

**Universidade Federal do Rio Grande do Sul**

**Instituto de Biociências**

**Trabalho de Conclusão de Curso**

**Efeitos da inundação e da abertura do dossel sobre a  
regeneração arbórea em uma floresta ribeirinha**

**Stephanie Weege**

**Orientador: João André Jarenkow**

**Co-orientador: Eduardo L. Hettwer Giehl**

**Monografia de Bacharelado em Ciências Biológicas a ser enviada em  
forma de artigo para o periódico *Plant Ecology***

**Porto Alegre, novembro de 2009**

# Efeitos da inundação e da abertura do dossel sobre a regeneração arbórea em uma floresta ribeirinha

Stephanie Weege<sup>1,2</sup>, Eduardo L. Hettwer Giehl<sup>3</sup> e João André Jarenkow<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Botânica, Av. Bento Gonçalves, 9500, Prédio 43432, Bairro Agronomia, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil

<sup>2</sup>e-mail: susasw@gmail.com

<sup>3</sup>Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Av. Bento Gonçalves, 9500, Prédio 43432, Bairro Agronomia, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil

## Resumo

Em florestas ribeirinhas, inundações têm sido apontadas como um dos principais fatores de distúrbio, com influência sobre a riqueza específica. Estas podem interferir na estruturação do dossel e assim na regulação da luz disponível para a regeneração. Neste estudo avaliamos as relações entre variáveis abióticas (inundações e disponibilidade de luz) sobre aspectos da regeneração de espécies arbóreas em uma floresta ribeirinha. Foram coletados dados de abertura de dossel, intensidade de inundações, densidade e espécies dos indivíduos regenerantes em 30 unidades amostrais de 10 m<sup>2</sup>. Os resultados mostraram que a composição de espécies varia de acordo com o gradiente de inundação e que tanto luminosidade quanto inundações não apresentaram relação direta com a riqueza da regeneração. Apesar deste resultado, a relação multivariada entre estas variáveis e outros parâmetros da vegetação (densidade de plântulas e riqueza de espécies arbóreas adultas) mostraram relação significativa, porém indireta entre as variáveis preditoras e respostas. Desta forma, demonstramos que a ocorrência de distúrbios em florestas ribeirinhas é um fator chave, embora indireto, na modelagem do estabelecimento inicial de espécies arbóreas.

**Palavras chave:** Composição de espécies, Densidade, Diversidade, Modelagem de equações estruturais, Riqueza específica

## **Introdução**

Florestas ribeirinhas são ambientes geralmente marcados pela exposição a inundações (Naiman et al. 1998; Rodrigues 2001) e que determinam a disponibilidade de luz para as áreas inundáveis (Naiman e Decamps 1997). Devido principalmente à alta heterogeneidade na distribuição espacial e temporal dos distúrbios naturais, notadamente os provocados por inundações, as florestas ribeirinhas possuem uma flora com diferentes níveis de adaptação a estes eventos (Blom e Voesenek 1996; Naiman e Decamps 1997; Nilsson e Svedmark 2002).

O extravasamento fluvial nas florestas ribeirinhas está relacionado à retirada ou ao soterramento da serrapilheira e consequente efeito sobre o banco de sementes (Boedeltje et al. 2004), além do soterramento de indivíduos jovens, e constitui um dos principais fatores promotores da dinâmica destas florestas (Rodrigues e Shepherd 2001). Inundações de curta duração, porém frequentes e imprevisíveis, podem causar a mortalidade de plântulas de um grande número de espécies (Robertson 2006), além da remoção ou morte de indivíduos adultos, dependendo da força da correnteza, criando clareiras (Kalliola et al. 1991). Já a remoção da serrapilheira pode alterar o recrutamento de espécies, principalmente por meio do favorecimento da germinação de espécies estimuladas por luz direta (Xiong et al. 2003; Xiong e Nilsson 1999).

A disponibilidade de luz é um recurso crucial no desenvolvimento das espécies vegetais (Larcher 2003). A abertura e reconstrução do dossel têm consequências no recrutamento e desempenho de muitas espécies vegetais (Pritchard e Comeau 2004) e, por variarem temporal e espacialmente (Wirth et al. 2001), contribuem para a heterogeneidade da radiação ao nível do solo e no sub-bosque, podendo estar relacionados à complexidade estrutural da vegetação. A radiação direta que passa pelas aberturas do dossel pode estimular a germinação de diversas espécies pioneiras (Vazquez-Yanes e Smith 1982) e elevar a taxa de crescimento de muitas outras espécies (van der Meer et al. 1998). Além disso, pequenas variações na luminosidade podem alterar a composição de espécies (Montgomery e Chazdon 2002).

A riqueza específica das plântulas em áreas não inundáveis pode ser maior (Myster 2007) quando comparada a áreas inundáveis, sendo que nestas, a composição de plântulas é diferenciada de acordo com a posição do sítio no gradiente de inundação (Dixon 2003; Robertson 2006). A seleção, devido às inundações, de diferentes conjuntos de espécies pode conduzir a alterações na riqueza de espécies (Cardinale et al. 2006). Outros componentes da estrutura da regeneração podem ser alterados pelas inundações, como a densidade de indivíduos (Dixon 2003) e a dominância de espécies (Dixon 2003; Myster 2007). O regime de distúrbios naturais está relacionado com a manutenção de estádios sucessionais iniciais em florestas ribeirinhas (Tabacchi et al. 1998). De acordo com a frequência, severidade e intensidade dos distúrbios, a fase de reposição é condicionada pela probabilidade de

remoção, que cria espaço disponível e reinicia localmente a sucessão. Porém, a forma como estas variáveis são conectadas ainda não é bem esclarecida.

