LLUVIA DE SEMILLAS Y ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE DE PLANICIE COSTERA

Karen Andrea López Gaitán



UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS
FACULTAD DEL MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES
INGENIERÍA FORESTAL
BOGOTÁ; COLOMBIA. 2018

LLUVIA DE SEMILLAS Y ESTABLECIMIENTO DE PLÁNTULAS EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE DE PLANICIE COSTERA

ESTUDIANTE

Karen Andrea López Gaitán

DIRECTOR

Favio López Botía

M. Sc. Ciencias Biológicas

Trabajo de grado presentado como requisito parcial
para optar al título de Ingeniera Forestal

UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS
FACULTAD DEL MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES
INGENIERÍA FORESTAL
BOGOTÁ; COLOMBIA. 2018

APROBADO

FAVIO LÓPEZ BOTÍA
***M. Sc.* Ciencias Biológicas**
Director

Jurado Evaluador

AGRADECIMIENTOS

Al laboratorio de Ecología de Florestas Tropicales, IB-USP, por abrir sus puertas y permitirme participar en los diferentes espacios de trabajo y de discusión, así como por la calidez de todos los que allí me acogieron. Especial agradecimiento a la profesora Adriana Martini, quien con una sonrisa me recibió en su laboratorio, gracias por la oportunidad de aprender en sus clases, por destinar su tiempo para orientarme y por propiciar espacios en los que pudiera participar activamente dentro del laboratorio; gracias por permitirme el acceso a la información base para la construcción de este trabajo, y por su valiosa guía, infinitas gracias Dri.

Al proyecto curricular de ingeniería forestal por el proceso formativo, especialmente al profesor Favio López Botia, por todo su apoyo y comprensión durante los últimos semestres, así como al profesor Max Triana por su disposición para escuchar y aconsejar siempre.

A quienes desde su experiencia y conocimiento contribuyeron con la construcción de este proyecto, gracias a Adriana Quintana y Daniel García por su apoyo y recomendaciones, a Elkin Tenorio por su valiosa ayuda en el análisis de datos, a Fernanda y Giselle por su buena energía siempre y a todos los que aportaron de una u otra forma a la consecución de un mejor resultado.

Gracias a Fabián Romero por impulsarme y apoyarme en la búsqueda de nuevos retos, por su confianza y amor incondicional.

DEDICATORIA

A Rafael, por su enorme paciencia y amor absoluto;

a Maribel, por ser un ejemplo de emprendimiento y persistencia.

CONTENIDO

1. Resumen ……8
2. Introducción …..…….……...……..12
3. Revisión de literatura ...…….....13
4. Objetivos ……..…….…….…..18
5. Metodología ….……19
   5.1 Área de estudio ...……..…….....19
   5.2 Muestreo de plántulas ……..……..20
   5.3 Muestreo de semillas ……..…...22
   5.4 Análisis de datos ……...……..…...22
6. Resultados …….…..….26
   6.1 Descripción general de semillas ……26
   6.2 Descripción general de plántulas …….…….27
   6.3 Diversidad de especies de plántulas …….……32
   6.4 Variación temporal de la diversidad de plántulas ……..…33
   6.5 Similitud de la composición de semillas y plántulas …….……...34
7. Conclusiones ……...……36
8. Bibliografía …….39
9. Anexos ..……..……43

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de la vegetación asociada al paisaje de planicie costera en el litoral paulista. 14
Figura 2. Localización del municipio de Caraguatatuta, estado de Sao Paulo 19
Figura 3. Distribución de parcelas al interior del fragmento de bosque. 21
Figura 4. Esquema de ubicación de trampas de semillas y subparcelas de plántulas en cada parcela 22
Figura 5. Familias botánicas con mayor abundancia en la lluvia de semillas.. 26
Figura 6. Abundancia de semillas por categoría sucesional. 27
Figura 7. Valores de abundancia registrados por cada familia botánica en el estadio de plántulas. 28
Figura 8. (a) Familias botánicas con mayores valores de abundancia; (b) familias botánicas con mayor número de especies. 29
Figura 9. Diagrama de distribución de riqueza especifica por censo. 29
Figura 10. Diagrama de distribución de la densidad 30
Figura 11. Numero de plántulas y riqueza específica a través de los cuatro censos.. 31
Figura 12. Frecuencia de clases de tamaño para cada censo 32
Figura 13. Diversidad en número efectivo de especies a través de los cuatro censos 33
Figura 14. Disimilitud de diversidad entre censos 34
Figura 15. Número total de individuos por censo 50

RESUMEN

Lluvia de semillas y establecimiento de plántulas en un fragmento de bosque de planicie costera.

El presente estudio tuvo el propósito de describir la lluvia de semillas y la comunidad de plántulas establecidas en un fragmento de bosque alto de restinga húmeda, a la vez, buscó (*i*) analizar la variación temporal de la diversidad de especies para la comunidad de plántulas; y (*ii*) evaluar el grado de similitud entre la composición de especies en la lluvia de semillas y la composición de especies de plántulas establecidas. Para ello fueron instaladas al interior del parche de bosque, 120 subparcelas de plántulas, monitoreadas cada seis meses a lo largo de dos años y 120 trampas de semillas monitoreadas durante 3 años. En los dos estadios de vida, la identificación de especies se realizó por medio de la colección de material vegetal y su posterior análisis en laboratorio. La diversidad de plántulas, fue medida utilizando el índice de Shannon transformado al número efectivo de especies; los cambios temporales de diversidad de plántulas fueron estimados por los coeficientes Jaccard y Bray Curtis, aplicados a las combinaciones C1-C2, C1-C3 y C1-C4; el grado de similitud entre la composición de especies de plántulas establecidas y la composición de lluvia de semillas, fue evaluado mediante el coeficiente de Jaccard.

A lo largo de todo el muestreo, fueron registradas 717 plántulas, distribuidas en 31 familias botánicas y 138 especies y morfoespecies; en la lluvia de semillas fueron reportadas 18616 semillas, distribuidas en 32 familias botánicas y 82 especies y morfoespecies. La diversidad de plántulas, oscila entre 2 – 6.5 especies efectivas/parcela en el 50% de los casos, con una marcada dispersión de datos en cada censo. La variación temporal de la diversidad de plántulas entre censos, mostró mayor grado de disimilitud para las combinaciones C1-C2 y C1-C3, mientras que la combinación C1-C4 reveló mayor similitud en términos de diversidad. El análisis de similitud entre la composición de especies de plántulas y especies de semillas, encontró una baja proporción de especies compartidas y por consiguiente un bajo grado de similitud entre los dos estadios de vida, alta abundancia de semillas de especies pioneras no están presentes en el banco de plántulas.

Este trabajo fue desarrollo con base en información generada en el proyecto "*Ecología e restauracao de ecosistemas da planicie costeira no litoral norte de Sao Paulo"*, adelantado por el Laboratorio de Florestas Tropicales (Labtrop) del Instituto de Biociencias – IB USP.

ABSTRACT

Seed rain and established seedling in a fragment of coastal plain forest.

The present study has the objective of describing the rain of seeds and the community of seedlings established inside a fragment of Tall wet Restinga forest, also analyze the temporal variation of the diversity of species for the community of seedlings within fragment; and besides evaluate the degree of similarity of the composition of species in the seed rain and the composition of established seedling species. For this, 120 subplots of seedlings were installed inside the forest patch, they were monitored every six months for two years and 120 seed traps were monitored for 3 years. In both stages of life, the identification of species was made through the collection of seeds and botanical specimens and its subsequent analysis in the laboratory. Seedling diversity was measured using the Shannon index transformed to the effective number of species; the temporal changes of seedling diversity were estimated by the Jaccard and Bray Curtis coefficients, applied to the combinations C1-C2, C1-C3 and C1-C4; the degree of similarity of the composition of established seedling species and seed rain composition was evaluated using the Jaccard coefficient. Throughout the whole sampling, 717 seedlings were registered, which were distributed among 31 botanical families and 138 species and morphospecies; In the rain of seeds were reported 18616 seeds, distributed in 32 botanical families and 82 species and morphospecies.

The diversity of seedlings ranges between 2 - 6.5 effective species / plot in 50% of cases, it had a wide dispersion of data in each census. The temporal variation of the diversity of seedlings between censuses showed a greater degree of dissimilarity between among the combinations C1-C2 and C1-C3, while the combination C1-C4 revealed greater similarity in terms of diversity. The analysis of similarity between the composition of seedling species versus seed species, found a low proportion of shared species and therefore a low degree of similarity between the two stages of life, high abundance of seed of species described as pioneers that are not present in the seedling bank.

This work was developed based on information generated in the project "Ecology and restoration of ecosystems of coastal plain north coast of Sao Paulo", it was advanced by the Tropical Forest Laboratory (Labtrop) of the Institute of Biosciences - IB USP.

INTRODUCCION

En los últimos años, los ecosistemas de planicie costera han sido objeto de una fuerte presión antrópica en gran medida explicada por el aumento de la población asentada sobre el litoral Paulista, reconocidos como destinos turísticos, también presentan una alta población flotante que aumenta durante las estaciones más cálidas, la tasa de crecimiento demográfico para algunos de los municipios litorales del estado de Sao Paulo, ha registrado valores superiores a la media de crecimiento estadual (Souza y Luna, 2008). Una de las principales dificultades reconocidas en los ecosistemas del litoral, esta enlazada con el uso sustentable de recursos naturales, pese a ello, la planicie costera del estado de Sao Paulo alberga una amplia diversidad de especies alojadas en macizos de Mata Atlántica y fragmentos de variados ecosistemas de restinga y vegetación de playa (Souza; 2004).

La transformación constante de ecosistemas hace relevante el estudio de las comunidades allí presentes (Jaramillo, T.C., Paiba A.J. y Henao, M.A., 2008), siendo los indicadores de biodiversidad algunos de los elementos comúnmente utilizados para el estudio de dichas comunidades, riqueza, densidad y diversidad, pueden ser indicadores útiles para evaluar grado de conservación de un ecosistema o el estado del mismo en determinado tiempo. Por su parte, el estudio de la regeneración natural amplia el conocimiento de individuos juveniles y permite discutir aspectos de dinámica de las comunidades vegetales y su relación con otros estadios de vida.

El presente trabajo, tuvo el objetivo de contribuir a la caracterización de la comunidad de plántulas establecidas en un fragmento de bosque de planicie costera, respondiendo a dos preguntas específicas: (*i*) ¿Cómo cambia la riqueza y diversidad de especies para la comunidad de plántulas en un fragmento de floresta alta de restinga húmeda?; (*ii*) ¿Existe similitud entre composición de especies en la lluvia de semillas y la composición de especies de plántulas establecidas?

REVISION DE LITERATURA

Paisaje de planicie costera

El paisaje de planicie costera corresponde a un ambiente sedimentario cuaternario (Coelho, M.R., Martins, V.M., Vidal-Torredo, P., Souza, C.R., Perez, X.L., Vazquez, F. 2010), de acuerdo con Suguio, K., Martin, L., Bittencourt, A., Dominguez, J., Flexor., J.M. y Azevedo, A. (1985), la variación en el nivel relativo del mar, fue uno de los factores más importantes en la evolución de este tipo de paisaje, en particular, el litoral paulista presenta amplias planicies costeras hacia el sur, las cuales disminuyen al moverse hacia el litoral norte. Souza y Luna (2008), caracterizan la planicie costera como un sector con predominio de depósitos sedimentares de diversos orígenes, entre ellos se destacan los depósitos fluviales, marinos, depósitos coluviales, lacustres o mixtos.

Los ecosistemas asociados a sectores de planicie costera, presentan alta influencia marina y fluvio-marina y mayor dependencia de factores edáficos sobre factores climáticos (Conselho Nacional do Meio Ambiente - CONAMA, 1996). Souza, C.R. de G., Lopes, E.A. y Moreira, M.G. (2009), confirman una fuerte relación entre los factores suelo y estrato geológico, con la vegetación de floresta alta de restinga presente en el municipio de Bertioga y sugieren la misma relación para el litoral norte de Sao Paulo.

