsável pelo agrupamento parafilético destes vegetais na divisão Pteridophyta (PRAYER *et al.*, 2001). Elas correspondem a 4% da diversidade de plantas vasculares (SHARPE *et al.*, 2010), representadas por cerca de 13.000 espécies distribuídas mundialmente (MORAN, 2008). Na Amazônia brasileira são registradas 547 espécies, das quais 255 têm ocorrência no Estado do Pará (PRADO; SYLVESTRE, 2015).

Quando ouvimos falar em samambaias e licófitas, logo imaginamos plantas extremamente sensíveis, confinadas a locais úmidos e sombreados da floresta (WALKER;SHARPE, 2010). É plausível pensar dessa forma quando grande parte das espécies são bastante intolerantes as modificações ambientais (TRYON; TRYON, 1982). No entanto, estas plantas estão amplamente distribuídas entre os biomas, tendo maior riqueza nos ecossistemas tropicais (MORAN; SMITH, 2001). A explicação para a irradiação de suas espécies está em sua história evolutiva, no surgimento de diversas adaptações morfológicas e fisiológicas que lhes garantiu a conquista dos mais variados tipos de ambientes, substratos e formas de vida (SHARPE *et al.*, 2010).

A colonização de uma gama ambiental é atribuída em grande parte ao modo eficiente de dispersão dos esporos pelo vento. Estes são produzidos em grande quantidade e podem ficar armazenados no solo, constituindo o "banco de esporos" que tem função semelhante ao das espermatófitas, germinando em condições adequadas fornecidas pelo substrato (ESTEVES, 2013). Pteridófitas adaptadas a ambientes perturbados apresentam plasticidade fenotípica, crescimento rápido e alto investimento na reprodução, sendo importantes elementos de comunidades instáveis. A alta produção de esporos e a propagação de rizomas podem aumentar o período de influência de pteridófitas em locais em regeneração (WALKER; SHARPE, 2010).

Em áreas de corte e queima recentemente abandonadas, pteridófitas são geralmente citadas como pioneiras (CHAZDON, 2008). O restabelecimento destas espécies em locais de queima, se relaciona a presença de rizomas subterrâneos que as protegem dos efeitos do fogo, rebrotas, tolerância a altos níveis de pH pós-incêndio ou pela dispersão de esporos (WALKER; SHARPE, 2010). Segundo Styger *et al.* (2007), após o terceiro e quarto ciclo de plantio em áreas agrícolas, samambaias e gramíneas entram no sistema em condições de baixa

abundância de indivíduos, no entanto, podem torna-se rapidamente dominantes em resposta a intensidade da queima, uso do solo e qualidade do banco de sementes. Uma samambaia bastante estudada em áreas agrícolas é *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon, uma espécie invasora, amplamente distribuída e de difícil erradicação que afeta negativamente a regeneração, devido sua ação alelopática e biomassa insignificante para restabelecimento do solo (SCHNEIDER; GEOGHEGAN, 2006).

Samambaias e licófitas são fortemente competitivas por luz e nutrientes durante a fase de estabelecimento e conduzem mudanças sucessionais importantes (PAGE, 2002). Estas condições ambientais influenciam as variações na composição de espécies de uma comunidade para outra (WALKER; SHARPE, 2010). A luz é um fator limitante para plantas típicas do subosque que geralmente não toleram altos índices de luminosidade (ZUQUIM *et al.*, 2007), as samambaias e licófitas, por exemplo, apresentam capacidade fotossintética em baixas condições de incidência luminosa (PAGE, 2002). Um estudo de caso realizado na Amazônia Central registrou uma relação negativa entre a abertura de dossel e a riqueza e abundância de espécies de pteridófitas (ZUQUIM *et al.*, 2007).

Tem sido relatado aumento na riqueza de espécies epífitas (pteridófitas e bromélias), concomitantemente a diminuição das terrestres ao longo do tempo, bem como diminuição de riqueza entre a floresta primária e vegetação secundária (KESSLER, 1999; KESSLER, 2001). Samambaias e licófitas estão representadas em todas as fases sucessionais, devido a dinâmica substituição de espécies ao longo do tempo e espaço (WALKER; SHARPE, 2010).

Os estudos sucessionais após a derrubada da floresta primária têm avançado cientificamente nas regiões tropicais, principalmente naqueles locais onde houve corte e queima e posterior abandono da terra (BROW; LUGO, 1990; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Estes apontam uma sequência de eventos de mudanças florísticas, estruturais e energéticas nas comunidades em regeneração, geralmente havendo diminuição na abundância de indivíduos, rápida recuperação da riqueza e diversidade de espécies, diretamente associadas à fertilidade do solo, qualidade do banco de sementes, histórico de uso da terra e a presença de remanescentes florestais próximos (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2003; CHAZDON *et al.*, 2007).

Na Amazônia brasileira, pesquisas de sucessão em vegetações secundárias apontam o estabelecimento de espécies herbáceas e arbustos de vida curta no início da sucessão que são substituídos com o avanço da regeneração por espécies tardias (UHL *et al.*, 1987; SALOMÃO, 1994; TUCKER *et al.*, 1998; STEININGER, 2000; COELHO *et al.*, 2003; ARAUJO *et al.*,

2005; RODRIGUES *et al.*, 2007; MASSOCA *et al.*, 2012). Segundo Araujo *et al.* (2005) as primeiras fases sucessionais na Amazônia são marcadas por um agressivo crescimento da floresta, devido a elevada disponibilidade de luz que favorece a germinação e o crescimento de espécies pioneiras durante os primeiros anos. Estes fatores estão relacionados ao domínio das herbáceas, como gramíneas e algumas espécies de samambaias e licófitas tolerantes a dessecação no início da sucessão secundária (CHAZDON, 2008).

Estes estudos, geralmente excluem as samambaias e licófitas da amostragem na América tropical (CHAZDON *et al.*, 2009). Apesar disso, estudos taxonômicos e florísticos em áreas de floresta ombrófila densa e fragmentos urbanos no Pará trazem algumas informações de ocorrência de espécies encontradas em ambientes alterados, como as vegetações secundárias (COSTA *et al.*, 2006; COSTA; PIETROBOM, 2007; MACIEL *et al.*, 2007; COSTA; PIETROBOM, 2010; FERNANDES *et al.*, 2012; TRAVASSOS *et al.*, 2014).

1.1.6. Sobre solos: propriedades físicas e químicas

A grande biodiversidade da Floresta tropical indica distintas condições edáficas em um ambiente capaz de suportar um maior número de espécies, bem como sua coexistência (TUOMISTO; POULSEN, 1996; TUOMISTO *et al.*, 2014). Na década de 80 já se propunha para a Amazônia um aumento significativo na biodiversidade de acordo com um mosaico edáfico (GENTRY, 1988). Estudos atuais demonstram que independentemente da escala espacial, a distribuição de espécies nos trópicos, geralmente relacionada-se à topografia, textura, drenagem e fertilidade do solo como já havia sido predito (ZUQUIM *et al.*, 2007).

Samambaias e licófitas são capazes de colonizar os mais diversos ambientes, devido sua grande capacidade de dispersão de esporos pelo vento (ESTEVES, 2013). Seus padrões de distribuição refletem muito mais a casualidade de encontrar um substrato favorável para germinação do que as limitações de dispersão (TUOMISTO; POULSEN, 1996; ESTEVES, 2013). Neste sentido, é inegável que o solo seja uma das principais variáveis ambientais responsável pela variação no padrão de riqueza em diferentes sítios. Desse modo, acredita-se que a especialização edáfica contribuiu significativamente para a especiação de samambaias e licófitas da região amazônica (TUOMISTO *et al.*, 1998)

Vários estudos realizados na região tropical, principalmente na Amazônia demonstram que pteridófitas exibem estreita relação com as condições físico-química do solo. O trabalho de Lehtonen *et al.* (2015) na Amazônia ocidental concluiu que o efeito da fertilidade edáfica é

fortemente significativo em relação a estrutura filogenética de pteridófitas tropicais, superando, inclusive, o efeito climático. Segundo os autores, a diversidade filogenética significativa é diretamente proporcional à fertilidade do solo, isso significa que pteridófitas de solos pobres estão menos relacionadas àsquelas de solos ricos, havendo vários gêneros com forte conservadorismo por nicho edáfico, porém muitos táxons apresentam comportamento generalista, distribuindo-se ao longo de um gradiente de nutrientes.

Quando consideramos região amazônica, espera-se uma maior difusão de espécies em ambientes de solos pobres, pois estes são mais antigos e mais difundidos que os férteis (RICHARDSON; WALKER, 2010). Porém, Tuomisto et al. (2014) mostrou claramente que as samambaias são mais representativas em ambientes com maior disponibilidade de recursos, neste caso, maior concentração de cátions no solo e maior umidade climática.

Na Amazônia ocidental, a pesquisa realizada por Tuomisto et al. (1998) descreveu fortes preferências edáficas entre seis espécies de *Adiantum* L., afirmando que as condições de solo rege fortemente a presença, ausência e abundância destas espécies no local de ocorrência. No estudo de Tuomisto e Ruokolainen (1993) foi relatada a ocorrência de 40 espécies, das quais 18 foram restritas a solos argilosos, 11 para solos arenosos e outras 11 ocorreram em ambos os substratos no oeste amazônico. Este estudo demonstrou claramente a existência de dois gradientes edáficos extremos, resultando dois grupos florísticamente distintos em relação a textura edáfica. Os autores deixam claro que há uma variação quanto as preferências edáficas entre samambaias e licófitas de diferentes áreas e regiões.

A restrição por diferentes tipos de solos tornam samambaias e licófitas eficientes indicadoras biológicas de fertilidade edáfica de um determinado local (RICHARDSON; WALKER, 2010). De maneira geral, pteridófitas representam um grupo potencialmente adequado para investigar diferentes condições ecológicas na floresta amazônica (TUOMISTO; RUOKOLAINEN, 1993).

REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, M. M. et al. Padrão e processo sucessionais em florestas secundárias de diferentes idades na Amazônia Oriental. **Ciência Florestal**, v.15, p. 343-357. 2005.
- BREUGEL, M. V. **Dynamics of secondary forests**. 1. ed. Wageningen: C.T. de Wit Graduate School Production Ecology & Resource Conservation, 2007. 239p.
- BROWN, S.; LUGO, A. E. Tropical secondary forests. **Journal of Tropical Ecology**, v.6, p.1-32. 1990.
- CHADZON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v.6, p. 51-71. 2003.
- CHAZDON, R. L. et al. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philosophical Transactions of the Royal Society Biological**, v.362, p. 273 – 289. 2007.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, P. W.; SCHNITZER, S. A. (Org.). **Tropical forest community ecology**. 1. ed. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2008, p.384-408.
- CHAZDON, R. L. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v.23, p. 1406-1417. 2009.
- CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.7, p.195-218. 2012.
- CHOKKALINGAM, U.; JONG, DE WIL. Secondary forest: a working definition and typology. **International Forestry Review**, v.1, p.19-26. 2001.
- CLEMENTS, F. E. **Plant succession an analysis of development of vegetation**. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916. 242p.
- COELHO, R. F. R. et al. Análise florística e estrutural de uma floresta em diferentes estágios sucessionais no município de Castanhal, Pará. **Acta Amazônica**, v.33, p. 563-582. 2003.
- COOMES, O. T.; GRIMARD, F.; BURT, G. J. Tropical forests and shifting cultivation: secondary forest fallow dynamics among traditional farmers of the Peruvian Amazon. **Ecological Economics**, v.32, p. 109-124. 2000.
- COSTA, J. M.; SOUZA, M. G. C.; PIETROBOM, M. R. Levantamento florístico de pteridófitas (Lycophyta e Monilophyta) do Parque Ambiental de Belém (Belém, Pará, Brasil). **Biologia neotropical**, v.3, p. 4-12. 2006.

COSTA, J. M.; PIETROBOM, M. R. Pteridófitas (Lycophyta e Monilophyta) da Ilha de Mosqueiro, município de Belém, estado do Pará, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.2, p.45-55. 2007.

COSTA, J. M.; PIETROBOM, M. R. Samambaias e licófitas do Parque Ecológico do Gunma, município de Santa Bárbara do Pará, estado do Pará, Brasil. **Rodriguésia**, v.61, p. 223-232. 2010.

COWLES, H. C The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. **Botanical Gazzette**, v.27, p. 95-117. 1899.

DAVIDSON, E. A. et al. An integrated greenhouse gas assessment of an alternative to slash-and-burn agriculture in eastern Amazonia. **Global Change Biology**, v.14, p. 998-1007. 2008.

ESTEVES, L. M. Banco de esporos de samambaias e licófitas: uma revisão. **Anuário do Instituto de Geociências**, v.36, p. 72-79. 2013.

FERNANDES, R. S; MACIEL, S.; PIETROBOM, M. R. Licófitas e monilófitas das Unidades de Conservação da Usina Hidroelétrica - UHE de Tucuruí, Pará, Brasil. **Hoehnea**, v.39, p. 247-285. 2012.

GENTRY, A. H. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 75, p. 1-34. 1988. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/2399464>>. Acesso: 10 jun. 2015, 11:51:10.

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

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

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

HOUGHTON, R. A. et al. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. **Nature**, v.403, p. 301-304. 2000.

KESSLER, M. Plant species richness and endemism during natural landslide succession in a perhumid montane forest in the Bolivian Andes. **Ecotropica**, v.5, p. 36-123. 1999.

KESSLER, M. Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. **Biodiversity and Conservation**, v.10, p.1473-95. 2001.

LAMB et al. Rejoining habitat remnants: restoring degraded rainforest lands. In: LAURENCE, W. F.; BIERREGAARD JR., R. O. (Eds.). **Tropical forest remnants**. Chicago: University of Chigaco Press, 1997. p. 366-385.