Análises multivariadas têm conseguido explicar duas vezes mais a variação de parâmetros ecológicos se comparadas com análises bivariadas (Grace 1999). A inclusão de diversas variáveis preditoras na modelagem de parâmetros ecológicos tem conduzido a novas ideias sobre os mecanismos que os governam (Weiher et al. 2004). O conceito de que tudo está conectado em sistemas ecológicos de fato é falso e existem conexões chave que governam a dinâmica dos ecossistemas (Arhonditsis et al. 2006). A modelagem de equações estruturais, por exemplo, permite ponderar a conexão entre diferentes variáveis e extrair efeitos diretos e indiretos, levando à identificação de variáveis chave nos sistemas ecológicos.

Desta forma, os objetivos do trabalho foram avaliar as relações entre variáveis abióticas, como a ocorrência de distúrbios e a disponibilidade de luz, sobre aspectos da regeneração de espécies arbóreas, em florestas ribeirinhas. Além disso, foi investigada a relação multivariada entre estas variáveis e outros parâmetros da vegetação: densidade de plântulas e riqueza do componente arbóreo adulto. A hipótese testada foi que existe um controle da riqueza e composição de plântulas por um conjunto de variáveis bióticas e abióticas, governados primariamente pela ocorrência de distúrbios (ex. inundações).

## **Material e métodos**

### *Área de estudo*

A área de estudo situa-se no Parque Estadual do Turvo, município de Derrubadas, noroeste do Rio Grande do Sul. As unidades amostrais (UAs) foram locadas em uma parcela permanente de um hectare situada próxima às coordenadas 27°09' S e 53°53' W, a 156 m.s.m., rio Uruguai. A parcela abrange um gradiente vegetacional perpendicular ao curso do rio (Giehl e Jarenkow 2008). A formação florestal da região é genericamente classificada como Floresta Estacional Decídua (Leite 2002), complementada para as áreas ribeirinhas como Floresta Estacional Decídua Ribeirinha com influência fluvial sazonal (Rodrigues 2001). O clima é subtropical úmido, com precipitação pluviométrica média de 1.900 mm.ano<sup>-1</sup> e temperatura média anual próxima a 19 °C (SEMA 2005). O embasamento é basáltico, sendo típicos os Chernossolos Argilúvicos Férricos em associação com Neossolos Litólicos Eutróficos (SEMA 2005).

### *Levantamento da vegetação*

Foram amostradas 30 unidades amostrais circulares com 1,78 cm de raio (10 m<sup>2</sup> de área). As UAs foram alocadas aleatoriamente no centro de 10 UAs de 10×10 m destinadas ao levantamento do componente arbóreo em cada uma das três classes de inundação descritas para o local por Giehl & Jarenkow (2008).

Foram considerados indivíduos regenerantes aqueles de espécies arbóreas com no mínimo 20 cm de altura e diâmetro à altura do peito abaixo de 15 cm. A suficiência amostral foi avaliada com o uso do estimador Chao de segunda ordem (Chao 2), que extrapola a riqueza real a partir da riqueza observada, e o número de espécies que ocorreram em apenas uma e em apenas duas unidades amostrais (Colwell e Coddington 1994).

#### *Estimativa da abertura do dossel*

A disponibilidade de luz foi avaliada com o uso de fotografias hemisféricas obtidas com uma lente olho de peixe de 185°. As fotos foram obtidas no centro de cada UA com a máquina orientada para o norte, à altura de 1,60 m do solo, no mês de julho de 2006. Além disso, foram obtidas fotografias recentes que não foram utilizadas pois as correlações da vegetação com a abertura foram mais elevadas para o estado pretérito. A cobertura do dossel foi determinada por meio da conversão das imagens para o preto e branco e contabilização da porcentagem de “pixels” claros e escuros através do programa “Gap Light Analyzer” (Frazer et al. 1999).

#### *Estimativa das inundações*

A partir da elevação (altitude em relação ao nível normal do rio) de cada UA e de dados provenientes do Sistema de Informações Hidrológicas – HidroWeb (ANA 2006: <http://hidroweb.ana.gov.br>), foi calculado o número de dias por ano que cada UA ficou inundada (em um período de 10 anos: jan/1994 – dez/2003). Posteriormente, obteve-se a intensidade de inundações, considerada como a média anual de dias sob inundações, para cada UA (dias.ano<sup>-1</sup>). No local, o rio Uruguai apresenta níveis mais elevados da coluna d’água a partir dos últimos meses de inverno, aumentando ainda durante o início da primavera e decaindo durante o verão.

#### *Análise dos dados*

As variações na composição de espécies foram tomadas por ordenação. Foi efetuada uma análise de coordenadas principais, com base numa matriz de semelhança de Dice, e empregados os escores do primeiro eixo de ordenação como indicadores das diferenças mais significativas na composição de espécies entre UAs. A hipótese nula de que os eixos de ordenação pudessem ser obtidos ao acaso foi avaliada por meio do algoritmo de Pillar (1999), com  $\alpha = 0,1$  e 1000 iterações. Os cálculos foram realizados com programa Multiv (Pillar 2006). Apenas eixos significativos foram incluídos no modelo.

As relações entre as variáveis (independentes) inundação, abertura do dossel, densidade de indivíduos, riqueza específica do componente arbóreo e (dependentes) riqueza específica de plântulas e composição florística da regeneração foram avaliadas por análises de regressão linear simples e correlação. As propriedades químicas e físicas dos solos foram testadas previamente e não foram

utilizadas nas análises, por não apresentarem relações significativas com as variáveis respostas. Apesar de poderem apresentar efeitos indiretos e ser alteradas pelas inundações, a inclusão dessas variáveis aumentaria o número de caminhos, tornando o modelo mais complexo e com menor valor preditivo. Os resíduos foram inspecionados para determinar a normalidade e homogeneidade de variância dos dados.

