

Regeneração de espécies arbóreas e relações com componente adulto em uma floresta estacional no vale do rio Uruguai, Brasil

Gabriela Leyser¹, Elisabete Maria Zanin¹, Jean Carlos Budke^{1,4}, Máida Ariane de Mélo^{1,2} e Carlos Henke-Oliveira³

Recebido em 8/04/2011. Aceito em 29/11/2011

RESUMO

(Regeneração de espécies arbóreas e relações com componente adulto em uma floresta estacional no vale do rio Uruguai, Brasil). O estudo de fenômenos relacionados às variações na estrutura das comunidades vegetais tem cada vez mais envolvido a avaliação do potencial de regeneração das espécies arbóreas, uma vez que a regeneração torna as florestas capazes de se restaurarem após distúrbios naturais ou antrópicos. Neste sentido, objetivou-se avaliar o componente arbóreo regenerante, identificando composição e abundância, grupos funcionais de dispersão, estratificação vertical e necessidades de luz para germinação, além de estimativas de riqueza e diversidade e comparar estes valores com o respectivo componente adulto. O levantamento foi realizado em 20 unidades amostrais de 10 x 10 m, sendo amostrados todos os indivíduos com altura $\geq 0,30$ m e diâmetro a altura do solo $\leq 4,7$ cm. O levantamento do componente adulto, avaliado em estudo anterior, foi estabelecido em unidades amostrais de 20 x 20 metros, sendo amostrados todos os indivíduos com diâmetro à altura do peito $\geq 4,7$ cm. Foram amostrados 1.649 indivíduos em regeneração, pertencentes a 64 espécies, com densidade total estimada em 8.245 ind.ha⁻¹. As espécies com maior densidade absoluta foram *Gymnanthes concolor* Spreng., *Trichilia elegans* A.Juss. e *Calypttranthes tricona* D.Legrand. Uma análise de coordenadas principais indicou nítida separação das unidades amostrais amostradas e um teste de Mantel revelou haver independência entre as matrizes de composição e abundância dos componentes adulto e regenerante ($r = 0,19$; $p = 0,1$). Dentre os grupos funcionais, verificou-se que o componente regenerante está mantendo as mesmas proporções observadas para o componente adulto, com maior proporção de espécies zoocóricas, dependentes de luz para germinação e formadoras do dossel florestal. Ao contrário do esperado, houve diminuição da riqueza no componente regenerante ($p < 0,001$) e manutenção da equabilidade ao longo da área.

Palavras-chave: componente regenerante, curvas de rarefação, dinâmica de mosaicos, estrutural florestal, grupos funcionais, teste de Mantel

ABSTRACT

(Tree regeneration and relationships with adult trees in a seasonal forest in the Uruguai river valley, Brazil). Studies related to variation in plant communities have been involved the analysis of regenerative potential of tree species, because saplings may enable forests to restore themselves after natural or human disturbances. The goal of this study was to analyze tree regeneration by identifying composition and abundance, the ecological groups of dispersion, vertical stratification and light requirements for germination and to look for changes in expected richness, diversity and relationships with structure of adult trees. A sapling survey was conducted in 20 sample units of 10 x 10 m where all individual living trees were sampled that had a height ≥ 0.30 m and diameter at soil height ≤ 4.7 cm. Adult trees with a diameter at breast height ≥ 4.7 cm were surveyed in 20 x 20 m sampling units, according to a previous study. We sampled 1,649 living trees (64 species), which generated a total density of 8,245 ind.ha⁻¹. The species with higher absolute density were *Gymnanthes concolor* Spreng., *Trichilia elegans* A.Juss. and *Calypttranthes tricona* D.Legrand. A principal coordinates analysis indicated sharp differences among sampled units and a Mantel test showed no dependence among composition and abundance matrices from adult and regenerative surveys ($r = 0.19$; $p = 0.1$). According to the ecological groups, we found that the regenerative component has kept the same proportions of adults, with a higher proportion of zoochorous, light demanding, canopy covering species. Contrary to our initial hypothesis, we found lower expected richness in the regenerative component ($p < 0.001$) with the same equability in the entire area.

Key words: ecological groups, forest structure, Mantel test, patchy dynamics, rarefaction curves, regenerative component

¹ Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Sistemática e Ecologia Vegetal, Erechim, RS, Brasil

² Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Erechim, RS, Brasil

³ Universidade de Brasília, Departamento de Ecologia, Campus Universitário Darcy Ribeiro, Brasília, DF, Brasil

⁴ Autor para correspondência: jean@uricer.edu.br

Introdução

O estudo de fenômenos relacionados a variações na estrutura das comunidades vegetais tem cada vez mais envolvido a avaliação do potencial regenerante da estrutura arbórea, uma vez que a regeneração natural torna as florestas capazes de se restaurarem após distúrbios naturais ou antrópicos (Marchesini *et al.* 2009). Este processo depende de uma série de fatores como a chegada dos diásporos pela chuva de sementes, a composição do banco de sementes do solo e do banco de plântulas, além da intensidade e duração do distúrbio, fatores que podem interferir no espectro de dispersão e na composição florística e estrutura das florestas, favorecendo diferentes espécies ao longo do tempo (Guo *et al.* 2005). Além disso, estudos de sucessão vegetal têm gerado respostas em diferentes níveis, desde aspectos associados à perda de biodiversidade, mudanças climáticas, contaminação biológica e restauração ambiental (Prach & Walker 2011).

A avaliação do potencial regenerante deve descrever a estrutura e os processos envolvidos na manutenção da comunidade, portanto, identificar as espécies que compõem a regeneração natural e grupos funcionais a que pertencem, além de compreender os processos associados à manutenção de certos grupos funcionais, é de importância ímpar para se definirem estratégias ligadas à conservação desses ambientes e a previsão de cenários de mudanças estruturais, associados a variáveis em diferentes escalas. Nesta perspectiva, conhecer a composição e a estrutura florística do componente regenerante e a posterior comparação com a estrutura da comunidade adulta pode trazer respostas instantâneas sobre a dinâmica florestal (Salles & Schiavini 2007).