- LEHTONEN, S. et al. Phylogenetic relatedness within Neotropical fern communities increases with soil fertility. **Global Ecology and Biogeography**, p. 1-11. 2015.
- LUGO, A. E. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. **Ecological Monographs**, v.62, p. 1-41. 1992.
- MACIEL, S.; SOUZA, M. G. C.; PIETROBOM, M. R. Licófitas e monilófitas do Bosque Rodrigues Alves Jardim Botânico da Amazônia, município de Belém, estado do Pará, Brasil. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.2, p. 69-83. 2007.
- MASSOCA, P. E. S. et al. Dinâmica e trajetórias da sucessão secundária na Amazônia central. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.7, p. 235-250. 2012.
- MATTHES, L. A. F.; MARTINS, F. R. Conceitos em sucessão ecológica. **Sociedade Brasileira de Floricultura e Plantas Ornamentais**, Campinas, v. 2, p. 19-32. 1996.
- MESQUITA et al. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. **The Journal of Ecology**, v. 89, p. 528-537. 2001.
- METZGER, J. P. Landscape dynamics and equilibrium in areas of slash-and-burn agriculture with short and long fallow period (Bragantina region, NE Brazilian Amazon). **Landscape Ecology**, v.17, p. 419-431, 2002.
- MORAN, R. C. Diversity, Biogeography and floristics. In: RANKER, T. A.; HAUFLER, C.H. (Eds.). **Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes**. Cambridge University Press. Cambridge, 2008. p.417-461.
- MORAN, R. C.; SMITH, A. R. Phytogeographic relationships between neotropical and African-Madagascan pteridophytes. **Brittonia**, v.53, p. 304-351. 2001.
- NEVES, W. A.; ADAMS, C.; MURRIETA, R. S. S. Coivara: cultivo itinerante na floresta tropical. **Ciência Hoje**, v.50, p. 38-42. 2012.
- PADOCH, C. Saving slash-and-burn to save biodiversity. **Biotropica**, v.42, p. 550-552. 2010.
- PAGE, C. N. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v.119, p. 1-33. 2002.
- PEDROSO JÚNIOR, N. N. P.; RUI, S. S.; MURRIETA, C. A. A agricultura de corte e queima: um sistema em transformação. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.3, p.153-174. 2008.
- PICKETT, S. T. A. Space-for-Time Substitution as an alternative to long-term studies. In: LIKENS, G. E. (Ed.). **Long-term Studies in Ecology**. New York: Springer-Verlag, 1989. p. 110-135.
- PICKETT, S. T. A. et al. Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. **Applied Vegetation Science**, v.12, p. 9-21. 2008.

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

PRADO, J.; SYLVESTRE, L. Samambaias e Licófitas. In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB128483>>. Acesso em: 26 nov. 2015, 15:35:20.

PRYER, K. M. et al. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. **Nature**, v.409, p. 618-622. 2001.

REES, M. et al. Long-term studies of vegetation dynamics. **Science**, v.293, p. 650-655. 2001.

RICHARDSON, S.; WALKER, L. Nutrient ecology of ferns. In: MEHLTRETER, K.; K.; WALKER, L. R.; SHARPE, J. M (Eds). **Fern Ecology**. New York: Cambridge University press, 2010. p. 111-133.

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

SALOMÃO, R. P. **Estimativas de biomassa e avaliação de estoque de carbono da vegetação de florestas primárias e secundárias de diversas idades (vegetações secundárias) na Amazônia oriental, município de Peixe-boi, Pará**. 1994. 52 f. Dissertação (Mestrado em Ciências biológicas) - Universidade Federal do Pará, Belém, 1994.

SANCHEZ, P. et al. Alternatives to slash and burn: challenge and approaches of an international consortium. In: PALM, C.; VOSTI, S.; SANCHEZ, P. ERICKSEN, P. (Eds). **Slash-and-Burn Agriculture**. New York. Columbia University Press, 2005. p. 3-37.

SCHNEIDER, L.; GEOGHEGAN, J. Land abandonment in an agricultural frontier after a plant invasion: the case of bracken fern in Southern Yucatán, Mexico. **Agricultural and Resource Economics Review**, v.35, p. 167-177. 2006.

SERRÃO, E. A. S., NEPSTAD, D.; WALKER, R. Upland agricultural and forestry development in the Amazon: sustainability, criticality and resilience. **Ecological Economics**, v.18, p. 3-13. 1996.

SHARPE, J. M.; MEHLTRETER, K.; WALKER, L. R. Ecological importance of ferns. In: MEHLTRETER, K.; K.; WALKER, L. R.; SHARPE, J. M. (Eds). **Fern Ecology**. New York: Cambridge University press, 2010. p. 1-17.

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

STYGER, E. et al. Influence of slash-and-burn farming practices on fallow succession and land degradation in the rainforest region of Madagascar. **Science Direct, Agricultura, Ecosystems and Environment**, v.119, p. 257-269. 2007.

- TANSLEY, A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. **Ecology**, v.16, p. 284-307. 1935.
- TRAVASSOS, C. C; JARDIM, M. A.; MACIEL, S. Florística e ecologia de samambaias e licófitas como indicadores de conservação ambiental. **Biota Amazônia**, v.4, p. 40-44. 2014.
- TRYON, R. M.; TRYON, A. F. **Ferns and allied plantas**: com special reference to Tropical America. New York: Springer-Verlag, 1982. 857p.
- TUCKER, J. M. et al. Rates of forest regrowth in eastern Amazonia: a comparison of Altamira and Bragançola Regions, Pará State, Brazil. **Interciencia**, v.23, p. 1–10. 1998.
- TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. **Journal of Vegetation Science**, v.4, p. 25-34. 1993
- TUOMISTO, H; POULSEN, A. D. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forest. **Journal of Biogeography**, v.23, p. 283-293. 1996.
- TUOMISTO, H; POULSEN, A. D.; MORAN, R. C. Edaphic distribution of some species of the fern genus *Adiantum* in western Amazonia. **Biotropica**, v.30, p.392-399. 1998.
- TUOMISTO, H; ZUQUIM, G.; CÁRDENAS, G. Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. **Ecography**, v. 37, p. 1034-1046. 2014.
- UHL, C. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. **Journal of Ecology**, v.75, p. 377-407.1987.
- WALKER, L. R. et al. The use chronosequences in studies of ecological succession and soil development. **Journal of Ecology**, v.98, p. 725-736. 2010.
- WALKER, L. R; SHARPE, J. M. Fern, disturbance and succession. In: In: MEHLTRETER, K.; K.; WALKER, L. R.; SHARPE, J. M. (Eds). **Fern Ecology**. New York: Cambridge University press, 2010. p. 117-208.
- WILDI, O. Modelling succession from pasture to forest in time and space. **Community Ecology**, v.3, p. 181-189. 2002.
- ZANINI, K. J. et al. Atlantic rain forest recovery: successional drives of floristic and structural patterns of secondary forest in Southern Brazil. **Journal of Vegetation Science**, v.25, p. 1-13. 2014.
- ZUQUIM, G. et al. Fatores que determinam a distribuição de espécies de pteridófitas da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Biociências**, v.5, p. 360-362. 2007.

2. ESTRUTURA E FLORÍSTICA DE SAMAMBAIAS E LICÓFITAS EM UMA CRONOSSEQUÊNCIA DE VEGETAÇÃO SECUNDÁRIA E NA FLORESTA PRIMÁRIA NA AMAZÔNIA ORIENTAL

2.1. Introdução

A remoção das florestas primárias, devido a intensificação do uso da terra tem gerado uma rápida mudança de paisagem nas florestas tropicais (BREUGEL, 2007). A regeneração natural em áreas desmatadas dão origem às vegetações secundárias por um processo chamado sucessão ecológica (GARDNER *et al.*, 2009) que é uma sequência de eventos de mudanças na estrutura e composição de espécies ao longo do tempo e espaço. As vegetações secundárias se estendem por cerca de 350 milhões de hectares mundialmente, destes, 30% se encontram em território amazônico (HOUGHTON *et al.*, 2000).

Na região amazônica, a prática da agricultura de corte e queima é muito comum entre as populações rurais e ribeirinhas que a tem como principal atividade de subsistência (RODRIGUES *et al.*, 2007). Corte e queima é um sistema agrícola cíclico, baseado no corte raso da floresta primária ou vegetação secundária, seguido por abandono da terra após alguns ciclos de plantio. Este sistema é responsável por cerca de 30-35% dos casos de desmatamento na Amazônia, uma das consequências é a formação das vegetações secundárias (SERRÃO *et al.*, 1996).

Estas se formam por um processo de regeneração natural, após um significativo distúrbio natural ou antrópico e que exibe uma grande diferença na estrutura e composição de espécies quando comparada a floresta primária (CHOKKALINGAM; JONG, 2001). As vegetações secundárias oferecem uma gama recursos de interesse humano, utilizadas na exploração de espécies de valor alimentício, medicinal e madeireiro (CHAZDON, 2008; PADOCH, 2010), bem como desempenha papel essencial à preservação da biodiversidade, conservação dos habitats, da flora e fauna local (MESQUITA *et al.*, 2001; CHADZON *et al.*, 2009; CHAZDON, 2012). Diversos estudos ecológicos têm sido realizados com ênfase às vegetações secundárias (CHOKKALINGAM & JONG, 2001; ZANINI *et al.*, 2014), pois são locais essenciais para investigar a dinâmica sucessional em comunidades em regeneração (LUGO, 1992).

A sucessão em áreas de corte e queima é bem documentada na região tropical (BROW; LUGO, 1990; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Estes estudos foram

embasados em sua maioria por cronossequência, método que substitui o tempo pelo espaço e estudos a longo prazo, em menor proporção (GÓMEZ-POMPA; WIECHERS, 1979). No entanto, grande parte destes trabalhos contemplaram apenas o estrato arbóreo, excluindo as espécies do subosque que têm importante papel na regeneração natural, limitando a compreensão do processo sucessional em comunidade vegetais tropicais em sua totalidade (CHADZON *et al.*, 2009).

Dentre os estados que compõe a Amazônia Legal, o Pará foi responsável pelo desmatamento de cerca de 1881 km² no ano de 2015, colocando o Estado na primeira posição entre os estados que mais contribui com desmatamento na região norte do Brasil (INPE, 2015). Apesar disso, 58% do território paraense, cerca de 72.288.206 hectares é composto por áreas protegidas, abrangendo Unidades de Conservação (UCs) federais, estaduais, municipais, Terras indígenas e Quilombolas (SEMAS, 2016). Entre estas, a Floresta Nacional de Caxiuanã (FLONA de Caxiuanã) faz parte de uma importante zona florestal de uso sustentável com elevado potencial biológico e econômico na região (LISBOA *et al.*, 1997). Porém, nos últimos anos, as atividades humanas, principalmente o intenso extrativismo, marcado pela agricultura tradicional têm causado alterações em diferentes graus em seus ambientes florestais (LISBOA *et al.*, 1997; CARREIRA *et al.*, 2009). Fato observado pela presença de extensas áreas de vegetações secundárias em diferentes estágios de regeneração, originadas em sua maioria pela prática de corte e queima.

As samambaias e licófitas representam o grupo parafilético "Pteridophyta" e formam um dinâmico e importante grupo biológico no subosque, porém pouco estudadas a nível ecológico, principalmente na região amazônica (SCHMITT; WINDISH, 2005). Pteridófitas, em geral, são bastante sensíveis às modificações de seu habitat, tendo preferência por locais úmidos e sombreados da floresta (TRYON; TRYON, 1982). Apesar disso, são bem representadas em locais perturbados em diferentes graus, expostos a insolação direta, tais como, as vegetações secundárias. Portanto, estas plantas são potenciais bioindicadoras ambientais, envolvidas no processo sucessional (SHARPE *et al.*, 2010), embora sejam continuamente negligenciadas em trabalhos sobre sucessão.

Neste contexto, este estudo teve como objetivo: comparar a estrutura e florística da comunidade de samambaias em cronossequência de vegetações secundárias e a floresta primária divididas em classes de idade, levantando-se as seguintes questões: 1) Há diferença na abundância de indivíduos, riqueza e composição de espécies entre as classes de idade?; 2) Há diferença na abertura de dossel e as características físico-químicas do solo entre as classes

de idade? 3) Há diferença na abundância de indivíduos, riqueza e composição de espécies entre as variáveis ambientais?

2.2. Material e Métodos

2.2.1. Área de estudo

Situa-se na Floresta Nacional de Caxiuanã (FLONA de Caxiuanã), uma Unidade de Conservação (UC) de uso sustentável, criada pelo decreto-lei nº. 194, de 22 de novembro de 1961. Está localizada no estado do Pará, ocupando cerca de 330 mil hectares (Figura 1-A-B), entre os municípios de Portel e Melgaço (01°42'30"S; 51°31'45"W). Dentro da FLONA de Caxiuanã, encontra-se a Estação Científica Ferreira Penna (ECFPn), uma unidade de pesquisa do Museu Paraense Emílio Goeldi e um dos cinco sítios de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) da Amazônia, cujo objetivo principal é apoiar programas de pesquisa de monitoramento do meio físico e biótico em longo prazo (Figura 1-B) (SOARES; LISBOA, 2009).

Na ECFPn, a cobertura vegetal predominante é a floresta ombrófila densa de terra baixa (terra firme), com dossel variando entre 30 e 40 m de altura e em menor proporção, outros tipos de vegetações, tais como, as florestas inundáveis (igapós e várzeas), campos, matupa e vegetações secundárias em diferentes idades (FERREIRA *et al.*, 2011) (Figura 1-C).

O clima da região é do tipo Am tropical quente e úmido com subtipo climático caracterizado por curta estação seca entre agosto e novembro e estação chuvosa entre dezembro a junho que corresponde a 75% da precipitação anual (COSTA *et al.*, 2009). Segundo COSTA *et al.* (2013) há uma elevada taxa de temperatura e umidade relativa do ar durante todo o ano, mas a radiação solar e a pluviosidade apresentam grande variabilidade anual estando diretamente relacionadas a sazonalidade da região.