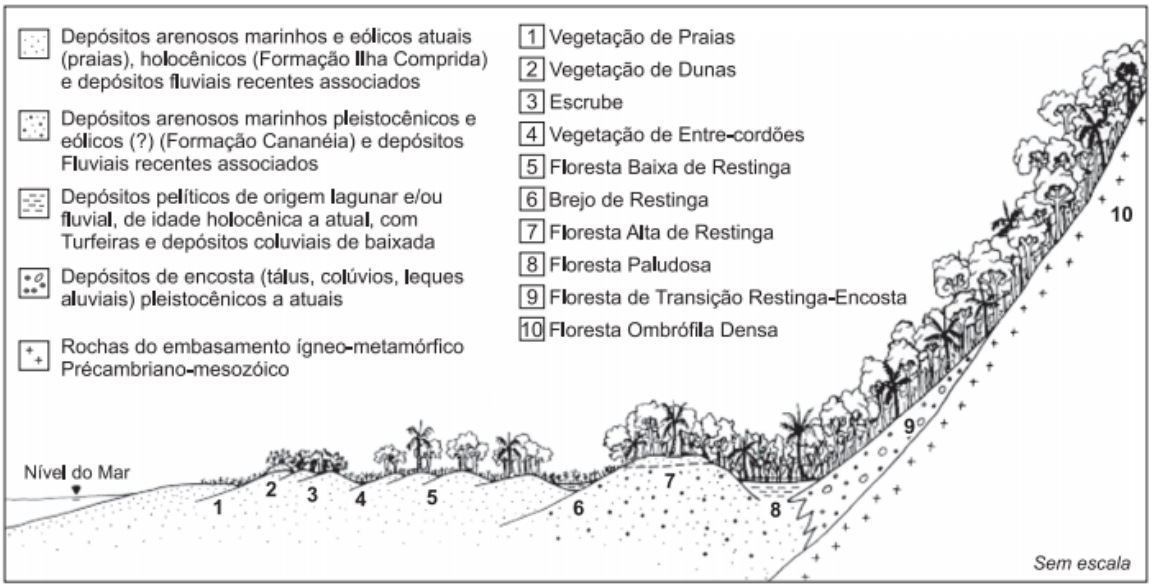


Figura 1. Esquema de la vegetación asociada al paisaje de planicie costera en el litoral paulista (Souza y Luna, 2008).

En el estado de Sao Paulo, los ecosistemas de planicie costera han sido sometidos a una intensa presión de carácter antrópico impulsando la degradación del ambiente, las intervenciones como ocupación de área protegida y crecimiento de áreas urbanas por especulación de tierras son algunas de las presiones más recurrentes (Souza *et al.,* 2009). Uno de los ecosistemas más conocidos en esta unidad geomorfológica (planicie costera) es la restinga, nombre que suele adjudicarse a los ecosistemas del litoral en forma genérica, comúnmente se ha adoptado el termino restinga para designar algunas de las formaciones vegetales que convergen en la planicie costera, sin embargo, otras fisionomías vegetales están presentes a lo largo del paisaje de planicie, en la figura 1. se observa un esquema de dichos ecosistemas (Souza y Luna 2008).

Los ecosistemas presentes en la planicie costera, comúnmente llamados de "restinga", presentan diferencias estructurales y fisionómicas marcadas, estos están condicionados por las características del suelo, nivel freático, grado de saturación, entre otros (Santos, 2007), las comunidades vegetales que allí convergen son denominadas como edaficas, considerando que presentan alta influencia fluviomarina (Coelho *et al.,* 2010). El bosque alto de restinga, es descrito como una fisionomía con predomino del estrato arbóreo, su dosel puede variar de abierto a cerrado y su altura oscila entre los 10 a 15 m, con algunos individuos emergentes que alcanzan los 20 m, los bosques de restinga se destacan por una alta diversidad de epifitas que se atribuye a la alta humedad del ambiente (CONAMA, 1996). Entre las especies más abundantes se destacan varias especies de la familia Myrtaceae y especies como *Amaioua intermedia, Calophyllum brasiliense, Eugenia stigmatosa. Guapira opposita, Maytenus robusta,* entre otras (Martins, S.E., Rossi, L., Sampaio. P. y Magenta, M.A., 2008).

Regeneración del bosque

La transformación del bosque es causada principalmente por la actividad humana que provoca disturbios y a la vez reducción de las coberturas de bosques, dejando como consecuencia fragmentos con una estructura y composición diferentes a la original (Correa *et al.,* 2001).

De acuerdo con Ricklefs (2003), las perturbaciones pueden dar lugar a procesos de regeneración, sin embargo, para que una comunidad de plantas pueda mantener una tasa de renuevo o de regeneración de especies al interior del bosque, es preciso que las condiciones ambientales le permitan la germinación de nuevos individuos y establecimiento juveniles. A su vez el establecimiento de nuevos individuos está sujeto a la acción de factores ambientales por lo que la regeneración natural puede presentar una composición y fisionomía diferente a la composición ya establecida u original (Rodrigues, 2000).

La llegada de semillas al suelo, es parte del proceso de dispersión de especies adultas, la dispersión ha sido ampliamente abordadas estudios fenológicos de comunidades vegetales, para describir la distribución temporal de fenofases: floración, fructificación, y lluvia de semillas (Zimback 2016), sin embargo, estos estudios no relacionan dichos patrones descritos con la manutención de la diversidad de especies adultas o en otros estadios de vida. Se destacan Marques y Oliveira (2008) quienes analizaron la llegada de semillas y el establecimiento de plántulas, explicado las diferencias con respecto a la especialización de nicho, entendido como diferentes agentes dispersores y polinizadores para especies vegetales en diversas comunidades.

La disponibilidad de semillas es muy importante en una comunidad, las fases del ciclo de regeneración dependen de esa disponibilidad de semillas. Si las semillas de todas las especies llegaran al suelo en todos los meses del año, las interacciones de competencia en el estadio de plántula serían más fuertes, con la probabilidad de generar exclusión competitiva de aquellas especies con menor habilidad competitiva. Por lo tanto, la llegada de semillas de una especie en periodos distintos a otras especies puede reducir la competencia y favorecer a la plántula en su estadio de vida más crítico (Zimback, 2016).

Medidas de riqueza y diversidad

La riqueza de especies es uno de los parámetros más utilizados para describir una comunidad, el total de especies presentes en un área determinada puede ser la aproximación más simple hacia la diversidad de dicho ensamble de especies (Brown, R.L., Jacobgs, L.A. y Peet, R.K., 2007), es conocida como riqueza especifica o diversidad de orden cero (q=0) y está

determinada por el número total de especies en un espacio definido Moreno, C.E., Barragán, F.P., Pineda, E. y Pavón, N.P. (2011).

Por su parte, la diversidad biológica, es abordada desde dos enfoques, el primero, la define como el resultado de un proceso evolutivo que confiere a las comunidades una estructura y función propias; el segundo, explica las comunidades como arreglos de especies que interactuaran entre sí y con su ambiente (Halffter, 1994). Halffter, G., Soberon, J., Koleff, P. y Melic, A. (2005) describen estos dos enfoques como complementarios, argumentando que el número de especies presentes en un lugar son determinadas tanto por las interacciones ecológicas como por su historia evolutiva.

Para entender los elementos históricos y ecológicos que intervienen en la diversidad en un espacio, existen tres términos ampliamente conocidos, diversidad alfa, diversidad beta y diversidad gamma, todos relacionadas con la riqueza de especies. La diversidad alfa o puntual, es el reflejo de las interacciones ecológicas en un espacio puntual; la diversidad gamma o pool regional, consecuencia de procesos histórico - geográficos e influenciada por alfa y beta; y la diversidad beta, como el recambio de especies entre dos puntos, medida a través del espacio (dos comunidades), o del tiempo (mismo lugar a través del tiempo); esta última (beta) entendida como el enlace entre local y regional (Halffter *et al*., 2005).

De acuerdo con Serrudo-Gonzales y Arteaga-Voigt (2011), la diversidad de especies, es una expresión que relaciona la riqueza (número de especies) y la abundancia de dichas especies (número de individuos). Para su estimación comúnmente son utilizados un amplio número de índices de diversidad, sin embargo, dichos índices no deben ser confundidos con la diversidad, más bien son medidas de entropía o incertidumbre de un ensamble de especies (sistema), Jost (2006), afirma que la entropía de un sistema es diferente del número efectivo de elementos que componen dicho sistema.

Jost (2006); Hill (1973); Moreno *et al.* (2011), consideran que dichos índices no son representativos de la diversidad, y expresan la necesidad de encontrar expresiones matemáticas que estén más en sintonía con la significancia biológica o ecológica de la diversidad; concepto que ha sido objeto de controversia debido a las diferentes interpretaciones, semánticas y técnicas Moreno *et al.* (2011). Hurlbert (1978) describió como una dificultad de los índices, el hecho de que estén diseñados con bases puramente

matemáticas, sin consideración de la definición de diversidad en términos ecológicos. Un ejemplo de ello, es el índice de Shannon, comúnmente usado para mensurar la diversidad de especies en una comunidad, aunque su resultado no solo no corresponde a la diversidad, sino a una expresión de incertidumbre que no es comparable con otras comunidades o través del tiempo (Jost, 2006; Moreno *et al.,* 2011).

Cada índice tiene de interpretación diferente, no siempre bien aplicada cuando se describe una comunidad (Moreno *et al*., 2011), en el caso del índice de Shannon (H), el resultado se expresa en diferentes unidades, denominadas nats, si el logaritmo usado es base *e*; bits cuando la base es 2; o decits si la base es 10 (Toumisto, 2010).

La diversidad en ecología de comunidades, corresponde a un promedio de las abundancias relativas, si una comunidad tuviera especies con la misma abundancia relativa, estas serían equivalentes en número y por tanto la diversidad sería igual a la riqueza específica o número de especies (Hill, 1973). Por ejemplo, el índice de Shannon expresa el grado de incertidumbre de la identidad de un individuo seleccionado al azar en un ensamble de especies, si en dicha comunidad las especies tienen las mismas abundancias, la entropía será alta, aunque a la diversidad no lo sea; de acuerdo con Jost (2006) este reconocido índice o entropía se puede expresar como diversidad, al transformarlo al número efectivo de especies, por lo que propuso diferentes ecuaciones de diversidad con base en la trasformación de los índices tradicionales como Shannon y Simpson, la propuesta de Jost permite obtener una interpretación más fácil de la diversidad y hacer comparaciones entre comunidades o a través de tiempo.

OBJETIVOS

Describir la lluvia de semillas y la comunidad de plántulas establecidas en un fragmento de bosque alto de restinga húmeda.

(i) Analizar la variación temporal de la diversidad de especies para la comunidad de plántulas al interior del fragmento.

(ii) Evaluar el grado de similitud entre la composición de especies en la lluvia de semillas y la composición de especies de plántulas.

METODOLOGIA

Área de estudio

El área de estudio se localiza en el municipio de Caraguatatuba, litoral norte del Estado de Sao Paulo, Brasil, corresponde a un fragmento de bosque de planicie costera de 71.53 hectáreas, con una altitud de 6 metros sobre el nivel del mar (S 23°38’22.8’’ y O 45°38’59.2’’); de acuerdo con Zimback (2016), la formación forestal allí presente está clasificada como floresta alta de restinga húmeda (*FaRu*).

