



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

**CLAREIRAS FORMADAS PELO FURACÃO CATARINA E A SUA
IMPORTÂNCIA NA MANUTENÇÃO DA DIVERSIDADE EM FLORESTA
OMBRÓFILA DENSA NO SUL DO BRASIL**

Alexandre Rücker

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Botânica

Orientador: Prof. Dr. João André Jarenkow

Porto Alegre, fevereiro de 2007.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador e grande amigo João André Jarenkow, por conseguir conciliar suas atividades de pesquisador, professor, orientador e ainda coordenar este curso de pós-graduação. Agradeço também pela amizade que construímos desde a época da graduação e que só se fortaleceu nestes dois anos de mestrado.

Aos meus amigos, Gringo (Guilherme Ceolin), Eduardo Luís Hettwer Giehl, Jair Gilberto Kray, Rick (Ricardo Antunes Flores), ao meu irmão, Jorge Augusto Rücker e ao meu pai, Rui Albano Rücker, por me ajudarem no árduo trabalho a campo e pelos momentos divertidos proporcionados.

À dona Marlene, pela acolhida no seminário em Dom Pedro de Alcântara durante o trabalho a campo e pela agradável companhia durante este período.

Ao Eduardo e ao Jean Carlos Budke, pelas ricas discussões e auxílio nas análises estatísticas.

A todos os colegas e amigos do pós, pelos ensinamentos e trocas de conhecimento, mas principalmente pelos momentos divertidos que passamos juntos, especialmente nas saídas de campo.

Ao Luís Rios de Moura Baptista, por proporcionar que eu realizasse este estudo em sua propriedade e principalmente por conservar esta área tão rica da Mata Atlântica, não medindo esforços para transformá-la em uma RPPN.

Aos botânicos Jorge Luiz Waechter, Luís Rios de Moura Baptista, Valdely Kinupp, Eduardo Hettwer Giehl, Guilherme Ceolin, Édson Soares, Márcia Vignoli da Silva, Lilian Auler Mentz, e principalmente ao Marcos Sobral, pelo auxílio na identificação das espécies.

Aos funcionários do Departamento de Botânica pelo atendimento e aos excelentes professores por seus ensinamentos.

A todos familiares pela compreensão da ausência em muitos momentos, e em especial ao meu pai, pelo exemplo de amor à natureza.

À Luisa, minha amada companheira, que esteve sempre ao meu lado quando precisei, me ajudando até mesmo no trabalho a campo.

A Deus, por guiar os meus passos e iluminar o meu caminho.

APRESENTAÇÃO

A presente dissertação foi estruturada na forma de artigos, a fim de agilizar seu encaminhamento para publicação após a defesa. Os artigos são independentes, mas como ambos referem-se ao tema dinâmica de clareiras e os dados foram obtidos na mesma área de estudo, algumas informações repetem-se. A formatação dos mesmos foi feita segundo as normas gerais para publicação da **Acta Botanica Brasilica**.

SUMÁRIO

Lista de figuras.....	5
Lista de tabelas.....	6
Introdução geral.....	7
Artigo 1 – A importância das clareiras naturais na manutenção da diversidade de árvores e arbustos em Floresta Ombrófila Densa no sul do Brasil.....	13
Artigo 2 – Ocupação de clareiras formadas pelo furacão Catarina em Floresta Ombrófila Densa no sul do Brasil.....	28
Considerações finais.....	52

LISTA DE FIGURAS

Artigo 1

Figura 1: Curvas de rarefação da riqueza específica de árvores e arbustos em clareiras e no sub-bosque em Floresta Ombrófila Densa, Dom Pedro de Alcântara (RS).....26

Figura 2: Distribuição em classes de altura de indivíduos regenerantes de espécies arbustivas e arbóreas amostrados em clareiras e no sub-bosque de Floresta Ombrófila Densa, Dom Pedro de Alcântara (RS).....27

Artigo 2

Figura 1: Esquema de uma clareira natural hipotética delimitada pelos fustes das árvores circundantes, segundo Runkle, e o respectivo polígono formado por triângulos (linhas pontilhadas), para a estimativa da sua área, no estudo, em Dom Pedro de Alcântara (RS).....43

Figura 2: Distribuição em classes de altura de indivíduos pioneiros e tolerantes à sombra de espécies arbustivas e arbóreas, amostrados em clareiras naturais em Floresta Ombrófila Densa, Dom Pedro de Alcântara (RS).....51

LISTA DE TABELAS

Artigo 1

Tabela 1: Espécies amostradas em clareiras naturais causadas pelo furacão Catarina e no sub-bosque de um fragmento de Floresta Ombrófila Densa, Dom Pedro de Alcântara (RS), com suas respectivas abundâncias em cada local e guilda de regeneração.....	23
--	----

Artigo 2

Tabela 1: Espécies amostradas em oito clareiras causadas pelo furacão Catarina em um fragmento de Floresta Ombrófila Densa, em Dom Pedro de Alcântara (RS), com suas respectivas guildas de regeneração.....	44
--	----

Tabela 2: Parâmetros fitossociológicos de todas as espécies amostradas em oito clareiras naturais causadas pelo furacão Catarina em um fragmento de Floresta Ombrófila Densa, em Dom Pedro de Alcântara (RS).....	47
---	----