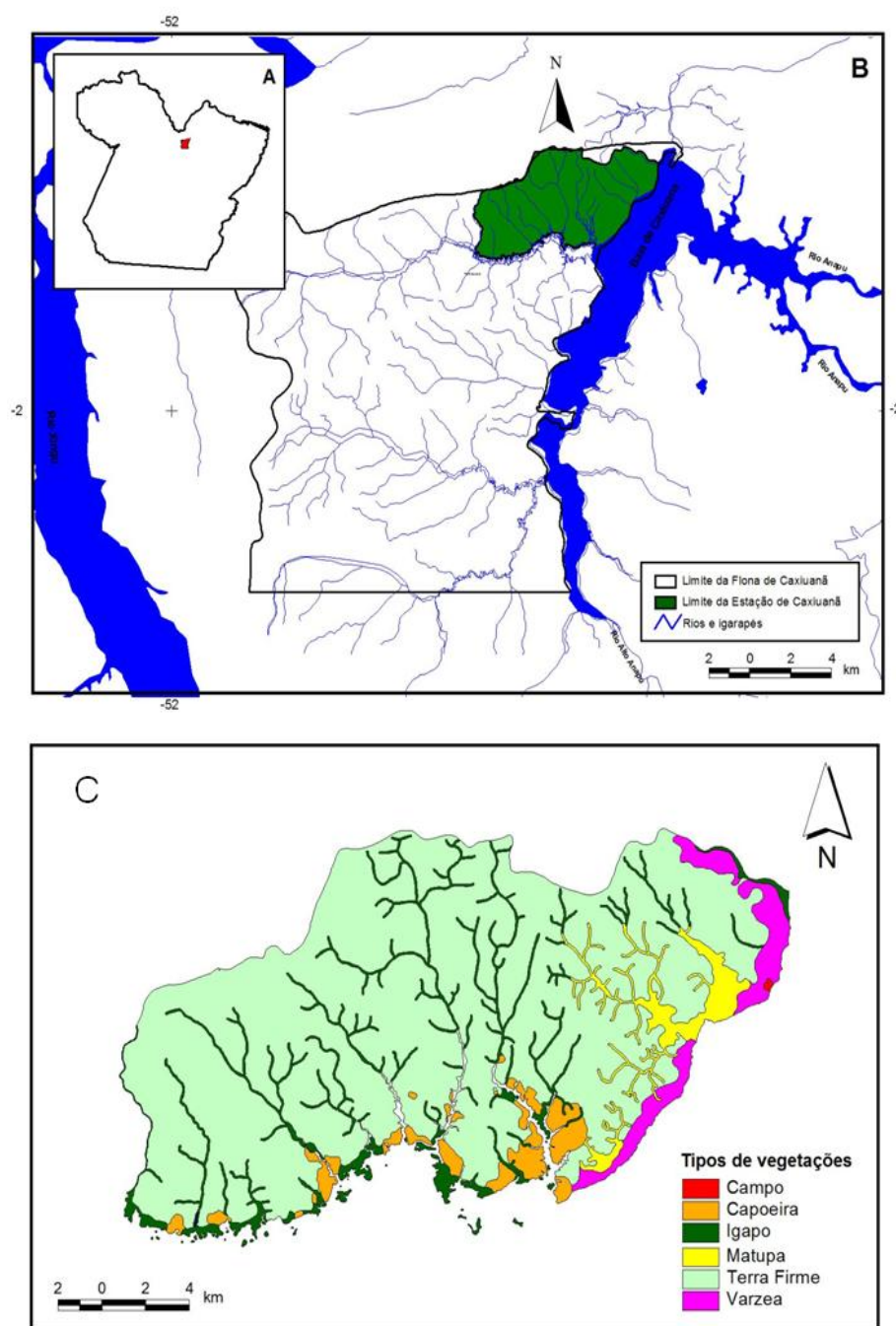


Figura 1 - Localização da Floresta Nacional de Caxiuanã no estado do Pará (A); posição da Estação Científica Ferreira Penna em relação à Floresta Nacional de Caxiuanã (B) e os principais tipos de vegetações da Estação Científica Ferreira Penna (C). **Fonte:** Ferreira et al (2012), adaptado de Almeida e Thales (2003).

A região de Caxiuanã apresenta topografia relativamente plana com solos naturalmente ácidos e pobres em nutrientes, bastante vulneráveis a erosão laminar (RUIVO *et al.*, 2000). Alguns estudos pontuais registraram a ocorrência de dez padrões pedogeomórficos com seis grandes classes de solo: latossolo amarelo, argiloso amarelo, plintossolo, alissolo crômico, gleissolo háplico e neossolo flúvico, além da Terra preta arqueológica. Quanto à

textura varia entre arenoso e argiloso e pode ser bem a moderadamente drenado (RUIVO *et al.*, 2000; COSTA *et al.*, 2009).

A paisagem amazônica se caracteriza como um mosaico florestal, originalmente ocupada por florestas primárias, vegetações secundárias e áreas de cultivo agrícola (LAURANCE *et al.*, 2011). Na região de Caxiuanã a prática de corte e queima é a principal atividade de subsistência da população local, sendo uma das responsáveis pela mudança de cobertura vegetal e formação de um mosaico de vegetações, de um lado e em maior proporção, a floresta primária e do outro, vegetações secundárias em diferentes estágios sucessionais.

2.2.2. Coleta de dados

A coleta de dados ocorreu em abril de 2014, durante a estação chuvosa, condição primordial para a reprodução de samambaias e licófitas e que facilita a coleta de amostras férteis, importante para a identificação taxonômica das mesmas (TRYON; TRYON, 1982). Além disso, muitas samambaias degeneram após a reprodução e desaparecem temporariamente no período mais seco, deixando seus esporos que podem germinar quando as condições ambientais se tornam favoráveis (MEDEIROS *et al.*, 2013).

Nesse estudo foram amostradas 40 pontos, pertencentes ao PELD-Caxiuanã, totalizando 10.600 km², 37 em áreas de vegetações secundárias variando de 1 a 45 anos e 3 em florestas primárias, definidas aqui como áreas controle (Tabela 1). Em cada ponto foi estabelecida uma parcela de 20 x 20 metros.

Tabela 1 - Classes de idade, idades desde o tempo de abandono em anos e número de parcelas por classe de idade na cronossequência na FLONA de Caxiuanã.

Classe de Idade	Idade (anos)	Número de parcelas por classe
1 (1-10 anos)	1	4
	2	2
	3	2
	4	3
	5	3
	6	3
	8	1
	12	1
	14	1
2 (11-25 anos)	16	2
	20	1
	25	3
	30	3
3 (26-45 anos)	45	8
4 (> 100 anos)	Áreas controle (100 anos)	3

A vegetação observada foi classificada em quatro classes de idade, segundo a proposta de Chazdon (2008), pois facilita a realização de estudos comparativos e a observação dos processos ecológicos, envolvidos durante as transições, quanto à estrutura, composição e propriedades ecossistêmicas da floresta, classe 1 (vegetações secundárias de 1-10 anos de idade); classe 2 (11-25 anos); classe 3 (26-45 anos) e classe 4 (áreas controle > 100 anos) (Tab. 1). Ou seja, 18, 8, 11 e 3 parcelas nas respectivas classes de idades.

A seleção das áreas amostradas foi feita com base em informações recolhidas em entrevistas com a comunidade local, da qual foi extraída informações sobre o histórico de uso da terra e o tempo decorrido desde o abandono. Desse modo, a estimativa de idade das vegetações secundárias foi baseada no tempo pós-abandono, enquanto que para a floresta primária foi atribuído um valor arbitrário de 100 anos, idade mínima estimada para o restabelecimento da estrutura de uma floresta que é entre 100 a 200 anos (WIRTH *et al.*, 2009).

Todas as áreas selecionadas encontram-se localizadas em topografia similar em um platô com histórico de uso da terra para agricultura de corte e queima, tendo com principais cultivos as espécies *Manihot esculenta* Crantz, *Zea mays* L., *Ananas comosus* (L.) Merrill e *Musa paradisiaca* L. Todas estão localizadas próximas à floresta primária.

Nas parcelas de 20 x 20 metros todos os indivíduos pertencentes à comunidade de samambaias e licófitas foram contados e agrupados em formas de vida e coletados dados das características físico-química do solo e cobertura/abertura de dossel.

Pteridófitas terrestres foram coletadas de maneira usual (WINDISCH, 1992). Epífitas e hemiepífitas foram coletadas em substrato corticícola de espécies arbóreas com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 5 cm até 2 m de altura, seguindo a proposta de Zuquim *et al.* (2007a). As formas de vida foram classificadas de acordo com Lellinger (2002) e Zuquim *et al.* (2008): (1) terrestres: plantas que nascem e passam todo o ciclo de vida em contato com o solo; (2) epífitas: plantas que nunca entram em contato com o solo, germinando nos órgãos vegetativos de outros vegetais e (3) hemiepífitas: plantas que germinam no solo, mas perdem o contato a medida que crescem em outros vegetais, atingindo a fase adulta quando atingem certa altura.

O sistema de classificação adotado para as famílias segue Smith *et al.* (2006; 2008) para as samambaias e Kramer e Green (1990) para as licófitas. As identificações foram realizadas com base à literatura especializada e quando necessário com auxílio de especialista. Os exemplares testemunhos foram depositados no Herbário “João Murça Pires” (MG) do Museu Paraense Emílio Goeldi.

Em cada parcela foram coletadas cinco amostras simples, constituindo uma amostra composta de solo, coletadas da seguinte maneira: com auxílio de trado holandês em uma profundidade entre 0-20 cm foi coletada uma amostra no centro da parcela e quatro nos vértices. As análises químicas e físicas foram feitas no Laboratório de Análise de Solos da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-EMBRAPA, seguindo as recomendações da EMBRAPA (1997). Quanto ao parâmetro químico foi analisada a acidez (pH) e concentração total de bases trocáveis: alumínio (Al), cálcio (Ca), cálcio + magnésio (CaMg), potássio (K), magnésio (Mg) e sódio (Na) e matéria orgânica (MO) e em relação ao parâmetro físico foi analisada a umidade e textura do solo: areia fina (AF); areia grossa (AG); argila dispersa em água (AD); argila total (AT) e silte (S).

Com auxílio de uma câmera foram fotografados cinco pontos de dossel em cada parcela: um no centro e quatro nos vértices. A técnica consiste na captura da imagem, posicionando as lentes da câmera em um ponto fixo do dossel da floresta.

2.2.3. Análise de dados

A abundância de indivíduos e a riqueza de espécies da comunidade de samambaias e licófitas (variáveis dependentes) foram comparadas entre as classes de idade da vegetação secundária e a floresta primária (fatores) usando o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis ao nível de 5% de probabilidade.

Para analisar o comportamento riqueza e abundância de indivíduos em relação às variáveis ambientais, fez-se análise de regressão múltipla para cada local de coleta, considerando riqueza e a abundância de indivíduos como variável dependente e as variáveis ambientais como variáveis independentes.

Para verificar a relação das variáveis independentes (variáveis ambientais e classe de idade) com os dados de composição de espécies, foram feitas Análise Múltipla de Variância (MANOVA) (SIEGEL; CASTELLAN, 1988; ZAR, 2010), seguido de uma análise de ordenação NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling).

A ordenação das parcelas foi baseada na ausência e presença de espécies, bem como a semelhança entre os fatores edáficos em relação às categorias analisadas. A adequabilidade da ordenação para a análise foi avaliada por meio do valor de “stress”, que é um indicativo da qualidade do ajuste (OKSANEN, 2013).

A análise BIOENV (CLARKE; WARWICK, 2001) foi utilizada para identificar quais variáveis ambientais teriam maior influência sobre o padrão da comunidade de samambaias e licófitas. Correlações de Mantel entre matrizes foram usadas para avaliar a interdependência entre a performance das espécies e os diferentes conjuntos de dados ambientais (LEDUC, *et al.*, 1992).

Para o cálculo da cobertura do dossel das parcelas foi utilizado o programa ImageJ, de acordo com os seguintes passos: 1. A proporção de pixels é calculada por imagem, onde a vegetação se ilustra em preto (cobertura de dossel) e o céu (abertura de dossel) em branco; 2. Para cálculo da porcentagem de abertura ou cobertura do dossel aplicou-se uma regra de três simples onde o “Count” (total de pixels) corresponde a 100%; 3. Foi calculado no programa Microsoft Office Excel a média de cobertura ou abertura de dossel total tendo como base o valor da porcentagem de cada uma das imagens obtida na parcela (Fig. 2).

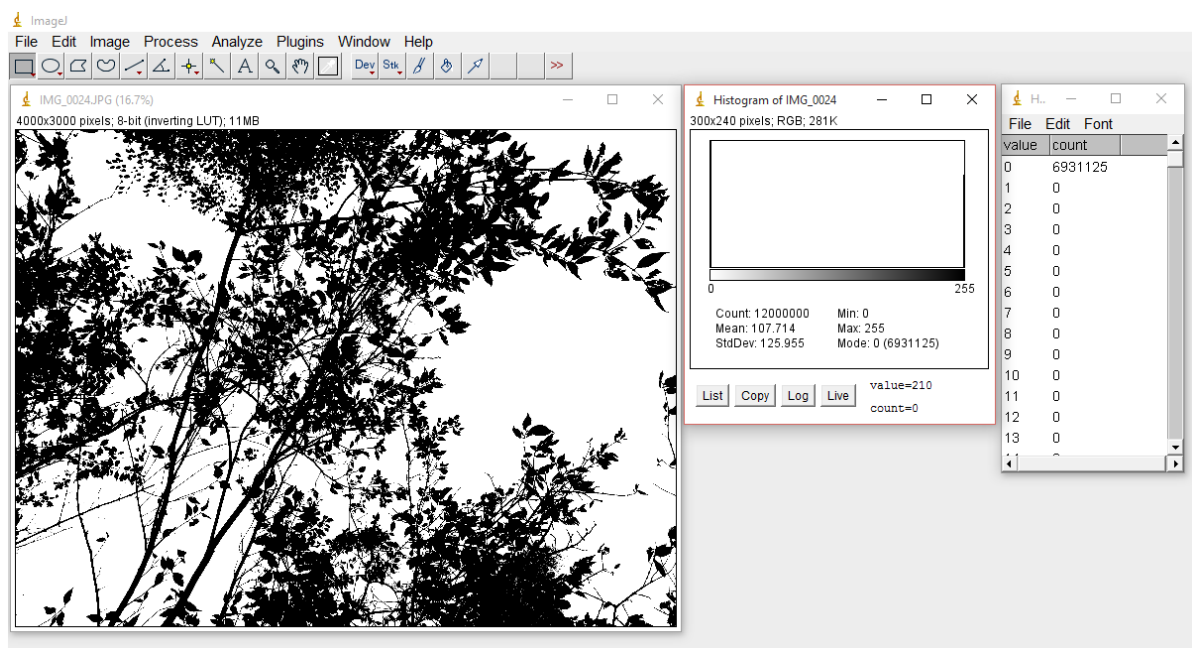


Figura 2 - Ilustração de uma imagem convertida em preto (cobertura de dossel) e branco (abertura de dossel) para contagem de pixels e posterior cálculo de cobertura de dossel no programa ImageJ.

