

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

KÁTIA JANAÍNA ZANINI

DINÂMICA DA REGENERAÇÃO DA MATA ATLÂNTICA:  
ANÁLISE FUNCIONAL DA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES VEGETAIS  
EM DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS.

PORTO ALEGRE, JUNHO DE 2011

DINÂMICA DA REGENERAÇÃO DA MATA ATLÂNTICA:  
ANÁLISE FUNCIONAL DA COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES VEGETAIS  
EM DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS.

**KÁTIA JANAÍNA ZANINI**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO APRESENTADA AO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, DO  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DA UNIVERSIDADE  
FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL, COMO PARTE DOS  
REQUISITOS PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE MESTRE  
EM ECOLOGIA.

*Orientadora:* Profa. Dra. Sandra C. Müller

*Co-orientador:* Prof. Dr. Valério De Patta Pillar

*Comissão Examinadora:*

Profa. Dra. Lúcia Sevegnani

Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira

Prof. Dr. Enio Egon Sosinski Júnior

PORTO ALEGRE, MARÇO DE 2011

## AGRADECIMENTOS

Agradeço profundamente ao Prof. Valério Pillar e a Profa. Sandra Müller por terem me acolhido com tanto carinho nos seus laboratórios, pela maravilhosa orientação e estrutura oferecida para pesquisa.

Meu muito especial obrigada aos amigos Letícia Dadalt, Rodrigo Bergamim e José Vicente Silva por terem me reintroduzido às discussões científicas e à vida universitária, e pelo auxílio ao longo deste trabalho.

Aos guerreiros que auxiliaram na coleta e processamento dos dados, que além do auxílio se tornaram grandes amigos: Adriane Esquivel, Iporã Haeser, Rafael Machado, Rodrigo Cossio e Lucas Milanesi.

À colega que encarou o desafio da Mata Atlântica e que sem a qual não teria sido possível demarcar em tempo hábil as áreas de estudo, a amiga Grasiela Casas.

Aos colegas dos Laboratórios de Ecologia Quantitativa, Ecologia Vegetal e Ecologia Funcional. Todos participaram de diferentes formas na construção deste trabalho, mas não posso deixar de destacar a parceria de alguns: Fernando Joner, Débora Balzan, Carolina Blanco, Eduardo Velez, Bianca Darski e Luthiana Carbonel.

À Ana Luiza Matte, pelo processamento das imagens e elaboração dos *layouts* das Parcelas Permanentes.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e à Universidade Federal do Rio Grande do Sul pelo pela estrutura que possibilitou a realização deste trabalho.

Ao CNPq pelo apoio dispendido a esta pesquisa através dos projetos “Pesquisas Ecológicas de Longa Duração no Sistema de Parcelas Permanentes do Corredor Mata Atlântica Sul” (PLDSisPP-CNPq 478171/2007-2), “Padrões Funcionais de organização em comunidades” (CNPq 479083/2008-8) e “Dinâmica de Regeneração na Mata Atlântica: Análise funcional da composição de espécies vegetais e da dispersão potencial de sementes pela avifauna em diferentes estágios sucessionais como base para o planejamento de trajetórias de restauração ecológica” (CNPq 481576/2009-6).

À CAPES pela concessão da bolsa.

À Layla, pela paciência com a mãe dedicada aos livros e ao computador e pela parceria em tantas saídas de campo.

Aos meus pais pela eterna dedicação aos seus filhos e a todo apoio e carinho que tem dedicado a neta.

## Sumário

Lista de figuras .....	5
Lista de tabelas .....	6
Resumo.....	7
Abstract.....	8
Introdução geral .....	9
Referências bibliográficas .....	15

### **CAPÍTULO 1**

#### **PADRÕES TEMPORAIS FLORÍSTICO-ESTRUTURAIS DA REGENERAÇÃO FLORESTAL NO EXTREMO SUL DA MATA ATLÂNTICA**

Resumo .....	18
1. Introdução .....	19
2. Materiais e métodos .....	22
2.1 Área de estudo .....	22
2.2 Delineamento Amostral e Coleta dos Dados .....	24
2.2.1 Levantamento da vegetação.....	25
2.2.2 Levantamento das variáveis ambientais.....	27
2.3 Análise de dados .....	28
3. Resultados.....	30
3.1 Riqueza de espécies no gradiente sucessional.....	30
3.2 Caracterização da estrutura florestal.....	31
3.3 Composição de espécies no gradiente sucessional.....	32
3.4 Relações entre o ambiente, o tempo e a comunidade em regeneração florestal	37
4. Discussão .....	39
4.1 Riqueza e estrutura .....	39
4.2 Composição de espécies.....	40
4.3 A influência do tempo e do ambiente nos padrões de regeneração florestal	
5. Conclusões.....	47
6. Referências bibliográficas.....	39

### **CAPÍTULO 2**

#### **PADRÕES DE CONVERGÊNCIA E DIVERGÊNCIA DE ATRIBUTOS EM COMUNIDADES FLORESTAIS AO LONGO DE UM GRADIENTE SUCESSIONAL**

Resumo .....	51
1. Introdução .....	52
2. Materiais e métodos .....	56
2.1 Área de estudo .....	56
2.2 Delineamento amostral e coleta de dados.....	56
2.2.1 Levantamento da vegetação.....	57
2.2.2 Levantamento dos atributos.....	58
2.2.3 Variável ambiental.....	60
2.3 Análise dos dados .....	60
3. Resultados .....	62
3.1 Padrões de convergência (TCAP) de atributos na sucessão secundária.....	54
3.2 Padrões de divergência (TDAP) de atributos na sucessão secundária.....	56
3.3 Diversidade funcional na sucessão secundária.....	58
4. Discussão .....	68
5. Referências bibliográficas.....	76
Considerações finais.....	80
Apêndice.....	82

## Lista de figuras

### INTRODUÇÃO

**Figura 1** – Localização das Parcelas Permanentes do Corredor Mata Atlântica Sul na Região Nordeste do Rio Grande do Sul.

15

### CAPÍTULO 1

---

**Figura 1** - Sub regiões fitogeográficas no limite sul de distribuição da Floresta Atlântica. A região de estudo, a Bacia Hidrográfica do Rio Maquiné, encontra-se circulada.

24

**Figura 2** - Curvas da riqueza de espécies rarefeita pelo número de indivíduos amostrados para as quatro etapas sucessionais: Etapa1 (E1) de 6 a 10 anos; E2 de 10 a 24 anos; E3 de 25 a 45 anos; E4 de florestas avançadas.

31

**Figura 3** - Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais (PCoA) realizada a partir da descrição da cobertura das espécies nas UA's. Os números indicam a etapa sucessional correspondente a cada UA. As espécies mais correlacionadas aos dois primeiros eixos estão indicadas no diagrama (Tise= *Tibouchina sellowiana*; Myco= *Myrsine coriacea*; Late= *Lamanonia ternata*; Ilbr= *Ilex brevicuspis*; Ilpa= *Ilex paraguariensis*; Aese= *Aegiphila sellowiana*; Erfa= *Erythrina falcata*; Anru= *Annona rugulosa*; Caca= *Cabralea canjerana*; Casi= *Casearia silvestres*; Neop= *Nectandra oppositifolia*; Cuve= *Cupania vernalis*; Palo= *Pachystroma longifolium*; Comi= *Coussapoa microcarpa*; Guop= *Guapira opposita*; Eued= *Euterpe edulis*; Chgo= *Chrysophyllum viride*; Sobo= *Sorocea bonplandii*; Acco= *Actinostemon concolor*; Mese= *Meliosma sellowii*; Gaga= *Garcinia gardneriana*; Trecl= *Trichilia clausenii*; Heom= *Hennecartia omphalandra*; Eumu= *Eugenia multicostata*).

33

**Figura 4:** Diagrama indicando as possíveis relações entre a comunidade florestal em regeneração e os conjuntos de variáveis ambientais que demonstraram alguma correlação significativa. (\* =  $p < 0,05$ ; \*\*\* =  $p < 0,0001$ ). As orientações das flechas indicam as possíveis relações causais entre os respectivos conjuntos de dados, que tiveram valores significativos.

38

### CAPÍTULO 2

---

**Figura 1** - Regressões lineares dos valores médios dos atributos por UA ponderado pelas abundâncias das espécies (matriz T) em relação ao tempo de regeneração florestal (log da idade em anos). Em a) LNC - conteúdo de nitrogênio foliar (%), b) LPC - conteúdo de fósforo foliar (%), c) LMA - massa foliar por área ( $\text{g.m}^{-2}$ ), d) Ac - altura máxima da espécie estimada em campo (m), e) Rb - capacidade de rebrote (0= ausência, 1= presença de capacidade de rebrote).

63

**Figura 2** - Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA) realizada a partir da matriz X. A matriz X contém as abundâncias das espécies nas UA's após ponderação *fuzzy* considerando suas semelhanças em relação aos atributos que maximizaram TDAP (LA, LNC, Ac, Rb, SA). A posição dos atributos no diagrama reflete as correlações entre seus valores médios e os eixos. Os números indicam o tempo de regeneração florestal correspondente a cada UA. As espécies mais correlacionadas aos dois primeiros eixos estão indicadas no diagrama (Anru= *Annona rugulosa*; Cagr= *Calyptanthes grandifolia*; Cotr= *Croton macrobothrys*; Cuve= *Cupania vernalis*; Eued= *Euterpe edulis*; Eumu= *Eugenia multicostata*; Euve= *Eugenia verticillata*; Fiad= *Ficus adhatodifolia*; Gaga= *Garcinia gardneriana*; Acco= *Actinostemon concolor*; Hial= *Hieronyma alchorneoides*; Inma= *Inga marginata*; Locu= *Lonchocarpus cultratus*; Mael= *Matayba elaeagnoides*; Mosc= *Mollinedia schottiana*; Myco= *Myrsine coriacea*; Mylo= *Myrsine lorentziana*; Neme= *Nectandra megapotamica*; Ocpu= *Ocotea puberula*; Sobo= *Sorocea bonplandii*; Sosa= *Solanum*

64

*sanctaecatharinae*; Trcl= *Trichilia clausenii*; Tise= *Tibouchina sellowiana*; Vibi= *Viola bicuhyba*).

**Figura 3:** Regressão linear dos valores de diversidade funcional, calculada com base no subconjunto de atributos que maximizaram TDAP, para cada unidade amostral em relação ao gradiente temporal de regeneração florestal variando de 6 a 200 anos (tempo logaritimizado). 66

**Figura 4:** Exploração dos padrões de diversidade funcional nas comunidades, considerando individualmente cada atributo do subconjunto que maximizou TDAP, em relação ao gradiente temporal de regeneração florestal variando de 6 a 200 anos. Em a) o atributo utilizado foi área foliar - LA, em b) o conteúdo de nitrogênio foliar - LNC, em c) a presença de espécies decíduas - SA, em d) a altura máxima das espécies estimada em campo - Ac, em e) a capacidade de rebrote - Rb. 67

## Lista de tabelas

### CAPÍTULO 1

**Tabela 1** - Distribuição das parcelas de 0,25 ha por localização nos vales da Bacia Hidrográfica do Rio Maquiné, etapa sucessional, idade de regeneração pós-abandono estimada em anos, número de parcelas (unidades amostrais, UA's) e altitude das parcelas. 26

**Tabela 2** - Relação dos parâmetros estruturais da vegetação e seus valores conforme as etapas da sucessão. Letras distintas indicam diferenças significativas entre as etapas ( $P \leq 0,05$ ) 32

**Tabela 3** - Lista das espécies, e suas respectivas famílias e rótulos, amostradas nas quatro etapas sucessionais com seus respectivos valores de importância (VI em %). As espécies estão em ordem decrescente de valores (em negrito valores mais representativos), seguindo as etapas 1, 2, 3 e 4. 34

**Tabela 4** - Resultados dos testes de Mantel Parcial para a matriz da comunidade (C) e as matrizes de variáveis edáficas (S), espaciais (E), microclimáticas (A) e idade de regeneração florestal pós-abandono de uso. A matriz que segue após o ponto, indica que a mesma está restringindo a correlação das duas anteriores. 38

## Resumo

A estruturação de padrões e processos das comunidades vegetais ocorrem no espaço e no tempo e é mediada pelas adaptações das plantas (características das espécies) às condições bióticas e abióticas a que estão submetidas. Nesse sentido, este estudo usa a identidade das espécies e seus atributos na busca de padrões florístico-estruturais das comunidades e de padrões de convergência (TCAP) e divergência (TDAP) de atributos ao longo do gradiente sucessional. Comunidades espacialmente separadas e com diferentes idades de abandono (substituição espaço-tempo) foram demarcadas para a investigação destes padrões numa região de Mata Atlântica, no Rio Grande do Sul, Brasil. Informantes locais indicaram o histórico de uso do solo e o tempo de regeneração da floresta, o qual variou entre 6 e 45 anos e áreas de referência (sem indicativo de corte raso). O levantamento da vegetação arbórea (DAP  $\geq 10$ cm) foi realizado em 28 parcelas constituídas de 3 sub-parcelas de 100m<sup>2</sup> cada, compondo a matriz de cobertura das espécies em seus sítios. Variáveis locais de clima, solo e espaço foram levantadas, as quais, juntamente com o tempo de regeneração, compuseram matrizes de variáveis ambientais usadas para identificar a importância do ambiente e do tempo na estruturação das comunidades. De um *pool* de 96 espécies, aquelas 52 mais frequentes ( $\geq 8\%$ ) tiveram os seguintes atributos avaliados: conteúdo de nitrogênio (LNC) e fósforo foliar (LPC), a relação entre eles, conteúdo de massa seca da folha, área foliar (LA), a massa foliar por área (LMA), espessura foliar, forma da folha, sazonalidade foliar (SA), altura potencial máxima da espécie, altura máxima das espécies estimada em campo (Ac), densidade da madeira e capacidade de rebrote (Rb). Os resultados indicaram que o tempo de abandono (correlação= 0,38,  $p= 0,001$ ) tem influência maior sobre a comunidade vegetal do que os outros conjuntos de variáveis ambientais consideradas. As áreas de referência apresentaram-se claramente distintas em relação à composição de espécies das áreas iniciais e intermediárias. Por outro lado, as análises de variância dos parâmetros estruturais indicaram um aumento significativo da cobertura do estrato arbóreo, das alturas máximas e mínimas e da estratificação da floresta (variância da altura do dossel), já a partir 26 anos após o abandono, assemelhando-se às áreas de referência. Na análise funcional das comunidades, os atributos que maximizaram os padrões de convergência ao longo do gradiente foram: LNC, LPC, LMA, Ac and Rb ( $\rho(\mathbf{TE}) = 0,44$ ,  $P= 0,01$ ); e aqueles que maximizaram a divergência foram: LA, LNC, Ac, Rb, SA ( $\rho(\mathbf{XE.T})= 0,378$ ;  $P=0,007$ ). Análises exploratórias indicaram a ocorrência de espécies arbóreas mais altas e perenifólias nas florestas avançadas, em contraste às pioneiras de crescimento rápido, com capacidade de rebrotar e sobreviver após distúrbios antrópicos, ocorrendo nos estágios iniciais. A diversidade funcional aumenta com a maturação da floresta. Todavia, os valores elevados encontrados nos estágios intermediários indicam a co-ocorrência de espécies de etapas iniciais e finais da sucessão nesta fase. Podemos concluir que a estrutura das florestas secundárias nessa região, assim como sua diversidade funcional, começam a adquirir valores semelhantes aos de florestas em estágio avançado de sucessão a partir dos 26 anos, no entanto a composição destas ainda permanece muito distinta.

Palavras chaves: sucessão secundária, Mata Atlântica, diversidade funcional, padrões de organização, florística.

## Abstract

The structuring of plant communities patterns and processes occur in time and space and are mediated by plant adaptations (species traits) to biotic and abiotic conditions to which they are subjected. This study looks for structural and floristic community patterns through the use of species identity, as well as for traits convergence (TCAP) and divergence (TDAP) assembly patterns in relation to the successional gradient. Spatially separated communities of different ages since abandonment (space-for-time substitution) were demarcated for the investigation of these patterns in the Atlantic Forest, Rio Grande do Sul state, southern Brazil. Local informants indicated the land use history and time of forest regeneration, which ranged between 6 and 45 years, and reference areas (without signal of clear-cut). The trees (DBH  $\geq$  10 cm) were surveyed in 28 plots consisting of three 100 m<sup>2</sup> sub-plots, composing the species abundance per sites matrix. Abiotic variables of local climate, soil and space have been collected, and were considered as environmental variables, together with the regeneration time in the analysis of community structure. From a pool of 96 species, the 52 most frequent ( $\geq$  8%) were evaluated for the following attributes: leaf nitrogen (LNC) and phosphorus (LPC) content, the relationship among them, leaf dry matter content, leaf area (LA), leaf mass per area (LMA), leaf thickness, leaf shape, leaf seasonality (SA), maximum potential height, estimated maximum in the field (Ac), wood density and resprouting ability (Rb). The results indicated that the time of abandonment (correlation =0.38,  $p = 0.001$ ) have greater influence on plant community than the others sets of environmental variables. Reference sites are clearly distinct in species composition from the initial and intermediate areas. Moreover, analysis of variance of the structural parameters indicated a significant increase in tree cover, in the maximum and minimum heights, and in the forest stratification (canopy height variance) along the succession time. Sites with 26 years after abandonment are already similar to the reference areas for such parameters. In the functional analysis of the communities, the traits that maximized convergence assembly patterns along the gradient were: LNC, LPC, LMA, Ac and Rb ( $\rho$  (TE) = 0.44,  $P = 0.01$ ) and those that maximized divergence were: LA, LNC, Ac, Rb, SA ( $\rho$  (XE.T) =0.378,  $P = 0.007$ ). Exploratory analysis indicated the occurrence of taller evergreen trees species at the reference sites, in contrast to the fast growth pioneer species, able to resprout and survive after human disturbances, occurring in the early stages. The functional diversity increases with the maturation of the forest. However, the high values found in the intermediate stages indicate the co-occurrence of early- and late-successional species in this phase. We can conclude that the structure and the functional diversity of secondary forests in this region begin to be similar to forests in advanced stages of succession from 26 years, however the species composition of which still remains very distinct.

Keywords: secondary succession, Atlantic forest, functional diversity, assembly rules, floristic.



## INTRODUÇÃO GERAL

A vida humana baseada nos paradigmas da modernidade tem gerado uma grande transformação nos ecossistemas globais, levando a consequências em todos os níveis de organização e funcionamento dos organismos vivos. A exposição dos seres vivos a diversos produtos químicos (“defensivos”, medicamentos, conservantes, produtos de beleza, dejetos, etc.) e a ação sinérgica destes na saúde humana e nos ecossistemas desafiam a nossa capacidade analítica de elucidação.

Nas últimas décadas alguns efeitos das aceleradas transformações ambientais geradas pela humanidade têm sido evidenciados, bem como suas consequências na alteração da biodiversidade no planeta (Chapin *et al.* 2000). Porém, não só as alterações ambientais modificam a diversidade em todos os níveis de organização, como a biodiversidade também pode ter um papel importante na capacidade dos sistemas ecológicos em responderem a estas mudanças (Lavorel 1999).

O grande número de espécies ameaçadas de extinção atrai a atenção do público leigo e de pesquisadores, no entanto alterações significativas no funcionamento dos ecossistemas são ocasionadas não só pela redução do número de espécies, mas também pela alteração nas suas abundâncias relativas, e é nestas que as atividades humanas têm mais frequentemente influenciado. Algumas espécies em particular podem ter importantes efeitos nos processos ecossistêmicos, mediando fluxos de energia e matéria, alterando as condições abióticas que regulam as taxas destes processos ou, ainda, alterando a delicada rede de interações bióticas e os padrões de abundâncias das espécies nas comunidades das plantas (Chapin *et al.* 2000).

A necessidade de prevermos as consequências destas alterações nos padrões das comunidades bióticas e nos seus efeitos para os ecossistemas e serviços ambientais por eles prestados tem revivido o conceito de classificação funcional dos organismos, especialmente para as comunidades de plantas (Lavorel & Garnier 2002). Tradicionalmente as comunidades de plantas têm sido descritas através da identidade taxonômica de seus componentes, sendo cada organismo pertencente a um táxon. No entanto, organismos podem demonstrar afinidades entre si, não somente em suas classificações taxonômicas e nas comunidades que ocorrem, mas também em suas adaptações ao ambiente e interações às quais estão submetidos. Nesse sentido, outros esquemas de classificações reconhecem formas de vida, formas de crescimento, tipos fenológicos ou tipos funcionais. A maior parte destas classificações, apesar de agrupar os organismos de forma diferenciada, também levam a classificações de populações discretas, em que cada organismo pertence ou não a um dado grupo (Pillar & Orłóci 1993).

A ecologia de comunidades vem há décadas buscando regras gerais que expliquem como as espécies estão organizadas em comunidades. A estruturação de padrões e processos das comunidades de plantas ocorrem no espaço e no tempo e é mediada pelas adaptações das plantas (características das espécies) às condições bióticas e abióticas a que estão submetidas (Pillar & Orłóci 1993, Weiher *et al.* 1998, Lavorel & Garnier 2002). Porém, a descrição de comunidades vegetais, a revelação de padrões de composição espaço-temporais e, ainda, a correlação destes padrões com variáveis ambientais, a partir da composição de espécies, leva a conclusões fitogeograficamente restritas, uma vez que o *pool* de espécies varia ampla e globalmente (Pillar & Sosinski 2003, Díaz *et al.* 2004). Em contrapartida, a descrição de comunidades vegetais a partir de atributos funcionais – características das plantas

que demonstram conexões com o seu funcionamento e refletem adaptações ao meio físico e biótico –, bem como a *tradeoffs* entre diferentes funções no organismo (Pillar & Orłóci 1993, Lavorel & Garnier 2002), tem recebido grande atenção na atualidade, uma vez que atributos são propriedades de todas as plantas, independentemente da região geográfica e da taxonomia (Shipley 2010).

Usando uma base teórica matemática, (Pillar & Orłóci 1991, 1993) propõem a descrição de comunidades através de atributos funcionais das espécies em que cada um dos componentes das comunidades será descrito como um conjunto difuso (*fuzzy set*). Cada organismo pode pertencer a diferentes grupos difusos de acordo com suas afinidades quanto aos atributos funcionais. Ao usarmos dados das espécies descritas por atributos podemos derivar (por medidas de semelhança) um outro conjunto de dados com essas espécies descritas por suas afinidades quanto aos atributos. Essas afinidades definem graus de pertinência (*fuzzy degrees of belonging*, num intervalo de 0 a 1) das espécies a cada conjunto difuso definido por uma espécie. Esta forma de descrever as espécies nos liberta de classificações *a priori*, possibilitando a sobreposição de espécies de acordo com suas afinidades.

Além disso, toda a informação funcional obtida no nível dos organismos é possível de ser transferida para o nível da comunidade, através de multiplicações de matrizes. Para isso, a matriz de espécies descritas por seus atributos (ou a matriz de espécies descritas pelas afinidades entre seus atributos) é multiplicada pela matriz das comunidades descritas pelas abundâncias de suas identidades taxonômicas (em geral, espécies). Ainda quando relacionamos estes conjuntos de dados a gradientes ambientais podemos revelar padrões de convergência (TCAP - *Trait-convergence Assembly Patterns*), identificados quando sítios ambientalmente próximos entre si contêm espécies com atributos semelhantes e os padrões de mudanças nestes atributos

forem associados ao gradiente, e de divergência de atributos (TDAP - *Trait-divergence Assembly Patterns*), resultantes de interações interespecíficas que levam a pressões internas e limitação de similaridade entre as espécies relacionados aos gradientes espaço-temporais (Pillar *et al.* 2009, Pillar & Duarte 2010).