Baseado nas relações obtidas entre as variáveis foi proposto um modelo hipotético multivariado que foi avaliado por modelagem de equações estruturais (Fig. 1). Primeiro se presumiu que a intensidade das inundações ('Inundação') é uma variável externa e que a abertura do dossel ('Abertura') é uma variável intermediária, influenciada por ela, que por sua vez influencia a riqueza de espécies regenerantes ('S-regeneração'). Assumimos que a densidade da regeneração ('Densidade') é mediadora da influência entre inundações e abertura sobre a riqueza da regeneração. Isto porque as inundações podem remover indivíduos, enquanto maiores valores de abertura podem permitir maior taxa de germinação e estabelecimento inicial de indivíduos regenerantes. Secundariamente incluímos a riqueza de indivíduos arbóreos adultos ('S-adultas'), que é influenciada pelas Inundações (Giehl e Jarenkow 2008). Esta variável foi adicionada como "controle", pois unidades amostrais com o componente arbóreo mais diverso devem apresentar maior riqueza de espécies regenerantes. O mesmo modelo hipotético de relações foi utilizado para avaliar o efeito da estrutura de variáveis ambientais sobre a composição de espécies ('Composição'). Finalmente, adicionamos um caminho da Composição para a riqueza da regeneração para avaliar se determinadas combinações de espécies tendem a influenciar a riqueza.

As estimativas de variâncias e covariâncias foram obtidas pelo método de máxima verossimilhança. A significância do modelo foi avaliada pelo cálculo de um teste qui-quadrado da razão de verossimilhança ( $\chi^2$ ). Um  $\chi^2$  maior do que os graus de liberdade significa que as matrizes observadas a partir dos dados e estimadas a partir do modelo diferem significativamente. Um bom suporte dos dados ao modelo resulta em um p superior a 0,05, embora preferencialmente deva ser superior a 0,1 ou 0,2 (Hair et al. 2009). Como o teste  $\chi^2$  é influenciado pelo tamanho da amostra, calculamos complementarmente o índice de ajuste comparativo ("comparative fit index" – CFI), adequado para amostras pequenas. O índice compara os resultados reais obtidos com um modelo nulo, variando de 0 a 1, com valores maiores indicando melhor ajuste do modelo (Hair et al. 2009).

## **Resultados**

Foram encontradas 56 espécies (vide Apêndice 1), cerca de 90% da riqueza real estimada pelo índice Chão 2. Em relação ao componente arbóreo, o percentual de espécies amostradas foi menor (~69%). A riqueza média da regeneração foi de  $12 \pm 4$  espécies por UA, variando de 5 a 22 espécies.

A ordenação revelou diferenças na composição de espécies de acordo com o gradiente de inundação (Fig. 2). Apenas o primeiro eixo foi significativo ( $p = 0,034$ ), sintetizando 22% da variação vegetacional da regeneração. Desta forma, apenas este eixo foi utilizado para representar as variações na composição de espécies nas demais análises.

Apenas a densidade de indivíduos regenerantes apresentou relação significativa com a riqueza do componente. Por outro lado, existe relação significativa entre a intensidade de inundações, a densidade de indivíduos regenerantes e a abertura, sobre a composição de espécies da regeneração (Fig. 3). Modelos polinomiais também não foram satisfatórios para ajustar as relações não significativas.

O modelo hipotético inicial foi significativo ( $\chi^2 = 0,095$ ; g.l. = 2;  $p = 0,954$  e CFI  $\sim 1$ ), embora vários caminhos não o fossem. As inundações não apresentaram relação direta com a riqueza da regeneração ( $p = 0,428$ ), nem com a densidade ( $p = 0,646$ ); a abertura do dossel não apresentou relação direta com a riqueza da regeneração ( $p = 0,054$ ), nem com a composição ( $p = 0,080$ ); a densidade não apresentou relação direta com a composição ( $p = 0,462$ ); e a composição não apresentou relação direta com a riqueza da regeneração ( $p = 0,521$ ). Desta forma, foi realizada uma adequação do modelo inicial que consistiu na remoção dos caminhos não significativos (Figura 4).

O modelo final revelou-se adequado após a remoção dos caminhos não significativos ( $\chi^2 = 8,812$ ; g.l. = 8;  $p = 0,358$  e CFI = 0,992). Este modelo explicou 44% da variação na riqueza e 72% da variação na composição da regeneração (72% relativos ao primeiro eixo de ordenação; 16% da variação total na composição). Os valores padronizados dos efeitos totais, diretos e indiretos das variáveis preditoras que influenciaram as variáveis respostas, são apresentados na Tabela 1. Inundações tiveram o maior efeito total sobre a composição (-0,826), sendo este composto por um caminho negativo direto (-0,917) e um positivo indireto, mediado pela riqueza das espécies adultas (0,091). A riqueza das adultas também influenciou a composição, negativamente de forma direta (-0,222).

Variações na riqueza da regeneração foram explicadas principalmente pela sua relação com a densidade de indivíduos regenerantes numa relação positiva direta (0,603). Devido à alta correlação entre abertura e densidade, a riqueza da regeneração também apresentou alta relação indireta com a abertura (0,441). A riqueza das adultas apresentou alto efeito sobre a riqueza da regeneração (0,432), enquanto a relação das inundações foi apenas indireta, por meio da regulação da densidade da regeneração e da riqueza das adultas (0,145).

## **Discussão**

A riqueza de espécies foi relacionada com os níveis de distúrbio por vários autores e, de modo geral, os trabalhos demonstram existir um pico na quantidade de espécies em locais com níveis de distúrbio intermediários (Connell 1978; Grace 1999; Pollock et al. 1998). Giehl & Jarenkow (2008) mostraram existir um pico na riqueza de espécies adultas no mesmo local em sítios com intensidade intermediária de inundações. Este padrão não foi claro para a riqueza na regeneração e não houve relação direta desta com a frequência e, ou, intensidade de distúrbios. Então, como o pico de riqueza do componente arbóreo em áreas de distúrbio intermediário se mantém ao longo do tempo?