Tabela 3: Abundância e frequência das espécies pioneiras em cada clareira ou grupo em um fragmento de Floresta Ombrófila Densa, em Dom Pedro de Alcântara (RS).....	50
---	----

INTRODUÇÃO GERAL

A Mata Atlântica é considerada como o bioma brasileiro mais ameaçado. Originalmente distribuía-se em 15 estados e na área antes ocupada pela mesma concentram-se 70% da população brasileira. Apesar da devastação, a Mata Atlântica ainda conserva uma parcela significativa da diversidade biológica do país, com altíssimos níveis de endemismo. Abriga inúmeras populações tradicionais e garante o abastecimento de água para mais de 120 milhões de pessoas (Cruz *et al.* 2006).

A Floresta Atlântica *stricto sensu*, que se estende do Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul, está representada ainda por apenas 11,3% de remanescentes florestais, considerando áreas acima de 15 ha da vegetação original ou de secundária em estágio avançado de regeneração (Cruz *et al.* 2006). A pequena faixa de Floresta Atlântica *stricto sensu* no Rio Grande do Sul – que vai de Torres a Osório –, assim como em outras regiões do Brasil, encontra-se bastante fragmentada. Portanto, nos fragmentos ainda existentes, há a necessidade de se estimular estudos para um maior conhecimento da dinâmica florestal, principalmente em relação à regeneração natural, pois as informações geradas poderão ser usadas na conservação e servir de modelo para a recuperação de áreas degradadas.

Durante muitos anos, acreditou-se que as florestas mantinham estáveis sua estrutura e composição em toda sua extensão. Árvores mortas ou caídas representavam fenômenos pontuais e sem expressão dentro do contexto de equilíbrio. Pensava-se que os indivíduos mortos de cada espécie seriam substituídos por outros da mesma espécie, imediatamente. Nessa visão, a floresta representava uma comunidade muito estática e em perfeito equilíbrio, onde todas as espécies arbóreas deveriam ter uma distribuição de classes de tamanho do tipo “J invertido”, com reposição contínua e uniforme de indivíduos. Esta visão estava associada ao desconhecimento que se tinha sobre a dinâmica das florestas, interpretando as clareiras como um evento casual, não associado ao processo da dinâmica das comunidades florestais (Kageyama 1998).

Vários estudos com relação à dinâmica de clareiras vêm sendo realizados durante os últimos trinta anos, principalmente em florestas tropicais, revolucionando os conceitos sobre a dinâmica de florestas. Os primeiros estudos envolvendo dinâmica de clareiras chamavam a atenção para a alta frequência do tombamento natural de árvores e a conseqüente abertura de clareiras, influenciando a estrutura da floresta (Hartshorn 1978, 1980, Denslow 1980). Diante disso, as florestas passaram a ser consideradas como mosaicos de vegetação, compostos de fases estruturais diferenciadas, formadas por manchas de vegetação com diferentes tamanhos e idades, originadas a partir da dinâmica sucessional de clareiras (Oldeman 1978; Whitmore 1989). O trabalho de Watt (1947) já reconhecia que as florestas poderiam ser divididas em três fases sucessionais arbitrárias: a clareira, a fase de construção e a fase madura. Imediatamente após a abertura no dossel formar-se-ia a fase clareira, que então seria substituída pela fase de construção e, por último, pela fase madura (Watt 1947 *apud* Whitmore 1989).

Segundo Whitmore (1989), em todas as florestas há um ciclo de renovação da vegetação, iniciado e controlado pela abertura de clareiras naturais. Estas são formadas pelas quedas de galhos ou de uma ou mais árvores, devido à morte fisiológica, a ação de parasitas ou devido à influência de ventos (Hartshorn 1980). Algumas vezes, grandes clareiras podem ser formadas devido a perturbações naturais menos freqüentes, como furacões e deslizamentos de terra, ou também, podem ser geradas pela ação do homem (Hartshorn 1980). Os espaços formados pelas aberturas das clareiras poderão vir a serem ocupados por outras espécies, sendo este processo de substituição de uma árvore por outra(s) bastante complexo e ainda não completamente entendido (Denslow 1987; Lima 2005a).

A origem da enorme quantidade de espécies vegetais existentes principalmente em florestas tropicais e a manutenção dessa grande riqueza têm sido considerados grandes desafios a serem desvendados. Esse conhecimento é de grande importância para se tomar decisões em relação à conservação e ao manejo sustentável das florestas que ainda restam, visto que estas estão sendo degradadas de forma alarmante (Denslow 1987; Hubbell 1998).