Embora compreendidos como processos associados a mudanças contínuas ao longo do tempo, ou então, marcados por mudanças abruptas devido a distúrbios, atualmente tem-se discutido o papel da estocasticidade no processo sucessional, bem como, nas interações interespecíficas que muitas vezes determinam as trajetórias sucessionais esperadas para uma área (Walker *et al.* 2006). De qualquer forma, em ambientes sem distúrbios catastróficos aparentes, é de se esperar que em níveis individuais e populacionais, a comunidade como um todo apresente um equilíbrio devido a um balanço entre crescimento, recrutamento e mortalidade (Fuentes 2002). De acordo com Chávez & MacDonald (2010), o processo de dinâmica de mosaicos é comum em ambientes florestais, e pode refletir em mudanças ambientais oriundas de distúrbios recorrentes, como inundações ou formação de clareiras, ou então, em função dos diferentes conjuntos ou estandes que formam um remanescente florestal.

Na região do Alto Uruguai, sul do Brasil, tem-se verificado que ao longo do processo de fragmentação florestal, uma das principais tendências é o desenvolvimento de grandes populações de bambúseas, sobretudo do gênero *Merostachys*, as quais têm dificultado a regeneração flo-

restal ao longo do tempo (Budke *et al.* 2010). Este padrão tem sido relatado tanto para áreas de Floresta Estacional, quanto para áreas de transição entre Floresta Estacional e Floresta Ombrófila Mista (Sanquetta 2007). Por outro lado, a dinâmica de regeneração em ambientes sem este tipo de interação foi pouco estudada, dificultando o entendimento de como é a sucessão florestal em ambientes em avançado estágio sucessional e baixa incidência de bambúseas.

Neste sentido, o presente estudo teve por objetivo verificar como está estruturado o componente arbóreo regenerante em um remanescente florestal de Floresta Estacional Semidecídua no sul do Brasil. Considerando esta área em avançado estágio de sucessão (Fetter & Henke-Oliveira 2010), buscou-se verificar se: i) existe correlação significativa entre a composição e abundância das espécies entre os componentes arbóreo regenerante e adulto? ii) grupos funcionais de dispersão, necessidades de luz para germinação e estratificação vertical refletem o estágio sucessional do remanescente em questão? iii) possíveis variações estruturais refletem-se em diferenças de riqueza? Uma vez que esta área compreende um remanescente bem estruturado, com ausência de cortes rasos ou seletivos, bem como baixa incidência ou ausência de *Merostachys multiramea* Hack., espera-se que ocorra a prevalência de espécies zoocóricas, dependentes de luz para germinação e tolerantes a sombra, padrão já verificado para florestas estacionais no sul do Brasil em estágio de sucessão avançado (Lindenmaier & Budke 2006). Considerando que a flora e a estrutura das comunidades arbóreas se modificam com o avanço do processo sucessional, testou-se a hipótese de que esta variação implicaria em uma composição de espécies interdependente. Da mesma forma, espera-se que a riqueza de ambos os componentes seja semelhante, devido à dinâmica de mosaicos e o consequente balanço entre áreas com maior ou menor heterogeneidade ambiental.

Material e métodos

Área de estudo

Localiza-se no Parque Natural Municipal Mata do Rio Uruguai Teixeira Soares, no município de Marcelino Ramos, região Alto Uruguai do Rio Grande do Sul, com coordenada central em 27°29'36,28" de latitude sul e 51°56'26,40" de longitude oeste e altitudes variando entre 372 e 594 m. A área possui cerca de 490 hectares e está inserida integralmente na Microbacia do Lajeado Teixeira Soares e Lajeado do Quinto (Fetter & Henke-Oliveira 2010).

O Parque possui relevo tipicamente acidentado, constituído por remanescentes florestais dispersos na paisagem e exibindo um mosaico em diferentes estágios de sucessão. Conforme Streck *et al.* (2008), as áreas de relevo suave a levemente onduladas da região Alto Uruguai apresentam Latossolos Vermelhos Distroféricos e Eutroféricos, além de Nitossolos Brunos e Vermelhos Distroféricos. O clima,

segundo a classificação de Köppen é do tipo Cfa com temperatura média do mês mais frio de $\pm 12,5$ °C e nos meses de verão de ± 22 °C. O regime de chuvas é bem distribuído durante todos os meses do ano, com precipitação média anual de 1.750 mm. A classificação da vegetação de acordo com IBGE (Velloso *et al.* 1991) é caracterizada como Floresta Estacional Decidual ou, de acordo com Oliveira-Filho (2009), como Floresta Latifoliada Estacional Semidecídua Subtropical Submontana Interfluvial.

Amostragem do componente arbóreo adulto e regenerante

O levantamento do componente arbóreo adulto foi realizado por Mélo (2010), abrangendo indivíduos com perímetro a altura do peito (PAP) ≥ 15 cm, amostrados em 25 unidades amostrais de 20 x 20 m, totalizando 1 ha, e com 20 m de equidistância, dispostas em uma topossequência cujo topo corresponde ao norte geográfico.

O levantamento do componente arbóreo regenerante foi realizado em 20 subunidades de 10 x 10 m escolhidas de forma aleatória a partir do delineamento amostral para o componente adulto. Em cada subunidade foram amostrados todos os indivíduos com altura $\geq 0,30$ m e diâmetro à altura do solo (DAS) $\leq 4,7$ cm. A altura das plântulas foi medida com o auxílio de uma trena métrica, enquanto que o diâmetro foi medido na base do tronco, com o uso de paquímetro. Indivíduos situados sobre o limite das unidades amostrais foram amostrados quando a metade ou mais do indivíduo esteve presente na unidade.

A identificação foi realizada *in loco* ao nível de espécie e, para espécies não identificadas, o material coletado foi processado conforme procedimento padrão de herborização no Laboratório de Sistemática e Ecologia Vegetal (ECOSSIS) da Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – URI, para posterior identificação. Adotou-se a nomenclatura de Sobral *et al.* (2006) para as espécies, as quais foram agrupadas em famílias conforme APG III (2009).

