

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

COMPOSIÇÃO E ESTRUTURA VEGETACIONAL EM DIFERENTES
FORMAÇÕES NA FLORESTA ATLÂNTICA, SUL DE SANTA
CATARINA, BRASIL

Tese de Doutorado

RAFAEL MARTINS

Porto Alegre, março de 2010

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

COMPOSIÇÃO E ESTRUTURA VEGETACIONAL EM DIFERENTES
FORMAÇÕES NA FLORESTA ATLÂNTICA, SUL DE SANTA
CATARINA, BRASIL

RAFAEL MARTINS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como um dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências: Botânica.

Orientador: Prof. Dr. João André Jarenkow

Porto Alegre, março de 2010

*“A natureza reservou para si tanta liberdade que não a podemos nunca penetrar
completamente com o nosso saber e a nossa ciência.”*

(Johan Wolfgang Von Goethe)

*Ao Meu Pai Sérgio (in memoriam) que lá de
cima ilumina meu caminho e a minha mãe
Fátima que não mediu sacrifícios nem poupou
esforços para que eu chegasse até aqui.*

A Tatiana e ao João Gabriel.

DEDICO.

AGRADECIMENTOS

Ao professor João André Jarenkow pela orientação e pelos inestimáveis conhecimentos transmitidos nessa longa caminhada.

A Prof^ª Dr^ª Vanilde Citadini-Zanette e ao Prof Dr. Robson dos Santos por todo auxílio e pelas importantes sugestões no presente estudo.

Ao Eduardo Luiz Hettwer Giehl pelo auxílio, e principalmente pelas contribuições importantes na concretização deste trabalho

A empresa Florestal S.A pela permissão de estudo na área de Araranguá, À Companhia Catarinense de Águas e Saneamento (CASAN), por ter permitido a realização deste trabalho na área da Barragem do rio São Bento e ao Cleber Emerich por permitir o estudo em sua área particular.

Aos colegas do Herbário Pe. Dr. Raulino Reitz (CRI), especialmente pela ajuda nos trabalhos a campo, a todos que a cada dia de trabalho, sempre com muito bom humor subiam as ladeiras e se afundavam na turfa. Agradeço a Marcelo Pasetto, Ronaldo, Filipe Michels, San, Jean, Carol e Dilton Pacheco pelos trabalhos gráficos.

Aos Botânicos, Marcos Sobral, João André Jarenkow, Rosana Moreno Senna, pelas identificações e/ou confirmações de diversas entidades taxonômicas.

À UNESCO, pelo apoio logístico fornecido.

A Deus, fonte de serenidade, coragem e sabedoria para prosseguir nas horas difíceis.

A todos aqueles que de uma forma simples, mas sincera, estiveram sempre torcendo por mim.

RESUMO

Florestas pluviais tropicais, entre elas a Floresta Atlântica, são formações de elevada diversidade e riqueza o que as torna muito complexas. Elucidar os mecanismos que mantêm esta diversidade constitui o foco das abordagens ecológicas atuais. O objetivo do presente estudo, além de contribuir para o melhor conhecimento florístico-estrutural da Floresta Atlântica, foi o de avaliar as relações entre espécies e o ambiente, a partir da heterogeneidade florística em respostas a gradientes ambientais. O estudo foi conduzido em três formações florestais no sul Catarinense, compreendendo um fragmento de floresta brejosa, e dois de Floresta Ombrófila Densa, uma submontana e outra montana. Foram amostrados indivíduos arbustivo-arbóreos, com altura a partir de 0,20 m. Classes de tamanho foram estabelecidas, consistindo em (1) indivíduos iguais ou maiores a 0,20 m e menores que 1m; (2) maiores que 1 m e menores que 5 cm de DAP (diâmetro à altura do peito); e (3) iguais ou maiores a 5 cm de DAP. A análise de correspondência canônica aplicada à classe 3 mostrou a segregação das comunidades a partir de gradientes indiretos (altitude e topografia), ocasionando variação na disponibilidade de recursos (gradientes diretos) locais. A análise de nichos aplicada às três classes de tamanho demonstrou especialização de nichos por parte das espécies, conforme demonstrado pelo índice médio de marginalidade (OMI). As relações do ambiente com as fases ontogenéticas demonstraram que as espécies tendem a conservar seus nichos e que esta conservação é mais evidenciada no ambiente de sub-bosque, onde as espécies tendem a coexistir com sobreposição de nichos.

Palavras chave: biodiversidade, grupos funcionais, interações interespecíficas, mecanismos de coexistência, fases ontogenéticas.

ABSTRACT

Tropical rain forests, including the Atlantic Forest, are made up of high diversity and richness which makes them very complex. Elucidating the mechanisms that maintain this diversity is the focus of current ecological approaches. The aim of this study also contributes to a better understanding of the floristic-structural Atlantic Forest, was to assess the relationships between species and the environment from the floristic heterogeneity in responses to environmental gradients. The study was conducted in three forests in southern Santa Catarina, including a remnant lowland peat forest and submontane rain forest and montane rain forest. We sampled tree species, height from 0.20 m. Size classes were established, consisting of (1) individuals equal to or greater than 0.20 m less than 1m, (2) greater than 1 m in less than 5 cm DBH (diameter at breast height), and (3) equal or larger than 5 cm DBH. A canonical correspondence analysis applied to the class 3 showed the segregation of communities from indirect gradients (altitude and topography), causing variation in the availability of resources (direct gradients) locations. The analysis of niche applied to three size classes demonstrated expertise in niches by species, as demonstrated by the average index of marginality (IMO). Relations on the environment and ontogenetic stages showed that the species tend to retain their niche and that conservation is more evident in the environment of the understory, where species tend to coexist with overlapping niches.

Keywords: Biodiversity, functional groups, interspecific interactions, mechanisms of coexistence, ontogenetic stages

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 ÁREAS DE ESTUDO.....	14
2.1 Localização	14
2.2 Clima	15
2.3 Solos	17
2.4 Geologia e Geomorfologia.....	18
2.5 Vegetação e feições topográficas	19
3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	23
CAPÍTULO 1: RELAÇÕES FLORÍSTICO-ESTRUTURAIS DO COMPONENTE ARBÓREO ENTRE DIFERENTES FORMAÇÕES NA FLORESTA ATLÂNTICA NO SUL DE SANTA CATARINA, BRASIL.....	26
RESUMO	27
1 INTRODUÇÃO	28
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	31
2.1 Áreas de Estudo.....	31
2.2 Levantamento florístico-estrutural	32
2.3 Relações florístico-estruturais.....	33
3 RESULTADOS.....	35
3.1 Florística e estrutura	35
3.2 Relações Florístico-Estruturais	51
4 DISCUSSÃO	57
4.1 Florística e estrutura	57
4.2 Relações florístico-estruturais.....	59
5 CONCLUSÕES	63
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64
CAPÍTULO 2:INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL NA SINÚSIA ARBÓREA DE TRÊS FORMAÇÕES NA FLORESTA ATLÂNTICA SUL CATARINENSE: UMA ABORDAGEM EM MICRO E MESOESCALA.....	68
RESUMO	69
1 INTRODUÇÃO	70
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	74
2.1 Áreas de estudo	74
2.2 Amostragem da vegetação e variáveis ambientais.....	74
2.3 Análise dos dados.....	75
3 RESULTADOS.....	77
3.1 Variáveis Ambientais	77

3.2	Ordenação das parcelas e espécies em microescala	78
3.3	Ordenação das parcelas e espécies em mesoescala	82
4	DISCUSSÃO	86
4.1	Variáveis ambientais	86
4.2	Distribuição das espécies: abordagem em microescala.....	87
4.3	Distribuição das espécies: abordagem em mesoescala.....	90
4.4	Integrando as teorias ecológicas.....	92
5	CONCLUSÕES	95
6	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	96
CAPÍTULO 3:INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS EM DIFERENTES FASES ONTOGENÉTICAS DE ESPÉCIES ARBUSTIVO-ARBÓREAS EM FORMAÇÕES NA FLORESTA ATLÂNTICA SUL CATARINENSE.....		102
	RESUMO	103
1	INTRODUÇÃO	104
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	109
2.1	Áreas de estudo	109
2.2	Amostragem da vegetação e variáveis ambientais.....	109
2.3	Análise dos dados.....	110
3	RESULTADOS.....	112
3.1	Separação de Nichos.....	112
4	DISCUSSÃO	126
4.1	Mecanismos de coexistência de espécies	130
5	CONCLUSÕES	133
6	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	135
	APÊNDICE A	140
	CONCLUSÕES FINAIS.....	147
	PERSPECTIVAS PARA FUTUROS ESTUDOS.....	148

1 INTRODUÇÃO

A Mata Atlântica *sensu stricto*, Floresta Pluvial Atlântica ou Floresta Ombrófila Densa estabelecida na costa atlântica brasileira, originalmente se estendia desde próximo ao cabo de São Roque, no estado do Rio Grande do Norte, até o município de Osório, no Rio Grande do Sul (IBGE 1992). É uma formação altamente heterogênea, destacando-se como uma das maiores florestas tropicais das Américas, com faixa latitudinal estendendo-se em regiões tropicais e subtropicais, que cobria inicialmente 150 milhões de hectares, sob condições ambientais diversas. Somada às características geográficas, as variações longitudinais, refletidas em variáveis altitudinais e pluviométricas, conferem à Mata Atlântica *s.s.* alta diversidade e endemismos, incluindo mais de 20 mil espécies de plantas (Ribeiro *et al.* 2009).

Atualmente esta formação encontra-se reduzida a 11%-16% da área original, de forma altamente fragmentada, com remanescentes menores que 100 ha (Ribeiro *et al.* 2009). O Brasil é considerado o país com maior biodiversidade do mundo, concorrendo com a Indonésia pelo título de “nação biologicamente mais rica do planeta” (Mittermeier *et al.* 2005), estimando-se que possua cerca de 19% da flora mundial (Giulietti *et al.* 2005).

A estrutura da Mata Atlântica *s.s.* tem seu histórico de pesquisas ligado a inúmeros estudos de natureza florística e fitossociológica, com destaque para os pioneiros estudos realizados por Davis (1945) e Veloso (1945), no Rio de Janeiro, e os clássicos trabalhos de Veloso & Klein (1957, 1959, 1961, 1963, 1968a, 1968b), no sul do Brasil, estes últimos constituem os mais completos na Floresta Atlântica (Martins 1989).

Uma das mais recentes discussões a respeito da Floresta Atlântica refere-se aos limites das formações vegetais e as relações entre as comunidades e os ambientes (Scudeller *et al.* 2001), o que torna os estudos florísticos e estruturais até o momento desenvolvidos, ainda pouco conclusivos. Três pontos são fundamentais nessa afirmação: a falta de padronização

metodológica nos estudos florísticos e estruturais realizados no Brasil, que gera dificuldade para a realização de comparações seguras, que contribuiriam muito para um melhor entendimento dos padrões existentes; o caráter momentâneo dos primeiros estudos, que possibilitaram a avaliação da estrutura e da composição da vegetação, impedindo uma discussão da dinâmica vegetacional; e a escala de abordagem, que inicialmente atém-se a características locais, impossibilitando comparações em níveis regionais.

Com o desenvolvimento de procedimentos estatísticos exploratórios, foi possível ampliar as análises dos padrões quantitativos, permitindo a avaliação de um volume maior de dados, transferindo a abordagem da escala local para escala regional. A utilização de métodos multivariados, já bastante desenvolvidos e aprofundados, para comparar a similaridade entre formações florestais, vem sendo adotados, porém, em número reduzido e frequentemente associados à algumas formações vegetais (van den Berg & Oliveira-Filho 2000; Oliveira-Filho & Fontes 2000).

Assim, o desenvolvimento de estudos em parcelas permanentes constitui-se em metodologia indicada para melhor compreender a dinâmica de fragmentos e/ou de florestas contínuas, sendo possível detectar alterações na composição e estrutura da vegetação, bem como variações microclimáticas dentro da comunidade, ao longo do tempo (Condit 1995, Phillips 1998, Laurance 2001, Bierregaard 2001). Willig *et al.* (1998) ressaltam ainda que estudos em curto prazo limitam as respostas em abordagens ecológicas.

Dessa forma a presente tese está estruturada em três capítulos. O primeiro, intitulado **Relações florístico-estruturais do componente arbóreo entre diferentes formações na floresta atlântica no sul de Santa Catarina, Brasil**, tem por objetivo caracterizar e comparar o componente arbóreo em três formações na Floresta Atlântica (*sensu* IBGE 1992), no sul de Santa Catarina, e determinar as relações florístico-estruturais entre elas e com outros levantamentos realizados na Floresta Atlântica no sul e sudeste do Brasil.

O presente estudo parte da hipótese de que a classificação adotada por órgãos oficiais brasileiros (IBGE 1992), indica baixa similaridade florístico-estrutural entre as fisionomias e que os diferentes ambientes possuem estrutura peculiar, cuja heterogeneidade contribui para o aumento da riqueza e diversidade regionais.

Estabelecida a composição e a estrutura do componente arbóreo direciona-se o foco para o estudo dos padrões encontrados, o que remete à investigação de variáveis determinísticas. A heterogeneidade de ambientes é apontada como um dos fatores determinísticos na coexistência de espécies em uma comunidade florestal, tornando a diversidade vegetal um produto da interação de inúmeras variáveis, sejam estas bióticas ou abióticas. As variáveis ambientais desempenham papel importante na estruturação e dinâmica das formações florestais. Diversas pesquisas têm apontado o solo e a topografia como principais fatores responsáveis pelas variações encontradas em comunidades vegetais (Carvalho *et al.* 2005).

Em muitos casos, as diferenças florístico-estruturais ocorrem ao longo de gradientes, estes observados local ou regionalmente, impondo ou não limitações às espécies, que se refletem na sua abundância, resultando em variações na vegetação.

As relações espécie-ambiente atualmente encontram suporte em diversas teorias, destacando-se “hipótese de distúrbio intermediário” (Connell 1978), “hipóteses baseadas no nicho” (Chazdon *et al.* 1999) e a “hipótese dos nichos marginais” (Guo *et al.* 2005). Com esta abordagem, foi estruturado o segundo capítulo, intitulado **Influência da heterogeneidade ambiental na sinúsia arbórea de três formações na Floresta Atlântica sulcatarinense: uma abordagem em micro e mesoescala**. Tem como objetivo determinar e avaliar possíveis correlações entre as variações na estrutura do componente arbóreo (abundância específica), em função de alguns importantes fatores ambientais (topográficos, edáficos e de luminosidade) e avaliar as relações em diferentes escalas de abordagem (micro e mesoescala).

A hipótese que norteia este capítulo é que a heterogeneidade ambiental gera sítios específicos (escala local), onde as espécies presentes mantêm maior abundância no seu nicho preferencial, e que a distância geográfica (escala regional) influencia nas relações florístico-estruturais, com variáveis abióticas distintas agindo na composição e estrutura vegetacional.

Estudos envolvendo a heterogeneidade ambiental constituem hoje um dos principais campos da Ecologia Vegetal, tendo em vista a gama de conhecimentos gerados na interpretação das relações planta-ambiente (Comita *et al.* 2007).

Um dos principais questionamentos à respeito dessas relações referem-se as implicações metodológicas e fases ontogenéticas das espécies. As relações estabelecidas em todos os estudos incluem amostras da camada superficial do solo (até 20 cm), que tende a se correlacionar com espécies herbáceas e plântulas, que mantêm seu sistema radicular nessa profundidade (Maltez-Mouro *et al.* 2005). Além disso as associações com fatores edáficos, topográficos ou qualquer outra variável ambiental são esperadas durante fases iniciais do ciclo de vida, tais como a germinação de sementes e estabelecimento de plântulas (Comita *et al.* 2007).

Assim estruturou-se o terceiro capítulo da tese, intitulado **Influência de variáveis ambientais em diferentes fases ontogenéticas de espécies arbustivo-arbóreas em formações na Floresta Atlântica sul Catarinense**. Tem por objetivo determinar as relações espécie-ambiente em diferentes fases ontogenéticas de espécies arbustivo-arbóreas. Este capítulo parte da hipótese mais conservativa, de que as espécies tendem a conservar seu nicho durante as fases ontogenéticas de seu desenvolvimento, haja vista que os recursos locais não mudam abruptamente, não havendo assim variação no nicho realizado pela espécie em resposta a gradientes ambientais nas diferentes fases do ciclo de vida. Diante da conservação de nichos espera-se que a distribuição e abundância das espécies em suas fases ontogenéticas

seja resultado de um suprimento de recursos locais associado à capacidade de especialização de habitats por parte das espécies.

As abordagens da presente tese têm por objetivo geral contribuir para o melhor conhecimento florístico-estrutural e dinâmico das formações florestais, notadamente da Floresta Atlântica, no sul do Brasil, bem como estabelecer padrões de distribuição de espécies ao longo de gradientes ambientais, contribuindo assim para a conservação da diversidade biológica da Floresta Atlântica.

2 ÁREAS DE ESTUDO

2.1 Localização

As áreas de estudo compreendem três remanescentes florestais localizados na região sul de Santa Catarina, localizados nos municípios de Araranguá, Siderópolis e Timbé do Sul (Fig. 1). O remanescente florestal localizado no município de Araranguá ($29^{\circ}02'S$ e $49^{\circ}31'W$), foi denominado como Floresta de Restinga Paludosa ou Brejosa (Waechter 1985), a uma altitude de 3,3 a 3,9 m. O remanescente localizado no município de Siderópolis ($28^{\circ}36'S$ e $49^{\circ}33'W$) está situado na Floresta Ombrófila Densa Submontana, com altitude variando de 159–176 m, e a área localizada no município de Timbé do Sul ($28^{\circ}44'S$ e $49^{\circ}50'W$), foi designada como Floresta Ombrófila Densa Montana, em uma altitude entre 441–515 m.

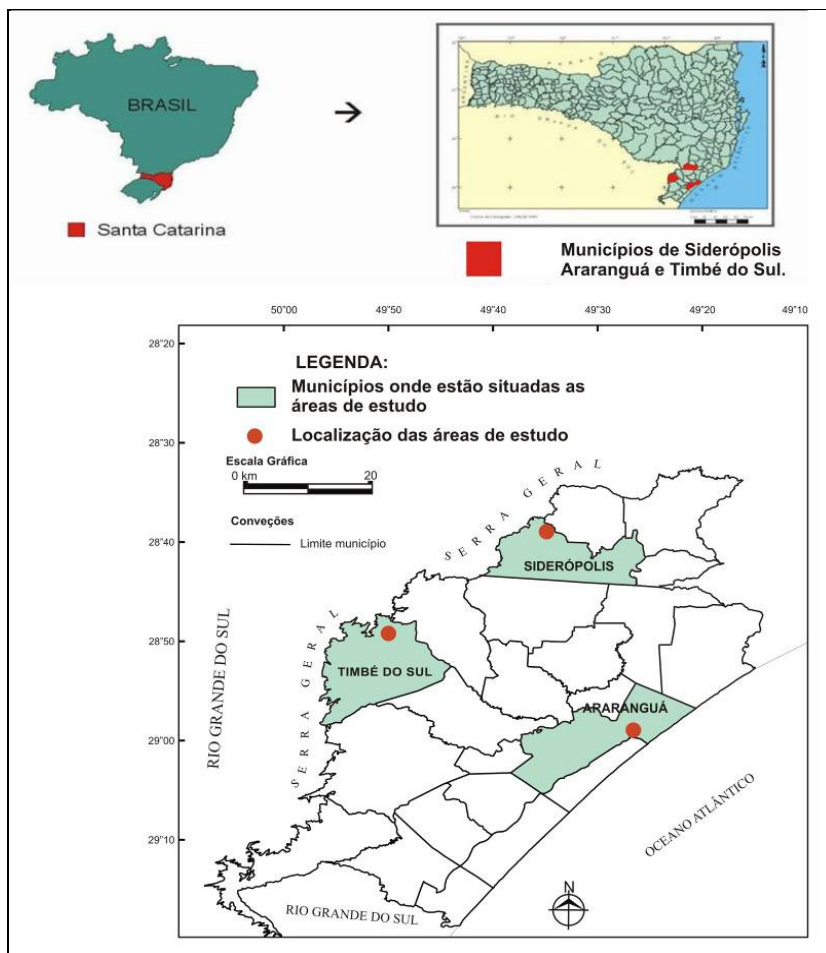


Figura 1: Localização geográfica do Estado de Santa Catarina, com destaque aos municípios de Araranguá, Siderópolis e Timbé do Sul. Pontos indicam a localização das três áreas de estudo nos respectivos municípios.

2.2 Clima

O clima dos três municípios enquadra-se no tipo Cfa (subtropical úmido com verões quentes), segundo a classificação de Koeppen (Dufloth *et al.*, 2005). Em Araranguá (Estação de Araranguá: 28°55'S, 49°29'W e 12,3 m de altitude), a precipitação média anual é de 1.496 mm, sendo fevereiro o mês mais chuvoso, com precipitação mensal média de 177 mm, e abril o mês menos chuvoso, com precipitação mensal média de 74 mm. A temperatura média anual é 19,1 °C, sendo junho e julho os meses mais frios, com temperatura mínima média mensal de 11,2 °C e 10 °C, respectivamente.

Segundo dados da Estação Experimental de Urussanga (28°31'S, 49°18'W e 48 m de altitude - distante 30 km da área de estudo), em Siderópolis, a precipitação média anual é de 1.730 mm, sendo janeiro o mês mais chuvoso, com precipitação mensal média de 212 mm, e junho o mês menos chuvoso, com precipitação mensal média de 87 mm. A temperatura média anual é 19,1 °C, sendo julho o mês mais frio, com temperatura mínima média mensal de 10,3 °C.

Já no município de Timbé do Sul (Estação de Timbé do Sul: 28°49'S, 49°50'W e 115 m de altitude), a precipitação média anual é de 1.999 mm, sendo fevereiro o mês mais chuvoso, com precipitação mensal média de 259 mm, e junho o mês menos chuvoso, com precipitação mensal média de 106 mm. A temperatura média anual é 18,7 °C, sendo julho o mês mais frio, com temperatura mínima média mensal de 10,3 °C.

A figura 2 sumariza as variações de temperaturas anuais para as três áreas de estudo, obtidas pelos valores médios decendiais de temperatura máxima, média e mínima estimados de acordo com a metodologia estabelecida por Massignan & Pandolfo (2006), em função das coordenadas locais (latitude, longitude e altitude).

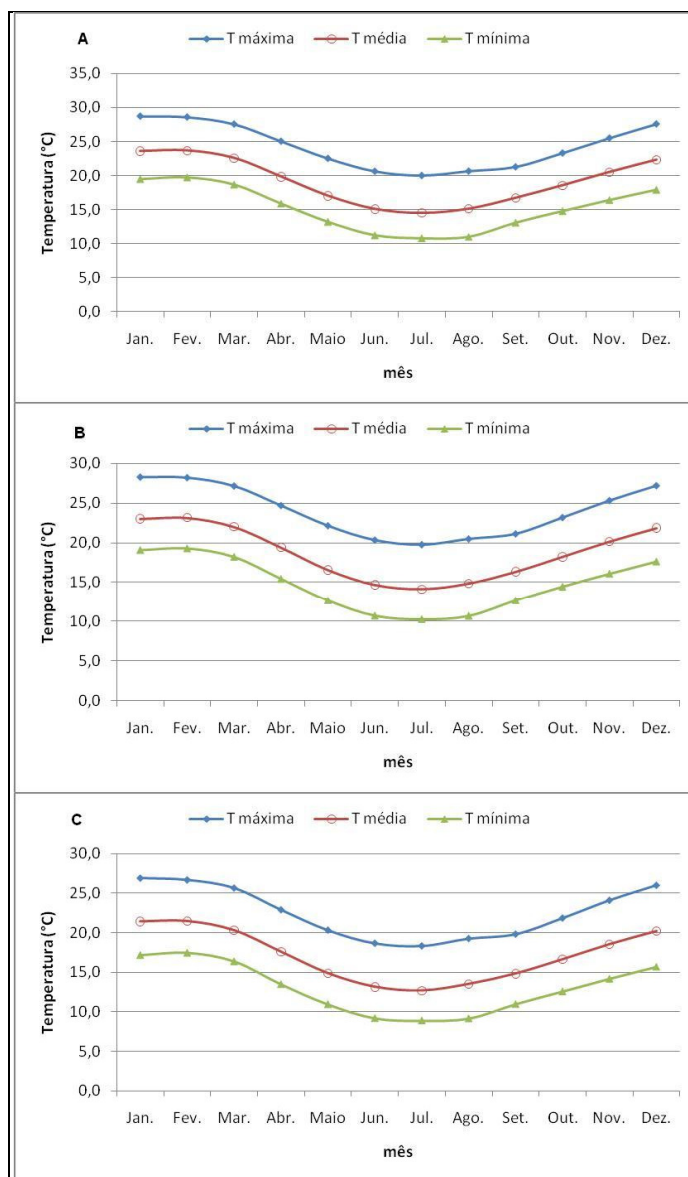


Figura 2: Médias de temperaturas anuais obtidas para Araranguá (A), Siderópolis (B) e Timbé do Sul (C), através de estimativas decendiais.

2.3 Solos

O solo na área de estudo em Araranguá foi classificado de acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (Embrapa, 1998), como Organossolo. Solos Orgânicos Distróficos e Eutróficos fase floresta tropical perenifolia de várzea relevo plano, com ocorrência na Planície Costeira Sul Catarinense, nos municípios de Araranguá, Balneário

Gaivota, Criciúma, Içara, Passo de Torres, Praia Grande, Santa Rosa do Sul, São João do Sul e Sombrio (Dufloth *et al.* 2005)

O solo predominante em Siderópolis é decorrente da Associação Solos Litólicos Eutróficos mais Cambissolo Eutrófico (sendo os Cambissolos predominantes em Siderópolis, cobrindo 46% do município), constituídos por material mineral, que apresentam horizonte A ou horizonte hístico com espessura inferior a 40 cm, seguido de horizonte B incipiente, de textura argilosa e com relevo forte ondulado (Dufloth *et al.* 2005).

Em Timbé do sul, predominam Neossolos Litólicos. Constituí-se numa Associação Solos Litólicos Eutróficos A chernozêmico e moderado textura média relevo montanhoso (substrato basalto/arenito) mais Cambissolo Eutrófico Ta A chernozêmico e moderado textura argilosa relevo forte ondulado ambos fase pedregosa floresta tropical/subtropical perenifólia mais afloramentos rochosos com relevo escarpado.

2.4 Geologia e Geomorfologia

A região de estudo se enquadra na Bacia Sedimentar do Paraná, com história evolutiva que se estende desde o Devoniano Inferior até o Cretáceo (Horbach *et al.* 1986). É o mais amplo domínio geológico do sul do Brasil, onde afloram rochas sedimentares e vulcânicas que constituem a seqüência da Borda Leste da Bacia do Paraná (Kaul 1990). Afloram na região de estudo rochas pertencentes às formações Irati, Serra Geral, Palermo e Rio Bonito, estando associados ainda depósitos aluviais, conforme os cursos d'água que drenam a área.

As regiões geomorfológicas se caracterizam por uma divisão regionalmente reconhecida e estão ligadas a fatores climáticos atuais ou passados e/ou a fatores litológicos. As unidades geomorfológicas consistem no arranjo de formas de relevo fisionomicamente semelhantes em seus tipos e modelados.

Á área de estudo de Araranguá enquadra-se na unidade geomorfológica Planícies Litorâneas, que abrange uma área de 4.212 km² situada na porção oriental do estado, junto ao Oceano Atlântico, e se dispõe segundo duas direções. A primeira, que vai desde a baía de Babitonga até o cabo de Santa Marta, segue a direção norte-sul, ocupa aproximadamente 80% de sua extensão total e apresenta um litoral recortado com inúmeras saliências e reentrâncias. A segunda, do cabo de Santa Marta para o sul, até a divisa com o Estado do Rio Grande do Sul, onde se apresenta mais larga e o litoral mais retificado, com extensas praias e com maior frequência de acumulações dunares e formações lacustres (Potter *et al.* 2004).

As áreas de Siderópolis e Timbé do Sul enquadram-se na unidade geomorfológica Depressão da Zona Carbonífera Catarinense e Patamares da Serra Geral. A primeira ocupa uma área de 1.659km², onde o relevo mostra feições distintas, sendo que da cidade de Siderópolis para norte ocorre um relevo colinoso com vales encaixados e vertentes íngremes, enquanto que de Siderópolis para o sul as formas de relevo são côncavo-convexas, com vales abertos.

Relevos residuais de topo plano, decorrentes de rochas mais resistentes, e remanescentes de antigas superfícies de aplanamentos encontram-se disseminados nessa unidade. A segunda, localizada no extremo sul do estado, ocupa uma faixa estreita e descontínua, associada à dissecação das redes de drenagem dos rios Araranguá e Mampituba, esta unidade abrange uma área de 1.049 km². Os patamares representam testemunhos do recuo da linha de escarpa e as formas de relevo são alongadas, digitadas e irregulares, avançando sobre as planícies litorâneas como verdadeiros esporões interfluviais.

2.5 Vegetação e feições topográficas

A vegetação das áreas de estudo enquadram-se na região fitoecológica da Floresta Ombrófila Densa (IBGE 1992), caracterizada pela presença de vários fragmentos em

diferentes estádios sucessionais, restando alguns remanescentes em estádios avançados na encosta da Serra Geral e em áreas particulares destinadas a preservação ambiental.

A área de estudo de Araranguá caracteriza-se por apresentar relevo plano sem variações marcantes no desnível e elevação, variando de 0 a 2,9 m para o desnível e 3,3 a 4,15 m para elevação (Fig. 3A). As condições topográficas, em conjunto com as edáficas caracterizam-na como uma formação típica de ambientes paludosos, possibilitando a definição da área como uma Floresta ou Mata Paludosa, aqui definido como Floresta Brejosa, que constitui uma formação bastante peculiar (Waechter 1985; Waechter & Jarenkow 1998). O componente arbóreo é caracterizado pela baixa riqueza, com dominância ecológica de poucas espécies. O sub-bosque é caracterizado pela presença de *Geonoma schottiana* e o estrato herbáceo dominado por *Nidularium inocentii* (Fig. 3B).

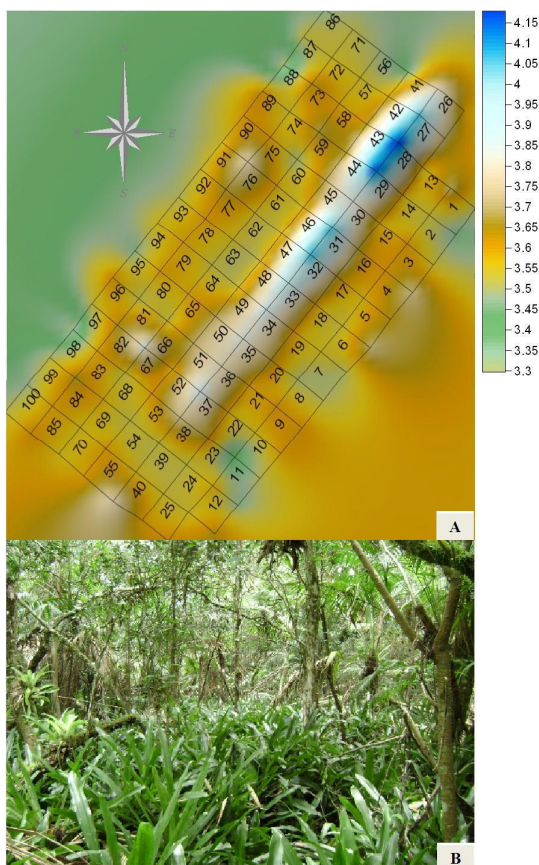


Figura 3: Distribuição das unidades amostrais (100) na área amostral de 1 ha no município de Araranguá, SC (A) e aspecto do sub-bosque da formação estudada (B). Coluna de números à direita representa escala de altitudes.

Em Siderópolis, predomina um relevo ondulado com desnível variando de 0,6 a 9,24 m e altitude de 159 a 176 m (Fig 4A). As faixas altitudinais classificam essa formação como Floresta Ombrófila Densa, formação submontana. Em épocas passadas, a área de estudo sofreu corte seletivo de espécies madeiráveis e de palmito, estando em regeneração natural há 40 anos. A heterogeneidade topográfica gera maior diversificação de ambientes e proporciona maior riqueza. O componente arbóreo (Fig. 4B) é bem desenvolvido, com indivíduos atingindo 22 m de altura; a sinúsia herbácea mostrou-se bem desenvolvida com predomínio de *Heliconia velloziana*, e *Calathea* sp. em menor abundância, além de espécies de Orchidaceae, Poaceae e várias Monilophyta. No sub-bosque, percebe-se a predominância de espécies de *Psychotria*. Os epífitos são bromeliáceas (ex. *Vriesea carinata*), orquídeas, cactáceas e monilófitos (ex. *Asplenium scandicinum*). É notável também a abundância de lianas lenhosas no interior da floresta como *Smilax quinquenervia*, *Strychnos trinervis*, *Peltastes peltatus*, *Amphilophium crucigerum*, *Tanaecium pyramidatum*, *Paullinia trigonia*, *Dioscorea* sp., entre outras.

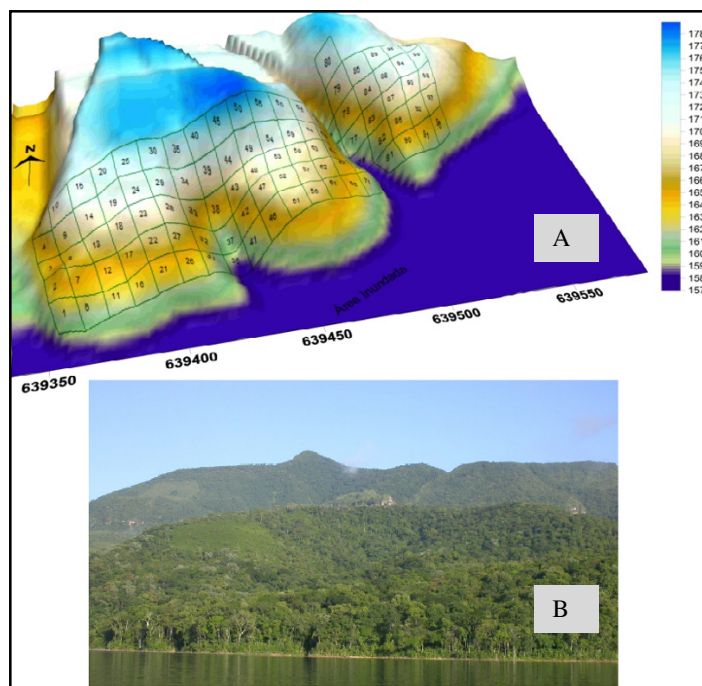


Figura 4: Distribuição das unidades amostrais (100) na área amostral de 1 ha, no município de Siderópolis, SC (A) e aspecto geral da área estudada (B). Coluna de números à direita representa escala de altitudes.

Em Timbé do Sul, o desnível varia de 2 m a 11,9 m com altitude variando de 441 a 515 m (Fig. 5). As feições topográficas enquadram a área como Floresta Ombrófila Densa, formação montana. O componente arbóreo apresenta diversificação quanto as suas alturas, com indivíduos atingindo 23 m. O sub-bosque, assim como em Siderópolis, é composto por espécies de *Psychotria*, principalmente por *P. suterella*. A sinúsia herbácea apresenta predomínio de espécies de monilófitos terrícolas e *Pharus lappulaceus*, *Psilochilus modestus*, *Pleurostachys gaudichadi*, *Olyra humilis* e *Calathea* sp.

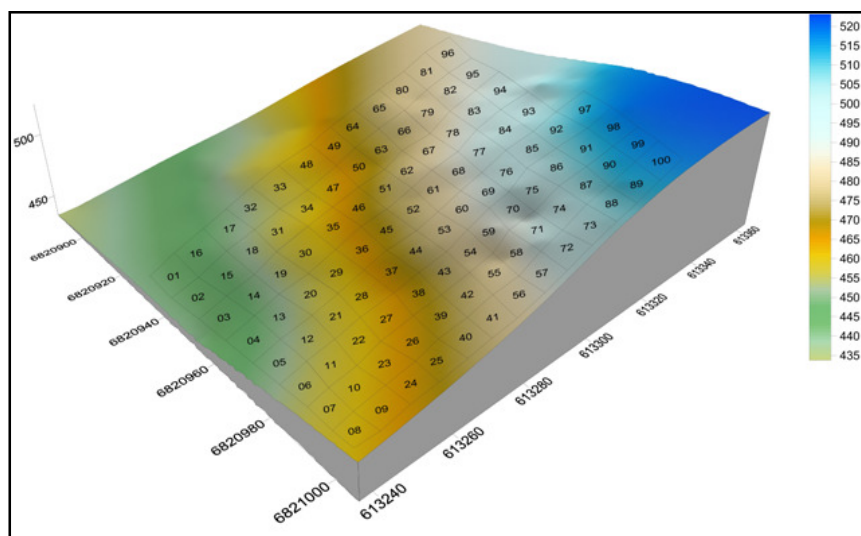


Figura 5: Distribuição das unidades amostrais (100) na área amostral de 1 ha, no município de Timbé do Sul, SC. Coluna de números à direita representa escala de altitudes.

3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BIERREGAARD, R.O. Jr.; LAURANCE, W.F.; GASCON, C.; BENITEZ-MALVIDO, J., FEARNSIDE, P.M.; FONSECA, C. R.; GANADE, G.; MALCOLM, J. R.; MARTINS, M. B.; MORI, S.; OLIVEIRA, M.; RANKIN-DE-MÉRONA, J.; SCARIOT, A.; SPIRONELLO, W. & WILLIAMSON, B. 2001. Principles of forest fragmentation and conservation in the Amazon. In: BIERREGAARD, R.O. Jr.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.E. & MESQUITA, R.C.G. (Eds.) **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest**. Yale University Press, New Haven & London, p. 371–385.
- CARVALHO, D. A.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; VAN DEN BERG, E.; FONTES, M.A.L.; VILELA, E.A.; MARQUES, J.J.G.S.M. & CARVALHO, W.A.C. 2005. Variações florísticas e estruturais do componente arbóreo de uma floresta ombrófila alto-montana às margens do rio Grande, Bocaina de Minas, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **19**(1): 91-109.
- CHAZDON, R.L.; COLWELL, R.K. & DENSLOW, J.S. 1999 Tropical tree richness and resource-based niches. **Science** **285**:1459.
- COMITA, L.S.; CONDIT, R. & HUBBELL, S.P. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. **Journal of Ecology** **95**: 482–492.
- CONDIT, R. Research in large, long-term tropical Forest plots. 1995. **Trends in Ecology and Evolution** **10**(1): 18-22.
- CONNELL, J.H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs.1978. **Science** **199**: 1302-1310.
- DAVIS, D.E. 1945. The annual cycle of plants, mosquitos, birds and mammals in two Brazilian forests. **Ecological Monographs** **15**: 244-295.
- DUFLOTH, J.H.; CORTNA, N. VEIGA; M. DA & MIOR, L.C. (Org). 2005. **Estudos básicos regionais de Santa Catarina**. Florianópolis: Epagri. CD-ROM.
- GIULIETTI, A.M.; HARLEY, R.M.; QUEIROZ, L.P.; WANDERLEY, M.C.L. & VAN DEN BERG, C. 2005. Biodiversity and conservation of plants in Brazil. **Conservation Biology** **19**(3): 632-639.
- GUO, Q.; TAPER, M.; SCHOENBERGER, M. & BRANDLE, J. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin. **Oikos** **108**: 47-57.
- HORBACH, R.; KUCK, L.; MARIMON, R.G.; MOREIRA, H.L.; FUCK, G.F.; MOREIRA, M.L.O.; MARIMON, M.P.C.; PIRES, J.L.; VIVIAN, O.; ALMEIDA, D. & TEXEIRA, M.W. 1986. Geologia In: **Folha SH.22 Porto Alegre e parte das folhas SH.21 Uruguaiana e SI.22 Lagoa Mirim: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação, uso potencial da terra**. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro: IBGE, pp. 29-312. (Levantamento de Recursos Naturais, v. 33).
- IBGE. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 1992. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE, 92p. (Manuais Técnicos em Geociências, 1).
- KAU, P. F. T. 1990 Geologia. In: **Geografia do Brasil**. Rio de Janeiro, IBGE, vol. 2. pp.29-54.