Vários trabalhos têm dado ênfase ao papel das clareiras na manutenção da diversidade em florestas (Hartshorn 1978, 1980; Denslow 1980, 1987, 1995; Runkle 1981; Brokaw 1985, 1987; Tabarelli & Mantovani 1997a; Hubbell et al. 1999; Brokaw & Busing 2000; Schnitzer & Carson 2001). De acordo com esta idéia, tem sido proposto que grande parte das espécies arbóreas que fazem parte do dossel necessita de clareiras como nicho regenerativo, pois estas proporcionam recursos diferenciados – tais como maior luminosidade, umidade e temperatura – para a germinação, desenvolvimento e recrutamento, garantindo a incorporação dos indivíduos na população (Hartshorn 1980). Por sua vez, diferentes tamanhos de clareiras, bem como a variação espacial de alguns desses fatores ambientais no interior da própria clareira, constituiriam nichos de regeneração diferentes, que poderiam ser partilhados entre as espécies, contribuindo para a manutenção da diversidade em florestas, pois estas competiriam menos entre si oportunizando a coexistência de um maior número de espécies (Denslow 1980, 1987).

Outros estudos mostram que a partição de nichos em clareiras não é o principal fator responsável pela manutenção da diversidade em florestas, mas sim o acaso (Hubbell *et al.* 1999; Brokaw & Busing 2000). O acaso pode manifestar-se através da limitação de recrutamento, ou seja, a ineficiência de uma espécie em chegar e se desenvolver em todos os locais favoráveis ao seu estabelecimento (Hurt & Pacala 1996; Hubbell *et al.* 1999). Como o recrutamento é limitado, principalmente pela dispersão (que ocorre ao acaso), as espécies que são melhores competidoras não estão presentes em todos os locais e, então, muitos locais são ocupados por espécies que não são necessariamente as competidoras mais aptas. Este processo de limitação de recrutamento impediria que a competição ocorresse de forma intensa e poderia evitar ou adiar por um longo tempo a extinção local de espécies competitivamente inferiores e, conseqüentemente, manteria a diversidade de espécies (Hubbell *et al.* 1999).

Os indivíduos mais altos já presentes no local antes da formação da clareira, e que sobrevivem ao distúrbio, mesmo não sendo de uma espécie melhor adaptada às condições, muitas vezes são os que vencem a competição e conseguem chegar ao dossel, substituindo a(s) árvore(s) formadora(s) da clareira (Uhl *et al.* 1988; Weiner 1990; Boot 1996; Hubbell *et al.* 1999; Brokaw e Busing 2000). Neste sentido, como a formação de uma clareira acontece ao acaso, podendo originar-se em qualquer local da floresta, dependendo dos indivíduos mais altos que sobreviverem – o que também ocorre ao acaso –, a futura composição da floresta também poderá ser diferente, simplesmente por força do acaso, e não por causa da partição de nichos diferenciados entre as espécies (Hubbell *et al.* 1999; Brokaw & Busing 2000). Desta forma, a abertura de clareiras influencia a manutenção da diversidade de plantas tolerantes à sombra, uma vez que qualquer espécie pode colonizar uma clareira e chegar ao dossel e não apenas aquelas mais competitivas (Brokaw & Busing 2000).

O estudo da dinâmica de clareiras naturais, apesar de ter se revelado de extrema importância para o entendimento da regeneração e dinâmica de florestas, têm sido pouco estudado no Brasil. A maioria dos trabalhos existentes foi realizada na Região Sudeste (Tabarelli & Mantovani 1997a, 1997b, 1999; Carvalho *et al.* 2000; Armelin & Mantovani 2001; Martins & Rodrigues 2002, 2005; Martins *et al.* 2004; Lima 2005b), um na Amazônia (Thompson *et al.* 1998), e apenas o trabalho de Rücker (2004) foi realizado na região sul do Brasil, em floresta estacional. Há também um artigo de revisão (Lima 2005a) que discute a estrutura e regeneração de clareiras em florestas pluviais tropicais.

Assim, o presente estudo teve como objetivo geral contribuir para o conhecimento dos processos da dinâmica florestal em um fragmento de Floresta Ombrófila Densa localizado no sul do Brasil, verificando a importância das clareiras naturais para a manutenção das espécies de árvores e arbustos nesta floresta. Cabe destacar que se trata do primeiro estudo de clareiras provocadas pela passagem de um furacão, no Brasil. Os objetivos específicos deste estudo foram: (1) determinar e comparar a riqueza de espécies arbustivas e arbóreas do componente regenerante que se desenvolve em clareiras e no sub-bosque de um trecho de Floresta Atlântica *stricto sensu*, no sul do Brasil, com vistas a compreender melhor o papel da dinâmica de clareiras na manutenção da diversidade; (2) determinar a composição florística de espécies arbustivas e arbóreas em clareiras formadas na passagem do furacão Catarina, partindo-se do pressuposto que essas clareiras são grandes, nas quais há predomínio de plantas pioneiras; (3) verificar se há alguma preferência das espécies em regenerar em clareiras com diferentes tamanhos, mostrando se existe ou não partição de nichos regenerativos.

Referências bibliográficas

Armelin, R.S. & Mantovani, W. 2001. Definições de clareira natural e suas implicações no estudo da dinâmica sucessional em florestas. **Rodriguésia** 52: 5-15.