Análise dos dados

Os parâmetros fitossociológicos do componente arbóreo regenerante foram estimados pelo programa FITOPAC 2 (Shepherd 2006), obtendo-se os valores absolutos de densidade e frequência.

A fim de se investigar a relação entre a abundância das espécies pertencentes ao componente arbóreo regenerante e ao componente arbóreo adulto, foi realizada uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) a partir de uma matriz de abundância de cada componente, empregando-se o índice de similaridade Bray-Curtis entre unidades amostrais. Foi utilizado o teste de Mantel (9.999 iterações) com a finalidade de comparar as similaridades entre ambas as matrizes e verificar se houve associação entre elas, esperando-se encontrar uma relação de dependência derivada do componente regenerante para o adulto.

As espécies foram distribuídas em grupos funcionais de: i) necessidade de luz para germinação das sementes e

estabelecimento dos indivíduos; ii) estratificação vertical e; iii) estratégia de dispersão. Quanto à necessidade de luz para germinação, as espécies foram classificadas como tolerantes à sombra, dependentes de luz ou pioneiras (Swaine & Whitmore 1988). Para a estratificação vertical, as espécies foram agrupadas como pertencentes ao sub-bosque, dossel ou emergentes (Oliveira-Filho *et al.* 1994). Para determinar as estratégias de dispersão foi realizada a observação dos diásporos *in loco*, consulta à literatura (Budke *et al.* 2005; Giehl *et al.* 2007; Leyser *et al.* 2009) e adotada a classificação segundo van der Pijl (1982), a qual caracteriza as espécies como zoocóricas, anemocóricas e autocóricas. Foi empregado o teste Qui-quadrado para verificar se houve diferenças entre os grupos funcionais (Zar 1996) para cada categoria (proporções de espécies e indivíduos) e o teste G para comparação da proporção de cada categoria ecológica entre componentes.

Finalmente, foi avaliada a riqueza específica dos levantamentos, por meio de curvas de rarefação, as quais geraram estimativas de riqueza de espécies a um valor padronizado de indivíduos amostrados, provendo desta forma, uma base estatística de comparação (Gotelli & Colwell 2001). Da mesma forma, foi estimado o número de espécies de cada componente por meio de estimadores Chao de segunda ordem (Chao *et al.* 2009). Estas análises foram calculadas pelo programa PAST (Hammer *et al.* 2001).

Resultados

No levantamento do componente regenerante foram amostrados 1.649 indivíduos, pertencentes a 64 espécies, distribuídas em 29 famílias botânicas (Tab. 1), com uma densidade total estimada de 8.245 ind.ha⁻¹. As famílias com maior riqueza foram Myrtaceae e Fabaceae (11), Sapindaceae (5), Meliaceae e Lauraceae (4). As demais famílias apresentaram entre uma a três espécies. Destas famílias, seis contribuíram com mais da metade da riqueza total encontrada (60%), sendo que Myrtaceae abrangeu a maior proporção (18,5%) seguida de Fabaceae (17%), Sapindaceae (7,7%) e Meliaceae (6,1%).

As espécies *Gymnanthes concolor*, *Trichilia clausenii*, *Calyptanthes tricona*, *Nectandra megapotamica* e *Trichilia elegans* apresentaram respectivamente as maiores densidades absolutas, contribuindo com 61% do total de indivíduos amostrados. As maiores frequências absolutas foram encontradas em *Gymnanthes concolor*, *Trichilia clausenii*, *Trichilia elegans*, *Syagrus romanzoffiana* e *Calyptanthes tricona*. As maiores áreas basais foram observadas para *Gymnanthes concolor*, *Trichilia clausenii*, *Calyptanthes tricona* e *Trichilia elegans* associada à maior densidade absoluta encontrada nas mesmas.

A Análise de Coordenadas Principais (PCoA) indicou uma tendência de separação das matrizes do componente arbóreo regenerante e adulto (Fig. 1), também verificado pelo teste de Mantel, que revelou não haver associação entre as matrizes ($r = 0,19$; $p = 0,11$).

Tabela 1. Famílias, espécies, grupos funcionais e parâmetros estruturais da regeneração arbórea amostrados em um remanescente de Floresta Estacional Semidecídua Subtropical, região Alto Uruguai, sul do Brasil, ordenadas por ordem decrescente de abundância nas famílias e respectivas espécies. GE = grupo ecológico, sendo An = anemocórica, Au = autocórica, Z = zoocórica; D = dossel, E = emergente Sb = sub-bosque; DL = dependentes de luz, P = pioneiras, TS = tolerantes a sombra; DA = densidade absoluta em ind.ha⁻¹ e FA = frequência absoluta em %.

Famílias/Espécies	G	DA	FA
EUPHORBIACEAE			
<i>Gymnanthes concolor</i> Spreng.	Au-Sb-TS	505	100
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	Au-D-DL	3	15
MYRTACEAE			
<i>Calyptanthes triconda</i> D. Legrand	Z-Sb-TS	100	90
<i>Eugenia moraviana</i> O. Berg	Z-D-TS	57	75
<i>Eugenia schuechiana</i> O. Berg	Z-Sb-TS	21	40
<i>Eugenia ramboi</i> D. Legrand	Z-D-DL	12	35
<i>Calyptanthes grandifolia</i> O. Berg	Z-Sb-TS	6	30
<i>Myrceugenia miersiana</i> (Gardner) D. Legrand & Kausel	Z-Sb-TS	7	5
<i>Calyptanthes lucida</i> Mart. ex DC.	Z-D-TS	2	5
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg	Z-D-TS	2	10
<i>Eugenia rostrifolia</i> D. Legrand	Z-Sb-DL	1	5
<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O. Berg	Z-D-TS	1	5
<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess.	Z-D-TS	1	5
MELIACEAE			
<i>Trichilia clausenii</i> C. DC.	Z-D-TS	123	100
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	Z-Sb-TS	95	95
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Z-D-DL	11	25
<i>Cedrela fissilis</i> (Vell.) Mart.	An-E-DL	3	5
LAURACEAE			
<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	Z-D-TS	90	75
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Z-D-DL	96	85
<i>Ocotea dispyrifolia</i> (Meisn.) Mez	Z-D-TS	30	55
<i>Nectandra lanceolata</i> Ness	Z-E-DL	3	15
FABACEAE			
<i>Inga marginata</i> Willd.	Z-Sb-DL	46	65
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J. F. Macbr.	An-E-DL	30	60
<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	An-D-DL	16	45
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	An-D-DL	17	40
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	An-E-DL	18	35
<i>Lonchocarpus campestris</i> Mart. ex Benth.	An-D-DL	6	30
<i>Calliandra foliolosa</i> Benth.	An-Sb-TS	12	35
<i>Lonchocarpus nitidus</i> (Vogel) Benth.	An-D-DL	3	15
<i>Inga vera</i> Willd.	Z-D-DL	1	5
<i>Machaerium paraguariense</i> Hassl.	An-D-DL	1	5
<i>Bauhinia forficata</i> Link	Au-D-DL	1	5
ARECACEAE			
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Z-E-DL	75	95
RUTACEAE			
<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lem.	Z-Sb-TS	82	70
SAPINDACEAE			
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	Z-D-DL	12	45
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Z-D-DL	11	35
<i>Allophylus guaraniticus</i> (A. St.-Hil.) Radlk.	Z-Sb-DL	9	35