- LAURANCE, W. F. 2001. Fragmentation and plant communities. In: BIERREGAARD Jr., R.O.; GASCON, C.; LOVEJOY, T.E. & MESQUITA, R. (Eds.). **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest**. Yale University Press. New Haven & London, p. 47-53.
- MALTEZ-MOURO, S.; GARCÍA, L.V.; MARAÑÓN, T. & FREITAS, H. 2005. The combined role of topography and overstorey tree composition in promoting edaphic and floristic variation in a Mediterranean forest. **Ecological Research** **20**: 668-677.
- MARTINS, F.R. 1989. Fitossociologia de Florestas no Brasil: um histórico bibliográfico. **Pesquisas Botânicas** **40**: 103-164.
- MASSIGNAM, A.M. & PANDOLFO, C. 2006. **Estimativa das medidas das temperaturas máxima, médias e mínimas do ar decendiais e anuais do Estado de Santa Catarina**. Florianópolis: Epagri, 26p. (Epagri. Documentos, 224).
- MITTERMEIER, R.A. ; FONSECA, G.A.B. ; RYLANDS, A.B. & BRANDON, K.2005. A Brief History of Biodiversity Conservation in Brazil. **Conservation Biology** **19**(3): 601-607.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among atlantics forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica** **32**(4b): 793-810.
- PHILLIPS, O.L. 1998. Increasing tree turnover in tropical forests as measured in permanent plots. In: DALLMEIER, F. & COMISKEY, J.A. (eds.) **Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies** (Man and Biosphere series vol. 20). Unesco and Parthenon publishing group. Paris,pp. 17-44.
- POTTER, R.O.; CARVALHO, A.P.; FLORES, C.A. & BOGNOLA, I. 2004. Solos do Estado de Santa Catarina. Rio de Janeiro : Embrapa Solos (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento n. 46). 713p.
- RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J. & HIROTA, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation** **142**: 1141-1153.
- 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.
- VAN DEN BERG, E. & OLIVEIRA-FILHO, A. T. 2000. Composição florística e estrutura fitossociológica de uma floresta ripária em Itutinga, MG, e comparação com outras áreas. **Revista Brasileira de Botânica** **23**(3): 231-253.
- VELOSO, H.P. & KLEIN, R.M. 1961. As comunidades vegetais e associações vegetais da Mata Pluvial do sul do Brasil. 3. As associações das planícies costeiras do quaternário, situadas entre o rio itapocu (SC) e a Baía de Paranaguá (PR). **Sellowia** **13**: 205-260.
- VELOSO, H.P. & KLEIN, R.M. 1968a. As comunidades vegetais e associações vegetais da mata pluvial do sul do Brasil. 5. Agrupamentos Arbóreos da Encosta Catarinense, Situados em sua Parte Norte. **Sellowia** **20**: 53-126.
- VELOSO, H.P. & KLEIN, R.M. 1968b. As comunidades vegetais e associações vegetais da mata pluvial do sul do Brasil. 6. agrupamentos arbóreos dos confra-fortes da serra geral situados ao sul da costa catarinense e ao norte da costa sul-riograndense. **Sellowia** **20**: 127-180.

- VELOSO, H.P. 1945. As comunidades e as estações botânicas de teresópolis, Estado do Rio de Janeiro. **Boletim do Museu Nacional** 3: 1-95.
- VELOSO, H.P. & KLEIN, R.M. 1957. As comunidades vegetais e associações vegetais da mata pluvial do sul do Brasil. 1. As comunidades do município de Brusque, Estado de Santa Catarina. **Sellowia** 8: 81-235.
- VELOSO, H.P. & KLEIN, R.M. 1959. As comunidades vegetais e associações vegetais da mata pluvial do sul do Brasil. 2. dinamismo e fidelidade das espécies em associação do município de Brusque, Estado de Santa Catarina. **Sellowia** 10: 9-124.
- VELOSO, H.P. & KLEIN, R.M. 1963. As comunidades vegetais e associações vegetais da mata pluvial do sul do Brasil. 4. As associações situadas entre o rio Tubarão e a lagoa dos Barros. **Sellowia** 20: 57-114.
- WAECHTER, J.L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicação do Museu de Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Série Botânica** 33: 49-68.
- WAECHTER, J.L. & JARENKOW, J.A. 1998. Composição e estrutura do componente arbóreo nas matas turfosas do Taim, Rio Grande do Sul. **Biotemas** 11(1): 45-69.
- WILLIG, M.R., SECREST, M.F.; COX, S.B.; CAMILO, G.R.; CARY J.F.; ALVAREZ, J. & GANNON, M.R. 1998. Long-term monitoring of snails in the luquilo experimental forest of Puerto Rico: heterogeneity, scale, disturbance, and recovery. In: DALLMEIER, F. & COMISKEY, J.A. (Eds.) **Forest biodiversity in north, central and south America, and the caribbean: research and monitoring** (Man and Biosphere v. 21). Paris: Unesco and Parthenon. p. 293-322.

CAPÍTULO 1

**RELAÇÕES FLORÍSTICO-ESTRUTURAIS DO COMPONENTE
ARBÓREO ENTRE DIFERENTES FORMAÇÕES NA FLORESTA
ATLÂNTICA NO SUL DE SANTA CATARINA, BRASIL**

RESUMO

A complexidade de ecossistemas gera a necessidade de interpretação dos padrões de riqueza e diversidade encontrados na Floresta Atlântica. Os objetivos deste estudo foram caracterizar e comparar as diferentes fisionomias existentes na Floresta Atlântica (*sensu stricto*) sul catarinense e determinar as possíveis relações florístico-estruturais do componente arbóreo, nas diferentes fisionomias, com outros estudos realizados na região. Em três áreas, em distintas altitudes (municípios de Timbé do Sul, Siderópolis e Araranguá), em parcelas de 1 ha, foram amostrados indivíduos arbóreos ($DAP \geq 5$ cm). Descritores estruturais foram calculados e as relações florísticas estabelecidas, com base em análises exploratórias multivariadas (PCoA, CA e Cluster). Foram identificadas 195 espécies, distribuídas em 114 gêneros e 52 famílias. A análise de coordenadas principais (PCoA) demonstrou influência de gradientes nas formações estudadas. A análise de agrupamento distinguiu os levantamentos em formações da Planície Costeira daqueles em encostas, com os limites indistintos entre eles. A análise de correspondência (CA) revelou um gradiente edáfico, que separa as florestas sob influência da saturação hídrica, das formações sob condições bem drenadas. As análises aplicadas neste estudo permitiram estabelecer afinidades florísticas entre formações da Floresta Atlântica *s.s.*, bem como evidenciaram um padrão de distribuição gerado a partir de gradientes ambientais.

Palavras chave: Fitossociologia, similaridade florística, gradientes ambientais, altitude, ordenação.

1 INTRODUÇÃO

A variedade de ambientes ocorrentes no Domínio Atlântico (*sensu* Ab' Saber 1977), num sentido amplo, proporciona a existência de ecossistemas complexos, englobando a Floresta Pluvial Atlântica, a Floresta Estacional Semidecidual, mangues, restingas e campos de altitude (Leitão-Filho 1994, Ivanauskas *et al.* 2000, Oliveira-Filho & Fontes 2000, Scudeller *et al.* 2001, Scarano 2002). Essa complexidade se reflete nos padrões de riqueza e diversidade encontrados em florestas tropicais, entre elas a Floresta Atlântica, que vem sendo objeto de muitos estudos no âmbito da ecologia vegetal.

Estudos florísticos e fitossociológicos constituem ferramentas importantes na descrição dessa diversidade, contribuindo no entendimento dos mecanismos que determinam e que mantêm a diversidade e a abundância das espécies, nos mais variados ambientes (Leitão Filho 1994; Caiafa & Martins 2007).

A denominação atribuída a esta formação varia segundo diferentes autores, como Mata Atlântica *sensu stricto* (*s.s.*) ou Floresta Pluvial Atlântica ou Floresta Ombrófila Densa Atlântica (IBGE 1992). Atualmente duas terminologias predominam nos estudos: Floresta Atlântica *sensu lato* e Floresta Atlântica *sensu stricto* (Oliveira Filho & Fontes 2000). A primeira inclui as florestas estacionais, a com araucária, os campos do planalto e os ecossistemas associados de Restinga e Florestas Paludosas, enquanto no sentido restrito enquadrariam-se as áreas de Floresta Ombrófila Densa litorâneas (IBGE 1992).

A classificação da Floresta Atlântica *sensu stricto* (Floresta Ombrófila Densa) é ordenada segundo hierarquia topográfica, que reflete fisionomias e composições diferentes, de acordo com as variações das faixas altimétricas e latitudinais, subdividindo esta tipologia em cinco formações, na área compreendida neste estudo entre as latitudes de 5° a 16° S, a saber: formação aluvial, regiões sem variação topográfica, abrangendo formações ribeirinhas ou

florestas ciliares (aluviais) que ocorrem ao longo dos cursos de água; das terras baixas (5 a 30 m); submontana (30 a 400 m); montana (400 a 1000 m) e altomontana (acima de 1000 m). Somam-se ainda ecossistemas de restingas, como as matas arenosas e paludosas (Waechter 1985) e os manguezais, como associados à Floresta Atlântica (IBGE 1992).

Atualmente uma questão importante diz respeito aos limites estabelecidos entre as diferentes formações encontradas no domínio florestal atlântico (Scudeller *et al.* 2001). Esta divergência em relação aos limites entre as formações é evidenciada em estudos que demonstram a relação florística entre diferentes formações vegetacionais (Oliveira Filho & Fontes 2000), direcionando os estudos florístico-fitossociológicos para uma abordagem em larga escala, relacionando fatores causais aos padrões de riqueza e diversidade (Wiens & Donoghue 2004). Uma das formas de definir os limites de determinadas formações é o estabelecimento de espécies características ou exclusivas destas, entretanto, fica difícil assumir que a simples presença da espécie a torna característica de determinado ambiente ou formação, não se avaliando parâmetros quantitativos para tal definição, em especial a abundância (Scudeller *et al.* 2001).

Estudos comparativos direcionados à ecologia de comunidades aparecem como forma de estabelecer os padrões em nível regional, em oposição a estudos pontuais e de caráter descritivo (Scudeller & Martins 2003). Neste contexto, as formações florestais no sul do Brasil, em especial a Floresta Atlântica *s.s.*, mostram uma carência de estudos dessa natureza.

Apesar da gama de conhecimentos gerados sobre a Floresta Atlântica brasileira, ainda não foram determinados os mecanismos reguladores da sua alta biodiversidade, bem como o entendimento dos processos de estruturação e funcionamento, devido à complexidade, variações edafo-climáticas e características geomorfológicas de cada região, entre outros fatores (Guilherme *et al.* 2004).

O presente estudo tem por objetivo caracterizar e comparar o componente arbóreo em três fisionomias na Floresta Atlântica (*sensu* IBGE 1992), no sul de Santa Catarina, e determinar as relações florístico-estruturais entre elas e com outros levantamentos realizados na Floresta Atlântica no sul e sudeste do Brasil.

A hipótese é que a classificação adotada por órgãos oficiais brasileiros (IBGE 1992), indica baixa similaridade florístico-estrutural entre as fisionomias e que os diferentes ambientes possuem estrutura peculiar, cuja heterogeneidade contribui para o aumento da riqueza e diversidade regionais. Foram investigadas as seguintes questões: existe um gradiente ambiental gerando mudanças florístico-estruturais detectáveis por levantamentos fitossociológicos? Como a composição, diversidade e a estrutura comunitária variam nas formações da Floresta Atlântica *s.s*? Caso exista variação, o mesmo padrão é encontrado quando comparado a diferentes estudos realizados nas regiões Sul e Sudeste do Brasil?

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de Estudo

Foram selecionadas três áreas, na tentativa de contemplar as principais formações estabelecidas na classificação de IBGE (1992), que se enquadram na região fitoecológica da Floresta Ombrófila Densa, no sul do Brasil, atualmente caracterizada por fragmentos em diferentes estádios sucessionais, restando alguns remanescentes em estádios avançados na encosta da Serra Geral e em áreas particulares destinadas a preservação ambiental.

As áreas de estudo compreendem remanescentes florestais localizados na região sul de Santa Catarina, localizados nos municípios de Araranguá (29°02'S e 49°31'W), Siderópolis (28°36'S e 49°33'W) e Timbé do Sul (28°44'S e 49°50'W) (Fig. 1).

As faixas altitudinais enquadram as áreas de estudo como Floresta Brejosa em Araranguá, Floresta Ombrófila Densa Submontana em Siderópolis e Floresta Ombrófila Densa Montana em Timbé do Sul. Os solos predominantes, de acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (Embrapa 1998), foram respectivamente para as três áreas: Organossolo, Solos Litólico Eutrófico mais Cambissolo Eutrófico e Neossolo Litólico. O clima na região Sul de Santa Catarina, onde estão localizadas as áreas de estudo, é classificado no tipo climático Cfa de Köppen (Ometto 1981).

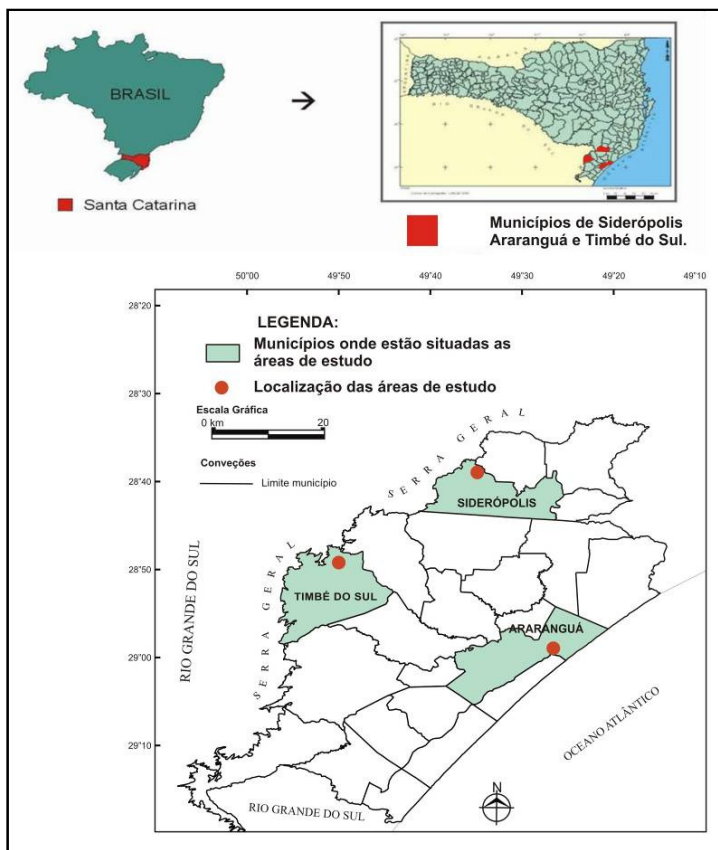


Figura 1: Localização do Estado de Santa Catarina, com destaque para os municípios de Araranguá, Siderópolis e Timbé do Sul

2.2 Levantamento florístico-estrutural

Para a amostragem, foi utilizado o método de parcelas contíguas (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), sendo demarcadas em cada área 100 unidades amostrais de 10 x 10 m em um quadrado permanente de 1 ha, nas quais foram amostrados todos os indivíduos arbóreos com diâmetros do caule à altura do peito (DAP), a 1,30 m do solo, igual ou maior do que 5 cm. Além da medida do DAP, as alturas foram também estimadas. Para os indivíduos com ramificação nos caules, estes foram incluídos desde que pelo menos uma ramificação tivesse o critério mínimo de inclusão. Todos os indivíduos amostrados foram marcados permanentemente com placas numeradas. Para a delimitação das famílias seguiram-se as propostas de Smith *et al.* (2006), para monilófitas, e APG III (2009), para angiospermas.

Na análise dos dados, foram utilizados os seguintes descritores estruturais: frequência absoluta e relativa (FA, FR); densidade absoluta e relativa (DA, DR); dominância absoluta e relativa (DoA, DoR); e valor de importância (VI) (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974).

Para a análise de heterogeneidade florística, foram utilizados o índice de Shannon (H'), para a obtenção da diversidade específica (Magurran 1988), e o de equabilidade (J') de Pielou (1975), que são baseados na abundância proporcional das espécies.

2.3 Relações florístico-estruturais

Para avaliar padrões na florística e estrutura entre áreas, os dados foram submetidos a análise exploratória multivariada, por métodos de ordenação e agrupamento. A ordenação das unidades amostrais foi realizada por meio de Análise de Coordenadas Principais - PCoA (GOWER 1966), utilizando como parâmetros comparativos, a abundância e a área basal das espécies. A medida de similaridade utilizada foi a distância de corda entre unidades amostrais, pois essa medida é calculada de forma semelhante à distância euclidiana, com transformação vetorial de centralização e normalização dos dados, e assim levando em conta principalmente as diferenças de composição florística entre parcelas. Esta medida é muito utilizada em dados onde a composição é distinta e às ausências são bastante comuns (Orlói 1967).

Juntamente com as áreas estudadas foram incluídos os dados de R.Cardoso (dados não publicados) coletados em área de Restinga arenosa (solo melhor drenado), com vistas à interpretação das diferenças da área brejosa aqui amostrada.

Para comparar as três áreas de estudo e seu padrão de distribuição frente a diferentes estudos realizados na floresta atlântica, foram construídas matrizes de dados binários (zero para ausência e um para presença). Estas foram analisadas por meio de análise de agrupamento hierárquico pelo método da média aritmética não ponderada (UPGMA), tendo como medida de similaridade o índice de Jaccard. Realizou-se uma Análise de

Correspondência (CA), que permite verificar a ocorrência de gradientes na ordenação das amostras (Kent & Coker 1992), dispostas em um diagrama bidimensional. Possíveis diferenças estruturais entre as áreas foram avaliadas por análise de variância (ANOVA) seguido do teste de Tukey ($p < 0,05$) para comparações múltiplas.

3 RESULTADOS

3.1 Florística e estrutura

Nas três áreas estudadas foram identificadas 195 espécies arbóreas, Destas, 192 pertencem às angiospermas e três às monilófitas, distribuídas em 114 gêneros e 52 famílias (Tab. 1).

Tabela 1: Espécies por famílias amostradas no levantamento florístico-fitosociológico nas formações Montana (M), Submontana (S) e Brejosa (B) da Mata Atlântica s.s., respectivamente nos municípios de Timbé do Sul, Siderópolis e Araranguá.

Família	Espécies	M	S	B
Annonaceae	<i>Annona cacans</i> Warm.	X		
	<i>Guatteria australis</i> A. St.-Hil.	X		
	<i>Rollinia rugulosa</i> Schldtl.	X		
	<i>Rollinia sericea</i> (R.E.Fr.) R.E.Fr.	X	X	
	<i>Rollinia sylvatica</i> (A. St.-Hil.) Mart.	X		
	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.		X	
Apocynaceae	<i>Aspidosperma</i> cf. <i>olivaceum</i> M. Arg.	X		
	<i>Aspidosperma parvifolium</i> DC.	X	X	
	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> DC.		X	
Aquifoliaceae	<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek		X	
	<i>Ilex</i> cf. <i>taubertiana</i> Loes.	X		
	<i>Ilex dumosa</i> Reissek	X		X
	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.	X		
	<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek			X
	<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	X	X	
Araliaceae	<i>Oreopanax fulvum</i> Marchal	X		
	<i>Schefflera angustissima</i> (March.) Frodin	X		
	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin		X	
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	X	X	X
	<i>Geonoma schottiana</i> Mart.			X
	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman		X	X
Asteraceae	<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabr.	X		
	<i>Piptocarpha tomentosa</i> Baker	X	X	
	<i>Vernonia discolor</i> (Spreng.) Less.	X	X	
Bignoniaceae	<i>Cybistax antisyphilitica</i> (Mart.) Mart.	X		
	<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.		X	
	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	X	X	
	<i>Tabebuia umbellata</i> (Sond.) Sandw.	X		
Boraginaceae	<i>Cordia silvestris</i> Fresen.	X	X	
Burseraceae	<i>Protium kleinii</i> Cuatrec.	X	X	
Cardiopteridaceae	<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) Howard	X	X	

Família	Espécies	M	S	B
Celastraceae	<i>Maytenus</i> sp.	X		
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	X	X	
Clusiaceae	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	X		X
	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	X	X	
Cunoniaceae	<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	X	X	
	<i>Weinmannia paulliniifolia</i> Pohl ex Ser.	X		X
Cyatheaceae	<i>Alsophila setosa</i> Kaulf.		X	
	<i>Cyathea corcovadensis</i> (Raddi) Domin	X		
	<i>Cyathea delgadii</i> Sternb.	X	X	
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> Benth.		X	
	<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	X		
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) M. Arg.	X	X	X
	<i>Gymnanthes concolor</i> Spreng.	X	X	
	<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M.Johnst.	X		
	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	X	X	
	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. et Endl.	X	X	
Fabaceae	<i>Albizia edwallii</i> (Hoehne) Barneby & J.Grimes	X		
	<i>Inga marginata</i> Willd.	X	X	
	<i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart.	X	X	
	<i>Inga striata</i> Benth.			X
	<i>Inga vera</i> Willd.			X
	<i>Lonchocarpus campestris</i> Mart. ex Benth.	X		
	<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) Azevedo-Tozzi et H.C. Lima	X	X	
	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	X	X	
	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	X		
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby	X	X		
<i>Zollernia ilicifolia</i>			X	
Lamiaceae	<i>Aegiphila brachiata</i> Vell.	X	X	
	<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham	X	X	
	<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke			X
Lauraceae	<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	X	X	
	<i>Cinnamomum glaziovii</i> (Mez) Kosterm.	X	X	
	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr.	X	X	
	<i>Nectandra grandiflora</i> Nees	X		
	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	X	X	
	<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.			X
	<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees			X
	<i>Ocotea</i> cf. <i>corymbosa</i> (Meissner) Mez.	X		
	<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	X	X	
	<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez			X
	<i>Ocotea porosa</i> (Nees) L. Barroso	X		
	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees) Mez			X
<i>Ocotea silvestris</i> Vatt.	X			
<i>Ocotea urbaniana</i> Mez	X	X		

Família	Espécies	M	S	B
	<i>Persea willdenowii</i> Kosterm.	X		
Magnoliaceae	<i>Magnolia ovata</i> (A.St.-Hil.) Spreng.	X	X	
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A. Juss.	X		X
Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.	X	X	
	<i>Pseudobombax grandiflorus</i> (Cav.) A. Robyns	X	X	
Melastomataceae	<i>Leandra dasytricha</i> (A.Gray) Cogn.		X	
	<i>Miconia cabucu</i> Hoehne	X	X	
	<i>Miconia cinerascens</i> Miq.		X	
	<i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne	X		
	<i>Miconia eichlerii</i> Cogn.		X	
Meliaceae	<i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin		X	
	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	X	X	
	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	X	X	
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl		X	X
Monimiaceae	<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	X		
	<i>Hennecartia omphalandra</i> J. Poiss.	X		
Moraceae	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	X	X	
	<i>Brosimum glazioui</i> Taub.	X	X	
	<i>Ficus cestrifolia</i> Schott			X
	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	X	X	X
Myristicaceae	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanj. et Boer	X	X	
	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott) Warb.	X	X	
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg			X
	<i>Calyptranthes concinna</i> DC.	X		
	<i>Calyptranthes grandifolia</i> O.Berg	X		
	<i>Calyptranthes lucida</i> Mart. ex DC.	X		
	<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O.Berg.	X		
	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg	X		
	<i>Eugenia bacopari</i> D. Legrand	X		
	<i>Eugenia cf. brasiliensis</i> Lam.	X		
	<i>Eugenia cf. burkartiana</i> (D.Legrand) D.Legrand	X		
	<i>Eugenia handroana</i> D.Legrand		X	
	<i>Eugenia handroi</i> (Mattos) Mattos	X		
	<i>Eugenia multicostata</i> D.Legrand	X		
	<i>Eugenia platysema</i> O.Berg	X		
	<i>Eugenia pluriflora</i> DC.	X		
	<i>Eugenia schuechiana</i> O.Berg	X	X	
	<i>Eugenia</i> sp1		X	
	<i>Eugenia</i> sp2		X	
	<i>Eugenia stigmata</i> DC.		X	
	<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	X		
	<i>Eugenia ternatifolia</i> Cambess.	X		
<i>Marlierea excoriata</i> Mart.	X			
<i>Marlierea silvatica</i> Kiaersk.		X		

Família	Espécies	M	S	B
	<i>Myrceugenia cf. ovalifolia</i> (O.Berg) Landrum	X		
	<i>Myrceugenia miersiana</i> (Gardner) D. Legrand & Kausel	X		
	<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O.Berg	X		
	<i>Myrcia brasiliensis</i> Kiaersk.	X	X	X
	<i>Myrcia glabra</i> (O.Berg) D.Legrand		X	
	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	X		
	<i>Myrcia hebeptala</i> DC.	X		
	<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	X		X
	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	X	X	
	<i>Myrcia pulchra</i> (O.Berg) Kiaersk.			X
	<i>Myrcia retorta</i> Cambess.	X		
	<i>Myrcia spectabilis</i> DC.		X	
	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	X	X	
	<i>Myrcia tijucensis</i> Kiaersk.	X	X	
	<i>Myrciaria cuspidata</i> O.Berg	X		
	<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg	X	X	
	<i>Myrciaria plinioides</i> D.Legrand	X	X	
	Myrt 1	X		
	Myrt 11	X		
	Myrt 16	X		
	Myrt 2	X		
	Myrt 3	X		
	Myrt 7	X		
	<i>Neomitranthes gemballae</i> (D. Legrand) D. Legrand	X		
	<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum	X		
	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine			X
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	X	X	X
	<i>Pisonia zapallo</i> Griseb.	X		
Ochnaceae	<i>Ouratea parviflora</i> (DC.) Baill.	X		
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	X	X	
Oleaceae	<i>Chionanthus filiformis</i> (Vell.) Green	X		
Peraceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	X	X	X
Phyllanthaceae	<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão	X	X	
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br.			X
	<i>Myrsine hermogenesii</i> (Jung-Mend. & Bernacci) M.F.Freitas & Kin.Gouv.	X		
	<i>Myrsine lorentziana</i> (Mez) Arechav.	X		X
	<i>Myrsine umbelatta</i> Mart.	X	X	
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	X	X	
Quiinaceae	<i>Quiina glaziovii</i> Engl.		X	
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	X		
Rubiaceae	<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) Hook.F.	X	X	
	<i>Cordia concolor</i> (Cham.) O. Kuntze	X		
	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum	X	X	
	<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. et Schldl.) DC.	X	X	

Família	Espécies	M	S	B
	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. Et Schult.	X	X	
	<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacquin		X	
	<i>Psychotria suterella</i> Müel.Arg.	X	X	
	<i>Psychotria vellosiana</i> Benth.	X	X	
	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müel.Arg.	X	X	
Rutaceae	<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	X	X	
	<i>Zanthoxylum astrigerum</i> (R.S. Cowan) P.G. Waterman	X		
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.		X	
Sabiaceae	<i>Meliosma sellowii</i> Urb.	X	X	
Salicaceae	<i>Banara parviflora</i> (A.Gray) Benth.	X	X	
	<i>Casearia decandra</i> Jacq.		X	
	<i>Casearia obliqua</i> Spreng.	X		
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	X	X	X
	<i>Xylosma pseudosalzmanii</i> Sleumer	X	X	
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	X		
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	X	X	
	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	X	X	
	<i>Matayba juglandifolia</i> Radlk.		X	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.	X		
	<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler	X		
Solanaceae	<i>Solanum pseudoquina</i> A.St.-Hil.		X	
	<i>Solanum sanctaecatharinae</i> Dunal	X	X	
Symplocaceae	<i>Symplocos</i> cf. <i>tetandra</i> Mart.	X		
	<i>Symplocos tenuifolia</i> Brand		X	
Theaceae	<i>Laplacea acutifolia</i> (Wawra) Kobuski	X		
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.) Nevlng	X		
Urticaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.		X	
	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul			X
	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	X	X	X
	<i>Urera nitida</i> (Vell.) Brack			X
Verbenaceae	<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.		X	
Winteraceae	<i>Drimys brasiliensis</i> Miers.	X		
	Total	149	107	26

A formação Montana foi a que apresentou maior riqueza, 149 espécies, a formação Submontana apresentou 107 espécies, enquanto a Floresta Brejosa (planície) a riqueza foi de 26 espécies. Myrtaceae foi a família que apresentou maior número de espécies (48), com predomínio em todas as áreas estudadas, sendo 38 na formação Montana, 14 na Submontana e

cinco na formação Brejosa. As demais famílias em número de espécies foram: Lauraceae (15), Fabaceae (11) e Rubiaceae (9) (Fig. 2).

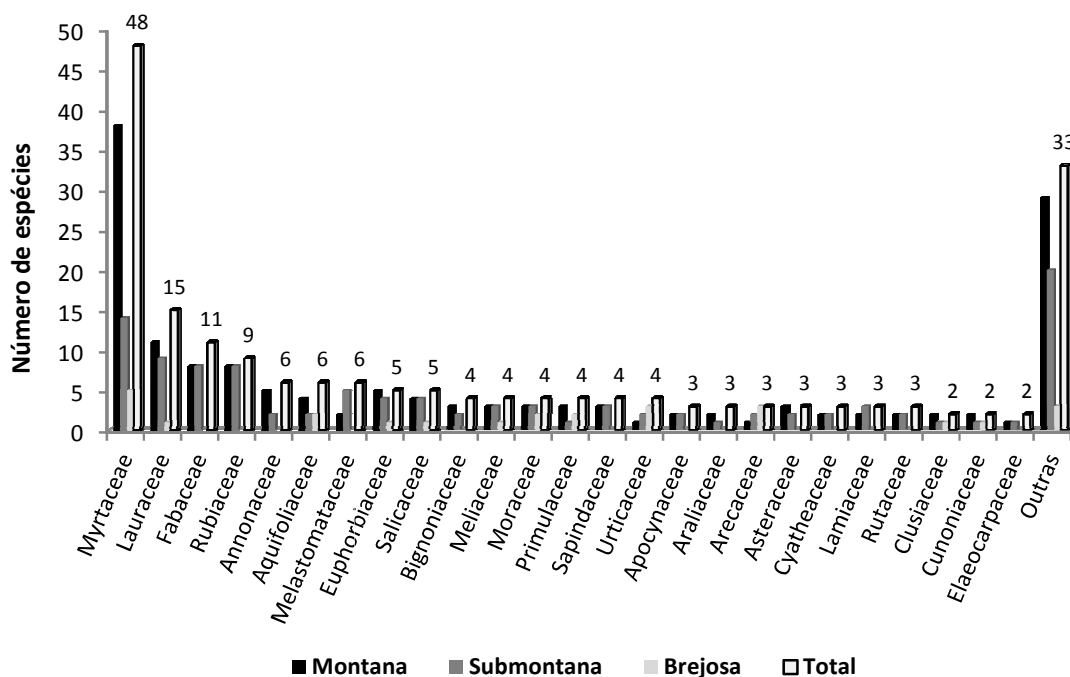


Figura 2: Distribuição das espécies por famílias amostradas no levantamento fitossociológico em formações da Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica s.s.), sul de Santa Catarina.

Dentre os gêneros, os mais ricos em espécies nas formações montana e submontana foram, respectivamente, *Eugenia* (10 e cinco), *Myrcia* (oito e seis), *Ocotea* (cinco e três) e *Ilex* (quatro e duas) que juntas concentraram 18,8% e 14,9% do total de espécies. Em Araranguá, os gêneros *Myrcia* (três), *Ficus*, *Ilex* e *Myrsine* com duas espécies, foram os mais ricos, concentrando 34,6 % do total de espécies (Fig. 3).

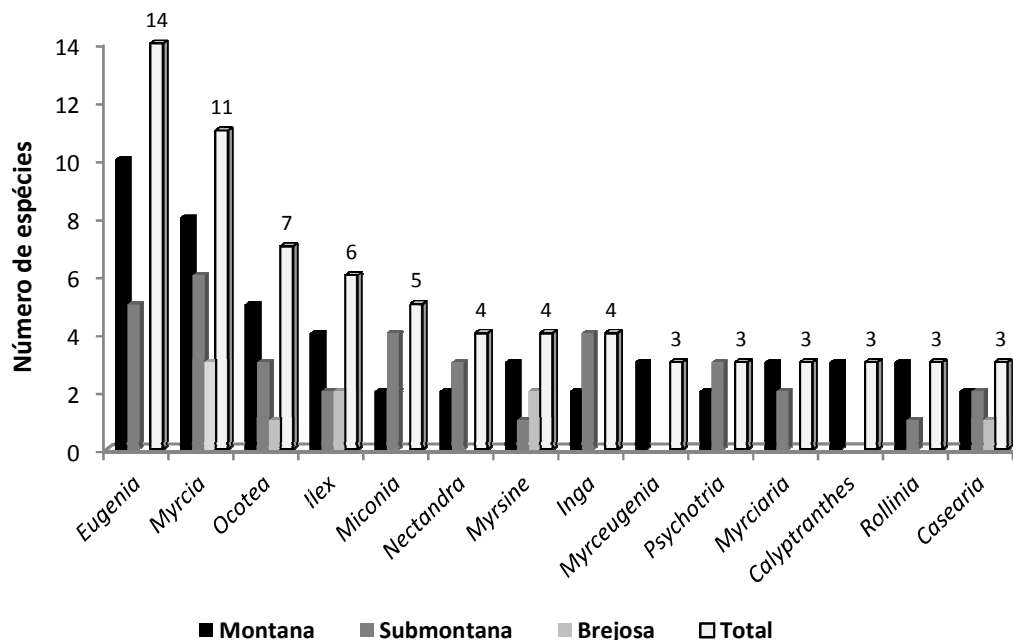


Figura 3: Distribuição das espécies por gêneros amostradas no levantamento fitossociológico em formações da Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica s.s.), sul de Santa Catarina.

Nas três áreas de estudo foram amostrados 6910 indivíduos, destes 3161 na formação montana, 1715 na submontana e 2034 na floresta brejosa, que apesar da menor riqueza apresentou a segunda maior densidade total por área (Tab. 2). Análise de variância demonstrou que as três formações diferiram significativamente em termos de densidade total ($p < 0,001$). Quanto ao parâmetro relativo de densidade, na formação brejosa 63,23% dos indivíduos amostrados estão concentrados em apenas três espécies, enquanto nas formações submontana e montana, para se chegar ao mesmo valor, tem-se oito e 19 espécies.

Tabela 2: Descritores estruturais calculados para as espécies amostradas em remanescentes de Floresta Ombrófila Densa, município de Araranguá (brejosa), Siderópolis (submontana) e Timbé do Sul (Montana), SC, para indivíduos com DAP ≥ 5 cm, em ordem decrescente de valor de importância (VI), onde: DA= densidade absoluta; DR= densidade relativa; FA= frequência absoluta e FR= frequência relativa; DoA= dominância absoluta; DoR= dominância relativa.