Neste estudo objetivamos identificar e descrever padrões florísticos-estruturais da regeneração florestal decorrente do abandono após distúrbios antrópicos, bem como investigar padrões de convergência e divergência de atributos em comunidades, a fim de elucidar quais atributos funcionais são mais fortemente correlacionados com as diferentes etapas do processo de sucessão secundária em áreas de floresta Atlântica no Sul do Brasil.

É de vital importância o aprofundamento do conhecimento sobre a dinâmica da regeneração da Mata Atlântica, visto que a sua história evolutiva e biogeográfica resultou em uma floresta muito particular em sua composição (Metzger 2009), que, por outro lado, tem uma longa história de degradação (Dean 1997, Tabarelli *et al.* 2010). A capacidade de regeneração e o futuro desta floresta frente à extensão dos impactos humanos ainda é uma grande incógnita. Particularmente, no limite sul da Floresta Atlântica, um ambiente naturalmente transicional, os efeitos das mudanças ambientais regionais e globais talvez possam ser melhor evidenciados e/ou monitorados (Delcourt & Delcourt 1991).

Ao contrário de outras regiões do Brasil onde a Mata Atlântica foi reduzida a manchas isoladas dentro de uma matriz transformada (Ranta *et al.* 1998) a paisagem atual no limite sul de distribuição da Floresta Atlântica, nas encostas da região nordeste do Rio Grande do Sul, é florestal. Composta por um mosaico de manchas de agricultura, pastoreio ou silvicultura, áreas em diferentes estágios sucessionais e

áreas preservadas em uma rede de unidades de conservação, esta região oferece condições ideais para o estudo da regeneração natural da floresta.

Devido ao seu relevo acidentado, as florestas de encosta, mais especificamente a Floresta Ombrófila Densa Submontana (FODSM), tiveram sua cobertura original paulatinamente substituída por pequenas roças de subsistência, normalmente cultivadas no sistema de “coivaras”<sup>1</sup>, no qual ocorre o corte e queima da floresta, seguido por plantio consorciado de espécies ao longo de alguns anos e posterior abandono da terra para descanso (Perotto 2007). Este sistema, ainda amplamente utilizado no Brasil, é descrito por Adams (2000) para as populações caiçaras, ocupantes tradicionais da Mata Atlântica na região Sudeste do Brasil, onde as roças possuem em média tamanho de 0,38 ha, são cultivadas por 2,8 anos e deixadas em pousio por 9,7 anos. Na região de Maquiné, região foco deste estudo, informantes locais indicaram roças de tamanho, normalmente, menor que 0,5 ha, uso da terra por cerca de 3 anos e abandono de pelo menos 6 anos.

Segundo Becker *et al.* (2004), na Bacia Hidrográfica do Rio Maquiné a FODSM compreendia 27,4% da cobertura florestal original, sendo que 40% foi considerada altamente alterada, assim como 70% da cobertura vegetal total da bacia, devido à conversão para agricultura. O êxodo rural intenso desde as décadas de 60 e 70 e as mudanças na legislação nacional (CONAMA Decreto N. 750, de 10 de fevereiro de 1993, Resolução 10/1993 e 33/1994; Lei 11.428/2006), que restringem o corte de capoeiras aos seus estágios mais iniciais, resultaram em amplas áreas ocupadas por vegetação secundária em estágios sucessionais intermediários (34,8%) e avançados (20,2%). Em contrapartida, a manutenção das populações humanas nesta

---

<sup>1</sup> coivara, palavra de origem tupi-guarani que designa a técnica de origem indígena, ainda hoje empregada no interior do Brasil, que consiste em pôr fogo em restos de mato, troncos e galhos de árvores para limpar o terreno e prepará-lo para a lavoura (Cunha 1998: 111, apud Adams 2000).

região florestal passou a exigir um uso diferenciado das florestas secundárias dando a estas outras funções e significados (Suárez 2007). Atualmente, mais de um terço dos agricultores familiares desenvolvem atividades estreitamente relacionadas à extração de recursos naturais locais (Gerhardt *et al.* 2000). Uma das principais alternativas de renda de agricultores familiares extrativistas das áreas de encosta da floresta ombrófila densa é a extração da samambaia-preta (*Rumohra adiantiformis*), uma espécie típica de clareiras (Baldauf 2006, Coelho-de-Souza & Kubo 2006, Suárez 2007). Neste sentido, o conhecimento mais aprofundado da regeneração florestal na região constitui um importante subsídio para orientar práticas de manejo sustentáveis da floresta e seus recursos.

Neste sentido, o “Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração no Sistema de Parcelas Permanentes do Corredor Mata Atlântica Sul na Região Nordeste do Rio Grande do Sul (PLDSisPP-RS)” possibilitou a implantação de Parcelas Permanentes na Floresta Ombrófila Mista (13 áreas) e na Floresta Ombrófila Densa (18) (Fig.1). Inserido neste contexto, este estudo se restringe às Parcelas Permanentes localizadas na área de abrangência da Floresta Ombrófila Densa, junto à Reserva Biológica da Serra Geral e seu entorno.

A implantação destas parcelas permanentes possibilitará o acompanhamento da dinâmica da vegetação ao longo do tempo. No entanto, neste estudo foi usada a metodologia de substituição espaço-tempo (Pickett 1987, Wildi & Schütz 2000), considerando que investigações sobre a composição e arranjo das comunidades no espaço, desde que com tempos de regeneração distintos, podem ser utilizadas para inferir sobre sua dinâmica sucessional ao longo do tempo. Parâmetros da vegetação e atributos funcionais foram usados para caracterizar os estágios sucessionais e relacioná-los às variáveis ambientais. Assim, os dados de comunidades e ecossistemas

são séries temporais obtidas a partir de levantamentos feitos em parcelas espacialmente separadas, mas com diferentes idades conhecidas de regeneração após abandono do uso da terra.

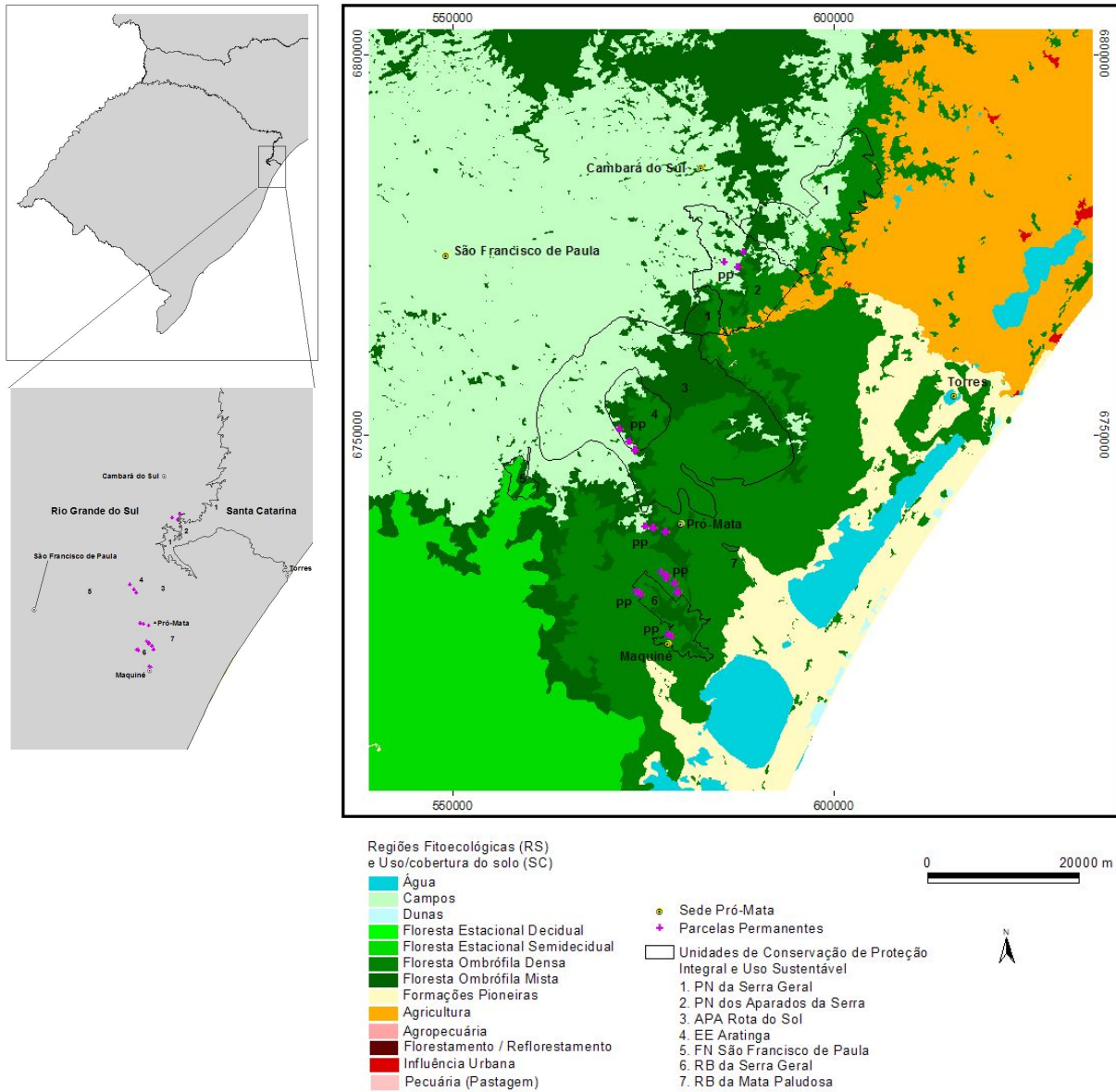


Figura 1: Localização das Parcelas Permanentes do Corredor Mata Atlântica Sul na Região Nordeste do Rio Grande do Sul.

### Referências Bibliográficas

Adams, C. 2000. Caíçaras na Mata Atlântica: pesquisa científica versus planejamento e gestão ambiental. Annablume, FAPESP, São Paulo.

- Baldauf, C. 2006. Extrativismo de samambaia--preta (*Rumohra adiantiformis* (G.Forst) Ching) no Rio Grande do Sul: fundamentos para o manejo e monitoramento da atividade. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- Becker, F. G., Irgang, G. V., Hasenack, H., Vilella, F. S. & Verani, N. F. 2004. Land cover and conservation state of a region in the southern limit of the atlantic forest (River Maquiné Basin, Rio Grande do Sul, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* **64**:569-582.
- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. & Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *NATURE* **405**:234-242.
- Coelho-de-Souza, G. & Kubo, R. 2006. A perspectiva da etnobotânica sobre o extrativismo de produtos florestais não madeiráveis e a conservação. Pages 85-98 *in* R. Kubo, J. B. Bassi, G. Coelho-de-Souza, N. L. Alencar, P. M. Medeiros & U. P. Albuquerque, editors. *Atualidades em etnobiologia e etnoecologia*. Nupea/SBEE, Recife.
- CONAMA. Decreto N. 750, de 10 de fevereiro de 1993. Dispõe sobre o corte, a exploração e a supressão de vegetação primária ou nos estágios avançado e médio de regeneração da Mata Atlântica, e dá outras providências.
- CONAMA. Resolução 10/1993 e 33/1994. Dispõe sobre os artigos 3º, 6º e 7º do Decreto nº 750, de 10 de fevereiro de 1993, são estabelecidos parâmetros básicos para análise dos estágios de sucessão da Mata Atlântica.
- Dean, W. 1997. *With Broadax and Firebrand: the destruction of the Brazilian Atlantic Forest*. University of California Press, Berkeley.
- Delcourt, H. R. & Delcourt, P. A. 1991. *Quaternary ecology: a paleoecological perspective*. Chapman & Hall, London.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S. R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M. C., Shirvany, F. A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. & Zak, M. R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* **15**:295-304.
- Gerhardt, C. H., Troian, L. C., Guterrez, L. M., Magalhães, R. G., Guimarães, L. A., Ferreira, L. O. & Miguel, L. A. 2000. Relatório de pesquisa: "Diagnóstico Socioeconômico e Ambiental do Município de Maquiné - RS: Perspectivas para um Desenvolvimento Rural Sustentável". Maquiné.
- Lavorel, S. 1999. Guest Editorial: Global change effects on landscape and regional patterns of plant diversity. *Divers Distrib* **5**:239-240.
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem function from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**:545-556.
- Metzger, J. P. 2009. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* **142**:1138-1140.
- Perotto, M. A. 2007. A influência da legislação ambiental no uso e conservação da bacia hidrográfica do rio Maquiné (RS), no período de 1964 a 2004. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- Pickett, S. T. A. 1987. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. Pages 110-135 *in* G. E. Likens, editor. *Long-term Studies in Ecology*. Springer, New York.
- Pillar, V. D. & Duarte, L. S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* doi: **10.1111/j.1461-0248.2010.01456.x**.



- Pillar, V. D., Duarte, L. S., Sosinski Jr, E. E. & Joner, F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* **20**:334-348.
- Pillar, V. D. & Orlóci, L. 1991. Fuzzy components in community level comparisons. Pages 87-93 *in* E. Feoli & L. Orlóci, editors. *Computer Assisted Vegetation Analysis*. Kluwer, Dordrecht.
- Pillar, V. D. & Orlóci, L. 1993. Taxonomy and perception in vegetation analysis. *Coenoses* **8**:53-66.
- Pillar, V. D. & Sosinski, E. E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science* **14**:323–332.
- Ranta, P., Blom, T. O. M., Niemela<sup>®</sup>, J., Joensuu, E. & Siitonen, M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity & Conservation* **7**:385-403.
- Shipley, B. 2010. *From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge, UK.
- Suárez, J. E. A. 2007. *O Extrativismo de samambaia-preta: uma alternativa de renda para agricultores familiares da encosta da Mata Atlântica no município de Maquiné (RS)*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Tabarelli, M., Aguiar, A. V., Ribeiro, M. C., Metzger, J. P. & Peres, C. A. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation* **143**:2328-2340.
- Weiher, E., Paul Clarke, G. D. & Keddy, P. A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* **81**:309-322.
- Wildi, O. & Schütz, M. 2000. Reconstruction of a long-term recovery process from pasture to forest. *Community Ecology* **1**:25-32.

# Capítulo 1

## **Padrões temporais florístico-estruturais da regeneração florestal no extremo sul da Mata Atlântica**

### **Resumo**

O uso de cronossequências consiste em estabelecer parcelas espacialmente separadas e com diferentes idades de abandono para investigar padrões de mudanças temporais da vegetação. Quatro cronossequências foram instaladas na região nordeste do Rio Grande do Sul, em áreas de Floresta Ombrófila Densa Submontana, com o objetivo de revelar padrões florísticos e estruturais da vegetação ao longo do tempo. Para a escolha das áreas contou-se com informantes locais, que indicaram o histórico de uso do solo e o tempo de regeneração da floresta, o qual variou entre 6 e 10 anos (etapa 1), 11 a 25 (etapa 2), 26 a 45 (etapa 3) e áreas de referência (etapa 4). O levantamento da vegetação arbórea (DAP  $\geq 10$  cm) foi realizado em 28 parcelas constituídas de 3 sub-parcelas de 100m<sup>2</sup> cada, compondo a matriz de cobertura das espécies em seus sítios. Variáveis locais de clima, solo e espaço foram levantadas, as quais, juntamente com o tempo de regeneração, compuseram matrizes de variáveis ambientais. Foram avaliadas as correlações entre matrizes com testes de Mantel e Mantel Parcial. Os resultados indicaram que o tempo de abandono (correlação= 0,38, p= 0,001) tem influência maior sobre a comunidade vegetal do que os outros conjuntos de variáveis consideradas. A Análise de Coordenadas Principais mostrou uma separação nítida (eixo 1) das áreas de referência daquelas das etapas iniciais e intermediárias. Estas, por sua vez, separam-se ao longo do eixo 2. As espécies com maiores índices de valor de importância (IVI) foram: na etapa 1, *Tibouchina sellowiana* Cogn., *Inga marginata* Kunth, *Myrsine coriacea* (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult. e *Cabrlea canjerana* (Vell.) Mart.; na etapa 2, *Cabrlea canjerana* (Vell.) Mart., *Tibouchina sellowiana* Cogn., *Myrsine coriacea* (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult. e *Nectandra oppositifolia* Ness e Mart.; na etapa 3, *Cabrlea canjerana* (Vell.) Mart., *Alsophila setosa* Jacq., *Tetrorchidium rubrivenium* Poepp., *Euterpe edulis* Mart. e na etapa 4, *Euterpe edulis* Mart., *Ficus cestrifolia* (Mart. ex Miq.) Mart., *Cabrlea canjerana* (Vell.) Mart., *Hennecartia omphalandra* J. Poiss., *Trichilia clausenii* C. DC., *Eugenia multicostata* D. Legrand, *Coussapoa microcarpa* (Schott) Rizzini, *Meliosma sellowii* Urb. e *Gymnanthes concolor* (Spreng.) M. Análises de variância de parâmetros estruturais indicaram um aumento significativo da cobertura vegetal, alturas máxima e mínima, e da estratificação da floresta (variância da altura do dossel) a partir da etapa 3. Os resultados deste estudo sugerem que as florestas secundárias nesta região atingem porte (altura) semelhante aos da floresta primária a partir dos 26 anos, no entanto a cobertura basal, a densidade de indivíduos e a composição ainda permanece muito distinta das áreas de referência.

**Palavras-chave:** Floresta Ombrófila Densa, Cronossequências, Sucessão, Estrutura florestal.

## 1) Introdução

A sucessão pode ser entendida como um processo essencialmente demográfico de complexas relações com o ambiente biótico e abiótico, cujos resultados afetam a estrutura e o funcionamento da comunidade e do ecossistema (Pickett 1987). Na sucessão secundária, fatores como intensidade e tipo de uso do solo, proximidade de áreas fonte, presença e rota de dispersores, habilidades de dispersão das espécies, entre outros, aumentam ainda mais a complexidade do processo. Uma razoável base de conhecimentos sobre a sucessão secundária em florestas tropicais tem sido desenvolvida nos últimos anos, sugerindo que as diferentes teorias cunhadas sobre a sucessão (Clements 1916, Gleason 1927, Egler 1954, Connell & Slatyer 1977), bem como sobre ecologia de comunidades (teoria de nicho x neutra), talvez possam ser vistas como etapas de um mesmo processo.

Acompanhar a dinâmica florestal no tempo é uma tarefa difícil que exige projetos de longa duração e gerações de pesquisadores. A substituição espaço-pelo-tempo (Pickett 1987), também conhecida pela abordagem de cronossequências é, muitas vezes, a única alternativa viável para investigar mudanças temporais de regeneração florestal (Wildi 2002). Todavia, esta abordagem utiliza-se de pressupostos frequentemente pouco realísticos, assumindo que as condições ambientais de diferentes sítios são semelhantes (Chazdon 2008). Desta forma, o uso de cronossequências deve estar baseado em séries de réplicas de diferentes idades, selecionadas através de critérios objetivos, como, por exemplo, o histórico de uso ou o tipo de solo (Chazdon *et al.* 2007, Chazdon 2008).

O estudo da regeneração florestal após distúrbios antrópicos se torna cada vez mais relevante, uma vez que grandes extensões de terra vêm sendo abandonadas e novas áreas, ainda em razoável estado de conservação, continuam sendo convertidas

em usos agrícolas (van der Maarel 1988, Myers *et al.* 2000, FAO 2005, 2007). Estas florestas secundárias representam cerca de 60% das florestas tropicais remanescentes (ITTO 2002, FAO 2005) e a elas são atribuídas uma série de funções ecossistêmicas, tróficas e sociais (Guariguata & Osterag 2001, Gardner *et al.* 2009b).

Padrões de riqueza e diversidade, biomassa, estrutura e composição da sucessão em florestas tropicais são discutidos por diversos autores (Aide *et al.* 2000, Blanc *et al.* 2000, Scudeller *et al.* 2001, Kennard 2002, De Walt *et al.* 2003, van Breugel *et al.* 2007, Letcher & Chazdon 2009, Piotta *et al.* 2009, Klanderud *et al.* 2010). Chazdon (2008) sintetiza os processos subjacentes da sucessão observados nas planícies da Costa Rica através de três fases: 1) *iniciação*, correspondendo à primeira década após o distúrbio, é o período de colonização de espécies intolerantes e tolerantes à sombra, da germinação de sementes oriundas e não oriundas do banco de sementes, do rebrote de árvores remanescentes, da alta mortalidade de espécies herbáceas, do rápido crescimento em altura e diâmetro de espécies lenhosas e do estabelecimento de espécies dispersas por aves e morcegos; 2) *exclusão de caules*, compreende o período entre 10 e 25 anos pós-abandono, envolve o fechamento do dossel, a alta mortalidade de arbustos e lianas, a morte de pioneiras de vida curta e a supressão de espécies intolerantes à sombra no sub-bosque e sub-dossel; 3) *reiniciação do sub-bosque*, se dá a partir de 25 anos pós-abandono, trazendo a alta mortalidade de pioneiras de vida longa e de espécies intolerantes à sombra, a formação de clareiras aumentando a heterogeneidade de luz no sub-bosque, a maturidade reprodutiva de espécies de dossel e sub-dossel tolerantes à sombra e a formação de agregações de plântulas. Seguindo esta ideia temporal das fases, Guariguata e Osterag (2001) destacam a participação de diferentes famílias e gêneros ao longo das diferentes fases da sucessão.

No entanto, o futuro das florestas tropicais ainda é uma incógnita frente a extensão dos impactos humanos e a sua capacidade de recuperação (Gardner *et al.* 2009a). A Floresta Atlântica é um dos ecossistemas brasileiros de maior biodiversidade, o qual foi reconhecido internacionalmente como um dos 34 ‘hotspots’ (áreas prioritárias) para a conservação da biodiversidade (Mittermeier *et al.* 2005). Sua história evolutiva e biogeográfica resultou em uma floresta muito particular em sua composição florística (Metzger 2009), apresentando mais de 13 mil espécies de angiospermas, metade destas, endêmicas (Werneck *et al.* 2011) No entanto, sua localização geográfica, ao longo da costa Atlântica, possibilitou uma longa história de ocupação e de degradação (Dean 1997, Tabarelli *et al.* 2010), reduzindo sua cobertura a 8% da cobertura original (Tabarelli *et al.* 1999) Além disso, tem-se sugerido que os remanescentes florestais originais estão sofrendo um processo de secundarização devido aos efeitos de borda (Santos *et al.* 2008, Tabarelli *et al.* 2008). Em decorrência disso, estudos sobre a dinâmica da vegetação, tanto em áreas em regeneração quanto em áreas preservadas, tornam-se essenciais para compreender o efeito da ação antrópica sobre estas florestas, bem como os caminhos da regeneração e o futuro da biodiversidade florestal e da provisão de serviços ecossistêmicos oferecidos pelas florestas (Tabarelli *et al.* 2010).

Ao contrário de outras regiões do Brasil onde a Mata Atlântica foi reduzida a manchas isoladas dentro de uma matriz transformada (Ranta *et al.* 1998), a paisagem atual da Floresta Atlântica de encosta no extremo Sul do Brasil é florestal, composta por mosaico de pequenas manchas de agricultura (10,4%), pastoreio ou silvicultura, áreas em diferentes estágios sucessionais (22% inicial; 34,8% intermediário; 20,2 avançado) e áreas preservadas em uma rede de unidades de conservação, oferecendo condições ideais para o estudo da regeneração natural da floresta (Becker *et al.* 2004).