Uma das possibilidades pode estar vinculada ao procedimento amostral, porque nem todas as espécies presentes no componente arbóreo foram amostradas. Ainda pode estar relacionada à limitação de sementes e/ou recrutamento, padrões de deriva ecológica que poderiam explicar a ausência da maior parte das espécies na maior parte do espaço disponível (Hubbell 2001). Além disso, avaliamos a variação da riqueza em um gradiente contínuo de intensidade de inundações, embora os padrões de riqueza sejam talvez mais nítidos em intervalos mais amplos, como classes ou faixas de inundação (e.g. Budke et al. 2008; Giehl e Jarenkow 2008; Pollock et al. 1998). Quando as unidades amostrais são agrupadas de acordo com a intensidade de inundações em três classes (frequentes, ocasionais e raras), as áreas com distúrbio intermediário são ocupadas por maior número de espécies (42 spp.), seguida pelas áreas com distúrbio raro (33) e frequente (30). Este padrão pode estar associado à maior heterogeneidade ambiental das áreas ocasionalmente inundadas, efeito que não pode ser detectado dentro das unidades amostrais avaliadas. A heterogeneidade ambiental causa maior agrupamento de indivíduos da mesma espécie e densidade de plântulas em relação a áreas ambientalmente mais homogêneas (Getzin et al. 2008). A ocorrência de forma agregada é facilitada pelas vantagens competitivas associadas com a ocupação inicial de sítios favoráveis, mas é contrabalançada pela mortalidade denso-dependente, determinando uma redução no agregamento das populações adultas (Getzin et al. 2008).

Visto que a relação entre a densidade de plantas e a quantidade de espécies é bem estabelecida (Denslow 1995; Viani e Rodrigues 2008), é possível traçar uma relação positiva indireta da intensidade de inundações e abertura do dossel sobre a quantidade de espécies, mediada pela alteração na abundância de indivíduos regenerantes.

No local, a vegetação de áreas frequentemente inundadas é de baixo porte, determinada pela ocorrência de inundações frequentes, apresentando maior penetração de luminosidade (Giehl e Jarenkow 2008). A maior incidência luminosa e espaço disponível permitem o desenvolvimento de maior quantidade de indivíduos regenerantes, em áreas com maior abertura do dossel (Getzin et al. 2008), embora o efeito possa ser espécie-específico (Sapkota e Oden 2009). Os resultados do presente estudo

mostram também que embora relações significativas entre abertura e composição possam ser detectadas, os regimes de distúrbio podem apresentar papel importante na definição dos padrões encontrados.

A relação da inundação com a composição de espécies é bem definida, mostrando que ocorre seleção de espécies em função da tolerância a este tipo de distúrbio. Desta forma, apesar de não ocorrerem variações muito pronunciadas na quantidade de espécies por UA, existe substituição de espécies de acordo com a localização destas no gradiente de inundação.

Estudos de campo e modelos mostram que inundações e abertura do dossel, entre outros fatores, explicam a composição de espécies em áreas inundáveis. Os diferentes níveis de inundação geram zoneamentos na vegetação (Damasceno-Junior et al. 2005) determinando variação de espécies entre eles, com plantas pioneiras capazes de se estabelecer no ambiente aberto adjacente aos rios, enquanto as plantas de estágios sucessionais tardios aparecem, principalmente, nas áreas mais elevadas, que são ocasionalmente inundadas (Blom e Voesenek 1996).

A modelagem de equações estruturais apresentou vantagens em relação às análises bivariadas, permitindo testar a hipótese de efeitos indiretos entre diferentes variáveis. Estes resultados concordam com o crescimento no número de trabalhos relacionando diversidade e processos ecológicos por meio de análises multivariadas (Grace 1999; Weiher et al. 2004).

## **Conclusões**

Modelos multivariados são mais efetivos na análise de relações entre diversas variáveis, permitindo extrair efeitos diretos e indiretos. Estes permitiram demonstrar que a ocorrência de distúrbios em florestas ribeirinhas é um fator chave na modelagem da riqueza e composição da regeneração de espécies arbóreas, apesar de parte dos efeitos serem indiretos.

## **Agradecimentos**

À Fundação O Boticário de Proteção à Natureza (Projeto 0695/20061) e CNPq/Edital Universal (proc. 478190/2007-7), pelo financiamento parcial do projeto, ao PIBIC/CNPq pela bolsa de Iniciação Científica e à SEMA/RS pela concessão de alojamentos e autorizações.

## **Referências**

ANA (2006) HidroWeb: Sistema de Informações Hidrológicas. In: Agência Nacional das Águas. Disponível on-line <http://www.hidroweb.ana.gov.br>. Acessado em 27 de julho de 2006

- Arhonditsis GB, Stow CA, Steinberg LJ, Kenney MA, Lathrop RC, McBride SJ, Reckhow KH (2006) Exploring ecological patterns with structural equation modeling and Bayesian analysis. *Ecological Modelling* 192: 385-409
- Blom CWPM, Voeselek LACJ (1996) Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 290-295
- Boedeltje G, Bakker JP, Ten Brinke A, Van Groenendael JM, Soesbergen M (2004) Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology* 92: 786-796
- Budke JC, Jarenkow JA, de Oliveira AT (2008) Tree community features of two stands of riverine forest under different flooding regimes in Southern Brazil. *Flora* 203: 162-174
- Cardinale BJ, Hillebrand H, Charles DF (2006) Geographic patterns of diversity in streams are predicted by a multivariate model of disturbance and productivity. *Journal of Ecology* 94: 609-618
- Colwell RK, Coddington JA (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 345: 101-118
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs: high diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science* 199: 1302-1310
- Damasceno-Junior GA, Semir J, Santos FAM, Leitão-Filho HF (2005) Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. *Flora* 200: 119-135
- Denslow JS (1995) Disturbance and diversity in tropical rain forests - the density effect. *Ecological Applications* 5: 962-968
- Dixon MD (2003) Effects of flow pattern on riparian seedling recruitment on sandbars in the Wisconsin River, Wisconsin, USA. *Wetlands* 23: 125-139
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman, KP (1999) Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby/British Columbia and Institute of Ecosystem Studies, Millbrook
- Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He FL (2008) Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology* 96: 807-820
- Giehl ELH, Jarenkow JA (2008) Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. *Acta Bot Bras* 22: 741-753
- Grace JB (1999) The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 1-28
- Hair JF, Black WC, Babin BJ, Anderson RE (2009) *Multivariate data analysis*. Prentice Hall

- Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton
- Kalliola R, Salo J, Puhakka M, Rajasilta M (1991) New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the western Amazon floodplains. *Journal of Ecology* 79: 877-901
- Larcher W (2003) Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups. Springer-Verlag, Berlin
- Leite PF (2002) Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. *Ciência e Ambiente* 24: 51-73
- Montgomery RA, Chazdon RL (2002) Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165-174
- Myster RW (2007) Interactive effects of flooding and forest gap formation on tree composition and abundance in the peruvian Amazon. *Folia Geobot* 42: 1-9
- Naiman RJ, Decamps H (1997) The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 621-658
- Naiman RJ, Fetherston KL, McKay SJ, Chen J (1998) Riparian forests. In: Naiman RJ, Bilby RE (eds) *River ecology and management: lessons from the Pacific Coastal Ecoregion*. Springer-Verlag, New York, pp 289-323
- Nilsson C, Svedmark M (2002) Basic principles and ecological consequences of changing water regimes: Riparian plant communities. *Environmental Management* 30: 468-480
- Pillar VD (1999) The bootstrapped ordination reexamined. *Journal of Vegetation Science* 10: 895-902
- Pillar VD (2006) *Multiv: Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling*, v 2.24.
- Pollock MM, Naiman RJ, Hanley TA (1998) Plant species richness in riparian wetlands - A test of biodiversity theory. *Ecology* 79: 94-105
- Pritchard JM, Comeau PG (2004) Effects of opening size and stand characteristics on light transmittance and temperature under young trembling aspen stands. *Forest Ecology and Management* 200: 119-128
- Robertson KM (2006) Distributions of tree species along point bars of 10 rivers in the south-eastern US Coastal Plain. *J. Biogeogr.* 33: 121-132
- Rodrigues RR (2001) Florestas ciliares? Uma discussão nomenclatural das formações ciliares. In: Rodrigues RR, Leitão-Filho HF (eds) *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Ed. da USP, São Paulo, pp 91-99
- Rodrigues RR, Shepherd GJ (2001) Fatores condicionantes da vegetação ciliar. In: Rodrigues RR, Leitão-Filho HF (eds) *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Ed. da USP, São Paulo, pp 101-107

- Sapkota IP, Oden PC (2009) Gap characteristics and their effects on regeneration, dominance and early growth of woody species. *J. Plant Ecol.* 2: 21-29
- SEMA - Secretaria do Meio Ambiente. 2005. Plano de manejo do Parque Estadual do Turvo. Porto Alegre, Divisão de Unidades de Conservação do Estado do Rio Grande do Sul.
- Tabacchi E, Correll DL, Hauer R, Pinay G, Planty-Tabacchi AM, Wissmar RC (1998) Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. pp 497-516
- van der Meer PJ, Sterck FJ, Bongers F (1998) Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical rain forest at Nouragues, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 14: 119-137
- Vazquez-Yanes C, Smith H (1982) Phytochrome control of seed-germination in the tropical rain-forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytologist* 92: 477-485
- Viani RAG, Rodrigues RR (2008) Impact of seedling removal on regenerating community structure of a seasonal semideciduous forest. *Acta Bot Bras* 22: 1015-1026
- Weiher E, Forbes S, Schauwecker T, Grace JB (2004) Multivariate control of plant species richness and community biomass in blackland prairie. *Oikos* 106: 151-157
- Wirth R, Weber B, Ryel RJ (2001) Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 22: 235-244
- Xiong SJ, Johansson ME, Hughes FMR, Hayes A, Richards KS, Nilsson C (2003) Interactive effects of soil moisture, vegetation canopy, plant litter and seed addition on plant diversity in a wetland community. *Journal of Ecology* 91: 976-986
- Xiong SJ, Nilsson C (1999) The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984-994

Tabela 1 - Efeitos totais, diretos e indiretos padronizados de variáveis preditoras sobre parâmetros da regeneração natural. ns = caminhos cujo coeficiente não foi significativo; traços indicam caminhos que não foram testados.

	Efeito total	Efeito direto	Efeito indireto
Efeitos na riqueza de plântulas			
Inundação	0,145	ns	0,145
Abertura	0,441	ns	0,441
Densidade	0,603	0,603	ns
Riqueza do componente arbóreo	0,432	0,432	ns
Composição	ns	ns	-
Efeitos na composição de plântulas			
Inundação	-0,826	-0,917	0,091
Abertura	ns	ns	ns
Densidade	ns	ns	-
Riqueza do componente arbóreo	-0,222	-0,222	-