- Boot, R.G.A. 1996. The significance of seedling size and growth rate of tropical rain forest tree seedlings for regeneration in canopy openings. Pp. 267-284. In: M.D. Swaine (ed.). **Ecology of tropical tree seedlings**. (Man and the Biosphere Series) v. 17. Paris/New York/Lancs, UNESCO/Parthenon.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. **Ecology** **66**:682-687.
- Brokaw, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. **Journal of Ecology** **75**:9-19.
- Brokaw, N.V.L. & Busing, R.T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. **Tree** **15**:183-188.
- Carvalho, L.M.T.; Fontes, M.A.L. & Oliveira-Filho, A.T. 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca Range, south-eastern Brazil. **Plant Ecology** **149**:9-22.
- Cruz, C.M.; Vicens, R.S. & Araújo, M. 2006. **Levantamento dos remanescentes florestais do Bioma Mata Atlântica**. Ministério do Meio Ambiente. Disponível na Internet:http://www.mma.gov.br/estruturas/sbf_chm_rbbio/_arquivos/Cobertura%20Vegetal%20M A.pdf. Acesso em 08/02/2007.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica** **12**(Suppl.):47-55.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **18**:431-51.
- Denslow, J.S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. **Ecological Applications** **5**:962-968.
- Hartshorn, G.S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. pp.617-638. In: P.B Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.). **Tropical trees as living systems**. New York, Cambridge University Press.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. **Biotropica** **12**(Suppl.):23-30.
- Hartshorn, G.S. 1989. Application of gap theory to tropical forest management: natural regeneration on strip clear-cuts in the Peruvian Amazon. **Ecology** **70**:567-569.
- Hubbell, S.P. 1998. The maintenance of diversity in a neotropical tree community: conceptual issues, current evidence, and challenges ahead. Pp.17-44. In: F. Dallmeier & J.A. Comiskey (eds.). **Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies** (Man and the Biosphere Series) v. 20. Paris/New York/Lancs, UNESCO/Parthenon.
- 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**:554-557.
- Hurt, G.C. & Pacala, S.W. 1996. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history, and competitive differences between plants. **Journal of Theoretical Biology** **176**:1-12.

- Kageyama, P.Y. 1998. Manejo de florestas tropicais: o que há de novo? **Cadernos de Biodiversidade** **1**:7-11.
- Lima, R.A.F. 2005a. Estrutura e regeneração de clareiras em Florestas Pluviais Tropicais. **Revista Brasileira de Botânica** **28**:651-670.
- Lima, R.A.F. 2005b. Gap size measurement: The proposal of a new field method. **Forest Ecology and Management** **214**:413-419.
- Martins, S.V. & Rodrigues R.R. 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. **Plant Ecology** **163**:51-62.
- Martins, S.V. & Rodrigues R.R. 2005. Assessing the role of the canopy gap characteristics in the regeneration of shrub and tree species in a semideciduous mesophytic forest in south-eastern Brazil. Pp.93-112. In: A.R. Burk (ed.). **New research on forest ecosystems**. ???, Nova Science Publishers Inc.
- Martins, S.V.; Colletti Júnior, R.; Rodrigues, R.R. & Gandolfi, S. 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic forest in south-eastern Brazil. **Plant Ecology** **172**:121-131.
- Oldemann, R.A.A. 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. Pp.535-560. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.). **Tropical trees as living systems**. New York, Cambridge University Press.
- Rücker, A. **Análise da regeneração do componente arbustivo-arbóreo em clareiras naturais de uma floresta estacional no sul do Brasil**. Monografia de bacharelado, UFRGS, Porto Alegre.
- Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. **Ecology** **62**:1041-1051.
- Schnitzer, S.A. & Carson, W.P. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. **Ecology** **82**:913-919.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1997a. Ocupação de clareiras naturais na floresta na Serra da Cantareira – SP. **Naturalia** **22**:89-102.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1997b. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **20**:57-66.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1999. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma floresta atlântica montana. **Revista Brasileira de Biologia** **59**:251-261.
- Thompson, J.; Proctor, J.; Scott, D.A.; Fraser, P.J.; Marrs, R.H.; Miller, R.P. & Viana, V. 1998. Rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil: artificial gaps and plant response to them. **Forest Ecology and Management** **102**:305–321.
- Uhl, C.; Clark, K.; Dezzeo, N. & Maquirino, P. 1988. Vegetation dynamics in amazonian treefall gaps. **Ecology** **69**:751-763.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. **Journal of Ecology** **35**:1-22.

Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. **Trends Ecol. Evol.** 5:360-364.

Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-538.

A IMPORTÂNCIA DAS CLAREIRAS NATURAIS NA MANUTENÇÃO DA DIVERSIDADE DE ÁRVORES E ARBUSTOS EM FLORESTA OMBRÓFILA DENSA NO SUL DO BRASIL