Além disso, a Mata Atlântica encontra seu limite sul de distribuição nesta região (Rambo 1956, Teixeira *et al.* 1986), onde perde um grande número de espécies tropicais devido às restrições ambientais desta região subtropical (Bergamin *et al.* 2012), tornando-se peculiar. Nesse ambiente transicional os efeitos das mudanças ambientais regionais e globais podem ser melhor evidenciados e/ou monitorados (Delcourt & Delcourt 1991). No entanto, pouca atenção tem sido dedicada a essa porção da Floresta, e pouco se sabe sobre seu atual *status*, sua dinâmica e se os conhecimentos desenvolvidos nas regiões tropicais se aplicam a esta porção subtropical.

Este estudo tem o intuito de conhecer o atual *status* das comunidades vegetais florestais no limite Sul da Mata Atlântica e caracterizar florística e estruturalmente os diferentes estágios sucessionais, buscando, ainda, identificar possíveis padrões de organização e avaliar a importância do ambiente e do tempo na estruturação destes padrões durante a regeneração florestal.

## **2) Materiais e Métodos**

### 2.1) Área de estudo

No Sul do Brasil (29° 42' S, 50° 11' O), um conjunto de vales declivosos (900 m a 5 m de altitude) esculpidos por cursos de águas, forma a paisagem da Bacia Hidrográfica do Rio Maquiné (BHRM). O clima regional é subtropical úmido, tipo Cfa, conforme a classificação de Köppen, com temperatura média anual superior a 18°C (Moreno 1961). Há ausência de um período característico de seca, possuindo elevados índices pluviométricos médios anuais (1400-1800 mm) (Hasenack & Ferraro 1989, Nimer 1990).

A vegetação natural da BHRM é constituída predominantemente por Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica *sensu stricto*), a qual expressa todas suas variações fisionômicas ao longo do gradiente altitudinal nesta região (Rambo 1956, Teixeira *et al.* 1986). Constitui-se, desta forma, uma zona de transição fitogeográfica, apresentando também elementos de Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Mista (Sevegnani & Baptista 1996) com as quais está em contato. Nas escarpas da Serra Geral, entre as altitudes de 100 m a 500 m (Oliveira-Filho 2009) encontra-se a faixa de domínio da Floresta Ombrófila Densa Sub-montana (FODSM), onde foi conduzido este estudo.

Devido ao seu relevo acidentado, a FODSM teve sua cobertura original paulatinamente substituída por pequenas roças de subsistência no sistema de plantio-pousio. O abandono das áreas agrícolas de mais difícil acesso e as restrições legais de supressão florestal a partir da década de 90 geraram um mosaico de manchas florestais em diferentes estágios de regeneração. Além disso, o tombamento da Mata Atlântica pelo Estado do Rio Grande do Sul, em 1992, e o reconhecimento como Reserva da Biosfera pela UNESCO, em 1994, tornou evidente seu papel prioritário para a preservação da biodiversidade e possibilitou a efetivação de uma rede de Unidades de Conservação na região (Marcuzzo *et al.* 1996). Esta paisagem de áreas em diferentes estágios sucessionais e áreas preservadas caracteriza a paisagem atual da BHRM e proporciona as condições ideais para o estudo da dinâmica da vegetação florestal através do uso de cronossequências.

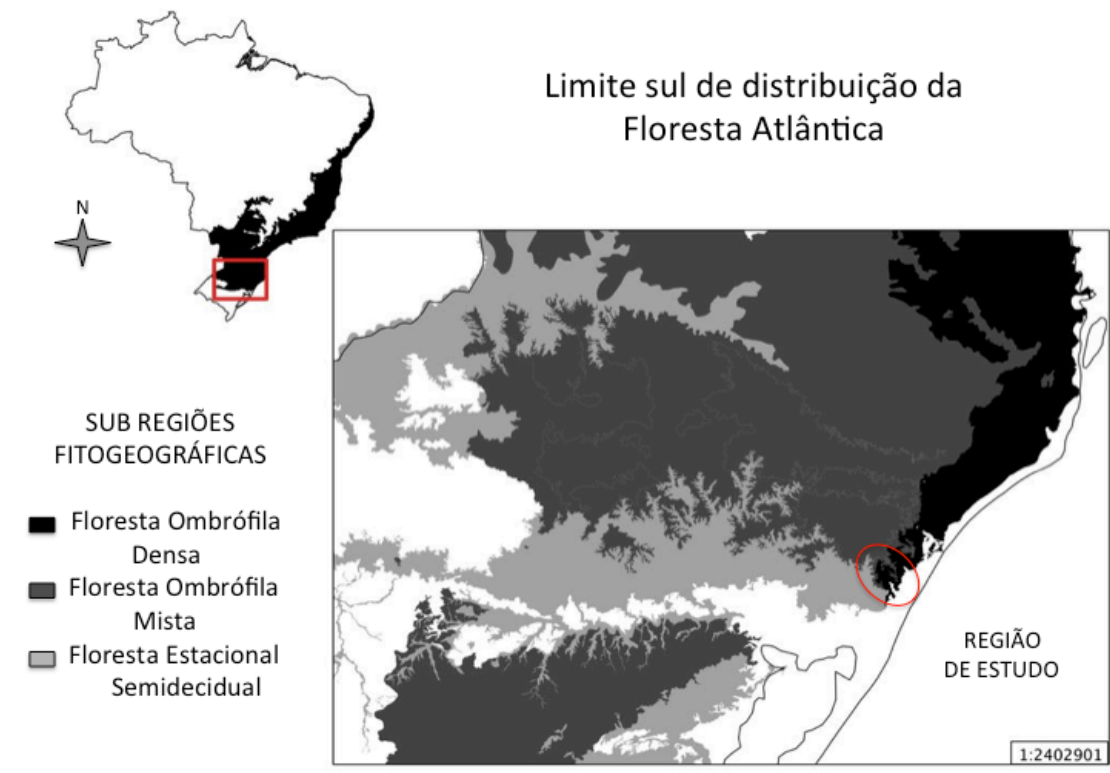


Figura 1: Sub regiões fitogeográficas no limite sul de distribuição da Floresta Atlântica. A região de estudo, a Bacia Hidrográfica do Rio Maquiné, encontra-se circulada.

## 2.2) Delineamento amostral e coleta de dados

A escolha das parcelas de cada cronosequência foi delimitada a partir de entrevistas com informantes locais que indicaram o tempo de abandono e o histórico de uso do solo. Estas informações foram aferidas com auxílio de fotografias aéreas de 1964 e imagens de satélite Landsat 5 TM e 7ETM, ano-base 2002. As entrevistas visaram delimitar a homogeneidade do histórico de uso do solo e o tempo de regeneração florestal desde o abandono após o último ciclo de plantio.

Foram demarcadas quatro cronosequências, com áreas entre 6 e 45 anos pós-abandono e áreas de referência consideradas como florestas em estágio avançado de sucessão, indicadas por nunca terem sido desmatadas. É importante salientar que a maioria das florestas em estágio avançado, embora não tenham sofrido corte raso,



tiveram corte seletivo de madeira para uso local e comercial no passado. Portanto, espécies madeiráveis que deviam ser abundantes no passado, hoje são raras na região.

As cronossequências, ou seja, conjuntos de parcelas espacialmente separadas com diferentes idades de abandono, possibilitam inferir sobre padrões de mudanças temporais da vegetação (Pickett 1987, Wildi & Schütz 2000). Cada parcela em uma cronossequência foi demarcada com 0,25 ha (50 m x 50 m) e representava um determinado estágio de sucessão. Posteriormente as parcelas foram classificadas em quatro etapas distintas da sucessão, adequadas a partir do modelo proposto por Chazdon (2008). Parcelas entre 6 e 10 anos de regeneração pós-abandono constituem a etapa 1; entre 11 e 25, a etapa 2; entre 26 e 45 a etapa 3, e áreas de referência (estágios avançados de regeneração) compreendem a etapa 4. Desta forma, cada cronossequência apresentava um conjunto com parcelas representativas dessas quatro etapas, com números distintos de parcelas representando cada uma delas. No total, as quatro cronossequências avaliadas foram compostas por 28 parcelas (UA's, Tab. 1).

### 2.2.1) Levantamento da vegetação

Para a descrição da vegetação arbórea de cada parcela de 0,25 ha foram instaladas três unidades amostrais circulares (5,64 m de raio) de 100 m<sup>2</sup>, dispostas de maneira aleatória. Nestas unidades foram amostradas todas as árvores com diâmetro a altura do peito (DAP)  $\geq$  10 cm. Além da medida de diâmetro, foi estimada a altura, em intervalos de 1 m, e identificada a espécie. Para a análise dos dados, as informações obtidas nas três unidades de 100 m<sup>2</sup> foram integradas visando a caracterização da parcela de 0,25 ha.

Tabela 1: Distribuição das parcelas de 0,25 ha por localização nos vales da Bacia

Hidrográfica do Rio Maquiné, etapa sucessional, idade de regeneração pós-abandono estimada em anos, número de parcelas (unidades amostrais, UA's) e altitude das parcelas.

Vale	Etapa	Idade (anos)	Número UAs (1/4 ha)	Altitude (m)
Forqueta 1	1	6	1	388
	1	9	1	396
	2	24	1	381
	3	40	1	386
	4	Avançada	4	384
Forqueta 2	1	10	1	393
	2	18	1	438
	2	22	1	413
	3	28	1	408
	4	Avançada	4	456
Ligeiro	2	12	2	259
	3	26	2	285
	4	Avançada	1	296
Encantada	1	7	1	294
	2	15	1	352
	2	24	1	346
	3	45	4	356

Indivíduos perfilhados tiveram até 10 dos maiores ramos incluídos no cálculo de cobertura e a altura da inserção do fuste registrada, visando identificar a proporção de indivíduos desenvolvidos por rebrote. Foram consideradas espécies com capacidade de rebrote aquelas que apresentaram mais de duas ocorrências com ramos oriundos de fustes cortados e/ou queimados entre 0 e 1 m do solo. A capacidade de rebrote, na verdade, considera não apenas a capacidade de uma espécie rebrotar, mas também de sobreviver nas condições adversas após um distúrbio de corte e/ou queima. É importante salientar que, devido às áreas em estágio avançado de sucessão não terem sofrido um distúrbio homogêneo e possuírem espécies específicas deste estágio de desenvolvimento, talvez estejamos subestimando a capacidade de rebrote e sobrevivência de algumas espécies.

## 2.2.2) Levantamento de variáveis ambientais

Cinco conjuntos de dados ambientais foram considerados: tempo de regeneração da floresta, características de relevo, edáficas, climáticas e espaciais.

A estimativa do tempo de regeneração da floresta foi considerada pelos anos passados pós-abandono de uso do solo indicadas pelos informantes locais (Tab. 1). Para as florestas em estágio avançado de regeneração foi estipulado o valor arbitrário de 100 anos, considerando a idade dos informantes mais velhos acrescida de uma geração, sendo essa a idade mínima provável destas florestas.

Técnicas de geoprocessamento foram usadas para o mapeamento das características locais de relevo, incluindo altitude, declividade e exposição solar predominante de cada parcela. Utilizando a base cartográfica vetorial contínua do RS (Hasenack & Weber 2010), foi derivado o modelo numérico do terreno (TIN) a partir das curvas de nível e pontos cotados em 1:50.000, feito o grid do modelo, e preenchidas as depressões (*fill sinks*) através das ferramentas do módulo 3D Analyst disponível no ArcGis 9.2.

As características edáficas foram obtidas a partir de amostras compostas de solo coletadas dentro de cada unidade de 100 m<sup>2</sup>. Porções da parte orgânica do solo até 5 cm de profundidade foram retiradas com amostradores metálicos retangulares (5 cm x 10 cm). As amostras compostas foram homogeneizadas, acondicionadas em sacos plásticos devidamente identificados e enviadas para análise química (análise básica e conteúdo de nitrogênio) e granulométrica conforme metodologia descrita em Tedesco *et al.* (1995).

Para a caracterização microclimática, foi instalado simultaneamente um micro *data logger* de referência para cada parcela pelo período de um mês (entre 12/04 a 19/05/2010), com coleta de dados de temperatura e umidade relativa do ar a cada 10 minutos para o cálculo das mínimas, máximas e médias diárias.

Como variáveis espaciais foram utilizadas as coordenadas geográficas ( $x$ ,  $y$ ) do centro de cada parcela e os valores de combinações com seus polinômios de segunda e terceira ordem ( $xy$ ,  $x^2$ ,  $y^2$ ,  $x^2y$ ,  $xy^2$ ,  $x^3$  e  $y^3$ ), resultando em nove variáveis para a análise das relações espaciais (Legendre & Legendre 1998).

### 2.3) Análise de dados

Para a avaliação dos padrões das comunidades vegetais florestais ao longo das cronossequências estudadas, foram utilizadas a matriz de UA's descritas pela cobertura basal das espécies (matriz **C**) e as matrizes de dados ambientais (tempo de regeneração, relevo, solo, clima e espaço). Para a matriz do tempo de regeneração, utilizou-se a idade pós-abandono (matriz **I**). A matriz de relevo (**R**) contém a altitude de cada parcela, a orientação solar derivada em seno e cosseno e a declividade do terreno. Como caracterização do solo (matriz **S**) utilizou-se os valores médios resultantes das três unidades de 100 m<sup>2</sup> contidas em cada UA dos seguintes parâmetros: conteúdo de nitrogênio (N), percentual de matéria orgânica (MO), acidez ativa (pH), índice SMP, fósforo (P) e potássio (K) disponíveis, alumínio (Al<sub>troc</sub>), cálcio (Ca<sub>troc</sub>) e magnésio (Mg<sub>troc</sub>) trocáveis, acidez potencial (alumínio + hidrogênio), capacidade de troca catiônica (CTC), porcentagem de saturação por bases e por alumínio, e ainda as relações Ca/Mg, Ca/K e Mg/K. Para caracterização da matriz microclimática local (**A**) utilizou-se os valores mínimos, máximos, médios e as variâncias nos valores de temperatura e umidade relativa do ar para cada UA ao longo do período considerado. Para avaliar as relações espaciais, lineares ou não, entre as UA's, utilizamos uma matriz (**E**) com as nove variáveis derivadas das coordenadas geográficas.

A riqueza de espécies foi comparada entre as etapas da sucessão através da análise rarefação, onde o número de espécies é padronizado pelo número de indivíduos amostrados (Gotelli & Colwell 2001), utilizando-se o *software* PAST (Hammer *et al.* 2008). O uso de curvas de acumulação é indicado para a comparação da riqueza de espécies quando pode haver diferenças na média de indivíduos por amostra (Gotelli & Colwell 2001). Este é o caso de estudo de sucessão vegetal, uma vez que normalmente espera-se uma maior densidade de indivíduos nas florestas em estágios intermediários do que iniciais ou avançados (Aide *et al.* 2000, Kennard 2002, Piotto *et al.* 2009). Sendo densidade e riqueza positivamente correlacionados, a observação de uma riqueza maior poderia ser simplesmente decorrente do maior número de indivíduos na amostra (Gotelli & Colwell 2001).

Análise de Coordenadas Principais foi utilizada na busca de padrões de composição florística ao longo da sucessão. A matriz **C**, contendo a área basal das espécies nas UA's, foi inicialmente submetida à transformação por raiz quadrada, para reduzir o peso das espécies dominantes e possibilitar uma visão mais qualitativa da semelhança na cobertura entre sítios (Wildi & Schütz 2000). Como medida de similaridade entre UA's utilizou-se a distância de corda. Diferenças na composição entre as quatro etapas de sucessão considerando quatro blocos (cronossequências) foram avaliadas através de análise de variância multivariada (MANOVA) com testes de aleatorização.

Para uma caracterização geral da vegetação, foram calculados os seguintes parâmetros fitossociológicos, considerando as quatro etapas da sucessão: densidade, dominância e frequência, em valores absolutos e relativos (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), sumarizados através do valor de importância (VI) de cada espécie. Para avaliação estrutural da vegetação, foram utilizados os dados de cobertura basal e

densidade de indivíduos vivos e mortos, altura máxima, mínima e variância da altura das UA's, totalizando oito parâmetros que caracterizam a estrutura florestal. As diferenças nestes parâmetros, entre as quatro etapas sucessionais, foram avaliadas por análises de variância (ANOVA) usando testes de aleatorização, com 1000 permutações.

Correlações de Mantel entre matrizes foram usadas para avaliar a interdependência entre a performance das espécies e os diferentes conjuntos de dados ambientais como sugerido por Leduc *et al.* (1992). Utilizando a matriz de comunidades (C) e as matrizes ambientais de variáveis edáficas (S), climáticas (A), espaciais (E), relevo (R) e de idade pós abandono (I) buscou-se identificar a participação dos diferentes conjuntos de variáveis ambientais na regeneração florestal. Para esse fim foram realizados Testes de Mantel parcial, o qual usa correlações matriciais parciais computadas entre os valores de duas matrizes de distância controladas pelo efeito dos valores de uma terceira matriz de distância. Permutações são realizadas para acessar a significância, como no teste de Mantel (Leduc *et al.* 1992, Legendre & Legendre 1998). Os coeficientes de correlação testados por correlações parciais indicam possíveis relações causais que levam aos padrões de composição vegetacional dos sítios em regeneração florestal.

As análises de ordenação, de variância uni e multivariada e as correlações matriciais foram realizadas no *software* Multiv v. β 268 (Pillar 2010).

### **3) Resultados**

#### **3.1) Riqueza de espécies no gradiente sucessional**

Foram amostrados 672 indivíduos arbóreos, pertencentes a 95 espécies distribuídas em 41 famílias. As famílias com o maior número de espécies foram:

Euphorbiaceae, Lauraceae, Myrtaceae (7 espécies cada), Fabaceae (6), Meliaceae (5), Annonaceae, Moraceae, Primulaceae, Sapindaceae e Urticaceae (4).

As etapas 1, 2, 3 e 4 da sucessão tiveram respectivamente 23, 32, 50 e 52 espécies amostradas. Considerando a análise de rarefação, foram estimadas 22, 23,2, 25,8 e 31,4 espécies para as respectivas etapas 1, 2, 3 e 4, para cada 67 indivíduos amostrados. De acordo com os dados estimados (Fig. 2), a riqueza de espécies na etapa 1 não se distingue da riqueza nas etapas 2 e 3, apenas da etapa 4. Por outro lado, se compararmos apenas as etapas 2, 3 e 4, estas demonstram um crescente e significativo aumento da riqueza no gradiente sucessional.

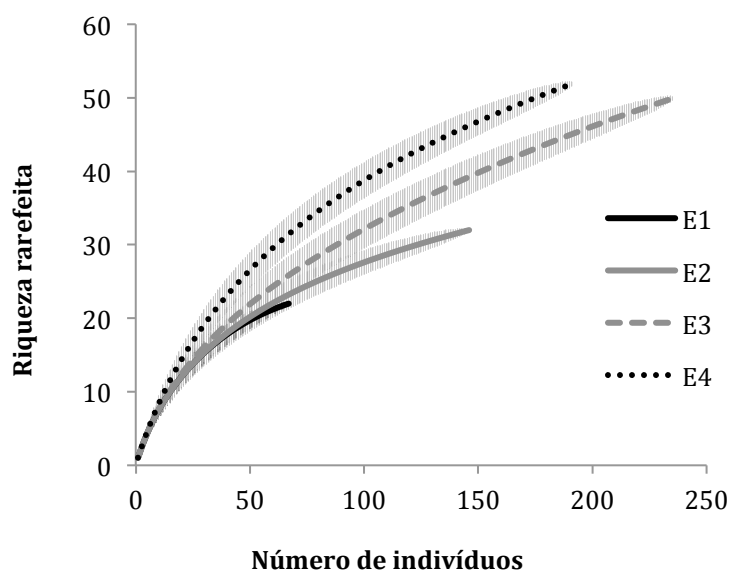


Figura 2: Curvas da riqueza de espécies rarefeita pelo número de indivíduos amostrados para as quatro etapas sucessionais: Etapa1 (E1) de 6 a 10 anos; E2 de 10 a 24 anos; E3 de 25 a 45 anos; E4 de florestas avançadas.

### 3.2) Caracterização da estrutura florestal

A avaliação dos oito parâmetros da vegetação (Tab. 2) usados para descrever a estrutura da floresta nas etapas da sucessão demonstrou um aumento significativo da cobertura basal de árvores vivas, das alturas máximas e médias do dossel e da complexidade da estrutura vertical da floresta, detectada através da variância na altura

do dossel, com o aumento do tempo de regeneração pós-abandono. Cabe destacar, porém, que a etapa 3 não difere da 4 para os parâmetros relacionados à altura. Para a densidade de árvores, entretanto, a etapa 3 apresentou uma quantidade significativamente maior do que todas as outras etapas (marginalmente diferente da etapa 2), não havendo diferença entre as demais. A presença e a cobertura de indivíduos mortos em pé não apresentaram diferenças significativas entre as etapas, apesar da cobertura mostrar uma tendência de aumento com o passar do tempo sucessional.

Tabela 2: Relação dos parâmetros estruturais da vegetação e seus valores médios conforme as etapas da sucessão. Letras distintas indicam diferenças significativas entre as etapas ( $P \leq 0,05$ ). \* Marginalmente diferente ( $P \leq 0,07$ )

<b>Parâmetros estruturais</b>	<b>Etapa 1</b> (n=4)	<b>Etapa 2</b> (n=7)	<b>Etapa 3</b> (n=8)	<b>Etapa 4</b> (n=9)
Altura máxima (m)	9,25 <sup>b</sup>	14 <sup>b</sup>	19,19 <sup>a</sup>	20,33 <sup>a</sup>
Altura mínima (m)	4,25	5,21	5,38	4,78
Altura média (m)	6,97 <sup>b</sup>	9,15 <sup>b</sup>	11,56 <sup>a</sup>	11,47 <sup>a</sup>
Variância da altura	2,79 <sup>b</sup>	6,49 <sup>b</sup>	17,53 <sup>a</sup>	24,11 <sup>a</sup>
Cobertura basal árvores mortas em pé (m <sup>2</sup> /ha)	0.68	0.56	1.02	2.87
Densidade árvores mortas em pé (ha)	41.667	23.810	41.667	40.740
Cobertura basal árvores vivas (m <sup>2</sup> /ha)	12.846 <sup>a</sup>	20.659 <sup>a</sup>	35.353 <sup>b</sup>	54.797 <sup>c</sup>
Densidade de árvores vivas (ha)	558.333 <sup>a</sup>	695.23 <sup>a*</sup>	983.333 <sup>b</sup>	711.10 <sup>a</sup>

A proporção de indivíduos desenvolvidos por rebrote reduziu com o aumento do tempo de abandono, sendo de 40% na etapa 1; 28% na etapa 2; 19% na etapa 3 e 7% na etapa 4. A proporção de espécies consideradas com capacidade de rebrote foi de 56% para as duas etapas iniciais, 32% para a terceira e 20% para as florestas avançadas.

### 3.3) Composição de espécies no gradiente sucessional

A Análise de Coordenadas Principais (Fig. 3) revelou um claro padrão de gradiente para a composição florística característica das etapas 1 a 4, ao longo dos



eixos 1 e 2. No eixo 1, há um nítida separação entre as unidades amostrais das etapas 1 e 2 (predominantemente à esquerda do diagrama) e as das etapas 3 e 4 (predominantemente à direita do diagrama), evidenciada pela separação das espécies mais correlacionadas às florestas intermediárias e avançadas daquelas correlacionadas às etapas iniciais. O eixo 2 separa ainda mais as florestas em estágio avançado de regeneração (etapa 4), indicando a ocorrência de um maior número de espécies exclusivas desta fase sucessional (porção inferior do diagrama).