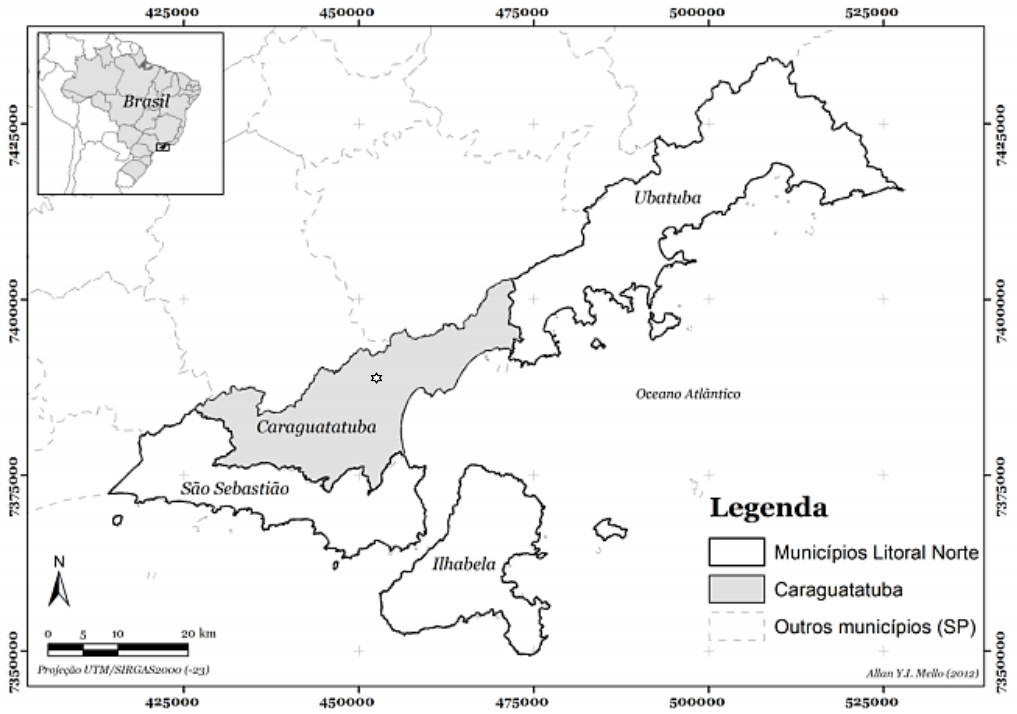


Figura 2. Localización del municipio de Caraguatatuta, estado de Sao Paulo (Asmus, G.F., de Mello, A.Y.I., Seixas, S.R. de C. & Batistella, M., 2013)

Con una temperatura media anual de 24.5 °C, es una región cálida cuya mínima media anual desciende hasta 18.2 °C, mientras que la máxima media anual alcanza 34.5 °C. El régimen de precipitación no tiene una estación seca bien definida, su media anual es de 1784 mm, con un aumento de precipitaciones durante el verano, máxime el mes de enero (Bertoncello, R., Oliveira, A.A., Holl, K.D., Pasonato, M.P. y Martini, A.M.Z., 2016).

Souza y Luna (2008), describen la planicie costera de Caragatatuba, como un sector con predominio de depósitos marinos del holoceno, cortados por estrechas planicies fluviales y depresiones paleolagunares; de acuerdo con ellos, el área del presente estudio, está situada sobre la unidad cuaternaria denominada *Cordones litoraneos y terrazas marinas holocenicas* (*LHT*), caracterizada por depósitos de arenas medias a muy finas, regularmente cubiertas por depósitos eólicos actuales, y con un nivel freático de 1.1 a 0.4 m de profundidad.

El fragmento de vegetación objeto de estudio, presenta una topografía plana a ondulada (Zimback, 2016), por su proximidad a un área de expansión urbana no se descartan presiones derivadas de intervención antrópica.

Muestreo de plántulas

El fragmento de bosque fue dividido utilizando una malla de referencia de 100 x 100 m, este sistema de coordenadas básico, permitió la ubicación de las parcelas para caracterización de la vegetación arbórea, con un tamaño de 20 x 20 m y separadas 80 m entre sí. Luego de excluir aquellas áreas con presencia de claros y un buffer de 30 m en áreas de borde, se instalaron 40 parcelas en total (Figura 3. Distribución de parcelas al interior del fragmento de bosque (Moretto, 2012; Zimback, 2016). Los cuadros rojos representan las parcelas de 20 x 20 m.).

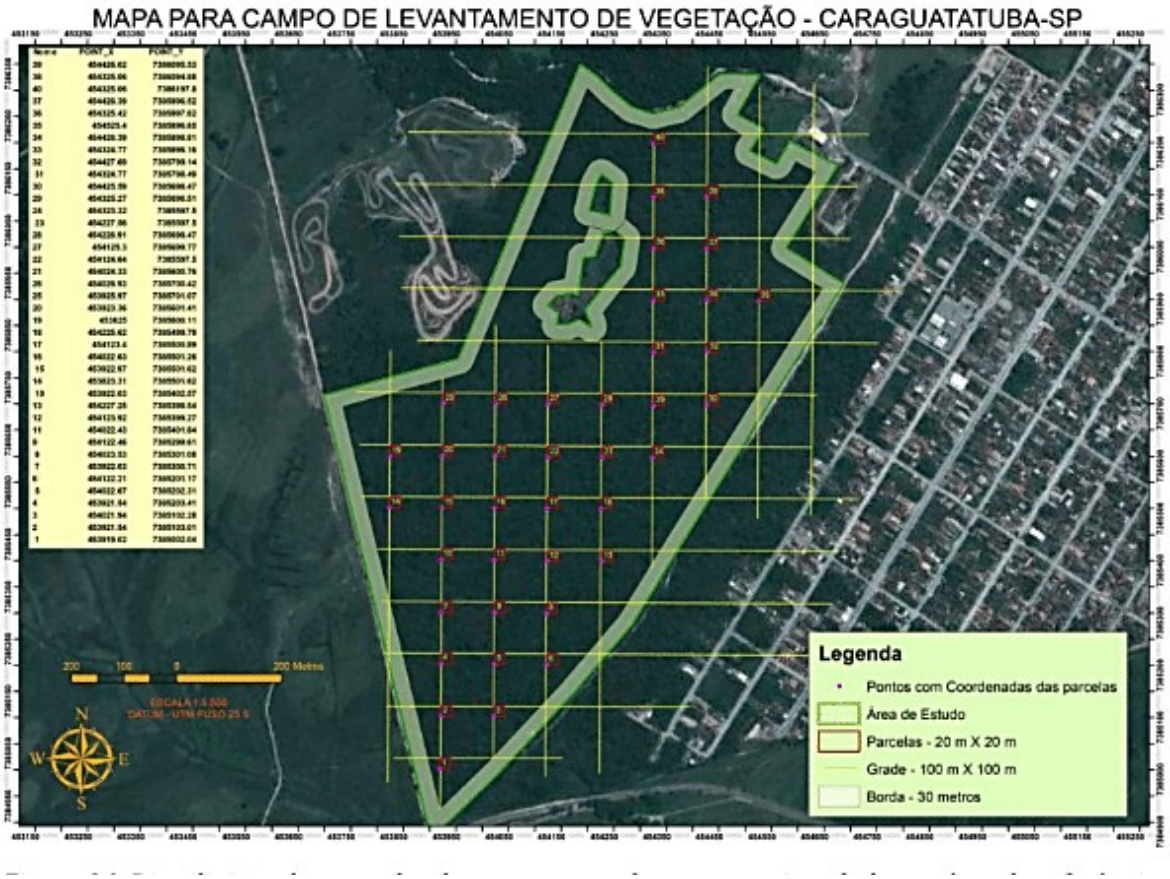


Figura 3. Distribución de parcelas al interior del fragmento de bosque (Moretto, 2012; Zimback, 2016). Los cuadros rojos representan las parcelas de 20 x 20 m.

Para el levantamiento de plántulas, al interior de cada parcela de 20 x 20 m, fueron instaladas 3 subparcelas de 1 x 1 m, el esquema de ubicación de subparcelas puede apreciarse en la Figura 4. Esquema de ubicación de trampas de semillas y subparcelas de plántulas en cada parcelaEn cada subparcela, se registraron los individuos con alturas en el rango de 10 – 50 cm, procurando excluir lianas y herbáceas, los individuos registrados fueron marcados con una placa de aluminio numerada para su identificación durante cada censo; la captura de datos inició en octubre de 2012, las plántulas fueron censadas cada seis meses durante 2 años. La identificación de especies se realizó por medio de la colecta de muestras botánicas y el apoyo en registros fotográficos de las plántulas, el material vegetal colectado fue consignado como colección de referencia en el Laboratorio de Ecología de Florestas Tropicales - Labtrop, IB-USP, aquellos individuos cuya identificación no llegó a nivel de especie, fueron

agrupados de acuerdo a sus características bajo la denominación de morfoespecies (Moretto, 2012).

Muestreo de semillas

En conjunto con las subparcelas de plántulas, fueron instalados 3 colectores de semillas por parcela, completando 120 en todo el fragmento, la estructura del colector fue elaborada con tubos de PVC y cubierta por tejido de nylon de 1 mm^2, con una dimensión de 0.5 x 0.5 m y levantados 0.5 m del suelo. La colecta del material reproductivo se inició en noviembre de 2012, las semillas fueron recogidas de los colectores cada mes a lo largo de tres años, por las características de la trampa solo se recolectaron semillas en tamaño superiores a 1 mm^2 (Zimback, 2016).

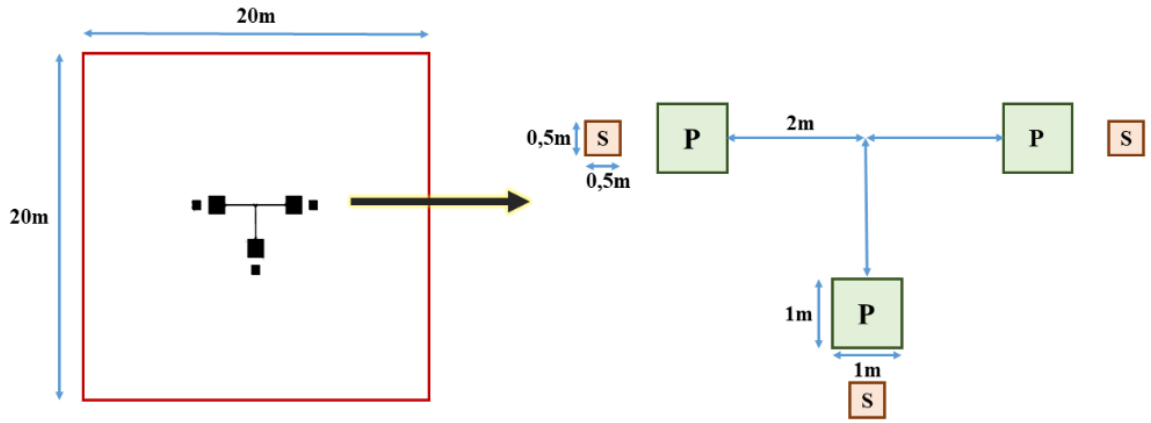


Figura 4. Esquema de ubicación de trampas de semillas y subparcelas de plántulas en cada parcela, tomado y ajustado de Zimback (2016)

La identificación de especies o morfotipos, se realizó con ayuda de la colección de semillas del laboratorio Labtrop IB-USP, mediante consulta en herbario, revisión de literatura y bancos de datos de semillas.

Análisis de datos

La descripción general de arribo de semillas, fue elaborada con base en los datos publicados por Zimback (2016), quien evaluó ampliamente las características de la lluvia de semillas para el mismo fragmento de bosque. La composición de especies y riqueza especifica fueron los principales parámetros utilizados para caracterizar los dos estadios de vida, en el caso de

la comunidad de plántulas, adicionalmente se evaluaron variables estructurales como densidad y categorías de tamaño.