Alexandre Rücker^{1,2} & João André Jarenkow^{1,3}

RESUMO – (A importância das clareiras naturais na manutenção da diversidade de árvores e arbustos em Floresta Ombrófila Densa no sul do Brasil). O papel das clareiras naturais na manutenção da diversidade de plantas tem sido bastante discutido durante as últimas três décadas. O objetivo do presente estudo foi determinar e comparar a riqueza de espécies arbustivas e arbóreas do componente regenerante que se desenvolve em clareiras e no sub-bosque em um trecho de Floresta Atlântica *stricto sensu*, no sul do Brasil, com vistas a melhor compreender a importância da dinâmica de clareiras na manutenção da diversidade. Para isso, foram demarcadas parcelas com as mesmas dimensões nas clareiras e no sub-bosque. Amostraram-se, no total, 1.158 indivíduos de 80 espécies e 32 famílias. As três espécies mais abundantes, tanto no ambiente de clareira quanto no sub-bosque, foram *Psychotria birotula*, *Viola bicuhyba* e *Erythroxylum cuspidifolium*, todas tolerantes à sombra, representando 35,5% dos indivíduos. As clareiras apresentaram riqueza significativamente maior que o sub-bosque (72 e 50 espécies, respectivamente), independente do número de indivíduos, determinada pelo desenvolvimento de plantas pioneiras, que ocorreram apenas em clareiras, e corresponderam a 25% do total de espécies amostradas. A abertura de clareiras contribuiu para a manutenção da riqueza de espécies tolerantes à sombra possivelmente por força do acaso e, para as espécies pioneiras, por propiciar nichos de regeneração específicos.

Palavras-chave: riqueza, nicho regenerativo, acaso, sub-bosque, pioneiras

ABSTRACT: (Treefall gaps and its role in maintain tree and shrub diversity in a south brazilian Atlantic forest). The role of treefall gaps in the maintenance of plant diversity has been intensively discussed during the last three decades. The aim of this study was to determine and to compare shrub and tree species richness of the regenerating component that grows in gaps and in understory of an Atlantic forest fragment, southern Brazil, to understand the importance of gap dynamics in the maintenance of the diversity. For that, samples of same shape and size in gaps and in understory were surveyed. A total of 1.158 individuals belonged to 80 species and 32 families were sampled. The three

¹ UFRGS, Departamento de Botânica, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-907, Porto Alegre, RS, Brasil.

² Autor para correspondência: xanderucker@gmail.com

³ Autor para correspondência: jarenkow@portoweb.com.br

most abundant species, in the gaps as well in the understorey, were *Psychotria birotula*, *Virola bicuhyba* and *Erythroxylum cuspidifolium*, all shade-tolerant, representing 35,5% of the individuals. The treefall gaps presented species richness significantly larger than the understorey (72 and 50 species, respectively), independent of the number of individuals, determined by the development of pioneer plants, that just were found in gaps, and corresponded to 25% of the total sampled species. The openings of gaps contributed to the maintenance of shade-tolerant species richness simply by chance events and, for the pioneer species, by propitiating specific regeneration niches.

Key words: richness, regeneration niche, chance, understorey, pioneers

Introdução

O papel das clareiras naturais na manutenção da diversidade de plantas tem sido bastante discutido durante as últimas três décadas (Hartshorn 1978, 1980, Denslow 1980, 1987, 1995, Runkle 1981, Brokaw 1985, 1987, Tabarelli & Mantovani 1997a, Hubbell et al. 1999, Brokaw & Busing 2000, Schnitzer & Carson 2001). Connel (1978) sugere que um regime de perturbação moderado, como a formação natural de clareiras, promove a coexistência de espécies que têm diferentes estratégias de uso dos recursos, dispersão e capacidade competitiva – suposição conhecida como “hipótese da perturbação intermediária”. De acordo com essa hipótese, a riqueza específica é maior quando há níveis intermediários de perturbação.

A formação de clareiras permite o desenvolvimento de espécies pioneiras (ou intolerantes à sombra), que delas dependem para germinar, crescer e sobreviver, não sendo encontradas em regeneração no sub-bosque à sombra do dossel (Hartshorn 1980). Portanto, como demonstrado em diversos trabalhos (Brokaw 1985, 1987, Whitmore 1989, Tabarelli & Mantovani 1999, Schnitzer & Carson 2001), as clareiras contribuem acentuadamente para a manutenção da diversidade, pelos sítios de regeneração exclusivos proporcionados para as espécies pioneiras no mosaico florestal.

Alguns autores (Denslow 1980, Kobe 1999) sustentam que as clareiras podem proporcionar também a manutenção de espécies tolerantes à sombra, já que estas teriam nichos de regeneração estreitos e estariam partilhando os diferentes recursos gerados pelas clareiras, e não competindo entre si. Isso faria com que um maior número de espécies pudesse coexistir no mesmo local. No entanto, outros trabalhos demonstraram que as espécies desta guilda de regeneração possuem nichos de regeneração amplos (Hubbell & Foster 1987, Uhl et al. 1988, Hubbell et al. 1999, Schnitzer & Carson

2001), o que faz com que as clareiras tenham um papel neutro na manutenção da riqueza dessas espécies (Hubbell et al. 1999).

As clareiras naturais também podem ajudar a manter a diversidade simplesmente por apresentarem maior densidade de indivíduos (tanto de plantas pioneiras como de tolerantes à sombra), o que provavelmente resultará em maior riqueza específica nestes locais, já que densidade e riqueza estão intimamente ligadas (Denslow 1995). Essa densidade superior, entretanto, é temporária, diminuindo após a clareira completar por volta de três anos, quando a taxa de mortalidade começa a aumentar (Brokaw 1985), o que faz com que a maior diversidade nas clareiras também seja temporária. Hubbell et al. (1999), analisando mais de 1.200 clareiras na América Central, comprovaram que a maior diversidade nas clareiras é apenas um efeito da maior densidade de indivíduos nestes locais.