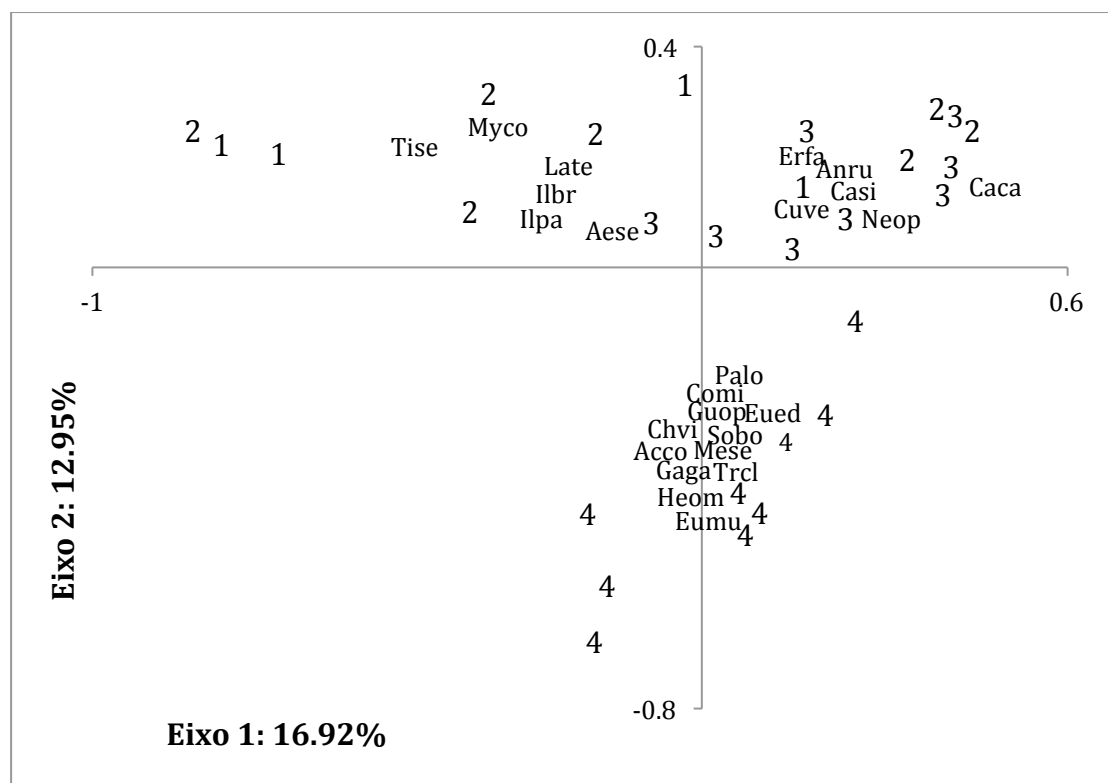


Figura 3: Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da análise de coordenadas principais (PCoA) realizada a partir da descrição da cobertura das espécies nas UA's. Os números indicam a etapa sucessional correspondente a cada UA. As espécies mais correlacionadas aos dois primeiros eixos estão indicadas no diagrama (Tise= *Tibouchina sellowiana*; Myco= *Myrsine coriacea*; Late= *Lamanonia ternata*; Ilbr= *Ilex brevicuspis*; Ilpa= *Ilex paraguariensis*; Aese= *Aegiphila sellowiana*; Erfa= *Erythrina falcata*; Anru= *Annona rugulosa*; Caca= *Cabralea canjerana*; Casi= *Casearia sylvestris*; Neop= *Nectandra oppositifolia*; Cuve= *Cupania vernalis*; Palo= *Pachystroma longifolium*; Comi= *Coussapoa microcarpa*; Guop= *Guapira opposita*; Eued= *Euterpe edulis*; Chvi= *Chrysophyllum viride*; Sobo= *Sorocea bonplandii*; Acco= *Actinostemon concolor*; Mese= *Meliosma sellowii*; Gaga= *Garcinia gardneriana*; Trcl= *Trichilia claussenii*; Heom= *Hennecartia omphalandra*; Eumu= *Eugenia multicostata*).

A análise de variância multivariada, considerando cada cronossequência como um bloco, indicou diferenças significativas ( $P \leq 0,01$ ) de composição de espécies entre a etapa 4 e todas as demais. As florestas em estágios mais iniciais de desenvolvimento (1 e 2) não apresentaram diferenças significativas entre si, e a etapa 3 diferiu significativamente ( $P = 0.01$ ) da etapa 2 e da etapa 1 ( $P < 0.05$ ).

Complementar à interpretação da Figura 3, temos a caracterização das etapas de sucessão pelos valores de importância das espécies amostradas, expressos na Tabela 3. Desta forma, as espécies que apresentaram maior valor de importância na etapa 1 foram *Tibouchina sellowiana*, *Inga marginata*, *Myrsine coriacea* e *Cabrlea canjerana*; na etapa 2 foram *Cabrlea canjerana*, *Tibouchina sellowiana*, *Myrsine coriacea* e *Nectandra oppositifolia*; na etapa 3, *Cabrlea canjerana*, *Alsophila setosa*, *Tetrorchidium rubrivenium*, *Casearia sylvestris* e *Euterpe edulis*, e na etapa 4 foram *Euterpe edulis*, *Ficus cestrifolia*, *Cabrlea canjerana*, *Hennecartia omphalandra*, *Trichilia clausenii*, *Eugenia multicostata*, *Coussapoa microcarpa*, *Meliosma sellowii* e *Actinostemon concolor*.

Tabela 3: Lista das espécies, e suas respectivas famílias, amostradas nas quatro etapas sucessionais com seus respectivos valores de importância (VI em %). As espécies estão em ordem decrescente de valores (em negrito valores mais representativos), seguindo as etapas 1, 2, 3 e 4.

FAMÍLIA	ESPÉCIE	ETAPA 1 VI	ETAPA 2 VI	ETAPA 3 VI	ETAPA 4 VI
Melastomataceae	<i>Tibouchina sellowiana</i> Cogn.	<b>17.70</b>	<b>8.78</b>	0.65	-
Fabaceae	<i>Inga marginata</i> Wild.	<b>9.78</b>	<b>4.19</b>	1.91	-
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	<b>8.37</b>	<b>8.13</b>	1.84	-
Meliaceae	<i>Cabrlea canjerana</i> (Vell.) Mart.	<b>7.55</b>	<b>17.84</b>	<b>17.37</b>	<b>6.46</b>
Cunoniaceae	<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	<b>5.34</b>	0.98	1.19	-
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	<b>5.16</b>	<b>4.34</b>	1.26	-
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook	<b>4.78</b>	-	-	-
Aquifoliaceae	<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	<b>4.58</b>	1.79	-	-
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) <i>Morong</i>	<b>4.38</b>	1.69	2.38	-
Solanaceae	<i>Solanum sanctaecatharinae</i>	<b>4.11</b>	1.36	-	-

Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	<b>3.95</b>	2.41	0.56	0.59
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	2.82	3.03	<b>4.67</b>	1.59
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	2.76	2.16	2.94	-
Escalloniaceae	<i>Escallonia bifida</i> Link & Otto	2.58	1.91	-	-
Lauraceae	<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees & Mart.	2.39	<b>7.98</b>	<b>4.23</b>	2.15
Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart.	2.19	-	1.18	0.48
Bombacaceae	<i>Pseudobombax grandiflorus</i> (Cav.) A. Robyns	2.11	-	-	1.08
Primulaceae	<i>Myrsine lorentziana</i> (Mez) Arechav.	1.98	0.94	1.26	-
Moraceae	<i>Ficus adhatodifolia</i> Schott ex Spreng.	1.97	1.86	1.91	0.61
Lamiaceae	<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	1.91	-	0.52	-
Asteraceae	<i>Piptocarpha tomentosa</i>	1.85	-	0.97	-
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	1.75	<b>4.19</b>	<b>5.81</b>	3.40
Salicaceae	<i>Casearia silvestris</i> Sw.	-	<b>4.01</b>	<b>5.67</b>	0.52
Fabaceae	<i>Machaerium paraguariense</i> Hassl.	-	3.69	-	-
Fabaceae	<i>Erythrina falcata</i> Benth.	-	3.43	1.82	-
Fabaceae	<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G. Azevedo & H.C. Lima	-	2.56	3.55	0.69
Euphorbiaceae	<i>Croton macrobothrys</i> Baill.	-	2.35	-	-
Annonaceae	<i>Annona rugulosa</i> (Schltdl.) H. Rainer	-	1.93	1.01	-
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	-	1.05	3.00	2.02
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	-	1.00	-	-
Sapindaceae	<i>Matayba intermedia</i> Radlk.	-	0.98	-	-
Lauraceae	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.	-	0.94	0.51	-
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	-	0.92	<b>5.24</b>	<b>7.97</b>
Urticaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Sneathl.	-	0.92	-	-
Annonaceae	<i>Annona glabra</i> L.	-	0.90	-	-
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.	-	0.89	-	-
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	-	0.85	-	-
Cyatheaceae	<i>Alsophila setosa</i> Kaulf.	-	-	<b>9.19</b>	-
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	-	-	<b>4.04</b>	-
Salicaceae	<i>Xylosma pseudosalzmannii</i> Sleumer	-	-	1.07	-
Myrtaceae	<i>Calyptanthes grandifolia</i> O. Berg	-	-	1.04	0.50
Sabiaceae	<i>Meliosma sellowii</i> Urb.	-	-	0.98	<b>4.37</b>
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> (Mart.) O.Berg	-	-	0.79	-
Primulaceae	<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	-	-	0.74	-
Aquifoliaceae	<i>Ilex microdonta</i> Reissek	-	-	0.72	-
Fabaceae	<i>Lonchocarpus campestris</i> Mart. ex Benth	-	-	0.70	-
Lauraceae	<i>Cinnamomum glaziovii</i> (Mez) Kosterm.	-	-	0.69	1.96
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	-	-	0.65	-
Myrtaceae	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	-	-	0.59	0.95
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	-	-	0.59	0.56

FAMÍLIA	ESPÉCIE	ETAPA 1 VI	ETAPA 2 VI	ETAPA 3 VI	ETAPA 4 VI
Melastomataceae	<i>Tibouchina sellowiana</i> Cogn.	17.70	8.78	0.65	-
Fabaceae	<i>Inga marginata</i> Wild.	9.78	4.19	1.91	-
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	8.37	8.13	1.84	-
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	7.55	17.84	17.37	6.46
Cunoniaceae	<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	5.34	0.98	1.19	-
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	5.16	4.34	1.26	-
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook	4.78	-	-	-
Aquifoliaceae	<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	4.58	1.79	-	-
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	4.38	1.69	2.38	-
Solanaceae	<i>Solanum sanctaecatharinae</i>	4.11	1.36	-	-
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	3.95	2.41	0.56	0.59
Solanaceae	<i>Cestrum intermedium</i> Sendtn.	-	-	0.58	-
Urticaceae	<i>Urera nitida</i> (Vell) P.Brack	-	-	0.57	0.80
Bignoniaceae	<i>Handroanthus umbellatus</i> (Sond.) Mattos	-	-	0.56	-
Phyllanthaceae	<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão	-	-	0.54	1.16
Bignoniaceae	<i>Cybistax antisiphilitica</i> (Vell.) J.F. Macbr.	-	-	0.53	-
Cardiopteridaceae	<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard	-	-	0.52	-
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	-	-	0.51	-
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.- Hil.,Cambess. & A.Juss.) Radlk.	-	-	0.50	-
Boraginaceae	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. Ex Steud.	-	-	0.50	0.60
Lauraceae	<i>Ocotea silvestris</i> Vattimo-Gil	-	-	0.50	-
Annonaceae	<i>Annona neosericia</i> Dunal	-	-	0.49	-
NI	NI3	-	-	0.49	-
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	-	-	0.49	-
Moraceae	<i>Ficus cestrifolia</i> Schott	-	-	-	7.74
Monimiaceae	<i>Hennecartia omphalandra</i> J. Poiss.	-	-	-	5.39
Meliaceae	<i>Trichilia clausenii</i> C. DC.	-	-	-	5.05
Myrtaceae	<i>Eugenia multicostata</i> D. Legrand	-	-	-	4.97
Urticaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	-	-	-	4.49
Euphorbiaceae	<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.	-	-	-	4.29
Euphorbiaceae	<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M. Johnst.	-	-	-	2.57
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler	-	-	-	2.54
Fabaceae	<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	-	-	-	2.52
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger, Lanjouw & Boer	-	-	-	2.49
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.	-	-	-	2.26
Lauraceae	<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	-	-	-	2.01
Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	-	-	-	1.98
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	-	-	-	1.92
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex	-	-	-	1.26

FAMÍLIA	ESPÉCIE	ETAPA 1 VI	ETAPA 2 VI	ETAPA 3 VI	ETAPA 4 VI
Melastomataceae	<i>Tibouchina sellowiana</i> Cogn.	17.70	8.78	0.65	-
Fabaceae	<i>Inga marginata</i> Wild.	9.78	4.19	1.91	-
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	8.37	8.13	1.84	-
Meliaceae	<i>Cabrlea canjerana</i> (Vell.) Mart.	7.55	17.84	17.37	6.46
Cunoniaceae	<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	5.34	0.98	1.19	-
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	5.16	4.34	1.26	-
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook	4.78	-	-	-
Aquifoliaceae	<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	4.58	1.79	-	-
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	4.38	1.69	2.38	-
Solanaceae	<i>Solanum sanctaecatharinae</i>	4.11	1.36	-	-
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell. DC	3.95	2.41	0.56	0.59
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.	-	-	-	1.11
Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	-	-	-	0.96
Apocynaceae	<i>Aspidosperma australe</i> Müll. Arg.	-	-	-	0.78
Celastraceae	<i>Maytenus glaucescens</i> Reissek	-	-	-	0.67
Myrtaceae	<i>Eugenia verticillata</i> (Vell.) Angely	-	-	-	0.60
Meliaceae	<i>Trichilia pallens</i> C. DC.	-	-	-	0.53
Annonaceae	<i>Annona neosalicifolia</i> Ekman & R.E. Fr.	-	-	-	0.53
Primulaceae	<i>Myrsine loefgrenii</i> (Mez) Otegui	-	-	-	0.51
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	-	-	-	0.51
Rutaceae	<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	-	-	-	0.50
Celastraceae	<i>Maytenus evonymoides</i> Reissek	-	-	-	0.49
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	-	-	-	0.48
Myrtaceae	<i>Calyptanthes lucida</i> Mart. ex DC.	-	-	-	0.48
Rubiaceae	<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. & Schltdl.) DC.	-	-	-	0.48
NI	NI2	-	-	-	0.48
Myrtaceae	<i>Eugenia bacopari</i> D. Legrand	-	-	-	0.48
Rutaceae	<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lem.	-	-	-	0.47

### 3.4) Relações entre o ambiente, o tempo e a comunidade em regeneração florestal

As correlações entre cada um dos conjuntos de variáveis ambientais e a matriz da comunidade (C) foram analisadas inicialmente par a par, através do Teste de Mantel. Apenas o conjunto de variáveis do relevo (R) não apresentou correlações significativas, e portanto foi retirado do modelo apresentado. Na Figura 4 é possível

visualizar as relações testadas e os respectivos valores de correlação de Mantel da comunidade com as variáveis do solo, do microclima, do espaço e da idade de regeneração pós-abandono. Dentre as combinações testadas, a maior correlação encontrada foi entre a idade e a comunidade vegetal ( $\rho = 0,42$ ;  $P = 0,0001$ ), já o espaço mostrou estar relacionado ao microclima e ao solo, não indicando influência direta sobre a comunidade ( $\rho = 0,065$ ;  $P = 0,40$ ).

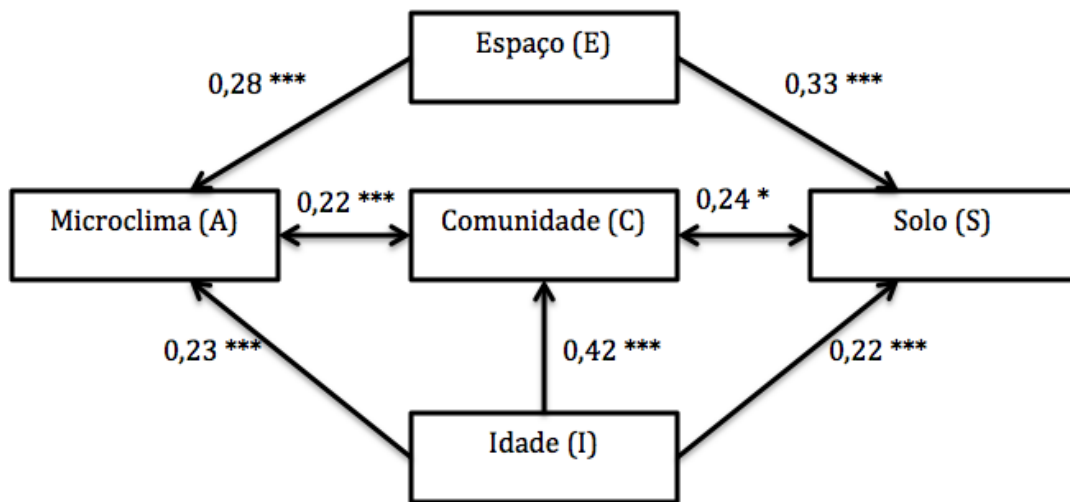


Figura 4: Diagrama indicando as possíveis relações entre a comunidade florestal em regeneração e os conjuntos de variáveis ambientais que demonstraram alguma correlação significativa. (\* =  $p < 0,05$ ; \*\*\* =  $p < 0,0001$ ). As orientações das flechas indicam as possíveis relações causais entre os respectivos conjuntos de dados, que tiveram valores significativos.

As análises de correlações parciais de mantel (Tab. 4) indicaram que, quando restritas por uma terceira matriz, de S ou de A, a correlação entre I e C permanece forte (0,38) e muito próxima da correlação inicial (0,42).

Tabela 4: Resultados dos testes de Mantel Parcial para a matriz da comunidade (C) e as matrizes de variáveis edáficas (S), espaciais (E), microclimáticas (A) e idade de regeneração florestal pós-abandono de uso. A matriz que segue após o ponto, indica que a mesma está restringindo a correlação das duas anteriores.

Correlações	Valor correlação	Valor P
$\rho$ (CS.I)	0,169	0,09
$\rho$ (CS.E)	0,23	0,025
$\rho$ (CA.I)	0,14	0,029
$\rho$ (CA.E)	0,215	0,004
$\rho$ (CI.S)	0,384	0,0001
$\rho$ (CI.A)	0,382	0,0001

#### 4) Discussão

##### 4.1) Riqueza e estrutura

A riqueza de espécies arbóreas adultas aumenta a cada etapa da sucessão, considerando o observado a partir da segunda etapa. Não foram evidenciadas diferenças na riqueza entre a etapa 1 e a 2, talvez devido ao menor tamanho da amostra para as parcelas entre 6 e 10 anos. Um maior número de espécies poderia ser encontrado se aumentado o esforço amostral para esta etapa, no entanto, espera-se uma estabilização da curva de espécies nesta fase inicial da regeneração florestal (Piotto *et al.* 2009), já que os filtros ambientais tendem a ser mais restritivos, limitando a diversidade de espécies que ocupam estes sítios iniciais.

O aumento significativo da riqueza com o aumento do tempo de abandono também foi encontrado por Klanderud *et al.* (2010) para espécies arbóreas adultas entre florestas secundárias (mais de 26 anos) e florestas primárias em Madagascar. Na Mata Atlântica, Piotto *et al.* (2009) também encontraram maior riqueza de espécies nas florestas avançadas, porém com valores similares entre áreas com 26 e 40 anos de abandono. Embora Liebsh *et al.* (2008) considerem a riqueza uma função do tempo de abandono, há trabalhos indicando que florestas secundárias de 35-40 anos têm

riqueza semelhante a de florestas maduras (Aide *et al.* 2000). Este efeito é por vezes um confundimento com o maior número de indivíduos normalmente presente em etapas intermediárias (Gotelli & Colwell 2001). No presente estudo, embora as curvas indiquem a não estabilização do número de espécies, a tendência do comportamento das mesmas demonstra que a riqueza de espécies arbóreas aumenta gradativamente em função do tempo de abandono das áreas.

Os parâmetros estruturais avaliados confirmam o padrão de recuperação estrutural de florestas secundárias descrito para regiões tropicais úmidas (Kennard 2002, Vieira *et al.* 2003, Ostertag *et al.* 2008). No limite austral da Mata Atlântica *stricto sensu* encontramos florestas secundárias entre 26 e 45 anos com porte (altura da floresta) e complexidade vertical da floresta (variância da altura) semelhante ao observado para as florestas avançadas (não diferiram estatisticamente). Este estágio intermediário da sucessão apresentou uma densidade de indivíduos significativamente maior que as demais etapas, indicando que a exclusão de indivíduos através da alta mortalidade de espécies intolerantes à sombra, citada para a etapa 2 nas florestas de terras baixas caribenhas (Chazdon 2008), ocorre, na região subtropical, ao longo da terceira etapa. Além disso, observamos que os valores de cobertura basal das áreas da etapa 3 foram inferiores aos das matas avançadas e superiores aos das duas etapas iniciais. É importante destacar que, apesar do porte da floresta nos reportar ao de uma floresta madura, os valores estruturais encontrados para florestas em estágios intermediários de sucessão (florestas entre 26 e 45 anos) não capturam toda a complexidade estrutural e de habitats oferecida pelas florestas nunca derrubadas. Cobertura basal das espécies, árvores mortas caídas no chão, além de maior complexidade de estratos horizontais são algumas das características extremamente



importantes para a estrutura das redes tróficas (DeWalt 2003) e que ainda não encontram-se plenamente estabelecidas.

#### 4.2) Composição de Espécies

Apesar da estrutura florestal ter sido em parte restabelecida já na etapa 3, a composição de espécies, assim como a riqueza, permanece distinta das florestas consideradas avançadas na região de estudo. As análises de variância multivariada e de ordenação evidenciaram a grande diferença na composição florística das florestas avançadas daquelas em estágios iniciais e intermediários. Algumas espécies encontradas nas florestas avançadas foram exclusivas a elas e são citadas na literatura como espécies climácicas (Backes & Irgang 2009), tais como *Eugenia multicostata*, *Garcinia gardneriana*, *Pachystroma logifolium*, *Actinostemon concolor*, *Hennecartia omphalandra* e *Meliosma sellowii*. Algumas destas ocorrem em estágios intermediários da sucessão na forma de plântulas e indivíduos juvenis.

A dominância de algumas espécies caracteriza a fisionomia das etapas iniciais e intermediárias. No entanto, o processo de regeneração da floresta nestas etapas se deu de maneira diferente entre sítios com tempo de abandono semelhante. Diferenças na composição e velocidade de regeneração podem ser decorrentes das condições do substrato para a germinação (fertilidade, drenagem, compactação), do momento de chegada de sementes oriundas de outros sítios, da presença de sementes estocadas no solo ou da ocorrência de rebrotes, sendo estes os fatores apontados como aqueles que governam a colonização em estágios iniciais da sucessão (Guariguata & Osterag 2001). Além disso, as taxas de recuperação são aceleradas se o uso do solo pré-abandono foi baixo, se as áreas são pequenas, se o solo é fértil ou se há florestas remanescentes nas adjacências (Chazdon 2003). A área inicial (1) que aparece juntamente com as etapas intermediárias no quadrante superior esquerdo da

ordenação tem a presença de indivíduos adultos de *Dycksonia selowiana* (pteridófito arborescente) e indivíduos desenvolvidos através de rebrote, resultando nos altos valores de cobertura e na composição diferenciada desta área em relação a outras áreas iniciais, sugerindo que esta área teve uma intervenção de baixa intensidade. *Tibouchina sellowiana* domina a fisionomia de muitas capoeiras, inclusive de algumas com idades intermediárias. Seu modo de dispersão, anemocórico, provavelmente facilita a chegada e estabelecimento desta espécie nos mais variados sítios, sendo excluída apenas quando as condições ambientais se alteram para um grande sombreamento e umidade. A persistência prolongada desta espécie em alguns sítios parece estar ligada a áreas que tiveram um uso mais intensivo do solo antes do abandono. Outras espécies que se destacaram pela sua alta correlação com as áreas iniciais foram espécies zoocóricas, possuidoras de frutos pequenos e bastante atrativos para a avifauna (*Myrsine coriacea*, *Ilex paraguariensis*, *Ilex brevicuspis*, *Aegiphila sellowiana*). Casas (2011) encontrou numa análise funcional da avifauna da região que os ambientes de sucessão secundária inicial são importantes como habitat para espécies onívoras que ocupam o estrato médio da vegetação, sugerindo a importância da interação deste grupo na dispersão de espécies vegetais.