2.3. Resultados

2.3.1. Padrões florísticos

Nas 40 parcelas desse estudo foram amostrados 1.769 indivíduos, pertencentes a 20 espécies 14 gêneros e nove famílias (Tabela 2). As morfoespécies *Microgramma* sp e *Serpocaulon* sp não foram identificados a nível específico, pois os espécimes eram muito jovens.

Pteridaceae foi a família que apresentou maior riqueza com seis espécies, sendo três pertencentes ao gênero mais representativo *Adiantum* L., seguida por Hymenophyllaceae com quatro espécies e Polypodiaceae com três espécies (Tab. 2).

Dentre as 20 espécies encontradas, 12 são epífitas, sete terrestres e *Lomariopsis japurensis* (Mart.) J.Sm. foi a única hemiepífita registrada no estudo (Tab. 2).

Tabela 2 - Espécies, família, forma de vida e abundância de indivíduos absoluta por classe e total de samambaias e licófitas em relação as quatro classes de idade na cronosequência, FLONA de Caxiuanã. (FV= forma de vida; C= classe; EP= epífitas; HE= hemiepífitas; TE= terrestres).

Nome científico	Família	FV	Clas 1	Cas 2	Clas 3	Clas 4	Total
<i>Asplenium serratum</i> L.	Aspleniaceae	EP				1	1
<i>Telmatoblechnum serrulatum</i> (Rich.) Perrie, D. J. Ohlsen & Brownsey	Blechnaceae	EP	1				1
<i>Didymoglossum pinnatinervium</i> (Jenman) Pic. Serm.	Hymenophyllaceae	EP		1	7	27	35
<i>Didymoglossum punctatum</i> (Poir.) Desv.	Hymenophyllaceae	EP		3			3
<i>Trichomanes pinnatum</i> Hedw.	Hymenophyllaceae	TE		11	12	4	27
<i>Trichomanes vittaria</i> DC. ex Poir.	Hymenophyllaceae	TE			58		58
<i>Lindsaea lancea</i> (L.) Bedd. var. <i>lancea</i>	Lindsaeaceae	TE				5	5
<i>Lomariopsis japurensis</i> (Mart.) J. Sm.	Lomariopsidaceae	HE				21	21
<i>Nephrolepis biserrata</i> (Sw.) Schott	Lomariopsidaceae	EP	33				33
<i>Lygodium volubile</i> Sw.	Lygodiaceae	EP	4				4
<i>Microgramma reptans</i> (Cav.) A. R. Sm.	Polypodiaceae	EP			2		2
<i>Microgramma</i> sp	Polypodiaceae	EP		1			1
<i>Serpocaulon</i> sp	Polypodiaceae	EP	3				3
<i>Adiantum cinnamomeum</i> Lessinger & J. Prado	Pteridaceae	TE			4		4
<i>Adiantum glaucescens</i> Klotzsch	Pteridaceae	TE			28		28
<i>Adiantum paraense</i> Hieron.	Pteridaceae	TE			3	1	4
<i>Hecistopteris kaieteurensis</i> Kelloff & G. S. Mckee	Pteridaceae	EP			15		15
<i>Hecistopteris pumila</i> (Spreng.) J. Sm.	Pteridaceae	EP		3	7	61	71
<i>Polytaenium guayanense</i> (Hieron.) Alston	Pteridaceae	EP		35	28	26	89
<i>Selaginella parkeri</i> (Hook. & Grev.) Spring	Selaginellaceae	TE	943	180	241		1364
TOTAL			984	234	405	146	1769

As espécies mais abundantes foram *Selaginella parkeri* (Hook. & Grev.) Spring com 1.364 indivíduos, *Polytaenium guayanense* (Hieron.) Alston com 89 indivíduos, *Hecistopteris pumila* (Spreng.) J. Sm. com 71 indivíduos e *Trichomanes vittaria* DC. ex Poir. com 58 indivíduos (Tab. 2), juntas representam cerca de 90% dos indivíduos amostrados (Fig. 3). Três espécies foram representadas por somente um indivíduo (Tab. 2), sendo que *Asplenium serratum* L. (Aspleniaceae) e *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D. J. Ohlsen & Brownsey (Blechnaceae) são as únicas espécies das duas famílias que apresentaram apenas uma espécie.

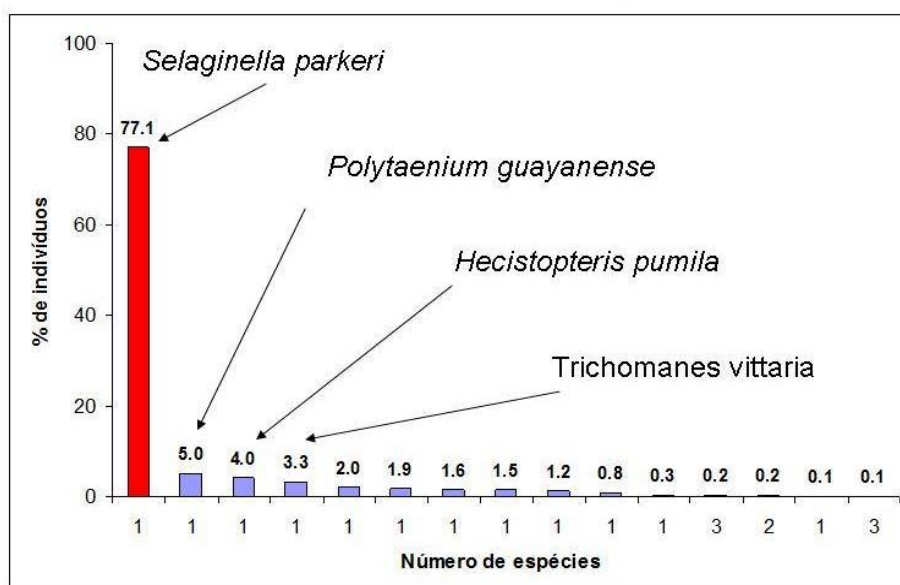


Figura 3 - Espécies de samambaias e licófitas mais abundantes na cronossequência, compreendendo cerca de 90% da amostragem de indivíduos.

Foi observado que há incremento na abundância epífita e hemiepífita entre as classes de idade, as quais apresentaram maior número de indivíduos nas classe 3 e 4, a exceção de *Nephrolepis biserrata* (Sw.), *Serpocaulon* sp e *T. serrulatum* restritas a classe 1.

Observa-se uma diminuição no número de indivíduos de *S. parkeri* com o aumento da idade, a qual não foi registrada na classe 4, apresentando comportamento generalista nas áreas de vegetação secundária. As espécies *Trichomanes pinnatum* Hedw. e *P. guayanense* parecem não apresentar variação de abundância ao longo das classes de idade (Tab. 2).

Uma grande proporção de espécies (75%) foi restrita a uma determinada classe de idade. As vegetações secundárias apresentaram o maior número de espécies exclusivas com 12 espécies, sendo a classe 3 (26 a 45 anos) a mais representativa com cinco espécies restritas e a classe 4 (floresta primária) com apenas três (*Asplenium serratum*, *Lindsaea lancea* (L.) Bedd.

var. *lancea* e *Lomariopsis japurensis*). Dentre as exclusivas, as espécies *Adiantum glaucescens* Klotzsch, *Hecistopteris kaieteurensis* Kelloff & G. S. McKee, *L. japurensis*, *N. biserrata* e *T. vittaria* são abundantes no habitat que ocupam (Tab. 2).

2.3.2 Relação entre a abundância de indivíduos e riqueza de espécies e as classes de idade

Não há variação na abundância de indivíduos em relação às classes de idade ($p=0,823$) (Fig. 4-A.). Contudo, há uma relação significativa da riqueza de espécies em relação a classes de idade na cronossequência ($p=0,005$) (Fig. 4. B). Estes dados indicam que o fator temporal não tem influência sob a abundância de indivíduos, mas tem relação significativa e positiva com a riqueza de espécies na comunidade de samambaias e licófitas desta cronossequência.

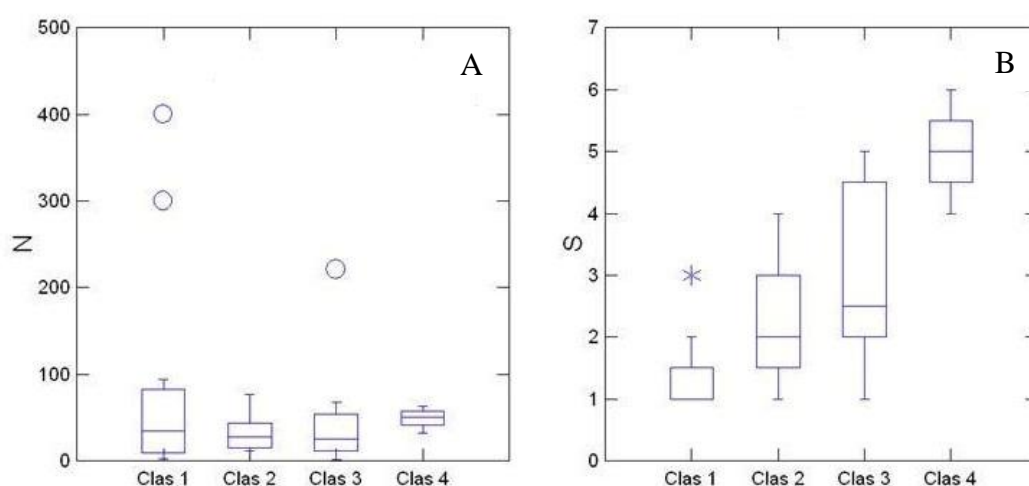


Figura 4 - A. Abundância de indivíduos (N) e riqueza de espécies (S) em relação às classes de idade da cronossequência (Clas 1= 1-10 anos; Clas 2= 11-25 anos; Clas 3= 26-45 anos; Clas 4= floresta primária).

2.3.3. Relação entre a abundância de indivíduos e riqueza de espécies e as variáveis ambientais

A análise no Modelo de regressão múltipla utilizando as variáveis abertura de dossel e umidade do solo demonstrou não haver relação significativa entre estes fatores e a abundância de indivíduos ($r^2= 0.01$ $p= 0.86$), bem como não estão relacionadas a riqueza de espécies ($r^2=0.10$ $p=0.28$).

Em relação às variáveis químicas do solo (Al, Ca, CaMg, K, Mg e Na) não houve relação significativa entre estas e a abundância de indivíduos ($r^2 = 0,04$ $p=0.37$). A riqueza de

espécies também não demonstrou ser influenciada pelas diferenças nas características químicas do solo ($r^2=0.07$ $p=0.31$) na cronosequência estudada.

A análise demonstra também que não há relação significativa da abundância de indivíduos ($r^2=0,04$ $p=0.59$) e da riqueza de espécies ($r^2=0,063$ $p=0.17$) em função da quantidade de matéria orgânica e pH do solo.

Estes dados demonstram que as variações edáficas e de abertura de dossel não têm influência na riqueza de espécies e abundância de indivíduos na comunidade de samambaias e licófitas em regeneração nas áreas de corte e queima na região de Caxiuanã.

2.3.4. Relação entre a composição de espécies e as categorias de idade

Há uma mudança na composição de espécies de samambaias e licófitas em relação às categorias de idade (MANOVA $F= 5.0168$; $p=0,001$) (Tab. 3), havendo separação entre os grupos como pode ser observado na análise de ordenação NMDS (Fig. 5), indicando claro padrão de substituição de espécies associada à classe de idade na cronosequência.

Tabela 3 - Resultado do pós-teste MANOVA. Valor de p indica a significância da similaridade florística em relação as cinco categorias estudadas. *= p com valor significativo.

Categorias	Teste t	p
3, 2	1.5725	0.033*
3, 1	2.6845	0.001*
3, 4	1.5667	0.023*
2, 1	1.5895	0.037*
2, 4	2.3271	0.021*
1, 4	3.6438	0.005*

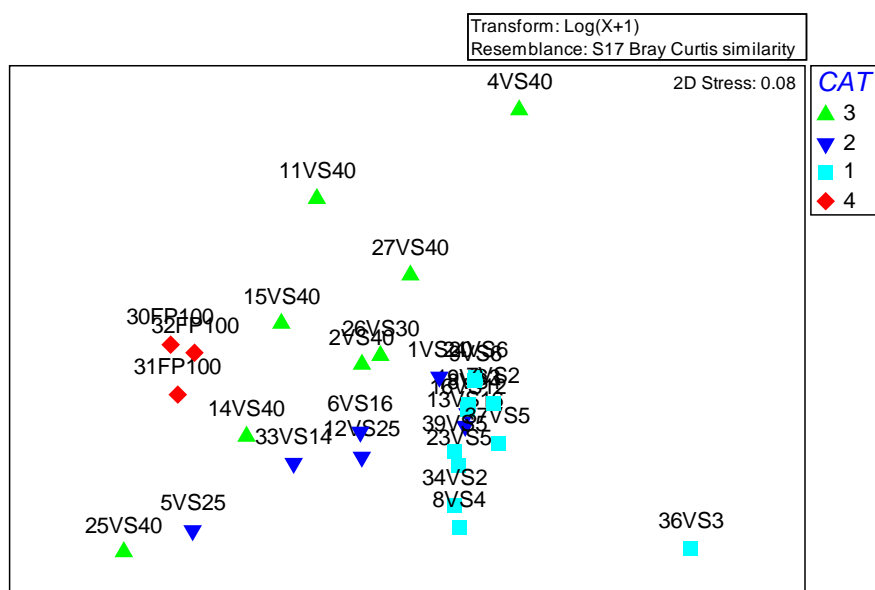


Figura 5 - Análise NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) mostrando a distribuição da composição de espécies em relação às categorias de idade (1 - estágio entre 1 e 10 anos; 2 - entre 11 e 25 anos; 3 - entre 26 e 45 anos e 4 - floresta primária).