O objetivo do presente estudo foi determinar e comparar a riqueza de espécies arbustivas e arbóreas do componente regenerante que se desenvolve em clareiras e no sub-bosque de um trecho de Floresta Atlântica *stricto sensu*, no sul do Brasil, com vistas a compreender melhor o papel da dinâmica de clareiras na manutenção da diversidade. Será testada a hipótese de que as clareiras naturais mantêm a diversidade de árvores e arbustos por comportarem maior riqueza de espécies pioneiras e tolerantes à sombra, no componente regenerante, em relação a áreas sob o dossel fechado.

Material e Métodos

Área de Estudo - O fragmento florestal localiza-se no município de Dom Pedro de Alcântara (29°23'S e 49°50'W), litoral norte do Rio Grande do Sul. Conhecido localmente por Mato da Cova Funda, tem área de 10,5 ha e encontra-se ao oeste da lagoa Itapeva e da BR-101.

O clima regional é subtropical úmido, sem período seco, do tipo Cfa de Köppen (Moreno 1961). A pluviosidade e a temperatura média anual são de 1.277 mm e 18,6° C, respectivamente, segundo dados da Estação Meteorológica de Torres (29°20'S e 49°43'W) (Waechter 1992). A área situa-se na parte interna da Planície Costeira, onde predominam solos Glei pouco Húmicos Distróficos associados a Podzólico Vermelho-Amarelos Álicos (Ker *et al.* 1986). Streck *et al.* (2002), baseados no Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (EMBRAPA 1999), denominam estes solos de Gleissolos Melânicos Eutróficos e Argissolos Vermelho-Amarelos.

O local situa-se na área de ocorrência da Floresta Atlântica *stricto sensu* ou Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Veloso & Goés-Filho 1982) constituindo-se em um dos últimos fragmentos

de floresta relativamente bem conservada localizada em área plana dessa formação no Rio Grande do Sul.

Metodologia – Foram selecionadas clareiras naturais causadas por quedas de árvore(s) e/ou galho(s) grandes, originadas na passagem do furacão Catarina, ocorrido em 27 e 28 de março de 2004 (L.R.M. Baptista e J.L. Waechter, com. pess.). A definição de clareira utilizada foi a de Runkle (1981, 1982), que considera clareira como uma área do solo sob a abertura do dossel, delimitada por linhas entre as bases das árvores de dossel adjacentes à abertura da mesma.

No interior de cada clareira foi estabelecida uma parcela de 24 m² (4 m x 6 m). Próximo a cada clareira, no sub-bosque com dossel intacto e sem sinais de perturbações, foi demarcada também uma parcela de mesmo tamanho. A distância entre a margem da clareira e a parcela do sub-bosque nunca foi menor que 10 m ou maior que 32 m. As parcelas nas clareiras, em função dos suas dimensões, sempre abrangeram tanto uma área de borda como do centro das mesmas, o que é importante quando se avalia diversidade, já que espécies diferentes podem ocorrer no centro ou na margem da clareira (Popma *et al.* 1988, Schnitzer & Carson 2001).

Em cada parcela, foram amostrados todos os indivíduos de espécies arbustivas e arbóreas com alturas a partir de 20 cm, mas que não atingissem 5 cm de diâmetro à altura do peito (DAP), dos quais foi determinada a espécie e medida a altura total. A amostragem nas clareiras começou a ser realizada quando estas estavam próximas de completar dois anos de formação, e se deu em um curto intervalo de tempo (de março a maio de 2006). Portanto, todas as clareiras foram amostradas com aproximadamente dois anos de idade.

As espécies amostradas foram separadas em duas guildas de regeneração (Hartshorn 1978, Brokaw 1985, Swaine & Whitmore 1988): (a) pioneiras (ou intolerantes à sombra), como espécies que regeneram somente em clareiras naturais; (b) tolerantes à sombra (ou climáticas), incluindo as espécies que podem apresentar indivíduos jovens tanto em clareiras como sob o dossel. Esse enquadramento foi feito com base em observações de campo e no conhecimento dos autores.

O reconhecimento das espécies foi feito localmente quando possível, ou quando desconhecida, foi coletada parte do indivíduo, determinando-se com auxílio de literatura especializada e/ou comparando-se com material do Herbário ICN da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Quando necessário, o material foi enviado para especialistas. As espécies identificadas foram organizadas em famílias segundo as delimitações propostas pela APG II (2003).

Para verificar se as clareiras e o sub-bosque apresentavam densidade de regenerantes e riqueza de espécies significativamente diferentes, utilizou-se o teste não-paramétrico de Mann-Whitney para medianas (Brown & Rothery 1993). Quando a riqueza e densidade foram significativamente maiores

nas clareiras, utilizou-se um teste de rarefação (Krebs 1989), através do programa EcoSim 5.0 (Gotelli & Entsminger 2000), para testar se, independentes do número de indivíduos, as clareiras continuavam apresentando riqueza maior que o sub-bosque. O teste foi aplicado com 1.000 repetições. Para detectar se as clareiras contribuíam para a manutenção da diversidade tanto de espécies tolerantes à sombra como de pioneiras, os testes estatísticos foram realizados separadamente também para estas duas guildas de regeneração.