Espécies	DA (ind.ha ⁻¹)	DR (%)	FA (%)	FR (%)	DoA (m ² .ha ⁻¹)	DoR (%)	VI
Brejosa							
<i>Ocotea pulchella</i>	500	24,58	98,00	15,61	14,035	43,00	83,18
<i>Myrcia multiflora</i>	352	17,31	73,00	11,62	4,054	12,42	41,35
<i>Myrcia pulchra</i>	434	21,34	73,00	11,62	2,689	8,24	41,20
<i>Psidium cattleianum</i>	197	9,69	77,00	12,26	1,284	3,93	25,88
<i>Byrsonima ligustrifolia</i>	205	10,08	57,00	9,08	1,854	5,68	24,83

Espécies	DA (ind.ha⁻¹)	DR (%)	FA (%)	FR (%)	DoA (m².ha⁻¹)	DoR (%)	VI
<i>Alchornea triplinervia</i>	72	3,54	55,00	8,76	2,514	7,70	20,00
<i>Ficus cestrifolia</i>	22	1,08	19,00	3,03	2,548	7,80	11,91
<i>Clusia criuva</i>	51	2,51	36,00	5,73	1,189	3,64	11,88
<i>Euterpe edulis</i>	80	3,93	43,00	6,85	0,308	0,94	11,72
<i>Coussapoa microcarpa</i>	36	1,77	28,00	4,46	1,376	4,22	10,44
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	18	0,88	14,00	2,23	0,318	0,97	4,09
<i>Geonoma schottiana</i>	15	0,74	15,00	2,39	0,044	0,14	3,26
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	15	0,74	10,00	1,59	0,087	0,27	2,60
<i>Myrsine lorentziana</i>	8	0,39	4,00	0,64	0,140	0,43	1,46
<i>Guarea macrophylla</i>	6	0,29	5,00	0,80	0,017	0,05	1,14
<i>Cecropia pachystachya</i>	5	0,25	4,00	0,64	0,046	0,14	1,02
<i>Ilex pseudobuxus</i>	4	0,20	4,00	0,64	0,026	0,08	0,91
<i>Guapira opposita</i>	3	0,15	3,00	0,48	0,015	0,04	0,67
<i>Casearia sylvestris</i>	2	0,10	2,00	0,32	0,007	0,02	0,44
<i>Pera glabrata</i>	2	0,10	2,00	0,32	0,006	0,02	0,44
<i>Ficus luschnathiana</i>	1	0,05	1,00	0,16	0,056	0,17	0,38
<i>Myrsine coriacea</i>	2	0,10	1,00	0,16	0,004	0,01	0,27
<i>Myrcia brasiliensis</i>	1	0,05	1,00	0,16	0,011	0,03	0,24
<i>Ilex dumosa</i>	1	0,05	1,00	0,16	0,006	0,02	0,23
<i>Urera nitida</i>	1	0,05	1,00	0,16	0,005	0,02	0,22
<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	1	0,05	1,00	0,16	0,004	0,01	0,22
Total	2034	100,00	628	100,00	32,644	100,00	300,00
Submontana							
<i>Euterpe edulis</i>	403	23,50	95,00	10,50	2,746	8,03	42,03
<i>Casearia sylvestris</i>	223	13,00	82,00	9,06	3,675	10,75	32,81
<i>Bathysa australis</i>	169	9,85	67,00	7,40	1,373	4,02	21,27
<i>Rollinia sericea</i>	53	3,09	39,00	4,31	2,043	5,98	13,38
<i>Posoqueria latifolia</i>	67	3,91	42,00	4,64	0,987	2,89	11,43
<i>Alsophila setosa</i>	112	6,53	21,00	2,32	0,869	2,54	11,39
<i>Cabrlea canjerana</i>	48	2,80	30,00	3,31	1,767	5,17	11,28
<i>Nectandra membranacea</i>	26	1,52	21,00	2,32	2,166	6,34	10,17
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	21	1,22	18,00	1,99	2,053	6,00	9,22
<i>Cedrela fissilis</i>	23	1,34	19,00	2,10	1,605	4,69	8,14
<i>Matayba guianensis</i>	30	1,75	24,00	2,65	1,185	3,47	7,87
<i>Lonchocarpus cultratus</i>	22	1,28	17,00	1,88	1,451	4,24	7,41
<i>Sloanea guianensis</i>	37	2,16	26,00	2,87	0,521	1,52	6,55
<i>Matayba juglandifolia</i>	23	1,34	16,00	1,77	0,961	2,81	5,92
<i>Ficus luschnathiana</i>	4	0,23	4,00	0,44	1,7	4,97	5,65
<i>Jacaranda puberula</i>	31	1,81	20,00	2,21	0,522	1,53	5,54
<i>Sorocea bonplandii</i>	28	1,63	24,00	2,65	0,14	0,41	4,69
<i>Alchornea triplinervia</i>	12	0,70	11,00	1,22	0,901	2,64	4,55
<i>Psychotria carthagenensis</i>	22	1,28	17,00	1,88	0,164	0,48	3,64
<i>Nectandra oppositifolia</i>	11	0,64	11,00	1,22	0,586	1,71	3,57
<i>Ilex brevicuspis</i>	11	0,64	8,00	0,88	0,628	1,84	3,36
<i>Faramea montevidensis</i>	19	1,11	14,00	1,55	0,13	0,38	3,04

Espécies	DA (ind.ha⁻¹)	DR (%)	FA (%)	FR (%)	DoA (m².ha⁻¹)	DoR (%)	VI
<i>Machaerium stipitatum</i>	13	0,76	2,00	0,22	0,623	1,82	2,80
<i>Miconia cabucu</i>	16	0,93	12,00	1,33	0,132	0,39	2,65
<i>Psychotria suterella</i>	13	0,76	12,00	1,33	0,051	0,15	2,23
<i>Psychotria vellosiana</i>	11	0,64	6,00	0,66	0,286	0,84	2,14
<i>Casearia decandra</i>	8	0,47	7,00	0,77	0,293	0,86	2,10
<i>Magnolia ovata</i>	11	0,64	11,00	1,22	0,07	0,20	2,06
<i>Cordia silvestris</i>	8	0,47	7,00	0,77	0,28	0,82	2,06
<i>Vernonia discolor</i>	5	0,29	5,00	0,55	0,406	1,19	2,03
<i>Myrcia pubipetala</i>	12	0,70	9,00	0,99	0,086	0,25	1,95
<i>Inga striata</i>	10	0,58	8,00	0,88	0,144	0,42	1,89
<i>Coutarea hexandra</i>	9	0,52	5,00	0,55	0,187	0,55	1,62
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,289	0,85	1,52
<i>Esenbeckia grandiflora</i>	8	0,47	8,00	0,88	0,048	0,14	1,49
<i>Gymnanthes concolor</i>	8	0,47	7,00	0,77	0,03	0,09	1,33
<i>Cinnamomum glaziovii</i>	5	0,29	4,00	0,44	0,188	0,55	1,28
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	6	0,35	6,00	0,66	0,074	0,22	1,23
<i>Myrcia splendens</i>	6	0,35	5,00	0,55	0,082	0,24	1,14
<i>Aiouea saligna</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,153	0,45	1,12
<i>Myrsine umbellata</i>	5	0,29	5,00	0,55	0,088	0,26	1,10
<i>Xylopia brasiliensis</i>	6	0,35	5,00	0,55	0,065	0,19	1,09
<i>Coussapoa microcarpa</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,141	0,41	1,09
<i>Cupania vernalis</i>	3	0,17	3,00	0,33	0,19	0,56	1,06
<i>Leandra dasytricha</i>	7	0,41	5,00	0,55	0,027	0,08	1,04
<i>Nectandra megapotamica</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,238	0,70	1,03
<i>Brosimum glazioui</i>	5	0,29	5,00	0,55	0,063	0,18	1,03
<i>Virola bicuhyba</i>	5	0,29	5,00	0,55	0,059	0,17	1,02
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,111	0,32	1,00
<i>Pera glabrata</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,093	0,27	0,95
<i>Rudgea jasminoides</i>	5	0,29	5,00	0,55	0,025	0,07	0,92
<i>Meliosma sellowii</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,065	0,19	0,87
<i>Citharexylum myrianthum</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,063	0,18	0,86
<i>Aegiphila brachiata</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,054	0,16	0,83
<i>Guarea macrophylla</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,046	0,13	0,81
<i>Lamanonia ternata</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,044	0,13	0,80
<i>Guapira opposita</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,04	0,12	0,79
<i>Cecropia glaziovii</i>	4	0,23	3,00	0,33	0,074	0,22	0,78
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,034	0,10	0,77
<i>Protium kleinii</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,033	0,10	0,77
<i>Pseudobombax grandiflorus</i>	3	0,17	3,00	0,33	0,085	0,25	0,76
<i>Mollinedia schottiana</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,025	0,07	0,75
<i>Myrciaria floribunda</i>	4	0,23	4,00	0,44	0,018	0,05	0,73
<i>Citronella paniculata</i>	4	0,23	3,00	0,33	0,033	0,10	0,66
<i>Ilex theezans</i>	3	0,17	3,00	0,33	0,046	0,13	0,64
<i>Cyathea delgadii</i>	3	0,17	3,00	0,33	0,017	0,05	0,56
<i>Zollernia ilicifolia</i>	3	0,17	3,00	0,33	0,015	0,04	0,55

Espécies	DA (ind.ha⁻¹)	DR (%)	FA (%)	FR (%)	DoA (m².ha⁻¹)	DoR (%)	VI
<i>Piptocarpha tomentosa</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,056	0,16	0,50
<i>Hirtella hebeclada</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,037	0,11	0,45
<i>Myrcia tijuensis</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,032	0,09	0,43
<i>Myrcia spectabilis</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,027	0,08	0,42
<i>Sapium glandulosum</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,08	0,23	0,40
<i>Roupala brasiliensis</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,022	0,06	0,40
<i>Eugenia spl</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,021	0,06	0,40
<i>Eugenia handroana</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,018	0,05	0,39
<i>Aegiphila selowiana</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,011	0,03	0,37
<i>Endlicheria paniculata</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,011	0,03	0,37
<i>Ocotea indecora</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,008	0,02	0,36
<i>Miconia latecrenata</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,007	0,02	0,36
<i>Schefflera morototoni</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,064	0,19	0,36
<i>Inga marginata</i>	2	0,12	2,00	0,22	0,006	0,02	0,36
<i>Jacaranda micrantha</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,053	0,16	0,32
<i>Ocotea urbaniana</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,047	0,14	0,31
<i>Vitex megapotamica</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,043	0,13	0,29
<i>Banara parviflora</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,038	0,11	0,28
<i>Aspidosperma parvifolium</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,036	0,11	0,27
<i>Senna multijuga</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,036	0,11	0,27
<i>Inga sessilis</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,035	0,10	0,27
<i>Myrcia brasiliensis</i>	2	0,12	1,00	0,11	0,01	0,03	0,26
<i>Solanum pseudoquina</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,029	0,08	0,25
<i>Luehea divaricata</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,018	0,05	0,22
<i>Myrcia glabra</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,016	0,05	0,22
<i>Eugenia schuechiana</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,011	0,03	0,20
<i>Myrciaria plinioides</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,011	0,03	0,20
<i>Heisteria silvianii</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,009	0,03	0,20
<i>Miconia cinerascens</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,009	0,03	0,20
<i>Solanum sanctaecattharinae</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,009	0,03	0,20
<i>Xylosma cf. pseudosalzmanii</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,009	0,03	0,20
<i>Quiina glaziovii</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,007	0,02	0,19
<i>Marlierea silvatica</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,006	0,02	0,19
<i>Eugenia stigmatoria</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,005	0,01	0,18
<i>Inga vera</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,005	0,01	0,18
<i>Ocotea laxa</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,005	0,01	0,18
<i>Eugenia sp2</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,003	0,01	0,18
<i>Garcinia gardneriana</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,003	0,01	0,18
<i>Miconia eichlerii</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,003	0,01	0,18
<i>Symplocos tenuifolia</i>	1	0,06	1,00	0,11	0,003	0,01	0,18
Total	1715	100,00	905,00	100,00	34,189	100,00	300,00
Montana							
<i>Rudgea jasminoides</i>	330	10,44	63,00	3,66	1,813	3,864	17,97
<i>Lamanonia ternata</i>	251	7,94	49,00	2,85	2,227	4,748	15,54
<i>Cyathea delgadii</i>	248	7,85	52,00	3,03	1,397	2,979	13,85

Espécies	DA (ind.ha⁻¹)	DR (%)	FA (%)	FR (%)	DoA (m².ha⁻¹)	DoR (%)	VI
<i>Aspidosperma parvifolium</i>	57	1,80	40,00	2,33	2,784	5,935	10,07
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	73	2,31	47,00	2,73	1,947	4,151	9,19
<i>Myrsine lorentziana</i>	123	3,89	50,00	2,91	1,095	2,336	9,14
<i>Euterpe edulis</i>	130	4,11	62,00	3,61	0,626	1,335	9,05
<i>Psychotria suterella</i>	122	3,86	55,00	3,20	0,723	1,542	8,60
<i>Garcinia gardneriana</i>	94	2,97	58,00	3,37	0,784	1,672	8,02
<i>Hirtella hebeclada</i>	69	2,18	45,00	2,62	1,502	3,201	8,00
<i>Gymnanthes concolor</i>	115	3,64	31,00	1,80	0,821	1,749	7,19
<i>Roupala brasiliensis</i>	62	1,96	31,00	1,80	1,243	2,650	6,42
<i>Miconia cabucu</i>	67	2,12	40,00	2,33	0,646	1,378	5,82
<i>Chrysophyllum inornatum</i>	61	1,93	36,00	2,09	0,745	1,589	5,61
<i>Protium kleinii</i>	49	1,55	33,00	1,92	0,840	1,791	5,26
<i>Chrysophyllum viride</i>	26	0,82	20,00	1,16	1,464	3,122	5,11
<i>Guapira opposita</i>	44	1,39	34,00	1,98	0,793	1,691	5,06
<i>Schefflera angustissima</i>	42	1,33	28,00	1,63	0,918	1,957	4,91
<i>Heisteria silvianii</i>	24	0,76	20,00	1,16	1,383	2,949	4,87
<i>Cyathea corcovadensis</i>	79	2,50	26,00	1,51	0,390	0,832	4,84
<i>Posoqueria latifolia</i>	37	1,17	32,00	1,86	0,671	1,431	4,46
<i>Coussapoa microcarpa</i>	16	0,51	16,00	0,93	1,409	3,003	4,44
<i>Cupania vernalis</i>	47	1,49	27,00	1,57	0,501	1,068	4,13
<i>Myrsine umbellata</i>	41	1,30	30,00	1,75	0,433	0,923	3,97
<i>Sloanea monosperma</i>	16	0,51	16,00	0,93	1,185	2,526	3,96
<i>Byrsonima ligustrifolia</i>	43	1,36	23,00	1,34	0,559	1,191	3,89
<i>Mollinedia schottiana</i>	44	1,39	35,00	2,04	0,203	0,434	3,86
<i>Luehea divaricata</i>	19	0,60	18,00	1,05	0,994	2,118	3,77
<i>Prunus myrtifolia</i>	32	1,01	27,00	1,57	0,514	1,095	3,68
<i>Sorocea bonplandii</i>	45	1,42	29,00	1,69	0,194	0,414	3,52
<i>Myrcia pubipetala</i>	25	0,79	23,00	1,34	0,490	1,045	3,17
<i>Ocotea indecora</i>	13	0,41	13,00	0,76	0,808	1,722	2,89
<i>Alchornea triplinervia</i>	28	0,89	20,00	1,16	0,364	0,776	2,83
<i>Cinnamomum glaziovii</i>	6	0,19	6,00	0,35	0,986	2,101	2,64
<i>Ilex theezans</i>	30	0,95	16,00	0,93	0,289	0,616	2,50
<i>Myrcia tijuicensis</i>	22	0,70	17,00	0,99	0,300	0,641	2,33
<i>Casearia obliqua</i>	19	0,60	15,00	0,87	0,346	0,737	2,21
<i>Virola bicuhyba</i>	7	0,22	7,00	0,41	0,738	1,574	2,20
<i>Aegiphila brachiata</i>	8	0,25	8,00	0,47	0,693	1,477	2,20
<i>Pisonia zapallo</i>	11	0,35	9,00	0,52	0,615	1,311	2,18
<i>Allophylus edulis</i>	20	0,63	15,00	0,87	0,313	0,668	2,17
<i>Bathysa australis</i>	18	0,57	14,00	0,81	0,335	0,714	2,10
<i>Pera glabrata</i>	20	0,63	11,00	0,64	0,382	0,815	2,09
<i>Casearia sylvestris</i>	20	0,63	17,00	0,99	0,202	0,430	2,05
<i>Cedrella fissilis</i>	5	0,16	5,00	0,29	0,715	1,525	1,97
<i>Zanthoxylum astrigerum</i>	22	0,70	16,00	0,93	0,122	0,259	1,89
<i>Meliosma sellowii</i>	14	0,44	12,00	0,70	0,347	0,739	1,88
<i>Myrcia splendens</i>	19	0,60	15,00	0,87	0,149	0,319	1,79

Espécies	DA (ind.ha⁻¹)	DR (%)	FA (%)	FR (%)	DoA (m².ha⁻¹)	DoR (%)	VI
<i>Eugenia multicostata</i>	5	0,16	5,00	0,29	0,557	1,188	1,64
<i>Rollinia rugulosa</i>	18	0,57	14,00	0,81	0,113	0,241	1,62
<i>Piptocarpha tomentosa</i>	15	0,47	14,00	0,81	0,156	0,333	1,62
<i>Calyptranthes grandifolia</i>	10	0,32	10,00	0,58	0,339	0,723	1,62
<i>Eugenia subterminalis</i>	11	0,35	9,00	0,52	0,350	0,745	1,62
<i>Trichilia lepidota</i>	14	0,44	11,00	0,64	0,207	0,441	1,52
<i>Myrsine hermogenesii</i>	13	0,41	13,00	0,76	0,135	0,288	1,46
<i>Citronella paniculata</i>	12	0,38	10,00	0,58	0,200	0,427	1,39
<i>Ficus luschnathiana</i>	13	0,41	10,00	0,58	0,173	0,368	1,36
<i>Aspidosperma cf. olivaceum</i>	3	0,09	3,00	0,17	0,453	0,967	1,24
<i>Nectandra megapotamica</i>	12	0,38	9,00	0,52	0,127	0,270	1,17
<i>Ilex paraguariensis</i>	11	0,35	10,00	0,58	0,112	0,239	1,17
<i>Rollinia sericea</i>	10	0,32	10,00	0,58	0,118	0,252	1,15
<i>Ocotea porosa</i>	5	0,16	5,00	0,29	0,322	0,687	1,14
<i>Faramaea montevidensis</i>	12	0,38	11,00	0,64	0,047	0,099	1,12
<i>Banara parviflora</i>	10	0,32	9,00	0,52	0,117	0,249	1,09
<i>Matayba guianensis</i>	5	0,16	5,00	0,29	0,268	0,570	1,02
<i>Lonchocarpus campestris</i>	9	0,28	8,00	0,47	0,123	0,261	1,01
<i>Calyptranthes concinna</i>	9	0,28	8,00	0,47	0,101	0,215	0,96
<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i>	6	0,19	4,00	0,23	0,249	0,531	0,95
<i>Psychotria vellosiana</i>	9	0,28	7,00	0,41	0,116	0,247	0,94
<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	9	0,28	7,00	0,41	0,108	0,231	0,92
<i>Nectandra grandifolia</i>	9	0,28	8,00	0,47	0,070	0,150	0,90
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	7	0,22	6,00	0,35	0,129	0,274	0,84
<i>Myrciaria floribunda</i>	3	0,09	3,00	0,17	0,265	0,565	0,83
<i>Cabralea canjerana</i>	6	0,19	6,00	0,35	0,127	0,270	0,81
<i>Inga marginata</i>	8	0,25	5,00	0,29	0,123	0,262	0,81
<i>Eugenia schuechiana</i>	7	0,22	7,00	0,41	0,058	0,123	0,75
<i>Cordia concolor</i>	7	0,22	7,00	0,41	0,032	0,069	0,70
<i>Guatteria australis</i>	6	0,19	6,00	0,35	0,046	0,098	0,64
<i>Aiouea saligna</i>	6	0,19	6,00	0,35	0,045	0,097	0,64
<i>Endlicheria paniculata</i>	5	0,16	5,00	0,29	0,059	0,125	0,57
<i>Maytenus sp.</i>	4	0,13	4,00	0,23	0,097	0,207	0,57
<i>Myrciaria plinioides</i>	5	0,16	5,00	0,29	0,054	0,116	0,56
<i>Chionanthus filiformis</i>	5	0,16	5,00	0,29	0,052	0,112	0,56
<i>Xylosma pseudosalzmanii</i>	6	0,19	5,00	0,29	0,033	0,071	0,55
<i>Eugenia pluriflora</i>	6	0,19	5,00	0,29	0,027	0,058	0,54
<i>Pseudobombax grandiflorus</i>	4	0,13	4,00	0,23	0,081	0,172	0,53
<i>Eugenia platysema</i>	5	0,16	5,00	0,29	0,029	0,061	0,51
<i>Myrceugenia miersiana</i>	5	0,16	5,00	0,29	0,025	0,054	0,50
<i>Hennecartia omphalandra</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,179	0,382	0,47
<i>Gochnatia polymorpha</i>	4	0,13	4,00	0,23	0,046	0,098	0,46
<i>Solanum sanctaecathtarinae</i>	4	0,13	4,00	0,23	0,031	0,065	0,42
<i>Eugenia bacopari</i>	4	0,13	4,00	0,23	0,029	0,061	0,42
Myrt 2	3	0,09	3,00	0,17	0,070	0,150	0,42

Espécies	DA (ind.ha⁻¹)	DR (%)	FA (%)	FR (%)	DoA (m².ha⁻¹)	DoR (%)	VI
<i>Esenbeckia grandiflora</i>	4	0,13	4,00	0,23	0,027	0,057	0,42
<i>Ilex dumosa</i>	4	0,13	4,00	0,23	0,025	0,053	0,41
<i>Eugenia handroi</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,108	0,229	0,41
<i>Sapium glandulosum</i>	3	0,09	3,00	0,17	0,061	0,130	0,40
<i>Miconia cubatanensis</i>	4	0,13	4,00	0,23	0,017	0,036	0,40
<i>Ilex cf. taubertiana</i>	3	0,09	3,00	0,17	0,059	0,125	0,39
<i>Clusia criuva</i>	3	0,09	3,00	0,17	0,059	0,125	0,39
<i>Drimys brasiliensis</i>	4	0,13	4,00	0,23	0,016	0,033	0,39
<i>Vernonia discolor</i>	3	0,09	2,00	0,12	0,083	0,177	0,39
<i>Magnolia ovata</i>	3	0,09	3,00	0,17	0,055	0,117	0,39
<i>Myrcia brasiliensis</i>	3	0,09	3,00	0,17	0,044	0,093	0,36
<i>Ocotea cf. corymbosa</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,085	0,181	0,36
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	4	0,13	3,00	0,17	0,028	0,060	0,36
<i>Inga sessilis</i>	3	0,09	3,00	0,17	0,035	0,074	0,34
<i>Symplocos cf. tetandra</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,070	0,148	0,33
<i>Laplacea acutifolia</i>	3	0,09	3,00	0,17	0,024	0,051	0,32
<i>Calyptranthes lucida</i>	3	0,09	3,00	0,17	0,023	0,049	0,32
<i>Brosimum glazioui</i>	3	0,09	3,00	0,17	0,023	0,049	0,32
Myrt 7	1	0,03	1,00	0,06	0,105	0,224	0,31
<i>Ocotea silvestris</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,103	0,220	0,31
<i>Myrcia guianensis</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,053	0,114	0,29
<i>Myrceugenia cf. ovalifolia</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,032	0,067	0,25
<i>Jacaranda puberula</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,029	0,062	0,24
<i>Eugenia ternatifolia</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,027	0,057	0,24
<i>Tabebuia umbellata</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,024	0,051	0,23
<i>Albizia edwallii</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,022	0,047	0,23
<i>Cybistax antisiphilitica</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,021	0,044	0,22
<i>Myrcia retorta</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,013	0,029	0,21
Myrt 1	1	0,03	1,00	0,06	0,051	0,109	0,20
Myrt 16	2	0,06	2,00	0,12	0,008	0,016	0,20
<i>Myrceugenia myrcioides</i>	2	0,06	2,00	0,12	0,008	0,016	0,20
Myrt 3	1	0,03	1,00	0,06	0,049	0,105	0,19
<i>Myrcia hebeptala</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,048	0,103	0,19
<i>Cordia silvestris</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,042	0,090	0,18
<i>Lonchocarpus cultratus</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,041	0,088	0,18
<i>Eugenia cf. burkartiana</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,038	0,081	0,17
<i>Senna multijuga</i>	2	0,06	1,00	0,06	0,012	0,026	0,15
<i>Machaerium stipitatum</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,025	0,053	0,14
<i>Ouratea parvifolia</i>	2	0,06	1,00	0,06	0,007	0,016	0,14
<i>Coutarea hexandra</i>	2	0,06	1,00	0,06	0,007	0,014	0,14
<i>Neomitranthes gemballae</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,020	0,043	0,13
<i>Eugenia cf. brasiliensis</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,018	0,037	0,13
<i>Myrciaria cuspidata</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,011	0,023	0,11
<i>Pachystroma longifolium</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,010	0,022	0,11
<i>Ocotea urbaniana</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,007	0,014	0,10

Espécies	DA (ind.ha⁻¹)	DR (%)	FA (%)	FR (%)	DoA (m².ha⁻¹)	DoR (%)	VI
<i>Oreopanax fulvum</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,007	0,014	0,10
<i>Campomanesia guazumifolia</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,006	0,012	0,10
<i>Aegiphila sellowiana</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,005	0,011	0,10
<i>Persea wilddenowii</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,004	0,009	0,10
<i>Annona cacans</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,004	0,007	0,10
<i>Myrocarpus frondosus</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,004	0,007	0,10
<i>Myrcia multiflora</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,003	0,006	0,10
<i>Rollinia sylvatica</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,003	0,005	0,10
<i>Daphnopsis fasciculata</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,002	0,004	0,09
<i>Marlierea excoriata</i>	1	0,03	1,00	0,06	0,002	0,004	0,09
Myrt 11	1	0,03	1,00	0,06	0,002	0,004	0,09
Total	3161	100,00	1719,00	100,00	46,904	100,00	300

Na dominância por área basal, a formação montana apresentou maior valor, com 46,9 m².ha⁻¹, valor este significativamente diferente das demais áreas, enquanto na floresta brejosa e na formação submontana obteve-se 32,64 e 34,19 m².ha⁻¹ respectivamente, valores não diferentes significativamente.

O padrão obtido no presente estudo, para a distribuição diamétrica se enquadra na distribuição de Poisson, usualmente chamada de “J invertido” (Fig. 4), com grande parte dos indivíduos concentrados nas primeiras classes de diâmetro.

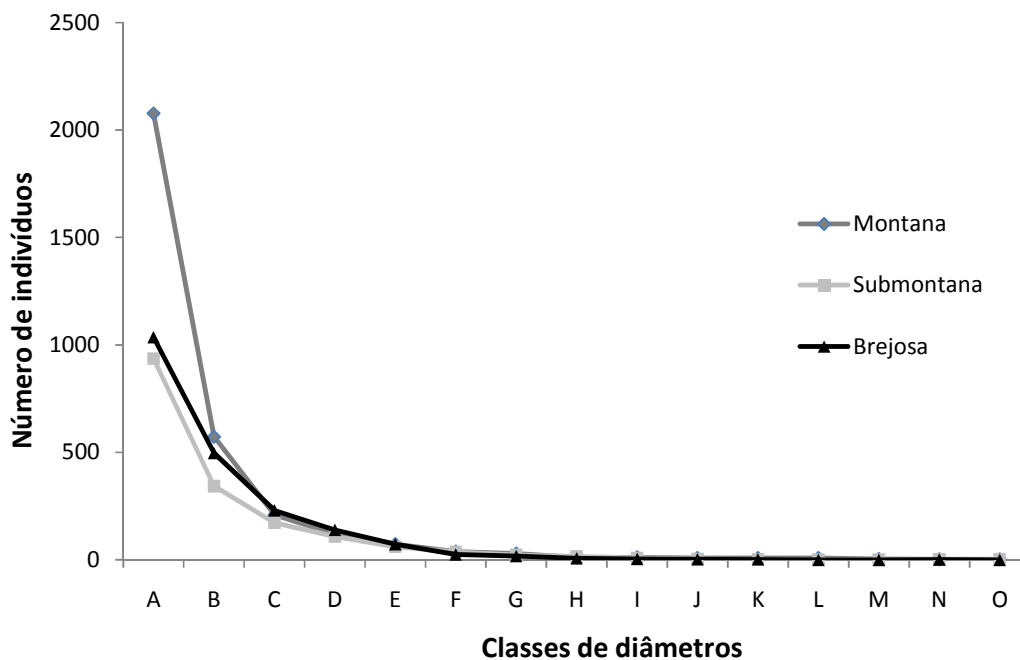


Figura 4: Distribuição do número de indivíduos amostrados por classes de diâmetro de 5 cm (A = 5-9 cm, B = 10-14 cm, ..., O >75 cm), nos levantamentos fitossociológicos em formações da Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica s.s.), no sul de Santa Catarina.

A estrutura vertical é outra forma de se avaliar como a comunidade está estratificada. Na floresta brejosa a altura média foi de 7,05 m, enquanto nas formações submontana e montana foram de 8,5 m e 6,64 m, onde apenas a formação submontana se mostrou diferente significativamente ($p < 0,001$). A figura 5 apresenta a distribuição das alturas estimadas nas três áreas de estudo.

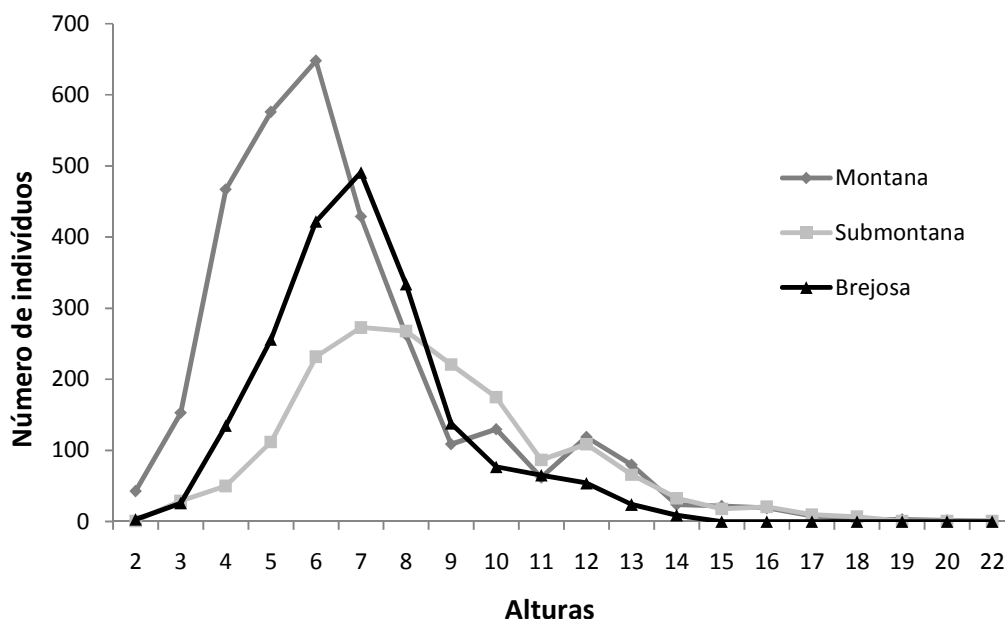


Figura 5: Relação das alturas estimadas e o número de indivíduos nos estudos fitossociológicos em formações da Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica s.s.), sul de Santa Catarina.

Observa-se que maior número de indivíduos amostrados concentraram-se entre 4 e 9 m de altura, padrão este observado nas formações submontana e montana onde existe larga amplitude de alturas, sendo este estrato da vegetação caracterizado principalmente pelas espécies arbóreas de sub-bosque, como *Rudgea jasminoides* e *Gymnanthes concolor*, que apresentam grande número de indivíduos, além de jovens das espécies arbóreas de dossel. Na floresta brejosa existe menor amplitude de alturas, com moda igual a 6 m. Este padrão caracteriza o interior da floresta sob o dossel de *Ocotea pulchella*, espécie predominante na formação, onde se encontram espécies de interior de floresta, como *Myrcia multiflora* e *Myrcia pulchra*, associadas a *Geonoma schottiana*, palmeira típica do sub-bosque.

A diversidade estimada pelo índice de Shannon (H'), na formação montana, foi de 3,936 nats.ind.⁻¹, e a equabilidade de Pielou (J') de 0,786. Em Siderópolis, H' foi de 3,230 nats.ind.⁻¹ e J' de 0,691, enquanto em Araranguá obteve-se 2,123 nats.ind.⁻¹ e 0,651, respectivamente. A tabela 3 apresenta valores referentes a outros estudos realizados no sul do Brasil.

Tabela 3: Dados obtidos em alguns levantamentos realizados na Floresta Atlântica do sul do Brasil: Ne, é o número de espécies amostradas; H', o índice de diversidade ($\ln(\text{nat.ind}-1)$); J, o índice equabilidade; Par. = método de parcelas; Pto = método de quadrantes; Lat. = Latitude Sul; Long = longitude W, Alt = altitude.

Autor	Local (UF)	Lat.	Long	Alt	Método	Ne	H'	J
Negrelle (2006)	Itapoá (SC)	26°04'	48°38'	9	Par./ DAP \geq 5cm	128	4,17	0,85
Citadini-Zanette (1995)	Orleans (SC)	28°21'	49°17'	145	Par./ DAP \geq 5cm	112	3,74	0,74
Rebello (2006)	Laguna (SC)	28°29'	48°53'	110	Pto/ PAP \geq 15cm	122	3,509	0,763
Martins (2005)	Siderópolis (SC)	28°35'	49°25'	115	Par./ DAP \geq 5cm	115	3,8	0,8
Presente	Siderópolis (SC)	28°36'	49°33'	159	Par./ DAP \geq 5cm	107	3,230	0,691
Presente	Timbé do Sul (SC)	28°44'	49°50'	441	Par./ DAP \geq 5cm	149	3,936	0,786
Silva (2006)	Criciúma (SC)	28°48'	49°25'	34	Par./ DAP \geq 5cm	137	4,376	0,889
Presente	Araranguá (SC)	29°02'	49°31'	3,3	Par./ DAP \geq 5cm	17	2,123	0,651
Jarenkow (1994)	Morrinhos do Sul (RS)	29°21'	49°58'	440	Par./ DAP \geq 5cm	114	3,67	0,77
Dorneles & Waechter (2004)	Tavares (RS)	31°29'	50°46'	2	Pto/ DAP \geq 5cm	21	2,601	0,854
Waechter & Jarenkow (1998)	Rio Grande	32°30'	52°20'	3	Pto/ DAP \geq 5cm	12	1,886	0,758

3.2 Relações Florístico-Estruturais

A PCoA demonstrou a influência de gradientes, pela separação das áreas no diagrama (Fig. 6). O padrão observado indica que as áreas de estudo apresentam composições florísticas peculiares, com destaque para a floresta brejosa que se mantém como grupo disperso das demais formações. Na formação submontana (Siderópolis) e montana (Timbé do Sul), onde a condição ambiental é mais variável, percebe-se maiores relações florísticas entre as áreas.

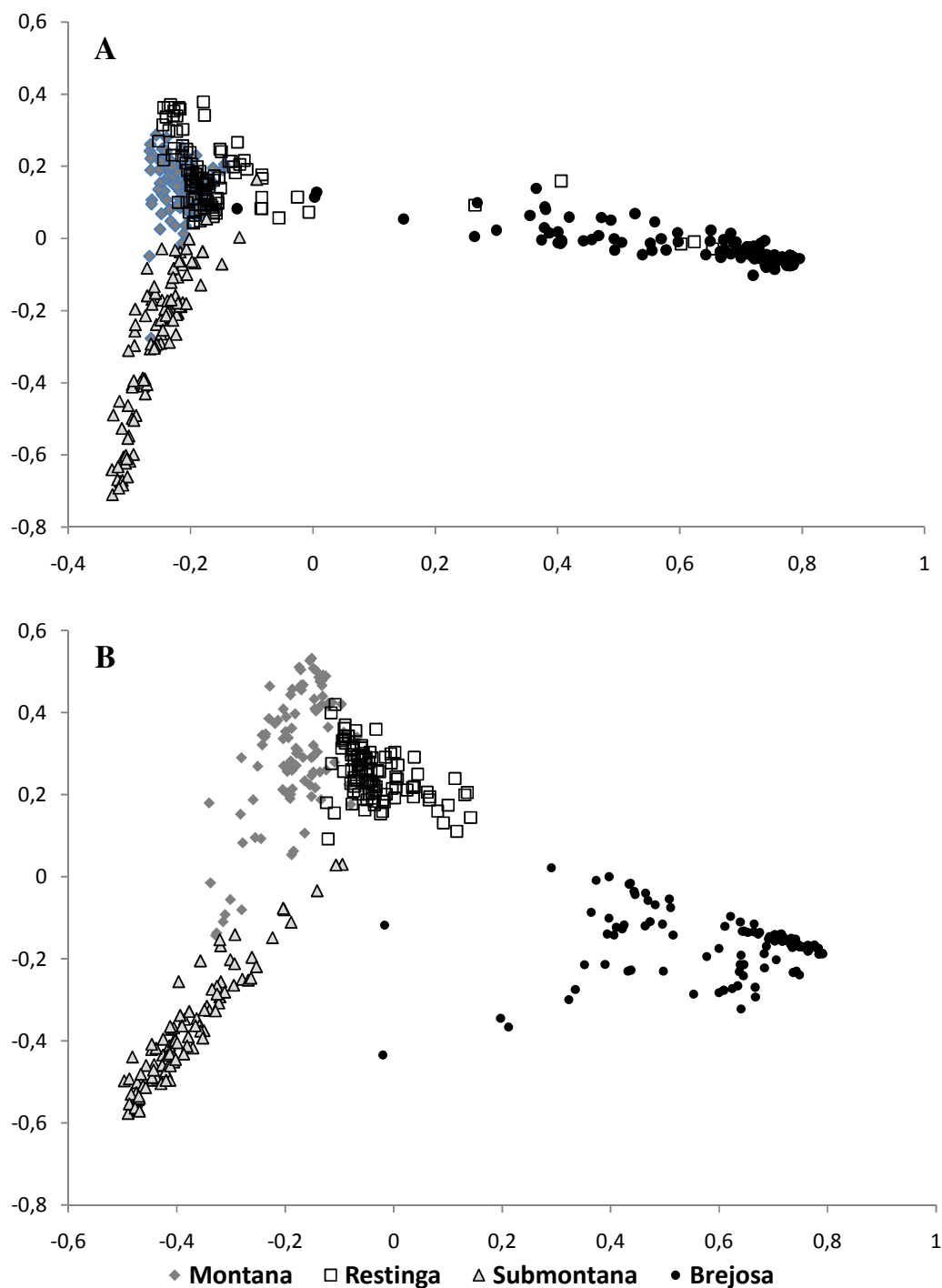


Figura 6: Diagrama de ordenação das 300 parcelas de três áreas estudadas em diferentes formações da Floresta Atlântica sulcatarinense e 100 parcelas de uma área de restinga arenosa no município de Torres (RS), gerados a partir da análise de coordenadas principais (método de distância de corda), descritos pela abundância das espécies nas uas. (A) (eixo 1 = 16,6 e eixo 2 = 10,8% da variância explicada) e pela área basal (B) (15,6; 5,2%).

O entendimento das causas e da manutenção da organização interna dessas comunidades implica na distinção de variáveis ambientais de influência sobre estas (ver capítulo 2). Aqui nos atemos em discutir esses padrões sob a ótica florística e estrutural, enfatizando a distribuição das espécies nas diferentes formações. Para observar a manutenção deste padrão em escala maior, foram selecionados 13 estudos realizados no sul e sudeste do Brasil (Tab. 4).

Tabela 4: Dados de alguns levantamentos realizados na Floresta Atlântica do sul e sudeste brasileiros, selecionados para comparações florísticas e estruturais com o presente estudo. Lat = latitude; Long = longitude Alt = altitude e Ne = número de espécies amostradas. FOD = Floresta Ombrófila Densa; M = Montana; S = Submontana; T = terras baixas; PA = Paludosa. FTUR = floresta turfosa e REST = restinga arenosa

Autor/(data)	Formação	Local/(UF)	Lat	Long	Alt(m)	Ne
Teixeira & Assis (2009)	FODM/PA2	Cristais Paulistas (SP)	20°25'	47°26'	1050	61
Rocha et al. (2005)	FODM/PA1	Coqueiral (MG)	21°09'	45°28'	840	161
Teixeira & Assis (2005)	FODM/PA3	Rio claro (SP)	22°21'	47°28'	650	49
Teixeira et al. (2008)	FODM/PA4	Rio claro (SP)	22°22'	47°28'	650	35
Sztutman & Rodrigues (2002)	FTUR(3,4)/FODT3	Pariquera (SP)	24°40'	47°48'	18	144
Reginato & Goldenberg (2007)	FODM2	Piraquara (PR)	25°29'	48°59'	1020	85
Silva (1989)	FODT2	Morretes (PR)	25°30'	48°39'	485	70
Negrelle (2006)	FODT1	Itapoá (SC)	26°04'	48°38'	9	128
Presente	FODS4	Siderópolis (SC)	28°36'	49°33'	170	107
Citadini-Zanette (1995)	FODS1	Orleans (SC)	28°21'	49°17'	145	112
Rebelo (2006)	FODS3	Laguna (SC)	28°29'	48°53'	150	122
Martins (2005)	FODS2	Siderópolis (SC)	28°35'	49°25'	140	115
Presente	FODM3	Timbé do Sul (SC)	28°44'	49°50'	500	149
Silva (2006)	FODS5	Criciúma (SC)	28°48'	49°25'	34	137
Cardoso (2010)	REST1	Torres (RS)	29°22'	49°45'	14	46
Presente	FTUR1	Araranguá (SC)	29°02'	49°31'	4	26
Jarenkow (1994)	FODM1	Morrinhos do Sul (RS)	29°21'	49°58'	450	114
Scherer et al. (2005)	REST2	Viamão (RS)	30°22'	51°00'	10	31
Dorneles & Waechter (2004)	FTUR2	Mostardas/Tavares (RS)	31°29'	51°09'	2	21
Waechter & Jarenkow (1998)	FTUR5	Rio Grande (RS)	32°30'	52°20'	3	12

O dendrograma de similaridade originado a partir de 427 espécies amostradas em 20 estudos do sul e sudeste brasileiro dividiu as formações em dois grupos: um formado pelas áreas sob influência da saturação hídrica e outro por estudos realizados em solos bem drenados (Fig. 7).

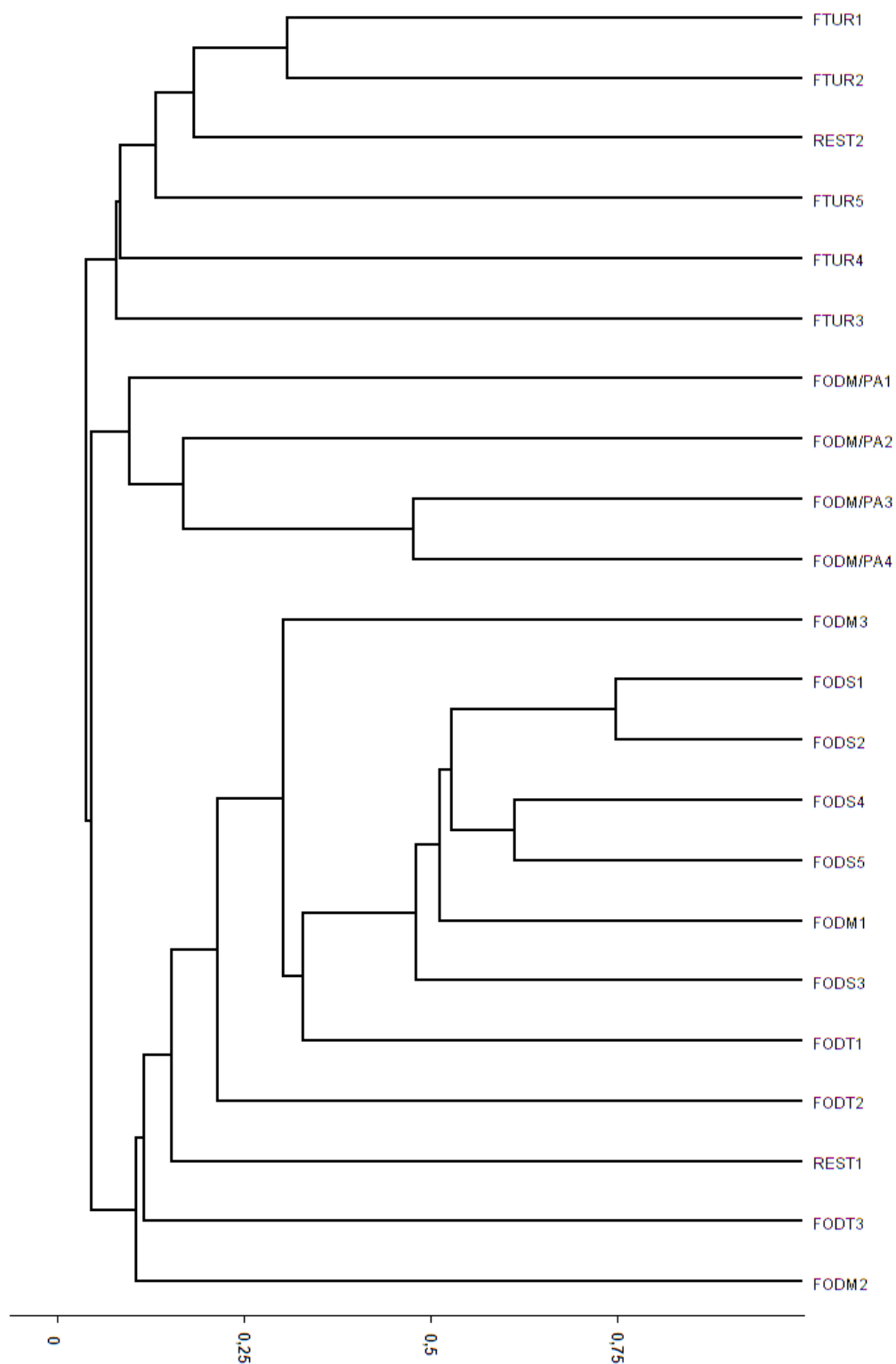


Figura 7: Análise de agrupamento (UPGMA) de estudos realizados na floresta atlântica do sul e sudeste brasileiros, agrupados pelo índice de similaridade de Jaccard. Os códigos exibidos no diagrama seguem as formações estudadas pelos autores, conforme apresentado na tabela 4.