2.3.5. Relação entre a propriedade química do solo e as classes de idades

Há uma separação entre as 4 categorias de idade em relação às características químicas do solo (Al, Ca, CaMg, K, Mg e Na) (MANOVA $f = 5.8904$; $p = 0.001$), exceto entre os grupos, 2 e 3, 2 e 4 e 1 e 4 (Tab. 4) como pode ser observado na análise de ordenação (NMDS) (Fig. 6). Estes dados demonstram que o tempo tem relação com a dinâmica de mudanças químicas que ocorrem no solo durante a regeneração.

Tabela 4 - Resultado do pós-teste MANOVA. Valor de p indica a significância da similaridade química do solo em relação as cinco categorias estudadas. * = p com valor significativo.

Categorias	Teste t	P
2, 3	1.1611	0.251
2, 1	2.2789	0.005*
2, 4	2.2789	0.592
3, 1	3.8577	0.001*
3, 4	1.7498	0.018*
1, 4	1.6047	0.064

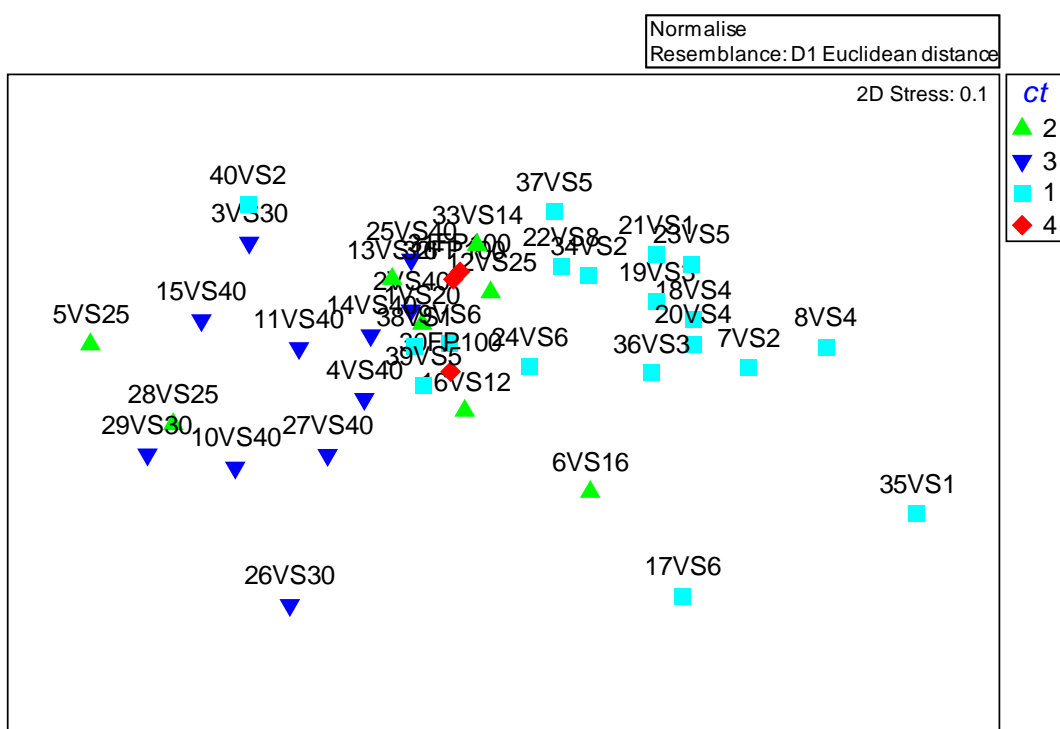


Figura 6 - Análise NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) demonstrando separação entre as variáveis químicas do solo em relação às categorias de idade (1 - estágio entre 1 e 10 anos; 2 - entre 11 e 25 anos; 3 - entre 26 e 45 anos e 4 - floresta primária. Exceto entre 2 e 3, 2 e 4 e 1 e 4.

2.3.6. Relação entre a propriedade física do solo e as classes de idade

Há uma separação entre os grupos em relação as características físicas do solo (areia fina (AF), areia grossa (AG), argila dispersa em água (AD), argila total (AT) e silte (S) (MANOVA $f = 4.0696$; $p = 0.002$), exceto entre os grupos, 2 e 1, 2 e 4, 1 e 4 (Tab. 5) como pode ser observado na análise de ordenação NMDS (Fig. 7). Este resultado demonstra que há alguma correlação entre as mudanças físicas e químicas do solo, as quais podem estar diretamente relacionadas ao percentual de matéria orgânica do solo na cronossequência analisada.

Categorias	Teste t	p
2, 3	1.8827	0.05*
2, 1	1.0001	0.342
2, 4	1.0635	0.315
3, 1	3.1663	0.001*
3, 4	3.1019	0.007*
1, 4	0.97123	0.368

Tabela 5 - Resultado do pós-teste MANOVA. Valor de p indica a significância da similaridade física do solo com as cinco categorias estudadas. *= p com valor significativo.

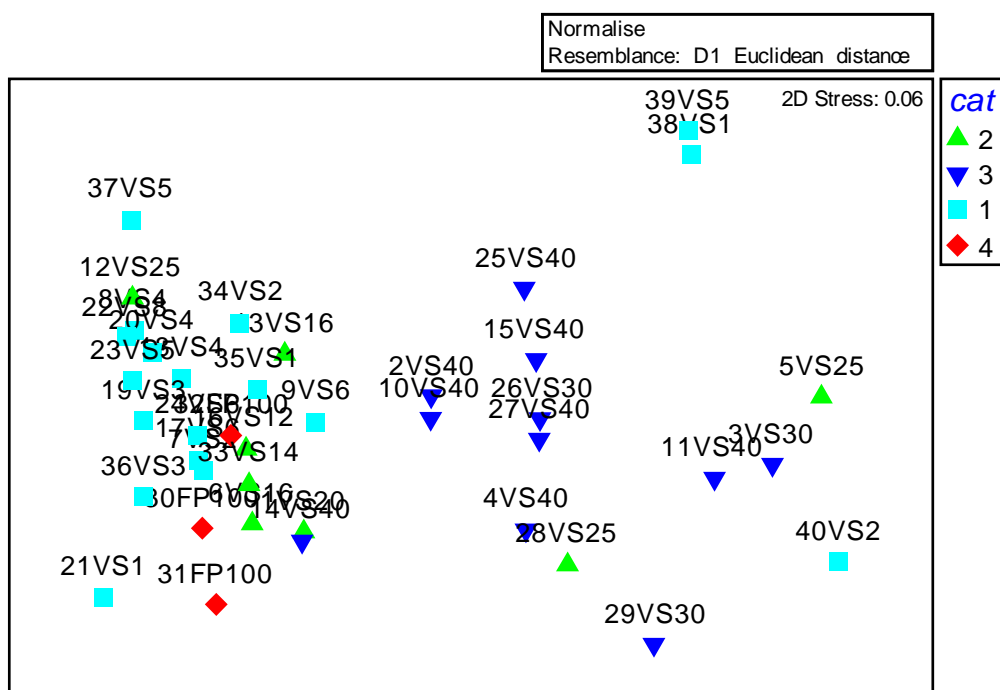


Figura 7 - Análise NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) demonstrando separação entre as características físicas do solo e em relação às categorias de idade (1 - estagio entre 1 e 10 anos; 2 - entre 11 e 25 anos; 3 - entre 26 e 45 anos e 4 - floresta primária. Exceto entre 2 e 1, 2 e 4, 1 e 4.

2.3.7. Relação entre a umidade do solo e as classes de idade

A umidade do solo se modifica entre as quatro categorias de idade na cronossequência (MANOVA $f = 8.1891$; $p = 0.002$), exceto entre os grupos, 2 e 1, 2 e 4 e 1 e 4 (Tab. 6) como pode ser observado no gráfico da NMDS (Fig. 8). Este resultado aponta que há um gradiente de umidade de solo relacionado apenas a classe de idade 3 (26 a 45 anos) da vegetação secundária na cronossequência analisada.

Tabela 6 - Resultado do pós-teste MANOVA. Valor de p indica a significância da similaridade da umidade do solo em relação as cinco categorias estudadas. *= p com valor significativo.

Categorias	Teste t	P
2, 3	2.3022	0.029*
2, 1	1.5731	0.131
2, 4	1.3306	0.125
3, 1	4.8993	0.002*
3, 4	4.7096	0.003*
1, 4	0.39118	0.833

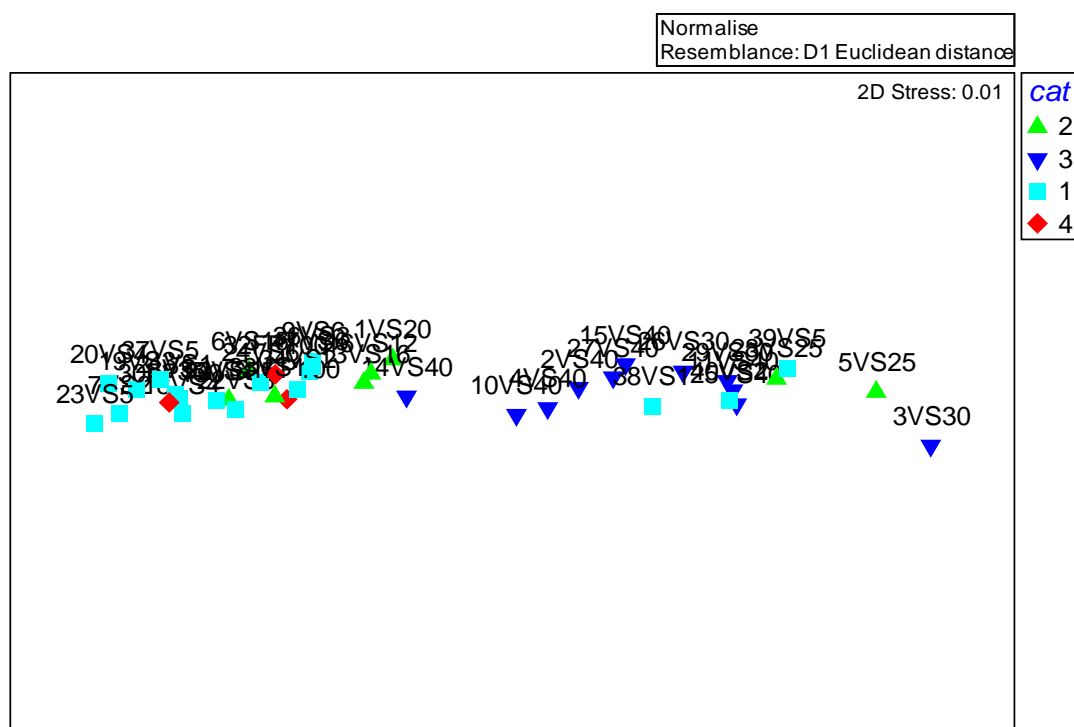


Figura 8 - Análise NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) demonstrando separação entre a umidade do solo e em relação às categorias de idade (1 - estagio entre 1 e 10 anos; 2 - entre 11 e 25 anos; 3 - entre 26 e 45 anos e 4 - floresta primária. Exceto entre 2 e 1, 2 e 4, 1 e 4.

2.3.8. Relação entre a abertura de dossel e as classes de idade

Não houve variação significativa de abertura de dossel entre as quatro categorias de idade analisadas (MANOVA $f = 4.5914$; $p = 0.0015$), exceto entre as categorias 2 e 1 e 3 e 1 (Tab. 7) como pode ser observado gráfico da NMDS (Fig. 8). Estes dados demonstram que a idade da vegetação secundária não é uma fator determinante para o desenvolvimento das samambaias e licófitas.

Tabela 7 - Resultado do pós-teste MANOVA. Valor de p indica a significância da similaridade da abertura de dossel em relação as cinco categorias estudadas. * = p com valor significativo.

Categorias	Teste t	P
2, 3	0.67146	0.688
2, 1	2.7068	0.012*
2, 4	0.46801	0.672
3, 1	2.4849	0.015*
3, 4	0.22181	0.855
1, 4	1.5383	0.143

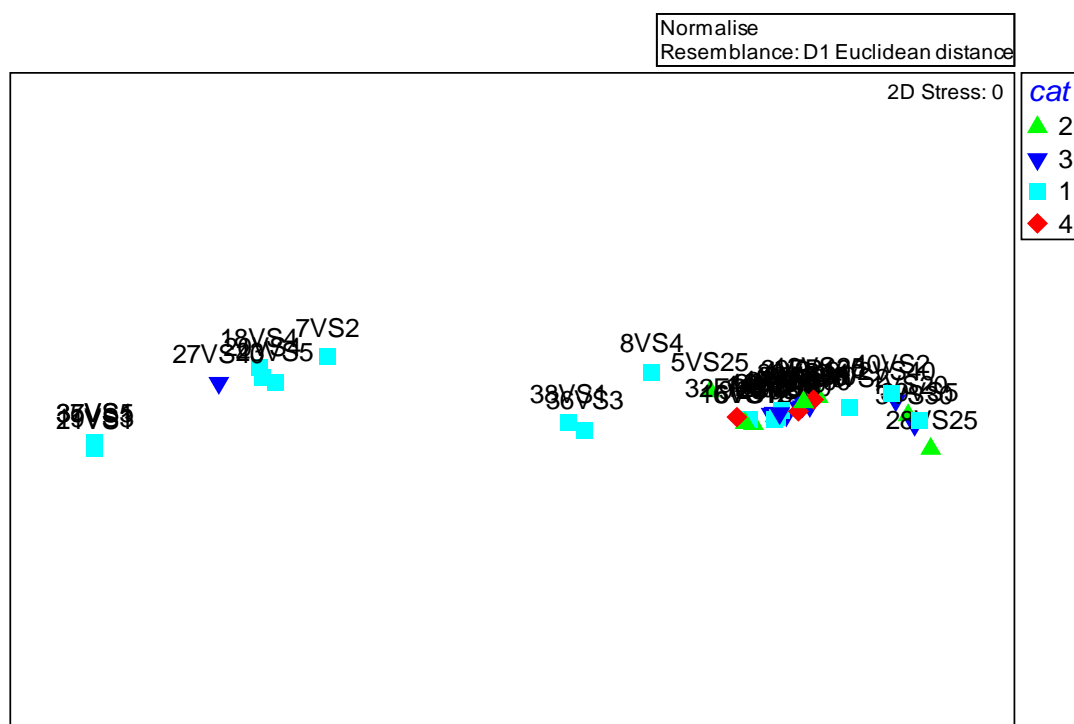


Figura 9 - Análise NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) demonstrando que não há separação entre às categorias de idade em relação à abertura do dossel (1 - estagio entre 1 e 10 anos; 2 - entre 11 e 25 anos; 3 - entre 26 e 45 anos e 4 - floresta primária. Exceto entre 2 e 1 e 3 e 1.