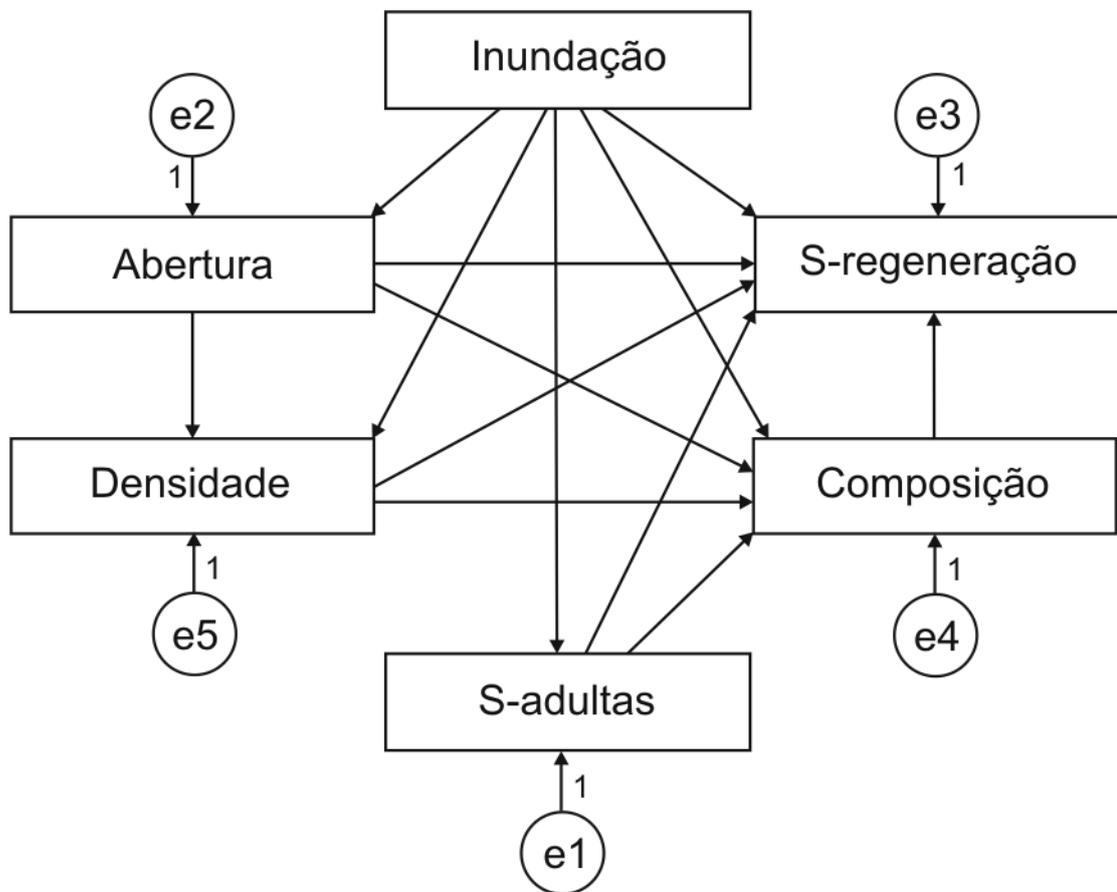


Figura 1 – Modelo multivariado hipotético mostrando as relações propostas entre as variáveis preditoras (bióticas e abióticas) e respostas (riqueza da regeneração e composição), em floresta ribeirinha, sul do Brasil.