As espécies mais correlacionadas às áreas de florestas em avançado estado de regeneração são, em geral, espécies com frutos de tamanhos médios e grandes, com valores de importância mais equitativos entre elas (com menor dominância). A capacidade de dispersão e manutenção das populações de algumas destas espécies é crítica, uma vez que a dispersão para novos sítios está, em muitos casos, ligada a animais frugívoros de grande porte, os quais se encontram em números reduzidos em muitas áreas (Tabarelli & Peres 2002, Jordano *et al.* 2006). A mudança na estrutura da comunidade de frugívoros tem sérias implicações na dispersão e predação de

sementes e, a médio e longo prazo, na distribuição espacial das espécies vegetais (Tabarelli & Peres 2002, Tabarelli *et al.* 2004). Além das espécies mais correlacionadas com estágios mais avançados, um grande número de espécies com baixos valores de importância, naturalmente raras, levam a uma elevada riqueza nas florestas tropicais. No entanto, o corte seletivo destas no passado pode ter limitado ainda mais a distribuição de algumas destas espécies, comprometendo assim a perpetuação das suas populações. Um maior número de espécies e indivíduos de famílias como Lauraceae e Myrtaceae, por exemplo, seria esperado para estas florestas, porém restrições no seu recrutamento podem estar ocorrendo devido a ausência dos serviços prestados pelos dispersores (Tabarelli & Peres 2002).

A contribuição de caules desenvolvidos por rebrota para a estrutura e composição da floresta ao longo da sucessão tem sido pouco estudada, mas é uma característica importante na regeneração florestal e uma habilidade de muitas espécies (Guariguata & Osterag 2001, Chazdon 2003). O padrão de redução na proporção de indivíduos desenvolvidos a partir de rebrote e de espécies com essa capacidade ao longo da sucessão, visto neste estudo, são consistentes com as observações de Kammesheidt (1998) e de Oliveira Filho *et al.* (2004) de que a proporção de espécies com capacidade de rebrote é maior nas florestas secundárias que nas primárias. A grande importância de *Cabralea canjerana*, desde a primeira etapa da sucessão, e de *Nectandra oppositifolia* nas etapas intermediárias, espécies descritas como de crescimento lento a moderado (Carvalho 2003), se deve à alta capacidade de rebrote destas espécies, possibilitando que atinjam diâmetros consideráveis mais rapidamente que indivíduos estabelecidos a partir de sementes (Kennard 2002, Simões & Marques 2007). No entanto, deve-se destacar que a detectabilidade da capacidade de rebrote está diretamente ligada ao evento de distúrbio, uma vez que as florestas avançadas

não tiveram corte raso e possuem espécies diferentes daquelas encontradas nos estágios iniciais: talvez estejamos subestimando a capacidade de rebrote de algumas espécies (Guariguata & Osterag 2001).

O fato de *Alsophyla setosa* ter um grande VI na terceira etapa da sucessão parece estar ligado à estruturação da floresta, onde o sombreamento gerado por um dossel elevado possibilita que este feto arbóreo ocupe o sub-bosque dominando completamente alguns sítios. Suas habilidades reprodutivas, vegetativamente por rizomas e através de esporos, devem ser determinantes para este sucesso. *Euterpe edulis* – palmeira característica da Mata Atlântica nesta região – exige sombreamento para o seu estabelecimento. Esta espécie também se beneficia das condições ambientais desta etapa de “reiniciação do sub-bosque” onde começa a ter maior valor de importância tornando-se a espécie de maior VI na etapa 4 (Chazdon 2008).

#### 4.3) Influência do tempo e do ambiente nos padrões de regeneração florestal

Os resultados deste estudo apontam para uma grande influência do tempo de regeneração pós-abandono do uso da terra nos padrões observados nas cronossequências. As relações encontradas entre as variáveis ambientais analisadas e as comunidades vegetais indicam que as condições locais de cada sítio têm uma certa participação nos padrões florísticos das comunidades, porém o tempo, atuando na dinâmica da regeneração, parece sobrepor as diferenças locais. As relações que aparecem com o solo e com o microclima são predominantemente indiretas, ou seja, elas estão sendo influenciadas pela idade de abandono. Todavia, as condições microclimáticas ainda têm algum tipo de relação com a vegetação, uma vez que a correlação parcial de Mantel, restringindo o efeito da idade, ainda foi significativa. Já a correlação com as condições edáficas, no momento que se restringe o efeito da

idade, deixa de ser significativa, indicando que a relação que havia entre a comunidade e solo era totalmente relacionada com a idade.

Nesse sentido, Letcher e Chazdon (2009) também encontraram uma pequena influência da paisagem e das diferenças de solos nos padrões de regeneração da floresta secundária na Costa Rica, sendo o tempo de abandono responsável por mudanças previsíveis na estrutura das florestas, e a composição, convergente com aquela das matas maduras. A identificação do tempo de regeneração como o vetor mais importante no processo de sucessão sugere que interações entre a comunidade vegetal e o ambiente se alteram mutuamente ao longo do tempo, gerando condições específicas para grupos diferenciados de espécies a cada nova fase sucessional.

Nosso estudo, revela que as espécies estão se agrupando basicamente devido ao tempo pós-abandono, independente das condições de solo e do microclima local e tampouco de qualquer relação espacial. Há uma previsibilidade de quais espécies irão colonizar quais idades de regeneração pós-abandono. Desta forma, podemos concluir que a dinâmica da vegetação florestal é autogênica e não totalmente previsível através das condições ambientais locais (Wildi & Schütz 2000).

As diferenças encontradas na composição e dinâmica de regeneração entre os sítios em estágios iniciais da sucessão estão, possivelmente, ligadas a pequenas diferenças no histórico de uso do solo e a fatores estocásticos. Alguns autores (Coomes *et al.* 2002, Gravel *et al.* 2006, Chazdon 2008) sugerem que os processos estocásticos dominam nos estágios iniciais da sucessão, enquanto que os processos mediados pelo nicho prevaleceriam naqueles estágios avançados (Norden *et al.* 2009). Mutshinda e O'Hara (2011) sugerem que a dinâmica sucessional passa por um *continuum* de força do nicho (*niche-strength continuum*), onde as comunidades em

estágios iniciais são fracamente estruturadas pelo nicho e as avançadas mais fortemente nicho-estruturadas.

## **5) Conclusões**

Nosso estudo, baseado em cronossequências com réplicas e histórico de uso do solo controlado, revela que as espécies nas comunidades sucessionais estão se organizando primariamente devido ao tempo pós abandono, não sendo determinadas pelas condições locais de solo, microclima, relevo ou qualquer relação espacial. Uma certa direcionalidade na regeneração florestal pode ser detectada tanto em seus padrões estruturais (biomassa, i.e. altura e área basal) quanto em relação à assembleia de espécies que irá colonizar cada idade de regeneração pós-abandono. No entanto, as florestas de referência permanecem muito diferentes das florestas sucessionais quanto a sua composição. Mesmo encontrando-se em uma matriz florestal aparentemente sem limitação de propágulos, algumas espécies estão restritas às áreas de referência, o que gera questionamentos quanto à sua capacidade reprodutiva e de dispersão, sugerindo a necessidade de um aprofundamento maior na pesquisa sobre a persistência destas.

## 6) Referências Bibliográficas

- Aide, T. M., Zimmerman, J. K., Pascarella, J. B., Rivera, L. & Marcano-Vega, H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* **8**:328-338.
- Backes, P. & Irgang, B. E. 2009. Árvores do sul: guia de identificação e interesse ecológico. 2 edition. Paisagem do Sul, Porto Alegre.
- Becker, F. G., Irgang, G. V., Hasenack, H., Vilella, F. S. & Verani, N. F. 2004. Land cover and conservation state of a region in the Southern limit of the Atlantic Forest (river Maquiné basin, Rio Grande do Sul, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* **64**:569-582.
- Bergamin, R., Müller, S. & Mello, R. 2012. Indicator species and floristic patterns in different forest formations in southern Atlantic rainforests of Brazil. *Community Ecology* **13**:162-170.
- Blanc, L., Maury-Lechon, G. & Pascal, J. P. 2000. Structure, floristic composition and natural regeneration in the forests of Cat Tien National Park, Vietnam: an analysis of the successional trends. *Journal of Biogeography* **27**:141-157.
- Carvalho, P. E. R. 2003. Espécies Arbóreas Brasileiras. Embrapa Floresta, Colombo, PR.
- Casas, G. 2011. A influência da heterogeneidade de habitats em assembleias de aves de remanescentes da Mata Atlântica: parâmetros estruturais, atributos funcionais e padrões de organização. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**:51-71.
- Chazdon, R. L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. in: *Tropical forest community ecology*. Wiley-Blackwell Publishing Oxford, Oxford, U.K.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., van Breugel, M., Martinez-Ramos, M., Bongers, F. & Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B Biological Sciences* **362**:273-289.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution, Washington, D.C.
- Connell, J. H. & Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**:1119-1144.
- Coomes, D. A., Rees, M., Grubb, P. J. & Turnbull, L. 2002. Are differences in seed mass among species important in structuring plant communities? Evidence from analyses of spatial and temporal variation in dune-annual populations. *Oikos* **96**:421-432.
- De Walt, S. J., Maliakal, S. K. & Denslow, J. S. 2003. Changes in vegetations structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* **182**:139-151.
- Dean, W. 1997. *With Broadax and Firebrand: the destruction of the Brazilian Atlantic Forest*. University of California Press, Berkeley.
- Delcourt, H. R. & Delcourt, P. A. 1991. *Quaternary ecology: a paleoecological perspective*. Page 242. Chappman & Hall, London.
- DeWalt, S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* **182**:139-151.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition - a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* **4**:412-417.
- FAO. 2005. *Global Forest Resources Assessment 2005: Progress Towards Sustainable Forest Management*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- FAO. 2007. *State of the world's forests*. Food and Agriculture Organization, Rome.

- Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R. M., Harvey, C. A., Peres, C. A. & Sodhi, N. S. 2009a. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* **12**:561-582.
- Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R. L., Ewers, R., Harvey, C. A., Peres, C. A. & Sodhi, N. 2009b. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* **12**:561-582.
- Gleason, H. A. 1927. Further views on the succession-concept. *Ecology* **8**:299-326.
- Gotelli, N. J. & Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**:379-391.
- Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M. & Messier, C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* **9**:399-409.
- Guariguata, M. R. & Osterag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristic. *Forest Ecology and Management* **148**:185-196.
- Guariguata, M. R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* **148**:185-206.
- Hammer, O., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2008. PAST 1.84: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleotologia Electronica* **4**.
- Hasenack, H. & Ferraro, L. W. 1989. Considerações sobre o clima da região de Tramandaí - RS. *Pesquisas* **22**:53-70.
- Hasenack, H. & Weber, E. 2010. Base cartográfica vetorial do Rio Grande do Sul 1: 50.000. *in* C. d. Ecologia, editor. UFRGS, Porto Alegre.
- ITTO. 2002. ITTO guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests.
- Jordano, P., Galetti, M., Pizo, M. A. & Silva, W. R. 2006. Ligando Frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. *in* C. F. Duarte, H. G. Bergallo & M. A. Dos Santos, editors. *Biologia da conservação: essências*. Editora Rima, São Paulo.
- Kammesheidt, L. 1998. The role of tree sprouts in the restorations of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology* **139**:155-165.
- Kennard, D. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **18**:53-66.
- Klanderud, K., Mbolatiana, H. Z. H., Vololomboahangy, M. N., Radimbison, M. A., Roger, E., Totland, O. & Rajeriarison, C. 2010. Recovery of plant species richness and composition after slash-and-burn agriculture in a tropical rainforest in Madagascar. *Biodiversity and Conservation* **19**:187-204.
- Leduc, A., Drapeau, P., Bergeron, Y. & Legendre, L. 1992. Study of spatial components of forest cover using partial mantel tests and path-analysis. *Journal of Vegetation Science* **3**:69-78.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd edition. Elsevier, Amsterdam.
- Letcher, S. G. & Chazdon, R. L. 2009. Rapid Recovery of Biomass, Species Richness, and Species Composition in a Forest Chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* **41**:608-617.
- Liebsch, D., Marques, M. C. M. & Goldenberg, R. 2008. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biological Conservation* **141**:1717-1725.



- Marcuzzo, S., Pagel, S. M. & Chiappetti, M. I. S. 1996. A RESERVA DA BIOSFERA DA MATA ATLÂNTICA NO RIO GRANDE DO SUL. Situação atual, ações e perspectivas. Cetesb - Companhia de Tecnologia Ambiental., São Paulo.
- Metzger, J. P. 2009. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* **142**:1138-1140.
- Mittermeier, R. A., Gill, P. R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, J., Mittermeier, C. J., Lamourux, J. & Fonseca, G. A. B. 2005. Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX, Washington.
- Moreno, J. A. 1961. Clima do Rio Grande do Sul. Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley, New York.
- Mutshinda, C. M. & O'Hara, R. B. 2011. Integrating the niche and neutral perspectives on community structure and dynamics. *Oecologia* **166**:241-251.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *NATURE* **403**:845-853.
- Nimer, E. 1990. Clima. Pages 151-187 in IBGE, editor. Geografia do Brasil: Região Sul. IBGE, Rio de Janeiro.
- Norden, N., Chazdon, R. L., Chao, A., Jiang, Y. H. & Vilchez-Alvarado, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* **12**:384-394.
- Oliveira Filho, A. T., Carvalho, D. A., Vilela, E. A., Curi, N. & Fontes, M. A. I. L. 2004. Diversity and structure of the tree community of a fragment of tropical secondary forest of the Brazilian Atlantic Forest domain 15 and 40 years after logging. *Brazilian Journal of Botany* **27**:685-701.
- 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 uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia* **60**:237-258.
- Ostertag, R., Marín-Spiotta, E., Silver, W. L. & Schulten, J. 2008. Litterfall and Decomposition in Relation to Soil Carbon Pools Along a Secondary Forest Chronosequence in Puerto Rico. *Ecosystems* **11**:701-714.
- Pickett, S. T. A. 1987. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. Pages 110-135 in G. E. Likens, editor. Long-term Studies in Ecology. Springer, New York.
- Pillar, V. D. 2010. MULTIV software para análise multivariada, testes de aleatorização e autoreamostragem "bootstrap", Versão Beta 2.6.8. Departamento de Ecologia, UFRGS, Porto Alegre.
- Piotto, D., Montagnini, F., Thomas, W., Ashton, M. & Oliver, C. 2009. Forest recovery after swidden cultivation across a 40-year chronosequence in the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. *Plant Ecology* **205**:261-272.
- Rambo, B. 1956. A fisionomia do Rio Grande do Sul. Selbach, Porto Alegre.
- Ranta, P., Blom, T. O. M., Niemela-<sup>®</sup>, J., Joensuu, E. & Siitonen, M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity & Conservation* **7**:385-403.
- Santos, B. A., Peres, C. A., Oliveira, M. A., Grillo, A., Alves-Costa, C. P. & Tabarelli, M. 2008. Drastic functional erosion of tree assemblage attributes in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* **141**:249-260.
- Scudeller, V. V., Martins, F. R. & Shepherd, G. J. 2001. Distribution and abundance of arboreal species in the Atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. *Plant Ecology* **152**:185-199.

- Sevegnani, L. & Baptista, L. R. M. 1996. Composição florística de uma floresta secundária, no âmbito da Floresta Atlântica, Maquiné, RS. *Sellowia* **45**:47-71.
- Simões, C. G. & Marques, M. C. M. 2007. The Role of Sprouts in the Restoration of Atlantic Rainforest in Southern Brazil. *Restoration Ecology* **15**:53-59.
- Tabarelli, M., Aguiar, A. V., Ribeiro, M. C., Metzger, J. P. & Peres, C. A. 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation* **143**:2328-2340.
- Tabarelli, M., Da Silva, M. J. C. & Gascon, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of Neotropical Forests. *Biodiversity and Conservation* **13**:1419-1425.
- Tabarelli, M., Lopes, A. V. & Peres, C. A. 2008. Edge-effects drive Tropical Forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica* **40**:657-661.
- Tabarelli, M., Mantovani, W. & Peres, C. A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* **91**:119-127.
- Tabarelli, M. & Peres, C. A. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic Forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation* **106**:165-176.
- Tedesco, M. J., Gianello, C., Bissani, C. A., Bohnen, H. & Enrkweiss, S. J. 1995. Análises de solo, plantas e outros materiais, Porto Alegre.
- Teixeira, M. B., Coura-Neto, A. B., Pastore, U. & Rangel Filho, A. L. R. 1986. Vegetação. Pages 541-632 in IBGE, editor. Levantamento de recursos naturais (Folha SH.22 Porto Alegre e parte das Folhas SH.21 Uruguiana e SI.22 Lagoa Mirim. IBGE, Rio de Janeiro.
- van Breugel, M., Bongers, F. & Martinez-Ramos, M. 2007. Species Dynamics During Early Secondary Forest Succession: Recruitment, Mortality and Species Turnover. *Biotropica* **35**:610-619.
- van der Maarel, E. 1988. Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio* **77**:7-19.
- Vieira, I. C. G., Almeida, A. S., Davidson, E. A., Stone, T. A., Carvalho, C. J. R. & Guerrero, J. B. 2003. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazonia. *Remote Sensing of Environment* **87**:470-481.
- Werneck, M. S., Sobral, M. E. G., Rocha, C. T. V., Landau, E. C. & Stehmann, J. R. 2011. Distribution and Endemism of Angiosperms in the Atlantic Forest. *Natureza e Conservação* **9(2)**:188-193.
- Wildi, O. 2002. Modelling succession from pasture to forest in time and space. *Community Ecology* **3**:181-189.
- Wildi, O. & Schütz, M. 2000. Reconstruction of a long-term recovery process from pasture to forest. *Community Ecology* **1**:25-32.

## Capítulo 2

### **Padrões de convergência e divergência de atributos em comunidades florestais ao longo de um gradiente sucessional**

#### **Resumo**

A expressão de atributos no nível de comunidades está associada a gradientes ambientais e interações locais entre espécies, levando a padrões de convergência e divergência nas comunidades. O objetivo deste estudo é explorar padrões de atributos de espécies vegetais em comunidades num gradiente sucessional. Para tanto, foram amostradas quatro cronossequências na Floresta Atlântica do Sul do Brasil e avaliados atributos funcionais em 52 espécies arbóreas. Os atributos medidos foram: conteúdo de nitrogênio (LNC) e fósforo (LPC) foliar, a razão entre eles, massa foliar por área (LMA), espessura foliar, forma foliar, conteúdo de matéria seca, área foliar (LA), sazonalidade foliar (SA), altura máxima potencial da espécie (H), altura máxima estimada em campo (Ac), densidade da madeira e capacidade de rebrote (Rb). Nossa hipótese é a de que encontra-se maior convergência dos atributos nos estágios iniciais e finais de sucessão, considerando a presença marcante de filtros ambientais e uma maior amplitude de variação nos estados dos atributos em estágios intermediários de sucessão, tendo em vista a co-ocorrência de espécies de ambos os extremos sucessionais. Para analisar os padrões, utilizou-se o método descrito em Pillar *et al.* (2009), que consiste na multiplicação de matrizes, com ajuste difuso dos atributos pela abundância das espécies nas comunidades, e testes de correlação de matrizes contra modelos nulos. As análises estão baseadas em três matrizes: comunidades descritas por espécies, espécies descritas por atributos e comunidades descritas por variáveis ambientais (aqui, considerou-se o tempo de regeneração pós-abandono). Os atributos que maximizaram a convergência ao longo do gradiente sucessional foram LNC, LPC, LMA, Ac e Rb ( $\rho(\mathbf{TE}) = 0,44$ ,  $P = 0,01$ ). Regressões lineares com os valores médios destes atributos em cada comunidade foram significantes e demonstraram que LNC, LPC e Rb foram menores nos estágios avançados do que nos iniciais. LMA e Ac aumentaram ao longo do gradiente de sucessão. Os atributos que maximizaram a divergência foram LA, LNC, Ac, Rb, SA ( $\rho(\mathbf{XE.T}) = 0,378$ ;  $P = 0,007$ ). Análises exploratórias indicaram a ocorrência de espécies arbóreas mais altas, com folhas maiores e perenifólias em estágios avançados de sucessão, enquanto que espécies com alto LNC e Rb predominaram nos estágios iniciais. Padrões divergentes indicam diferenças nas habilidades competitivas conforme as mudanças decorrentes do processo sucessional. A diversidade funcional aumentou ao longo da sucessão, atingindo valores elevados já nas etapas intermediárias, o que indica a coexistência de espécies com estratégias distintas, características de ambos extremos dos estágios sucessionais.

Palavras-chaves: atributos funcionais, convergência, divergência, diversidade funcional, Mata Atlântica.

## 1) Introdução

Mudanças na diversidade de plantas ao longo de gradientes ambientais podem ser avaliadas através da descrição de padrões de riqueza e abundância das espécies ou de variação na diversidade funcional (Hooper *et al.* 2005). A descrição de comunidades vegetais, a revelação de padrões de composição no espaço e no tempo e, ainda, a correlação destes padrões com variáveis ambientais, a partir da composição de espécies, leva a conclusões restritas fitogeograficamente, uma vez que o *pool* de espécies varia amplamente ao longo do globo (Pillar & Sosinski 2003, Díaz *et al.* 2004). Pesquisas vêm elucidando como os atributos das plantas relacionam-se ao funcionamento destas em relação às principais restrições ambientais e como são relevantes para a distribuição das espécies através de gradientes de clima, fertilidade de solo e perturbações (Lavorel & Garnier 2002, McGill *et al.* 2006, Fortunel *et al.* 2010). Além disso, muitos atributos podem ser facilmente observados e quantificados, com métodos padronizados, através de diferentes eco-regiões (Lavorel & Garnier 2002, Cornelissen *et al.* 2003, Garnier *et al.* 2007, Vandewalle *et al.* 2010).

Atributos funcionais são propriedades de todas as plantas independentemente da região geográfica e da taxonomia (Shipley 2010) e são características que demonstram conexões com o funcionamento dos organismos (de Bello *et al.* 2010). Os atributos de plantas que são considerados funcionais refletem adaptações a variações no ambiente físico e biótico e *tradeoffs* (ecofisiológicos e/ou evolutivos) entre diferentes funções no organismo. Nas plantas, atributos funcionais incluem características morfológicas, ecofisiológicas, bioquímicas e demográficas (no nível da população) (Lavorel & Garnier 2002, de Bello *et al.* 2010). Assim, um atributo funcional é uma propriedade de um organismo ou parte de um organismo que causa diferenças nas probabilidades de sua sobrevivência ou reprodução (Shipley 2010).