La riqueza especifica al interior del fragmento de bosque (diversidad de orden cero ${}^{0}D$), fue determinada por el número de especies encontradas en cada censo para estadio de plántulas, y el número total de especies presentes en el caso de la lluvia de semillas.

Diversidad de plántulas

La diversidad de especies de plántulas en cada censo, se evaluó a través del índice de diversidad de Shannon, transformado al número efectivo de especies o diversidad absoluta ${}^{1}D$. De acuerdo con Jost (2006) este índice o entropía se puede expresar como diversidad al transformarlo al número efectivo de especies.

La trasformación del índice permite una interpretación más sencilla del resultado, especialmente cuando se pretende comparar comunidades, evitando sobreestimar los valores de similitud (Jost, 2006). A continuación, la ecuación propuesta por Jost para diversidad de orden 1.

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} Pi \ln \rho_i$$

Donde:

H’ = Índice de Shannon o entropía de Shannon

$$qD = \exp(H')$$

$$qD = exp\ (-\sum_{i=1}^{s} Pi \ln Pi)$$

Donde:

${}^{q}D$ = diversidad de la comunidad según el índice de Shannon;

q = 1

S = total de especies;

Pi = abundancia proporcional de la especie i

De acuerdo con Moreno *et al.,* (2011) el orden 'q' o exponente, es el que define cuan sensible es la estimación de la diversidad ante especies raras o comunes, con base en las abundancias de dichas especies, por ejemplo, cuando *q* es igual a cero (riqueza especifica), el cálculo es insensible a las abundancias de las especies, pero cuando el orden es igual uno todas las especies tienen el mismo peso que su abundancia relativa.

Para su interpretación es importante recordar que el concepto de diversidad está ligado al concepto de equidad. Para un determinado número de especies, la diversidad tiene un valor mínimo cuando la abundancia está concentrada solamente en una especie, mientras que todas las demás quedan con un solo individuo; y tiene un valor máximo cuando todas las especies son igualmente comunes (Moreno *et al*. 2011).

El procesamiento de datos se realizó a través del software R versión 3.5.1, usando el paquete estadístico 'vegan' versión 2.5-3.

Variación temporal de la diversidad de plántulas

Para medir la variación de la diversidad a través de los cuatro censos, se estimaron los índices de Jaccard (1908) y Bray–Curtis (1957), mediante los cuales se evaluó el grado de disimilitud entre censos, tomando como referencia el censo inicial, la distancia fue calculada para las combinaciones C1-C2, C1-C3 y C1-C4 (C, indica el censo).

El tratamiento de datos se realizó a través del software R versión 3.5.1, utilizando el paquete estadístico 'vegan' versión 2.5-3.

Similitud de la composición de semillas y plántulas

Para testar si existe relación entre la composición de especies en lluvia de semillas y la composición de especies en el estadio de plántulas, se realizó un análisis de similitud de Jaccard (1908), el cual permite identificar si los conjuntos de especies comparten elementos en algún porcentaje, a partir de presencia – ausencia de los componentes del conjunto. Para el análisis antes mencionado fueron excluidas aquellas especies cuya determinación quedó en el estatus de morfoespecie, con el propósito de no sobreestimar el grado de similitud entre los dos estadios y, asumiendo la premisa de que una plántula determinada al nivel de género o morfoespecie, por ejemplo, *Eugenia sp1*., no necesariamente corresponde a la misma semilla identificada como *Eugenia sp1*.

$$T = Nc\ /(Na + Nb + Nc)$$

Donde:

T = coeficiente de Jaccard;

Nc = número de elementos compartidos;

Na = número de elementos en el conjunto a;

Nb = número de elementos en el conjunto b.

El resultado del coeficiente oscila entre cero y uno, para su interpretación se asume que el grado de similitud será máximo, si es igual a uno, todos los elementos son compartidos; o el grado de similitud será mínimo, cuanto más se aproxime a cero el resultado, en el último caso no existirían elementos compartidos entre los dos ensambles de especies (Melo, 2004).

RESULTADOS

Descripción general de semillas

El muestreo de lluvia de semillas registró un total de 18616 individuos, distribuidos en 32 familias botánicas y 82 especies o morfoespecies (Anexo 2.). A lo largo de todo el muestreo las familias con mayor abundancia de semillas fueron Urticaceae (12722 semillas), Euphorbiaceae (2193 semillas), Araliaceae (810 semillas) y Primulaceae (537 semillas); en la Figura 5. Familias botánicas con mayor abundancia en la lluvia de semillasse observan las 10 familias con mayores valores de abundancia.

La especie *Coussapoa microcarpa* (Urticaceae), agrupó el mayor número de semillas con un total de 12561, lo que equivale a 67.4 % del total se individuos.

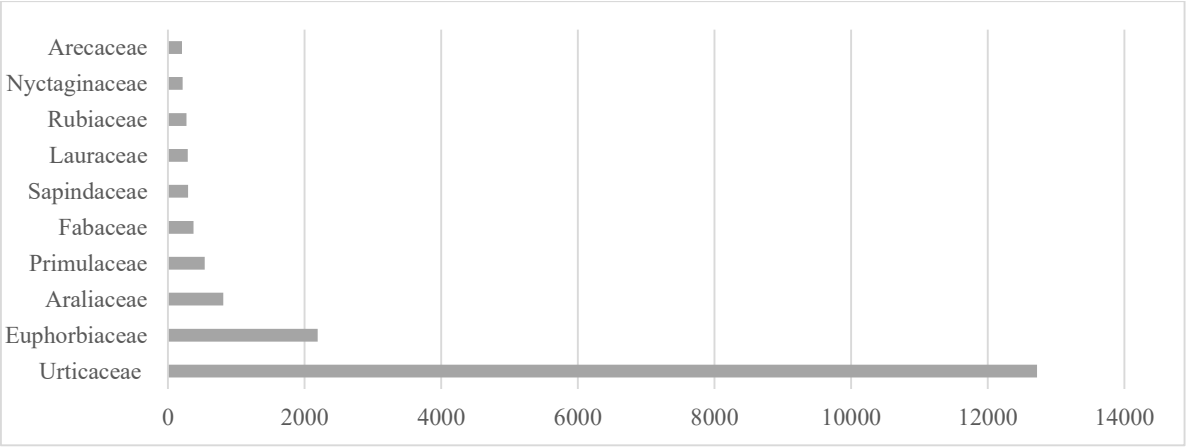


Figura 5. Familias botánicas con mayor abundancia en la lluvia de semillas. Datos publicados por Zimback (2016).

Aquellas familias que se destacan por presentar mayor riqueza de especies corresponden a Myrtaceae (22 especies), Fabaceae (9 especies), Euphorbiaceae (5 especies) y Lauraceae (5 especies). El valor de riqueza específica para toda la lluvia de semillas fue de 82 especies.

El 78% de las semillas presentes en el muestreo, están bajo la categoría sucesional denominada especies pioneras (Figura 6. Abundancia de semillas por categoría sucesional. P = pioneras, SI = secundarias iniciales, ST = secundarias tardías, CL = climax y NC = no clasificadas.), de

acuerdo con las categorías descritas por Gandolfi (1995), estas especies son comunes en bordes y claros del bosque, tienen alta dependencia de la luz y baja tolerancia a la sombra (Gandolfi et al., 1995), lo cual dificulta su desarrollo en el sotobosque. Por su parte, la abundancia de semillas de especies secundarias y climax es baja (16% de individuos), sugiriendo que el potencial de regeneración representado en la llegada de semillas, es limitado para aquellas especies de plantas que soportan el sombrío parcial a total.

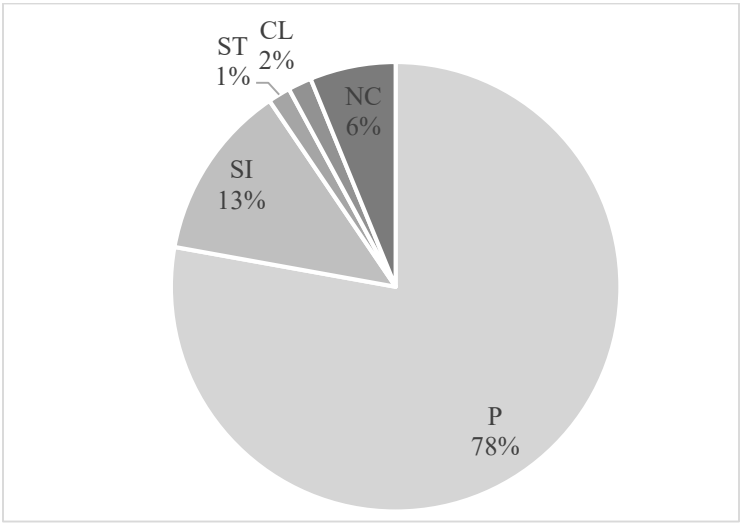


Figura 6. Abundancia de semillas por categoría sucesional. P = pioneras, SI = secundarias iniciales, ST = secundarias tardías, CL = climax y NC = no clasificadas.

Las categorías sucesionales para las especies de semillas, fueron asignadas de acuerdo a información secundaria de Ivanauskas, N.M., Rodrigues, R.R. y Nave, A.G. (1999); Meyer, L., Gasper, A.L., Sevegnani, L., Schorn, L.A., Vibrans, A.C., Lingner, D.V., Verdi, M., Santos, A.S., Dreveck, S. y Korte, A. (2013); Ramos, E., Torres, R.B., Veiga, R.F.A., y Joly, C.A. (2011). Las especies que no disponían de información suficiente para asignar una categoría, quedaron bajo es estatus de NC (no clasificada).

Descripción general de plántulas

A lo largo de los 2 años de muestreo, la composición de plántulas registró un total de 717 individuos, distribuidas en 31 familias botánicas y 138 especies o morfoespecies, 17 individuos quedaron bajo el estatus indeterminado por la dificultad de colectar una muestra botánica que permitiera su posterior identificación (Anexo 1). Las familias con mayores valores de abundancia fueron: Myrtaceae (206 individuos), Anacardiaceae (91 individuos),

Annonaceae (49 individuos) y Lauraceae (41 individuos), Figura 7. Valores de abundancia registrados por cada familia botánica

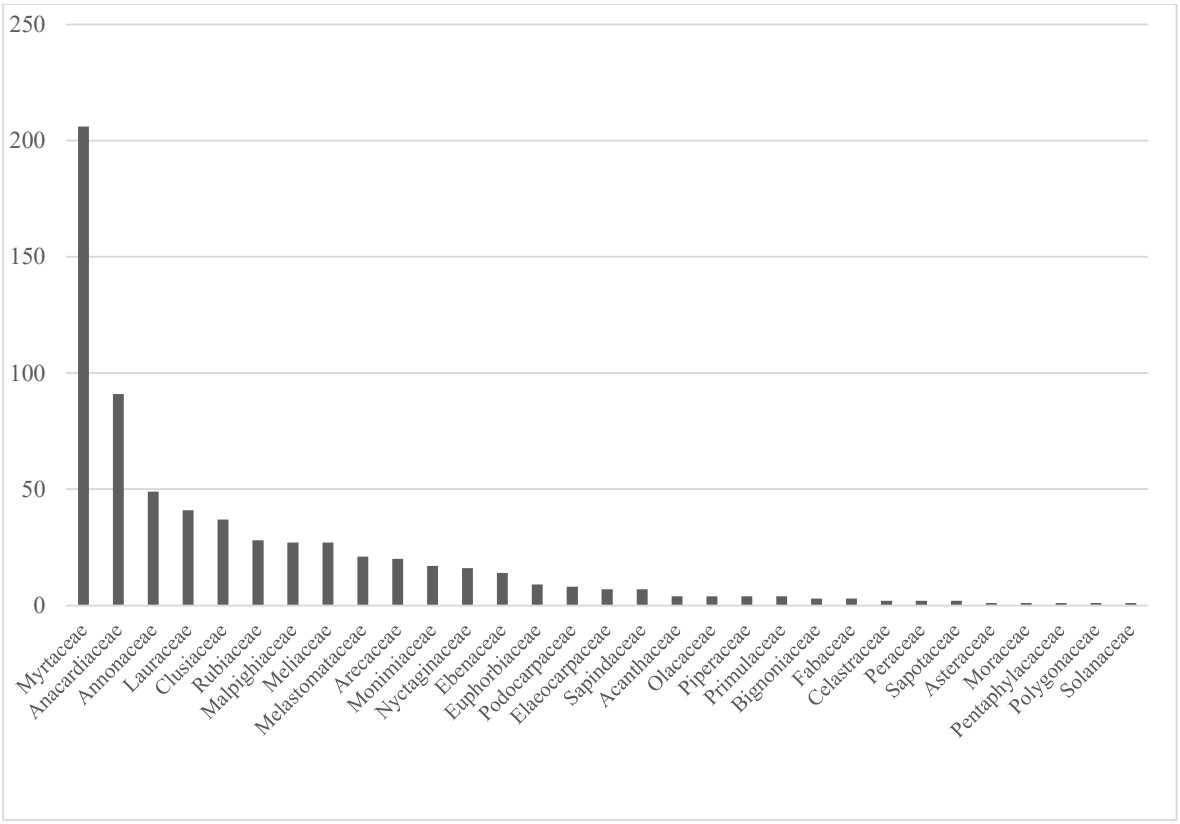


Figura 7. Valores de abundancia registrados por cada familia botánica en el estadio de plántulas.