Continua

Tabela 1. Continuação

Famílias/Espécies	G	DA	FA
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	An-D-DL	2	10
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Z-D-DL	2	10
SAPOTACEAE			
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	Z-Sb-DL	16	55
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Z-Sb-DL	11	40
<i>Pouteria gardneriana</i> (DC.) Radalk.	Z-D-DL	3	5
SALICACEAE			
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Z-Sb-TS	10	40
<i>Casearia silvestris</i> Sw.	Z-D-DL	11	20
ELAEOCARPACEAE			
<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	Z-E-DL	16	50
URTICACEAE			
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich.	Z-Sb-DL	16	30
PIPERACEAE			
<i>Piper aduncum</i> L.	Z-Sb-DL	12	30
RUBIACEAE			
<i>Rudgea parquiioides</i> (Cham.) Müll. Arg.	Z-Sb-TS	8	20
<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll. Arg.	Z-Sb-TS	1	5
CARDIOPTERIDACEAE			
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R. A. Howard	Z-D-DL	7	20
CORDIACEAE			
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. Ex Steud.	An-D-DL	4	20
MALVACEAE			
<i>Ceiba speciosa</i> (A. St.-Hil.) Ravenna	An-D-DL	2	10
PRIMULACEAE			
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Z-D-DL	4	10
LOGANIACEAE			
<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	Z-D-DL	2	10
AQUIFOLIACEAE			
<i>Ilex dumosa</i> Reissek	Z-D-TS	2	10
ROSACEAE			
<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	Z-D-DL	2	10
QUILLAJACEAE			
<i>Quillaja brasiliensis</i> (A. St.-Hil. & Tul.) Mart.	An-D-P	1	5
STYRACACEAE			
<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	Z-D-DL	1	5
ANNONACEAE			
<i>Annona neosalicifolia</i> H. Rainer	Z-D-DL	1	5
LAMIACEAE			
<i>Aegiphila brachiata</i> Vell.	Z-Sb-DL	1	5
POLYGONACEAE			
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	An-D-DL	1	5
APOCYNACEAE			
<i>Aspidosperma australe</i> Müll. Arg.	An-D-DL	1	5
SIMAROUBACEAE			
<i>Picrasma crenata</i> (Vell.) Engl.	Z-Sb-TS	1	5
SOLANACEAE			
<i>Cestrum strigilatum</i> Ruiz & Pav.	Z-Sb-DL	1	5

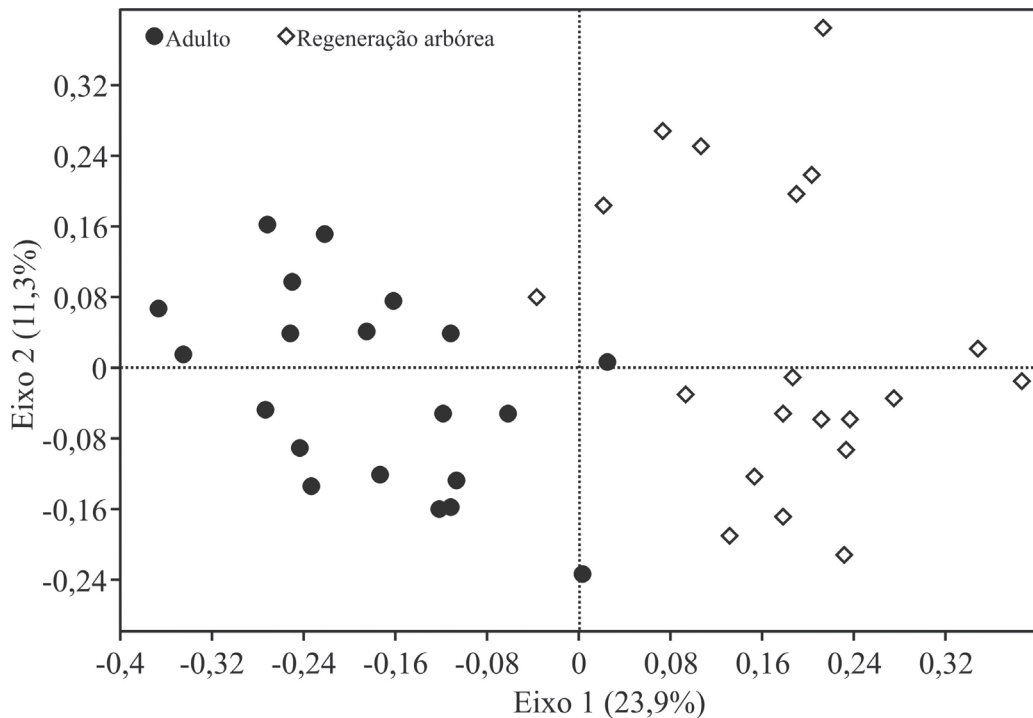


Figura 1. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) entre unidades amostrais do componente arbóreo regenerante e adulto em uma Floresta Estacional Semidecídua Subtropical, região Alto Uruguai, sul do Brasil.