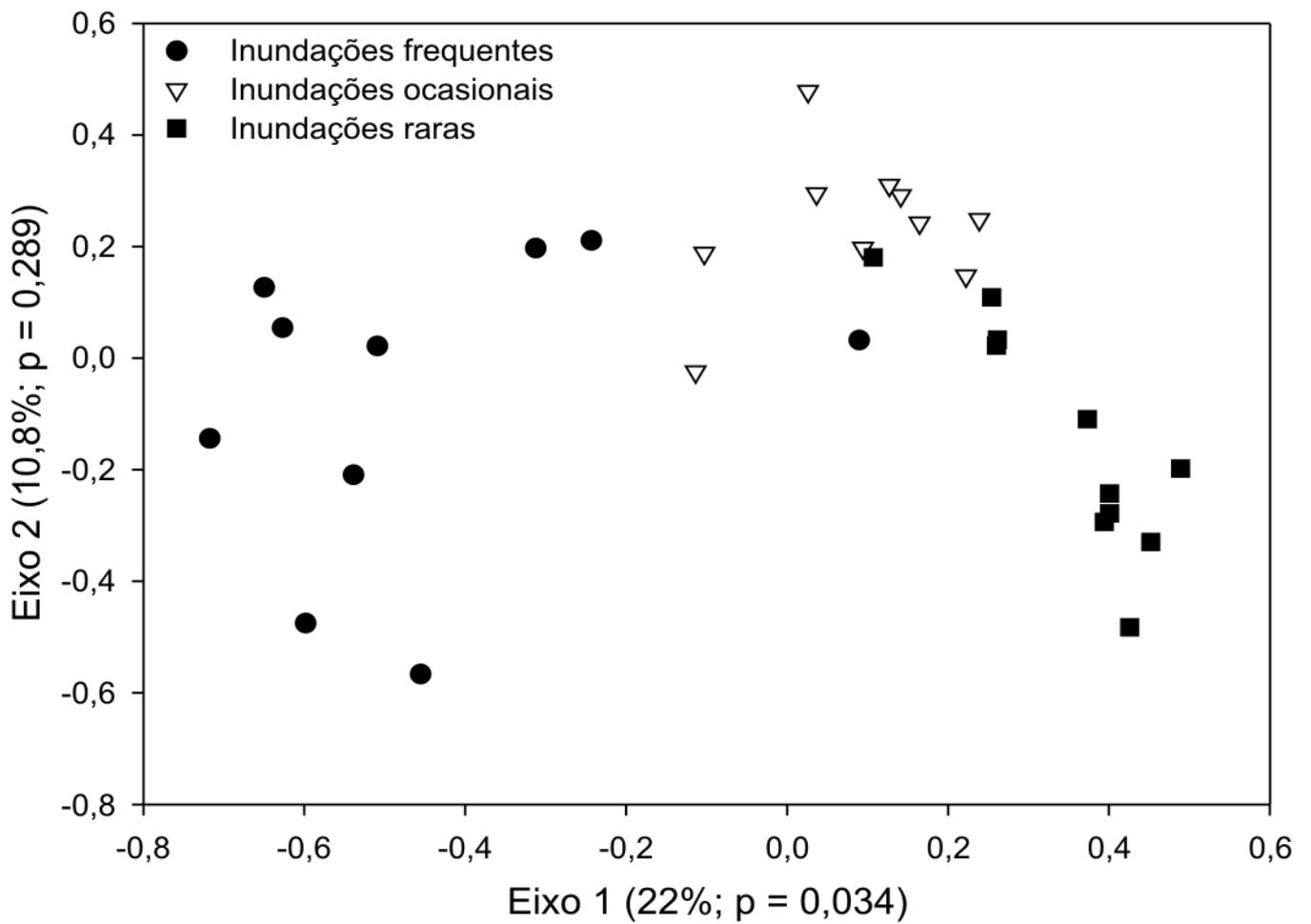


Figura 2 – Diferenças na composição de espécies obtidas por ordenação, em floresta ribeirinha, sul do Brasil. Apenas o primeiro eixo foi significativo ( $p = 0,034$ ), sintetizando 22% da variação vegetal da regeneração. O resultado pode ser atribuído à diferenças na intensidade de inundações.

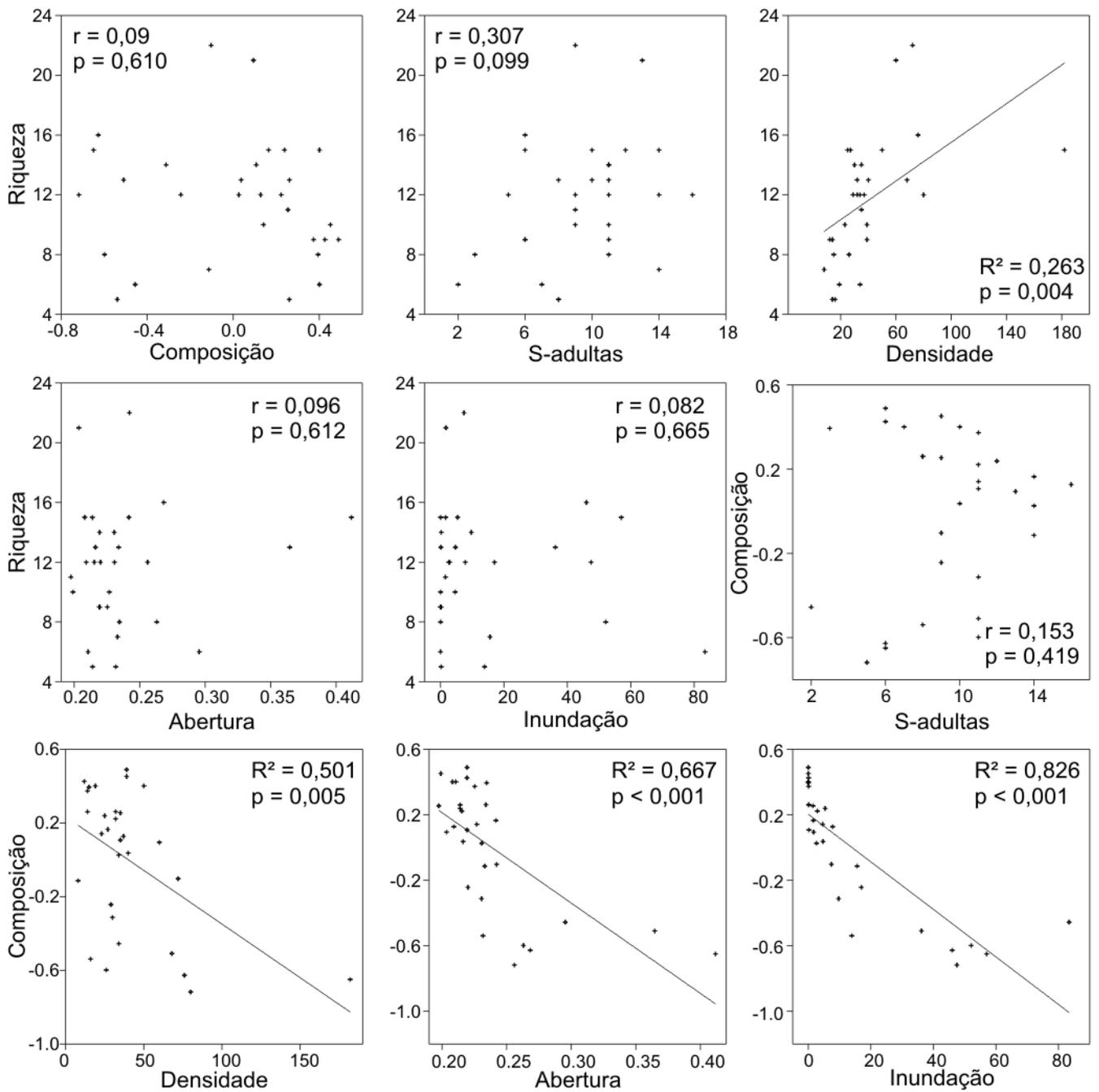


Figura 3 – Relações bivariadas (regressões e correlações) entre variáveis predictoras (bióticas e abióticas) e respostas sobre a riqueza (S) e composição da regeneração, em floresta ribeirinha, sul do Brasil.