2.3.9. Relação entre a composição de espécies e as variáveis edáficas (Bioenv)

Dentre as variáveis edáficas estudadas às que mais influenciam a comunidade de samambaias e licófitas são a matéria orgânica, o pH do solo, a quantidade de areia fina e silte no solo (Tab. 8). O teste de Mantel mostra a correlação entre cada uma dessas variáveis e a matriz da comunidade analisadas par a par (Fig. 10).

Tabela 8 - Resultados do Teste de Mantel analisados par a par para a matriz da comunidade vegetal (C) e as matrizes de variáveis edáficas (Areia fina=AF; Areia grossa= AG; AD= Argila dispersa em água; AT= Argila total; Al= alumínio; Ca= cálcio; CaMg= cálcio+magnésio; K= potássio; MO= matéria orgânica; Na= sódio; P= fósforo; pH= potencial hidrogeniônico; S= silte). *- Correlação significativa.

Correlações edáficas	Valor da correlação
ρ (C.S)	0.247
ρ (C.AF.S)	0.3231
ρ (C.MO.AF.S)	0.3418
ρ (C.MO. pH.AF.S.	0.3583*
ρ (C.MO.pH.Na.AF.S)	0.3399
ρ (C.MO. pH.Na.Al.AF.S)	0.3259
ρ (C.MO.pH.Na.Al.AF.AG.S.)	0.3114
ρ (C.N.MO.pH.Na.Al.AG.AF.S)	0.2996
ρ (C.N.MO.pH.K.Na.Al.AG.AF.S)	0.2873
ρ (C.N.MO.pH.K.Na.Al.AG.AF.S.AT)	0.2725
ρ (C.N.MO.pH.K.Na.CaMg.Al.AG.AF.S.AT)	0.2535
ρ (C.N.MO.pH.K.Na.Ca.CaMg.Al.AG.AF.S.AT)	0.2313
ρ (C.AD.N.MO.pH.K.Na.Ca.CaMg.Al.AG.AF.S.AT)	0.197
ρ (C.AD.N.MO.pH.P.K.Na.Ca.CaMg.Al.AG.AF.S.AT)	0.1572

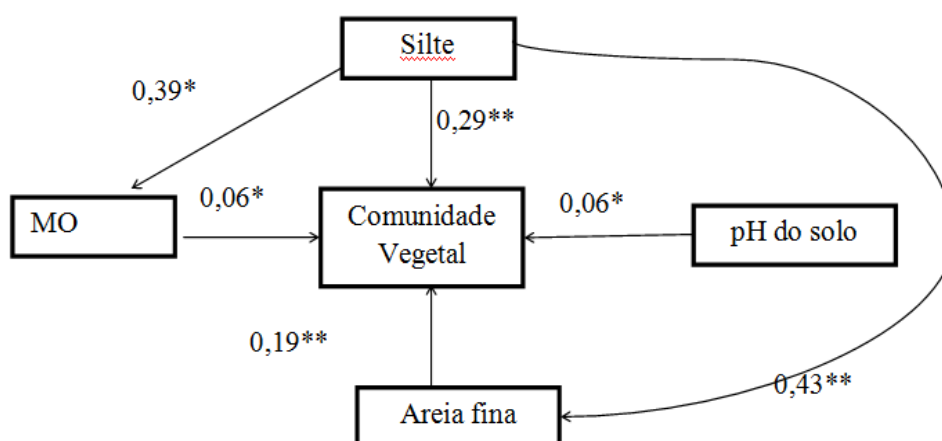


Figura 10 - Diagrama indicando as relações entre a comunidade samambaias e licófitas em regeneração e o conjunto de variáveis edáficas com resultado significativo (*= $p<0.05$; **= $p<0.001$) (MO= matéria orgânica).

2.4. Discussão

2.4.1. Padrão florístico na cronossequência

Quando se considera o tempo de regeneração desta cronossequência e a área total (10.600 m²) do estudo, a riqueza (20 spp) pode ser considerada representativa, pois levantamentos florísticos realizados em áreas de florestas primárias no Estado mostram valores relativamente próximos, por exemplo, Maciel et al. (2007) em um fragmento de

floresta de 15 hectares no estado do Pará registrou a ocorrência de 39 espécies, destas, oito são comuns. No levantamento realizado nas parcelas do Projeto TEAM (Tropical Ecology, Assessment and Monitoring) da FLONA de Caxiuanã, registramos a ocorrência de 31 espécies em seis hectares de floresta primária (dados não publicados), destas, nove são comuns a este estudo.

Segundo Paciência e Prado (2005), as vegetações secundárias apresentam menor riqueza e diversidade de pteridófitas quando comparada a floresta primária, pois são áreas em processo de reestruturação do habitat. Estas modificações no meio físico são limitantes para a maioria das pteridófitas (TRYON; TRYON, 1982). Nesta cronossequência foi observada maior número de espécies exclusivas (12) nas vegetações secundárias do que na floresta primária (*A. serratum*, *L. lancea* e *L. japurensis*), isso pode ser explicado pelo acúmulo de espécies ao longo das classes de idade e principalmente, pelo recrutamento de espécies climácicas a partir dos 26 anos de idade e também pelo fato de se coletar até 2 m de altura.

As espécies exclusivas da classe 1 (1 a 10 anos): *Lygodium volubile* Sw, *N. biserrata*, *Serpocaulon* sp e *T. serrulatum*, podem ser consideradas indicadoras de vegetações secundárias jovens, aonde apresentaram baixa abundância de indivíduos na cronossequência. De acordo com Chazdon (2008), os primeiros estágios da regeneração é marcado por baixa riqueza de espécies com predomínio de herbáceas e arbustos na região tropical. Estas plantas são altamente competitivas e tolerantes a condições extremas, apresentando fisiologia e morfologia adaptadas a maior captação de recursos em condições de alta luminosidade e disponibilidade de nutrientes (REES, 2001).

As espécies *N. biserrata* e *T. serrulatum* são comuns na forma terrestre (ZUQUIM *et al.*, 2008), mas todos os espécimes foram encontrados na forma epífita. Essa estratégia de duplicação de forma de vida é uma característica comum de muitas samambaias em resposta às condições ambientais (MORAN, 1987). Neste caso, as modificações de microhabitat causadas pela agricultura de corte e queima podem favorecer a seleção de espécies com capacidade de forma de vida dupla, possibilitando a colonização do substrato corticícola por espécies tipicamente terrestres.

A representatividade das famílias botânicas Pteridaceae, Hymenophyllaceae e Polypodiaceae na cronossequência analisada, está associada a ampla distribuição destas famílias na região tropical (TRYON; TRYON, 1982; SMITH *et al.*, 2006), as quais são também citadas como as mais ricas em vários levantamentos florísticos realizados em áreas de florestas primárias no Pará (COSTA *et al.*, 2006; MACIEL *et al.*, 2007; COSTA;

PIETROBOM, 2010; FERNANDES *et al.*, 2012). Desta forma, a riqueza destas famílias demonstra padrão florístico típico para samambaias e licófitas nas florestas tropicais e parece ser independente da mesma ser uma floresta primária ou secundária.

Pteridaceae apresentou maior riqueza na floresta primária no estudo de Moreno *et al.* (2009), porém foi sub-representada em áreas de vegetações secundárias. Esta família inclui *Adiantum*, gênero mais representativo nas vegetações secundárias maduras e floresta primária na cronossequência. A distribuição do gênero é fortemente influenciada por fatores edáficos e a maioria das espécies são exclusivas de solos altamente férteis (TUOMISTO; POULSEN, 1996; TUOMISTO *et al.*, 1998). As espécies *A. cinnamomeum*, *A. glaucescens* e *A. paraense* registradas na cronossequência foram apontadas como indicadoras de solos com alta concentração de nutrientes no estudo de Zuquim *et al.* (2014).

Polypodiaceae é citada, juntamente com Blechnaceae como famílias que apresentam maior abundância nas vegetações secundárias (BENAVIDES *et al.* 2006). Segundo Duboisson *et al.* (2009), Polypodiaceae apresenta espécies geralmente mesófitas, capazes de tolerar ambientes com déficit médio de umidade, mas que têm preferência por locais bastante úmidos. As espécies *Microgramma reptans* (Cav.) A. R. Sm. e *Microgramma* sp., pertencentes a esta família foram encontradas em baixa abundância de indivíduos, somente em vegetações secundárias com mais de 10 anos de idade.

Hymenophyllaceae está representada por samambaias com lâmina foliar desprovida de cutícula, epiderme diferenciada e estômatos e apenas uma camada de células no mesófilo, o que as torna extremamente dependentes de sombra e umidade (DUBUISSON *et al.*, 2009). Na cronossequência analisada o surgimento de himenofiláceas ocorreu a partir dos onze anos de idade, provavelmente associadas a condições mínimas de sombreamento e umidade do solo semelhantes ao encontrado na floresta primária, possibilitando abrigo de samambaias intolerantes às condições secas como as himenofiláceas.

As himenofiláceas *D. pinnatinervium* e *D. punctatum* foram encontradas em crescimento colonial nas porções basais da comunidade de plantas arbóreas, onde havia baixa incidência luminosa. A preferência por esse tipo de habitat também foi encontrada por Travassos *et al.* (2014). Foi observado aumento na abundância de *D. pinnatinervium* em razão da idade da vegetação secundária com maior número de indivíduos na floresta primária.

As espécies de *Trichomanes* L., não apresentaram variação no número de indivíduos ao longo da cronossequência, porém *T. vittaria* é um dos táxons mais abundantes das vegetações secundárias mais velhas. Em geral, indivíduos de *Trichomanes* estão entre os mais

numerosos, muitas vezes apresentando hiperabundância em porções bastante úmidas da floresta (TUOMISTO; RUOKOLAINEN, 1993; TUOMISTO *et al.*, 1996; TUOMISTO *et al.*, 2014; ZUQUIM *et al.*, 2014).

Uma grande proporção do total de indivíduos amostrados (90%) está representada por um pequeno grupo de espécies na cronossequência. Em comunidades de pteridófitas é comum observar uma ou poucas espécies extremamente abundantes, enquanto a maioria é representada por poucos indivíduos no ambiente (TUOMISTO; POULSEN, 1996; TUOMISTO *et al.*, 1998), a exemplo de *Asplenium serratum*, *Microgramma* sp. e *T. serrulatum* que foram representadas por um único indivíduo neste estudo. Segundo Tuomisto *et al.* (1998), espécies raras em um determinado local podem torna-se abundantes em outro, e vice-versa, pois a abundância de uma determinada espécie está relacionada à resposta biológica às condições edáficas e ambientais do habitat que ocupam.

Espécies abundantes geralmente apresentam características biológicas vantajosas que lhes permitem competir com sucesso e dominar grandes porções de floresta (PITMAN *et al.*, 2001). Samambaias e licófitas de áreas adjacentes podem colonizar sítios alterados por meio da reprodução vegetativa (WALKER; SHARPE, 2010), a qual está muitas vezes associada a hiperabundância de algumas espécies no ambiente em que ocupam (TUOMISTO *et al.*, 1996). Esta característica reprodutiva pode estar envolvida com a representativa abundância das espécies *Selaginella parkeri*, *Polytaenium guayanense*, *Hecistopteris pumila* e *Trichomanes vittaria* que apresentam reprodução assexuada.

A hiperabundância da generalista *S. parkeri* parece estar mais relacionada a sua reprodução clonal, aliada ao crescimento reptante do caule, principalmente nas vegetações secundárias mais jovens, onde formava grandes aglomerados de indivíduos que chegavam a cobrir totalmente o solo. Espécies de *Selaginella* P.Beauv. são muitas vezes apontadas como indicadoras de ambientes perturbados com alta incidência luminosa, onde geralmente formam grandes manchas de indivíduos (MACIEL *et al.*, 2007; PIETROBOM *et al.*, 2009).

A espécie não foi registrada na floresta primária e apresentou declínio de abundância ao longo da cronossequência, indicando que o aumento na complexidade da estrutura da floresta e as consequentes modificações das condições ambientais durante a regeneração afetam sua distribuição tendendo a ser substituída por outras pteridófitas, tal como *Trichomanes vittaria*, terrestre mais abundante depois de *S. parkeri*, provavelmente mais competitiva e adaptada a habitats mais estáveis.

Foi observado aumento na abundância de indivíduos epífita e hemiepífita ao longo da cronossequência, principalmente a partir dos 26 anos de idade e na floresta primária, a exceção das epífitas pioneiras *N. biserrata*, *Serpocaulon* sp e *T. serrulatum*. As condições locais de microclima é um importante fator relacionado a diversidade epífita, bem adaptadas a condições bastantes úmidas da floresta (GENTRY; DODSON, 1987). A riqueza e abundância é também relacionada a idade da vegetação secundária, devido o consequente aumento da complexidade estrutural arbórea que serve como substrato para as epífitas (BENAVIDES *et al.*, 2006). Estas apresentam adaptações morfológicas que garantem a exploração do substrato corticícola, tal como o crescimento ramificado do caule que cria uma rede de nutrientes e umidade que favorece o estabelecimento e desenvolvimento de epífitas no forófito (SENNA; WAECHTER, 1997).