Os diferentes grupos funcionais apresentaram diferenças significativas entre si ($p < 0,001$), dentro de cada componente, porém, sem apresentar diferenças significativas ao se comparar a regeneração com adultos. Quanto à necessidade de luz para germinação e estabelecimento inicial, 43 espécies enquadraram-se na categoria dependente de luz; entretanto exibiram baixa abundância (492 indivíduos) (Tab. 2). A categoria tolerante a sombra totalizou 21 espécies e correspondeu a mais da metade do total de indivíduos (1156). Apenas *Quillaja brasiliensis*, com um indivíduo amostrado, enquadraram-se na categoria pioneira.

Do total de espécies amostradas, a maior proporção apresentou síndrome de dispersão zoocórica, seguida por anemocóricas e baixa proporção de autocóricas (Tab. 2). Quando observado a proporção de indivíduos nas síndromes de dispersão, verificou-se que a maioria pertenceu à estratégia zoocórica, seguida por autocóricas e finalmente, menor proporção da estratégia anemocórica.

A estratificação da floresta configurou maior proporção de espécies presentes na área como pertencentes ao dossel, seguidas pelas espécies de sub-bosque, porém, a proporção de indivíduos do sub-bosque foi maior. Por outro lado, espécies emergentes contribuíram com apenas 9% dos indivíduos amostrados (Tab. 2).

As curvas de rarefação de riqueza esperada de espécies dos componentes adulto e regenerante (Fig. 2) revelaram diferenças significativas a partir de 500 indivíduos aleatoriamente amostrados. Pode-se ainda observar que ambas as curvas não apresentaram tendência a estabilização,

indicando que novas espécies seriam amostradas, caso a área amostral fosse maior. A riqueza total estimada (Chao 2) para o componente regenerante foi de 81 espécies para o componente regenerante e de 95 espécies para o componente adulto. A equabilidade para ambos os levantamentos foi de 0,68.

Discussão

A Análise de Coordenadas Principais revelou nítida separação estrutural entre o componente arbóreo regenerante e adulto, também verificado pelo teste de Mantel, o que evidencia a inexistência de correlação entre matrizes. Este padrão pode estar diretamente associado a uma separação de nichos, definindo-se como a ocupação diferencial de cada porção de habitat pela espécie ao longo do seu ciclo de vida, ou entre fases ontogenéticas do ciclo (Devictor *et al.* 2010). Da mesma forma, verificou-se maior dispersão das unidades amostrais da regeneração quanto do componente adulto, refletindo em maior dissimilaridade entre aquelas unidades amostrais e demonstrando maior importância de distúrbios em microescala, como os provenientes da dinâmica de clareiras, do que oriundos de eventos catastróficos, proporcionando mudanças típicas de dinâmica de mosaicos (Glenn-Levin & van der Maarel 1992).

A presença de fatores restritivos ao estabelecimento ou manutenção dos indivíduos de uma ou mais espécies pode gerar gradientes de substituição de espécies, de acordo com

Tabela 2. Proporções de espécies e indivíduos arbóreos e em regeneração distribuídos nos diferentes grupos funcionais em uma Floresta Estacional Semidecídua Subtropical na região Alto Uruguai, sul do Brasil. χ^2 = Qui-quadrado para uma amostra independente; G = teste G para proporções em amostras independentes.

Grupos Funcionais	% espécies		G	% indivíduos		G
	adulto	regenerante		adulto	regenerante	
Necessidades de luz						
pioneira	3	2		1	1	
dependente de luz	68	66	0,3 ns	26	29	0,2 ns
tolerante a sombra	29	32		73	70	
χ^2	64,2*	61,5*		80,1*	72,2*	
Dispersão						
zoocoria	77	72		65	62	
anemocoria	19	23	0,6 ns	5	7	0,4 ns
autocoria	4	5		30	31	
χ^2	89,1*	72,1*		54,5*	45,6*	
Estratificação						
dossel	71	59		45	33	
sub-bosque	22	32	3,2 ns	52	58	5,3 ns
emergente	7	9		3	9	
χ^2	67,2*	37,5*		42,1*	36*	

*p < 0,001; ns = não significativo

a tolerância aos distúrbios que ocorrem na comunidade. Estas variações, que podem ocorrer em escalas distintas, geram mudanças perceptíveis ao nível de comunidade (Dale 1999), gerando os chamados “fatores determinísticos” como separação de nichos por gradientes ambientais (Yamada 2007). Entretanto, ambientes sem grandes distúrbios aparentes, ou então, abrangendo áreas não submetidas a fatores de estresse, tais como salinidade ou solos com drenagem lenta, geram condições nas quais as espécies, ao ocuparem um determinado espaço, dependem especialmente dos processos de colonização, incluindo as chances aleatórias que cada espécie possui, de primeiro chegar ao local e se estabelecer, configurando os mecanismos estocásticos, ou “modelos nulos” (Gotelli & Graves 1996). Por outro lado, Clark (2008) afirma que uma vez que cada espécie possui uma habilidade distinta para se dispersar, o início do processo de colonização pode ser levado à seleção, tornando o fenômeno por si, determinístico. De qualquer forma, a organização das comunidades é confinada às estratégias distintas que cada espécie apresenta, logrando a influência tanto de fatores determinísticos quanto estocásticos, sem contabilizar a importância de cada um deles (Hiura 2001). Em adição, parte-se do pressuposto da existência do nicho ecológico para que exista preferência de habitats, levando a uma estruturação diferencial da comunidade e em decorrência, à emergência de padrões distintos de riqueza e diversidade (Harms *et al.* 2001).