Resultados e discussão

Foram amostrados, em todas as parcelas, 1.158 indivíduos de 80 espécies arbóreas e arbustivas, distribuídos em 32 famílias (tabela 1). As três espécies mais abundantes, tanto no ambiente de clareira quanto no sub-bosque, foram *Psychotria birotula*, *Virola bicuhyba* e *Erythroxylum cuspidifolium*, todas tolerantes à sombra, representando 35,5% dos indivíduos (tabela 1).

Nas clareiras foram amostrados 682 indivíduos (3,55 ind./m²), distribuídos entre 72 espécies, enquanto que no sub-bosque foram amostrados 476 indivíduos (2,48 ind./m²), distribuídos entre 50 espécies. Portanto, as clareiras apresentaram densidade e riqueza significativamente maiores que o sub-bosque (P = 0,008 e P = 0,009, respectivamente).

A maior densidade em clareiras também foi encontrada por Lawton & Putz (1988) e Hubbell *et al.* (1999). Um dos fatores que possivelmente influencia na densidade superior de muitas espécies em clareiras é a menor taxa de mortalidade de plântulas nestes locais em relação ao sub-bosque. Conforme Augspurger (1984), em condições de maior sombreamento, geralmente a mortalidade causada por patógenos é maior, o que faz com que algumas espécies sejam encontradas com maior densidade nas clareiras. Além disso, a competição entre raízes é consideravelmente menor nas clareiras (Denslow *et al.* 1998, Ostertag 1998, Taskinen *et al.* 2003), o que também poderia favorecer a maior densidade de plantas nestes locais.

A influência da densidade sobre a riqueza, avaliada pelo teste de rarefação (figura 1), mostra que, tomando-se o mesmo número de indivíduos que o sub-bosque (476 indivíduos), as clareiras teriam $66 \pm 5,98$ espécies, maior do que a riqueza específica encontrada no sub-bosque (50 espécies). Estes resultados sugerem que as clareiras mantêm a diversidade de árvores e arbustos não só pelo fato da densidade ser maior nestes locais, mas provavelmente por proporcionar nichos de regeneração diferenciados para certas espécies (Denslow 1980, Hartshorn 1980, Brokaw 1985, Schnitzer & Carson 2001).

A guilda de regeneração das pioneiras, no total, esteve representada por 168 (14,5%) indivíduos e 20 (25%) espécies enquanto que a de plantas tolerantes à sombra apresentou 990 (85,5%) indivíduos e 60 (75%) espécies. A proporção de espécies pioneiras regenerando no local de estudo foi similar à encontrada em florestas no sudeste do Brasil (Tabarelli & Mantovani 1999, Martins & Rodrigues 2002, Martins *et al.* 2004) e inferior à encontrada nas Florestas Tropicais da América Central (Hartshorn 1980, Brokaw 1985). Algumas espécies, apesar de terem sido amostradas apenas nas clareiras, foram consideradas como tolerantes à sombra, já que indivíduos jovens destas foram observados, na mesma floresta, regenerando sob dossel fechado. *Coussapoa microcarpa* é uma espécie arbórea hemiepífita e foi encontrada regenerando-se em uma clareira sobre os galhos da árvore que a originou, sendo considerada como pioneira.

As plantas tolerantes à sombra amostradas nas clareiras estiveram representadas por 514 indivíduos (2,68 ind.m⁻²) e 52 espécies, enquanto que no sub-bosque apresentaram 476 indivíduos (2,48 ind.m⁻²) e 50 espécies. Entretanto, não foram encontradas diferenças significativas para densidade ou para riqueza de plantas tolerantes à sombra entre clareiras e sub-bosque (P = 0,18 e P = 0,42, respectivamente). Schnitzer & Carson (2001), estudando clareiras de cinco e dez anos, também não encontraram diferença significativa na densidade de plantas tolerantes à sombra regenerando nestes dois ambientes. Esses resultados, porém, diferem de alguns estudos que também compararam a regeneração entre estas duas situações (Lawton & Putz 1988, Hubbell *et al.* 1999), os quais encontraram maior densidade de plantas dessa guilda nas clareiras.

As espécies tolerantes à sombra mostraram-se generalistas, colonizando tanto áreas mais sombreadas quanto áreas mais abertas e iluminadas da floresta, apresentando nichos amplos de regeneração. Portanto, as clareiras parecem estar tendo um papel neutro quanto à manutenção da riqueza de árvores e arbustos tolerantes à sombra, o que vai ao encontro dos resultados obtidos em outros estudos já realizados em florestas tropicais (Lawton & Putz 1988, Hubbell *et al.* 1999, Schnitzer & Carson 2001).