O epifitismo é indicativo de avançado estágio sucessional, característico de florestas com alta heterogeneidade espacial e funcional, tais como as vegetações secundárias mais velhas e a floresta primária (GENTRY & DODSON, 1987; CHAZDON, 2012). O surgimento de espécies epífitas em áreas de vegetações secundárias é dado pelo fluxo de esporos vindo de áreas adjacentes através do vento (BENAVIDES *et al.*, 2006). A grande quantidade de esporos produzidos e lançados do alto pelas samambaias epífitas podem chegar a locais inacessíveis para outras espécies (PAGE, 2002).

Na cronossequência analisada, o aumento da abundância de indivíduos epífitos, principalmente a partir dos 26 anos de idade, pode indicar que as condições microclimáticas e estruturais nesta fase sucessional assemelham-se ao da floresta primária. Portanto, o recrutamento de samambaias epífitas na cronossequência em Caxiuanã está diretamente relacionado ao desenvolvimento da estrutura arbórea, disponibilidade de substrato e restauração das condições de umidade mínimas que favorecem o epifitismo.

2.4.2. Relação entre a abundância de indivíduos e riqueza de espécies e as classes de idade

Vários estudos relatam diminuição na abundância de indivíduos durante a regeneração nos trópicos (GUARIGUATA; OSTETARG, 2001; BREUGEL, 2007; CHAZDON, 2008). No entanto, a idade não esteve relacionada a abundância de indivíduos, mas teve relação significativa e positiva com a riqueza de espécies de pteridófitas neste estudo.

O aumento da riqueza durante o avanço sucessional é bem documentado para a comunidade de plantas arbóreas em floresta tropicais (CHAZDON, 2012). Para samambaias e licófitas, Walker e Sharpe (2010) relatam aumento e substituição de espécies em função do tempo de regeneração, devido a recuperação das condições abióticas ao longo do tempo que tornam o ambiente gradativamente favorável ao recrutamento de novas espécies. Ambientes com condições climáticas e edáficas estáveis tendem a apresentar uma variedade de microhabitats que favorece a coexistência de um maior número de espécies de samambaias e licófitas (LEHTONEN *et al.*, 2015).

O aumento na riqueza de espécies na cronosequência estudada está provavelmente relacionada a tendência de melhoria das condições abióticas que favorecem a regeneração de pteridófitas tolerantes a sombra, como as espécies de Hymenophyllaceae, restritas a porções mais úmidas da floresta (EBIHARA *et al.*, 2006), a exemplo de *Didymoglossum pinnatinervium* (Jenman) Pic. Serm., *D.punctatum* (Poir.) Desv., *Trichomanes pinnatum* e *T. vittaria*.

2.4.3. Relação entre a abundância de indivíduos e riqueza de espécies e as variáveis ambientais

A abundância de indivíduos e a riqueza não estiveram relacionadas a abertura de dossel, devido, obviamente, não haver significativas variações de luz entre as classes de idade. Ainda assim, a relação de pteridófitas e a abertura de dossel nem sempre é bem definida, embora haja concordância de que níveis mais altos de luz afetam a comunidade que de maneira geral é bastante sensível com a maioria das espécies tolerantes a sombra (PAGE, 2002; ZUQUIM *et al.*, 2007).

Há claras evidências de que o solo tem forte influência sobre a riqueza e abundância de indivíduos em comunidades de samambaias e licófitas (TUOMISTO; RUOKOLAINEN, 1993; TUOMISTO; POULSEN, 1996; TUOMISTO *et al.*, 1998; ZUQUIM *et al.*, 2014; LEHTONEN *et al.*, 2015). Mas neste estudo não encontramos nenhuma relação. Segundo Zuquim *et al.* (2007b) nem sempre esta relação é evidente, pois outros fatores ambientais podem encobrir esta correlação.

A grande representatividade epífita pode ter influenciado este resultado. Segundo Duboisson *et al.* (2009) espécies epífitas independem do solo, pelo menos de maneira direta.

Sendo a umidade, dispersão e disponibilidade de forófitos os fatores mais correlacionados com a sua distribuição (BENAVIDES, 2010).

No entanto, a estrutura e composição da floresta em si é determinada pelo solo, desse modo, seja direta ou indiretamente os padrões de distribuição de espécies são reflexos das condições edáficas (TUOMISTO; RUOKOLAINEN, 1993).

Evidências dessa correlação são relatadas em alguns estudos realizados na Amazônia. Segundo Boelter et al. (2014) a disponibilidade de nutrientes no solo está diretamente relacionada às alterações da composição de arbóreas e indiretamente às mudanças na composição de epífitas que foi fortemente influenciada pelas quantidades de fósforo (P) e nitrogênio absorvidos e liberado pelas folhas das arbóreas hospedeiras na Amazônia central. No estudo de Benavides et al. (2005) também é relatada influência edáfica sob a composição arbórea que por sua vez está relacionada às mudanças na composição epifítica.

2.4.4. Relação entre a composição de espécies e as categorias de idade

A análise NMDS demonstrou que há agrupamento independente entre as classe de idade na cronossequência, evidenciando mudanças na composição florística. A distribuição de espécies de samambaias e licófitas é promovida por suas habilidades de dispersão, no entanto, é restringida pela disponibilidade e condições de microhabitat (TUOMISTO; POULSEN, 1996; ZUQUIM *et al.*, 2007b). As mudanças na composição de espécies são reflexo da heterogeneidade ambiental, histórico de uso da terra e de interações complexas locais e regionais (CHAZDON, 2012; SILVA *et al.*, 2013).

Este resultado demonstra um claro padrão de substituição de espécies na comunidade de samambaia e licófitas, apontando alto grau de especialização de nicho pelas espécies. Isso significa que há variação de microhabitat entre as classes de idade que podem se alterar na mesma taxa das mudanças de composição florística durante a sucessão, havendo contínuo recrutamento e exclusão de algumas espécies ao longo do tempo, provavelmente em função das graduais mudanças físicas e biológicas na cronossequência. Além disso, o período de estiagem também estão envolvidos (PESQUISAR UM POUCO AQUI).

Segundo Kessler (2001) as perturbações mais severas têm importante papel no zoneamento de composição distinta entre aquelas samambaias mais adaptadas a ambientes estressados e aquelas típicas das florestas primárias. Tal como foi observado neste estudo com predomínio das espécies pioneiras e desaparecimento de pteridófitas climácicas nas

vegetações secundárias mais jovens. No entanto, arbóreas pioneiras podem crescer muito rapidamente gerando o fechamento do dossel em apenas 5 a 10 anos após o abandono (CHAZDON, 2008), favorecendo o reaparecimento de samambaias tolerantes a sombra e umidade, tal como as epífitas *Didymoglossum pinnatinervium*, *D. punctatum*, e a terrestre *Trichomanes pinnatum* (TUOMISTO; RUOKOLAINEN, 1993; ZUQUIM *et al.*, 2007b; TRAVASSOS *et al.*, 2014) que surgiram logo após a primeira década na cronossequência.

2.4.5. Relação entre as variáveis ambientais e as classes de idade

A análise NMDS demonstrou que a idade da vegetação secundária está correlacionada às mudanças das características edáficas (física, química e umidade do solo) havendo separação entre as quatro classes de idade na cronossequência. Apesar disso, é importante frisar que a fertilidade do solo está também relacionada a intensidade do uso da terra, ou seja, o tempo para sua restauração aumenta em razão da quantidade de ciclos de corte e queima aos quais a área foi submetida (METZGER, 2002; STYGER *et al.*, 2007).

Houve tendência de agrupamento edáfico (físico e químico) entre as categorias 2 e 4 e 4 e 1, somente químico entre 2 e 3 e somente físico entre 2 e 1. O agrupamento entre as categorias 2 e 1 com 4 já era esperado, uma vez que os solos da região de Caxiuanã, de maneira geral, apresentam baixa condição de fertilidade natural (COSTA *et al.*, 2009). A queima da vegetação expõe o solo fisicamente e as cinzas produzidas aumentam o pH, tornando o solo mais alcalino, disponibilizando maior quantidade de nutrientes, principalmente de fósforo (P) (DAVIDSON *et al.*, 2008; NEVES *et al.*, 2012). Por isso, solos de vegetações secundárias mais jovens são geralmente mais férteis do que as mais antigas (BENAVIDES *et al.*, 2006), e isso explica a semelhança entre os solos das categorias 1 e 2 com a 4.

Os solos amazônicos de maneira geral, são altamente intemperizados, ácidos e pobres em nutrientes, devido as altas taxas de lixiviação (MATOS *et al.*, 2012). A ação do tempo de lixiviação nas vegetações secundárias mais antigas geram o declínio da fertilidade do solo e isso pode explicar a separação das vegetações secundárias com mais de 25 anos de idade (classe 3) da floresta primária e das demais classes de idade na cronossequência.

A análise NMDS demonstrou que não há influência da idade em relação a abertura/cobertura de dossel. Este dado aponta rápido fechamento de dossel nas vegetações secundárias, uma vez recomposto, diminui a disponibilidade de luz no subosque, igualando-se

a floresta primária. Segundo Chazdon (2008) o rápido crescimento de arbóreas pioneiras podem promover o fechamento do dossel entre 5 a 10 anos durante a sucessão em florestas tropicais, EMBORA PARA A AMAZÔNIA SALOMÃO DEMONSTRAR QUE AOS TRÊS ANOS O DOSSEL JÁ SE ENCONTRA FECHADO.

2. 4.6. Relação entre a composição de espécies e as variáveis edáficas

As variáveis edáficas mais relacionadas a comunidade de pteridófitas na cronossequência foram a matéria orgânica, pH do solo, quantidade de areia fina e silte. No estudo de Silva et al. (2013) para formações primárias na floresta atlântica foi relatado relação direta entre a riqueza de samambaias e argila, fósforo (P), soma de bases, umidade, silte e matéria orgânica. Na Amazônia peruana, Tuomisto e Ruokolainen (1993) encontrou correspondência entre a abundância e composição e a quantidade de matéria orgânica, textura e umidade do solo.

A textura do solo esta correlacionada a fertilidade edáfica, solos arenosos e siltosos são pobres em nutrientes, enquanto que os argilosos tendem a apresentar maior concentração de cátions (TUOMISTO; RUOKOLAINEN, 1993). Áreas com baixa fertilidade edáfica tendem a apresentar maiores valores de areia total e pH (SILVA *et al.*, 2013). Há evidências de que solos pobres apresentam menor riqueza em espécies de pteridófitas do que os mais férteis (TUOMISTO *et al.*, 2014; LEHTONEN *et al.*, 2015). Vários estudos mostram segregação de espécies em função de extremas condições edáficas (TUOMISTO; RUOKOLAINEN, 1993; ZUQUIM *et al.*, 2007; TUOMISTO *et al.*, 2014; ZUQUIM *et al.*, 2014). No estudo de Lehtonen et al. (2015) foi relatado que a fertilidade do solo tem forte relação com a estrutura filogenética em comunidades de samambaias e licófitas, ou seja, espécies restritas a solos pobres estão menos relacionadas àsquelas de solos ricos.

O pH do solo é um variável muito importante à germinação dos esporos (ESTEVES, 2013) e está relacionado à matéria orgânica (PACIÊNCIA; PRADO, 2005). Condições diferenciadas de pH aliadas à fertilidade são fatores que estabelecem limites de dispersão para espécies de samambaias e licófitas (ZUQUIM, 2006).

Esses dados indicam que a composição florística na comunidade de samambaias e licófitas reflete um padrão florístico bastante característico com espécies relacionadas a condições edáficas extremas, pouco toleradas por espécies típicas de ambientes mais estáveis.

2.5. Conclusão

Este estudo, baseado em cronossequência, demonstrou que a reestruturação das comunidades de samambaias e licófitas da FLONA de Caxiuanã respondeu primariamente a idade da vegetação secundária com aumento na riqueza de espécies em função do tempo, porém sem mudanças na densidade de indivíduos entre as classes de idade.

A dissimilaridade florística entre as classes de idade na cronossequência mostra um claro padrão de substituição de espécies ao longo do tempo com espécies exclusivas a determinadas classes de idade, demonstrando alto grau de especialização em resposta as mudanças de microhabitat. Desse modo, podemos considerar a existência de dois importantes grupos de samambaias e licófitas durante a sucessão: as tolerantes as modificações de habitat, tais como as pioneiras e as tolerantes à sombra que são continuamente recrutadas, podendo permanecer no ambiente, conforme o desenvolvimento da complexidade da estrutura arbórea.

Embora muitos estudos realizados na Amazônia demonstre que o solo é fortemente relacionado a estruturação e distribuição de espécies de pteridófitas, a análise física e química do solo demonstrou que estas variáveis não foram determinantes para a reestruturação de riqueza e densidade de indivíduos na comunidade de pteridófitas analisada. Bem como a abertura de dossel não foi reelevante, uma vez que não houve diferenças significativas entre as taxas de sombreamento entre as parcelas.

No entanto, a matéria orgânica (MO), pH do solo, silte e areia fina foram relacionados às mudanças de composição florística durante a sucessão, demonstrando que as espécies de samambaias e licófitas registradas são bem adaptadas a condições edáficas extremas.

Além disso, os resultados deste estudo corroboram parcialmente com o modelo de classificação de Chazdon (2008) no processo sucessional da comunidade de samambaias e licófitas em ambientes de terra firme, pois outras variáveis, tais como, umidade do solo, cobertura de dossel, por exemplo, devem ser analisadas usando modelos estatísticos contínuos.

2.6 Agradecimentos

Ao CNPq pela bolsa de mestrado concedida; ao Museu Paraense Emílio Goeldi pela infraestrutura e apoio técnico; ao Projeto de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração da FLONA de Caxiuanã (PELD de Caxiuanã) pelo financiamento da pesquisa.