O estudo de Sztutman & Rodrigues (2002) foi dividido conforme as formações estudadas, em florestas sobre turfa profunda, turfa rasa e morrote (solo bem drenado), o que permitiu estabelecer a relação entre os estudos realizados em florestas turfosas. As áreas turfosas, além das áreas de Sztutman & Rodrigues (2002) são representadas por Waechter & Jarenkow (1998), Dorneles & Waechter (2004) e a área deste estudo em Araranguá, as duas últimas com maior similaridade ($IS_j = 0,31$). Os estudos em solos bem drenados compreendem as formações das terras baixas, submontana e montana da Floresta Atlântica, onde Silva (2006) e a área submontana do presente estudo apresentaram maior similaridade ($IS_j = 0,61$). A análise de correspondência aplicada à matriz contendo os dados dos estudos destacados acima, mostrou separação das áreas nos dois primeiros eixos de ordenação (Fig. 8).

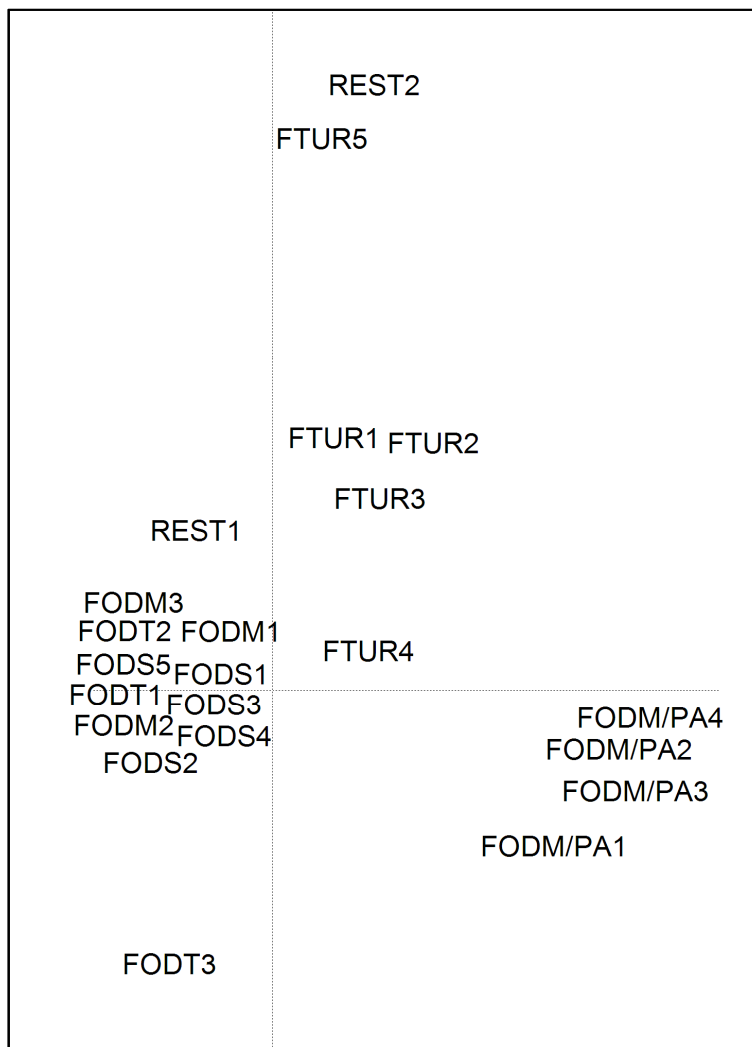


Figura 8: Diagrama de ordenação (eixo 1= 11,0 e eixo 2 = 9,9% de variância explicada), produzido por análise de correspondência dos estudos realizados na floresta atlântica do sul e sudeste brasileiro. Os códigos exibidos no diagrama seguem as formações estudadas pelos autores, conforme apresentado na tabela 4.

Embora seja considerada uma técnica descritiva e exploratória, a Análise de Correspondência (AC) simplifica dados complexos e produz análises exaustivas de informações que suportam conclusões a respeito das mesmas. Assim pode-se determinar o gradiente edáficos separando os estudos de florestas paludosas e turfosas, dos realizados em solos bem drenados.

4 DISCUSSÃO

4.1 Florística e estrutura

A baixa riqueza apresentada em Araranguá (floresta brejosa) pode ser atribuída à condição edáfica desse ambiente. As florestas higrófilas (Leitão Filho, 1982) ou florestas paludosas (Waechter 1985) são ambientes floristicamente pobres, devido à condição de saturação hídrica permanente a que estão submetidas as espécies (Rodrigues 1999). Comparando-se estudos em florestas brejosas no sul do Brasil, obteve-se o mesmo padrão ao encontrado por Waechter & Jarenkow (1998) com 12 espécies arbóreas amostradas e Dorneles & Waechter (2004) com 21 espécies.

À medida que o estresse decorrente da saturação hídrica diminui, observa-se o aumento na riqueza, como observado em formações arenosas de Restinga no Rio Grande do Sul (Scherer *et al.* 2005), que obtiveram 30 espécies. Sztutman & Rodrigues (2002) obtiveram riqueza de cinco, 46 e 112 espécies, na planície litorânea paulista em área turfosa profunda, turfosa rasa e morrote (solo bem drenado) respectivamente, associando as condições edáficas como determinantes na composição florística das florestas turfosas/brejosas. O que reforça o processo de dominância ecológica e a baixa tolerância pela grande maioria das demais espécies no ambiente brejoso.

O destaque de Myrtaceae, assim como dos gêneros *Myrcia* e *Eugenia*, aparece também em diversos estudos nas regiões Sul e Sudeste do Brasil (Negrelle 2003; Sztutman & Rodrigues 2002; Dorneles & Waechter 2004; Scherer *et al.* 2005; Negrelle 2006; Carvalho *et al.* 2008), o que denota a importância ecológica desta família na Mata Atlântica (Citadini-Zanette *et al.* 2003) e ainda pelo predomínio em Araranguá, o que pode indicar que essas espécies são adaptadas à saturação hídrica (Silva *et al.* 2009). Myrtaceae, Lauraceae, Fabaceae e Rubiaceae foram as mais representativas nas formações submontana e montana, o

que corrobora os resultados de outros estudos na Floresta Atlântica (Carvalho *et al.* 2008, Oliveira-Filho & Fontes 2000).

Os valores de densidade refletem o processo de dominância ecológica em Araranguá, caracterizado pela baixa riqueza e elevada abundância, como evidenciado por *Ocotea pulchella* e *Myrcia multiflora*, totalizando 42% dos indivíduos amostrados, com reflexo nos valores de diversidade (Waechter & Jarenkow 1998; Scarano 2002; Sztutman & Rodrigues 2002; Rocha *et al.* 2005).

Parte da estrutura de uma floresta pode ser explicada pela avaliação da distribuição diamétrica (Pires O'brien & O'brien. 1995), que reflete a dominância nas comunidades. Esta distribuição deve ser interpretada com cautela, principalmente quando associadas aos termos “populações estáveis”, “autoregenerativas”, “balanço mortalidade-recrutamento” (Lopes *et al.* 2002). Verifica-se que a maior densidade nas classes iniciais de diâmetro, compreendem espécies de interior de floresta e sub-bosque como *Cyathea delgadii*, *C. corcovadensis* e *Rudgea jasminoides*, em Timbé do Sul, *Bathysa australis*, *Alsophila setosa* e *Euterpe edulis*, em Siderópolis, e *Myrcia pulchra*, *M. Multiflora* e *Byrsonima ligustrifolia*, em Araranguá. Assim o “J invertido” é resultado de características estruturais da comunidade somado a aspectos biológicos das espécies e não de atributos isolados de populações.

A predominância de espécies do estrato inferior em classes iniciais de diâmetro pode estar relacionada a estruturação vertical da floresta, que quando mais compartimentalizada tende a maior diversidade (Guilherme *et al.* 2004). Já a floresta brejosa, em outro extremo, apresenta baixa compartimentalização, possivelmente por sua homogeneidade ambiental. A dominância ecológica observada nas formações brejosas, gera uma estratificação que diverge do padrão descrito para a Mata Atlântica *s.s.*, que segundo Veloso & Klein (1957), apresenta três estratos lenhosos (árvores, arvoretas e arbustos) bastante desenvolvidos e densos, acompanhados de um herbáceo bastante diversificado. Conseqüentemente possibilita que

árvores de interior de floresta, arvoretas e arbustos encontrem nichos ideais para seu desenvolvimento, justificando o padrão encontrado nas formações submontana e montana.

Os valores obtidos de riqueza, diversidade e abundância diferem de alguns estudos que estabelecem a diminuição desses, em função de gradientes altitudinais (Grubb 1977; Lieberman *et al.* 1996; Vásquez & Givnish 1998). A independência entre o aumento da altitude com parâmetros estruturais reforça a hipótese da altitude como gradiente indireto, agindo distintamente em diferentes áreas fisiográficas (Bellingham & Tanner 2000; Scudeller *et al.* 2001). Assim, processos locais influenciam a vegetação independente da cota altitudinal, não permitindo indicar, sem medições e análises pertinentes, quais os outros fatores que estão envolvidos nesta brusca substituição florística, como aqui observado (Meireles *et al.* 2008).

4.2 Relações florístico-estruturais

A primeira causa de maior similaridade entre áreas (padrão geográfico) deve-se a proximidade geográfica, pelas condições ambientais similares (clima, temperatura, precipitação, solo, etc.), como visto em Dorneles & Waechter (2004) e a formação brejosa do presente estudo. Entretanto, áreas distantes geograficamente, mas com condições ambientais similares, podem também apresentar similaridade em sua composição (Guarino & Walter 2005). Estes padrões podem influenciar na classificação da vegetação, ora baseada em aspectos florísticos (espécies dominantes e frequentes), ora em aspectos ambientais (Lima *et al.* 2009). Esta similaridade permite distinguir dois conjuntos florísticos podem ser descritos no presente estudo: um abrangendo as formações influenciadas pela saturação hídrica (florestas paludosas e turfosas) e outro abrangendo formações em condições bem drenadas. Esta situação evidencia a relação de independência a variação altitudinal, haja vista a distância geográfica existente entre as formações paludosas (situadas em altitudes elevadas) e

as formações turfosas (situadas na planície costeira). Esta distribuição é atribuída à restrição ou tolerância de algumas espécies a determinados hábitat, ou formações, gerando a heterogeneidade florística observada (Scudeller *et al.* 2001).

As formações da planície costeira, restingas e florestas brejosas são consideradas formações marginais da floresta atlântica, submetidas a condições ambientais extremas. Mesmo assim sua flora é composta de espécies originalmente atlânticas, que pode indicar ampla plasticidade ecológica dessas espécies (Scarano 2002, 2006) ou processos de adaptação. A presença de gêneros como *Coussapoa*, *Dendropanax*, *Ficus*, *Geonoma*, *Myrcia* e *Syagrus* são apontados como indicadores de tropicalidade (Dorneles & Waechter 2004). Além desses *Ilex*, *Ocotea* e *Geonoma*, e espécies como *Cecropia pachystachyae* e *Euterpe edulis*, foram amostrados em estudos de formações brejosas no sudeste brasileiro (extra Planície Costeira), que podem estabelecer afinidades florísticas entre essas áreas mesmo com ampla distância geográfica (Guarino & Walter 2005; Teixeira & Assis 2009).

A simples ocorrência de uma espécie não indica a restrição da espécie a determinado hábitat. Padrões de abundância devem ser também considerados e estudos recentes direcionam-se a parâmetros quantitativos para comparar a ocorrência de espécies, estabelecendo assim as relações florísticas (Scudeller 2002). Scudeller *et al.* (2001) atribuíram o conceito de “nicho estreito” às espécies restritas a determinados hábitats, onde apresentam maior abundância em relação a outros locais. *Myrcia pulchra* e *Myrcia multiflora* na floresta brejosa estudada, com 434 e 352 ind.ha⁻¹, são exemplos dessa condição, o que pode ser evidenciado na formação submontana, onde *M. multiflora* aparece com um indivíduo, indicando a preferência por condições de saturação hídrica.

Uma hipótese baseada em ocupação de nichos na estruturação comunitária assume que a comunidade é resultado da capacidade individual das espécies em sobreviverem (adaptações fisiológicas), competirem e reproduzirem-se com sucesso, em diferentes condições

ambientais, vindo a modificar a composição e a estrutura de comunidades ao longo de gradientes (Vasquez & Givnish 1998). *O. pulchella* pode ser exemplo da ocupação de nichos específicos ou de elevada plasticidade ambiental aparecendo em mais de 24% de levantamentos florísticos extra-amazônicos (Rodrigues & Nave 2001), e apresentando elevados valores de densidade em sítios úmidos de formações ciliares (Pinto *et al.* 2005).

Uma tendência observada, em relação à riqueza e diversidade, refere-se ao aumento dessas a partir da Planície Costeira em direção a sítios montanos, principalmente devido às zonas de transição (Gentry 1988; Ferraz 2004). De outro modo, este padrão em seu limite austral não se repete conforme descrito em Dorneles & Waechter (2004), mencionando a relação florística com a formação mais austral, no Taim (Waechter & Jarenkow 1998).

Reginato & Goldenberg (2007) evidenciaram a preferência de habitats com a distribuição de espécies na transição entre Floresta Ombrófila Densa montana e Floresta Ombrófila Mista (FOM), classificando as espécies quanto à preferência por determinada formação. *Lamanonia ternata* é apontada como preferencial de FOM, e está presente entre as primeiras em termos de valor de importância, em estudos fitossociológicos, em formações montanas (Maireles *et al.* 2008). No presente estudo (Timbé do Sul), aparece como segunda espécie mais importante, corroborando Reginato & Goldenberg (2007) e Maireles *et al.* (2008).

A relação entre a presença e abundância de espécies, bem como a tendência da maior riqueza em ambientes montanos, nos leva a reflexão sobre as formações marginais da floresta atlântica (florestas arenosas e paludosas) (Scarano 2002). Esta relação demonstra contrastes entre os extremos e a área nuclear da Floresta Atlântica. Enquanto a vegetação em formações quaternárias tem sua origem atlântica e quase ausência de endemismos (Rizzini 1979, Araujo 2000), no outro extremo, as formações sobre terrenos mais antigos, apresentam uma série de espécies endêmicas e padrões de distribuição disjunta, com diferentes ligações florísticas,

incluindo a floresta atlântica. Dessa forma demonstra-se a existência de ligações florísticas entre diferentes formações no domínio da Floresta Atlântica *s.s.*, comprovado pela presença/abundância de espécies entre as diferentes formações.

Este tipo de situação conduziu Ferraz *et al.* (2004) a estenderem o conceito de Mata Atlântica *stricto sensu* a formações antes consideradas distintas, baseado no agrupamento dos brejos de altitude e a formações florestais de planície costeira do Atlântico.

5 CONCLUSÕES

As formações da floresta atlântica sul catarinense, com base nos três levantamentos fitossociológicos, apresentam variação na composição florística, evidenciada pela presença e abundância de espécies características, revelando a independência das variações florístico estruturais em relação a um gradiente altitudinal.

As diferentes formações classificadas como Mata Atlântica *stricto sensu* (terras baixas, submontana e montana) mostraram-se agrupadas nas análises realizadas. Entretanto a similaridade entre áreas revelou a indefinição de seus limites.

O fator edáfico tem importante papel na diferenciação das formações consideradas marginais (floresta brejosa no presente estudo) resultando em composição diferenciada, com baixa riqueza e dominância monoespecífica, dadas por espécies adaptadas à saturação hídrica, sendo essa condição um filtro ambiental importante na estruturação das comunidades.

A elevada riqueza de formações de altitude (montana) se deve a maior heterogeneidade de ambientes, bem como às relações florísticas com outras formações (ex. Floresta Ombrófila Mista).

Os padrões obtidos nas análises de agrupamento permitem confirmar que a proximidade geográfica ou a similaridade de ambientes, podem levar a formação de comunidades igualmente similares. A distribuição espacial das espécies que conseqüentemente formarão as comunidades tem seu padrão baseado na ocupação de nichos, que podem ser amplos ou estreitos, estes últimos responsáveis pela heterogeneidade florística exibida nas formações da floresta atlântica.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AB'SABER, A.N. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. **Geomorfologia** 52:1-21.
- APG III (The Angiosperm Phylogeny Group). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society** 162(2): 105-121.
- ARAÚJO, D.S.D. 2000. **Análise florística e fitogeográfica das restingas do Estado do Rio de Janeiro**. 2000. 176f. Tese (Doutorado em Ecologia), Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro.
- BELLINGHAM, P.J. & TANNER, E.V.J. 2000. The influence of topography on tree growth, mortality, and recruitment in a tropical montane forest. **Biotropica** 32: 378-384.
- CAIAFA, A.N. & MARTINS, F.R. 2007. Taxonomic identification, sampling methods and minimum size of the tree sampled: implications and perspectives for studies in the Brazilian Atlantic rainforest. **Functional Ecosystems and Communities** 1(2):95-104.
- CARVALHO, F.A.; NASCIMENTO, M.T. & OLIVEIRA FILHO, A. 2008. Composição, riqueza e heterogeneidade da flora arbórea da bacia do rio São João, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 22(4): 929-940.
- CITADINI-ZANETTE, V.; SANTOS, R.; REMUS, G.; SOBRAL, M. 2003. Myrtaceae do sul de Santa Catarina: subsídio para recuperação de ecossistemas degradados. **Revista Tecnologia e Ambiente** 9(2): 61-75.
- CITADINI-ZANETTE, V. 1995. **Florística, fitossociologia e aspectos da dinâmica de um remanescente de mata atlântica na microbacia do rio Novo, Orleans, SC**. 1995. 249f. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- DORNELES, L.P.P. & WAECHTER, J.L. 2004. Fitossociologia do componente arbóreo na floresta turfosa do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 18: 815-824.
- EMBRAPA. 1998. **Levantamento de reconhecimento dos solos do estado de Santa Catarina**. Rio de Janeiro: EMBRAPA-CNPq. 721p.
- FERRAZ, E.M.N., ARAÚJO, E.L. & SILVA, S.I. 2004. Floristic similarities between lowland and montane areas of Atlantic Coastal Forest in Northeastern Brazil. **Plant Ecology** 174: 59-70.
- GENTRY, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 75(1): 1- 34.
- GOWER, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. **Biometrika** 53: 325-338.
- GRUBB, P.J. 1977. Control of Forest growth and tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. **Annual Review of Ecology and Systematics** 8: 83-107.
- GUARINO, E.S.G. & WALTER, B.M.T. 2005. Fitossociologia de dois trechos inundáveis de matas de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 19: 431-442.

- GUILHERME, F.A.G.; MORELLATO, P.C. & ASSIS, M.A. 2004. Horizontal and vertical tree community structure in a lowland Atlantic Rain Forest, Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** 27 (4): 725-737.
- IBGE (Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). 1992. **Manual Técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: FIBGE (Manuais Técnicos em Geociências, 1), 92p.
- IVANAUSKAS, N.M., MONTEIRO, R. & RODRIGUES, R.R. 2000. Similaridade florística entre áreas de floresta Atlântica no estado de São Paulo. *Braz. J. Ecol.* 1/2: 71-81
- JARENKOW, J. A. 1994. **Estudo fitossociológico comparativo entre duas áreas com mata de encosta no Rio Grande do Sul**. 122 f. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- KENT, M. & COKER, P. 1992. **Vegetation description and analysis**. Wiley: New York, 363p.
- LEITÃO FILHO, H.F. 1982. Aspectos taxonômicos das florestas do Estado de São Paulo. **Silvicultura em São Paulo** 16: 197-206.
- LEITÃO FILHO, H.F. 1994. Diversity of arboreal species in Atlantic rain forest. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 66: 91-96.
- LIEBERMAN, D., LIEBERMAN, M., PERALTA, R. & HARTSHORN, G.S. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. **Journal of Ecology** 84:137-152.
- LIMA, J.R.; SAMPAIO, E.V.S.B.; RODAL, M.J.N. & ARAÚJO, F.S. 2009. Composição florística da floresta estacional decídua montana de Serra das Almas, CE, Brasil. **Acta botânica brasileira**. 23(3): 756-763.
- LOPES, W.P.; SILVA, A.F.; SOUZA, A.L. & MEIRA NETO, J.A. 2002. Estrutura fitossociológica de um trecho de vegetação arbórea no parque estadual do Rio Doce – Minas Gerais, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 16(4): 443-456.
- MAGURRAN, A.E. 1988. **Ecological diversity and its measurement**. Princeton: Princeton University Press, 179p.
- MARTINS, R. 2005. **Florística, estrutura fitossociológica e interações interespecíficas de um remanescente de floresta ombrófila densa como subsídio para recuperação de áreas degradadas pela mineração de carvão, Siderópolis, SC**. 93f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- MEIRELES, L.D.; SHEPHERD, G.J. & KINOSHITA, L.S. 2008. Variações na composição florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombrófila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. **Revista Brasileira de Botânica** 31 (4): 559-574.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. 1974. **Aims and methods of vegetation ecology**. New York: Wiley, 547 p.
- NEGRELLE, R.R.B. 2003. The Atlantic forest in the Volta Velha Reserve: a tropical rain forest site outside the tropics. **Biodiversity and Conservation** 11(5): 887-919.
- NEGRELLE, R.R.B. 2006. Composição florística e estrutura vertical de um trecho de Floresta Ombrófila Densa de Planície Quaternária. **Hoehnea** 33(3): 261-289.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among atlantics forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica** 32 (4b): 793-810.

- OMETTO, J.C. 1981. Classificação climática. In: _____ **Bioclimatologia vegetal**. São Paulo: Agronômica/CERES. p. 389-404.
- ORLÓCI, L. 1967. An agglomerative method for classification of plant communities. **Journal of Ecology** 55: 195-205.
- PIELOU, E.C. 1975. **Ecological diversity**. New York, Wiley-Interscience. 165p.
- PINTO, L.V.A.; DAVIDE, A.C.; BOTELHO, S.A.; OLIVEIRA-FILHO, A.; MACHADO, E.L.M.M. 2005. Distribuição das espécies arbóreo-arbustivas ao longo do gradiente de umidade do solo de nascentes pontuais da bacia hidrográfica do ribeirão Santa Cruz, Lavras, MG. **Cerne** 11(3): 294-305.
- PIRES-O'BRIEN, M.J.; O'BRIEN, C.M. 1995. **Ecologia e modelamento de florestas tropicais**. Belém: FCAP/Serviço de Documentação e Informação. 400 p.
- REBELO, M. A. 2006. **Florística e fitossociologia de um remanescente florestal ciliar: subsídio para a reabilitação da vegetação ciliar para a microbacia do rio Três Cachoeiras, Laguna, SC**. 2006. 143 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) – Universidade do Extremo Sul Catarinense, Criciúma.
- REGINATO, M. & GOLDENBERG, R. 2007. Análise florística, estrutural e fitogeográfica da vegetação em região de transição entre as Florestas Ombrófila Mista e Densa Montana, Piraquara, Paraná, Brasil. **Hoehnea** 34: 349-364.
- RIZZINI, C.T. 2000. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. 2. ed. São Paulo: Edusp. Vol. 2. 375p.
- ROCHA, C.T.V.; CARVALHO, D.A.; FONTES, M.A.L.; VAN DEN BERG, E. & MARQUES, J.J.G.S.M. 2005. Comunidade arbórea de um continuum entre floresta paludosa e de encosta em Coqueiral, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 28: 203-218.
- RODRIGUES, R.R. & NAVE, A.G. 2001. Heterogeneidade florística das matas ciliares. In: RODRIGUES, R.R. & LEITÃO FILHO, H. **Matas ciliares: conservação e recuperação**. 2. ed. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo/Fapesp. pp. 45-71.
- RODRIGUES, R.R. 1999. A vegetação de Piracicaba e municípios de entorno. **Circular Técnica IPEF** 189: 1-20.
- SCARANO, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany** 90: 517-524.
- SCARANO, F.R. 2006. Plant community structure and function in a swamp forest within the Atlantic rain forest complex: a synthesis. **Rodriguésia** 57: 491-502.
- SCHERER, A.; MARASCHIN-SILVA, F. & BAPTISTA, L.R.M. 2005. Florística e estrutura do componente arbóreo de matas de Restinga arenosa no Parque Estadual de Itapuã, RS, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 19: 717-726.
- SCUDELLER, V.L. & MARTINS, F.R. 2003. Fitogeo -Um Banco de Dados Aplicado à Fitogeografia. **Acta Amazonica** 33(1): 9-21.
- SCUDELLER, V.V.; MARTINS, F.R. & SHEPHERD, G.J. 2001. Distribution and abundance of arboreal species in the Atlantic Ombrophilous Dense Forest in southeastern Brasil. **Plant Ecology** 152(2): 185-199.

- SILVA, A.C.; VAN DEN BERG, E., HIGUCHI, P.; OLIVEIRA-FILHO, A.; MARQUES, J.J.G.S.M.M.; APPOLINÁRIO, V; PIFANO, D.S.; OGUSUKU, L.M. & NUNES, M.H. 2009. Florística e estrutura da comunidade arbórea em fragmentos de floresta aluvial em São Sebastião da Bela Vista, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 32 (2): 283-297.
- SILVA, A.C.; VAN DEN BERG, E.; HIGUCHI, P. & OLIVEIRA FILHO, A.T. 2007. Comparação florística de florestas inundáveis das regiões Sudeste e Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 30: 257-269.
- SILVA, F.C. 1989. Composição florística e estrutura fitossociológica da floresta tropical ombrófila da encosta atlântica no município de Morretes (Paraná). **Boletim de Pesquisa Florestal** 18/19: 31-49.
- SILVA, R.T. 2006. **Florística e estrutura da sinúsia arbórea de um fragmento urbano de floresta ombrófila densa do município de Criciúma, Santa Catarina**. 61 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - Universidade do Extremo Sul Catarinense, Criciúma.
- SMITH, A.R.; PRYER, K.M.; SCHUETTPELZ, E.; KORALL, P.; SCHNEIDER, H. & WOLF, P.G. 2006. A classification for extant ferns. **Taxon** 55(3):705-731.
- SZTUTMAN, M. & RODRIGUES, R.R. 2002. O mosaico vegetacional numa área de floresta contínua da planície litorânea, Parque Estadual da Campina do Encantado, Pariquera - Açu, SP. **Revista Brasileira de Botânica** 25(2): 161-176.
- TEIXEIRA, A.P. & ASSIS, M.A. 2009. Relação entre heterogeneidade ambiental e distribuição de espécies em uma floresta paludosa no município de Cristais Paulista, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasílica** 23(3): 843-853.
- TEIXEIRA, M.B.; COURA NETO, A.B.; PASTORE, U. & RANGEL FILHO, A.L. R. Vegetação. 1986. In: **Folha SH.22 Porto Alegre e parte das folhas SH.21 Uruguaiana e SI.22 Lagoa Mirim: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação, uso potencial da terra**. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro: IBGE, pp. 541- 632. (Levantamento de Recursos Naturais, v. 33).
- VÁZQUEZ, J.A. & GIVNISH, T.J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. **Journal of Ecology** 86 (6): 999-1020.
- VELOSO, H.P. & KLEIN, R.M. 1957. As comunidades e associações vegetais da mata pluvial do sul do Brasil. I. As comunidades do mun. de Brusque, SC. **Sellowia** 9: 81-235.
- WAECHTER, J.L. & JARENKOW, J.A. 1998. Composição e estrutura do componente arbóreo nas matas turfosas do Taim, Rio Grande do Sul. **Biotemas** 11(1): 45-69.
- WAECHTER, J.L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. **Com. Mus. Ciênc. PUCRS, Série Botânica** 33: 49-68.
- WIENS, J.J & DONOGHUE, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends Ecol. Evol.** 19(12): 639-644.

CAPÍTULO 2

**INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE AMBIENTAL NA SINÚSIA
ARBÓREA DE TRÊS FORMAÇÕES NA FLORESTA ATLÂNTICA SUL
CATARINENSE: UMA ABORDAGEM EM MICRO E MESOESCALA**

RESUMO

A diversidade em florestas tropicais vem sendo objeto de muitos estudos no âmbito da ecologia vegetal. Assim o presente estudo objetivou determinar e avaliar possíveis correlações entre as variações na estrutura do componente arbóreo (abundância específica), em função de alguns fatores ambientais (topográficos, edáficos e de luminosidade) e avaliar as relações em diferentes escalas de abordagem (micro e mesoescala). As áreas de estudo compreendem três remanescentes florestais localizados em três municípios no sul de Santa Catarina (Araranguá, Siderópolis e Timbé do Sul). Foram registrados todos os indivíduos arbóreos, vivos, com $DAP \geq 5$ cm. Variáveis ambientais foram obtidas por parcelas, a partir das análises químicas e texturais de amostras superficial de solo (0-20 cm de profundidade), de levantamento topográfico e de fotografias hemisféricas. As relações entre espécies e variáveis foram avaliadas através de análise de correspondência canônica – CCA. As variáveis ambientais relacionadas a vegetação foram diferentes entre as três áreas. Em microescala o desnível apresenta-se como determinante na distribuição de espécies, principalmente por alterações no regime hidrológico. Em mesoescala, a elevação assume o papel de gradiente indireto em relação a outras variáveis ambientais. Fatores determinísticos demonstraram importante variação entre escalas, sugerindo, em mesoescala, correlações a partir de gradientes indiretos, e em microescala, a partir de gradientes diretos e de recursos. A distribuição de espécies ao longo de gradientes demonstrou a preferência de habitats, evidenciando a diferenciação de nichos e a partição de recursos como importantes na coexistência de espécies, condicionando suas interpretações à escala de abordagem.

Palavras-chave: mesoescala, CCA, heterogeneidade ambiental, nichos, floresta atlântica diversidade florestal.

1 INTRODUÇÃO

A diversidade em florestas tropicais tem despertado o interesse de naturalistas há longo tempo, sendo objeto de muitos estudos no âmbito da ecologia vegetal, especialmente nas últimas décadas (Uriarte *et al.* 2004). Grande parte desses estudos se destina a estabelecer os mecanismos que determinam e que mantêm a diversidade, a abundância e a coexistência de espécies nos mais variados ambientes (Phillips *et al.* 2003).

Para elucidar esses mecanismos, diversas teorias e modelos foram propostos, incluindo os clássicos trabalhos de Janzen (1970) e Connell (1971), que enfatizam a mortalidade compensatória ou ainda a heterogeneidade de recursos (Tilman 1982), bem como aspectos relacionados ao recrutamento de novos indivíduos (Chesson & Warner 1981). Entretanto, permanece a dificuldade de interpretação dos padrões vegetacionais, devido ao desconhecimento de variáveis determinísticas (Hiura 2001) e também pela raridade de várias espécies, especialmente nos ambientes tropicais (Leigh Jr. *et al.* 2004)

Ricklefs (1977) aponta a heterogeneidade ambiental (HA) como um dos fatores preponderantes na manutenção da diversidade, promovendo um gradiente de condições não homogêneas para o estabelecimento de novos indivíduos, e assim fornecendo a base para a divisão de recursos e a coexistência de espécies.

Estudos relacionados à HA vêm sendo desenvolvidos em larga escala em florestas paleotropicals e no continente americano (ex: Barro Colorado, Panamá). Tais estudos têm focado principalmente as relações de espécies com gradientes de luminosidade (Denslow 1980, 1987; Hubbell *et al.* 1999; Webb & Peart 2000) e mais recentemente as relações com variáveis edáficas e topográficas (Clark *et al.* 1998; Webb & Peart 2000; Harms *et al.* 2001; Potts *et al.* 2002; Gilbert & Lechowicz 2004; Kubota *et al.* 2004; Maltez-Mouro *et al.* 2005; Paoli *et al.* 2006; Yamada *et al.* 2007). No Brasil, destacam-se os trabalhos de Oliveira-Filho

et al. (1990, 1994, 1998), Cardoso & Schiavini (2002), Botrel *et al.* (2002), Dalanesi *et al.* (2004), Machado *et al.* (2004), van den Berg & Santos (2004), Carvalho *et al.* (2005) e Rodrigues *et al.* (2007), na região Sudeste do Brasil. No sul, figuram os trabalhos de Araujo *et al.* (2004), Budke *et al.* (2007) e Giehl & Jarenkow (2008). Em Santa Catarina, inexistem estudos dessa natureza.

A HA vem sendo atualmente discutida em inúmeros trabalhos, com novas abordagens, principalmente relacionadas a padrões de distribuição espacial e temporal das espécies, gerados pela diferenciação de nichos (Chazdon *et al.* 1999; Silvertown 2004), ou ainda por distúrbios naturais, principalmente associados ao processo de dinâmica de clareiras (Molino & Sabatier 2001). Ambas as hipóteses, baseadas no nicho ou em distúrbios, apontam para uma complexa relação das espécies com variáveis, sejam elas bióticas, abióticas ou uma combinação delas.

A diferenciação de nichos se mantém como uma hipótese importante para explicar a manutenção da diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais (Ashton 1969; Connell, 1978; Leigh 1999). Esta diferenciação se manifesta à medida que diferentes espécies arbóreas melhor se adaptam a distintas condições de habitats, onde tornam-se mais competitivas, dominantes e relativamente mais abundantes (Hubbell & Foster 1983; Tilman & Pacala 1993).

A forma como as variáveis (bióticas e abióticas) agem nas relações planta-ambiente são tratadas geralmente em escalas locais (microescala), o que impede a generalização para escalas maiores (meso e macroescala) (Clark *et al.* 1998), sendo a definição adequada da escala de abordagem essencial na determinação de nichos preferenciais (Austin *et al.* 2007). A definição de micro e mesoescala é estabelecida com base em distâncias geográficas, onde a microescala (escala local) aplica-se a determinação de parâmetros locais, como riqueza e diversidade de comunidades vegetais, enquanto a mesoescala implica na amostragem de

diferentes formações dentro de uma área específica, que abrange em torno de 100 km² (Clark *et al.* 1998).

As diferentes formas de abordagem implicam em uma análise de como as variáveis interagem com padrões vegetacionais. As ambientais podem ser classificadas de três formas: indireta, direta e fonte de recurso. Indireta são as que não têm implicações fisiológicas nas plantas (altitude, latitude, longitude), estando sua correlação ligada à localização e a variáveis dependentes, como o clima e a precipitação. Como direta enquadraram-se variáveis que influenciam no desenvolvimento, mas não são metabolizadas pelas plantas, como temperatura e pH, enquanto que gradientes de fonte de recurso são aqueles que estão ligados ao desenvolvimento, como água, luz e nutrientes (Austin 2002; Petřík & Wild 2006). As categorias criadas podem ser modificadas à medida que existam variações no ambiente, como a água, que pode ser um recurso, mas ao mesmo tempo, em ambientes saturados, torna-se um gradiente indireto relacionado às condições anaeróbicas, devido ao alagamento.

Abordagens dessa natureza, na Floresta Atlântica brasileira, são trazidas por Durigan *et al.* (2008), que relatam a existência de dois conjuntos florísticos em seu domínio, sendo um formado pelas florestas ombrófilas (densas e mistas), onde não há uma sazonalidade climática marcada, e outro formado por florestas estacionais, em regiões com clara ocorrência de um período de déficit hídrico ao longo do ano. Dessa forma, se o clima (gradiente indireto) determina a decidualidade ao nível de macro e mesoescala, o relevo e o solo (gradiente direto), interferindo sobretudo na disponibilidade de água (recurso), as determinam em nível local, o que pode implicar em variação interna na vegetação (Oliveira-Filho *et al.* 1998) e na ocorrência de encaves vegetacionais (Ivanauskas *et al.* 2000).

Partindo-se da premissa que espécies se distribuem ao longo de gradientes ocupando nichos específicos, o presente estudo objetivou determinar e avaliar possíveis correlações entre as variações na estrutura do componente arbóreo (abundância específica), em função de

alguns fatores ambientais (topográficos, edáficos e de luminosidade) e avaliar as relações em diferentes escalas de abordagem (micro e mesoescala).

A hipótese que norteia o trabalho é que a heterogeneidade ambiental (gradientes indiretos) gera sítios específicos (gradientes diretos em escala local), onde as espécies presentes mantêm maior abundância no seu nicho preferencial (baseado no recurso), e que a distância geográfica (escala regional) influencia nas relações florístico-estruturais, com variáveis abióticas distintas, agindo na composição e estrutura vegetacional. Foram elaboradas as seguintes questões: a escala de abordagem modifica os gradientes ambientais que geram o padrão de distribuição das espécies arbóreas em diferentes formações na Floresta Atlântica? As espécies respondem igualmente às mesmas variáveis em diferentes escalas de abordagem (micro e mesoescala)? As categorias de gradientes (direto, indireto e recursos) sofrem variações conforme as diferentes formações na Floresta Atlântica?

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

As áreas de estudo compreendem três remanescentes florestais localizados em três municípios na região sul de Santa Catarina. No município de Araranguá (29°02'S e 49°31'W), a área compreende uma floresta brejosa em restinga (Formações Pioneiras, senso IBGE, 1992), com altitude variando entre 3,3 e 4,15 e o desnível variando de 0 a 2,9 m. Em Siderópolis (28°36'S e 49°33'W), a área localiza-se na Floresta Ombrófila Densa (FOD) submontana, com altitude variando de 159 m a 176 m e o desnível de 0,6 a 9,24 m (Fig 4A). Em Timbé do Sul (28°44'S e 49°50'W), em FOD montana, a altitude variou de 441 m a 515 m, com desnível variando de 2 m a 11 m (informações mais detalhadas podem ser encontradas no Capítulo 1).

2.2 Amostragem da vegetação e variáveis ambientais

Em cada uma das áreas, foram amostradas todas as árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou maior a 5 cm, em parcelas de 1 ha, divididas em unidades amostrais de 10 x 10 m (Capítulo 1). Para a delimitação das famílias, seguiram-se as propostas de Smith *et al.* (2006), para monilófitas, e APG III (2009), para angiospermas.

O levantamento planialtimétrico de cada parcela foi executado segundo as normas da ABNT – NBR 13.133 (1994), extraindo-se duas variáveis topográficas de cada unidade amostral: cota média, obtida pela média das quatro cotas dos vértices, e desnível, obtida da diferença entre as cotas máxima e mínima.