Aquellas familias botánicas con mayores valores de abundancia, tienden a ser las que agrupan el mayor número de especies, exceptuando la familia Anacardiaceae con un alto valor de abundancia representado en la especie *Tapirira guianensis* Aubl., Figura 8. (a) Familias botánicas con mayores valores de abundancia; (b) familias botánicas con mayor número de especies. El mayor valor de riqueza de especies, corresponde a la familia Myrtaceae (23 especies), seguida de Rubiaceae (14 especies), Lauraceae (11 especies) y Annonaceae (10 especies). Compilado

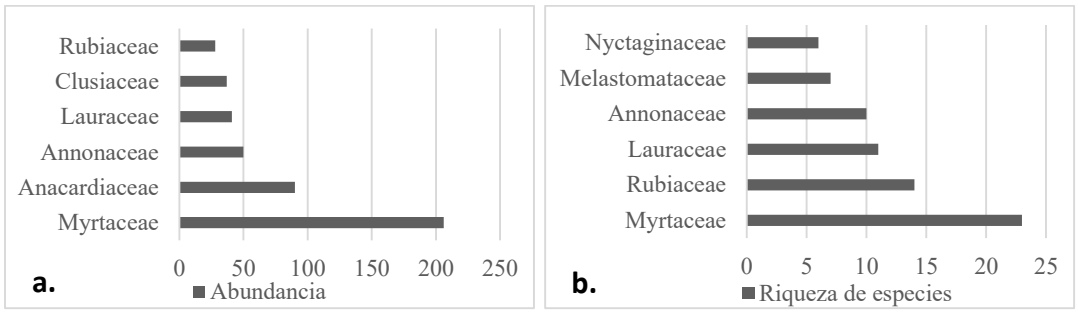


Figura 8. (a) Familias botánicas con mayores valores de abundancia; (b) familias botánicas con mayor número de especies.

Riqueza específica

Para evaluar la riqueza específica, fueron contadas todas las especies presentes por parcela en cada censo, a lo largo de los dos años de monitoreo, el valor de riqueza mostró un comportamiento estable con una media de 6.5 especies/parcela (+- 0.4). Durante los tres primeros censos, el 50% de las parcelas presento un valor de riqueza de 3 – 9 especies, agrupándose entre el primer y tercer cuartil con una ligera asimetría en la distribución de datos (Figura 9. Diagrama de distribución de riqueza especifica por censo. C1: censo 1, C2: censo 2, C3: censo 3 y C4: censo 4.). El valor máximo de diversidad fluctuó entre 15 y 18 especies por parcela, mientras que algunas llegaron a cero debido a la ausencia de individuos.

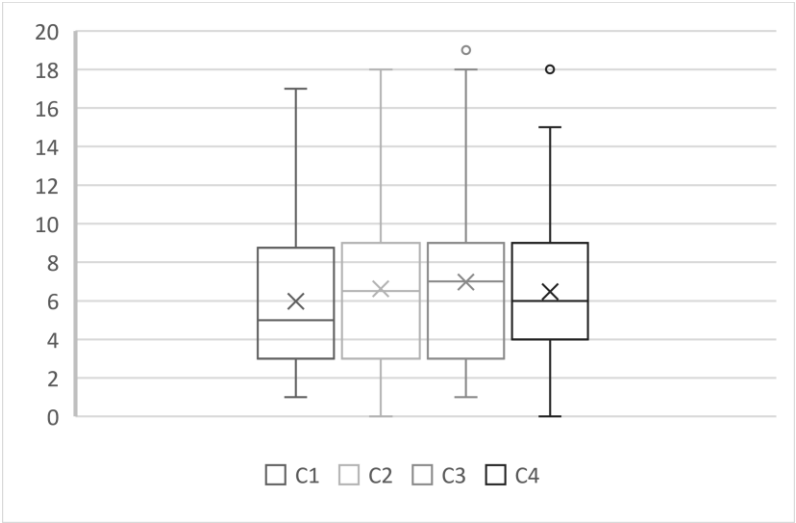


Figura 9. Diagrama de distribución de riqueza especifica por censo. C1: censo 1, C2: censo 2, C3: censo 3 y C4: censo 4.

En todos los censos se observó un sesgo positivo con una mayor dispersión de datos hacia los mayores valores de diversidad, se pueden observar valores atípicos de 19 y 18 especies durante el tercer y cuarto censo.

Densidad de plántulas

La densidad media de plántulas a lo largo de todo el muestreo, corresponde a 12.5 plántulas/3m^2 (+-0.9), presentando el menor valor durante el cuarto censo con 11.1 plántulas/3m^2. A través de los cuatro censos, el conjunto de plántulas mostró una amplia dispersión en los valores de densidad de individuos (sesgo positivo); para el primer y tercer censo el 50% de las parcelas reportó valores de 4 – 15.7 plántulas/3m^3, mientras que en los censos 2 y 4 fue de 5 – 13.7 plántulas para el 50% de las parcelas (Figura 10. Diagrama de distribución de la densidad / parcela para cada censo. C1: censo 1, C2: censo 2, C3: censo 3 y C4: censo 4.).

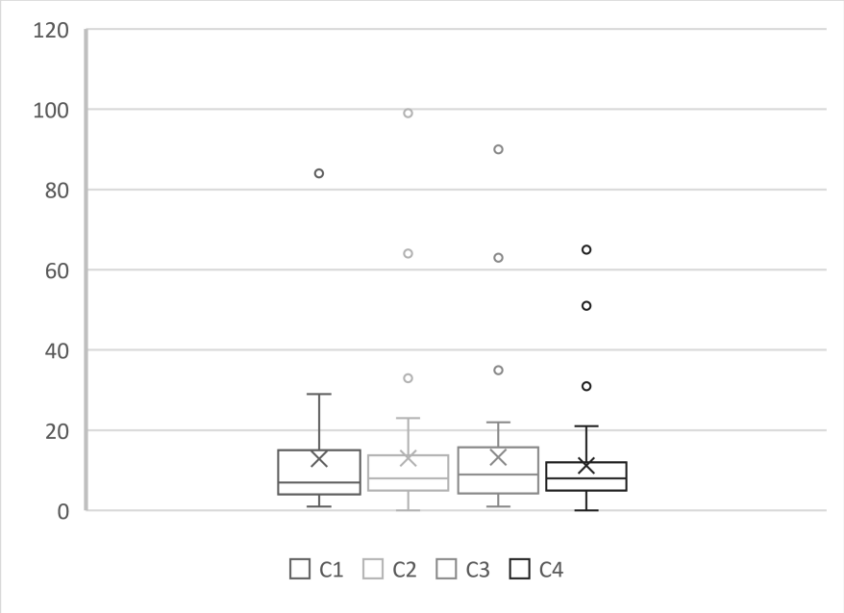


Figura 10. Diagrama de distribución de la densidad / parcela para cada censo. C1: censo 1, C2: censo 2, C3: censo 3 y C4: censo 4.

Los valores atípicos positivos son observados en los cuatro censos, estos alcanzan las 84 - 99 plántulas/parcela y en varios de los casos corresponden a parcelas que agrupaban un alto

número de individuos de la especie *T. guianensis;* también se registran valores atípicos que llegan a cero plántulas/parcela durante los censos dos y cuatro.

Densidad de plántulas y riqueza de especies

Para evaluar la relación entre el número de individuos y la riqueza de especies presentes en cada censo, se utilizó el coeficiente de determinación (r^2). El diagrama de dispersión muestra una relación positiva entre los dos parámetros, con un valor de r^2 que tiende a aumentar a través de los censos 0.69 (censo 1) – 0.8 (censo 4). Para todos los censos, el coeficiente indica que un alto porcentaje (>60%) de la riqueza de especies, puede estar explicado en el número de individuos presentes en cada censo; en el caso particular del censo número cuatro, el coeficiente de determinación alcanza un valor de 0.8, de forma general se puede decir que el número de individuos puede explicar en una proporción de hasta 80% el valor de riqueza de especies.

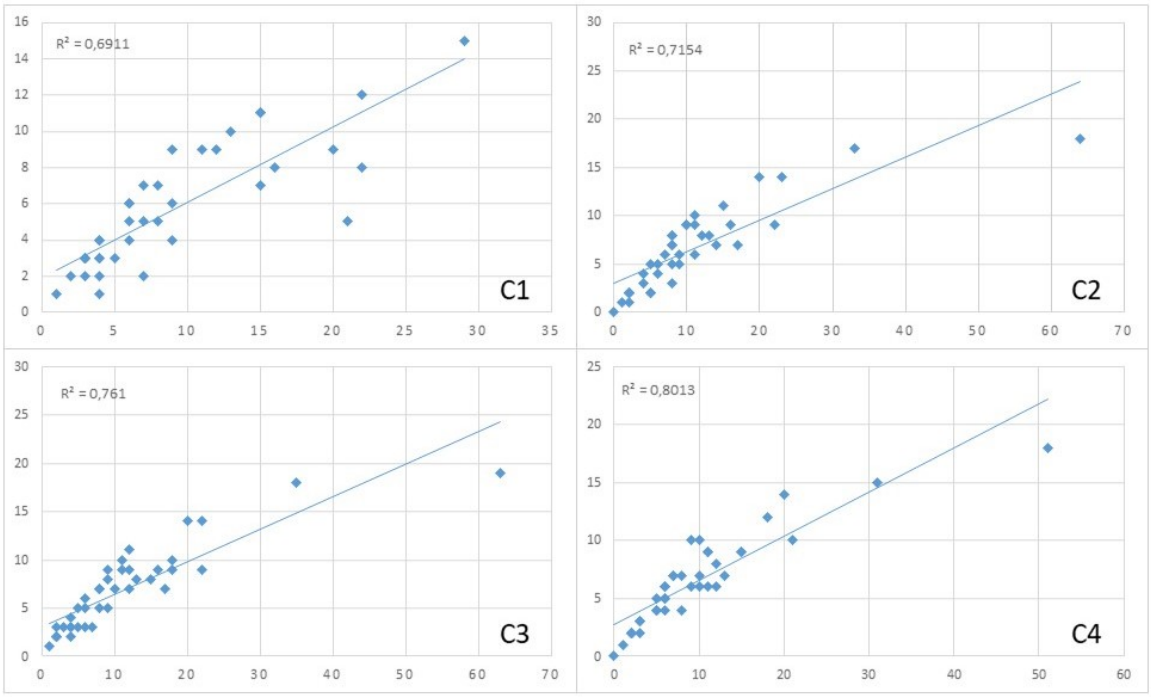


Figura 11. Numero de plántulas y riqueza específica a través de los cuatro censos. El eje *y* representa el número de especies, el eje *x* contiene el número de individuos.