No presente estudo, a nítida separação das matrizes entre componentes regenerante e adulto indica que estes padrões estruturantes distintos podem estar associados

especialmente a mudanças nas taxas de recrutamento de indivíduos tolerantes à sombra, como sugerido por Martins (dados não publicados), o qual verificou que em distintas formações florestais atlânticas subtropicais, um dos processos chave na separação de nichos e consequente coexistência de espécies foi o caráter de “nicho de regeneração”, definido pelas características das espécies em serem tolerantes à sombra ou dependentes de luz para recrutamento. Desta forma, é provável que a formação de clareiras seja o principal distúrbio associado à dinâmica do remanescente e que na ausência destas, deve ocorrer uma prevalência de espécies e indivíduos tolerantes à sombra, tornando a matriz de regeneração distinta do componente adulto.

Abrangendo os grupos funcionais, foi confirmada a hipótese inicial de maior proporção de espécies com síndrome de dispersão zoocórica e dependentes de luz para a germinação e estabelecimento inicial, padrão similar identificado em Florestas Estacionais subtropicais no Brasil (Lindermaier & Budke 2006). Esta congruência é verificada em formações florestais em estádios médio e avançado de regeneração, portanto, compõe um reflexo do estágio avançado ocorrente neste remanescente. Por outro lado, embora a maioria das espécies dependa de luz para germinação, as espécies tolerantes à sombra corresponderam a mais da metade do total de indivíduos, principalmente representadas por *Gymnanthes concolor*, *Calyptanthes tricona* e *Trichilia clausenii*. A existência de ambientes sombreados no remanescente abre a possibilidade para o estabelecimento de espécies não pioneiras (Swaine & Whitmore 1988), comuns em florestas em estágio avançado. Nesta perspectiva, a amostragem de ape-

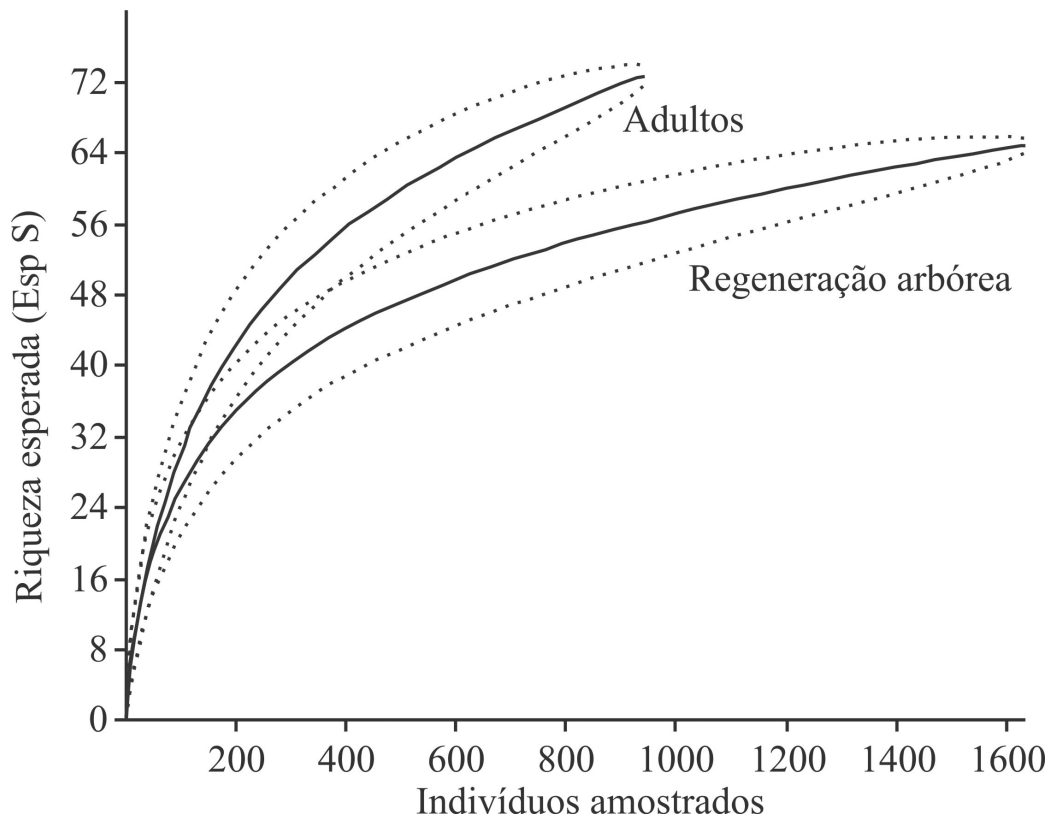


Figura 2. Curvas de rarefação de espécies entre unidades amostrais do componente arbóreo regenerante e adulto em uma Floresta Estacional Semidecídua Subtropical, região Alto Uruguai, sul do Brasil.

nas uma espécie pioneira, *Quillaja brasiliensis*, procede com os resultados já observados quanto ao estágio sucessional avançado desta formação florestal e indica uma tendência à maior adequação das condições ambientais para o sucesso no recrutamento de espécies tardias.

A maior parte das espécies e indivíduos de ambos componentes apresentou síndrome de dispersão zoocórica. O mesmo resultado foi encontrado por Leyser *et al.* (2009) em um fragmento de transição entre Floresta Estacional e Floresta Ombrófila Mista na região Alto Uruguai, onde os autores destacaram que esta síndrome compõe aproximadamente 90% neste estrato. O total de espécies anemocóricas foi semelhante aos resultados encontrados em Florestas Estacionais no sul do Brasil (Budke *et al.* 2005; Lindenmaier & Budke 2006; Giehl *et al.* 2007), porém, a proporção de indivíduos anemocóricos foi muito menor quanto comparadas a estas áreas do Brasil meridional. Em especial, a ocorrência de diversas espécies características da Floresta Ombrófila Densa como *Ocotea odorifera*, *Calyptanthes grandifolia*, *Calyptanthes lucida*, *Cordia concolor* e *Coussarea contracta*, todas zoocóricas, contribuiu para a diminuição da proporção de espécies anemocóricas da área.