O solo foi classificado em campo, por semelhanças de perfil, e confirmado a partir da leitura do mapa de solos organizado segundo o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (EMBRAPA 1999), pela Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa

Catarina, como parte integrante dos Estudos Básicos Regionais de Santa Catarina (Dufloth *et al.* 2005). No centro de cada parcela, foram coletadas amostras de solo, com trado holandês, a uma profundidade de 0-20 cm, afastada a serapilheira, e realizadas análises químicas e texturais referentes a: textura (% de argila), pH, índice SMP, fósforo, potássio, matéria orgânica, alumínio, cálcio, magnésio, sódio, H^+Al , soma de bases, capacidade de troca de cátions (CTC) e saturação bases (V). A incidência de luz (luminosidade) nas u.a. foi obtida por fotografias hemisféricas no centro de cada uma, e estimada a percentagem de abertura do dossel, com o auxílio do software Gap Light Analyzer–GLA 2.0 (Frazer *et al.* 1999).

2.3 Análise dos dados

As correlações entre os gradientes ambientais e vegetacionais, foram determinadas por análise de correspondência canônica (CCA) (ter Braak 1987), utilizando o programa CANOCO 4.5 (ter Braak & Smilauer 2002). A matriz de abundância das espécies foi constituída pelo número de indivíduos por unidade amostral, das espécies que apresentaram no mínimo 10 indivíduos na área amostral. Os valores de abundância foram transformados pela expressão $\ln(x+1)$ (\ln é o logaritmo natural) antes da ordenação, a fim de atenuar efeitos de alguns valores maiores (ter Braak 1995). A matriz de variáveis ambientais consistiu das 13 variáveis químicas e texturais do solo, duas variáveis topográficas (elevação e desnível) e a luminosidade.

As variáveis ambientais foram avaliadas quanto à relação com a matriz de espécies, por meio de testes de permutação de Monte Carlo ($\alpha = 0,05$; Manly 1991) e removidas em caso de não apresentarem associação significativa. As variáveis expressas em percentuais foram transformadas pela expressão $\text{Arcsen}(\sqrt{x/100})$. Para determinar as relações entre espécies e variáveis em micro e meso escala, procedeu-se uma CCA conjunta com as três áreas estudadas e uma análise para cada área separadamente. Foi realizada uma CCA

preliminar a fim de eliminar as variáveis fracamente correlacionadas ou redundantes. Calculou-se, ainda, o coeficiente de correlação de Spearman (Zar 1996) entre abundância das espécies utilizadas na CCA e o valor das variáveis ambientais selecionadas.

3 RESULTADOS

Foram amostradas 195 espécies das quais 92 foram utilizadas nas análises em mesoescala (Capítulo 1). Em microescala, foram construídas matrizes com 58 espécies para Timbé do Sul, 28 para Siderópolis e 13 para Araranguá.

3.1 Variáveis Ambientais

Os solos das áreas de estudos compreenderam Neossolos Litólicos na formação montana, Associação de solos Litólicos Eutróficos + Cambissolo Eutrófico na submontana na floresta brejosa . Os valores de CTC foram considerados altos nas três áreas, a Soma de Bases (S) apresentou valores médios em Timbé do Sul e Siderópolis e altos em Araranguá, ao passo que a Saturação por Bases (V) apresentou valores considerados muito baixos em Araranguá (Tab.1).

Tabela 1. Variáveis topográficas, químicas e texturais do solo e de luminosidade em três formações da Floresta Atlântica sulcatarinense. Os valores são médias \pm desvios padrão; as médias seguidas de letras iguais não apresentam diferenças significativas, e diferentes sim, em testes de Tukey ($p < 0,05$), aplicados após análises de variância para cada variável.

Variáveis	Montana	Submontana	Brejosa
Textura (% de argila)	29,69 \pm 6,6 ^a	45,33 \pm 7,1 ^b	10,26 \pm 1,86 ^c
pH em H ₂ O	4,72 \pm 0,4 ^a	4,44 \pm 0,25 ^b	3,5 \pm 0,18 ^c
Fósforo - P ⁺³ (ppm)	1,69 \pm 0,6 ^a	3,1 \pm 0,74 ^b	17,98 \pm 6,01 ^c
Potássio - K ⁺ (ppm)	150 \pm 110,78 ^a	94,14 \pm 38,58 ^b	71,63 \pm 28,55 ^b
Matéria orgânica - MO (%(m/v))	5,62 \pm 3,32 ^a	3,57 \pm 1,16 ^b	>10 \pm 0 ^c
Alumínio - Al ⁺³ (cmolc/L)	4,54 \pm 2,61 ^a	6,06 \pm 1,99 ^b	3,32 \pm 0,8 ^c
Cálcio - Ca ⁺² (cmolc/L)	2,64 \pm 2,86 ^a	2,04 \pm 1,12 ^a	6,67 \pm 1,46 ^b
Magnésio - Mg ⁺² (cmolc/L)	1,82 \pm 1,18 ^a	1,92 \pm 0,9 ^a	3,4 \pm 0,65 ^b
Sódio - Na ⁺ (ppm)	21,44 \pm 7,91 ^a	18,8 \pm 9,38 ^a	133,9 \pm 113,21 ^b
H+Al (cmolc/L)	22,56 \pm 9,42 ^a	31,01 \pm 9,84 ^b	133,1 \pm 34,62 ^c
Soma Bases - S (cmolc/L)	4,95 \pm 4,06 ^a	4,3 \pm 2 ^a	10,86 \pm 1,89 ^b
Capacidade de troca de cátions - CTC (cmolc/L)	27,51 \pm 6,35 ^a	35,28 \pm 8,53 ^b	143,97 \pm 34,7 ^c
Saturação Bases - V (%)	21,48 \pm 21,41 ^a	14,14 \pm 11,68 ^b	8,08 \pm 3,14 ^c
Cota média (m)	475,36 \pm 20,3 ^a	167,27 \pm 4,07 ^b	3,63 \pm 0,11 ^c
Desnível (m)	5,39 \pm 1,73 ^a	4,43 \pm 1,68 ^b	0 \pm 0,1 ^c
Luminosidade (% de abertura do dossel)	10,21 \pm 2,67 ^a	18,4 \pm 3,26 ^b	12,96 \pm 3,13 ^c

Cátions essenciais como Ca^{+2} , Mg^{+2} e K^{+} tiveram seus valores variando de médios a altos em Timbé do Sul e Siderópolis, e altos em Araranguá. Os valores de P^{+3} foram considerados baixos nas formações de encosta e variaram de baixo a médio em Araranguá.

A maioria das variáveis químicas e texturais dos solos diferiram significativamente entre as três áreas, onde Araranguá se mostrou distinta em todas as variáveis, exceto nos teores de K^{+} , que não diferiram de Siderópolis. Valores de Ca^{+2} , Mg^{+2} , Na^{+} e S não apresentaram diferenças significativas entre Siderópolis e Timbé do Sul.

O pH, ainda que significativamente diferente, apresentou-se baixo nas três áreas, caracterizando solos ácidos. As principais diferenças obtidas foram relacionadas aos níveis de matéria orgânica (MO) e à textura, esta última determinando ambientes mal drenados (Araranguá), bem drenados (Siderópolis) e acentuadamente drenados (Timbé do Sul).

Devido à amplitude da distribuição das áreas de estudo, da Planície Costeira às encostas, as variáveis elevação e desnível variaram significativamente entre as três áreas.

3.2 Ordenação das parcelas e espécies em microescala

A variância acumulada nos eixos de ordenação para as três áreas estudadas foram 16,9% de variância acumulada na formação montana, 9,4% na submontana e 8,5% na floresta brejosa. Apesar da baixa variância acumulada, os dois primeiros eixos apresentaram correlação entre espécies-ambiente de 0,91 e 0,59 ($p < 0,001$) na formação montana e 0,65 e 0,56 ($p < 0,01$) na submontana, enquanto na floresta brejosa apenas o primeiro eixo mostrou correlação (0,56, $p < 0,001$), sugerindo que em condições ambientais extremas poucas variáveis influenciaram na distribuição de espécies ou que não há substituição das mesmas.

As correlações ponderadas demonstraram relação entre as variáveis químicas do solo em resposta às variações topográficas (desnível) nas formações de encosta (Timbé do Sul e

Siderópolis), e o oposto foi verificado em Araranguá, que por sua condição homogênea, apresentou baixa correlação entre variáveis (Tab. 2).

Tabela 2. Análise de correspondência canônica (CCA): correlações internas ('intra-set') nos dois primeiros eixos de ordenação e matriz de correlações ponderadas, para as variáveis ambientais das três áreas de estudo, na floresta atlântica sulcatarinense. Correlações com valores absolutos $\geq 0,50$ estão indicadas em negrito.

Correlações ponderadas								
Montana	eixo 1	eixo2	pH	Al	H+Al	V	Elevação	Desnível
pH	0,32	0,26						
Al	-0,41	-0,18	-0,79					
H+Al	-0,32	-0,26	-0,80	0,84				
V	0,48	0,33	0,90	-0,87	-0,90			
Elevação	-0,27	-0,06	-0,03	0,09	0,10	-0,09		
Desnível	-0,34	0,35	-0,03	0,13	0,08	-0,06	0,38	
Luz	-0,11	0,05	-0,09	0,07	0,02	-0,10	-0,91	-0,29
Submontana			pH	Al	H+Al	V	Elevação	Desnível
pH	-0,31	-0,28						
Al	0,38	0,02	-0,82					
H+Al	0,36	0,31	-0,82	0,77				
V	-0,31	-0,24	0,93	-0,86	-0,85			
Elevação	0,24	0,02	-0,34	0,38	0,34	-0,33		
Desnível	-0,50	-0,02	0,03	-0,03	-0,05	0,04	-0,23	
Luz	-0,12	0,37	-0,33	0,17	0,32	-0,31	0,21	0,11
Brejosa			pH	Al	H+Al	V		
pH	0,33	-0,11						
Al	-0,39	0,16	-0,87					
H+Al	-0,35	0,06	-0,73	0,76				
V	0,34	-0,13	0,73	-0,67	-0,77			
Luz	0,52	0,10	0,35	-0,39	-0,34	0,31		

A ordenação das parcelas no primeiro eixo de ordenação na formação montana (Fig. 1A) evidenciou a influência do desnível e de variáveis químicas do solo, na distribuição das espécies na comunidade, e o segundo eixo não apresentou correlações significativas. Na formação submontana (Fig. 1C), o primeiro eixo de ordenação foi relacionado ao desnível, enquanto no segundo o foram H+Al, CTC e V, demonstrando que em formações de encosta, o desnível age como variável indireta no gradiente vegetacional. Na floresta brejosa (Fig. 1E), nenhuma variável apresentou correlação significativa ($\geq 0,50$) com os eixos de ordenação,

sendo a luminosidade (% de abertura do dossel) e fósforo (P^{+3}) as variáveis com valores mais elevados.

No ambiente montano (Fig. 1B), houve a separação de espécies ocorrentes em áreas com declividade acentuada. A correlação de Spearman evidenciou esta condição para algumas espécies no gradiente ($P < 0,01$), *Hieronyma alchorneoides*, *Schefflera angustissima*, *Piptocarpha tomentosa* e *Lamanonia ternata*. Espécies correlacionadas positivamente às variáveis químicas do solo estão relacionadas com declividades menores e dossel mais estruturado, destacando-se *Pisonia zapallo*, *Myrcia tijuensis*, *Chrysophyllum inornatum*, *Citronella paniculata* e *Trichilia lepidota*, espécies que se mostraram correlacionadas positivamente com variáveis químicas, se mostraram negativamente ao desnível.

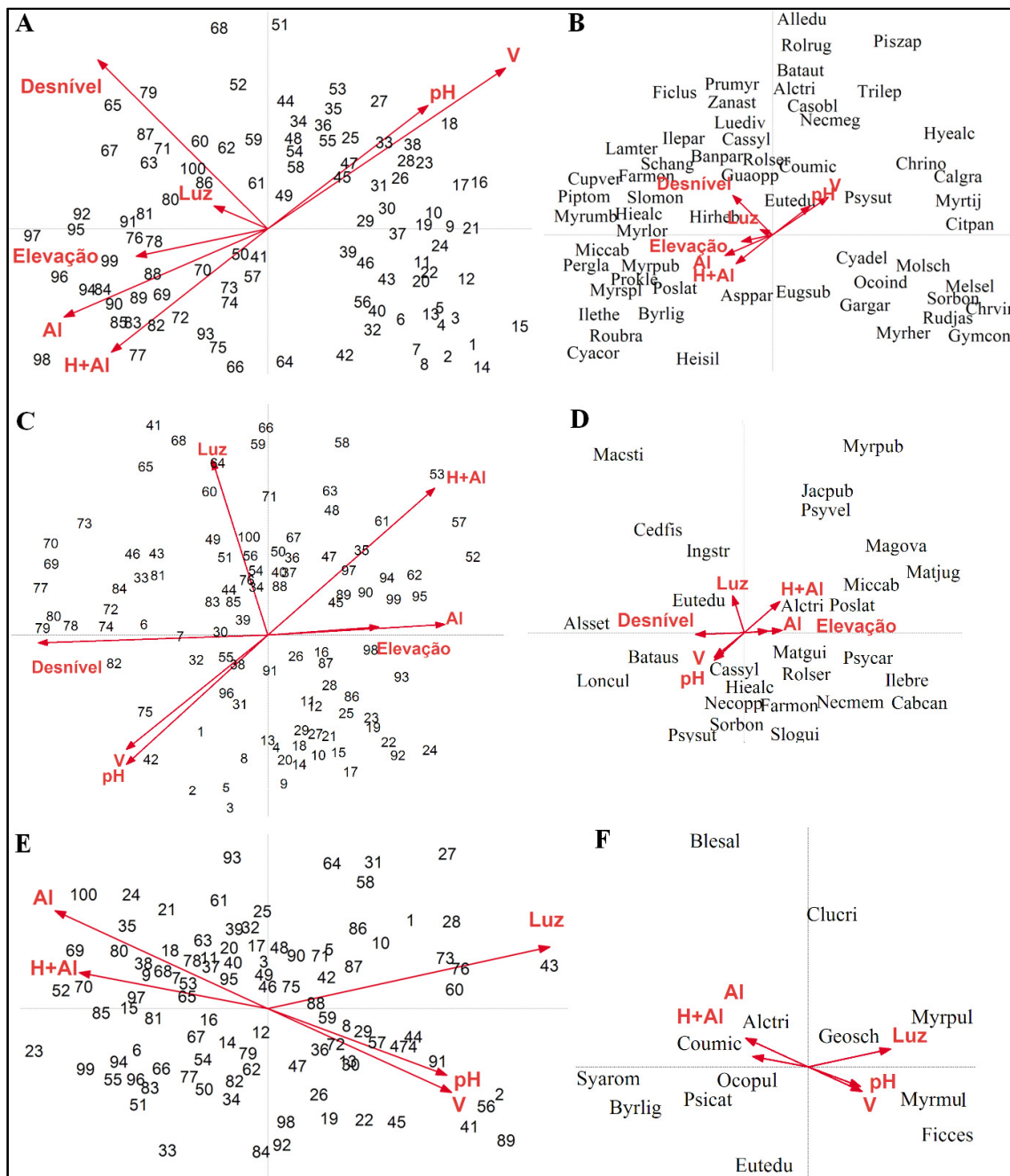


Figura 1: Análise de correspondência canônica: diagramas de ordenação das parcelas (A; C; E) e espécies (B; D; F) em Timbé do Sul (A e B), Siderópolis (C e D) e Araranguá (E e F) baseada na distribuição do número de indivíduos das espécies. As parcelas são identificadas pelo seu número e as espécies pelo seu acrônimo (três letras iniciais do gênero e três do epíteto específico); os nomes completos das espécies constam na tabela 1 do Capítulo 1 e, das variáveis edáficas, segundo a Tabela 1 acima.

Na formação submontana (Fig. 1D), o padrão se repete, com a declividade gerando gradiente de fertilidade ao longo da área estudada, com destaque para *Bathysa australis*, *Euterpe edulis* e *Alsophila setosa* correlacionadas positivamente com desnível e saturação por bases.

Na floresta brejosa (Fig. 1F), devido à condição homogênea relacionada à saturação hídrica, não existe variação nos níveis de fertilidade, bem como alterações topográficas capazes de gerar heterogeneidade de recursos. Dessa forma este ambiente se caracteriza por espécies que se adaptaram a tais condições, podendo indicar preferência de habitats por parte delas ou ainda a ampla plasticidade ecológica.

3.3 Ordenação das parcelas e espécies em mesoescala

Os autovalores da CCA foram altos, (inércia total = 7,507) demonstrando a existência de um gradiente longo, com substituição praticamente completa de espécies. Os eixos da CCA explicaram em conjunto 20,1%, produzindo valores altos para as correlações espécies-ambiente nos eixos 1 e 2: 0,97 e 0,93, respectivamente. Além disso, os testes de permutação de Monte Carlo indicaram, para os dois eixos de ordenação, que os gradientes das abundâncias das espécies diferem significativamente de padrões aleatórios ($P < 0,001$).

As correlações das variáveis ambientais com o primeiro eixo de ordenação foram, em ordem decrescente H+Al, Elevação, Desnível e pH (Tab. 3). As correlações ponderadas mostraram também inter-relações entre as variáveis, destacando-se as relações entre as variáveis topográficas (elevação e desnível) com as variáveis químicas dos solos, evidenciando um gradiente topográfico-edáfico com influência sobre a distribuição de espécies.

Tabela 3. Análise de correspondência canônica (CCA): correlações internas (“intra-set”) nos dois primeiros eixos de ordenação e matriz de correlações ponderadas, para as variáveis ambientais utilizadas na análise. Correlações com valores absolutos $\geq 0,5$ estão indicadas em negrito.

	Correlações ponderadas							
	eixo 1	eixo 2	pH	Al	H+Al	V	Elevação	Desnível
pH	-0,83	-0,02						
Al	-0,32	0,32	-0,14					
H+Al	0,91	-0,12	-0,88	-0,15				
V	-0,28	-0,06	0,70	-0,68	-0,42			
Elevação	-0,85	-0,45	0,74	0,14	-0,76	0,25		
Desnível	-0,83	0,03	0,70	0,29	-0,77	0,21	0,75	
Luz	0,13	0,69	-0,15	0,22	0,03	-0,16	-0,45	-0,10

A ordenação das parcelas no primeiro eixo de ordenação (Fig. 2A) evidencia a separação das três áreas de estudo, em diferentes setores do diagrama, reforçando a heterogeneidade existente nas formações da Floresta Atlântica

O primeiro eixo da CCA separou as parcelas das formações submontana e montana no lado esquerdo do diagrama, influenciados principalmente por variáveis topográficas (elevação e desnível) e químicas do solo (pH e V). No outro extremo do gradiente, aparece a floresta brejosa de Araranguá, influenciada por sua condição edáfica e de saturação hídrica e de elevado valor de H+Al.

O gradiente topográfico-edáfico observado na ordenação das parcelas indica a diminuição da disponibilidade de bases, da fração argilosa e suavização do desnível da formação montana em direção à planície. A ordenação das espécies (Fig. 2B) sugere a discriminação das espécies em duas situações: aquelas tolerantes ao estresse hídrico e a toxidez imposta por H+Al em Araranguá, e as demais espécies compreendendo aquelas das formações submontana e montana relacionadas a maior disponibilidade de bases.

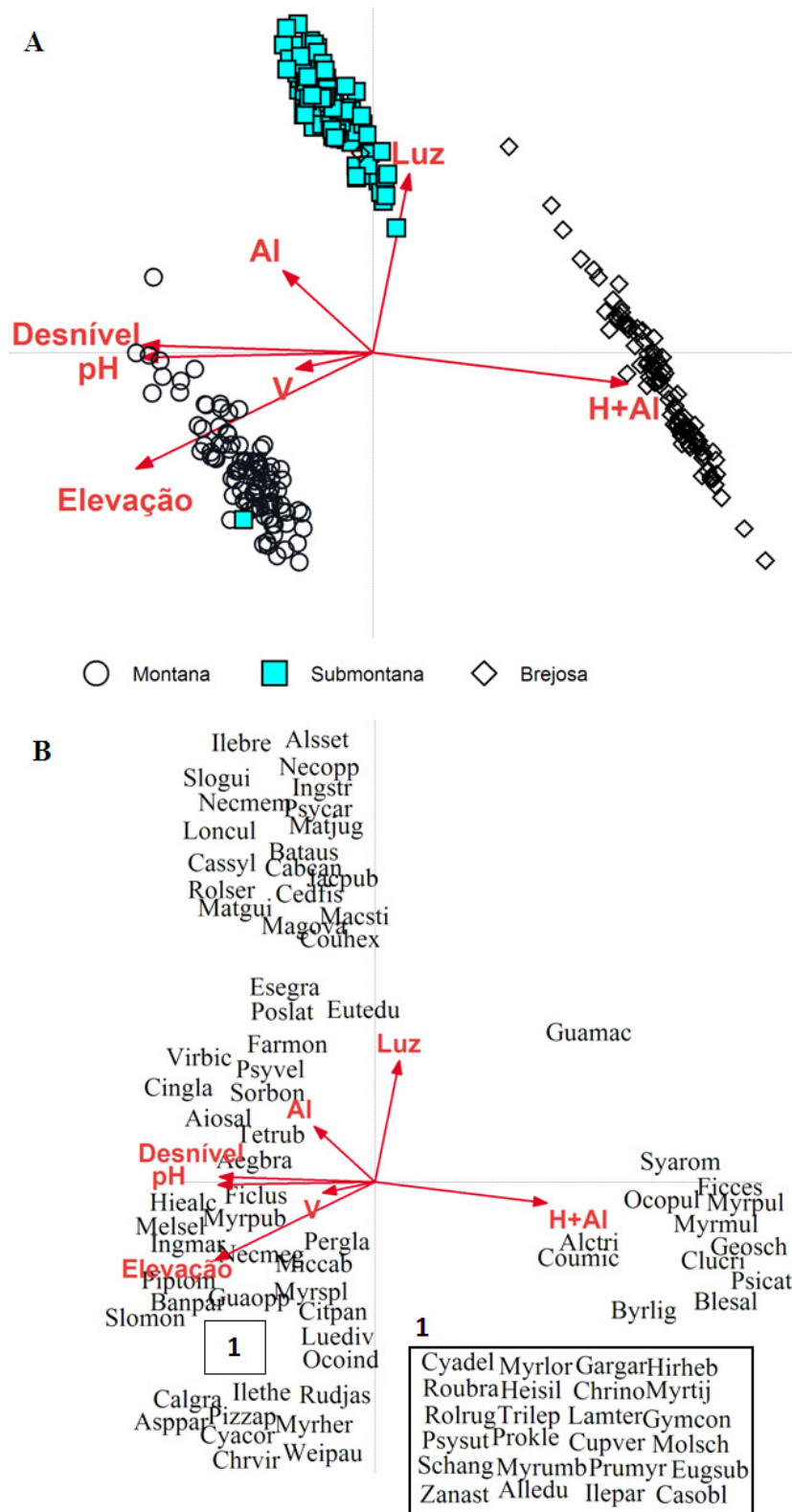


Figura 2: Análise de correspondência canônica (CCA): diagramas de ordenação das parcelas (A) e espécies (B) baseados na distribuição do número de indivíduos de 112 espécies, em 300 unidades amostrais, de três formações da Floresta Atlântica sulcatarinense.

O diagrama de ordenação demonstrou separação dos grupos de espécies entre a planície costeira e a encosta, estando as espécies amostradas na floresta brejosa associadas a valores extremamente baixos de pH e elevados de H+Al. As espécies amostradas nas formações submontana e montana tiveram sua distribuição associadas às variáveis edáficas de pH e saturação por bases, que tem suas variações decorrentes da elevação e desnível.

Das 92 espécies utilizadas nas análises, 52 apresentaram correlação positiva com elevação e 45 com o desnível, da mesma forma que 47 correlacionaram-se negativamente com H+Al, reforçando o papel de gradiente direto desempenhado por variáveis topográficas, notadamente nas formações de encosta.

4 DISCUSSÃO

4.1 Variáveis ambientais

O baixo pH obtido nas formações submontana e montana pode ser resultado da mineralização da MO e da formação de ácidos húmicos (Tedesco *et al.* 1995). Na floresta brejosa, os baixos valores obtidos para o pH têm sua relação com a natureza do organossolo que compõem a área de estudo, classificados como tiomórficos (Souza-Júnior *et al.* 2001), por apresentarem um horizonte sulfúrico gerado pela oxidação de materiais sulfídricos (EMBRAPA 1999), que favorece a formação de ácido sulfúrico, resultando em brusca redução do pH a valores inferiores a 3,5. Organossolos são ainda pouco conhecidos em sua estrutura, ocorrendo em todas as zonas climáticas do planeta, geralmente em áreas costeiras, em sedimentos flúvio-marinhos recentes ou em ambientes úmidos de altitudes, ocupando em Santa Catarina, cerca de 0,12% da superfície do estado (Souza-Júnior *et al.* 2001; Potter *et al.* 2004; Valladares *et al.* 2008).

Para as plantas, solos levemente ácidos podem levar à intemperização de rochas e tornar disponíveis nutrientes como K^+ , Mg^{+2} , Ca^{+2} e Mn^{+2} , da mesma forma que a acidez elevada pode também aumentar os níveis de íons como o Al^{+3} , que em concentrações elevadas pode causar danos ao crescimento vegetal, em especial da raiz, bem como impedir a absorção de outros nutrientes (Taiz & Zeiger 2004). Em condições como a observada na floresta brejosa, as plantas estão submetidas a um estresse fisiológico, que pode ser atribuído além da saturação hídrica, à toxidez do Al^{+3} evidenciados pelos valores de $H + Al$.

As melhores condições nutricionais expressas para as áreas de encosta estão relacionadas aos maiores valores de Saturação por Bases (V), que determina a quantidade da CTC ocupada por bases trocáveis (Ca^{+2} , Mg^{+2} K^+) em relação a acidez potencial ($H+Al$). Elevados valores de $H+Al$ e baixos de V, como observado na formação brejosa, pode

desencadear a liberação de íons Al^{+3} , saturando o solo e impedindo a absorção de outros nutrientes (Lopes & Guilherme 1989). A saturação hídrica na floresta brejosa favorece a retenção de íons H^+ e Al^{+3} , que se unem fortemente às partículas do solo em oposição aos cátions, o que torna os solos ainda mais ácidos, inviabilizando a disponibilidade de cátions, evidenciados nos baixos valores de V em Araranguá (Gurevitch *et al.* 2009).

As diferenças obtidas para valores de cátions e P^{+3} nas formações de encosta, comparados aos altos valores obtidos na floresta brejosa, podem estar associados às feições topográficas das duas áreas e à alta mobilidade desses elementos no solo, que tendem a lixiviar-se para partes mais baixas. Outra hipótese está relacionada a uma rápida ciclagem e absorção desses elementos, sustentados pelos valores de CTC, estando os valores para cátions e P^{+3} obtidos em Araranguá, condicionados ao estresse hídrico, que pode dificultar a absorção desses íons pelas plantas (Botrel *et al.* 2002; Gurevitch *et al.* 2009).

Os padrões para variáveis edáficas em resposta a topografia é confirmado em estudos realizados em florestas tropicais africanas (Proctor *et al.* 2007) e asiáticas (Chen *et al.* 1997), demonstrando variações crescentes das variáveis (CTC, V e pH), no sentido planície-encosta, e decrescentes para P^{+3} . Dessa forma a heterogeneidade ambiental estabelece variações no regime hidrológico e nas condições edáficas decorrentes de variações topográficas, que atuam criando distintas condições entre áreas (escala regional) ou ainda dentro de uma mesma área (escala local).

4.2 Distribuição das espécies: abordagem em microescala

A heterogeneidade gerada por gradientes topográficos em florestas, notadamente as de encosta, ocasiona a distribuição de espécies ao longo dos mesmos (Hanba *et al.* 2000; Debski *et al.* 2000). O desnível se mostra como principal condicionante nesta distribuição, tanto em Timbé do Sul como em Siderópolis, o que é demonstrado em diversos estudos realizados em

florestas tropicais no Brasil (Souza *et al.* 2003; Carvalho *et al.* 2005; Budke *et al.* 2007; Ferreira- Júnior *et al.* 2007; Giehl & Jarenkow 2008), como em outras partes (Kubota *et al.* 2004; Maltez-Mouro *et al.* 2005; Paoli *et al.* 2006; Yamada *et al.* 2007), destacando alterações no regime hídrico e variações nos níveis de fertilidade, como produto da heterogeneidade topográfica.

O reduzido número de espécies correlacionadas ao desnível nas áreas de Timbé do Sul e Siderópolis pode ser atribuído ao papel de variável de gradiente direto protagonizado pelo desnível; assim o foco das relações espécies e ambiente deve ser direcionado aos “gradientes de recursos”, que se constituem nas variáveis químicas do solo e na disponibilidade de água, que são diretamente consumidas por plantas (Austin 2002).

Na encosta (Fig 1B e D), algumas espécies foram correlacionadas com o extremo de menor disponibilidade de água e nutrientes, como visto para *Lamanonia ternata*, *Myrcia splendens*, *Miconia cabucu*, *Hieronyma alchorneoides*, *Schefflera angustissima* e *Vernonia discolor*, relação esta encontrada também por Botrel *et al.* (2002), para *L. ternata* e *M. splendens*. Esta relação deve ser avaliada de maneira cautelosa, principalmente em ambientes de alta heterogeneidade, como as florestas de encostas. Características ecológicas das espécies (isto é, dispersão, estratégias de regeneração e competitividade) vêm sendo associadas a padrões de distribuição espacial de espécies ao longo de gradientes (Harms *et al.* 2001; Pottier *et al.* 2007). De fato, estas espécies se concentram em parcelas localizadas em áreas mais altas (Fig 1A e C), correlacionadas negativamente às variáveis químicas do solo (K^+ , Ca^{+2} , Mg^{+2} , S e V), assim como são espécies categorizadas como de estádios iniciais da sucessão, ligando a distribuição atual a distúrbios ocorridos no passado (p. ex., abertura de clareiras) (Austin 2002; Pottier 2007).

No outro extremo do gradiente ambiental, encontram-se espécies ligadas a maior disponibilidade de nutrientes e disponibilidade de água, como *Alsophila setosa*,

correlacionada positivamente com o desnível. Monilófitos arborescentes podem ser tomadas como padrão típico de plantas altamente dependentes destes ambientes, haja vista o estabelecimento de esporófitos jovens a partir de gametófitos em nichos próprios, estes geralmente associados a sítios úmidos no interior da floresta (Hiendimeyer & Randi 2007; Jones *et al.* 2007).

P. zapallo, *M. tijucensis*, *C. inornatum*, *C. paniculata*, *T. lepidota*, *E. edulis*, *B. australis* e *I. marginata* se mostraram correlacionadas a maior disponibilidade de nutrientes, com destaque para Ca^{+2} , Mg^{+2} e K^{+} . Estes dois últimos atuam em processos metabólicos de crescimento, divisão celular e regulação osmótica nas plantas, estando sua absorção ligada à competição desses íons com o Al^{+3} , que em solos ácidos tende a ser maior, a favor desse último (Furlani 2004), enquanto a correlação com Mg^{+2} se justifica por ser este o terceiro elemento de maior abundância nas plantas, estando ainda relacionado à ativação de enzimas envolvidas na respiração e pela posição central nas moléculas de clorofila (Taiz & Zeiger 2004), conforme destacado em Paoli *et al.* (2006).

Em Araranguá, a baixa riqueza específica acompanhada de alta dominância ecológica constituem quase um padrão em florestas tropicais (Fédoroff *et al.* 2005). Teixeira *et al.* (2008) relataram a influência da saturação hídrica na geração de variações edáficas (acidez), como variáveis proeminentes na distribuição de espécies, ao longo de formações paludosas. As correlações obtidas para luminosidade implicam em uma relação que pode não refletir um gradiente causal na distribuição de espécies nessa formação, pois os estudos desenvolvidos em florestas tropicais enfatizam a luminosidade como um recurso que atua no recrutamento de novos indivíduos (Dalling *et al.* 1998; Dalling & Hubbell 2002), mas não possibilita conclusões ao se avaliar apenas o componente arbóreo adulto.

Os dados obtidos permitem estabelecer maior relação de microvariáveis (nutrientes do solo) sobre a distribuição da vegetação em microescala ou escala local (Petřík & Wild 2006),

e são determinadas ecologicamente por preferência de habitats (Potts *et al.* 2002), da mesma forma que tais variáveis podem ser úteis em uma abordagem regional (mesoescala), resguardando-se o papel determinístico ou não dessas variáveis (Knollová & Chytrý 2004).

4.3 Distribuição das espécies: abordagem em mesoescala

As maiores variações encontradas na composição e estrutura vegetacional em florestas tropicais são decorrentes das modificações ambientais, principalmente relacionadas à disponibilidade de água e nutrientes (Ferreira-Júnior *et al.* 2007). Entretanto, interpretar essas modificações mediadas por fatores edáficos em nível regional é complexo, pois ignora processos históricos e biogeográficos (Paoli *et al.* 2006).

Variáveis químicas do solo como os teores dos cátions K^+ , Ca^{+2} e Na^+ e Mg^{+2} , assim como de P^{+3} , se mostraram correlacionados negativamente com a elevação. Isto não só destaca a mobilidade desses elementos no solo (Chen *et al.* 2007), como também o papel de gradiente indireto da elevação em relação a outras variáveis ambientais, afirmando o gradiente altitudinal como uma variável consistente para estudar os efeitos de escala sobre os padrões de riqueza de espécies (Rahbek 2005).

A ordenação das espécies separou aquelas ocorrentes nas formações de encosta das de planície. Esta relação é tratada por Kubota *et al.* (2004), como efeito direto de tipos topográficos distintos (encosta e planície), onde os fatores determinísticos estão mais relacionados à sombra e a umidade, do que propriamente à elevação.

As correlações encontradas para *E. edulis*, que aparece correlacionada positivamente com áreas mais declivosas ($r=0,33$) e com maior acúmulo de nutrientes, tanto em escala regional quanto local, em Timbé do Sul e Siderópolis, corrobora Kubota *et al.* (2004). Nogueira-Junior *et al.* (2003) constataram que ambientes úmidos geram sítios favoráveis ao desenvolvimento de plântulas e indivíduos jovens de *E. edulis*, que secundariamente

necessitam de ambientes ensolarados e que dificilmente coloniza áreas elevadas, como na formação montana. Fato este atribuído ao desnível acentuado, que dificulta a formação de áreas com acúmulo de umidade e nutrientes (Leite 1985), o que justifica os padrões encontrados no presente estudo.

A área de estudo de Araranguá, no contexto de mesoescala, mostrou-se importante na contribuição para a diversidade regional, onde sua condição hídrica age como gradiente indireto, em contraponto as outras áreas, em que esta variável é um recurso, determinando um filtro ambiental que mantém ali espécies tolerantes a tais condições (Petřík & Wild 2006).

Os dados permitem estabelecer que na maioria dos casos os padrões vegetacionais obtidos em estudos locais revelam a heterogeneidade ambiental. Consequentemente, a comparação de escalas para relações planta-ambiente se torna difícil por dois motivos: os padrões de algumas espécies são dependentes de escala, e as variáveis determinísticas utilizadas em uma escala menor não são aplicáveis em uma maior e vice-versa, ou seja, fatores locais não podem revelar a relação espécie-ambiente, se a escala de abordagem for muito ampla (Kuželová & Chytrý 2004; Rahbek 2005).

Dessa forma, à medida que a escala de abordagem aumenta, começa a existir uma inter-relação de variáveis e a determinação de preditoras pode se tornar complexa e controversa, pois gradientes altitudinais influenciam outras variáveis como, por exemplo, clima, temperatura e precipitação, dificultando a interpretação de padrões vegetacionais, principalmente pelas ferramentas de análise utilizadas, em sua maioria baseadas em correlação (Austin 2002; Rahbek 2005).

Atualmente algumas interpretações de padrões estruturais da vegetação incluem características ecológicas das espécies nos modelos propostos (Dirnböck & Dullinger 2004; Pottier *et al.* 2007), como aspectos referentes a estratégias de dispersão, colonização de novos

ambientes e adaptações fisiológicas, que se mostram importantes na determinação desses padrões.

Fatores determinísticos demonstraram importante variação entre escalas sugerindo, em mesoescala, correlações entre espécies e variáveis a partir de gradientes indiretos. Enquanto as correlações com gradientes diretos e de recursos podem ser melhor interpretados, quando avaliados em escala local (microescala). Estes fatores determinam a organização das comunidades vegetais, que expressam um equilíbrio entre os processos locais e regionais, onde a avaliação desses processos deve se relacionar a uma adequada escala de abordagem (Austin 2002).

4.4 Integrando as teorias ecológicas

Algumas das tendências para a explicação dos mecanismos que regem a dinâmica florestal e a diversidade de espécies nas florestas tropicais são atribuídas à dinâmica de distúrbios (ex.: “hipótese de distúrbio intermediário”; Conell 1978), ou hipóteses baseadas no nicho (conforme Chazdon *et al.* 1999).

Em relação à primeira hipótese, cabe ressaltar, que para as três áreas de estudo, a amostragem do componente arbóreo é insuficiente para descrever a distribuição de espécies, baseadas unicamente em distúrbios, pois estes se refletem diretamente em relações com plântulas e indivíduos jovens das espécies, principalmente em estudos de clareiras (Molino & Sabatier 2001). Porém, as florestas estão sujeitas à influência de distúrbios meteorológicos que podem gerar, por quedas de árvores, situações distintas na floresta, estabelecendo novas áreas, principalmente relacionadas a clareiras, que manterão alta densidade de indivíduos, mas não necessariamente de espécies (Hubbell *et al.* 1999).

Recentemente alguns trabalhos direcionam suas discussões para processos decorrentes da diferenciação de nichos, como importantes na manutenção da diversidade e coexistência de

espécies, estabelecendo que estas respondem individualmente à variação de gradientes ambientais (Wiegand *et al.* 2007). Os autores salientam que as detecções de nichos são perfeitamente aplicáveis em análises locais onde exista diferenciação de habitats, como observado nas formações de Timbé do Sul e Siderópolis, e que em condições homogêneas existe a tendência de domínio monoespecífico (Wiegand *et al.* 2007b), como visto em *Ocotea pulchella* e *Myrcia multiflora*, em Araranguá.

A distribuição de espécies nessas condições remete à proposição de “nichos marginais” (Guo *et al.* 2005), onde a espécie expressa seu ótimo em termos de abundância em determinado local. No contexto de nichos, Hiura (2001) chama a atenção para dois pontos importantes: os processos determinísticos, gerado por gradientes ambientais, e os estocásticos, resultado do processo de dispersão. Esta situação parece ser aplicável ao padrão apresentado por *O. pulchella* e *M. multiflora*, quando se faz o seguinte questionamento: se não houvesse sementes nesses locais se encontraria tal padrão de distribuição? É justamente nesse ponto que o trabalho de Hiura (2001) subsidia tal discussão. Concordando com o referido autor, Lortie *et al.* (2004) estabelecem filtros, destacando processos estocásticos, de tolerância das espécies com fatores abióticos, das interações planta-planta e com outros organismos que determinam a comunidade existente. Assim a capacidade da espécie em explorar os recursos, refletido nos padrões de abundância, são resultados inicialmente da dispersão, que se caracteriza como um processo randômico, relacionado a distância geográfica entre áreas, tornando a escala de abordagem importante na determinação da estocasticidade do processo.

Tomando algumas espécies como exemplo, podemos citar *Bathysa australis*, *Euterpe edulis*, *Pisonia zapallo*, *Myrcia tijucensis*, *Chrysophyllum inornatum*, *Citronella paniculata* e *Trichillia lepidota*, espécies correlacionadas com maior disponibilidade de nutrientes e dispostas em parcelas com maior declividade nas formações de encosta (Figura 1B e D). As condições de maior fertilidade constituem o nicho preferencial dessas espécies, e à medida

que mudam as condições de hábitat, os padrões de abundância também se diferenciam, até o ponto em que espécies tolerantes (adaptadas) a condições de menor disponibilidade de nutrientes e água passam a expressar seu ótimo de desenvolvimento, em termos de densidade, como visto para *Lamanonia ternata*, *Myrcia splendens*, *Miconia cabucu*, *Hieronyma alchorneoides*, *Schefflera angustissima* e *Vernonia discolor*.