Clases de tamaño

La distribución de tamaños a través de los diferentes censos, muestra una tendencia a agrupar el mayor número de individuos en las menores categorías, para todos los censos el más alto número de plántulas se concentró en la primera categoría de tamaño (10 – 19.9 cm), responsable de 73.1% de individuos (censo 1) y 42.6% individuos (censo 4). Sin embargo, es posible apreciar que un porcentaje de plántulas puede ingresar a la siguiente clase de tamaño de un censo a otro, de la clase dos hasta la cinco, se observa una ganancia de individuos desde el segundo censo en adelante; lo anterior nos permite suponer que las plántulas establecidas presentan una tasa de crecimiento significativa y un porcentaje de ellas consigue ascender a la siguiente categoría de tamaño en un lapso de seis meses, tiempo que transcurre entre censos, este evento es mucho más marcado entre las categorías uno y dos (Figura 12. Frecuencia de clases de tamaño para cada censo. Clase 1 = 10 – 19.9; clase 2 = 20 – 29.9; clase 3 = 30 – 39.9; clase 4 = 40 – 49.9 y clase 5 = ≥50).

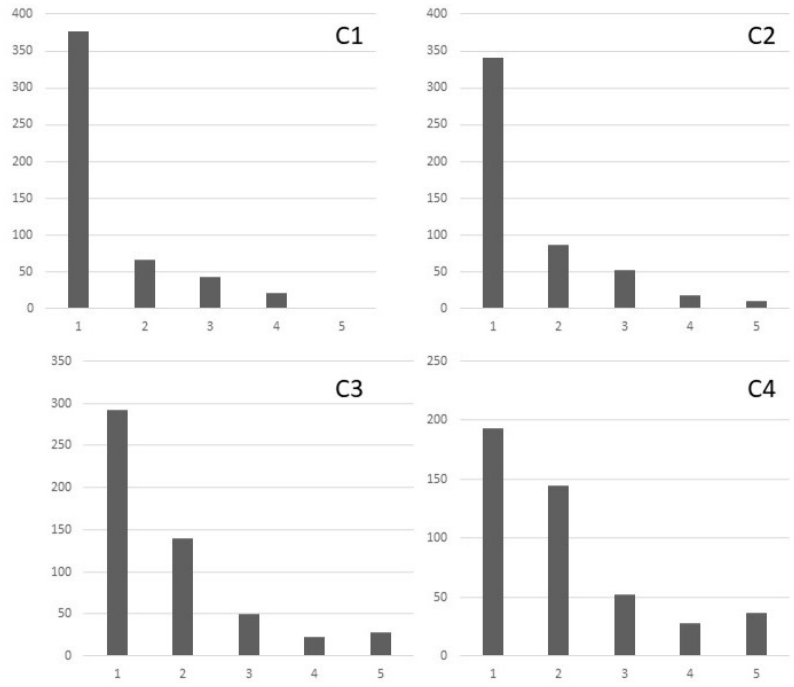


Figura 12. Frecuencia de clases de tamaño para cada censo. Clase 1 = 10 – 19.9; clase 2 = 20 – 29.9; clase 3 = 30 – 39.9; clase 4 = 40 – 49.9 y clase 5 = ≥50

La distribución por clases de tamaño para el censo uno, presenta alta concentración de plántulas en una sola clase (1), mientras que las categorías superiores agrupan un numero bajo de individuos, al cabo de dos años, esta misma distribución expresa una tendencia más

homogénea de la comunidad de plántulas, mostrando todas las categorías de tamaño representadas por un mayor número de individuos.

Diversidad de especies de plántulas

Para estimar la diversidad de especies en el estadio de plántulas, se utilizó el índice de diversidad de Shannon transformado al número efectivo de especies, como resultado de este análisis se puede evidenciar que la diversidad de especies entre censos mantiene una tendencia estable, con un valor medio de 4.6 especies efectivas por parcela (+-1.0). Durante los censos 2 – 3, la distribución de datos presento similar comportamiento, con un 50% de parcelas agrupadas en un valor de diversidad de 2 a 6.4 especies efectivas; los valores máximos de diversidad alcanzan 10.6 especies efectivas por parcela durante los censos 1 y 3 (Figura 13. Diversidad en número efectivo de especies a través de los cuatro censos).

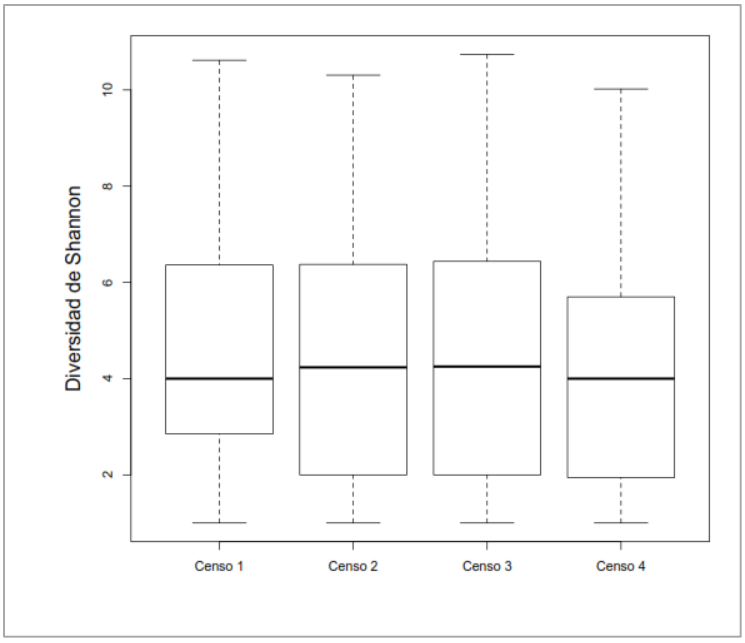


Figura 13. Diversidad en número efectivo de especies a través de los cuatro censos

Para todos los censos, se observó una amplia dispersión de datos con sesgo positivo, la tendencia de la distribución fue agrupar los valores de diversidad en el rango de 2 a 6 especies efectivas por parcela.

Variación temporal de la diversidad de plántulas

Para evaluar la variación de la diversidad de especies, fueron utilizados los coeficientes de Jaccard y Bray Curtis. El análisis se aplicó a las combinaciones C1-C2, C1-C3 y C1-C4 (C = censo), tomando el censo inicial como punto de partida para observar la distancia en los valores de diversidad a través del tiempo (Figura 14. Disimilitud de diversidad entre censos, coeficientes de Bray – Curtis y Jaccard).

El coeficiente Bray Curtis es una medida de diferencia entre dos conjuntos, el resultado obtenido evidencio una mayor disimilitud entre las combinaciones C1-C2 y C1-C3, en las que el 50% de las parcelas mostraron valores de 0 – 0.24, lo que indica que existe mayor distancia en términos de diversidad con el primer censo. Para todas las combinaciones el grado de similitud es muy bajo (inferior a 0.4), teniendo en cuenta que cuanto más se acerca a cero el resultado, menor es el grado de similitud entre censos.

El resultado anterior, fue confirmado por el coeficiente de Jaccard, cuyos valores mostraron mayor distancia en la diversidad de C1-C2 y C1-C3, el 50% de las parcelas en estas combinaciones se agruparon en los valores de 0 – 0.35, demostrando una mayor disimilitud de la diversidad entre los primeros censos; pese a que el último censo muestra mayor grado de similitud con respecto al primer censo (C1-C4), su valor medio es inferior a 0.5 por lo que es considerado bajo.

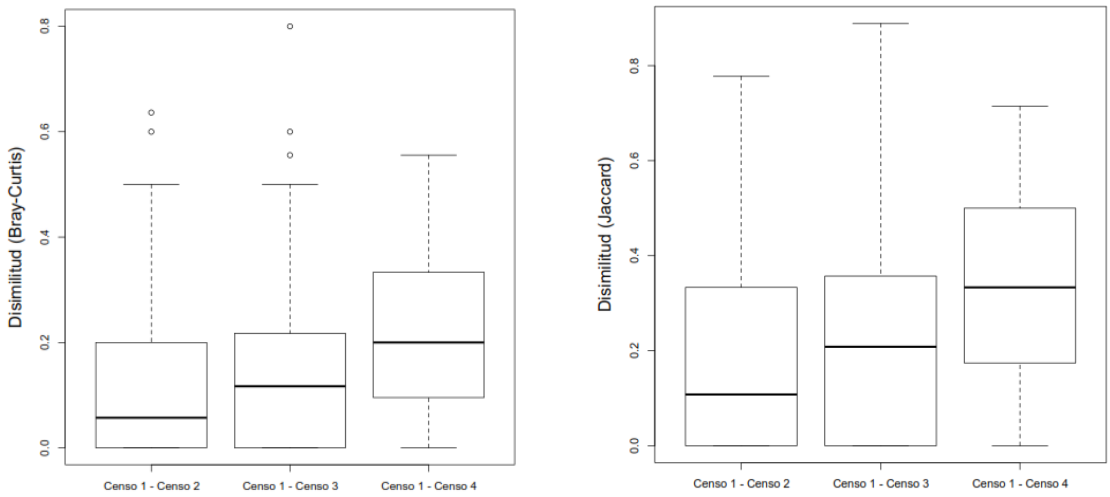


Figura 14. Disimilitud de diversidad entre censos, coeficientes de Bray – Curtis y Jaccard

Para los dos índices, la distribución de datos mostró una amplia dispersión y tendencia a agrupar el mayor número de parcelas hacia los menores valores de similitud.

Similitud de la composición de semillas y plántulas

Con el fin de comparar la composición de especies de ambos estadios de vida, fueron seleccionadas aquellas especies cuyo estatus de determinación llegara al nivel de género y especie, todas las mofoespecies fueron excluidas con el objetivo de no sobre estimar el valor de similitud entre plántulas y semillas.

Tabla 1. Especies compartidas por los dos estadios de vida

Nombre científico
Anaxagorea dolichocarpa
Euterpe edulis
Geonoma schottiana
Geonoma sp.
Jacaranda puberula
Tabebuia cassinoides
Calophyllum brasiliense
Diospyros brasiliensis
Sloanea guianensis
Alchornea triplinervia
Mabea piriri
Machaerium sp.
Ocotea aciphylla
Ocotea sp.
Guarea macrophylla
Calyptranthes sp.
Eugenia brasiliensis
Eugenia monosperma
Eugenia oblongata
Guapira opposita
Heisteria silvianii
Pera glabrata
Myrsine coriacea
Cupania sp.
Matayba intermedia
Solanaceae

Nombre científico
Myrcia racemosa

En total fueron seleccionadas 49 especies de plántulas y 56 de semillas, de las cuales 27 especies, son elementos comunes en los dos estadios de vida (Tabla 1. Especies compartidas por los dos estadios de vida). El grado de similitud de la composición de plántulas establecidas y la composición de lluvia de semillas, se evaluó a través del coeficiente de Jaccard, estimado en 0.34, resultado que sugiere que la composición de ambos estadios de vida, presenta baja similitud.

Para todas las especies de plántulas registradas a lo largo de los cuatro censos, solo el 20.3% de las especies están presentes en el estadio de semillas, algunas de ellas con valores de abundancia bajos.

CONCLUSIONES

Para el muestreo total de plántulas, el grupo de familias botánicas con mayores valores de abundancia coincidió con aquellas familias que agruparon el mayor número de especies, por lo que una mayor densidad de individuos en determinada familia, influyo en la riqueza de especies de la misma, este patrón fue observado en las principales familias de plántulas. En contraste, la lluvia de semillas mostró desacoplamiento entre la densidad de individuos por familia y su riqueza de especies.