Atributos são considerados agregados quando são definidos em um nível de organização mas medidos em um nível hierárquico maior. Neste sentido, um atributo foliar pode ser definido e medido no nível da folha, mas também pode ser relacionado com a planta como um todo ou com a comunidade de plantas. Para tanto, é necessário considerar valores médios da população ou amostra da qual cada unidade observacional é proveniente. SLA (área foliar específica), por exemplo, é definida no nível de folhas individuais, mas pode ser uma propriedade da planta como um todo. Além disso, para ser considerado como um atributo da comunidade, deve-se calcular a média dos valores médios do atributo por espécie, ponderada pela abundância relativa de cada espécie nesta comunidade (Violle *et al.* 2007, Shipley 2010).

Quando o enfoque são conjuntos de propriedades (atributos) das comunidades vegetais, é desejável então relacioná-los àquelas variáveis ambientais que representem pressões seletivas às quais os atributos funcionais estão respondendo. Se os atributos não tivessem relação causal com as probabilidades dos organismos serem capazes de dispersar, sobreviver e reproduzir-se em determinados ambientes, então o grau de semelhança das espécies encontradas na amostra da vegetação em relação a estes atributos seria a mesma existente no *pool* de espécies, exceto por variação randômica (Weiher *et al.* 1998, Kraft *et al.* 2008, Pausas & Verdú 2010, Shipley 2010). McGill *et al.* (2006) argumentam que, para a compreensão dos mecanismos que participam da estruturação de espécies nas comunidades ao longo de gradientes ambientais, o enfoque de atributos funcionais possibilita um rápido progresso na ecologia de comunidades, pois a integração de variáveis quantitativas (atributos, variáveis ambientais, *performance currency* e abundâncias) e o estabelecimento de relações funcionais entre elas possibilita a identificação de padrões gerais e preditivos. Nesse sentido, a descrição da vegetação com base em atributos funcionais, uma vez que

possibilita generalizações de evidências e conclusões para outros locais ou períodos de tempo, tem sido uma importante ferramenta para a simplificação da complexidade florística na construção de modelos vegetacionais globais, no mapeamento de padrões em tempos chave no passado, nos monitoramentos de efeitos das mudanças globais e no manejo da distribuição da vegetação e de processos ecossistêmicos (Lavorel & Garnier 2002).

O grau de semelhança entre comunidades quanto aos seus atributos é determinado pela forma de interação de “filtros estocásticos” com os atributos (Shipley 2010). Uma espécie, para atingir determinado sítio, deverá ter atributos que coincidam com as exigências dos filtros presentes naquele sítio. Os filtros ambientais resultarão em espécies bem sucedidas com uma baixa amplitude de valores (maior semelhança) para aqueles atributos que estão sendo favorecidos seletivamente (Weiher *et al.* 1998; Shipley 2010), resultando em comunidades com atributos menos variáveis do que no *pool* de espécies (*trait under-dispersion*) (Weiher *et al.* 1998, Pausas & Verdú 2010). Tais atributos podem ser chamados de atributos funcionais dominantes na comunidade (Vandewalle *et al.* 2010). Padrões de convergência de atributos na comunidade (TCAP - *Trait-convergence Assembly Patterns*) são identificados quando sítios próximos entre si, em relação a um gradiente ambiental, contêm espécies com atributos semelhantes e os padrões de mudanças nestes atributos forem associados ao gradiente (Pillar *et al.* 2009, Pillar & Duarte 2010).

Por outro lado, a coexistência de espécies pode ser limitada pela similaridade de atributos (MacArthur & Levins 1967). Atributos que determinam habilidades competitivas deverão ser mais variáveis nos sítios do que o esperado ao acaso (*over-dispersion*), pois espécies muito semelhantes tendem a ser excluídas (Weiher *et al.* 1998; Shipley 2010; Pausas & Verdú 2010). Assim, as interações interespecíficas

resultam em pressões internas que levam a padrões de divergência de atributos na comunidade (TDAP - *Trait-divergence Assembly Patterns*) (Pillar *et al.* 2009). Para expressar a divergência ou a amplitude de variação nos valores dos atributos dentro das comunidades, tem-se utilizado vários índices (Petchey & Gaston 2006), dentre os quais se destaca o índice de Diversidade Funcional (FD) proposto por Rao (1982) (Vandewalle *et al.* 2010).

Uma vez que as probabilidades dos organismos em dispersar, sobreviver e reproduzir em determinados ambientes não é casual, e que forças de convergência e divergência atuam conjuntamente (Pillar *et al.* 2009), podemos esperar que algumas mudanças sistemáticas nos valores médios e na variância dos atributos ocorram através do tempo de desenvolvimento de uma comunidade de plantas. Shipley (2010) sugere que as diferentes visões de sucessão – determinística de Clements, que prevê a convergência de espécies ao longo do tempo, e a de Gleason, que enfatiza o contingente histórico, o tempo de chegada e a capacidade dos indivíduos de cada espécie levando a diferentes trajetórias da vegetação ao longo do tempo – talvez possam ser conciliadas através da análise de atributos funcionais.

Este estudo tem por objetivo investigar padrões de convergência e divergência de atributos em um gradiente de regeneração florestal após distúrbio antrópico, a fim de elucidar quais atributos funcionais são mais fortemente correlacionados com as diferentes etapas do processo de sucessão secundária. Espera-se encontrar uma maior convergência de atributos nos estágios iniciais e finais de desenvolvimento da floresta, considerando a presença de filtros ambientais mais restritivos nestas etapas; e uma maior amplitude de variação dos estados dos atributos nas etapas intermediárias, visto a ocorrência conjunta de espécies de estágios iniciais e finais nesta etapa transicional.

## 2) Materiais e métodos

### 2.1) Área de estudo

Este estudo foi realizado na área de abrangência da Bacia Hidrográfica do Rio Maquiné (BHRM), localizada no nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil, onde limita-se a oeste, norte e sul pelo planalto da Serra Geral e a leste pela Planície Costeira. O clima regional é subtropical úmido, tipo Cfa, conforme a classificação de Köppen, com temperatura média anual superior a 18°C (Moreno 1961). Há ausência de um período característico de seca, possuindo elevados índices pluviométricos médios anuais (1400-1800 mm em média) (Hasenack & Ferraro 1989, Nimer 1990).

A vegetação natural da BHRM é constituída predominantemente por Floresta Ombrófila Densa, a qual tem nesta região seu limite austral (Rambo 1956, Teixeira *et al.* 1986). Constitui-se, desta forma, uma zona de transição fitogeográfica, apresentando também elementos de Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Mista (Sevegnani & Baptista 1996). Nas escarpas da Serra Geral, entre as altitudes de 100 m a 500 m (Oliveira-Filho 2009), encontra-se a faixa de domínio da Floresta Ombrófila Densa Sub-montana (FODSM), foco deste estudo. As comunidades vegetais estudadas situam-se dentro dos limites da Reserva Biológica de Serra Geral e no seu entorno.

### 2.2) Delineamento amostral e coleta de dados

Foram selecionadas quatro cronossequências em distintos vales da mesma bacia hidrográfica. A escolha das parcelas de cada cronossequência foi delimitada a partir de entrevistas com informantes locais que indicaram o tempo de abandono e o histórico de uso do solo. As entrevistas visaram estimar o tempo de regeneração florestal desde o abandono após o último ciclo de plantio e buscar homogeneidade



quanto ao histórico de uso do solo. Foram priorizadas áreas que foram utilizadas no sistema de coivaras, ou seja corte e queima da vegetação nativa, cultivo por poucos anos e posterior abandono. Desta forma, foram selecionadas áreas entre 6 e 45 anos pós-abandono e áreas de referência, consideradas como florestas em estágio avançado de sucessão, as quais os moradores locais indicaram não terem conhecimento de que tenham sido desmatadas. É importante salientar que a maioria das florestas em estágio avançado, embora não tenha sofrido corte raso, teve corte seletivo de madeira para uso local e comercial no passado. Portanto, espécies madeiráveis, que devem ter sido abundantes no passado, hoje são raras na região.

Cada cronossequência constitui um conjunto de parcelas espacialmente separadas e com diferentes idades de abandono, as quais serão usadas para inferir sobre padrões de mudanças temporais da vegetação, considerando a substituição do tempo pelo espaço (Pickett 1987, Wildi & Schütz 2000), através de atributos funcionais das espécies vegetais. Cada sequência temporal é composta por um conjunto de parcelas representativas de 0,25 de hectare (50 m x 50 m) em estágios iniciais, médios e avançados de sucessão.

#### 2.2.1) Levantamento da vegetação

Para representação da vegetação arbórea de cada parcela de 0,25 ha (unidade amostral, UA), foram instaladas três unidades circulares (5,64 m de raio) de 100 m<sup>2</sup>, dispostas de maneira aleatória. Nestas unidades foram amostradas todas as árvores com diâmetro a altura do peito (DAP)  $\geq$  a 10 cm. Indivíduos perfilhados tiveram até 10 ramos incluídos no cálculo de cobertura. Além disso, nesses indivíduos foi registrada a altura da inserção do fuste, visando identificar a proporção de indivíduos desenvolvidos por rebrote. Além da medida de diâmetro, foi estimada a altura, em intervalos de 1 m, e identificada a espécie. Para a análise dos dados, as informações

obtidas nas três unidades de 100 m<sup>2</sup> foram integradas, visando a caracterização de cada 0,25 ha. A amostra totalizou 28 unidades amostrais nas quatro cronossequências.

### 2.2.2) Levantamento dos atributos

As 95 espécies encontradas foram divididas em dois grupos, aquelas presentes nas áreas iniciais/intermediárias (63 espécies) e aquelas presentes nas avançadas (52 espécies). Espécies com frequência maior ou igual a 8% nas áreas iniciais/intermediárias ou nas avançadas totalizaram 52 espécies e tiveram seus atributos mensurados. Apesar do grande papel da espécie *Alsophila setosa* na comunidade e sua frequência ter sido maior que 8%, esta não foi incluída na avaliação de atributos, pois sendo uma pteridófita de hábito arbóreo/arbustivo diferencia-se filogeneticamente das demais espécies (todas angiospermas) e poderia gerar uma tendência que mascararia os padrões da grande maioria das espécies.

Treze atributos foram avaliados: conteúdo de nitrogênio e fósforo (LNC e LPC, respectivamente), a razão entre eles (N:P), área foliar (LA), massa foliar por área (LMA, sendo esta = 1/SLA (*Specific Leaf Area*), espessura da folha (LT), forma da folha (FF) e conteúdo de massa seca da folha (LDMC), além da altura máxima potencial da espécie (H), considerada a partir de informações bibliográficas, altura máxima da espécie estimada no campo (Ac), densidade da madeira (DM), sazonalidade foliar (SA) e capacidade de rebrote (Rb). Estes atributos foram usados devido à sua relevância para o entendimento das respostas da vegetação a uma ampla lista de fatores ambientais (Weiher *et al.* 1999), como marcadores ambientais (Garnier *et al.* 2007) e ainda por comporem listas de atributos com efeitos conhecidos em ecossistemas (Westoby 1998, Cornelissen *et al.* 2003).

Para a coleta dos dados foliares foi seguida a metodologia sugerida por Cornelissen *et al.* (2003), sendo coletados ramos maduros expostos ao sol de três

indivíduos por espécie, os quais foram deixados para hidratação por 8 horas. Após hidratadas, 10 folhas de cada indivíduo eram pesadas em balança de precisão e suas imagens digitalizadas em scanner. Após secagem as amostras foliares eram pesadas novamente para a obtenção do peso seco. Através das imagens das folhas digitalizadas foram obtidos os valores de área (LA) e forma foliar (FF, *Roundness*), no Software ImageJ 1.44. A partir dos pesos e da área foliar foram calculados o conteúdo de massa seca da folha (*leaf dry matter content* - LDMC), massa foliar por área (*leaf mass per area* - LMA) e espessura foliar (*leaf thickness* - LT), sendo que para esta última seguimos a proposição de Vile et al. (2005), que calcula a espessura a partir de SLA e LDMC. O valor de cada atributo para a espécie corresponde ao valor médio dos três indivíduos.

Da literatura foram extraídos a altura potencial da espécie (H); a densidade da madeira, a qual foi categorizada em três classes conforme Melo *et al.* (1990), e a sazonalidade foliar (SA), em que espécies com folhas decíduas e semidecíduas foram consideradas caducas diferenciando-se daquelas com folhas perenes (atributo binário, onde 1= perene e 0= caducifólia). O atributo SA é usado aqui como um indicativo da longevidade foliar, diferenciando as espécies que têm um evento de perda parcial ou total de suas folhas ao longo de um ciclo anual daquelas que não têm esta característica. Para a altura máxima da espécie estimada em campo ( $A_c$ ) foi considerado o maior valor da espécie encontrado em campo. Quanto à capacidade de rebrote, foram consideradas as espécies que apresentaram mais de duas ocorrências com ramos oriundos de fustes cortados e/ou queimados entre 0 e 1 m do solo (atributo binário, onde 1= presença de capacidade de rebrote, 0= ausência). Este atributo considera não apenas a capacidade de uma espécie rebrotar, mas também de sobreviver nas condições adversas após um distúrbio de corte e/ou queima. Portanto,

é importante salientar que, devido às áreas em estágio avançado de sucessão não terem sofrido um distúrbio homogêneo e possuírem espécies específicas deste estágio de desenvolvimento, talvez estejamos subestimando a capacidade de rebrote e sobrevivência de algumas espécies.

### 2.2.3) Variável ambiental

Como variável indicadora das condições ambientais locais foi utilizado o tempo em anos de regeneração florestal após o abandono do sítio, conforme indicado pelos informantes. Uma vez que não é possível precisar o tempo de regeneração florestal das áreas de referência, valores arbitrários de idade foram atribuídos às respectivas parcelas levando em consideração o histórico e as características fisionômicas locais. Foram constituídas quatro sequências temporais que variaram entre 6 e 45 anos (estágios iniciais e intermediários) e áreas de referência de cada cronossequência. Teoricamente as áreas de referência possuem no mínimo 100 anos, desta forma as análises foram previamente testados com diferentes valores compreendidos entre 100 e 200 anos pós-abandono. Como a regeneração florestal tende a ocorrer de maneira mais acelerada no seu início, usamos nas análises estatísticas o logaritmo da variável tempo (em anos). Os resultados não diferiram significativamente quando usados valores logaritimizados entre 100 e 200 anos pós-abandono. Desta forma, para uma melhor expressão gráfica, foram adotados para as áreas de referência os valores de 100, 150 e 200 anos a partir de então em todas as análises.

### 2.3) Análise dos dados

Para identificar padrões convergentes ou divergentes de atributos ao longo do gradiente sucessional utilizamos o método recentemente descrito em Pillar et al. (2009). Nesse método os dados são arrajados em três matrizes base: comunidades

descritas por espécies (**W**), espécies por atributos (**B**) e comunidades por variáveis ambientais (**E**). A matriz **W**, contendo a área basal das espécies nas UA's, foi primeiramente submetida à transformação escalar utilizando a raiz quadrada, para reduzir o peso das espécies dominantes (Wildi & Schütz 2000) e depois os valores foram padronizados para total unitário em cada UA. Em síntese, o método consiste na multiplicação de matrizes (e.g., **B'W** para a avaliação de padrões de convergência), na ponderação dos valores dos atributos pelas abundâncias das espécies (neste caso utilizamos a cobertura basal das espécies) nas unidades amostrais (*fuzzy weight*), e testes das correlações entre matrizes de distância entre sítios, avaliando a relação dos padrões de convergência e divergência de atributos nas comunidades com o padrão de mudança da variável ambiental foco do estudo nas mesmas comunidades, contra modelos nulos.

O método permite a seleção de subconjuntos de atributos que maximizam divergência e convergência de atributos considerando a variável ambiental em questão. Assim, dos 13 atributos utilizados, são indicados um subconjunto para expressar a convergência de atributos ao longo do gradiente ambiental considerado (tempo de regeneração florestal pós-abandono) e outro para expressar a divergência, sendo que esta pode se evidenciar ao longo de todo o gradiente ou em parte dele (Pillar *et al.* 2009; Pillar & Duarte 2010). A análise funcional é realizada com estes subconjuntos, bem como a exploração de padrões de diversidade funcional (FD, Rao 1982) ao longo do gradiente utilizado. Análises de regressão linear e ordenação foram empregadas para elucidar os padrões encontrados (Legendre & Legendre 1998). Para representar os padrões de convergência, através de regressões da média dos atributos nas comunidades em relação ao tempo de regeneração, foram utilizados os dados da matriz **T** (resultante da multiplicação de **B'W**, representa as comunidades descritas

pelos valores médios dos atributos ponderados pela abundância das espécies). Para a análise de ordenação foram explorados os dados da matriz **X**, que é oriunda da multiplicação  $U'W$ , sendo que a matriz **U** é de espécies por espécies, cujos valores representam o grau de pertinência de cada espécie em conjuntos difusos (*fuzzy sets*) definidos para cada espécie a partir das suas semelhanças quanto aos atributos da matriz **B**. Assim, a matriz **X** contém as abundâncias das espécies nas comunidades após sua ponderação *fuzzy* pelas semelhanças das espécies quanto aos atributos. Para detalhes acerca dos procedimentos metodológicos veja Pillar *et al.* (2009) e Pillar & Duarte (2010).

### 3) Resultados

#### 3.1) Padrões de convergência de atributos (TCAP) na sucessão secundária

O subconjunto que melhor expressou convergência de atributos funcionais ao longo do gradiente sucessional reuniu os seguintes atributos: conteúdo de nitrogênio e fósforo foliar (LNC e LPC), altura máxima das espécies estimada em campo (Ac), massa foliar por área (LMA) e capacidade de rebrote (Rb). O uso deste conjunto de atributos para descrever as espécies e as comunidades resultou numa correlação matricial significativa entre comunidades e idade de regeneração ( $\rho(\text{TE}) = 0,44$ ,  $P = 0,01$ ).

Foram também significativas as regressões lineares dos valores de cada atributo ponderados pela abundância das espécies nas comunidades, extraídos da matriz **T** (Fig. 1). LNC e LPC possuem valores médios mais elevados nas etapas iniciais da sucessão, tendendo a valores mais baixos e mais homogêneos em estágios avançados da sucessão (Fig. 1a e 1b). LMA e altura das espécies nas parcelas aumentam a medida que a floresta se desenvolve (Fig. 1c e 1d), enquanto que a

capacidade de rebrote e sobrevivência após o distúrbio do corte raso tende a ser menor entre as espécies das áreas avançadas (Fig. 1e).

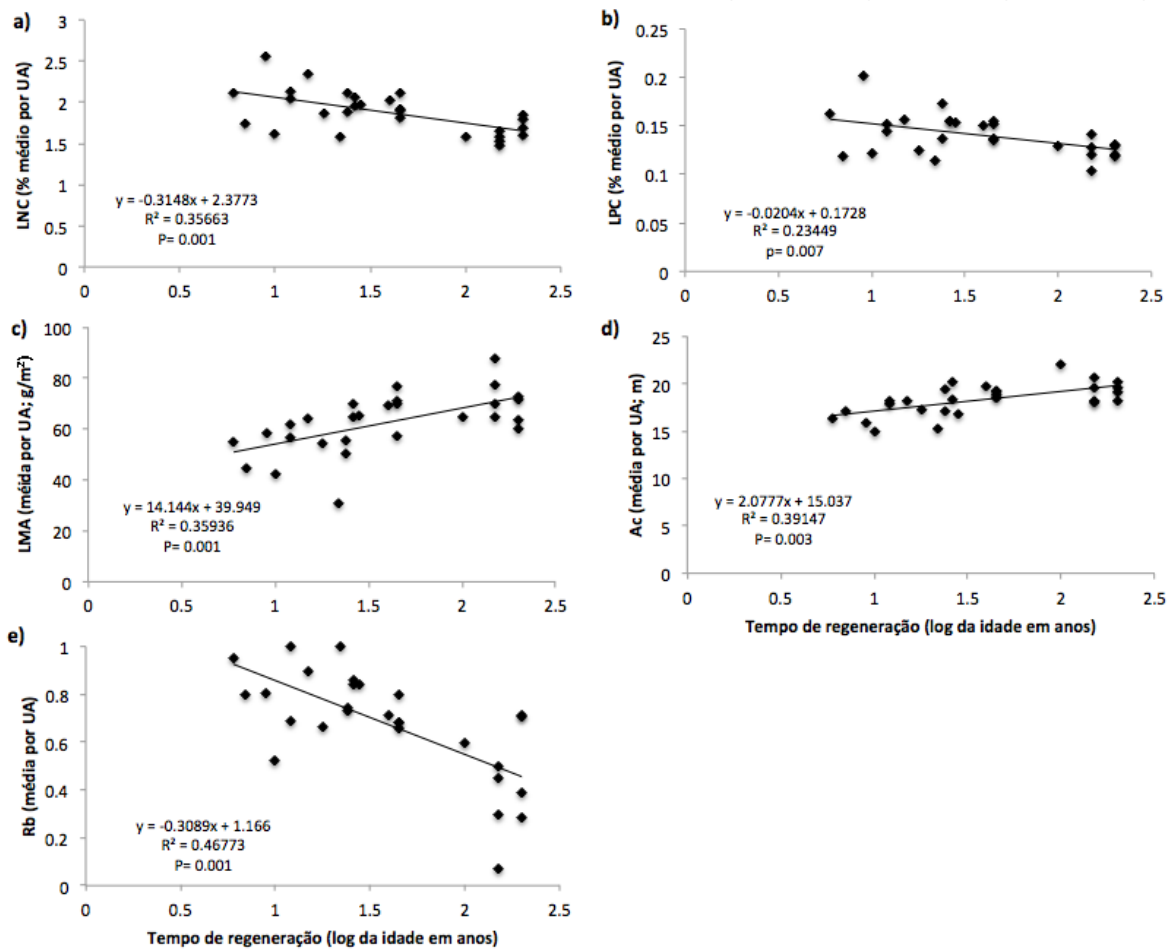


Figura 1: Regressões lineares dos valores médios dos atributos por UA ponderado pelas abundâncias das espécies (matriz T) em relação ao tempo de regeneração florestal (log da idade em anos). Em a) LNC - conteúdo de nitrogênio foliar (%), b) LPC - conteúdo de fósforo foliar (%), c) LMA - massa foliar por área (g.m<sup>-2</sup>), d) Ac - altura máxima da espécie estimada em campo (m), e) Rb - capacidade de rebrote (0= ausência, 1= presença de capacidade de rebrote).

Os conteúdos de Nitrogênio e Fósforo foliar mostraram uma maior variação nos seus valores médios entre os sítios em estágios mais iniciais da sucessão, bem como uma tendência de menor variação entre os sítios em estágios intermediários e avançados (Fig. 1a e 1b)

### 3.2) Padrões de divergência de atributos (TDAP) na sucessão secundária

O subconjunto de atributos que maximizou o padrão de divergência ao longo do gradiente sucessional ou em parte dele é composto por LA, LNC, Ac, Rb, SA ( $\rho(\mathbf{X} \cdot \mathbf{T}) = 0,378$ ;  $P = 0,007$ ). A análise de ordenação da matriz  $\mathbf{X}$  (Fig. 2) demonstra como separaram-se as áreas, de acordo com suas idades em relação ao tempo de regeneração pós-abandono, e as espécies mais correlacionadas a elas. Na Figura 2 também é possível observar a correlação destes atributos, considerando seus valores por comunidade (extraídos da matriz  $\mathbf{T}$ ), com os dois eixos da ordenação, indicando em que ponto do gradiente sucessional estes atributos têm seus maiores valores.