Atualmente abordagens destacando a diversidade de grupos funcionais e o uso de informações filogenéticas apresentam-se como promissores na elucidação desses mecanismos. Grupos funcionais são tratados como agrupamento de espécies com características funcionais e estratégias semelhantes (*ex*: pioneiras, de clareira, tolerantes à sombra, etc. Duarte *et al.* 1995; Lavorel *et al.* 1997). A diversidade filogenética parte do pressuposto que comunidades em que as espécies estão distribuídas em muitos gêneros, devem apresentar uma diversidade maior que uma comunidade em que a maioria das espécies pertença a um só gênero (Magurran 2004). Dessa forma, podem-se esclarecer processos que determinam o funcionamento de comunidades, por meio de mecanismos no uso de recursos e ainda testar se os filtros ambientais ou a competição são processos determinantes na organização das comunidades (Cianciaruso *et al.* 2009).

5 CONCLUSÕES

A heterogeneidade ambiental reflete-se principalmente no gradiente gerado nas áreas de encosta (Timbé do Sul e Siderópolis), principalmente por fatores topográficos, que agem como gradientes diretos (desnível) e indiretos (elevação). Este gradiente influencia a disponibilidade de água e a dinâmica de variáveis edáficas (gradiente de recurso). A água, enquanto recurso nas formações de encosta transforma-se em gradiente indireto na formação brejosa, pela saturação hídrica, mantendo um ambiente homogêneo determinado pela tolerância das espécies às condições impostas pelo ambiente.

A distribuição de algumas espécies ao longo de gradientes demonstrou a preferência de habitats, evidenciando a diferenciação de nichos e a partição de recursos como mecanismos importantes na coexistência de espécies, tendo suas interpretações condicionadas a escala de abordagem.

A heterogeneidade ambiental salienta-se em diferentes estudos realizados em florestas tropicais, como importante protagonista nos processos que determinam a estrutura vegetacional. Entretanto, análises de correspondência canônica demonstraram limitações na explicação dos padrões vegetacionais em sua totalidade, sugerindo outros processos com ação simultânea. Assim, a inclusão de atributos funcionais das espécies, com uma análise mais abrangente, aparece como importante alternativa e caracteriza-se como boa perspectiva para estudos futuros.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, M.M.; LONGHI, S. J.; BRENA, D.A.; BARROS, P.L. C. & FRANCO, S. 2004. Análise de agrupamento da vegetação de um fragmento de floresta estacional decidual aluvial, Cachoeira do Sul, RS, Brasil. **Ciência Florestal** **14**(1): 133-147.
- AUSTIN, M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. **Ecological Modelling** **157**: 101-118.
- AUSTIN, M.P. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. **Ecological Modelling** **200**: 1-19.
- BOTREL, R.T.; OLIVEIRA FILHO, A.T.; RODRIGUES, L.A. & CURI, N. 2002. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 195-213.
- BUDKE, J.C.; JARENKOW, J.A. & OLIVEIRA FILHO, A.T. 2007. Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside forest, Rio Botucaraí, Southern Brazil. **Plant Ecology** **189**: 187-200.
- CARDOSO, E. & SCHIAVINI, I. 2002. Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 277-289.
- CARVALHO, D.A.; OLIVERIA-FILHO, A.T.; VILELA, E.A.; CURI, N.; VAN DER BERG, E.; FONTES, M.A.L. & BOTEZELLI, L. 2005. Distribuição de espécies arbóreo-arbustivas ao longo de um gradiente de solos e topografia em um trecho de floresta ripária do Rio São Francisco em Três Marias, MG, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **28**(2): 329-345.
- CHAZDON, R.L.; COLWELL, R. K. & DENSLOW, J.S. 1999. Tropical tree richness and resource-based niches. **Science** **285**: 1459a.
- CHEN, Z.S.; HSIEH, C.F.; JIANG, F.Y.; HSIEH, T.H. & SUN, I.F. 1997. Relations of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. **Plant Ecology** **132**: 229-241.
- CHESSON, P.L. & WARNER, R.R. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. **American Naturalist** **117**: 923-943.
- CIANCIARUSO, M.V.; SILVA, I.A. & BATALHA, M.A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia de comunidades. **Biota Neotropica** **9**(3): 93-103.
- CLARK, D.B.; CLARK, D.A. & READ, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. **Journal of Ecology** **86**: 101-112.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. pp. 298-312. In: Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds). **Dynamics of populations**. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- DALANESI, P.E.; OLIVEIRA FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. 2004. Flora e estrutura do componente arbóreo da floresta do Parque Ecológico Quedas do Rio Bonito, Lavras –MG, e correlação entre distribuição das espécies e variáveis ambientais. **Acta Botanica Brasilica** **18**(4): 737-757.

- DALLING, J.W. & HUBBELL, S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. **Journal of Ecology** **90**: 557-568.
- DALLING, J.W., SWAINE, M.D. & GARWOOD, N.C. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. **Ecology** **79**: 564-578.
- DEBSKI, I; BURSLEM, D.F.R.P. & LAMB, D. 2000. Ecological processes maintaining differential tree species distributions in an australian subtropical rain forest: implications for models of species coexistence. **Journal of Tropical Ecology** **16**: 387-415.
- DENSLOW, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica** **12**: 47-55.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics** **18**: 431-451.
- DIRNBÖCK, T. & DULLINGER, S. 2004. Habitat distribution models, spatial autocorrelation, functional traits and dispersal capacity of alpine plant species. **Journal of Vegetation Science** **15**: 77-84.
- DUARTE, C.M.; SAND-JENSEN, K.; NIELSEN, S.L.; ENRIQUEZ, S. & AGUSTI, S. 1995. Comparative functional plant ecology rationale and potentials. **Trends in Ecology and Evolution** **10**: 418-421.
- DUFLOTH, J.H.; CORTNA, N. VEIGA; M. DA & MIOR, L.C. (Org). 2005. **Estudos básicos regionais de Santa Catarina**. Florianópolis: Epagri. CD-ROM.
- EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). 1999. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Rio de Janeiro: Centro Nacional de Pesquisa de Solos.
- FÉDOROFF, E.; PONGE, J.F.; DUBS, F.; FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, F. & LAVELLE, P. 2005. Small-scale response of plant species to land-use intensification. **Agriculture, Ecosystems and Environment** **105**: 283-290.
- FERREIRA-JÚNIOR, W.G.; SILVA, A.F.; SCHAEFER, C.E.G.R.; MEIRA NETO, J.A.A.; DIAS, A.S.; IGNÁCIO, M. & MEDEIROS, M.C.M.P. 2007. Influence of soils and topographic gradients on tree species distribution in a Brazilian Atlantic Tropical Semideciduous Forest. **Edinburgh Journal of Botany** **64**(2): 137-157.
- FRAZER, G.W.; FOURNIER, R.A.; TROFYMOW, J.A. & HALL, R.J. 1999. A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. **Agricultural and Forest Meteorology** **109**: 249-263.
- FURLANI, A.M.C. 2004. Nutrição mineral. In: Fisiologia vegetal KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. pp. 40-75.
- GIEHL, E.L.H. & JARENKOW, J.A. 2008. Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **22**(3): 741-753.
- GILBERT, B. & LECHOWICZ, M.J. 2004. Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **101**(20): 7651-7656.
- GUO, Q.; TAPER, M.; SCHOENBERGER, M. & BRANDLE, J. 2005. Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin. **Oikos** **108**: 47-57.
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M. & FOX, G.A. 2009. **Ecologia vegetal**. Porto Alegre: ARTMED. 592 p.

- HANBA, Y.T.; NOMA, N. & UMEKI, K. 2000. Relationship between leaf characteristics, tree sizes and species distribution along a slope in a warm temperate forest. **Ecological Research** **15**: 393–403.
- HARMS, K.E.; CONDIT, R.; HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. **Journal of Ecology** **89**: 947-959.
- HAYNES, R.J. & MOKOLOBATE, M.S. 2001. Amelioration of Al toxicity and P deficiency in acid soils by additions of organic residues: a critical review of the phenomenon and the mechanisms involved. **Nutrient Cycling in Agroecosystems** **59**: 47-63.
- HIENDLMAYER, R. & RANDI, A.M. 2007. Response of spores and young gametophytes of *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) and *Blechnum brasiliense* Desv. (Blechnaceae) to different light levels. **Acta Botanica Brasilica** **21**(4): 909-915.
- HIURA, T. 2001. Stochasticity of species assemblage of canopy trees and understorey plants in a temperate secondary forest created by major disturbances. **Ecological Research** **16**: 887-893.
- HUBBELL S.P. & FOSTER R.B. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation, pp. 25-41. In: SUTTON, S., WHITMORE, T. & CHADWICK, A. (Eds.), **Tropical rain forest: ecology and management**. Oxford: Blackwell. 498 p.
- HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B.; O'BRIEN, S.T.; HARMS, K.E., CONDIT, R.; WECHSLER, B.; WRIGHT, S. J. & LOO DE LAO, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree Diversity in a Neotropical Forest. **Science** **283**: 554.
- IBGE (Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). 1992. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: FIBGE (Manuais Técnicos em Geociências, 1), 92p.
- IVANAUSKAS, N.M. & RODRIGUES, R.R. 2000. Florística e fitossociologia de remanescentes de floresta estacional decidual em Piracicaba, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **23**(3): 291-304.
- IVANAUSKAS, N.M., MONTEIRO, R. & RODRIGUES, R.R. 2000. Similaridade florística entre áreas de floresta Atlântica no estado de São Paulo. **Brazilian Journal of Ecology** **1/2**: 71-81.
- JANZEN, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist** **104**: 501-528.
- JONES, M.M.; OLIVAS ROJAS, P.; TUOMISTO, H. & CLARK, D.B. 2007. Environmental and neighbourhood effects on tree ferns distributions in a neotropical lowland rain forest. **Journal of Vegetation Science** **18**:13-24.
- KNOLLOVÁ, I & CHYTRÝ, M. 2004. Oak-hornbeam forests of the Czech Republic: geographical and ecological approaches to vegetation classification. **Preslia** **76**: 291-311.
- KUBOTA, Y.; MURATA, H. & KIKUZAWA, K. 2004. Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. **Journal of Ecology** **92**: 230-240.
- LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J. & FORBES, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology and Evolution** **12**(12): 474-478.
- LEIGH JR., E.G.; DAVIDAR, P.; DICK, C.W.; PUYRAVAUD, J.P.; TERBORGH, J.; STEEGE, H. & WRIGHT, S.J. 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? **Biotropica** **36**(4): 447-473.

- LEITE, P.F. 1995. As diferentes unidades fitoecológicas da Região Sul do Brasil: proposta de classificação. **Cadernos de Geociências** **15**:73-164.
- LORTIE, C.J.; BROOKER, R.W.; CHOLER, P.; KIKVIDZE, Z.; MICHALET, R.; PUGNAIRE, F.I. & CALLAWAY, R.M. 2004. Rethinking plant community theory. **Oikos** **107**(2): 433-438.
- MACHADO, E.L.M.; OLIVEIRA FILHO, A. T.; CARVALHO, W.A.C.; SOUZA, J.S.; BORÉM, R.A.T. & BOTEZELLI, L. 2004. Análise comparativa da estrutura e flora do compartimento arbóreo-arbustivo de um remanescente florestal na fazenda beira lago, Lavras, MG. **Revista Árvore** **28**(4): 499-516.
- MAGURRAN, A.E. 2004. **Measuring biological diversity**. Oxford: Blackwell. 256 p.
- MALTEZ-MOURO, S.; GARCÍA, L.V.; MARAÑÓN, T. & FREITAS, H. 2005. The combined role of topography and overstorey tree composition in promoting edaphic and floristic variation in a Mediterranean forest. **Ecological Research** **20**: 668–677.
- MANLY, F.J. 1991. **Randomization and Monte Carlo methods in Biology**. City: Chapman and Hall.
- MOLINO, J.F. & SABATIER, D. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. **Science** **294**:1702-1704.
- NOGUEIRA JUNIOR, L.R.; FISCH, S.T.V. & BALLESTERO, S.D. 2003. Influência da umidade do solo no desenvolvimento inicial de plantas do palmitero *Euterpe edulis* Mart. em floresta nativa. **Revista Biociências** **9**(1): 7-13.
- OLIVEIRA FILHO, A.T.; SCOLFORO, J.R. & MELLO, J.M. 1994. Composição florística e estrutura comunitária de um remanescente de floresta semidecídua montana em Lavras, MG. **Revista Brasileira de Botânica** **17**(2): 167-182.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; CURI, N.; VILELA, E.A. & CARVALHO, D.A. 1998. Effects of canopy gaps, topography and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. **Biotropica** **30**(3): 362-375.
- PAOLI, G.D., CURRAN, L.M. & ZAK, D.R. 2006. Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. **Journal of Ecology** **94**:157–170.
- PETŘÍK, P. & WILD, J. 2006. Environmental correlates of the patterns of plant distribution at the meso-scale: a case study from Northern Bohemia (Czech Republic). **Preslia** **78**: 211–234.
- PHILLIPS, O.L.; VARGAS, P.N.; MONTEAGUDO, A.L.; CRUZ, A.P.; ZANS, M.E.C.; SÁNCHEZ, W.G.; YLI-HALLA, M. & ROSE, S. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. **Journal of Ecology** **91**: 757-775.
- POTTER, R.O.; CARVALHO, A.P.; FLORES, C.A. & BOGNOLA, I. 2004. Solos do Estado de Santa Catarina. Rio de Janeiro : Embrapa Solos (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento n. 46). 713p.
- POTTIER, J.; MARRS, R.H. & BÉDÉCARRATS, A. 2007. Integrating ecological features of species in spatial pattern analysis of a plant community. **Journal of Vegetation Science** **18**: 223-230.
- POTTS, M.D.; ASHTON, P.S.; KAUFMAN, L.S. & PLOTKIN, J.B. 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in Northwest Borneo. **Ecology** **83**(10): 2782-2797.

- PROCTOR, J.; EDWARDS, I.D. PAYTON, R.W. & NAGY, L. 2007. Zonation of forest vegetation and soils of Mount Cameroon, West Africa. **Plant Ecology** **192**: 251-269.
- RAHBEK, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. **Ecology Letters** **8**: 224-239.
- RICKLEFS, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. **American Naturalist** **111** (978): 376-381.
- RODRIGUES, L.A.; CARVALHO, D.A.; OLIVEIRA FILHO, A.T. & CURI, N. 2007. Efeitos de solo e topografia sobre a distribuição de espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual em Luminárias, MG. **Revista Árvore** **31**(1): 25-35.
- SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology and Evolution** **19**: 605-611.
- SOUZA JÚNIOR, V.S.; RIBEIRO, M.R. & OLIVEIRA, L.B. 2001. Propriedades químicas e manejo de solos tiomórficos da várzea do Rio Coruripe, Estado de Alagoas. **Revista Brasileira de Ciência do Solo** **25**: 811-822.
- SOUZA, J. S.; ESPÍRITO-SANTO, F.D.B.; FONTES, M.A.L., OLIVEIRA-FILHO, A.T. & BOTEZELLI, L. 2003. Análise das variações florísticas e estruturais da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua às margens do Rio Capivari, Lavras, MG. **Revista Árvore** **27**(2): 185-206.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. 2004. **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 719 p.
- TEDESCO, M.J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C.A.; BOHNEN, H. & VOLKWEISS, S.J. 1995. **Análises de solo, plantas e outros materiais**. Porto Alegre: UFRGS, 174 p. (Boletim Técnico, 5).
- TEIXEIRA, A.P.; ASSIS, M.A.; SIQUEIRA, F.R. & CASAGRANDE, J.C. 2008. Tree species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. **Wetlands Ecology and Management** **16**:451-461.
- TER BRAAK, C.J.F. & ŠMILAUER, P. 2002. **CANOCO Reference manual and canodraw for Windows user's guide**: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca NY, USA).
- TER BRAAK, C.J.F. 1995. Ordination. In: JONGMAN, R.H.G., TER BRAAK, C.J.F.; VAN TONGEREN, O.F.R. (eds). **Data analysis in community and landscape ecology**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 91-173.
- TILMAN, D. & PACALA, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In: RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D. (Eds.) **Species diversity in ecological communities**. Chicago: University of Chicago Press. p. 13-25.
- TILMAN, D. 1982. **Resource competition and community structure**. Monographs in Population Biology. Princeton: Princeton University Press.
- URIARTE, M.; CONDIT, R.; CANHAM, C.D. & HUBBELL, S.P. 2004. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? **Journal of Ecology** **92**: 348-360.
- VALLADARES, G.S. ; GOMES, E.G.; SOARES DE MELLO, J.C.C.B.; PEREIRA, M.G.; ANJOS, L.H.C.; EBELING, A.G. & BENITES, V.M. 2008. Análise dos componentes principais e métodos multicritério ordinais no estudo de organossolos e solos afins. **Revista Brasileira de Ciência do Solo** **31**(1): 285-296.

- WEBB, C.O. & PEART, D.R. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. **Journal of Ecology** **88**: 464-478.
- WIEGAND, T.; GUNATILLEKE, C.V.S.; GUNATILLEKE, I. A. U. N. & HUTH, A. 2007. How individual species structure diversity in tropical forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **104**(48): 19029-19033.
- WIEGAND, T.; GUNATILLEKE, S. & GUNATILLEKE, N. 2007a. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan Dipterocarp Forest. **American Naturalist** **170**(4): 77-95.
- YAMADA, T.; ZUIDEMA, P.A.; ITOH, A.; YAMAKURA, T.; OHKUBO, T.; KANZAKI, M.; TAN, S. & ASHTON, P.S. 2007. Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. **Journal of Ecology** **95**: 332-342.
- ZAR, J.H. 1996. **Biostatistical analysis**. 3. ed. New Jersey: Prentice Hall.

CAPÍTULO 3

INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS EM DIFERENTES FASES ONTOGENÉTICAS DE ESPÉCIES ARBUSTIVO-ARBÓREAS EM FORMAÇÕES NA FLORESTA ATLÂNTICA SUL CATARINENSE

RESUMO

A maneira com que as espécies interagem e modificam seu ambiente é resultado de mecanismos que permitem a coexistência e mantêm a diversidade em florestas tropicais, o que tem despertado grande interesse na ecologia moderna. Assim o presente estudo teve por objetivo determinar as relações espécie-ambiente da sinúsia arbustivo-arbórea em diferentes fases ontogenéticas do ciclo de vida. Em parcelas de 4 m², 25 m² e 100 m², indivíduos de espécies arbustivo-arbóreas, foram amostrados, respectivamente, em três classes de tamanho: classe 1, indivíduos maiores ou iguais a 0,20 m e menores que 1m; classe 2, os maiores que 1 m e menores que 5 cm de DAP (diâmetro à altura do peito); e classe 3, os iguais ou maiores de 5 cm de DAP. O estudo foi desenvolvido em três remanescentes no Domínio da Floresta Atlântica, em Araranguá, Siderópolis e Timbé do Sul, municípios da região sul de Santa Catarina. Variáveis ambientais foram obtidas por unidade amostral, consistindo em edáficas, topográficas e de luminosidade. As relações espécie-ambiente foram avaliadas pelo “índice médio de marginalidade”. Os resultados apontam gradientes ambientais como mecanismos importantes à diversidade e coexistência de espécies. O índice médio de marginalidade indicou especialização de habitats assim como a sobreposição por parte de algumas espécies. A conservação de nichos foi demonstrada nas fases ontogenéticas, com expansão de habitats por parte de algumas espécies. A separação de nichos foi associada em parte à estrutura vertical da floresta. A heterogeneidade de ambientes, gerada por gradientes topográficos (elevação e desnível), possibilitou diversificação de habitats e conseqüentemente a distribuição de espécies típicas em determinadas condições. O método de análise de nicho utilizado mostrou-se importante ferramenta na interpretação de padrões de coexistência de espécies.

Palavras chave: coexistência, partição de nichos, índice médio de marginalidade (OMI), regeneração, heterogeneidade ambiental.

1 INTRODUÇÃO

A estrutura comunitária refere-se ao número e à identidade das espécies dentro de uma comunidade e a distribuição dos indivíduos entre elas. Desde o início da ecologia moderna, a estrutura das comunidades foi usada para inferir os processos ecológicos que regulam a distribuição e abundância das espécies (Kelly & Bowler 2009).

O estabelecimento de parcelas permanentes (Condit 1995) tornou-se um marco na ecologia vegetal, gerando um progresso substancial, na tentativa de explicar a alta diversidade de espécies arbóreas em florestas tropicais (Wiegand *et al.* 2007). Desde então, inúmeras hipóteses concorrentes surgiram para explicar os processos que promovem a coexistência de espécies, em sua maioria produzindo resultados contrastantes (Wright 2002; Köhler & Huth 2007).

Ferreira & Pretere-Jr. (2008) apresentam uma compilação de modelos que visam determinar os padrões de abundância de espécies, destacando os modelos clássicos de partição de nicho e principalmente os modelos neutros, como os mais utilizados em estudos de comunidades naturais. Além do “modelo neutro” aparece o “modelo nulo” (Gotelli & Graves 1996), que determina a ação de alguns processos ecológicos nas comunidades e, na ausência destes, a estocasticidade poderia estar presente. O modelo neutro assume que os indivíduos de uma comunidade são equivalentes, desconsiderando a capacidade competitiva, onde processos estocásticos de dispersão e deriva, agiriam no tempo e no espaço (Hubbell 2001).

A dicotomia existente no estudo de comunidades, em determinar os processos como determinísticos ou estocásticos, é atribuída por Clark (2008), como uma confusão a partir da teoria neutra e que na verdade esta dicotomia não deveria existir. A dispersão acima citada não é totalmente estocástica, pois várias espécies apresentam habilidades para se dispersar, e isso poderia levar à seleção, tornando o processo determinístico. No entanto, algumas

questões permanecem abertas, como a imprevisibilidade em determinar padrões em áreas com distúrbios recentes (clareiras) ou avaliações para espécies não pioneiras em florestas tropicais, que apresentam preferência de habitat em relação à topografia ou condições do solo (Jones *et al.* (2007). Assim duas hipóteses se sobressaem na ecologia de comunidades, "partição de nicho" e "teoria neutra", na tentativa de elucidar os mecanismos determinísticos que regem a diversidade e coexistência de espécies (Leibold 2008).

De fato espécies exibem estratégias de coexistência diferentes, o que de certa forma contribui na estrutura da comunidade, determinando a influência de fatores determinísticos (separação de nichos por gradientes ambientais), quanto de estocásticos (processos de colonização) (Hiura 2001), na organização de comunidades, sem estabelecer a importância relativa de cada um deles (Leibold & McPeck 2006).

Estes processos apontam para a heterogeneidade de ambientes (Paoli *et al.* 2006) e a diferenciação de nichos (Silvertown 2004; Yamada *et al.* 2007), como fundamentais na associação planta-ambiente e na coexistência de espécies. Assumir a coexistência de espécies implica no estabelecimento de que os padrões de distribuição de espécies não só respondem a gradientes ambientais assim como diferem entre as espécies (Harms *et al.* 2001).

As diferenças estabelecidas entre a preferência de habitats, a abundância e diversidades locais, assim como o papel das espécies no funcionamento dos ecossistemas, partem de um ponto central, o nicho ecológico (Chase & Leibold 2003). Segundo estes autores, o nicho define o que um organismo necessita de seu ambiente (conceito clássico) e também a interação das atividades dos organismos com o seu ambiente ("conceito revisado de nicho" Maltez-Mouro *et al.* 2005).

Hutchinson (1957) separou o nicho em fundamental e percebido. O primeiro é o conjunto de condições sob o qual uma espécie pode viver indefinidamente na ausência de interações interespecíficas negativas (p. ex., competição, predação e parasitismo). Já o nicho

realizado é considerado a utilização de um recurso dentro do espaço de nicho fundamental, mas é muito comumente visto como o espaço físico realmente ocupado por uma espécie após a exclusão de concorrentes e outros inimigos naturais. O referido autor foi pragmático no seu conceito de nicho, argumentando que os pontos do nicho fundamental poderiam ser mapeados sobre o espaço físico, permitindo previsões de onde uma espécie deve ser capaz de sobreviver (Bruno *et al.* 2003).

O estudo de partição de nichos entre espécies implica no conhecimento de mecanismos de coexistência, que podem agir diferentemente nas fases de vida das plantas (variações ontogenéticas) ou resultar na permuta obrigatória entre características biológicas (“*trade off*”), tanto dentro como entre as fases do ciclo de vida das espécies (Nakashizuka 2001).

Estudos em nível de comunidade têm mais frequentemente seus objetivos centrados nas relações existentes entre variáveis e espécies arbóreas no estágio adulto do ciclo de vida, enquanto abordagens que relacionam as associações com diferentes fases do ciclo de vida são raras, destacando-se as de Webb & Peart (2000) e Comita *et al.* (2007). Maltez-Mouro *et al.* (2005) ressaltam duas implicações metodológicas na interpretação das correlações com o estágio adulto: uma refere-se às variáveis edáficas, que geralmente são mensuradas na camada superior do solo (0 a 20 cm), associadas à vegetação herbácea ou a plântulas em recrutamento, em detrimento às espécies lenhosas que exploram regiões mais profundas; e outra à escala temporal, em que tais variáveis são mensuradas. A escassez de recursos, condição a que árvores adultas podem se especializar, levou Grubb (1977) a propor que a partição do hábitat ocorre durante o desenvolvimento inicial, e que a coexistência é possível através da separação do “nicho de regeneração” (Comita *et al.* 2007; Yamada *et al.* 2007).

Esta discussão a respeito das causas de tais interações na manutenção da diversidade e coexistência de espécies, bem como as respostas destas em relação a gradientes ambientais

nos diferentes estádios do ciclo de vida, tem se mostrado um novo paradigma na ecologia vegetal, gerando uma série de trabalhos que discutem estes mecanismos (Dalling *et al.* 1998; Brokaw & Busing 2000; Nakashizuka 2001; Dalling & Hubbell 2002; Lortie *et al.* 2004; Silvertown 2004; Wiegand *et al.* 2007). Diante de várias dicotomias observadas em diversos estudos, um ponto em comum a se destacar é que a importância relativa destes mecanismos ainda é uma questão que permanece em aberto.

A complexidade estrutural (muitas espécies em pequenas áreas) das formações tropicais torna difícil a interpretação de mecanismos de coexistência, a partir de dados populacionais. A classificação funcional das espécies, com base em aspectos demográficos, se apresenta como boa estratégia para simplificação, pois refletem características da história de uma espécie, assim como integram atributos ecofisiológicos, em resposta a um conjunto diversificado de fatores bióticos e abióticos (Easdale *et al.* 2007).

Características funcionais vêm sendo bastante utilizadas na determinação de padrões de abundância e coexistência (Kraft *et al.* 2008; Kelly & Bowler 2009), principalmente ligadas a dependência ou intolerância a luz (Hubbell *et al.* 1999; Webb & Peart 2000) e a dependência de nutrientes do solo (Palmiotto *et al.* 2004; Paoli *et al.* 2006; Yamada *et al.* 2007, Laurance 2010). Além da interação com o ambiente, variáveis bióticas como a estratégia de dispersão, área foliar, morfologia de sementes entre outras, tem sido relacionadas como parâmetros importantes na coexistência de espécies (Thuiller *et al.* 2004; Wright *et al.* 2007; Kraft *et al.* 2008; Liebsch 2008).

Assim o presente estudo visa determinar as relações espécie-ambiente da sinúsia arbustivo-arbórea em diferentes fases ontogenéticas dessas espécies. Parte-se da hipótese mais conservativa, de que as espécies tendem a conservar seu nicho durante as fases ontogenéticas de seu desenvolvimento, haja vista que os recursos locais não mudam abruptamente, não havendo assim variação no nicho percebido pela espécie em resposta a gradientes ambientais

nas diferentes fases do ciclo de vida. Diante da conservação de nichos espera-se que a distribuição e abundância das espécies em suas fases ontogenéticas seja resultado de um suprimento de recursos locais associado à capacidade de especialização de habitats por parte das espécies.

Foram formuladas as seguintes questões: existe uma condição preferencial de habitat por parte das espécies? As espécies apresentam associações equivalentes com o ambiente em diferentes fases do ciclo de vida? A heterogeneidade florística é resultado de uma especialização de habitats por parte das espécies? A maior diversificação de ambientes implica em maior disponibilidade de nichos e conseqüentemente maior coexistência de espécies? É possível a definição de grupos funcionais a partir da amplitude de nichos realizados pelas espécies?

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

As áreas de estudo compreendem três remanescentes florestais localizados nos municípios de Araranguá (29°02'S e 49°31'W), Siderópolis (28°36'S e 49°33'W) e Timbé do Sul (28°44'S e 49°50'W), sul de Santa Catarina. As áreas compreendem respectivamente uma floresta brejosa em restinga (Formações Pioneiras, senso IBGE, 1992) com altitude variando entre 3,3 m e 3,9 m, Floresta Ombrófila Densa (FOD) submontana, com altitude variando de 159 m a 176 m e FOD montana, em altitude que variou de 441 m a 515 m (informações mais detalhadas são fornecidas no Capítulo 1).

2.2 Amostragem da vegetação e variáveis ambientais.

Em cada uma das áreas, foram amostrados em 100 parcelas os indivíduos maiores que 0,20 m. As espécies foram divididas em três grupos, com base na estratificação vertical da floresta, a saber: arbustos, árvores, arvoretas (incluindo monilófitos arborecentes e palmeiras), o grupo formado por árvores foi subdividido em árvores de interior e de dossel. Foram consideradas árvores plantas com caule lenhoso, tipo tronco com mais de 5 cm de DAP e com ramificação acima de 1 metro; arbustos foram considerados aqueles com ramificação desde a base ou próximo a esta; a categoria arvoreta incluiu espécies com ramificação acima de um metro do solo e com altura intermediária entre as árvores de interior e arbustos.

Dentro de cada grupo os indivíduos foram divididos em classes de tamanho: classe I, indivíduos maiores ou iguais a 0,20 m e menores que 1m, amostrados em parcelas de 2 x 2 m; classe II, indivíduos maiores ou iguais a 1 m e menores que 5 cm de DAP, amostrados em parcelas de 5 x 5 m; e classe III, indivíduos amostrados com DAP maior ou igual a 5, amostrados em parcelas de 10 x 10 m (compreende os dados discutidos nos capítulos um e

dois). As parcelas destinadas a amostragem das classes um e dois, foram alocadas dentro das unidades amostrais maiores (10 x 10 m) em um de seus vértices. Para a delimitação das famílias seguiram-se as propostas de Smith *et al.* (2006), para as monilófitas, e APG III (2009), para as angiospermas.

As variáveis ambientais avaliadas foram classificadas em: topográficas (elevação e desnível), edáficas (pH, Al, H+Al, e saturação por bases) e de luminosidade (% de abertura do dossel), conforme metodologia detalhada no Capítulo 2.

2.3 Análise dos dados

A matriz de abundância das espécies foi constituída pelo número de indivíduos por unidade amostral, eliminadas as espécies com menos de 10 indivíduos amostrados e presente em apenas uma classe de tamanho. Os valores de abundância foram transformados pela expressão $\ln(x+1)$ (\ln , é o logaritmo natural) antes da ordenação, a fim de atenuar efeitos de alguns valores maiores (ter Braak 1995). As variáveis expressas em proporção (%) foram transformadas pela expressão $\text{Arcsen}(\sqrt{x/100})$.

As relações das variáveis ambientais com as espécies selecionadas foram analisadas com base na amplitude de nicho realizado pela espécie, aplicando-se o índice médio de marginalidade (“outlying mean index analysis” OMI, Doledec *et al.* 2000)

O método proposto por Doledec *et al.* (2000), utilizado no presente estudo, consiste em uma nova análise que não faz qualquer suposição sobre a forma de curvas de resposta das espécies ao ambiente e, ao contrário da CCA e RDA, dá igual peso para espécies abundantes e raras. O resultado dessa análise descreve a posição média das espécies no espaço ambiental, que representa uma medida de distância entre o hábitat médio e as condições utilizadas pelas espécies, e a média de condições de hábitat da área de estudo. Ela mede a propensão da espécie para selecionar um ambiente especializado. Assim, seguindo os principais gradientes

(ou eixos), pode-se analisar a variabilidade dos habitats utilizados por cada espécie (amplitude de nicho) (Doledec *et al.* 2000; Thuiller *et al.* 2004).

A marginalidade representa o desvio da média, obtido pela espécie a partir do centro do diagrama (condições de habitat médio), como consequência, a variabilidade do nicho das espécies é decomposto em três componentes: (1) um índice de marginalidade, ou seja, a distância média da espécie *i* para a distribuição uniforme; (2) um índice de tolerância ou a amplitude de nicho e (3) uma tolerância residual, ou seja, um índice que ajuda a determinar a confiabilidade de um conjunto de condições ambientais para a definição do nicho de espécies.

Para as análises, utilizou-se o programa R (R Development Core Team 2009) e o pacote “ade4” (Dray & Dufour 2007). Para verificar a significância dos dados de especialização de nichos, foram calculados testes de permutação de Monte Carlo ($\alpha = 0,05$; Manly 1991).

3 RESULTADOS

Foram amostradas em todas as áreas de estudo e nas respectivas classes de tamanho 14447 indivíduos, incluídos em 256 espécies, pertencentes a 56 famílias botânicas. (Apendice A) Foram utilizadas na análise 119 espécies, destas, 86 são árvores (26 de interior e 60 do estrato superior), 16 são arbustos e 17 são arvoretas.

3.1 Separação de Nichos

O “Índice Médio de Marginalidade” (OMI) demonstrou que a maioria das espécies apresentou tendência à especialização de nichos, em todos os estratos (Tab. 1).

Tabela 1: Parâmetros de nicho para as espécies amostradas, em três áreas Floresta Atlântica no sul de Santa Catarina. As espécies estão representadas por seus nomes e respectivos acrônimos. A inércia, o índice médio de marginalidade (OMI), índice de tolerância (Tol) e o índice residual de tolerância (Rtol) foram calculados para cada espécie em suas respectivas classes de tamanho (números que seguem seus acrônimos).

Espécies	Acrônimos	inertia	OMI	Tol	Rtol
Arbustos					
<i>Justicia floribunda</i>	Jusflo1	6,91	5,28	0,22	1,41
	Jusflo2	12,86	9,75	1,29	1,82
<i>Melastomataceae 1</i>	Mel11	8,54	5,23	0,34	2,97
	Mel12	6,90	4,04	0,11	2,76
<i>Miconia cubatanensis</i>	Miccub1	5,32	4,65	0,03	0,64
	Miccub2	5,74	4,75	0,17	0,82
	Miccub3	5,22	3,84	0,12	1,26
<i>Miconia latecrenata</i>	Miclat2	6,94	1,28	0,26	5,39
	Miclat3	4,26	3,28	0,02	0,96
<i>Miconia tristis</i>	Mictri1	4,53	2,20	0,41	1,93
	Mictri2	4,09	2,91	0,20	0,98
<i>Mollinedia clavigera</i>	Molcla1	5,16	4,79	0,02	0,35
	Molcla2	5,45	4,64	0,03	0,78
<i>Myrcia hebepetala</i>	Myrheb1	12,59	12,59	0,00	0,00
	Myrheb2	7,80	5,90	0,34	1,56
	Myrheb3	6,73	6,73	0,00	0,00
<i>Myrceugenia ovata</i>	Myrova1	5,30	4,32	0,03	0,95
	Myrova2	9,55	4,36	0,14	5,05
	Myrova3	3,98	3,81	0,00	0,17
<i>Ossaea brachystachya</i>	Ossbra1	6,08	1,60	1,02	3,46
	Ossbra2	5,91	1,38	0,69	3,85
<i>Piper gaudichaudianum</i>	Pipgau1	7,16	0,10	0,78	6,29
	Pipgau2	4,91	1,35	0,91	2,65

Espécies	Acrônimos	inertia	OMI	Tol	Rtol
<i>Piper xylosteoides</i>	Pipxyl1	7,25	3,76	0,30	3,18
	Pipxyl2	8,84	3,83	0,34	4,67
<i>Psychotria carthagenensis</i>	Psycar1	4,60	1,64	0,16	2,80
	Psycar2	5,51	1,54	0,93	3,04
	Psycar3	4,95	2,09	0,51	2,35
<i>Psychotria leiocarpa</i>	Psylei1	4,64	4,11	0,08	0,45
	Psylei2	9,10	4,06	0,61	4,43
<i>Psychotria officinalis</i>	Psyoff1	7,75	6,51	0,18	1,06
	Psyoff2	8,05	6,39	0,40	1,26
<i>Psychotria suterella</i>	Psysut1	4,70	1,76	0,29	2,64
	Psysut2	6,97	2,11	0,71	4,16
	Psysut3	9,37	4,06	0,81	4,50
<i>Urera nitida</i>	Urenit1	7,91	6,98	0,12	0,81
	Urenit2	7,10	5,83	0,21	1,06
	Urenit3	9,02	9,02	0,00	0,00
Arvoretas					
<i>Alsophila setosa</i>	Alsset1	3,15	2,17	0,20	0,77
	Alsset2	6,18	2,85	0,21	3,12
	Alsset3	5,90	3,10	0,47	2,32
<i>Calyptranthes grandifolia</i>	Calgra1	13,41	11,15	0,33	1,93
	Calgra2	10,76	4,86	1,45	4,46
	Calgra3	14,12	7,04	2,86	4,22
<i>Calyptranthes lucida</i>	Calluc1	7,69	1,77	0,59	5,33
	Calluc2	4,60	1,66	0,50	2,44
	Calluc3	6,20	5,30	0,31	0,58
<i>Cyathea corcovadensis</i>	Cyacor1	6,98	4,56	0,02	2,41
	Cyacor2	6,35	4,52	0,20	1,63
	Cyacor3	6,18	4,45	0,12	1,62
<i>Cyathea delgadii</i>	Cyadel1	3,69	3,28	0,02	0,39
	Cyadel2	10,78	4,81	2,11	3,85
	Cyadel3	10,79	5,32	1,47	4,00
<i>Euterpe edulis</i>	Eutedu1	6,12	0,80	0,72	4,60
	Eutedu2	5,90	0,75	1,19	3,96
	Eutedu3	6,10	0,53	1,45	4,11
<i>Faramea montevidensis</i>	Farmon1	6,12	1,76	0,29	4,06
	Farmon2	5,29	1,61	0,28	3,40
	Farmon3	5,56	1,29	0,24	4,04
<i>Geonoma gamiova</i>	Geogam1	8,18	4,20	0,45	3,53
	Geogam2	9,09	3,92	1,31	3,87
<i>Geonoma schottiana</i>	Geosch1	7,50	6,46	0,15	0,89
	Geosch2	7,65	6,24	0,33	1,08
	Geosch3	7,06	6,09	0,16	0,81
<i>Guarea macrophylla</i>	Guamac1	6,79	3,44	1,67	1,68
	Guamac2	6,37	1,32	2,14	2,91
	Guamac3	5,36	1,93	0,83	2,60

Espécies	Acrônimos	inertia	OMI	Tol	Rtol
<i>Gymnanthes concolor</i>	Gymcon1	9,47	4,65	0,95	3,87
	Gymcon2	7,77	2,43	1,38	3,95
	Gymcon3	8,66	4,39	1,14	3,13
<i>Leandra dasytricha</i>	Leadas1	4,23	1,24	0,43	2,57
	Leadas2	4,90	1,61	0,42	2,87
	Leadas3	4,62	3,34	0,17	1,11
<i>Mollinedia schottiana</i>	Molsch1	5,52	1,84	0,58	3,10
	Molsch2	8,06	2,25	1,82	3,99
	Molsch3	9,58	4,50	1,16	3,92
<i>Ouratea parviflora</i>	Ourpar1	4,91	1,63	0,23	3,05
	Ourpar2	6,92	3,14	0,67	3,11
	Ourpar3	8,58	8,58	0,00	0,00
<i>Sorocea bonplandii</i>	Sorbon1	6,26	1,62	1,15	3,48
	Sorbon2	8,82	3,30	1,43	4,08
	Sorbon3	8,23	2,39	1,82	4,01
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	Syarom1	8,46	7,66	0,20	0,60
	Syarom2	8,13	5,91	0,94	1,28
	Syarom3	7,96	3,94	1,72	2,30
<i>Trichilia pallens</i>	Tripal1	7,34	1,86	0,83	4,66
	Tripal2	8,18	2,87	1,66	3,65
Árvores interior					
<i>Aegiphila brachiata</i>	Aegbra1	7,98	4,77	0,36	2,85
	Aegbra2	8,15	4,00	0,54	3,61
	Aegbra3	6,61	1,80	0,54	4,28
<i>Allophylus edulis</i>	Alledu1	4,40	4,40	0,00	0,00
	Alledu2	8,92	4,88	0,93	3,11
	Alledu3	13,21	6,57	2,23	4,41
<i>Banara parviflora</i>	Banpar1	5,38	2,26	0,31	2,82
	Banpar2	7,93	4,46	0,30	3,17
	Banpar3	6,71	3,77	0,32	2,61
<i>Bathysa australis</i>	Bataus1	9,71	3,93	0,42	5,36
	Bataus2	6,32	1,89	0,23	4,20
	Bataus3	5,29	2,29	0,38	2,61
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	Blesal1	5,75	5,75	0,00	0,00
	Blesal2	6,32	6,26	0,00	0,06
	Blesal3	7,77	7,17	0,14	0,46
<i>Byrsonima ligustrifolia</i>	Byrlig1	9,14	9,14	0,00	0,00
	Byrlig2	7,38	4,06	2,00	1,31
	Byrlig3	7,86	4,04	2,50	1,32
<i>Cordia concolor</i>	Corcon2	5,89	4,60	0,09	1,19
	Corcon3	7,59	6,07	0,18	1,35
<i>Drimys brasiliensis</i>	Dribra1	8,13	7,54	0,13	0,47
	Dribra2	5,90	1,66	2,67	1,57
	Dribra3	5,14	4,10	0,04	0,99
<i>Esenbeckia grandiflora</i>	Esegra1	8,01	2,94	0,64	4,42