La densidad de plántulas y la riqueza especifica presentaron una relación positiva, evaluada mediante el coeficiente de determinación, a través de los cuatro censos el ajuste de dicha relación tuvo una tendencia a aumentar, con mayores valores de r^2 hacia los últimos censos; en términos generales la densidad de individuos explico en un alto porcentaje (>69%) la riqueza de especies de plántulas establecidas en todos los censos.

La distribución de clases de tamaño para los cuatro censos, mostró una tendencia a agrupar el mayor número de individuos en las menores categorías de tamaño; se presume una tasa de crecimiento importante en las plántulas establecidas, lo cual permitió que un porcentaje de los individuos ingresaran a las siguientes clases de tamaño al cabo de seis meses (siguiente censo), esta relación se evidencio principalmente entre la primera y segunda categoría de tamaño, sin embargo, el aumento de frecuencia fue observado en todas las categorías, con menores valores en las clases de tamaño mayores, especialmente la clase cuatro, a partir de la segunda clase de tamaño (20-29.9 cm) el número de individuos decrece notablemente.

Para la comunidad de plántulas, el índice de diversidad de Shannon transformado al número efectivo de especies, registró un valor medio de 4.6 especies efectivas, sin embargo, una amplia distribución de datos se observó en todos los censos, con valores máximos que alcanzan 10.6 especies y mínimos de 1 especie efectiva, indicando una amplia variación en los valores de diversidad por parcela a cada censo. Para todos los censos el 50 % de parcelas se agrupo bajo los valores de diversidad de 2 a 6.2 especies efectivas.

Los valores de diversidad para el estadio de plántulas, presentaron un resultado semejante con los valores de riqueza específica, cuya tendencia a lo largo de los dos años de monitoreo

fue estable, con un valor medio de 6.5 especies/parcela (+- 0.4). Durante los tres primeros censos, el 50% de las parcelas presento un valor de riqueza de 3 – 9 especies.

Pese a que la densidad de plántulas presenta fluctuación través de los cuatro censos, el valor medio de diversidad a través de los mismos, presenta una tendencia estable, manteniéndose en 4.6 especies efectivas y con alta dispersión de datos a cada censo. Norden *et al* (2007), explican que la diversidad de una comunidad de plántulas puede permanecer constante, aunque su densidad varié a través de tiempo, en concordancia con lo anterior, este estudio mostró que la perdida y ganancia de individuos entre censos no alteró los valores de diversidad.

La lluvia de semillas, reveló una alta abundancia de individuos clasificados como pioneros, agrupando más del 70% del total de semillas colectadas a lo largo de los tres años de monitoreo, por lo anterior, se presume que la composición de especies puede estar siendo influenciada por la llegada de semillas desde los bordes del fragmento o desde fuera del fragmento. De acuerdo con Zimback (2016), el 94.4 % de semillas colectadas al interior del fragmento, se caracterizan por tener dispersión zoocoria, 64 especies allí presentes son transportadas principalmente por animales frugívoros (mamíferos y aves); este síndrome de dispersión predominante, nos sugiere que la composición de semillas puede estar afectada por especies de borde o de fuera del parche de bosque. Norden *et al.* (2007) y Hubbell (1980), describen que densidad desmedida de semillas de una sola especie, puede afectar la diversidad de la comunidad de plántulas por impulsar procesos de denso-dependencia.

Al contrastar la composición de la comunidad de plántulas con la lluvia de semillas al interior del fragmento de bosque, se encontró una alta disimilitud en la composición de especies entre los dos estadios de vida. Solo el 20.3% de todas las plántulas registradas, están representadas en el estadio de semillas, este resultado muestra que existe desacoplamiento en la composición de las dos comunidades. De acuerdo con Muller-Landau, H.C. y Nathan, R. (2000), aunque la llegada de semillas representa un potencial para reclutamiento, esta relación no es directa, existen procesos posteriores a la dispersión que condicionan la composición de la comunidad de plántulas emergentes.

BIBLIOGRAFIA

ASMUS, G.F., de MELLO, A.Y.I., SEIXAS, S.R. de C. y BATISTELLA, M. (2013). Análise sociodemográfica da distribuição de diarréias agudas em áreas de risco de inundação, Caraguatatuba – SP. *Revista VITAS – Visões Transdisciplinares sobre Ambiente e Sociedade, 3*(6).

BERTONCELLO, R., OLIVEIRA, A.A., HOLL, K.D., PASONATO, M.P. y MARTINI, A.M.Z. (2016). Cluster planting facilitates survival but not growth in early development of restored tropical forest. *Basic and applied Ecology*, *17*, 489-496.

BRAY, J.R. y CURTIS, J.T. (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, *27*, 325-349.

BROWN, R.L., JACOBS, L.A. Y PEET, R.K. (2007). Species richness: Small scale. *Encyclopedia of life sciences*, 8 p. doi: 10.1002/9780470015902.a0020488.

COELHO, M.R., MARTINS, V.M., VIDAL-TORREDO, P., SOUZA, C.R., PEREZ, X.L., VAZQUEZ, F. (2010). Relacao solo-relevo-substrato geológico nas restingas da planície costeira do estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Ciencia do solo, 34*(3).

CORREA, A., B. FINEGAN & C. HARVEY (2001). Evaluación y diseño de un paisaje fragmentado para la conservación de la biodiversidad. Revista Forestal Centroamericana. CATIE, 34: p35-41.

CONAMA – CONSELHO NACIONAL DO MEIO AMBIENTE (1996). Resolução N° 07. Diário oficial da União - DOU, São Paulo, Brasil, 23 de júlio de 1996.

GANDOLFI, S. (1995). Levantamento florístico e carácter sucessional das espécies arbustivo – arbóreas de uma Floresta Mesófila Semidecídua no município de Guarulhos, SP. *Revista Brasileira de Biologia, 55*(4), 753-767.

HALFFTER, G. (1994). ¿Qué es la biodiversidad?. *Lletres de Batalla 62*, 5-14.

HALFFTER, G., SOBERON, J., KOLEFF, P. y MELIC, A. (eds). (2005). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma *4*. m3m Monografías 3ercer milenio. 242p.

HILL, M.O. (1973). Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology, 54*(2), 427-432.

HUBBELL, S.P. (1980). Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forest. *Oikos, 35*, 214-229.

HURLBERT, S.H. (1978). The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology, 52*(4), 577-586.

IVANAUSKAS, N.M., RODRIGUES, R.R. y NAVE, A.G. (1999). Fitossociologia de um trecho de Floresta Estacional Semidecidual em Itatinga, São Paulo, Brasil. *Scientia forestalis, 56*, 83-99

JACCARD, P. (1908). Nouvelles research.hes sur la distribution florale. *Bulletin de la Societé vaudoise des sciences naturelles*, *44*(163), 223-270.

JARAMILLO, T.C., PAIBA A.J., HENAO, M.A. (2008). Efectos de borde sobre la comunidade de aves em uma plantacion mixta, Caldas – Colombia. *Boletin SAO, 18*(1), 12.

JOST, L. (2006). Entropy and diversity. *OIKOS*, *113*(2), 363-375.

MARQUES, M.C.M. & OLIVEIRA, P.E.A.M. (2008). Seasonal rhythms of seed rain and seedling emergence in two tropical rain forests in southern Brazil. *Plant Biology 10*, p596–603.

MARTINS, S.E., ROSSI, L., SAMPAIO. P., MAGENTA, M.A., (2008). Caracterizacao florística de comunidades vegetais de restinga em Bertioga, SP, Brasil. *Acta botânica Brasilica, 22*(1), 249-274.

MELO, M.S. (2005). Florística, fitossociologia e dinâmica de duas florestas secundarias antigas com história de uso diferentes no nordeste do Pará, Brasil. (Dissertação de mestrado em recursos florestais). Piracicaba: Escola superior de agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo. 87p.

MEYER, L., GASPER, A.L., SEVEGNANI, L., SCHORN, L.A., VIBRANS, A.C., LINGNER, D.V., VERDI, M., SANTOS, A.S., DREVECK, S. y KORTE, A. (2013). Regeneração natural da Floresta Ombrófila Densa em Santa Catarina. Inventario florístico de Santa Caterina, 230-246pp. Blumenau: Edifurb.

MORENO, C.E., BARRAGAN, F.P., PINEDA, E. y PAVON, N.P. (2011). Reanalyzing alpha diversity: alternatives to urderstand and compare information about ecological communities. *Revista Mexicana de biodiversidad, 82*(4), 1249-1261.

MORETTO, F.A. (2012). Regeneração natural e diversidade de plântulas em um ecossistema de transição planície costeira – encosta (Trabalho de conclusão de curso, bacharelado em Ciências Biológicas). Diadema: Universidade Federal de São Paulo. 31 p.

MULLER-LANDAU, H.C. y NATHAN, R. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Elservier science ltd, 15*(7), 278-285.

NORDEN, N., CHAVE, J., CAUBERE, A., CHATELET, P., FERRONI, N., FORGET, M. y THEBAUD, C. (2007). Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical forest. *Journal of Ecology 95*, 507-516.

R CORE TEAM. (2018). R: A language and environment for statistical computing (software). Vienna: The R Foundation for statistical computing. Recuperado de https://www.r-project.org/

RAMOS, E., TORRES, R.B., VEIGA, R.F.A., y JOLY, C.A. (2011). Estudo do componente arbóreo de dois trechos da Floresta Ombrófila Densa Submontana em Ubatuba (SP). *Biota Neotropica, 11*(2), 313-335.

RICKLEFS, R.E. (2003). A Economia da natureza. 5ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 503.

RODRIGUES, R.R. (2000). Recuperação de áreas degradadas em Restinga. In: Barbosa, L.M. Recuperação de áreas degradadas da serra do mar e formações florestais litorâneas, São Paulo. Secretaria do Meio Ambiente.

SANTOS, M. (2007). Dinámica da regenaracao de clareiras naturais na Floresta de Restinga na Ilha do Cardoso, Cananeia/SP. Dissertação Mestrado, Programa de Recursos Florestais e conservação de ecossistemas florestair). Piracicaba: Universidade de São Paulo. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. 87 p.

SERRUDO-GONZALES, V. y ARTEAGA-VOIGT. (2011). Conceptos sobre ecología y ecosistemas bolivianos. En A.I. DOMIC (ed.), *Biodiversidad y conservación: una guía informativa* (pp. 7-23). La Paz: Asociación para la biología de la conservación.

SOUZA, C.R. (2004). Projeto SIIGAL: O SIGERCO para o Estado de São Paulo. *Gerenciamento costeiro integrado*, (3), 35-37.

SOUZA, C.R. de G. y LUNA, G. da C. (2008). Unidades quaternárias e vegetação nativa de planície costeira e baixa encosta da Serra do Mar no litoral norte de São Paulo. *Revista do Instituto Geológico, São Paulo*, 29($^{1}/_{2}$), 1-18.

SOUZA, C.R. de G., LOPES, E.A. y MOREIRA, M.G. (2009). Coastal plain and low-medium slope sub-biomes: A new approach based on native vegetation – quaternary unit – soil associations. *Brazilian Journal of Ecology*, *13*($^{1}/_{2}$), 1-13.

SUGUIO, K., MARTIN, L., BITTENCOURT, A., DOMINGUEZ, J., FLEXOR., J.M., AZEVEDO, A. (1985). Flutuacoes do nivel relative do mar durante o quaternario superior ao longo do litoral Brasileiro e suas implicações na sedimentação costeira. *Revista Brasileira de geociências, 15*(4), 273-286.

TUOMISTO, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity, *Ecography 33*, 2-22.