O componente regenerante apresentou maior parte das espécies e indivíduos caracterizados como de dossel, indicando alto recrutamento para este estrato, destacando-se *Trichilia clausenii*, *Ocotea odorifera*, *Nectandra megapota-mica* e *Eugenia moraviana* com os maiores abundâncias. As

espécies típicas de sub-bosque perfizeram alta abundância, como apresentado por Nunes *et al.* (2003) em trabalho realizado em uma Floresta Estacional Semidecídua no sudeste do Brasil, com espécies geralmente zoocóricas. Em se tratando das florestas estacionais semidecíduas subtropicais, uma das espécies tolerantes à sombra que mais se destacou neste e em diversos trabalhos é *Gymnanthes concolor*. No presente estudo, esta espécie apresentou maior abundância e maior frequência e, de acordo com Giehl *et al.* (2007), além de ser tolerante à sombra, possui baixa competição intra-específica e exibe alto poder competitivo interespecífico com outras plântulas durante o estabelecimento inicial. As altas proporções de indivíduos de pequeno porte, tanto de juvenis do componente arbóreo quanto de juvenis e adultos de espécies de sub-bosque demonstram que indivíduos de baixa estatura são um dos principais formadores das florestas estacionais, abrangendo no presente estudo, 70% ou mais da abundância de indivíduos adultos e em regeneração. Pelo fato de muitas destas espécies manterem elevada proporção em ambos componentes, é de se esperar que esteja ocorrendo uma conservação de nicho para este grupo ecológico, com possível sobreposição entre espécies. Por outro lado, a baixa proporção de indivíduos adultos e regenerantes nas categorias de dependente de luz ou pioneira reflete que pode ocorrer uma separação de nicho entre as diferentes fases ontogenéticas destas espécies, diminuindo a abundância

de algumas. Entretanto, esta hipótese poderá somente ser testada ao se avaliar a distribuição de abundâncias para cada uma das espécies ao longo dos estádios de desenvolvimento.

Variações nas propriedades físico-químicas do solo (principalmente textura) e nas condições de relevo vinculadas a topografia em escala de unidades amostrais foram abordadas por Mélo (2010) como as principais promotoras da heterogeneidade ambiental responsável pela distribuição espacial do componente adulto. Apesar dos componentes estudados não terem apresentado correlação quanto à composição estrutural e similaridade florística, a comparação entre eles permitiu inferir que determinadas espécies comuns a ambos mantiveram as mesmas proporções quanto à dominância absoluta, principalmente em *Gymnanthes concolor*, *Calyptanthus tricona* e *Trichilia clausenii*, formadoras de sub-bosque. Isto ocorre como um reflexo às maiores densidades dessas espécies em processo de regeneração que ao atingirem o componente adulto, continuam mantendo elevada abundância. Neste caso, ocorre maior investimento das espécies de sub-bosque na formação de um banco de plântulas, do que na manutenção de um banco de sementes longo e permite inferir, novamente, que o remanescente possui avançado estágio sucessional.

Observou-se um decréscimo de riqueza do componente adulto ao regenerante, entretanto, a densidade de indivíduos em regeneração foi elevada quando comparado ao número de indivíduos adultos, padrão já esperado. Porém, embora apresentando menor riqueza, o componente em regeneração apresentou a mesma equabilidade, indicando mesmas proporções de abundâncias entre espécies. As curvas de rarefação de riqueza esperada de espécies dos componentes adulto e regenerante revelaram diferenças significativas a partir de cerca de 500 indivíduos amostrados. Considerando que ambas as curvas não apresentaram tendência a estabilização, é provável que novas espécies fossem amostradas, caso a área amostral fosse maior, conforme revelado pelos estimadores Chao de segunda ordem. Entretanto, como o aumento no número de indivíduos amostrados, verificou-se a separação nítida entre as curvas de acúmulo esperado de espécies. Tal variação gerou menos dissimilaridade entre unidades amostrais de regeneração, indicando maior semelhança no recrutamento ao longo da área, mas com a manutenção da diversidade ao longo do tempo.

O remanescente florestal apresentou alta riqueza de espécies arbóreas, com diminuição significativa na riqueza de espécies em regeneração, entretanto, com manutenção da distribuição de abundâncias entre as espécies. A elevada proporção de indivíduos tolerantes à sombra, característicos de sub-bosque indicou manutenção deste grupo ecológico ao longo do tempo, com possível conservação de nicho pelas espécies. A ausência de distúrbios catastróficos na área, bem como da ausência de fatores limitantes ou de estresse, possibilitaram a manutenção de um remanescente em estágio avançado de sucessão, com maior contribuição de fatores bióticos na explicação dos padrões de distribuição e abundância das espécies.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao PPG-Ecologia URI – Campus de Erechim e ao Laboratório de Sistemática e Ecologia Vegetal – ECOSSIS, da URI – Campus de Erechim, pelo apoio financeiro, logístico e bolsa de estudo para G. Leyser. Nosso reconhecimento à Prefeitura Municipal de Marcelino Ramos, pelas facilidades junto à Unidade de Conservação e pela permissão de coleta e execução do trabalho no PMN Mata do rio Uruguai Teixeira Soares. Ao CNPq (processo Nº 483775/2007) pelo auxílio financeiro. Aos revisores anônimos, pelas sugestões e recomendações.