Espécies	Acrônimos	inertia	OMI	Tol	Rtol
	Esegra2	6,76	2,89	0,43	3,44
	Esegra3	5,05	1,45	0,16	3,43
<i>Garcinia gardneriana</i>	Gargar1	9,40	4,43	0,62	4,35
	Gargar2	8,57	4,16	0,86	3,55
	Gargar3	7,97	4,11	0,38	3,48
<i>Guatteria australis</i>	Guaaus1	5,35	5,35	0,00	0,00
	Guaaus2	8,55	4,86	0,67	3,02
	Guaaus3	9,65	7,89	0,63	1,13
<i>Guapira opposita</i>	Guaopp1	8,53	0,26	1,24	7,04
	Guaopp2	9,01	0,37	4,76	3,88
	Guaopp3	10,74	3,83	2,54	4,37
<i>Ilex paraguariensis</i>	Ilepar1	5,38	4,06	0,04	1,27
	Ilepar2	7,47	4,61	0,18	2,68
	Ilepar3	8,70	5,92	0,32	2,46
<i>Ilex pseudobuxus</i>	Ilepe1	6,29	2,38	3,10	0,80
	Ilepe2	7,58	2,03	3,33	2,22
	Ilepe3	9,03	8,06	0,09	0,89
<i>Ilex theezans</i>	Ilethe2	8,36	4,45	0,31	3,61
	Ilethe3	6,42	3,75	0,49	2,19
<i>Inga marginata</i>	Ingmar1	6,09	1,74	0,85	3,50
	Ingmar2	4,55	1,16	0,33	3,05
	Ingmar3	13,48	9,80	1,84	1,84
<i>Inga sessilis</i>	Ingses1	5,99	2,17	0,51	3,31
	Ingses2	6,08	3,58	0,05	2,44
	Ingses3	7,04	2,03	1,17	3,84
<i>Jacaranda puberula</i>	Jacpub1	3,49	3,49	0,00	0,00
	Jacpub2	4,20	2,74	0,16	1,29
	Jacpub3	4,45	2,12	0,54	1,79
<i>Marlierea eugeniopsoides</i>	Mareug1	5,39	4,17	0,08	1,14
	Mareug2	7,50	4,17	0,12	3,21
<i>Myrciaria floribunda</i>	Myrflo2	6,80	2,04	0,78	3,98
	Myrflo3	3,97	1,30	0,39	2,28
<i>Myrcia multiflora</i>	Myrmul1	4,88	4,88	0,00	0,00
	Myrmul2	6,99	6,05	0,14	0,81
	Myrmul3	7,00	5,86	0,20	0,93
<i>Myrcia pulchra</i>	Myrpul1	8,65	7,86	0,24	0,56
	Myrpul2	7,12	6,14	0,13	0,85
	Myrpul3	6,92	5,83	0,13	0,96
<i>Myrcia spectabilis</i>	Myrspe1	4,38	4,16	0,00	0,22
	Myrspe2	3,90	2,28	0,25	1,37
	Myrspe3	3,26	2,72	0,08	0,46
<i>Posoqueria latifolia</i>	Poslat1	5,83	2,70	0,62	2,51
	Poslat2	6,74	1,53	0,47	4,74
	Poslat3	5,64	1,46	0,35	3,82
<i>Psidium cattleianum</i>	Psicat1	6,96	6,37	0,05	0,54

Espécies	Acrônimos	inertia	OMI	Tol	Rtol
	Psicat2	6,93	6,34	0,11	0,48
	Psicat3	7,78	6,74	0,19	0,86
<i>Rudgea jasminoides</i>	Rudjas1	6,48	2,37	0,63	3,49
	Rudjas2	7,55	2,34	0,85	4,37
	Rudjas3	8,34	4,49	0,71	3,14
Árvores superior					
<i>Aiouea saligna</i>	Aiosal1	3,91	2,69	0,10	1,12
	Aiosal2	4,79	2,04	0,95	1,80
	Aiosal3	6,18	1,92	0,58	3,68
<i>Alchornea triplinervia</i>	Alctri1	8,50	7,19	0,28	1,03
	Alctri2	7,60	5,78	0,93	0,88
	Alctri3	7,87	1,24	3,77	2,86
<i>Aspidosperma parvifolium</i>	Asppar1	8,41	4,83	0,41	3,16
	Asppar2	7,54	2,61	0,61	4,32
	Asppar3	9,05	4,17	0,59	4,28
<i>Brosimum glazioui</i>	Broglal	6,54	2,56	2,12	1,86
	Broglal2	5,81	2,57	0,39	2,85
	Broglal3	5,06	1,63	0,32	3,11
<i>Cabralea canjerana</i>	Cabcan1	3,69	2,04	0,02	1,62
	Cabcan2	4,43	2,12	0,44	1,87
	Cabcan3	4,46	1,64	0,40	2,43
<i>Casearia obliqua</i>	Casobl1	6,53	5,13	0,09	1,31
	Casobl2	9,23	3,81	0,98	4,44
	Casobl3	11,34	5,46	0,86	5,02
<i>Casearia sylvestris</i>	Cassyl1	4,93	4,35	0,00	0,57
	Cassyl2	5,29	1,31	0,25	3,74
	Cassyl3	5,01	1,64	0,35	3,02
<i>Cedrela fissilis</i>	Cedfis2	5,39	3,82	0,16	1,40
	Cedfis3	6,42	1,98	0,52	3,92
<i>Chrysophyllum inornatum</i>	Chrino1	13,11	5,25	2,36	5,51
	Chrino2	8,24	3,87	1,85	2,52
	Chrino3	11,68	6,33	1,74	3,60
<i>Chrysophyllum viride</i>	Chrvir1	17,31	17,31	0,00	0,00
	Chrvir2	6,66	2,91	1,07	2,68
	Chrvir3	8,26	4,39	0,40	3,48
<i>Cinnamomum glaziovii</i>	Cingla1	12,08	12,08	0,00	0,00
	Cingla2	9,09	2,65	1,46	4,98
	Cingla3	13,92	5,64	5,24	3,04
<i>Citronella paniculata</i>	Citpan1	8,13	4,23	1,49	2,41
	Citpan2	9,35	2,94	1,96	4,45
	Citpan3	11,12	4,33	4,21	2,58
<i>Coussapoa microcarpa</i>	Coumic1	4,87	4,87	0,00	0,00
	Coumic2	8,90	2,05	3,40	3,45
	Coumic3	7,58	1,19	3,41	2,98
<i>Cupania vernalis</i>	Cupver1	3,39	1,72	0,37	1,31

Espécies	Acrônimos	inertia	OMI	Tol	Rtol
	Cupver2	7,69	2,90	0,51	4,29
	Cupver3	8,33	3,93	0,51	3,90
<i>Endlicheria paniculata</i>	Endpan1	7,89	2,73	0,93	4,24
	Endpan2	7,85	2,37	0,84	4,64
	Endpan3	13,27	5,03	3,48	4,75
<i>Eugenia subterminalis</i>	Eugsub2	7,99	4,17	0,13	3,68
	Eugsub3	6,26	3,94	0,10	2,22
<i>Ficus cestrifolia</i>	Ficces2	7,01	7,01	0,00	0,00
	Ficces3	6,69	5,59	0,15	0,95
<i>Ficus luschnathiana</i>	Ficlus1	0,68	0,68	0,00	0,00
	Ficlus2	7,06	2,79	3,12	1,15
	Ficlus3	8,22	2,53	1,40	4,29
<i>Heisteria silvianii</i>	Heisil1	2,21	2,21	0,00	0,00
	Heisil2	11,92	3,19	2,18	6,54
	Heisil3	6,26	3,75	0,25	2,26
<i>Hieronyma alchorneoides</i>	Hiealc2	7,11	2,85	2,12	2,14
	Hiealc3	7,56	2,95	0,62	3,98
<i>Hirtella hebeclada</i>	Hirheb1	7,48	5,11	0,84	1,53
	Hirheb2	6,54	4,43	0,46	1,65
	Hirheb3	8,63	4,50	0,35	3,78
<i>Lamanonia ternata</i>	Lamter1	3,97	3,97	0,00	0,00
	Lamter2	7,93	4,47	0,44	3,02
	Lamter3	8,28	4,34	0,21	3,73
<i>Lonchocarpus cultratus</i>	Loncul1	1,77	1,21	0,24	0,31
	Loncul2	3,21	2,65	0,12	0,45
	Loncul3	6,24	1,99	0,46	3,78
<i>Luehea divaricata</i>	Luediv2	4,33	4,33	0,00	0,00
	Luediv3	9,82	4,46	0,70	4,67
<i>Machaerium stipitatum</i>	Macsti1	6,00	6,00	0,00	0,00
	Macsti2	6,25	3,02	0,29	2,94
	Macsti3	5,22	3,99	0,01	1,22
<i>Magnolia ovata</i>	Magova1	3,79	3,53	0,00	0,26
	Magova2	4,70	1,45	0,44	2,81
	Magova3	5,52	1,43	0,40	3,68
<i>Matayba guianensis</i>	Matgui1	7,15	1,10	1,25	4,79
	Matgui2	7,57	3,51	0,44	3,61
	Matgui3	4,27	1,72	0,46	2,09
<i>Matayba juglandifolia</i>	Matjug1	4,14	2,36	0,32	1,46
	Matjug2	4,15	2,55	0,36	1,24
	Matjug3	3,89	2,97	0,28	0,65
<i>Meliosma sellowii</i>	Melsel1	7,23	2,71	1,42	3,10
	Melsel2	9,36	3,44	1,83	4,09
	Melsel3	9,21	3,00	1,07	5,14
<i>Miconia cabucu</i>	Miccab1	4,25	3,52	0,13	0,61
	Miccab2	5,43	1,82	0,31	3,30

Espécies	Acrônimos	inertia	OMI	Tol	Rtol
	Miccab3	6,51	3,41	0,59	2,51
<i>Myrcia brasiliensis</i>	Myrbra1	4,40	4,40	0,00	0,00
	Myrbra2	6,22	0,91	2,10	3,21
	Myrbra3	6,20	1,00	2,22	2,98
<i>Myrsine hermogenesii</i>	Myrher2	10,15	4,29	1,87	3,99
	Myrher3	10,43	5,74	1,15	3,54
<i>Myrsine lorentziana</i>	Myrlor1	7,32	4,45	1,68	1,19
	Myrlor2	7,39	2,56	1,99	2,84
	Myrlor3	8,18	3,40	1,10	3,68
<i>Myrcia pubipetala</i>	Myrpub1	6,23	4,60	0,15	1,49
	Myrpub2	6,73	2,06	0,59	4,08
	Myrpub3	6,99	2,06	1,06	3,87
<i>Myrcia splendens</i>	Myrspl1	5,43	0,98	0,39	4,05
	Myrspl2	4,98	1,43	0,91	2,64
	Myrspl3	5,87	3,00	0,75	2,13
<i>Myrcia tijuensis</i>	Myrtij1	5,61	1,77	0,42	3,42
	Myrtij2	6,89	1,55	0,62	4,72
	Myrtij3	11,57	7,33	2,14	2,10
<i>Myrsine umbellata</i>	Myrumb2	6,89	1,66	1,39	3,84
	Myrumb3	6,69	3,29	0,43	2,97
<i>Nectandra megapotamica</i>	Necmeg1	17,55	13,29	1,98	2,29
	Necmeg2	9,51	4,48	1,37	3,67
	Necmeg3	9,57	4,75	1,38	3,44
<i>Nectandra membranacea</i>	Necmem1	3,67	3,42	0,08	0,17
	Necmem2	3,00	2,37	0,14	0,49
	Necmem3	8,47	2,14	1,06	5,26
<i>Nectandra oppositifolia</i>	Necopp1	4,60	4,60	0,00	0,00
	Necopp2	3,08	1,72	0,35	1,01
	Necopp3	4,10	2,03	0,32	1,76
<i>Ocotea indecora</i>	Ocoind1	3,37	3,37	0,00	0,00
	Ocoind2	6,20	2,05	0,79	3,36
	Ocoind3	9,17	3,97	1,11	4,09
<i>Ocotea pulchella</i>	Ocopul1	7,19	6,29	0,15	0,76
	Ocopul3	7,61	6,50	0,21	0,91
<i>Pera glabrata</i>	Pergla1	5,00	4,50	0,05	0,45
	Pergla2	4,85	3,25	0,51	1,09
	Pergla3	6,22	2,34	1,56	2,32
<i>Piptocarpha tomentosa</i>	Piptom1	3,82	3,82	0,00	0,00
	Piptom2	3,70	0,50	0,13	3,07
	Piptom3	7,65	3,94	0,38	3,33
<i>Pisonia zapallo</i>	Piszap1	5,67	3,15	0,52	2,00
	Piszap2	12,94	7,32	1,49	4,13
	Piszap3	14,34	10,66	2,03	1,65
<i>Protium kleinii</i>	Prokle1	6,00	2,46	0,35	3,19
	Prokle2	6,69	3,50	0,35	2,83

Espécies	Acrônimos	inertia	OMI	Tol	Rtol
	Prokle3	7,73	4,20	0,55	2,98
<i>Prunus myrtifolia</i>	Prumyr1	4,91	1,53	0,10	3,28
	Prumyr2	10,75	4,32	2,28	4,15
	Prumyr3	9,24	4,69	0,49	4,06
<i>Psychotria vellosiana</i>	Psyvel1	2,81	2,39	0,01	0,41
	Psyvel2	4,35	2,95	0,42	0,98
	Psyvel3	5,22	2,30	0,37	2,55
<i>Rollinia rugulosa</i>	Rolrug1	13,38	13,38	0,00	0,00
	Rolrug2	15,01	14,32	0,05	0,64
	Rolrug3	12,85	8,12	1,75	2,97
<i>Rollinia sericea</i>	Rolser2	2,42	1,73	0,01	0,68
	Rolser3	5,27	1,51	0,32	3,44
<i>Roupala brasiliensis</i>	Roubra1	6,53	3,10	0,58	2,85
	Roubra2	10,07	4,34	1,02	4,71
	Roubra3	6,05	3,77	0,22	2,06
<i>Schefflera angustissima</i>	Schang2	6,49	4,57	0,25	1,67
	Schang3	9,19	5,45	0,40	3,34
<i>Sloanea guianensis</i>	Slogui1	2,95	2,63	0,04	0,28
	Slogui2	3,35	1,58	0,15	1,63
	Slogui3	3,83	1,76	0,24	1,83
<i>Sloanea monosperma</i>	Slomon2	9,98	8,43	0,15	1,40
	Slomon3	9,10	4,82	0,35	3,93
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	Tetrub2	1,59	0,95	0,22	0,42
	Tetrub3	6,59	2,81	1,17	2,62
<i>Trichilia lepidota</i>	Trilep1	4,55	4,17	0,04	0,35
	Trilep2	10,83	4,74	0,67	5,42
	Trilep3	9,97	6,51	1,45	2,01
<i>Virola bicuhyba</i>	Virbic1	7,07	2,18	0,88	4,02
	Virbic2	4,86	0,97	0,15	3,73
	Virbic3	8,06	2,11	1,18	4,77
<i>Weinmannia paulliniifolia</i>	Weipau2	4,69	4,55	0,00	0,14
	Weipau3	5,21	2,54	1,15	1,52
<i>Xylopia brasiliensis</i>	Xylbra1	4,29	4,29	0,00	0,00
	Xylbra2	2,99	2,22	0,16	0,61
	Xylbra3	3,55	2,69	0,23	0,64
<i>Zanthoxylum astrigerum</i>	Zanast1	9,12	4,52	0,50	4,10
	Zanast2	6,06	3,08	0,42	2,55
	Zanast3	8,59	4,40	0,39	3,80

No estrato arbustivo a especialização de nichos é demonstrada pelo afastamento das espécies do centro do diagrama, como verificado em *Miconia tritis*, associada a condições de maior luminosidade, *Justicia floribunda* relacionada a ambientes montanos e *Urera nitida*

com as três classes de tamanho associado as condições de saturação hídrica e elevada acidez da floresta brejosa. No outro extremo destacaram-se: *Psychotria carthagenensis*, *P. suterella* e *P. leiocarpa* associadas a condições de menor luminosidade (Fig. 1).

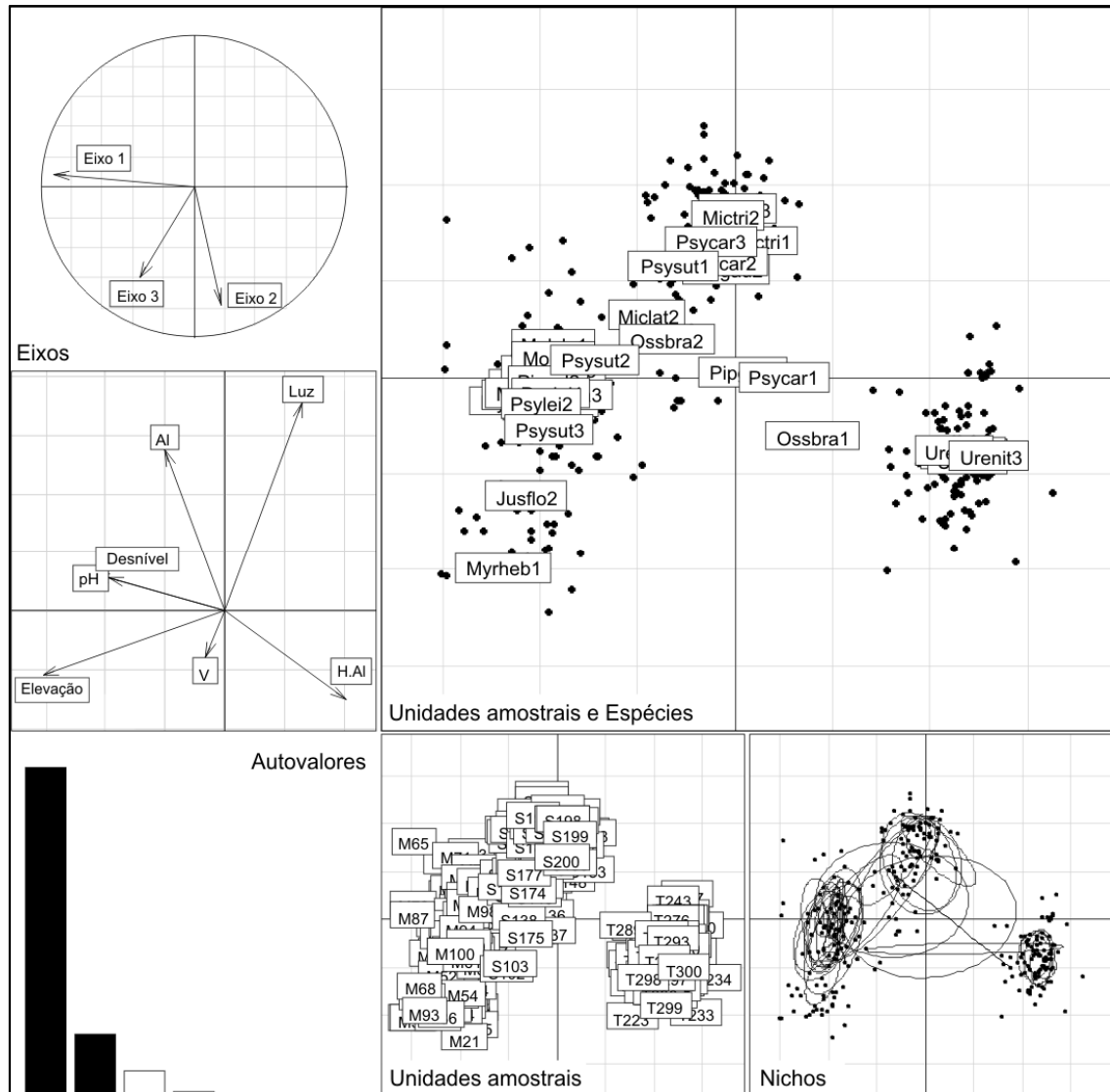


Figura 1: Análise do índice médio de marginalidade (OMI), em Floresta Atlântica no sul de Santa Catarina. Distribuição das espécies amostradas no estrato arbustivo, nas três áreas de estudo, numeradas em ordem crescente, onde parcelas de 1-100 correspondem a formação montana, de 101-200 submontana e 201-300 a floresta brejosa. As espécies são representadas por seus acrônimos seguidos dos números das respectivas classes de tamanho (Tab. 1).

O comportamento conservativo referente ao nicho, que é demonstrado na proximidade das diferentes fases ontogenéticas das espécies ao centro do diagrama e aos baixos valores do “Índice Médio de Marginalidade”, não foi observado nas espécies incluídas na análise.

Para as arvoretas, assim como no estrato arbustivo a intensidade luminosa é a variável principal na diferenciação de nichos. *Calyptranthes grandifolia*, *Calyptranthes lucida*, *Gymnanthes concolor*, *Cyathea corcovadensis* e *Cyathea delgadii* foram associadas as condições de menor luminosidade, enquanto *Leandra dasytricha* se mostrou associada as áreas com maior intensidade. No outro extremo do diagrama encontram-se espécies relacionadas as condições da formação brejosa como *Syagrus romanzoffiana* e *Geonoma schottiana* (Fig. 2).

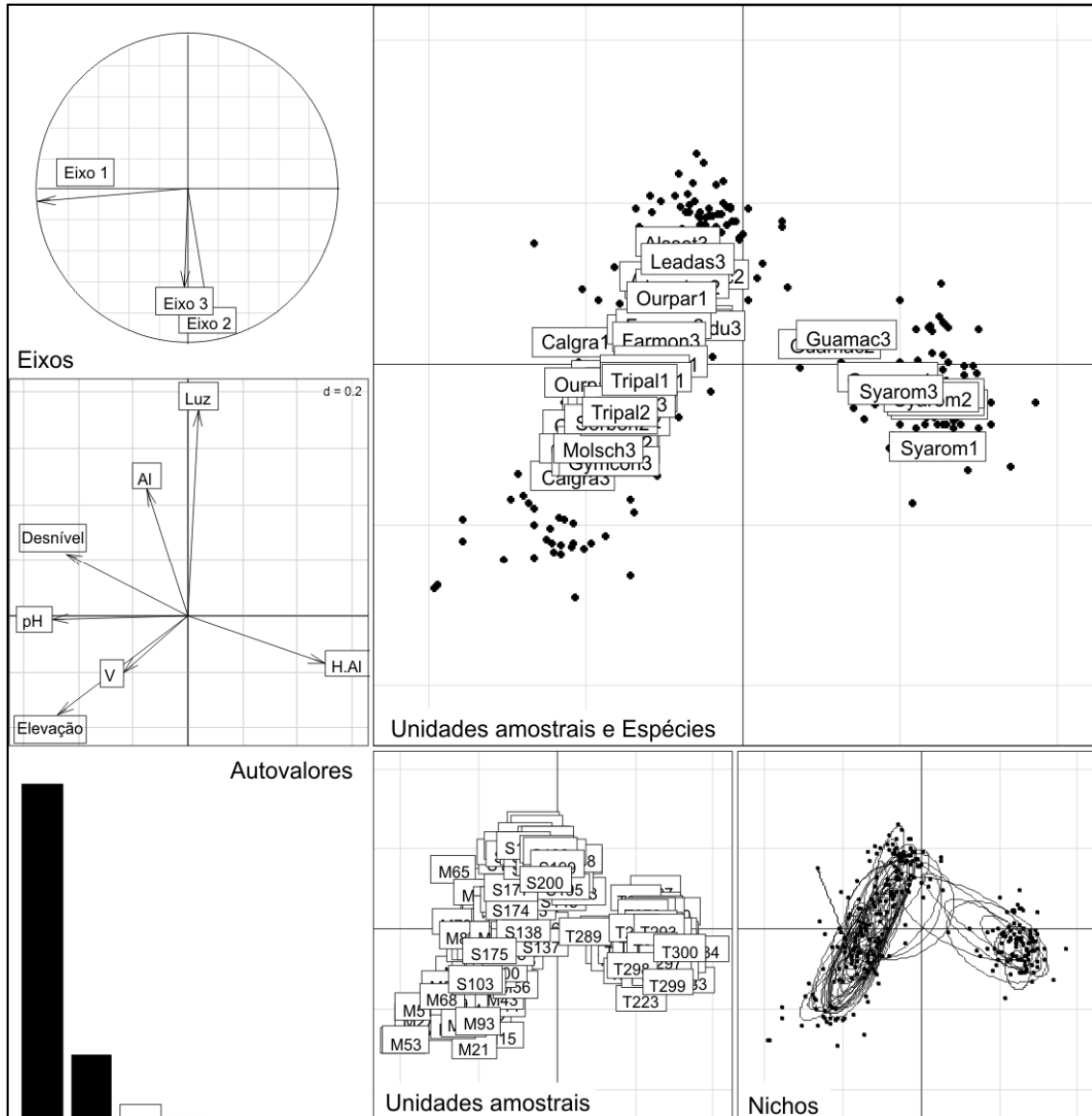


Figura 2: Análise do índice médio de marginalidade (OMI), em Floresta Atlântica no sul de Santa Catarina. Distribuição das espécies de arvores, nas três áreas de estudo, numeradas em ordem crescente, onde parcelas de 1-100 correspondem a formação montana, de 101-200 submontana e 201-300 a floresta brejosa. As espécies são representadas por seus acrônimos seguidos dos números das respectivas classes de tamanho (Tab. 1).

Para as árvores do estrato inferior dois conjuntos de espécies podem ser diferenciados, aquelas submetidas ao ambiente estressante da formação brejosa (saturação hídrica) e aquelas situadas em ambientes bem drenados (formações submontana e Montana). Nos ambiente bem drenados a luminosidade também aparece como variável importante, onde *Myrcia spectabilis*

e *Jacaranda puberula* aparecem nas áreas com maior intensidade luminosa, enquanto o oposto é observado *Guapira opposita*, *Rudgea jasminoides*, *Esenbeckia grandiflora* e *Garcinia gardneriana* (Fig. 3).

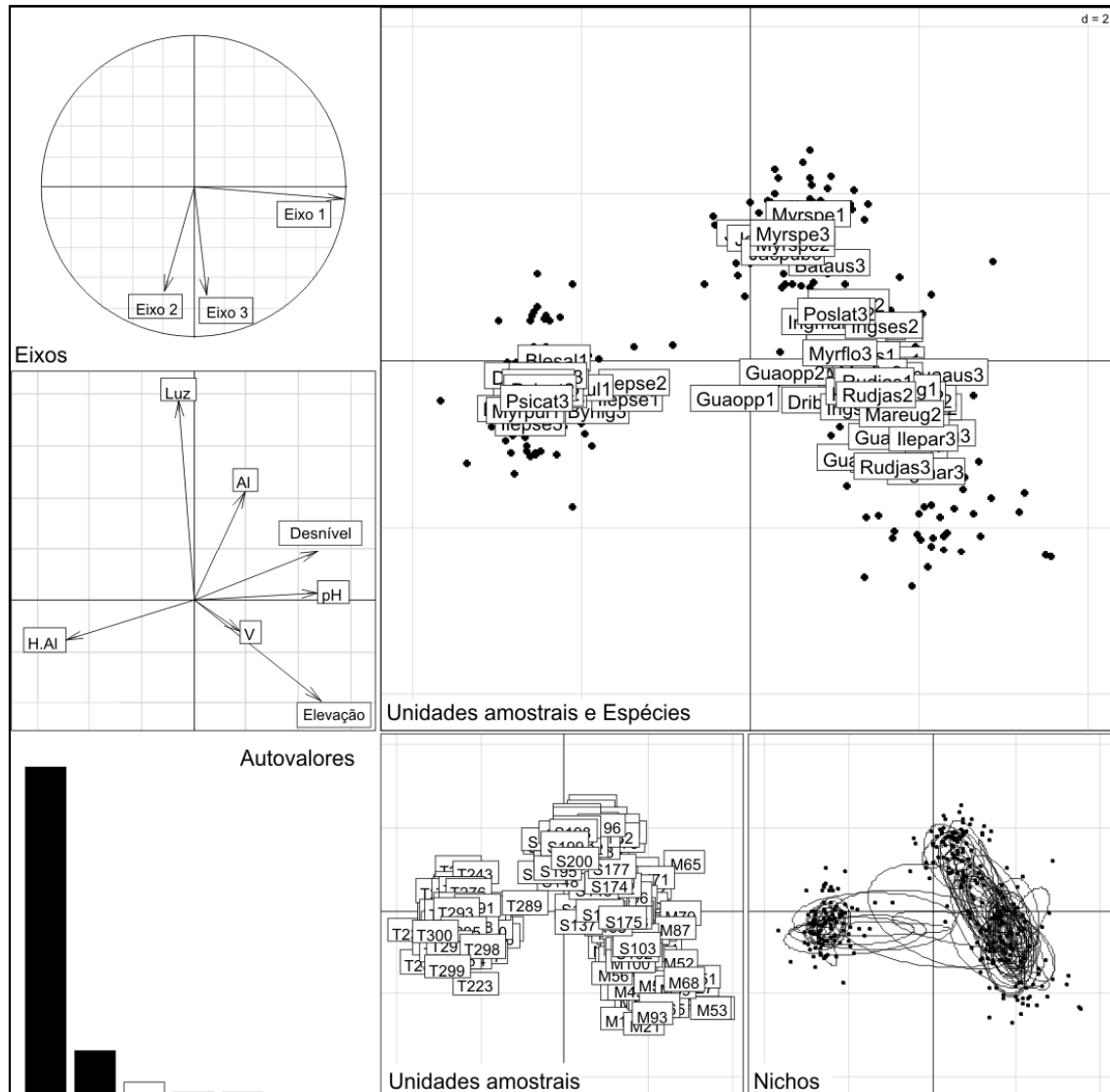


Figura 3: Análise do índice médio de marginalidade (OMI), em Floresta Atlântica no sul de Santa Catarina. Distribuição das espécies de árvores do estrato inferior, nas três áreas de estudo, numeradas em ordem crescente, onde parcelas de 1-100 correspondem a formação montana, de 101-200 submontana e 201-300 a floresta brejosa. As espécies são representadas por seus acrônimos seguidos dos números das respectivas classes de tamanho (Tab. 1).

No estrato superior o padrão obtido para as arvoretas se repete, separando as espécies relacionadas as formações submontana e montana, das ocorrentes amostradas no ambiente brejoso (Fig. 4).

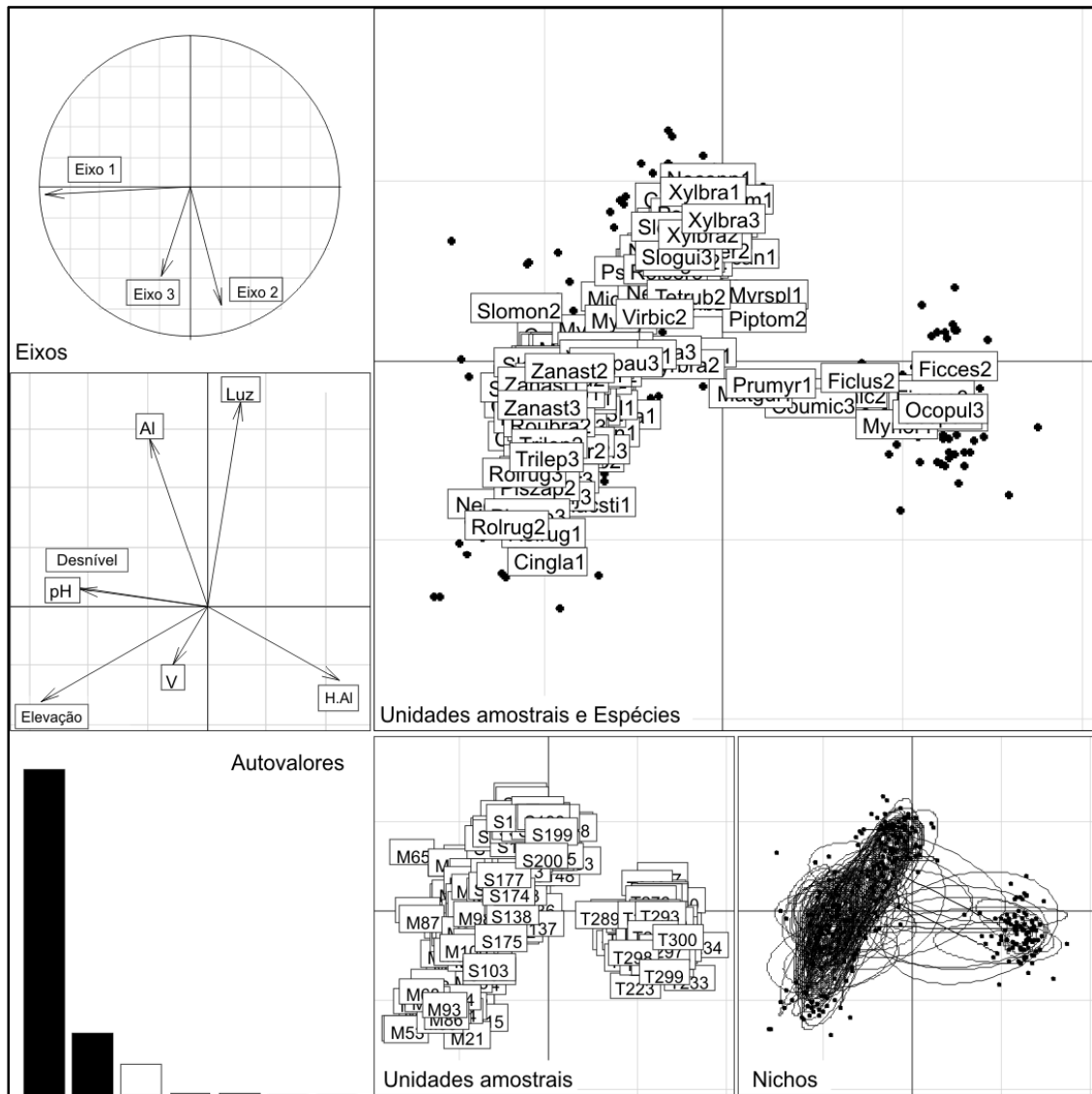


Figura 4: Análise do índice médio de marginalidade (OMI), em Floresta Atlântica no sul de Santa Catarina. Distribuição das espécies de árvores do estrato superior, nas três áreas de estudo, numeradas em ordem crescente, onde parcelas de 1-100 correspondem a formação montana, de 101-200 submontana e 201-300 a floresta brejosa. As espécies são representadas por seus acrônimos seguidos dos números das respectivas classes de tamanho (Tab. 1).

Das espécies incluídas na análise para o estrato superior *A. triplinervia*, *C. vernalis*, *M. pubipetala*, *M. tijucensis*, *M. lorentziana* apresentaram tendência a expandir seus habitats, o que pode indicar que plantas de dossel podem modificar seus nichos durante seu ciclo de vida, em detrimento daquelas ocupantes do interior da floresta. Em todos os estratos, as espécies que mostraram esta tendência o fizeram principalmente na classe de tamanho um.

4 DISCUSSÃO

Para todos os estratos (árvores, arbustos e arvoretas), determinou-se a ocorrência de especialização nos nichos, aqui definido como a ocupação de determinada porção do hábitat por parte da espécie, e que a sobreposição de algumas espécies, indica que pode estar ocorrendo competição interespecífica (Silvertown 2004; Devictor *et al.* 2010).

Tomando como hipótese que as espécies ocupam nichos de acordo com suas características ecofisiológicas, uma questão que prevalece é a determinação das características do ambiente, e conseqüentemente das espécies que agem na construção das comunidades vegetais ao longo do tempo. Assumindo-se a não equivalência ecológica das espécies, a ocorrência de complexos padrões de diversidade vegetal demandam diferenças entre os nichos das espécies, envolvendo permutas obrigatórias entre as características de cada espécie durante o ciclo de vida (“*trade off*”; Silvertown 2004; Silvertown *et al.* 2006).

No entanto, no presente estudo verificou-se que essas trocas aparentemente prevalecem nas árvores de dossel (estrato superior), pois espécies do interior demonstraram tendência à conservação de nichos, durante as fases do ciclo de vida. Westoby *et al.* (2002) destacam quatro características básicas para definição de estratégias de ocupação de nichos, entre elas a altura máxima alcançada pela planta, que reforça os dados aqui obtidos. Estabelecendo-se que em ambientes heterogêneos existe maior propensão à diferenciação de nichos, a conservação ou expansão destes está relacionada a características do ambiente, gerando “microsítios” favoráveis a maior coexistência de várias espécies (Christie & Armesto 2003).

Estudos que demonstram a relação entre as fases ontogenéticas do ciclo de vida em florestas tropicais são pouco numerosos, sendo que os realizados apontam a umidade do solo como fator importante na coexistência de espécies (Webb & Peart 2000), o que dificulta a

comparação com os dados aqui obtidos. Houve evidências de que durante as fases iniciais de desenvolvimento (plântulas e juvenis), a luminosidade é a principal variável responsável pela coexistência de espécies tropicais (Hubbell *et al.* 1999; Dalling & Hubbell 2002).

Espécies dos estratos inferiores (arbustos e arvoretas) que tendem a conservar seus nichos nas diferentes fases ontogenéticas estão associadas à luminosidade, caracterizando-se como tolerantes à sombra ou dependem de boa nutrição mineral. *Faramea montevidensis*, *Gymnanthes concolor*, *Mollinedia schottiana*, *Rudgea jasminoides* e *Sorocea bonplandii* são espécies com estas características (e.g: Lindenmaier & Budke 2006; Giehl & Jarenkow 2008), além de outros estudos na Floresta Atlântica (Citadini-Zanette *et al.* 2009). *Geonoma schottiana* aparece como uma espécie favorecida em condições de saturação hídrica, que aparenta ser o seu nicho preferencial, assim como outras palmeiras neotropicais (Teixeira *et al.* 2008).

Dentre aquelas que apresentaram expansão de habitats, *Alsophila setosa*, *Myrcia splendens* e *Guapira opposita* apresentam os indivíduos da classe I chegando as unidades amostrais na formação brejosa e os indivíduos das classes dois e três preferencialmente em ambiente de encosta (formações submontana e montana). *Inga marginata* aparece com indivíduos da classe III em áreas elevadas (formação montana) enquanto indivíduos das classes I e II aparecem na formação submontana.

A colonização de um novo ambiente se dá normalmente a partir de taxas reprodutivas positivas e de condições ambientais semelhantes, propiciando a capacidade de competição interespecífica que leva à permanência e ao desenvolvimento da nova espécie na área (Pearman *et al.* 2008). Porém, as quatro espécies apresentam estratégias de colonização distintas. *Alsophila setosa*, assim como as demais monilófitas, tem sua reprodução dependente da água, associados a sítios úmidos no interior da floresta (Hiendimeyer & Randi 2007). *Myrcia splendens* é considerada dependente de luz (Higuchi *et al.* 2008, Citadini

Zanette *et al.* 2009), e *Guapira opposita* é indiferente quanto à natureza do solo, tendo alta plasticidade ecológica, enquanto *Inga marginata* está associado a áreas com maior incidência luminosa, conforme destacado por Giehl & Jarenkow (2008).