ZIMBACK, L.B. (2016). Quais características influenciam a limitação de dispersão de sementes em uma comunidade arbórea tropical? (Dissertação Mestrado, Programa de Ciências, na Área de Ecologia). São Paulo: Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia. 78 p.

ANEXOS

Anexo 1. Composición florística para la comunidad de plántulas

Tabla 2. Composición de especies de plántulas registradas en los cuatro censos, al interior del fragmento de bosque.

Familia	Nombre científico
Acanthaceae	*Aphelandra sp.*
Anacardiaceae	*Tapirira guianensis* Aubl.
Annonaceae	*Anaxagorea dolichocarpa* Sprague & Sandwith
	Anaxagorea sp1
	Annona sp1
	Annona sp2
	Annona sp3
	Annona sp4
	Annonaceae sp1
	Annonaceae sp2
	Annonaceae sp3
	Xylopia langsdorfiana St.Hilaire & Tulasne
Arecaceae	*Arecaceae sp1*
	Bactris setosa Mart.
	Euterpe edulis Mart.
	Geonoma schottiana Mart.
	Geonoma sp2
Asteraceae	*Asteraceae sp1*
Bignoniaceae	*Jacaranda puberula* Cham.
	Tabebuia cassinoides (Lam.) DC.
Celastraceae	*Maytenus robusta* Reissek
Clusiaceae	*Calophyllum brasiliense* Cambess.
	Clusia sp.
	Garcinia gardneriana (Planch. & Triana) Zappi
Ebenaceae	*Diospyros brasiliensis* Mart. ex Miq.
Elaeocarpaceae	*Sloanea guianensis* (Aubli.) Benth.
Euphorbiaceae	*Alchornea glandulosa* Poit. ex Baill.
	Alchornea triplinervia (Spreng.) Mull.Arg.
	Mabea piriri Aubl.
Fabaceae	*Andira anthelmia* (Vell.) J.F.Macbr.
	Machaerium sp.
Lauraceae	*Aniba cf viridis*

Familia	Nombre científico
	Endlicheria paniculata (Spreng.) J.F.Macbr.
	Lauracea sp8
	Lauraceae sp1
	Lauraceae sp2
	Lauraceae sp3
	Lauraceae sp5
	Lauraceae sp6
	Lauraceae sp7
	Ocotea aciphylla (Ness & Mart.) Mez
	Ocotea sp.
Malpighiaceae	*Heteropterys nitida* DC.
	Heteropterys sp.
	Malpighiaceae sp1
Melastomataceae	*Melastomataceae sp1*
	Melastomataceae sp2
	Melastomataceae sp3
	Melastomataceae sp4
	Melastomataceae sp5
	Melastomataceae sp6
	Miconia cubatanensis Hoehne
Meliaceae	*Guarea macrophylla* Vahl
Monimiaceae	*Mollinedia schottiana* (Spreng.) Perkins
Moraceae	*Moraceae sp1*
Myrtaceae	*Calyptranthes sp.*
	Eugenia brasiliensis Lam.
	Eugenia monosperma Vell.
	Eugenia oblongata O.Berg.
	Eugenia stigmatosa
	Eugenia sulcata
	Myrcia brasiliensis Kiaersk.
	Myrcia coriacea DC.
	Myrcia racemosa (O.Berg) Kiaersk.
	Myrcia splendens (Sw.) DC.
	Myrta sp1
	Myrtaceae sp10
	Myrtaceae sp12
	Myrtaceae sp13
	Myrtaceae sp14
	Myrtaceae sp15
	Myrtaceae sp1a

Familia	Nombre científico
	Myrtaceae sp2
	Myrtaceae sp2a
	Myrtaceae sp3
	Myrtaceae sp6
	Myrtaceae sp7
	Myrtaceae sp8
Nyctaginaceae	*Guapira opposita* (Vell.) Reitz
	Guapira sp2
	Guapira sp3
	Nyctaginaceae sp1
	Nyctaginaceae sp4
	Nyctaginaceae sp5
Olacaceae	*Heisteria silvianii* Schwacke
Pentaphylacaceae	*Ternstroemia brasiliensis Cambess.*
Peraceae	*Pera glabrata (Schott)* Poepp. Ex Bail
Piperaceae	*Piper sp*
Podocarpaceae	*Podocarpus sellowii* Klotzsch ex Endl.
Polygonaceae	*Polygonaceae sp1*
Primulaceae	*Myrsine coriácea* (Sw.) R.Br. ex Roem & Schult.
	Myrsine sp3
	Primulaceae sp1
	Primulaceae sp2
Rubiaceae	*Rubiaceae sp1*
	Rubiaceae sp10
	Rubiaceae sp11
	Rubiaceae sp12
	Rubiaceae sp13
	Rubiaceae sp3
	Rubiaceae sp4
	Rubiaceae sp5
	Rubiaceae sp6
	Rubiaceae sp7
	Rubiaceae sp8
	Rubiaceae sp9
	Rudgea sp2
	Rudgea vellerea Mull.Arg.
Sapindaceae	*Cupania sp.*
	Matayba intermedia Radlk.
	Matayba sp. Aubl.
Sapotaceae	*Ecclinusa cf. ramiflora*

Familia	Nombre científico
	Pouteria psammophila (Mart.) Radlk.
Solanaceae	*Solanaceae*
cf Annonaceae	*cf Annonaceae*
cf Lamiaceae	*cf Lamiaceae*
cf Ochnaceae	*cf Ochnaceae*
cf. Moraceae sp1	*cf. Moraceae sp1*
cf. Moraceae sp2	*cf. Moraceae sp2*
Morfoespecies	Morfo 10a
	Morfo 14a
	Morfo 15a
	Morfo 16a
	Morfo 17a
	Morfo 21a
	Morfo 22a
	Morfo 23a
	Morfo 2a
	Morfo 3a
	Morfo 4a
	Morfo 56
	Morfo 72
	Morfo 7a
	Morfo 9a
	Morfo *Acianthera*
	Morfo opuesta prata
Indeterminada	Indeterminada
	cf. Liana 1
	cf. Liana 2

Anexo 2. Composición de especies en la lluvia de semillas

Tabla 3. Especies identificadas en la lluvia de semillas a lo largo de tres años de muestreo, datos reportados por Zimback (2016).

Familia	Especie
Annonaceae	*Anaxagorea dolichocarpa* Sprague & Sandwith
	Guatteria australis A. St.-Hil.
Aquifoliaceae	*Ilex spp*
Araliaceae	*Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch.
	Schefflera angustissima (Marchal) Frodin
Arecaceae	*Euterpe edulis* Mart.
	Geonoma schottiana Mart.
	Geonoma sp.
Bignoniaceae	*Handroanthus / Tabebuia*
	Jacaranda puberula Cham.
Boraginaceae	*Cordia cf. ecalyculata*
Clusiaceae	*Calophyllum brasiliense* Cambess.
Combretaceae	*Terminalia sp*
Ebenaceae	*Diospyros brasiliensis* Mart. ex Miq.
Elaeocarpaceae	*Sloanea guianensis* (Aubli.) Benth.
Euphorbiaceae	*Alchornea triplinervia* (Spreng.) Mull. Arg.
	Aparisthmium cordatum (A. Juss.) Ball.
	Hyeronima alchorneoides Allemao
	Mabea piriri Aubl.
	Maprounea guianensis Aubl.
Fabaceae	*Hymenolobium janeirense* Kuhlm.
	Inga sessilis (Vell.) Mart.
	Inga sp.
	Machaerium nictitans (Vell.) Benth.
	Piptadenia gonoacantha (Mart.) J.F. Macbr.
	Pterocarpus rohri Vahl
	Schizolobium parahyba (Vell.) S.F.Blake
	Swartzia / Erythrina
	Tachigali denudata (Volgel) Oliveira-Filho
Lauraceae	*Lauraceae*
	Nectandra oppositifolia Nees & Mart.
	Ocotea aciphylla (Nees & Mart.) Mez
	Ocotea brachybotra (Meisn.) Mez
	Ocotea pulchella (Nees & Mart.) Mez
Lecythidaceae	*Cariniana sp*

Familia	Especie
Loganiaceae	*Strychnos brasiliensis* (Spreng.) Mart
Malvaceae	*Eriotheca pentaphylla* (Vell.) A.Robyns
Meliaceae	*Guarea macrophylla* Vahl
Moraceae	*Ficus insipida* Willd.
	Ficus sp
	Ficus sp1
Myrtaceae	*Calyptranthes sp.*
	Eugenia cerasiflora Miq.
	Eugenia melanogyna (D.Legrand) Sobral
	Eugenia sp1
	Eugenia sp2
	Eugenia sp3
	Eugenia sp4
	Eugenia sp5
	Eugenia sp6
	Eugenia sp7
	Eugenia sp8
	Eugenia sp9
	Marlierea racemosa (Vell.) Kiaersk.
	Marlierea sp
	Marlierea tomentosa Cambess.
	Myrcia multiflora (Lam.) DC.
	Myrcia pubipetala Miq.
	Myrcia racemosa (O.Berg) Kiaersk
	Myrcia sp1
	Myrcia sp2
	Myrcia sp3
	Myrcia sp4
Nyctaginaceae	*Guapira spp*
Olacaceae	*Heisteria silvianii* Schwacke
Peraceae	*Pera glabrata* (Schott) Poepp. ex Baill.
Primulaceae	*Myrsine spp*
	Stylogyne lhotzkyana (A.DC.) Mez
Rosaceae	*Prunus myrtifolia* (L.) Urb.
Rubiaceae	*Amaioua intermedia* Mart. ex Schult. & Schult.f.
	Posoqueria latifolia (Rudge) Schult.
	Psychotria spp
Rutaceae	*Dictyoloma vandellianum* A.Juss.
Sapindaceae	*Cupania / Matayba*
	Matayba intermedia Radlk.

Familia	Especie
Sapotaceae	*Manilkara subsericea* (Mart.) Dubard
	Sapotaceae
Solanaceae	*Solanum spp*
Theaceae	*Laplacea fruticosa* (Schrad.) kobuski
Thymelaeceae	*Daphnopsis spp*
Urticaceae	*Cecropia spp*
	Coussapoa microcarpa (Schott) Rizzini

Anexo 3. Variación del número total de individuos a través de los cuatro censos en el estadio de plántulas.

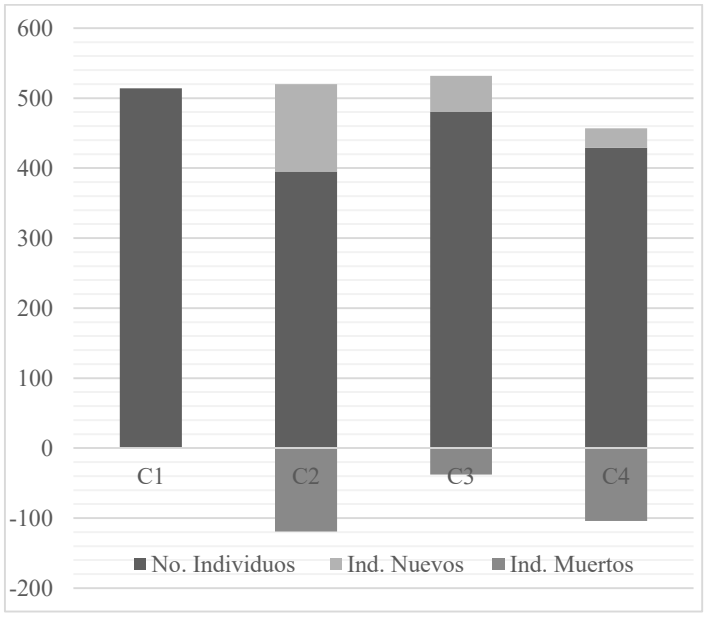


Figura 15. Número total de individuos por censo diferenciando la mortalidad y reclutamiento.