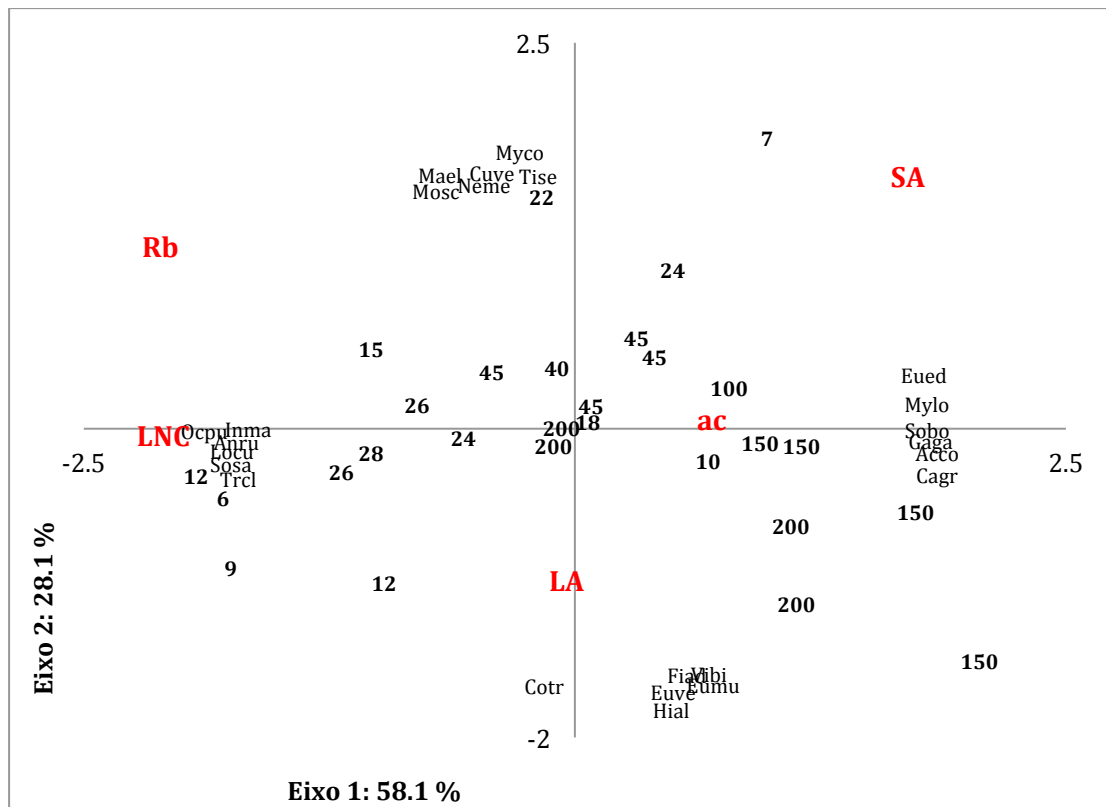


Figura 2: Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA) realizada a partir da matriz  $\mathbf{X}$ . A matriz  $\mathbf{X}$  contém as abundâncias das espécies nas UA's após ponderação *fuzzy* considerando suas semelhanças em relação aos atributos que maximizaram TDAP (LA, LNC, Ac, Rb, SA). A posição dos atributos no diagrama reflete as correlações entre seus valores médios e os eixos. Os números indicam o tempo de regeneração florestal correspondente a cada UA. As espécies mais correlacionadas aos dois primeiros eixos estão indicadas no diagrama (Anru= *Annona rugulosa*; Cagr= *Calyptranthes grandifolia*; Cotr= *Croton macrobothrys*; Cuve= *Cupania vernalis*; Eued= *Euterpe edulis*; Eumu= *Eugenia multicostata*; Euve= *Eugenia verticillata*; Fiad= *Ficus adhatodifolia*; Gaga= *Garcinia gardneriana*; Acco= *Actinostemon concolor*; Hial= *Hieronyma alchorneoides*; Inma= *Inga*



*marginata*; Locu= *Lonchocarpus cultratus*; Mael= *Matayba elaeagnoides*; Mosc= *Mollinedia schottiana*; Myco= *Myrsine coriacea*; Mylo= *Myrsine lorentziana*; Neme= *Nectandra megapotamica*; Ocpu= *Ocotea puberula*; Sobo= *Sorocea bonplandii*; Sosa= *Solanum sanctaecatharinae*; Trcl= *Trichilia clausenii*; Tise= *Tibouchina sellowiana*; Vibi= *Virola bicuhyba*).

O diagrama de ordenação demonstra uma separação ao longo do eixo 1 (58% de explicação) entre as áreas mais iniciais, contendo espécies com alta concentração de nitrogênio foliar, à esquerda, daquelas localizadas à direita do diagrama, que se encontram em estágio sucessional mais avançado e cujas espécies tendem a apresentar menor concentração de nitrogênio foliar. No quadrante superior esquerdo, encontram-se as áreas com maior participação de espécies capazes de rebrotar e sobreviver após o distúrbio (Rb), sendo que as áreas de 22 e 26 anos tiveram 100% de espécies com esta capacidade. No quadrante superior direito, separam-se aquelas áreas onde predominam espécies de folhas perenes (SA), em oposição àquelas comunidades com maior participação de espécies caducifólias, sendo a área de 7 anos composta exclusivamente por espécies perenifólias e a área de 9 anos composta apenas por espécies caducas, por exemplo. O padrão de separação das áreas iniciais e avançadas ao longo do eixo 1 também indica que espécies com maior altura (Ac) tendem a compor as comunidades mais avançadas, enquanto que as iniciais (à esquerda do diagrama), em geral, comportam espécies mais baixas. Ao longo do eixo 2 (com 28% de explicação), percebemos que há uma separação entre comunidades cujas espécies têm maior área foliar (parte inferior) daquelas comunidades onde predominam espécies de menor área foliar (estágios iniciais a intermediários).

### 3.3) Diversidade Funcional na sucessão secundária

A diversidade funcional analisada com este conjunto de atributos demonstra que, a partir de etapas intermediárias da sucessão (26 anos), os valores do índice de Rao (Diversidade Funcional, FD) passam a ser mais elevados, indicando um aumento

significativo ( $R^2= 0,256$ ,  $P= 0,009$ ) da diversidade funcional nas comunidades, conforme aumenta o tempo de desenvolvimento da floresta (Fig. 3). Considerando as diferentes idades das comunidades em regeneração, os maiores valores de diversidade funcional parecem encontrar-se nos sítios de 40 a 45 anos, mas alguns sítios com uma colonização mais recente e alguns mais antigos também apresentam valores semelhantes. Cabe salientar, ainda, que dentre os sítios mais iniciais há uma maior variação de valores, indicando que há áreas de sucessão inicial bem mais complexas que outras, considerando a amplitude dos atributos funcionais aqui descritos.

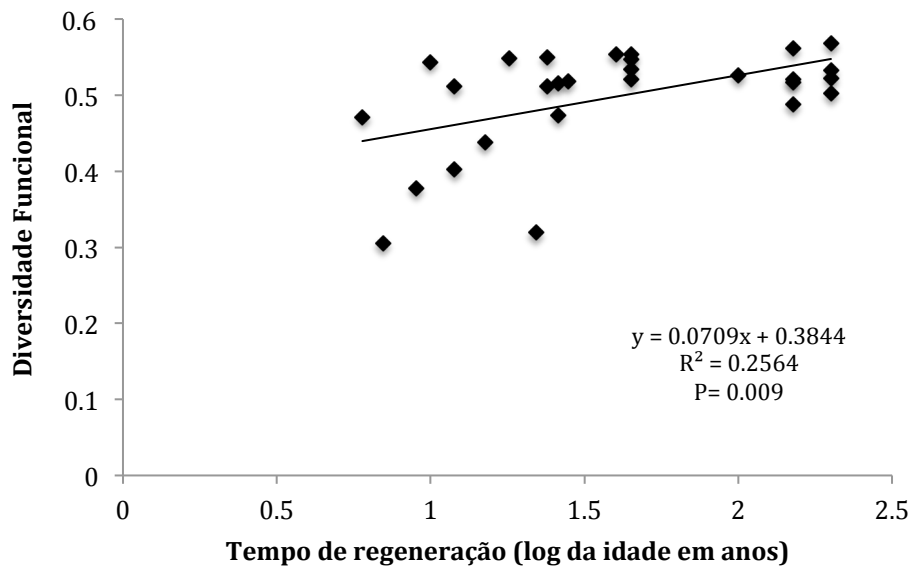


Figura 3: Regressão linear dos valores de diversidade funcional, calculada com base no subconjunto de atributos que maximizaram TDAP, para cada unidade amostral em relação ao gradiente temporal de regeneração florestal variando de 6 a 200 anos (tempo logaritimizado).

Tendo estes atributos sido selecionados como atributos que expressam um padrão significativo de divergência ao longo do gradiente sucessional, optamos por realizar também análises de diversidade funcional das comunidades levando em consideração apenas um atributo de cada vez, a fim de elucidar como cada um destes atributos varia entre as comunidades ao longo do gradiente (Fig. 4).

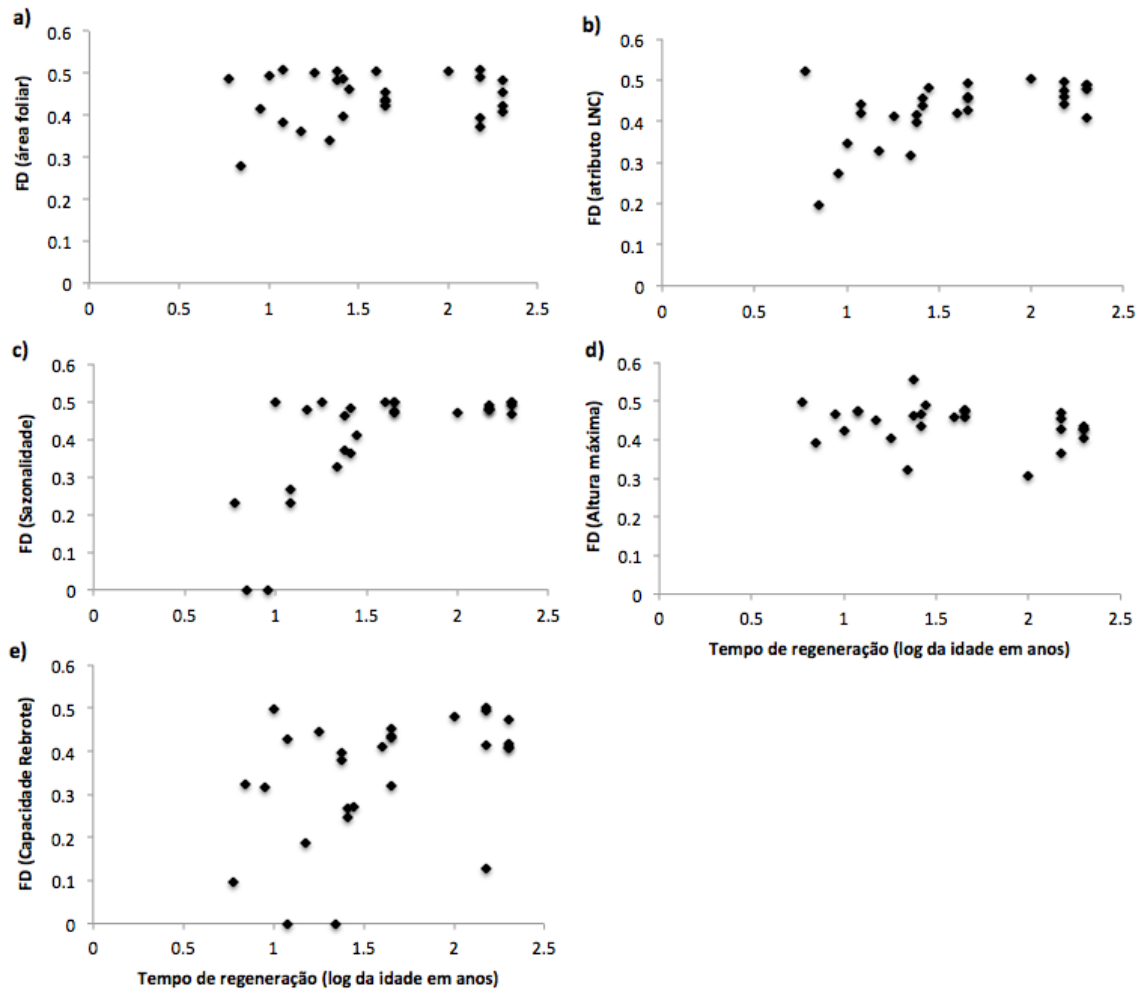


Figura 4: Exploração dos padrões de diversidade funcional nas comunidades, considerando individualmente cada atributo do subconjunto que maximizou TDAP, em relação ao gradiente temporal de regeneração florestal variando de 6 a 200 anos. Em a) o atributo utilizado foi área foliar - LA, em b) o conteúdo de nitrogênio foliar - LNC, em c) a presença de espécies decíduas - SA, em d) a altura máxima das espécies estimada em campo - Ac, em e) a capacidade de rebrote - Rb.

As comunidades demonstram ter uma grande variação na diversidade funcional, estimada em termos de área foliar ao longo de todo o gradiente sucessional, sem evidenciar qualquer padrão ao longo do tempo (Fig. 4a). A diversidade funcional estimada para o LNC e a sazonalidade foliar demonstrou uma maior variação entre os valores de comunidades em estágios iniciais, tendendo a valores maiores nas florestas mais desenvolvidas (Fig. 4b e 4c), ou seja, nestas comunidades as espécies tendem a ser mais distintas entre si, considerando estes atributos. Por outro lado, a diversidade funcional estimada a partir do atributo altura máxima das espécies em campo (Ac)

demonstra um padrão inverso (Fig. 4d), indicando valores um tanto menores em algumas comunidades em estágio avançado de desenvolvimento, o que evidencia a ocorrência de espécies com padrões idênticos de altura máxima na mesma comunidade. A avaliação da diversidade em termos da capacidade de rebrote revelou uma grande amplitude dos valores em comunidades representantes de estágios intermediários e avançados (Fig. 4e), indicando que há comunidades com uma mistura de espécies com e sem capacidade de rebrote, enquanto outras apresentam predomínio de um ou outro tipo. Além disso, há dois sítios iniciais (de 12 e 22 anos) onde todas as espécies têm capacidade de rebrote, portanto não há nenhuma variação do atributo entre as espécies destes sítios, levando o valor de diversidade funcional a zero.

#### **4) Discussão**

De um *pool* total de 95 espécies arbóreas amostradas, 52 foram consideradas para a avaliação dos padrões de organização das comunidades a partir da descrição por atributos funcionais. Estas 52 espécies são as mais frequentes e, portanto, consideramos que representem boa parte dos padrões predominantes das comunidade em cada etapa da sucessão (Garnier *et al.* 2004), uma vez que os atributos funcionais das espécies dominantes têm grande efeito nas propriedades dos ecossistemas (Hooper *et al.* 2005).

Os padrões de convergência apresentados pelos atributos selecionados (LNC, LPC, LMA, Rb, Ac) pelo algoritmo de otimização evidenciam a substituição de espécies pioneiras e de rápido crescimento, naquelas comunidades mais recentemente constituídas, por espécies de crescimento mais lento, predominantes nas florestas em estágios mais avançados da sucessão. Padrões de convergência são resultantes da interação de filtros ambientais com os atributos das plantas (Pillar *et al.* 2009; Shipley

2010). Sendo a radiação luminosa um recurso essencial para as plantas, e variando amplamente a quantidade e qualidade de radiação que penetra o dossel da floresta entre os estágios iniciais e avançados da sucessão (Bazzaz 1996), é de se esperar que a radiação luminosa seja um filtro ambiental importante na seleção dos atributos das plantas neste gradiente, levando à convergência de atributos. Trabalhando com dados de parcelas permanentes na Costa Rica, DeClerck *et al.* (2010) descrevem padrões de substituição de espécies em florestas secundárias através de tipos funcionais, de forma coerente com os nossos resultados ,

Apesar do padrão geral de convergência no gradiente sucessional, as áreas em estágios mais iniciais tiveram uma grande variação nos valores médios dos atributos entre sítios. Estas diferenças devem-se a diferenças na composição de espécies (cap. 1), indicando que as espécies colonizadoras se distinguem quanto às suas abundâncias e também quanto aos seus atributos. Assim, diferentes atributos podem indicar diferentes estratégias para colonizar com sucesso áreas em estágios iniciais de sucessão.

Os padrões de convergência de atributos encontrados neste estudo são consistentes com aqueles encontrados por Garnier *et al.* (2007). Os altos valores de LNC e baixos valores de LMA (isto é, alto SLA) para os estágios iniciais de sucessão também foram encontrados por Garnier *et al.* (2007) para a vegetação herbácea resultante de sucessão secundária na França. Sendo a LMA uma síntese do investimento em massa previamente sintetizada para o desenvolvimento de área foliar capaz de captar luz (Westoby 1998), este atributo é altamente associado à capacidade fotossintética, à taxa de crescimento relativo da planta e à longevidade foliar (Weiher *et al.* 1999). No presente estudo, o padrão geral de LPC nas comunidades vegetais foi idêntico ao de LNC, ou seja, valores maiores nas áreas em estágios mais iniciais. O

LNC relaciona-se à taxa máxima de fotossíntese por massa seca, enquanto o LPC está mais relacionado ao desempenho reprodutivo, embora também tenha participação no crescimento vegetal (Güsewell 2004), estando ambos relacionados a habilidades competitivas, de defesa e proteção das plantas (Cornelissen *et al.* 2003; Lavorel & Garnier 2004). Sendo o LMA correlacionado negativamente com o LNC e positivamente com a longevidade foliar (*life span*) (Reich *et al.* 1997), estes dois atributos indicam que comunidades com baixo LMA, e portanto alto LNC, encontradas neste estudo, possuem espécies com estratégias associadas à rápida produção de novas folhas. A rápida substituição de partes das plantas indica a possibilidade de uma flexibilidade maior quanto à variabilidade espacial de luz e recursos do solo (Grime 1979).

O papel das espécies com habilidades de rebrote após eventos de distúrbio na composição e estrutura da vegetação secundária tem sido evidenciado por diversos trabalhos (veja, por exemplo, Pausas *et al.* 2004 e Müller *et al.* 2007, para regeneração após fogo, Bellingham *et al.* 1994, para regeneração após vendavais e ciclones, e Kammesheidt 1998 e Simões e Marques 2007, para regeneração após distúrbio antrópico). Este atributo é fundamental para a tolerância de indivíduos a distúrbios, respondendo positivamente a concentrações maiores de CO<sub>2</sub> atmosférico e à disponibilidade de recursos no solo, influenciando assim nos ciclos biogeoquímicos (Cornelissen *et al.* 2003, Lavorel & Garnier 2004). Apesar da sua importância, a falta de um atributo morfológico, de fácil mensuração, diretamente relacionado a esta capacidade de rebrote, faz com que as informações sobre ele sejam fundamentadas no conhecimento individual das espécies (Weiher *et al.* 1999). A proporção de espécies consideradas com capacidade de rebrote, ou seja, com capacidade de sobreviver após a retirada da sua biomassa aérea e de rebrotar a partir do fuste ou da base caulinar, foi

de 56% para sítios de até 24 anos em regeneração, 32% para aqueles entre 26 e 45 anos e 20% para as florestas avançadas. Plantas desenvolvidas a partir de rebrote levam vantagem quando comparadas àquelas desenvolvidas a partir de sementes, por apresentarem um sistema radicular estabelecido, abrangendo uma grande área de aquisição de recursos (Kennard 2002); e parecem alocar mais carboidratos para órgãos subterrâneos (Cornelissen *et al.* 2003), possuindo reservas energéticas maiores. Como já apontado por Simões e Marques (2007), nossos resultados indicam que este atributo tem um papel fundamental na regeneração florestal da Mata Atlântica do sul do Brasil, especialmente em eventos de sucessão após corte e uso do solo por períodos relativamente curtos (sistema de coivara, uso por 3 a 4 anos na área de estudo). É importante salientar que, devido às áreas em estágio avançado de sucessão não terem sofrido um distúrbio homogêneo e possuírem espécies específicas deste estágio de desenvolvimento, talvez estejamos subestimando a capacidade de rebrote e sobrevivência de algumas espécies. No entanto, Bazzaz (1996) sugere que plantas jovens de espécies características de estágios avançados de sucessão, quando expostas a grande intensidade luminosa, reduzem sua atividade fotossintética, podendo ser levadas à morte devido ao calor excessivo nas folhas ou a foto-inibição. O fato de duas áreas ainda em estágio inicial apresentarem somente espécies com capacidade de rebrote pode indicar que estas sofreram sucessivos distúrbios, gerando um empobrecimento do banco de sementes do solo e favorecendo aquelas espécies com capacidade de rebrote.

A altura das espécies reflete a amplitude das estratégias verticais encontradas na comunidade (Westoby 1998). O padrão de convergência encontrado para este atributo ao longo do desenvolvimento da floresta indica que a altura do dossel nas comunidades aumenta à medida que as florestas vão tornando-se mais maduras. No

entanto, a altura máxima das espécies também foi um atributo selecionado para indicar padrões divergentes de atributos, compondo o subconjunto que maximizou a divergência (LA, LNC, Ac, Rb, SA). Assim, percebemos que, à medida que o dossel tende a ser maior com o avanço da sucessão (as alturas médias nas comunidades tendem a convergir para isso), a seleção desse mesmo atributo, identificando um padrão de divergência, demonstra que, ao longo do gradiente sucessional, ou em parte dele, as comunidades são compostas por espécies que divergem para este atributo. A maior variação quanto a este atributo dentro de uma comunidade, ou seja, o maior valor de diversidade funcional calculada com base neste atributo, foi encontrada para uma área de 24 anos, sendo que as etapas intermediárias da sucessão (entre 26 e 45 anos) em geral apresentaram tais valores mais elevados (Fig. 4d). Podemos supor que a variação deste atributo nesta fase se deve a coexistência de espécies de colonizadoras iniciais/secundárias e de espécies tolerantes à sombra, típicas de florestas mais avançadas. A variação levemente menor encontrada no estágio avançado da sucessão pode ser resultante da ação do filtro ambiental de maior ‘sombreamento’, que implica na ocorrência de espécies arbóreas características do sub-bosque ou de um estrato arbóreo inferior, o que também pode estar associado ao efeito de exclusão competitiva ou limitação por similaridade. Westoby (1998) caracteriza o processo sucessional como “uma corrida em direção a luz”, onde diferentes espécies “vencem” em diferentes estágios, dependendo das diferentes condições ambientais e dos diferentes *tradeoffs* a que estão submetidas. Este atributo está relacionado ao vigor competitivo, à fecundidade e ao intervalo de tempo que as plantas têm para crescer entre eventos de distúrbio (Cornelissen *et al.* 2003). Espécies com diferentes alturas de dossel operam com entradas diferenciadas de luz, vento, calor, umidade, resultando em custos diferentes no suporte e ascensão de água até as



folhas (Westoby 1998). Estas diferenças (*tradeoffs*) possibilitam a coexistência de espécies com uma grande amplitude de alturas máximas (Wright *et al.* 2007), porém esta amplitude se manifesta numa faixa de altura superior àquela atingida por grande parte das espécies colonizadoras, levando assim a uma menor variação do atributo dentro das comunidades mais desenvolvidas, quando comparadas àquelas de estágios intermediários.