Referências bibliográficas

- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society** 161(2): 105-121.
- Budke, J.C.; Athayde, E.A.; Giehl, E.L.H.; Eisinger, S.M. & Záchia, R.A. 2005. Composição florística e estratégias de dispersão das espécies lenhosas em um trecho de floresta ribeirinha de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia. Série Botânica** 51(1): 17-24.
- Budke, J.C.; Alberti, M.S.; Zanardi, C.; Barrato, C. & Zanin, E.M. 2010. Bamboo dieback and tree regeneration responses in a subtropical forest of South America. **Forest Ecology and Management** 260(8): 1345-1349.
- Chao, A.; Colwell, R.K.; Lin, C.W. & Gotelli, N.J. 2009. Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. **Ecology** 90(4): 1125-1133.
- Chávez, V. & Macdonald, S.E. 2010. The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. **Forest Ecology and Management** 259(6): 1067-1075.
- Clark, J.S. 2008. Beyond neutral science. **Trends in Ecology and Evolution** 24(1): 8-15.
- Dale, M.R.T. 1999. **Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Devictor, V.; Clavel, J.; Julliard, R.; Lavergne, S.; Mouillot, D.; Thuiller, W.; Venail, P.; Villéger, S. & Mouquet, N. 2010. **Journal of Applied Ecology** 47(1): 15-25.
- Fetter, R. & Henke-Oliveira, C. 2010. Mapeamento e diagnóstico ambiental do Parque Natural Municipal Mata do Rio Uruguai Teixeira Soares (Marcelino Ramos, RS). Pp. 153-178. In: Santos, J.E.; Zanin, E.M. & Moschini, L.E. (Orgs.). **Faces da Polissemia da Paisagem: Ecologia, Planejamento e Percepção**. Vol. 3. São Carlos, Rima.
- Fuentes, M. 2002. Seed dispersal and tree species diversity. **Trends in Ecology and Evolution** 17(12): 550.
- Giehl, E.L.H.; Anversa, E.A.; Budke, J.C.; Gesing, J.P.A.; Einsiger, S.M. & Canto-Dorow, T.S. 2007. Espectro e distribuição vertical das estratégias de dispersão de diásporos do componente arbóreo em uma floresta estacional no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 21(1): 137-145.
- Glenn-Levin, D.C. & van der Maarel, E. 1992. Patterns and process of vegetation dynamics. In: Glenn-Levin, D.C.; Peet, R.K. & Veblen, T.T. (Eds.). **Plant succession, theory and prediction**. London, Chapman & Hall.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. 1996. **Null Models in Ecology**. Washington, Smithsonian Institution Press.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecological Letters** 4(4): 379-391.
- Guo, Q.; Taper, M.; Schoenberger, M. & Brandle, J. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: from center to margin. **Oikos** 108(1): 47-57.
- Hammer, O.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaentologia Electronica** 4(1): 9.

- Harms, K.E.; Condit, R.; Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. **Journal of Ecology** 89(6): 947-959.
- Hiura, T. 2001. Stochasticity of species assemblage of canopy trees and understorey plants in a temperate secondary forest created by major disturbances. **Ecological Research** 16(5): 887-893.
- Leyser, G.; Viniski, M.; Donida, A. L.; Zanin, E. M. & Budke, J. C. 2009. Espectro de dispersão em um fragmento de transição entre Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional na região do Alto Uruguai, Rio Grande do Sul, Brasil. **Pesquisas, Série Botânica** 60: 355-366.
- Lindenmaier, D.S. & Budke, J.C. 2006. Florística, diversidade e distribuição espacial das espécies arbóreas em uma Floresta Estacional na Bacia do Rio Jacuí, sul do Brasil. **Pesquisas, Série Botânica** 57: 193-216.
- Marchesini, V.A.; Sala, O.E. & Austin, A.T. 2009. Ecological consequences of a massive flowering event of bamboo (*Chusquea culeou*) in a temperate forest of Patagonia, Argentina. **Journal of Vegetation Science** 40(3): 424-432.
- Mélo, M.A. 2010. **Relações entre estrutura do componente arbóreo e variáveis ambientais em uma Floresta Estacional no norte do Rio Grande do Sul, Brasil**. Dissertação de Mestrado em Ecologia. Erechim, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões.
- Nunes, Y.R.F.; Mendonça, A.V.R.; Botezelli, L.; Machado, E.L.M. & Oliveira-Filho, A.T. 2003. Variações da fisionomia, diversidade e composição de guildas da comunidade arbórea em um fragmento de floresta semidecidual em Lavras, MG. **Acta Botanica Brasilica** 17(2): 213-229.
- Oliveira-Filho, A.T.; Vilela, E.A.; Carvalho, D.A. & Gavilanes, M.L. 1994. Effects of flooding regime and understory baboos on the physiognomy and tree species composition of tropical semideciduous Forest in southeastern Brazil. **Vegetatio** 113(2): 99-124.
- Oliveira-Filho, A.T. 2009. Classificação das fitofisionomias da América do Sul Cisandina Tropical e Subtropical: proposta de um novo sistema - prático e flexível - ou injeção a mais de caos? **Rodriguésia** 60(2): 237-258.
- Pijl, L. van der. 1982. **Principles of dispersal in higher plants**. Berlin, Springer-Verlag.
- Prach, K. & Walker, L.R. 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. **Trends in Ecology and Evolution** 26(3):119-23.
- Salles, J.C. & Schiavini, I. 2007. Estrutura e composição do estrato de regeneração em um fragmento florestal urbano: implicações para a dinâmica e a conservação da comunidade arbórea. **Acta Botanica Brasilica** 21(1): 223-233.
- Shepherd, G.J. 2006. **Fitopac 2: manual do usuário**. Campinas, Unicamp.
- Sanquetta, C.R. 2007. Controle de taquaras como alternativa para a recuperação da floresta com Araucária. **Pesquisa Florestal Brasileira** 55(2): 45-53.
- Sobral, M.; Jarenkow, J.A.; Brack, P.; Irgang, B.; Larocca, J. & Rodrigues, R.S. 2006. **Flora arbórea e arborescente do Rio Grande do Sul, Brasil**. São Carlos, RiMA/Novo Ambiente.
- Streck, E.V.; Kämpf, N.; Dalmolin, R.S.D.; Klamt, E.; do Nascimento, P.C.; Schneider, P.; Giasson, E. & Pinto, L.F.S. 2008. **Solos do Rio Grande do Sul**. 2. ed. Porto Alegre, EMATER/RS.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. **Vegetatio** 75(1-2): 81-86.
- Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro, IBGE.
- Zar, J.H. 1996. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall, New Jersey.
- Yamada, T.; Zuidema, P.A.; Itoh, A.; Yamakura, T.; Ohkubo, T.; Kanzaki, M.; Tan, S. & Ashton, P.S. 2007. Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. **Journal of Ecology** 95(2): 332-342.
- Walker, L.R.; Bellingham, P.J. & Peltzer, D.A. 2006. Plant characteristics are poor predictors of microsite colonization during the first two years of primary succession. **Journal of Vegetation Science** 17(3): 397-406.