No estrato superior, *Alchornea triplinervia* destaca-se como uma espécie tolerante ao estresse hídrico, com os indivíduos adultos colonizando áreas de encosta. A regeneração dessa espécie em ambientes florestais é dependente de distúrbios, pois é típica de ambientes recentemente colonizados (Carvalho *et al.* 2005).

Cupania vernalis e *Posoqueria latifolia* representam espécies em processos de expansão de habitat, entretanto com estratégias diferentes. A primeira apresenta membros da classe I situadas na formação submontana, enquanto indivíduos das classes 2 e 3 localizam-se em áreas mais elevadas (montana). A segunda apresenta os indivíduos das classes 2 e 3 os quais estão em meia encosta (submontana) e a classe I na formação montana. *Cupania vernalis* é típica de ambientes montanos, enquanto *Posoqueria latifolia* é preferencial de formações submontanas (Reginato & Goldenberg 2007), ambas apresentam comportamento heliófita. A expansão do habitat em direção a uma área já estruturada pode indicar para a espécie recém chegada uma competição desigual com indivíduos já estabelecidos, o que pode gerar a exclusão competitiva (Silvertown *et al.* 2006) ou ainda reduzir a taxa de sobrevivência para a espécie (Comita & Hubbell 2009). Os dados do presente estudo evidenciam que as espécies não são equivalentes em sua aptidão ecológica, mas demonstram que as diferenças específicas em suas estratégias ecológicas afetam a dinâmica populacional e o funcionamento de toda a comunidade (Wiegand *et al.* 2007a).

A conservação de nichos nas fases ontogenéticas do ciclo de vida foram evidenciadas no estrato inferior assim como para espécies tolerantes à sombra no estrato superior. Espécies pioneiras do estrato superior tendem a ter seus nichos de regeneração associados a distúrbios, onde a luminosidade atua como um gradiente direto no recrutamento dessas espécies.

A estratégia de regeneração pode estar relacionada a densidade de adultos na comunidade assim como a estratégia de crescimento. Árvores do dossel necessitam de muito mais recursos para reprodução do que espécies do sub-bosque que normalmente reproduzem na sombra e tem estrutura morfológica mais simples (Comita *et al.* 2007a).

A tolerância à sombra é importante na manutenção da alta diversidade e coexistência de espécies, pois estas são capazes de se estabelecer e permanecer por longo período no sub-bosque. Na outra extremidade do espectro, plantas dependentes de luz, necessitam de “eventos de chance” (Brokaw & Busing 2000) como a abertura do dossel para sobrevivência, refletindo menor número de indivíduos no banco de plântulas e em comparação com espécies tolerantes à sombra. Este padrão conduz à expectativa de maior coexistência de espécies no sub-bosque em detrimento do dossel. A distinção de estratégias de coexistência a respeito dos estádios do ciclo de vida pode revelar mecanismos que operam dentro e entre os ambientes, fornecendo bases para elucidar a complexa relação existente nas comunidades vegetais, ao longo de gradientes ambientais.

A análise por meio do índice médio de marginalidade (OMI) permitiu estabelecer a especialização de nichos para maior parte das espécies, assim como relacioná-la às diferentes fases ontogenéticas do ciclo de vida. A interpretação foi possibilitada pela característica do método, de buscar o centro dos eixos de cada espécie na comunidade, permitindo extrair os componentes do nicho de uma espécie inserida em um conjunto (Doledec *et al.* 2000).

4.1 Mecanismos de coexistência de espécies

Que mecanismos contribuem para coexistência de espécies, promovendo alta diversidade? Explicações tradicionais para esta questão, para que haja um equilíbrio na natureza, estão relacionadas às diferentes formas com que as espécies interagem com seus ambientes locais (seus “nichos”) ou com outras espécies, relações estas, primariamente reguladas por fatores distintos do ambiente (Leibold 2008).

Uma das hipóteses mais discutidas é a de Janzen-Connell (Janzen 1970, Connell 1971, Ricklefs 2010), postulando que a ação de predadores de sementes, patógenos e herbívoros, tendem a reduzir a sobrevivência de uma espécie com altas densidades locais, como acontece quando as sementes caem perto de árvores-mãe, em comparação com as espécies menos abundantes ou com mecanismos mais eficientes de dispersão. Isso poderia levar a um declínio na sobrevivência de indivíduos jovens de espécies com abundância crescente, resultando em vantagem para espécies raras na comunidade, evidenciando a tendência da mortalidade compensatória.

Mecanismos densidade-dependentes são evidentes em escalas locais, mas tem produzido resultados distintos em estudos de comunidades, ora com relações positivas (Harms *et al.* 2000), ora negativas (Comita *et al.* 2007a, Queenborough *et al.* 2007), ou ainda sem relações (Connell *et al.* 1984). Estes resultados contraditórios podem resultar da variação de taxas demográficas das espécies ou ainda pela diferença nas estratégias durante o ciclo de vida (Wright 2002). Evidenciamos que a tolerância à sombra das espécies tem forte efeito sobre a sobrevivência, e pode estar correlacionada com a abundância de espécies e as taxas de sobrevivência de plântulas ao nível da comunidade.

Outros mecanismos inerentes à coexistência são a competição e facilitação, entretanto, a complexidade das técnicas para a sua determinação não se coadunam com a natureza do presente estudo. Algumas plantas podem influenciar negativamente o desenvolvimento de

outras, como por exemplo, as plantas de sub-bosque (palmeiras, samambaias, etc.), que por competição por recursos (espaço, nutrientes, água ou luz) ou por modificação no ambiente (filtros ambientais; George & Bazzaz 1999; Harms *et al.* 2004), podem interferir na emergência e sobrevivência de indivíduos jovens influenciando a composição e estrutura espacial do banco de plântulas de espécies arbóreas.

Mecanismos de competição estão relacionados a filtros ambientais (Lortie *et al.* 2004; Silvertown *et al.* 2006), que atuam na adaptação de espécies às condições do ambiente, capacitando-as a competir com as demais espécies, ocasionando a exclusão competitiva. Integrar a facilitação, na teoria de nicho, leva ao paradoxo de que a extensão espacial do nicho realizado de uma espécie pode ser maior do que a escala espacial prevista pelo nicho fundamental (Bruno *et al.* 2003). Um exemplo desse processo são as plantas “berçário” (“*nurse plants*”), que podem aumentar a coexistência heteroespecífica através de modificações ambientais (Gross 2008).

Características ecológicas estão cada vez mais presentes nas hipóteses de coexistência, evidenciadas por mecanismos importantes como as permutas obrigatórias (“*trade off*”), as formas de vida e as fases ontogenéticas do ciclo de vida, configurando em quatro fatores ambientais e históricos (1) a heterogeneidade horizontal; (2) a heterogeneidade vertical; (3) regime de distúrbio e (4) as interações bióticas. Estes fatores contribuem na coexistência de espécies entre as fases de vida das plantas (Nakashizuka 2001). No presente estudo, à exceção das interações biológicas, estes fatores demonstraram ser determinantes na coexistência das espécies nas formações da Floresta Atlântica. As plantas demandam os mesmos recursos ambientais: luz, água, CO₂ e nutrientes minerais. Porém, as diferenças ecológicas entre as espécies de plantas vasculares terrestres se manifestam nas distintas maneira de adquirirem estes recursos (Westoby *et al.* 2002).

Parte da variação na diversidade e coexistência de espécies permanece não resolvida, pois estas não se enquadram na dualidade padrão-processo. Possivelmente representam a interação de processos histórico-biológicos, que variam no espaço e no tempo. A elucidação desta variação não explicada sugere que fatores regionais possam protagonizar um papel chave na compreensão de comunidades muito diversas como as florestas tropicais (Kelly & Bowler 2009).

5 CONCLUSÕES

Sugerimos que gradientes ambientais determinam a diversidade e a coexistência de espécies, ao longo das formações da Floresta Atlântica, podendo-se agrupar diferentes estratégias por parte das espécies no uso de recursos.

As comunidades avaliadas estão estruturadas pela associação das espécies com habitats específicos, onde estas realizam seu nicho, conforme demonstrado pelo índice médio de marginalidade (OMI). Da mesma forma que existe a especialização de habitats, ocorre também a sobreposição por parte de algumas espécies, evidenciado pela expansão de habitats, que pode determinar a exclusão competitiva ou a coexistência de várias espécies em uma mesma amplitude de nicho.

O entendimento do comportamento das espécies em suas fases ontogenéticas se mostrou importante no estabelecimento de relações entre as espécies e o ambiente, existindo tendência à conservação de nichos ao longo do ciclo de vida. Esta conservação não se mostrou como padrão para todas as espécies, evidenciado pelo desenvolvimento de plântulas e juvenis em locais distintos do estágio adulto para algumas.

A separação de nichos foi associada em parte à estrutura vertical da floresta, levando a necessidade de uma classificação de grupos funcionais. Espécies do estrato inferior tendem a coexistir em maior número, em um mesmo nicho, em comparação as do estrato superior. Espécies heliófilas do estrato superior tendem à segregação quando ocupando o mesmo nicho, como evidenciado em *Cupania vernalis* e *Posoqueria latifolia*.

Mecanismos de competição, facilitação e permutas obrigatórias (*trade off*) interagem no espaço e no tempo, o que dificulta a interpretação de alguns padrões, principalmente bióticos que ainda não são claros. Estudos futuros devem avaliar as espécies na totalidade de

seu desenvolvimento, contemplando diferentes fases ontogenéticas e permitindo a interpretação de processos de especialização de hábitats.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG III (The Angiosperm Phylogeny Group). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society** 162(2): 105-121.
- BROKAW, N. & BUSING, R.T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. **Trends in Ecology & Evolution** 15: 183-187.
- BRUNO, J.F; STACHOWICZ, J.J & BERTNESS MD. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology & Evolution** 18: 119-125.
- CARVALHO, D.A.; OLIVERIA-FILHO, A.T.; VILELA, E.A.; CURI, N.; VAN DER BERG, E.; FONTES, M.A.L. & BOTEZELLI, L. 2005. Distribuição de espécies arbóreo-arbustivas ao longo de um gradiente de solos e topografia em um trecho de floresta ripária do Rio São Francisco em Três Marias, MG, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 28(2): 329-345.
- CHASE, J.M & LEIBOLD, M.A. 2003. **Ecological niches-linking classical and contemporary approaches**. University of Chicago Press, Chicago.
- CHRISTIE, D.A. & ARMESTO, J.J. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. **Journal of Ecology** 91: 776–784.
- CITADINI-ZANETTE, V.; SANTOS, R.; KLEIN, A.S.; MARTINS, R. & BRUM-FIGUEIRÓ, A.C. 2009. **Vegetação arbustivo-arbórea em fragmentos florestais do sul de santa catarina, Brasil**. pp. 107-142. In: MILIOLI, G.; CITADINI-ZANETTE, V. & SANTOS, R. Mineração de carvão, meio ambiente e desenvolvimento sustentável no sul de Santa Catarina: uma abordagem interdisciplinária. Curitiba: Juruá.
- CLARK, J. S. 2008. Beyond neutral science. **Trends in Ecology & Evolution** 24: 8-15.
- COMITA, L.S. & HUBBELL, S.P. 2009. Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. **Ecology** 90(2): 328–334.
- COMITA, L.S.; AGUILAR, S.; PÉREZ, R.; LAO, S. & HUBBELL, S.P. 2007. Patterns of woody plant species abundance and diversity in the seedling layer of a tropical forest. **Journal of Vegetation Science** 18: 163-174.
- COMITA, L.S.; CONDIT, R. & HUBBELL, S.P. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. **Journal of Ecology** 95: 482–492.
- CONDIT, R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. **Trends in Ecology and Evolution** 10:18–22.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. pp. 298–312. In: Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds). **Dynamics of populations**. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- CONNELL, J.H.; TRACEY, J.C. & WEBB, L.J. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. **Ecological Monographs** 54:141–164.
- DALLING, J.W. & HUBBELL, S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. **Journal of Ecology** 90: 557-568.

- DALLING, J.W., SWAINE, M.D. & GARWOOD, N.C. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. **Ecology** 79: 564-578.
- DEVICTOR, V.; CLAVEL, J.; JULLIARD, R.; LAVERGNE, S.; MOUILLOT, D.; THUILLER, W.; VENAIL, P.; VILLÉGER, S. & MOUQUET, N. 2010. Defining and measuring ecological specialization. **Journal of Applied Ecology** 47, 15–25.
- DOLEDEC, S.; CHESSEL, D. & GIMARET-CARPENTIER, C. 2000. Niche separation in community analysis: a new method. **Ecology** 81:2914–2927.
- DRAY, S. & DUFOUR, A. B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. **Journal of Statistical Software** 22: 1-20.
- EASDALE, T.A.; HEALEY, J.R.; GRAU, H.R. & MALIZIA, A. 2007. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. **Journal of Ecology** 95: 1234–1249.
- FERREIRA, F.C. & PETRERE-JR., M. 2008. Comments about some species abundance patterns: classic, neutral, and niche partitioning models. **Brazilian Journal of Biology** 68 (4, Suppl.): 1003-1012.
- GEORGE, L.O. & BAZZAZ, F.A. 1999. The fern understory as an ecological filter: Emergence and establishment of canopy tree seedlings. **Ecology** 80: 833–845.
- GIEHL, E.L.H. & JARENKOW, J.A. 2008. Gradiente estrutural no componente arbóreo e relação com inundações em uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 22(3): 741-753.
- GOTELLI, N.J. & GRAVES, G. R. 1996. **Null models in ecology**. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- GROSS, K. 2008. Positive interactions among competitors can produce species-rich communities. **Ecology Letters** 11: 929–936.
- GRUBB, P.J. 1977. Maintenance of species-richness in plant communities – importance of regeneration niche. **Biology Reviews of the Cambridge Philosophical Society** 52: 107– 145.
- HARMS, K.E.; POWERS, J.S. & MONTGOMERY, R.A. 2004. Variation in small sapling density, understory over, and resource availability in four Neotropical forests. **Biotropica** 38: 40–51.
- HARMS, K.E.; WRIGHT, S.J.; CALDERON, O.; HERNANDEZ, A. & HERRE, E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. **Nature** 404: 493–495.
- HARMS, K.E.; CONDIT, R.; HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. **Journal of Ecology** 89: 947-959.
- HIENDLMEYER, R. & RANDI, A.M. 2007. Response of spores and young gametophytes of *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) and *Blechnum brasiliense* Desv. (Blechnaceae) to different light levels. **Acta Botanica Brasilica** 21(4): 909-915.
- HIGUCHI, P.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; SILVA, A.C.; MENDONÇA, E.L.M.; SANTOS, R.M. & PIFANO, D.S. 2008. Dinâmica da comunidade arbórea em um fragmento de floresta estacional semidecidual montana em Lavras, Minas Gerais, em diferentes classes de solos. **Revista Árvore** 32(3):417-426.
- HILL, M.O. 1974. Correspondence analysis: a neglected multivariate method. **Journal of the Royal Statistical Society. Series B, Statistical Methodological** 23:340–354.

- HIURA, T. 2001. Stochasticity of species assemblage of canopy trees and understorey plants in a temperate secondary forest created by major disturbances. **Ecological Research** **16**: 887-893.
- HUBBELL, S.P. 2001. **A unified theory of biodiversity and biogeography** Monographs in Population Biology. 32.Princeton University Press. Princeton and Oxford.
- HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B.; O'BRIEN, S.T.; HARMS, K.E., CONDIT, R.; WECHSLER, B.; WRIGHT, S. J. & LOO DE LAO, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree Diversity in a Neotropical Forest. **Science** **283**: 554.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. **Concluding remarks**. Cold Spring Harbor. Symposia on Quantitative Biology 22:415-427.
- IBGE (Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). 1992. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: FIBGE (Manuais Técnicos em Geociências, 1), 92p.
- JANZEN, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist** 104: 501-528.
- JONES, M.M.; OLIVAS ROJAS, P.; TUOMISTO, H. & CLARK, D.B. 2007. Environmental and neighbourhood effects on tree ferns distributions in a neotropical lowland rain forest. **Journal of Vegetation Science** **18**:13-24.
- KELLY, C.K. & BOWLER, M.G. 2009. Temporal niche dynamics, relative abundance and phylogenetic signal of coexisting species. **Theoretical Ecology** 2:161-169
- KÖHLER, P. & HUTH, A. 2007. Impacts of recruitment limitation and canopy disturbance on tropical tree species richness. **Ecological Modelling** 203: 511-517.
- 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.
- LAURANCE, S.G.W.; LAURANCE, W.F.; ANDRADE, A.; FEARNSIDE, P.M.; HARMS, K.E.; VICENTINI, A. & LUIZÃO, R.C.C. 2010. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: a landscape-scale study. **Journal of Vegetation Science** 21: 96-106.
- LEIBOLD, M.A. & MCPEEK, M.A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology** 87:1399-1410.
- LEIBOLD, M.A. 2008. Return of the niche. **Nature** 454: 39-41.
- 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.
- LINDENMAIER, D.S. & BUDKE, J.C. 2006. Florística, diversidade e distribuição espacial das espécies arbóreas em uma floresta estacional na bacia do rio jacuí, sul do Brasil. **Pesquisas, Botânica** 57: 193-216.
- LORTIE, C.J.; BROOKER, R.W.; CHOLER, P.; KIKVIDZE, Z.; MICHALET, R.; PUGNAIRE, F.I. & CALLAWAY, R.M. 2004. Rethinking plant community theory. **Oikos** 107(2): 433-438.
- MALTEZ-MOURO, S.; GARCÍA, L.V.; MARAÑÓN, T. & FREITAS, H. 2005. The combined role of topography and overstorey tree composition in promoting edaphic and floristic variation in a Mediterranean forest. **Ecological Research** **20**: 668-677.

- MANLY, F.J. 1991. **Randomization and Monte Carlo methods in Biology**. London, New York : Chapman and Hall.
- NAKASHIZUKA, T. 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. **Trends in Ecology & Evolution** 16 (4): 205-210.
- PALMIOTTO, P.A.; DAVIES, S.J.; VOGT, K.A.; ASHTON, M.S.; VOGT, D.J. & ASHTON, P.S. 2004. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. **Journal of Ecology** 92: 609–623.
- PAOLI, G.D., CURRAN, L.M. & ZAK, D.R. 2006. Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae: evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. **Journal of Ecology** 94:157–170.
- PEARMAN, P.B.; GUIBAN, A.; BROENNIMANN, O. & RANDIN, C.F. Niche dynamics in space and time. **Trends in Ecology and Evolution** 23(3): 149-158.
- QUEENBOROUGH, S.A.; BURSLEM, D.F.R.P.; GARWOOD, N.C. & VALENCIA, R. 2007. Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. **Ecology** 88(9): 2248–2258.
- R Development Core Team 2009. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- REGINATO, M. & GOLDENBERG, R. 2007. Análise florística, estrutural e fitogeográfica da vegetação em região de transição entre as Florestas Ombrófila Mista e Densa Montana, Piraquara, Paraná, Brasil. **Hoehnea** 34: 349-364.
- RICKLEFS, R. E. 2010. Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 107: 1265-1272.
- SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology & Evolution** 19: 605-611.
- SILVERTOWN, J.; DODD, M.; GOWING, D. LAWSON, C. & MCCONWAY, K. 2006. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. **Ecology** 87(7) Supplement: S39–S49.
- SMITH, A.R.; PRYER, K.M.; SCHUETTPELZ, E.; KORALL, P.; SCHNEIDER, H. & WOLF, P.G. 2006. A classification for extant ferns. **Taxon** 55(3):705-731.
- TEIXEIRA, A.P.; ASSIS, M.A.; SIQUEIRA, F.R. & CASAGRANDE, J.C. 2008. Tree species composition and environmental relationships in a neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. **Wetlands Ecology and Management** 16:451-461.
- TER BRAAK, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. **Ecology** 67:1167–1179.
- TER BRAAK, C.J.F. 1987. **CANOCO-a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis and redundancy analysis**, Groep Landbouwwisbeude, Wageningen, The Netherlands.
- TER BRAAK, C.J.F. 1995. Ordination. In: JONGMAN, R.H.G., TER BRAAK, C.J.F.; VAN TONGEREN, O.F.R. (eds). **Data analysis in community and landscape ecology**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 91-173.

- THUILLER, W.; LAVOREL, S.; MIDGLEY, G.; LAVERGNE, S. & REBELO, T. 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *leucadendron* taxa. **Ecology** 85(6): 1688–1699.
- WEBB, C.O. & PEART, D.R. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. **Journal of Ecology** 88: 464–478.
- WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A. & WRIGHT, I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics** 33:125–159.
- WIEGAND, T.; GUNATILLEKE, C.V.S.; GUNATILLEKE, I. A. U. N. & HUTH, A. 2007. How individual species structure diversity in tropical forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 104(48): 19029–19033.
- WIEGAND, T.; GUNATILLEKE, S. & GUNATILLEKE, N. 2007a. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan Dipterocarp Forest. **American Naturalist** 170(4): 77–95.
- WRIGHT, I.J.; 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, S.J. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. **Annals of Botany** 99: 1003–1015.
- WRIGHT, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia** 130:1–14.
- YAMADA, T.; ZUIDEMA, P.A.; ITOH, A.; YAMAKURA, T.; OHKUBO, T.; KANZAKI, M.; TAN, S. & ASHTON, P.S. 2007. Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. **Journal of Ecology** 95: 332–342.

APÊNDICE A

Espécies amostradas no levantamento florístico-fitosociológico nas formações Montana (M), Submontana (S) e Brejosa (B) da Mata Atlântica s.s., respectivamente nos municípios de Timbé do Sul, Siderópolis e Araranguá. São apresentados os valores de densidade para cada classe de tamanho (1, 2 e 3).

Famílias	Espécies	M			S			B		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Acanthaceae	<i>Justicia floribunda</i> (C. Koch) Wasshausen	4	15							
Annonaceae	<i>Annona cacans</i> Warm.		1	1						
	<i>Guatteria australis</i> A. St.-Hil.	1	17	6		2				
	<i>Rollinia rugulosa</i> Schtdl.	1	3	18						
	<i>Rollinia sericea</i> (R.E.Fr.) R.E.Fr.			10		6	53			
	<i>Rollinia sylvatica</i> (A. St.-Hil.) Mart.			1						
	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.				1	10	6			
Apocynaceae	<i>Aspidosperma cf. olivaceum</i> M. Arg.			3						
	<i>Aspidosperma parvifolium</i> DC.	8	20	57		5	1			
	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> DC.					2	6			
Aquifoliaceae	<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek						11			
	<i>Ilex cf. taubertiana</i> Loes.		1	3						
	<i>Ilex dumosa</i> Reissek			4						1
	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.	4	12	11						
	<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek	2	4					6	14	4
	<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek		24	30		1	3			
Araliaceae	<i>Oreopanax fulvum</i> Marchal			1						
	<i>Schefflera angustissima</i> (March.) Frodin		6	42						
	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerm. & Frodin						1			
Arecaceae	<i>Bactris setosa</i> Mart.	2	1			4				
	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	48	248	130	96	549	403	9	70	80
	<i>Geonoma gamiova</i> Barb. Rodr.	49	71		1	8				
	<i>Geonoma schottiana</i> Mart.		5					66	670	15
	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman					2	4	5	27	18
Asteraceae	<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabr.			4						
	<i>Piptocarpha tomentosa</i> Baker			15	1	2	2		1	
	<i>Vernonia discolor</i> (Spreng.) Less.			3			5			
Bigoniaceae	<i>Cybistax antisyphilitica</i> (Mart.) Mart.	1	3	2						
	<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.						1			
	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.			2	1	20	31			
	<i>Tabebuia umbellata</i> (Sond.) Sandw.		2	2						
Boraginaceae	<i>Cordia silvestris</i> Fresen.			1	1	1	8			
Burseraceae	<i>Protium kleinii</i> Cuatrec.	12	65	49	3	5	4			
Cardiopteridaceae	<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) Howard	1	20	12	1	7	4			
Celastraceae	<i>Maytenus sp.</i>		5	4					2	
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	8	33	69	1	1	2			
Clethraceae	<i>Clethra scabra</i> Pers.				1	1		1		

Famílias	Espécies	M			S			B		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Clusiaceae	<i>Clusia criuva</i> Cambess.			3					3	51
	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	30	46	94	1	3	1			
Cunoniaceae	<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	1	46	251		2	4			
	<i>Weinmannia paulliniifolia</i> Pohl ex Ser.		2	9						1
Cyatheaceae	<i>Alsophila setosa</i> Kaulf.				3	69	112			
	<i>Cyathea corcovadensis</i> (Raddi) Domin	7	44	79		1				
	<i>Cyathea delgadii</i> Sternb.	3	26	248		4	3			
	<i>Cyathea</i> sp.							7	35	
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> Benth.				2	32	37			
	<i>Sloanea monosperma</i> Vell.		3	16						
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum vacciniifolium</i> Mart.							6	3	
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) M. Arg.		1	28		3	12	17	48	72
	<i>Gymnanthes concolor</i> Spreng.	27	53	115	1	37	8			
	<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M.Johnst.			1						
	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong			3			1		1	
	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. et Endl.			7		2	4			
Fabaceae	<i>Albizia edwallii</i> (Hoehne) Barneby & J.Grimes		4	2						
	<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton					2				
	<i>Inga marginata</i> Willd.	12	12	8	23	59	2			
	<i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart.	12	6	3	6	3	1			
	<i>Inga striata</i> Benth.					2	10			
	<i>Inga vera</i> Willd.					1	1			
	<i>Lonchocarpus campestris</i> Mart. ex Benth.		4	9						
	<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) Azevedo-Tozzi et H.C. Lima				1	2	3	22		
	<i>Machaerium aculeatum</i> Raddi				1	1				
	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	1	3	1		4	13			
	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão			1						
	<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms.			1						
	<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby				2			1		
	<i>Zollernia ilicifolia</i> Vog.							5	3	
	Lamiaceae	<i>Aegiphila brachiata</i> Vell.	15	21	8		1	4		
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.				1		2	2			
<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke			2					1		1
Lauraceae	<i>Aiouea saligna</i> Meisn.		3	6	8	12	4			
	<i>Cinnamomum glaziovii</i> (Mez) Kosterm.	1	3	6		3	5			
	<i>Cinnamomum riedelianum</i> Kosterm.				5	2				
	<i>Cryptocaria moschata</i> Nees & Martius ex Nees								4	
	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr.	13	23	5	4	10	2			
	<i>Nectandra grandifolia</i> Nees	1	3	9						
	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	7	9	12			2			
	<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.				3	4	26			
	<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees				1	6	11			
	<i>Ocotea catharinensis</i> Mez				1	3				
	<i>Ocotea cf. corymbosa</i> (Meissner) Mez.			2						

Famílias	Espécies	M			S			B		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
	<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	1	7	13		4	2			
	<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez				2	2	1			
	<i>Ocotea porosa</i> (Nees) L. Barroso		2	5						
	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees) Mez							5		500
	<i>Ocotea silvestris</i> Vatt.	2	10	1						
	<i>Ocotea urbaniana</i> Mez			1			1			
	<i>Persea wildenowii</i> Kosterm.		2	1						
Magnoliaceae	<i>Magnolia ovata</i> (A.St.-Hil.) Spreng.		2	3	2	20	11			
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A. Juss.		3	43				2	18	205
Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.		1	19			1			
	<i>Pseudobombax grandiflorus</i> (Cav.) A. Robyns		1	4		2	3			
Melastomataceae	<i>Leandra dasytricha</i> (A.Gray) Cogn.	3	10		7	50	7			
	Melastomataceae 1	14	38							
	Melastomataceae 2		1							
	<i>Miconia cabucu</i> Hoehne		12	67	3	15	16			
	<i>Miconia cinerascens</i> Miq.						1			
	<i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne	6	17	4						
	<i>Miconia eichlerii</i> Cogn.					2	1			
	<i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin		5			7	2			
	<i>Miconia petropolitana</i> Cogn.		3			2				
	<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin		5			1			1	
	<i>Miconia sellowiana</i> (DC.) Naudin		7			1				
	<i>Miconia tristis</i> Spring				10	20		1		
	<i>Ossaea brachystachya</i> Triana	1	4			2		2	1	
	<i>Ossaea sanguinea</i> Cogn.		2							
Meliaceae	<i>Cabrlea canjerana</i> Vell.) Mart.		3	6	3	31	48			
	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.			5		2	23			
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	1	8		12	36	4	51	53	6
	<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	4	18	14						
	<i>Trichilia pallens</i> C. DC.	7	45		4	18				
Monimiaceae	<i>Hennecartia omphalandra</i> J. Poiss.		1	1						
	<i>Mollinedia clavigera</i> Tul.	9	27							
	<i>Mollinedia eugeniifolia</i> Perkins					8				
	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	22	56	44	15	52	4			
	<i>Mollinedia triflora</i> (Spreng.) Tul.	2								
Moraceae	<i>Brosimum glazioui</i> Taub.	2	14	3	1	4	5			
	<i>Ficus cestrifolia</i> Schott								1	22
	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.		1	13	1		4		3	1
	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanj. et Boer	37	145	45	36	39	28			
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott) Warb.	9	12	7	5	22	5			
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg							3	2	15
	<i>Calyptanthes concinna</i> DC.		1	9						
	<i>Calyptanthes grandifolia</i> O.Berg	2	7	10						
	<i>Calyptanthes lucida</i> Mart. ex DC.		1	3	22	54				

Famílias	Espécies	M			S			B		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
	<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaersk				1					
	<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O.Berg.	1	1							
	<i>Campomanesia rhombea</i> O.Berg.		2							
	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg		1	4						
	<i>Eugenia bacopari</i> D. Legrand	1		4						
	<i>Eugenia cf. brasiliensis</i> Lam.			1						
	<i>Eugenia cf. burkartiana</i> (D.Legrand) D.Legrand			1						
	<i>Eugenia handroana</i> D.Legrand					1	2			
	<i>Eugenia handroi</i> (Mattos) Mattos		5	2						
	<i>Eugenia hiemalis</i> Cambess.		2							
	<i>Eugenia multicostata</i> D.Legrand	2	1	5						
	<i>Eugenia platysema</i> O.Berg		4	5						
	<i>Eugenia pluriflora</i> DC.			6						
	<i>Eugenia schuechiana</i> O.Berg	1	3	7	2	2	1			
	<i>Eugenia</i> sp1					1	2			
	<i>Eugenia</i> sp2					1	1			
	<i>Eugenia stigmata</i> DC.					1	1			
	<i>Eugenia subterminalis</i> DC.		15	11						
	<i>Eugenia ternatifolia</i> Cambess.		1	2						
	<i>Marlierea eugeniopsoides</i> (D. Legrand & Kausel)									
	D. Legrand	5	28							
	<i>Marlierea excoriata</i> Mart.		2	1						
	<i>Marlierea parviflora</i> O.Berg					2				
	<i>Marlierea silvatica</i> Kiaersk.					6	1			
	<i>Myrceugenia cf. campestris</i> (DC.) D.Legrand & Kausel									1
	<i>Myrceugenia cf. ovalifolia</i> (O.Berg) Landrum	3	8	2						
	<i>Myrceugenia cucullata</i> D. Legrand.		6							
	<i>Myrceugenia miersiana</i> (Gardner) D. Legrand & Kausel	2	7	5						
	<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O.Berg			2						
	<i>Myrceugenia ovata</i> O.Berg		1							
	<i>Myrcia anacardiifolia</i> Gardner				3	2				
	<i>Myrcia brasiliensis</i> Kiaersk.	1	10	3		3	2		5	1
	<i>Myrcia glabra</i> (O.Berg) D.Legrand	1	3				1			
	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.			2						
	<i>Myrcia hebeptala</i> DC.	1	11	1						
	<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.			1				1	14	352
	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	18	49	25		27	12			
	<i>Myrcia pulchra</i> (O.Berg) Kiaersk.							10	103	434
	<i>Myrcia retorta</i> Cambess.		1	2						
	<i>Myrcia richardiana</i> (O.Berg) Kiaersk.					1				
	<i>Myrcia</i> sp.								1	
	<i>Myrcia spectabilis</i> DC.				4	12	2			
	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	3	6	19	15	26	6	9	1	

Famílias	Espécies	M			S			B		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
	<i>Myrcia tijucensis</i> Kiaersk.	16	18	22	15	14	2			
	<i>Myrciaria cuspidata</i> O.Berg		8	1						
	<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg		12	3		7	4			
	<i>Myrciaria plinioides</i> D.Legrand	3	6	5	6	2	1			
	Myrt 1			1						
	Myrt 11			1						
	Myrt 14	10	14							
	Myrt 16		3	2						
	Myrt 17	1								
	Myrt 2			3						
	Myrt 20	1								
	Myrt 21	1								
	Myrt 22	2								
	Myrt 23	1								
	Myrt 24		4							
	Myrt 25		2							
	Myrt 29	1								
	Myrt 3			1						
	Myrt 30	2	1							
	Myrt 39							4		
	Myrt 6	3								
	Myrt 7			1						
	<i>Neomitranthes gemballae</i> (D. Legrand) D. Legrand			1						
	<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum	1	2	6						
	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine							5	8	197
Nyctaginaceae	<i>Guapira cf. hirsuta</i> (Choisy) Lundell							1		
	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	20	20	44	7	23	4	24	14	3
	<i>Pisonia zapallo</i> Griseb.		4	11	2					
Ochnaceae	<i>Ouratea parviflora</i> (DC.) Baill.	5	43	2	11	7				
	<i>Ouratea salicifolia</i> (A.St.-Hil. & Tul.) Engl.								1	
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke		7	24	1	3	1			
Oleaceae	<i>Chionanthus filiformis</i> (Vell.) Green	2	2	5						
Peraceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	3	5	20		1	4			2
Phyllantaceae	<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão		8	73		1	21		1	
Piperaceae	<i>Otonia propinqua</i> Kunth.				1					
	<i>Piper arboreum</i> Aubl.					2		1	2	
	<i>Piper gaudichaudianum</i> Kuntze	8	6		9	126		8	10	
	<i>Piper mikanianum</i> (Kunth) Steudel				1			1		
	<i>Piper xylosteoides</i> Kunth	56	29		2	2				
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br.							3	9	2
	<i>Myrsine hermogenesii</i> (Jung-Mend. & Bernacci) M.F.Freitas & Kin.Gouv.		7	13		2				
	<i>Myrsine lorentziana</i> (Mez) Arechav.	2	16	123				12	2	8
	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.		5	41		3	5		2	

Famílias	Espécies	M			S			B		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	17	24	62	3	2	2			
Quiinaceae	<i>Quiina glaziovii</i> Engl.					1	1			
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.		10	32	1			1	1	
Rubiaceae	<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) Hook.F.	8	52	18	1	143	169			
	<i>Cordia concolor</i> (Cham.) O. Kuntze		12	7						
	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum			2		1	9			
	<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. et Schlttdl.) DC.	16	41	12	15	51	19			
	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. Et Schult.	14	26	37	3	47	67			
	<i>Psychotria</i> sp1							3		
	<i>Psychotria brachypoda</i> (Müll. Arg.) Britton	1	6							
	<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.				1	17	22	1	1	
	<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham.	7	70			5				
	<i>Psychotria officinalis</i> Mart.							14	14	
	<i>Psychotria suterella</i> Müel.Arg.	6	181	122	20	92	13			
	<i>Psychotria vellosiana</i> Benth.		1	9	2	19	11			
	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müel.Arg.	43	195	330	15	77	5			
Rutaceae	<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	8	53	4	2	14	8			
	<i>Zanthoxylum astrigerum</i> (R.S. Cowan) P.G. Waterman	2	13	22		2				
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.					3	4			
Sabiaceae	<i>Meliosma sellowii</i> Urb.	5	9	14	2	3	4			
Salicaceae	<i>Banara parviflora</i> (A.Gray) Benth.	1	23	10	3		1			
	<i>Casearia decandra</i> Jacq.				1	4	8			
	<i>Casearia obliqua</i> Spreng.	4	32	19		3				
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	2	18	20		97	223	2	2	
	<i>Xylosma pseudosalzmanii</i> Sleumer	1	4	6	1		1			
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	1	15	20		1				
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	1	24	47	17	5	3			
	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	1	18	5		3	30	1		
	<i>Matayba juglandifolia</i> Radlk.				27	50	23			
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.	7	24	61					2	
	<i>Chrysophyllum viride</i> Mart. & Eichler	2	6	26		2				
Solanaceae	<i>Cestrum bracteatum</i> Link & Otto.				2	1				
	<i>Solanum mauritianum</i> Scopoli								2	
	<i>Solanum pseudoquina</i> A.St.-Hil.						1			
	<i>Solanum sanctaecatharinae</i> Dunal			4			1			
	<i>Solanum variabile</i> Mart.					1			1	
Symplocaceae	<i>Symplocos cf. tetandra</i> Mart.		12	2						
	<i>Symplocos tenuifolia</i> Brand					1	1			
Theaceae	<i>Laplacea acutifolia</i> (Wawra) Kobuski			3						
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis fasciculata</i> (Meisn.) Nevling	1	2	1						
Urticaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Sneathl.					3	4		2	
	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul							1	8	5
	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	1	1	16	1	4		4	36	

Famílias	Espécies	M			S			B		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
	<i>Urera nitida</i> (Vell.) Brack							13	15	1
Verbenaceae	<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.					1	4			
Winteraceae	<i>Drimys brasiliensis</i> Miers		12	4				11	4	
	Total geral	718	26153161		489	22221715		310	11832034	

CONCLUSÕES FINAIS

O entendimento dos mecanismos que regem a diversidade local e regional, na Floresta Atlântica, está longe de ser alcançado. Padrões atualmente conhecidos são insuficientes para explicar as complexas interações que mantêm a diversidade. Nesta direção, o presente estudo agregou novas informações aos conhecimentos sobre a estrutura comunitária e diversidade na Floresta Atlântica sul catarinense.

O ambiente atua sobremaneira na estrutura das florestas, principalmente a partir de distúrbios, o que resulta em diferentes estratégias específicas para colonizar ou permanecer neles. A heterogeneidade de ambientes, com ocorrência de distúrbios intermediários, permite maior amplitude de nichos para diversas espécies, conforme constatado nas formações de encosta, mais diversas e melhor estruturadas.

Em ambientes homogêneos submetidos à condição de estresse, um filtro ambiental ficou evidenciado, resultando em baixa riqueza e diversidade. No entanto, a baixa riqueza deve ser interpretada como indício da capacidade de adaptação dessas espécies, o que mostra a possibilidade de uso destas, em estratégias de recuperação e conservação de recursos.

As diferenças estruturais evidenciadas na segregação das diferentes formações da Floresta Atlântica demonstram os mecanismos de interação, sejam eles positivos ou negativos (competição e facilitação) competição, atuando em escalas temporais e espaciais, definindo as comunidades presentes.

PERSPECTIVAS PARA FUTUROS ESTUDOS

A complexidade das florestas pluviais tropicais e o caráter dinâmico do conhecimento levam-nos a testar permanentemente novas teorias e hipóteses, direcionados a elucidar os mecanismos que atuam neste ecossistema.

Pouco se conhece sobre as interações bióticas existentes entre espécies em uma comunidade, sejam elas planta-planta ou planta-outros organismos. Tem-se que processos biológicos são importantes na estruturação das comunidades, mas que muitas vezes são tratados como estocásticos, pela falta de evidências. Assim estudos referentes à dispersão (A segregação espacial de comunidades é limitada pela dispersão?), polinização (A raridade de espécies é influenciada pela ausência de um polinizador específico? Espécies mais abundantes têm um espectro de polinização e dispersão maior em relação as raras?), estudos fenológicos (O sucesso reprodutivo é obtido por maiores períodos de floração e frutificação? Mais flores e frutos garantem maior recrutamento?), entre outros, se constituem em abordagens promissoras para trabalhos futuros.

Mecanismos de facilitação também apresentam carência de estudos (Como se dá o estabelecimento de uma espécie em um ambiente estressante? Este estabelecimento reúne apenas atributos individuais?). Estas são apenas algumas perguntas que ajudariam a ampliar fundamentalmente o conhecimento atual existente.