Longevidade foliar e rápido crescimento relacionam-se negativamente (Reich *et al.* 1992). Nesse sentido, Bazzaz (1979, 1996) aponta características fisiológicas ligadas a taxas fotossintéticas máximas associadas às plantas secundárias iniciais – indicando que as taxas fotossintéticas declinam com o progresso da sucessão, assim como o LNC – e, em contrapartida, que as espécies que ocorrem em estágios sucessionais tardios tendem a alocar mais recursos em defesas ou conservação de nutrientes, tendo porém maior eficiência fotossintética quando em condições de baixa intensidade luminosa, como é o caso de espécies de sub-bosque. Os padrões observados a partir da análise de ordenação da comunidade (Fig. 2) indicam que este atributo tem grande importância nas áreas médio/avançadas, e o padrão de diversidade funcional (Fig. 4b) indica que as comunidades destas etapas da sucessão apresentam altos valores de variação para sazonalidade foliar, dentre as espécies que as compõem. Algumas das espécies mais correlacionadas a este atributo foram espécies de sub-bosque indicadoras de florestas avançadas (como *Calyptanthes grandifolia*, *Garcinia gardneriana*, *Actinostemon concolor*, além de *Sorocea bonplandii*, *Myrsine lorentziana* e *Euterpe edulis*), sugerindo que a longevidade foliar é uma característica adaptativa das espécies a ambientes de baixa luminosidade. No entanto, para os estágios iniciais, esta característica parece nem sempre responder ao tempo de abandono. As áreas de 7 e 9 anos, respectivamente com espécies

exclusivamente perenifólias e caducas, evidenciam diferenças na composição de espécies entre áreas iniciais e demonstram que estas diferenciam-se também quanto a este atributo. Além disso, a maior variação destes atributos (SA e LNC) nas comunidades ocorrem nos estágios médio/avançado da sucessão (maior diversidade funcional, Fig. 4b e 4c), indicando a maior complexidade de estratégias utilizadas pelas espécies que ocupam estes estágios na aquisição e conservação de nutrientes.

A área foliar foi um atributo selecionado pela relação de padrões de divergência ao longo do gradiente ambiental ou em parte dele e, pelos valores de diversidade funcional expressos por ele (Fig. 4a), observam-se valores altos ao longo de todo o gradiente sucessional, indicando que comunidades de diferentes estágios tendem a compreender espécies distintas em relação à área foliar. Apenas alguns locais parecem apresentar predomínio de tamanhos mais equivalentes entre as plantas presentes (valores baixos de FD). Este atributo é relacionado ao balanço de água e energia na folha e parece ser convergente em ambientes com estresse hídrico ou térmico levando à seleção de folhas pequenas (Cornelissen *et al.* 2003). Seria esperado que encontrássemos folhas maiores em ambientes sem tais estresses. Assim, para a floresta Atlântica, onde a chuva e água disponível para as plantas são abundantes, uma ampla gama de tamanhos foliares é encontrada entre as estratégias competitivas das espécies presentes ao longo de toda a sucessão.

O padrão de divergência encontrado para a capacidade de rebrote talvez seja a expressão, não da capacidade estrita das espécies em rebrotarem, mas sim da alta capacidade de sobrevivência de tais espécies em ambientes de alta intensidade luminosa pós-distúrbio, sendo algumas espécies típicas dos estágios avançados de sucessão intolerantes a esta condição. Apenas 20% das espécies encontradas nos estágios avançados se enquadravam como tendo capacidade de rebrote, levando à

encontrar uma maior variação neste atributo (Fig. 4e) entre as espécies que compõem comunidades desta etapa sucessional. Cornelissen *et al.* (2003) sugerem a existência de um *tradeoff* ecológico entre espécies capazes de rebrotar e aquelas que não possuem esta habilidade.

Espera-se que a densidade de madeira seja um atributo convergente com o avanço da sucessão vegetal, apresentando espécies com densidades menores nos estágios iniciais (Bazzaz 1996, Wright *et al.* 2007). Este atributo não foi selecionado dentre os que maximizaram a correlação com a variável ambiental tempo de regeneração florestal, talvez por não termos usado os valores específicos de densidade para cada espécie e sim classes de densidade, levando a não evidenciar os padrões esperados.

Os valores mais elevados de diversidade funcional, considerando todo o conjunto de atributos que maximizaram o TDAP (Ac, SA, LNC, Rb, LA), foram encontrados já nas etapas intermediárias (entre 26 e 45 anos pós-abandono) da sucessão, confirmando nossa hipótese de que seria encontrada uma maior amplitude de variação de atributos nesta etapa do processo sucessional. A tendência geral da regressão em relação ao tempo de regeneração, entretanto, indica que a diversidade funcional das comunidades tende a aumentar das etapas iniciais para as finais. Entretanto, as etapas iniciais e finais da sucessão apresentaram algumas comunidades com valores menores de diversidade funcional que aqueles das etapas intermediárias, evidenciando a ação de filtros ambientais que restringem a colonização ou persistência de algumas espécies em cada um dos extremos das etapas sucessionais. Além disso, apesar da tendência de aumento da diversidade funcional em áreas avançadas (indicando maior competição), observa-se que alguns locais tendem à convergência de atributos, o que pode ser ocasionado pelos filtros ambientais atuarem mais fortemente

que a competição. A grande variação dos valores de diversidade funcional encontrada entre os sítios iniciais também pode ser decorrente de outros fatores ligados ao histórico de uso do solo ou a fatores estocásticos.

Podemos concluir que padrões de convergência e divergência podem ser observados no processo sucessional, sendo que alguns atributos atuam na manifestação de ambos os padrões. Porém, apesar da previsibilidade de alguns atributos no gradiente sucessional, as áreas com florestas secundárias iniciais sugerem estar sob influência de outros fatores que levam a respostas diferenciadas quanto aos atributos das espécies que compõem essas comunidades.

## 5) Referências Bibliográficas

- Bazzaz, F. A. 1979. The Physiological ecology of plant succession. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **10**:351-371.
- Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in changing environments: Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bellingham, P. J. & Sparrow, A. D. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* **89**:409-416.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G. & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- de Bello, F., Lavorel, S., Diaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R., Berg, M. P., Cipriotti, P., Feld, C. K., Hering, D., Silva, P. M., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A. & Harrison, P. A. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* **19**:2773-2790.
- DeClerck, F. A. F., Chazdon, R. L., Holl, K. D., Milder, J. C., Finegan, B., Martinez-Salinas, A., Imbach, P., Canet, L. & Ramos, Z. 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological Conservation* **143**:2301-2313.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S. R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M. C., Shirvany, F. A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. & Zak, M. R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* **15**:295-304.

- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Freitas, H. C., Golodets, C., Jouany, C., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., PAKEMAN, R. J., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quétier, F., Robson, M., Sternberg, M., Theau, J. P., Thébault, A. & Zarovali, M. 2010. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* **90**:598-611.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.-P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85**:2630-2637.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Quested, H., Quetier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J. P., Thebault, A., Vile, D. & Zarovali, M. P. 2007. Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. *Annals of Botany* **99**:967-985.
- Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, New York.
- Güsewell, S. 2004. N:P ratios terrestrial plants: variation and function significance. *New Phytologist* **164**:243-266.
- Hasenack, H. & Ferraro, L. W. 1989. Considerações sobre o clima da região de Tramandaí - RS. *Pesquisas* **22**:53-70.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. H. & Wardle, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**:3-35.
- Kammesheidt, L. 1998. The role of tree sprouts in the restorations of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology* **139**:155-165.
- Kraft, N. J. B., Valencia, R. & Ackerly, D. D. 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *SCIENCE* **322**:580-582.
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem function from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**:545-556.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd edition. Elsevier, Amsterdam.
- MacArthur, R. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* **101**:377-385.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *TRENDS in Ecology & Evolution* **21**:178-185.
- Melo, J. E., Coradin, V. R. & Mendes, J. C. 1990. Classes de densidade para madeiras da Amazônia brasileira. Pages 695-705 in VI Congresso Florestal Brasileiro, Campos do Jordão.
- Moreno, J. A. 1961. *Clima do Rio Grande do Sul*. Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Müller, S. C., Overbeck, G. E., Pfadenhauer, J. & Pillar, V. D. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. *Plant Ecology* **189**:1-14.
- Nimer, E. 1990. Clima. Pages 151-187 in IBGE, editor. *Geografia do Brasil: Região Sul*. IBGE, Rio de Janeiro.

- 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 uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia* **60**:237-258.
- Pausas, J. G., Bradstock, R. A., Keith, D. A., Keeley, J. E. & GCTE, F. N. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* **85**:1085-1100.
- Pausas, J. G. & Verdú, M. 2010. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience* **60**:614-625.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**:741-758.
- Pickett, S. T. A. 1987. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. Pages 110-135 in G. E. Likens, editor. *Long-term Studies in Ecology*. Springer, New York.
- Pillar, V. D. & Duarte, L. S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* doi: **10.1111/j.1461-0248.2010.01456.x**.
- Pillar, V. D., Duarte, L. S., Sosinski Jr, E. E. & Joner, F. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* **20**:334-348.
- Pillar, V. D. & Sosinski, E. E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science* **14**:323-332.
- Rambo, B. 1956. *A fisionomia do Rio Grande do Sul*. Selbach, Porto Alegre.
- Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* **21**:24-43.
- Reich, P. B., Walters, M. B. & Ellsworth, D. S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* **62**:365-392.
- Reich, P. B., Walters, M. B. & Ellsworth, D. S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **94**:13730-13734.
- Sevegnani, L. & Baptista, L. R. M. 1996. Composição florística de uma floresta secundária, no âmbito da Floresta Atlântica, Maquiné, RS. *Sellowia* **45**:47-71.
- Shipley, B. 2010. *From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge, UK.
- Teixeira, M. B., Coura-Neto, A. B., Pastore, U. & Rangel Filho, A. L. R. 1986. *Vegetação*. Pages 541-632 in IBGE, editor. *Levantamento de recursos naturais (Folha SH.22 Porto Alegre e parte das Folhas SH.21 Uruguaiana e SI.22 Lagoa Mirim)*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M. P., Bolger, T., Doledéc, S., Dubs, F., Feld, C. K., Harrington, R., Harrison, P. A., Lavorel, S., Silva, P. M., Moretti, M., Niemela, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, P. J., Sykes, M., Vanbergen, A. J. & Woodcock, B. A. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* **19**:2921-2947.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.
- Weiher, E., Paul Clarke, G. D. & Keddy, P. A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* **81**:309-322.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* **10**:609-620.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**:213-227.

- Wildi, O. & Schütz, M. 2000. Reconstruction of a long-term recovery process from pasture to forest. *Community Ecology* **1**:25-32.
- Wright, D. H., Ackerly, D. D., Bongers, F., Harms, K. E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S. J., Muller-Landau, H. C., Paz, H., Pitman, N. C. A., Poorter, L., Silman, M. R., Vriesendorp, C. F., Webb, C. O., Westoby, M. & Wright, J. S. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany* **99**:1003-1015.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

No limite austral da Mata Atlântica *stricto sensu* encontramos florestas secundárias entre 26 e 45 anos com porte florestal bastante semelhante ao das florestas avançadas, no entanto com uma cobertura basal, riqueza de espécies e composição ainda bastante distintas. Apesar da tendência clara de as trajetórias da vegetação convergirem à medida que estas florestas tornam-se mais maduras, a distinção florística encontrada sugere alguns pontos críticos para estas florestas: baixa capacidade de dispersão e perpetuação de algumas populações devido à sua natural raridade associada ao corte seletivo no passado, modificações nas redes de interações bióticas decorrentes da ação antrópica (direta ou indireta), e a ocorrência restrita de algumas espécies a algumas poucas florestas em estado ainda razoável de conservação. Desta forma, torna-se essencial o acompanhamento da dinâmica e o monitoramento florestal, no sentido de identificar fragilidades e indicar possíveis intervenções para evitar uma perda ainda maior de espécies, e dos serviços ambientais por elas prestados.

A análise da sucessão secundária através dos atributos das plantas possibilitou evidenciar a resposta de atributos – como o conteúdo de nitrogênio e fósforo foliar (LNC e LPC), a altura máxima das espécies estimada em campo (Ac), a massa foliar por área (LMA) e a capacidade de rebrote (Rb) – às mudanças ambientais decorrentes do processo de sucessão. Os padrões de convergência revelados por estes atributos possibilitam prever como os filtros ambientais restringem a presença de espécies com características adaptativas as condições ambientais enfrentadas em diferentes etapas do gradiente. Ao mesmo tempo, o método utilizado possibilitou



evidenciar a divergência de outros atributos, como área foliar, conteúdo de nitrogênio foliar, sazonalidade das folhas, altura das espécies e, ainda, a capacidade de rebrote e sobrevivência após eventos de distúrbio antrópico. Estes padrões divergentes revelam diferenças na habilidade competitiva das espécies através das mudanças ambientais geradas pelo processo de sucessão, ou seja, pressões internas das comunidades. O aumento da diversidade funcional com a maturação da floresta sugere, ainda, um aumento na complexidade das relações bióticas e das diferenciações de nicho.

Apêndice 1: Lista de espécies com suas respectivas famílias e parâmetros fitossociológicos calculados para cada etapa sucessional.

Famílias	Espécies (95)	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV
		Etapa 1 (22 spp.)				Etapa 2 (32 spp.)				Etapa 3 (50 spp.)				Etapa 4 (52 spp.)			
Melastomataceae	<i>Tibouchina sellowiana</i> Cogn.	20.90	22.52	9.68	17.70	10.96	10.46	4.92	8.78	0.42	0.57	0.94	0.65				
Fabaceae	<i>Inga marginata</i> Wild.	10.45	12.43	6.45	9.78	4.79	4.51	3.28	4.19	2.12	0.78	2.83	1.91				
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	11.94	6.71	6.45	8.37	9.59	6.61	8.20	8.13	1.69	1.01	2.83	1.84				
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	7.46	8.74	6.45	7.55	19.86	23.81	9.84	17.84	14.83	29.74	7.55	17.37	3.13	11.23	5.04	6.46
Cunoniaceae	<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	4.48	5.09	6.45	5.34	0.68	0.62	1.64	0.98	0.85	0.85	1.89	1.19				
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	4.48	4.57	6.45	5.16	4.11	3.99	4.92	4.34	1.27	0.63	1.89	1.26				
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook	2.99	8.12	3.23	4.78												
Aquifoliaceae	<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	2.99	7.53	3.23	4.58	1.37	2.36	1.64	1.79								
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	4.48	2.21	6.45	4.38	1.37	0.44	3.28	1.69	1.69	1.68	3.77	2.38				
Solanaceae	<i>Solanum sanctaecatharinae</i>	2.99	2.90	6.45	4.11	0.68	1.76	1.64	1.36								
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	4.48	4.15	3.23	3.95	2.74	1.20	3.28	2.41	0.42	0.30	0.94	0.56	0.52	0.40	0.84	0.59
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	2.99	2.24	3.23	2.82	2.74	1.43	4.92	3.03	3.81	5.46	4.72	4.67	1.56	0.69	2.52	1.59
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	2.99	2.08	3.23	2.76	2.05	1.15	3.28	2.16	2.97	3.98	1.89	2.94				
Escalloniaceae	<i>Escallonia bifida</i> Link & Otto	2.99	1.54	3.23	2.58	2.74	1.36	1.64	1.91								
Lauraceae	<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees & Mart.	2.99	0.95	3.23	2.39	8.90	8.48	6.56	7.98	3.81	5.09	3.77	4.23	1.56	2.38	2.52	2.15
Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart.	1.49	1.84	3.23	2.19					0.85	0.82	1.89	1.18	0.52	0.08	0.84	0.48
Bombacaceae	<i>Pseudobombax grandiflorus</i> (Cav.) A. Robyns	1.49	1.62	3.23	2.11									1.04	0.51	1.68	1.08
Primulaceae	<i>Myrsine lorentziana</i> (Mez) Arechav.	1.49	1.21	3.23	1.98	0.68	0.50	1.64	0.94	1.27	0.61	1.89	1.26				
Moraceae	<i>Ficus adhatodifolia</i> Schott ex Spreng.	1.49	1.19	3.23	1.97	1.37	0.93	3.28	1.86	0.85	2.99	1.89	1.91	0.52	0.48	0.84	0.61
Lamiaceae	<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	1.49	1.02	3.23	1.91					0.42	0.18	0.94	0.52				

Famílias	Espécies (95)	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV
		Etapa 1 (22 spp.)				Etapa 2 (32 spp.)				Etapa 3 (50 spp.)				Etapa 4 (52 spp.)			
Asteraceae	<i>Piptocarpha axilares</i> (Less.) Baker	1.49	0.83	3.23	1.85					0.85	1.11	0.94	0.97				
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	1.49	0.53	3.23	1.75	4.79	4.51	3.28	4.19	4.24	7.52	5.66	5.81	1.56	6.13	2.52	3.40
Salicaceae	<i>Casearia silvestris</i> Sw.					4.11	3.00	4.92	4.01	5.93	4.46	6.60	5.67	0.52	0.20	0.84	0.52
Fabaceae	<i>Machaerium paraguariense</i> Hassl.					3.42	5.99	1.64	3.69								
Fabaceae	<i>Erythrina falcata</i> Benth.					1.37	5.64	3.28	3.43	0.42	4.09	0.94	1.82				
Fabaceae	<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G. Azevedo & H.C. Lima					2.05	2.36	3.28	2.56	3.39	4.43	2.83	3.55	0.52	0.72	0.84	0.69
Euphorbiaceae	<i>Croton macrobothrys</i> Baill.					2.05	3.36	1.64	2.35								
Annonaceae	<i>Annona rugulosa</i> (Schltdl.) H. Rainer					1.37	1.14	3.28	1.93	0.85	0.30	1.89	1.01				
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez					0.68	0.84	1.64	1.05	2.97	3.21	2.83	3.00	2.08	2.31	1.68	2.02
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.					0.68	0.69	1.64	1.00								
Sapindaceae	<i>Matayba intermedia</i> Radlk.					0.68	0.61	1.64	0.98								
Lauraceae	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.					0.68	0.50	1.64	0.94	0.42	0.15	0.94	0.51				
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.					0.68	0.42	1.64	0.92	8.05	2.96	4.72	5.24	15.10	2.09	6.72	7.97
Urticaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Snehthl.					0.68	0.42	1.64	0.92								
Annonaceae	<i>Annona glabra</i> L.					0.68	0.37	1.64	0.90								
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.					0.68	0.34	1.64	0.89								
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.					0.68	0.22	1.64	0.85								
Cyatheaceae	<i>Alsophila setosa</i> Kaulf.									18.22	5.59	3.77	9.19				
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.									5.08	3.25	3.77	4.04				
Salicaceae	<i>Xylosma pseudosalzmannii</i> Sleumer									0.85	0.46	1.89	1.07				
Myrtaceae	<i>Calypttranthes grandifolia</i> O. Berg									0.85	0.39	1.89	1.04	0.52	0.15	0.84	0.50
Sabiaceae	<i>Meliosma sellowii</i> Urb.									0.85	0.22	1.89	0.98	6.25	2.65	4.20	4.37

Famílias	Espécies (95)	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV
		Etapa 1 (22 spp.)				Etapa 2 (32 spp.)				Etapa 3 (50 spp.)				Etapa 4 (52 spp.)			
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> (Mart.) O.Berg									0.85	0.59	0.94	0.79				
Primulaceae	<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze									0.85	0.44	0.94	0.74				
Aquifoliaceae	<i>Ilex microdonta</i> Reissek									0.42	0.81	0.94	0.72				
Fabaceae	<i>Lonchocarpus campestris</i> Mart. ex Benth									0.42	0.73	0.94	0.70				
Lauraceae	<i>Cinnamomum glaziovii</i> (Mez) Kosterm.									0.42	0.69	0.94	0.69	1.04	3.15	1.68	1.96
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch									0.42	0.59	0.94	0.65				
Myrtaceae	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.									0.42	0.40	0.94	0.59	1.04	0.12	1.68	0.95
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.									0.42	0.40	0.94	0.59	0.52	0.33	0.84	0.56
Solanaceae	<i>Cestrum intermedium</i> Sendtn.									0.42	0.37	0.94	0.58				
Urticaceae	<i>Urera nitida</i> (Vell) P.Brack									0.42	0.34	0.94	0.57	1.04	0.52	0.84	0.80
Bignoniaceae	<i>Handroanthus umbellatus</i> (Sond.) Mattos									0.42	0.31	0.94	0.56				
Phyllanthaceae	<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão									0.42	0.25	0.94	0.54	1.04	1.59	0.84	1.16
Bignoniaceae	<i>Cybistax antisyphilitica</i> (Vell.) J.F. Macbr.									0.42	0.23	0.94	0.53				
Cardiopteridaceae	<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard									0.42	0.19	0.94	0.52				
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.									0.42	0.16	0.94	0.51				
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., Cambess. & A.Juss.) Radlk.									0.42	0.14	0.94	0.50				
Boraginaceae	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. Ex Steud.									0.42	0.12	0.94	0.50	0.52	0.44	0.84	0.60
Lauraceae	<i>Ocotea silvestris</i> Vattimo-Gil									0.42	0.12	0.94	0.50				
Annonaceae	<i>Annona neosericia</i> Dunal									0.42	0.11	0.94	0.49				
NI	NI3									0.42	0.10	0.94	0.49				
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.									0.42	0.10	0.94	0.49				

Famílias	Espécies (95)	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV
		Etapa 1 (22 spp.)				Etapa 2 (32 spp.)				Etapa 3 (50 spp.)				Etapa 4 (52 spp.)			
Moraceae	<i>Ficus cestrifolia</i> Schott													2.08	17.79	3.36	7.74
Monimiaceae	<i>Hennecartia omphalandra</i> J. Poiss.													4.17	8.64	3.36	5.39
Meliaceae	<i>Trichilia clausenii</i> C. DC.													6.77	4.18	4.20	5.05
Myrtaceae	<i>Eugenia multicostata</i> D. Legrand													4.17	4.85	5.88	4.97
Urticaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini													2.08	8.02	3.36	4.49
Euphorbiaceae	<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.													7.81	1.70	3.36	4.29
Euphorbiaceae	<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M. Johnst.													2.60	1.74	3.36	2.57
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler													2.60	1.66	3.36	2.54
Fabaceae	<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms													1.56	4.30	1.68	2.52
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger, Lanjouw & Boer													4.17	0.78	2.52	2.49
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.													3.13	1.13	2.52	2.26
Lauraceae	<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez													2.08	2.25	1.68	2.01
Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi													2.08	0.48	3.36	1.98
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz													1.56	1.69	2.52	1.92
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC													1.56	0.54	1.68	1.26
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.													1.56	0.93	0.84	1.11
Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins													1.04	0.14	1.68	0.96
Apocynaceae	<i>Aspidosperma australe</i> Müll. Arg.													1.04	0.45	0.84	0.78
Celastraceae	<i>Maytenus glaucescens</i> Reissek													0.52	0.65	0.84	0.67

Famílias	Espécies (95)	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV	DR	CbR	FR	IV
		Etapa 1 (22 spp.)				Etapa 2 (32 spp.)				Etapa 3 (50 spp.)				Etapa 4 (52 spp.)			
Myrtaceae	<i>Eugenia verticillata</i> (Vell.) Angely													0.52	0.44	0.84	0.60
Meliaceae	<i>Trichilia pallens</i> C. DC.													0.52	0.23	0.84	0.53
Annonaceae	<i>Annona neosalicifolia</i> Ekman & R.E. Fr.													0.52	0.23	0.84	0.53
Primulaceae	<i>Myrsine loefgrenii</i> (Mez) Otegui													0.52	0.17	0.84	0.51
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl													0.52	0.16	0.84	0.51
Rutaceae	<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.													0.52	0.12	0.84	0.50
Celastraceae	<i>Maytenus evonymoides</i> Reissek													0.52	0.11	0.84	0.49
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.													0.52	0.09	0.84	0.48
Myrtaceae	<i>Calyptanthes lucida</i> Mart. ex DC.													0.52	0.08	0.84	0.48
Rubiaceae	<i>Faramaea montevidensis</i> (Cham. & Schltdl.) DC.													0.52	0.08	0.84	0.48
NI	NI2													0.52	0.08	0.84	0.48
Myrtaceae	<i>Eugenia bacopari</i> D. Legrand													0.52	0.08	0.84	0.48
Rutaceae	<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lem.													0.52	0.05	0.84	0.47