REFERÊNCIAS

- BENAVIDES, A. M et al. A first quantitative census of vascular epiphytes in rain forests of Colombian Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, v.14, p. 739-758. 2005.
- BENAVIDES, A. M.; WOLF, J. H. D.; DUIVENVOORDEN, J. F. Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows. **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, p. 705-717. 2006.
- BENAVIDES, A. M. **Distribution and succession of vascular epiphytes in Colombian Amazonia**. 2010. 198 f. Tese (Pós doutorado em Biodiversity and Ecosystem Dynamics) - Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics (IBED), Universiteit van Amsterdam, 2010.
- BOELTER, C. R. A tangled web in tropical tree-tops: effects of edaphic variation, neighbourhood phorophyte composition and bark characteristics on epiphytes in a central Amazonian forest. **Journal of Vegetation Science**, p. 1-10. 2014
- BREUGEL, M. V. **Dynamics of secondary forests**. Wageningen: C.T. de Wit Graduate School Production Ecology & Resource Conservation, 2007. p. 1-239.
- BROWN, S.; LUGO, A. E. Tropical secondary forests. **Journal of Tropical Ecology**, v.6, p.1-32. 1990.
- CARREIRA et al. Caracterização morfológica de macrófitas aquáticas da Flona de Caxiunã – I. Dicotiledôneas. In: LISBOA, P. L. B. **Caxiunã: desafios para a conservação de uma Floresta Nacional na Amazônia**. Belém: MPEG, 2009. p. 331-346.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, P. W.; SCHNITZER, S. A. (Eds.). **Tropical forest community ecology**. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2008, p.384-408.
- CHAZDON, R. L. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v.23, p. 1406-1417. 2009.
- CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.7, p.195-218. 2012.
- CHOKKALINGAM, U.; JONG, DE WIL. Secondary forest: a working definition and typology. **International Forestry Review**, v.1, p.19-26. 2001.
- CLARKE, K.; WARWICK, R. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation, 2nd ed.; PRIMER-E: Plymouth, UK, 2001
- COSTA, J. M.; SOUZA, M. G. C.; PIETROBOM, M. R. Levantamento florístico de pteridófitas (Lycophyta e Monilophyta) do Parque Ambiental de Belém (Belém, Pará, Brasil). **Biologia neotropical**, v.3, p. 4-12. 2006.

COSTA, J. M.; PIETROBOM, M. R. Samambaias e licófitas do Parque Ecológico do Gunma, município de Santa Bárbara do Pará, estado do Pará, Brasil. **Rodriguésia**, v.61, p. 223-232. 2010.

COSTA, A. C. L. et al. Experimento Esecaflor – LBA em Caxiuanã. In: LISBOA, P. L. B. (Org.). **Caxiuanã: desafios para uma conservação de uma Floresta Nacional na Amazônia**. Belém: Programa de Pesquisas em Biodiversidade/MPEG, 2009. p. 45-52.

COSTA et al. Caracterização meteorological da Floresta Nacional de Caxiuanã. In: LISBOA, P. L. B. (Org.). **Caxiuanã: paraíso ainda preservado**. Belém: Associação Brasileira das Editoras Universitárias, 2013. p. 45-54.

DAVIDSON, E. A. et al. An integrated greenhouse gas assessment of an alternative to slash-and-burn agriculture in eastern Amazonia. **Global Change Biology**, v.14, p. 998-1007. 2008.

DUBUISSON, J. Y.; SCHNEIDER, H.; HENNEQUIN, S. Epiphytism in ferns: diversity and history. **C. R. Biologies**, v.332, p. 120-128. 2009.

EBIHARA, A. et al. A taxonomic revision of Hymenophyllaceae. **Blumea**, v.51, p.221-280, 2006.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA. **Manual de métodos de análise de solo**. Rio de Janeiro: Ministério da Agricultura e do Abastecimento, 1997. 212p.

FERNANDES, R. S; MACIEL, S.; PIETROBOM, M. R. Licófitas e monilófitas das Unidades de Conservação da Usina Hidroelétrica - UHE de Tucuruí, Pará, Brasil. **Hoehnea**, v.39, p. 247-285. 2012.

FERREIRA, L. V. Os tipos de vegetação da Floresta Nacional de Caxiuanã. **Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã**, Vol.1 – Diagnóstico: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2011, 42p.

GARDNER, T. A. et al. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v.12, p. 561-582. 2009.

GENTRY, A. H.; DODSON, C. H. Diversity and Biogeography of Neotropical vascular epiphytes. **Missouri Botanical Garden**, v.74, p.205-236. 1987.

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

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

HOUGHTON, R. A. et al. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. **Nature**, v.403, p. 301–304. 2000.

INPE - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Projeto PRODES: Monitoramento da Floresta Amazônica Brasileira por satélite. **Base de dados**. 2015. Disponível em: <<http://www.obt.inpe.br/prodes/index.php>>. Acesso em: 10 julho 2016.

KESSLER, M. Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. **Biodiversity and Conservation**, v.10, p.1473-95. 2001.

KRAMER, K. U.; GREEN, P. S. **The families and genera of vascular plants: I Pteridophytes and Gymnosperms**. New York: Springer-Verlag, 1990. p. 17-46.

LAURANCE, W. F. et al. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. **Biological Conservation**, v.144, p. 56-67. 2011.

LEHTONEN, S. et al. Phylogenetic relatedness within Neotropical fern communities increases with soil fertility. **Global Ecology and Biogeography**, p. 1-11. 2015.

LELLINGER, D. B. **A modern multilingual glossary for taxonomic pteridology. American Fern Society: Pteridologia 3A**. Whashington: American Fern Society, Inc. 2002. p. 1-263.

LEDUC, A. et al. Study of spatial components of forest cover using partial Mantel tests and path analysis. **Journal of Vegetation Science**, v.3, p. 69-78. 1992.

LISBOA, P. L.; SILVA, A. S. L.; ALMEIDA, S. S. Florística e estrutura dos ambientes. In: LISBOA, P. L. (Org.). **Caxiuanã**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 1997. p. 163-193.

LUGO, A. E. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. **Ecological Monographs**, v.62, p. 1 -41. 1992.

MACIEL, S.; SOUZA, M. G. C.; PIETROBOM, M. R. Licófitas e monilófitas do Bosque Rodrigues Alves Jardim Botânico da Amazônia, município de Belém, estado do Pará, Brasil. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.2, p. 69-83. 2007.

MASSOCA, P. E. S. et al. Dinâmica e trajetórias da sucessão secundária na Amazônia central. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.7, p. 235-250. 2012.

MATOS, F. O. et al. Teores de nutrientes do solo sob sistema agroflorestal manejado com e sem queima no estado do Pará. **Floresta e ambiente**, v.19, p. 257-266. 2012.

MEDEIROS, P. S.; FERREIRA, L. V.; COSTA, A. C. O impacto do estresse hídrico artificial na comunidade de samambaias e licófitas em um sub-bosque de floresta ombrófila na Amazônia oriental. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.9, p. 223-230. 2014.

MESQUITA et al. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. **The Journal of Ecology**, v. 89, p. 528-537. 2001.

METZGER, J. P. Landscape dynamics and equilibrium in areas of slash-and-burn agriculture with short and long fallow period (Bragantina region, NE Brazilian Amazon). **Landscape Ecology**, v.17, p. 419-431, 2002.

MORAN, R. C. Monograph of the Neotropical fern genus *Polybotrya* (Dryopteridaceae). **Illinois Natural History Survey Bulletin**, v.34, p.1-137. 1987.

MORENO, C. E.; CASTILHO-CAMPOS, G.; VERDÚ, J. R. Taxonomic diversity as complementary information to assess plant species diversity in secondary vegetation and primary tropical deciduous forest. **Journal of Vegetation Science**, v.20, p. 935-943. 2009.

NEVES, W. A.; ADAMS, C.; MURRIETA, R. S. S. Coivara: cultivo itinerante na floresta tropical. **Ciência Hoje**, v.50, p. 38-42. 2012.

OKSANEN, J. **Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial**. 2013. Disponível em < <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf> > Acesso em 29 out. 2015, 10:12:00.

PACIÊNCIA, M. L. B.; PRADO, J. Distribuição espacial da assembleia de pteridófitas em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica no sul da Bahia, Brasil. **Hoehnea**, v.32, p. 103-117. 2005.

PADOCH, C. Saving slash-and-burn to save biodiversity. **Biotropica**, v.42, p. 550-552. 2010.

PAGE, C. N. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v.119, p. 1-33. 2002.

PIETROBOM, M. R. et al. Licófitas ocorrentes na Floresta Nacional de Caxiuanã, estado do Pará, Brasil: Lycopodiaceae e Selaginellaceae. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.4, p. 37-45. 2009.

PITMAN, N. C. A. et al. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. **Ecology**, v.83, p. 2101-2117. 2001.

POULSEN, A.D., TUOMISTO, H.; BALSLEV, H. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. **Biotropica**, v. 38, p. 468-478. 2006.

REES, M. et al. Long-term studies of vegetation dynamics. **Science**, v.293, p. 650-655. 2001.

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

RUIVO, M. L. P.; QUANZ, B.; SALES, M. E. C; MEIR, P. Solos dos sítios do experimento ESECAFLOR. In: LISBOA, P. L. B. (Org.). **Caixuanã: populações tradicionais, meio físico & diversidade biológica**. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi, 2000. p. 207-213.

SEMAS - Secretaria de Meio Ambiente e Sustentabilidade/Governo do Pará. Unidades de Conservação. Disponível em: < <https://www.semas.pa.gov.br/2009/11/17/9482/> >. Acesso: 15 jul. 2016.

SENNA, R. M.; WAECHTER, J. L. Pteridófitas de uma floresta com araucária. 1. Formas biológicas e padrão de distribuição geográfica. **Hieringia**, v.48, p.41-58. 1997.

SCHMITT, J. L.; WINDISH, P. G. Aspectos ecológicos de *Alsophila setosa* Kaulf. (Chyathaceae, Pteridophyta) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, v.19, p. 859-865. 2005.

SHARPE, J. M.; MEHLTRETER, K.; WALKER, L. R. Ecological importance of ferns. In: MEHLTRETER, K.; K.; WALKER, L. R.; SHARPE, J. M. **Fern Ecology**. New York: Cambridge University press, 2010. p. 1-17.

SIEGEL, S.; CASTELLAN, N. C. JR. Nonparametric statistics for behavioral sciences. New York, McGraw Hill Book Company, 1988. 399p.

SILVA, V. L. et al. Heterogeneidade florística e edáfica de duas assembleias de samambaias na Floresta Atlântica do Estado do Rio Grande do Sul. **Pesquisas, Botânica**, v.64. p. 285-296. 2013.

SMITH, A. R. et al. A classification for extant ferns. **Taxon**, v.55, p. 705-731, 2006.

SMITH A. R. et al. Fern Classification. In: **The Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes**. Cambridge, Cambridge University Press, 2008. p. 417-467.

SOARES, A. C. L.; LISBOA, P. L. A estação científica Ferreira Penna/ECFPn (2002-2008). In: LISBOA, P. L. (Org). **Caxiuanã: desafios para a conservação de uma Floresta Nacional na Amazônia**. Belém: Programa de Pesquisas em Biodiversidade/MPEG, 2009. p. 23-42.

STYGER, E. et al. Influence of slash-and-burn farming practices on fallow succession and land degradation in the rainforest region of Madagascar. **Science Direct, Agricultura, Ecosystems and Environment**, v.119, p. 257-269. 2007.

TRAVASSOS, C. C; JARDIM, M. A.; MACIEL, S. Florística e ecologia de samambaias e licófitas como indicadores de conservação ambiental. **Biota Amazônia**, v.4, p. 40-44, 2014.

TRYON, R. M.; TRYON, A. F. **Ferns and allied plantas: com special reference to Tropical America**. New York: Springer-Verlag, 1982. 857p.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. **Journal of Vegetation Science**, v.4, p. 25-34. 1993.

TUOMISTO, H; POULSEN, A. D. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forest. **Journal of Biogeography**, v.23, p. 283-293. 1996.

TUOMISTO, H; POULSEN, A. D.; MORAN, R. C. Edaphic distribution of some species of the fern genus *Adiantum* in western Amazonia. **Biotropica**, v.30, p. 392-399. 1998.

TUOMISTO, H; ZUQUIM, G.; CÁRDENAS, G. Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. **Ecography**, v. 37, p. 1034-1046. 2014.

VEDOVETO, M. et al. **Desafios para a consolidação da Unidades de Conservação Estaduais do Pará: Financiamento e gestão**. Belém: IMAZON, 2014, p. 14-17.

WALKER, L. R; SHARPE, J. M. Fern, disturbance and succession. In: In: MEHLTRETER, K.; K.; WALKER, L. R.; SHARPE, J. M. **Fern Ecology**. New York: Cambridge University press, 2010. p. 117-208.

WINDISCH, P. G. **Pteridófitas da região Norte-ocidental do Estado de São Paulo: guia para estudo e excursões**. São José do Rio Preto: UNESP, 1992. p. 37-41.

WIRTH, C. et al. Old-growth forest definitions: a pragmatic view. In: WIRTH, C.; GLEIXNER, G.; HEIMANN, M. (Eds.). **Old-growth forests: function, fate and value.**, New York: Springer, 2009. p. 11-33.

ZANINI, K. J. et al. Atlantic rain forest recovery: successional drives of floristic and structural patterns of secondary forest in Southern Brazil. **Journal of Vegetation Science**, v.25, p. 1-13. 2014.

ZAR, J. H. Biostatistical analysis. Fifth ed. New Jersey, Prentice Hall, 2010. 944p.

ZUQUIM, G.; COSTA, F. R. C.; PRADO, J. Redução do esforço amostral vs. retenção de informação em inventários de pteridófitas na Amazônia Central. **Biota Neotropica**, v.7, p. 217-223. 2007a.

ZUQUIM, G.; COSTA, F. R. C.; PRADO, J. Fatores que determinam a distribuição de espécies de pteridófitas da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Biociências**, v.5, p. 360-362. 2007b.

ZUQUIM, G. et al. **Guia de samambaias e licófitas do Rebio Uatumã: Amazônia Central**. Manaus: Attema, design editorial, 2008. p. 194-195.

ZUQUIM, G. et al. Predicting environmental gradients with fern species composition in Brazilian Amazonia. **Journal of Vegetation Science**, v.8, p. 1-13. 2014.