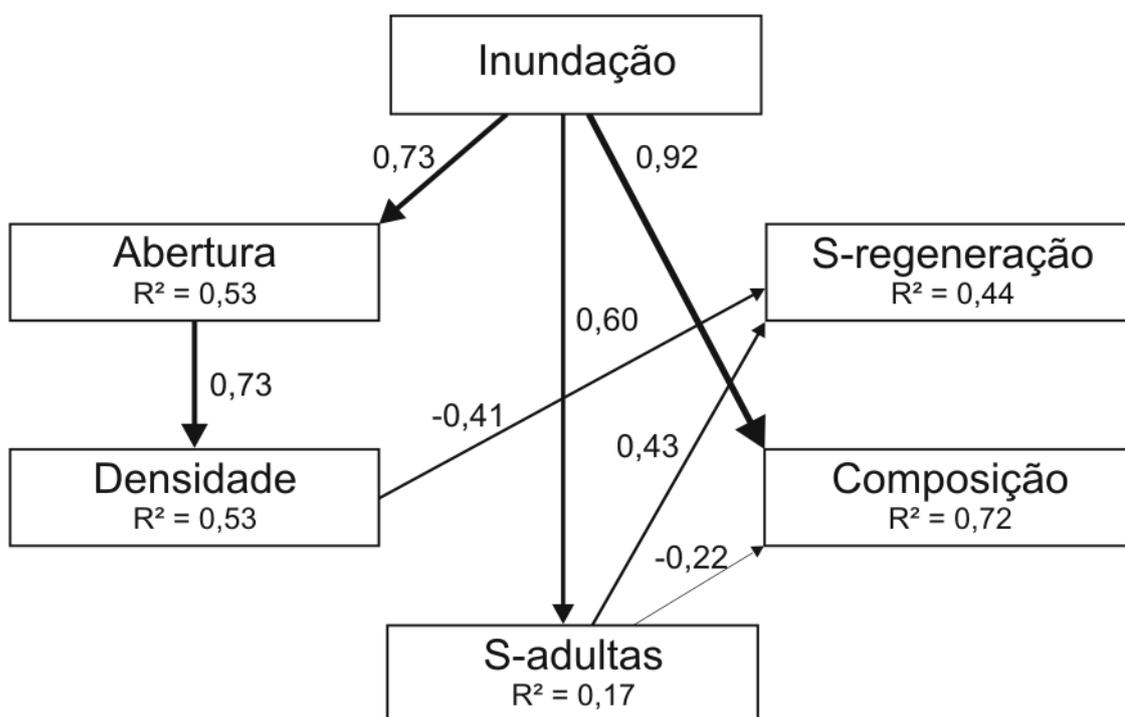


Figura 4 – Modelagem final de equações estruturais mostrando as influências de variáveis bióticas e abióticas sobre a riqueza e composição da regeneração, com os coeficientes de caminhos padronizados, em floresta ribeirinha, sul do Brasil.

Apêndice 1 – Lista de espécies ordenadas pelas respectivas famílias botânicas presentes no levantamento do componente regenerante arbóreo em diferentes classes de inundação em floresta ribeirinha, sul do Brasil.

FAMÍLIA/Espécie	Classes de inundação		
	Frequente	Ocasional	Rara
<b>COMBRETACEAE</b>			
<i>Terminalia australis</i> Cambess.	×		
<b>ERYTHROXYLACEAE</b>			
<i>Erythroxylum myrsinites</i> Mart.	×	×	×
<b>EUPHORBIACEAE</b>			
<i>Gymnanthes concolor</i> Spreng.	×	×	×
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	×	×	
<i>S. commersoniana</i> (Baill.) L.B.Sm. & Downs	×	×	
<i>S. schottiana</i> (Müll.Arg.) Müll. Arg.	×		
<b>FABACEAE</b>			
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) Macbr.		×	×
<i>Calliandra brevipes</i> Benth.	×	×	
<i>Calliandra foliolosa</i> Benth.		×	×
<i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme	×	×	
<i>Holocalyx balansae</i> Mich.			×
<i>Inga marginata</i> Willd.	×	×	×
<i>I. vera</i> Willd.	×		
<i>Lonchocarpus campestris</i> Benth.	×	×	×
<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld		×	
<i>M. stipitatum</i> (DC.) Vogel		×	×
<b>LAURACEAE</b>			
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez		×	×
<b>MALVACEAE</b>			
<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.		×	
<b>MELASTOMATACEAE</b>			
<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin		×	×
<b>MELIACEAE</b>			
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	×	×	×

FAMÍLIA/Espécie	Classes de inundação		
	Frequente	Ocasional	Rara
<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.	×	×	×
<i>T. claussenii</i> C.DC.			×
<i>T. elegans</i> A.Juss.			×
MORACEAE			
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger et al.	×	×	×
MYRSINACEAE			
<i>Myrsine loefgrenii</i> (Mez) Imkhan.	×	×	×
MYRTACEAE			
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	×		
<i>Calyptanthes concinna</i> DC.	×	×	
<i>C. tricona</i> D.Legrand		×	×
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg			×
<i>Eugenia burkartiana</i> (D. Legrand) D. Legrand			×
<i>E. florida</i> DC.	×	×	×
<i>E. hiemalis</i> Cambess.	×	×	×
<i>E. pluriflora</i> DC.	×		
<i>E. pyriformis</i> Cambess.			×
<i>E. subterminalis</i> DC.		×	
<i>E. uruguayensis</i> Cambess.	×	×	
<i>Myrcia glabra</i> (O.Berg) D. Legrand	×		
<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O. Berg	×	×	
<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman		×	×
Não identificada			×
PROTEACEAE			
<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch		×	
RUBIACEAE			
<i>Chomelia obtusa</i> Cham. & Schltdl.	×	×	×
<i>Guettarda uruguayensis</i> Cham. & Schltdl.		×	
RUTACEAE			
<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck*		×	×
SALICACEAE			

FAMÍLIA/Espécie	Classes de inundação		
	Frequente	Ocasional	Rara
<i>Banara tomentosa</i> Clos		×	×
<i>Casearia decandra</i> Jacq.		×	
<i>C. sylvestris</i> Sw.		×	×
SAPINDACEAE			
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Radlk.	×	×	×
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	×	×	×
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.		×	
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	×	×	×
SAPOTACEAE			
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.		×	
<i>C. marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	×	×	×
<i>Pouteria salicifolia</i> (Spreng.) Radlk.	×		×
STYRACACEAE			
<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.		×	
THYMELAEACEAE			
<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	×	×	

\* Espécie alóctone.