As clareiras, com a idade conhecida de dois anos, tiveram amostrados apenas sete (4,2%) indivíduos de espécies de rápido crescimento (pioneiras) alcançando mais de 1 m de altura. Estes indivíduos, em princípio, estabeleceram-se depois da formação da clareira, ao contrário da maioria dos indivíduos de espécies tolerantes à sombra, com alturas superiores a esta, que provavelmente já estavam ali quando a clareira foi formada (figura 2), já que espécies desta guilda de regeneração normalmente apresentam crescimento mais lento (Brokaw 1985). Estes indivíduos tolerantes à sombra mais altos, mesmo não sendo de espécies melhores adaptadas a competir frente às novas condições ambientais impostas pela clareira, muitas vezes são os que vencem a competição e conseguem chegar

ao dossel, substituindo a(s) árvore(s) formadora(s) da clareira (Uhl *et al.* 1988, Weiner 1990, Boot 1996, Hubbell *et al.* 1999, Brokaw e Busing 2000). Considerando-se que a formação de uma clareira acontece ao acaso, podendo originar-se em qualquer local da floresta, dependendo dos indivíduos mais altos que sobreviverem – o que também ocorre ao acaso –, a futura composição da floresta também poderá ser diferente, simplesmente por força do acaso, e não por causa da partição de nichos diferenciados entre as espécies (Hubbell *et al.* 1999, Brokaw e Busing 2000). Desta forma, a abertura de clareiras influencia a manutenção da diversidade de plantas tolerantes à sombra, uma vez que qualquer espécie desta guilda de regeneração pode colonizar uma clareira e chegar ao dossel, e não apenas aquelas mais competitivas.

A densidade e riqueza de plantas pioneiras, diferentemente das plantas tolerantes à sombra, foram significativamente maiores nas clareiras do que no sub-bosque ($P < 0,001$ e $P < 0,001$). Nas clareiras foram amostrados 168 indivíduos e 20 espécies de árvores e arbustos pioneiros, enquanto que no sub-bosque não foi encontrado nenhum indivíduo desta guilda de regeneração. Confirmou-se a hipótese de que as clareiras naturais mantêm a diversidade de árvores e arbustos pioneiros, à semelhança de outros estudos (Brokaw 1985, Lawton & Putz 1988, Schnitzer & Carson 2001). Portanto, o que determinou realmente que a densidade e riqueza total de árvores e arbustos fossem maiores nas clareiras em relação ao sub-bosque foram as plantas pioneiras, que corresponderam a 25% do total de espécies amostradas neste estudo. Essas plantas dependem efetivamente deste nicho de regeneração proporcionado pelas clareiras.

As plantas pioneiras podem regenerar em outros locais, como nas bordas das florestas ao longo de cursos d'água e nas florestas abertas de topos de morro (Tabarelli & Mantovani 1997b, 1999). Além disso, com o estado atual de desmatamento e fragmentação da Floresta Atlântica, a importância das clareiras como mecanismo de manutenção da riqueza das plantas pioneiras passa a ser menor já que várias dessas espécies podem regenerar na borda da floresta ou em florestas secundárias mais abertas. Porém, em grandes áreas florestais contínuas, as clareiras provavelmente continuam tendo um papel importantíssimo na manutenção da diversidade de espécies pioneiras e, indiretamente, na resiliência da floresta, já que quando parte desta é destruída, as pioneiras, que regeneraram principalmente nas clareiras, poderão servir de fonte para a colonização da área atingida, ou, mesmo que elas fossem também suprimidas, anteriormente já teriam contribuído para a formação do banco de sementes daquele local.

A abertura de clareiras, em síntese, contribui para a manutenção da riqueza de espécies tolerantes à sombra, simplesmente por força do acaso, e, das espécies pioneiras, por propiciar nichos

específicos para a regeneração. Investigações envolvendo um maior número de clareiras, por um período mais longo, elucidariam aspectos complementares ao presente estudo.

Referências bibliográficas

- APG II (Angiosperm Phylogeny Group). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society** **141**: 399-436.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. **Ecology** **65**: 1705-1712.
- Boot, R.G.A. 1996. The significance of seedling size and growth rate of tropical rain forest tree seedlings for regeneration in canopy openings. Pp. 267-284. In: M.D. Swaine (ed.). **Ecology of Tropical Tree Seedlings (Man and the Biosphere Series)** v. 17. Paris/New York/Lancs, UNESCO/Parthenon.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. **Ecology** **66**:682-687.
- Brokaw, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. **Journal of Ecology** **75**:9-19.
- Brokaw, N. & Busing, R.T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. **Tree** **15**:183-188.
- Brown, D. & Rothery, P. 1993. **Models in biology: mathematics, statistics and computing**. New York, John Wiley & Sons.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science** **199**:1302-1310.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica** **12(Suppl.)**:47-55.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **18**:431-51.
- Denslow, J.S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. **Ecological Applications** **5**:962-968.
- Denslow, J.S.; Ellison, A.M. & Sanford, R.E. 1998. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. **Journal of Ecology** **86**:597-609.
- EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. 1999. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília, EMBRAPA – SPI.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger. 2000. **EcoSim: Null models software for ecology**. Version 5.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.

- Hartshorn, G.S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. pp.617-638. In: P.B Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.). **Tropical trees as living systems**. New York, Cambridge University Press.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. **Biotropica** **12(Suppl.)**:23-30.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.G. 1987. The spatial context of regeneration in a neotropical forest. In R.J. Crawley (ed.) **Colonization, succession and stability**. Blackwell, London, pp.395-414.
- 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**:554-557.
- Ker, J.C.; Almeida, J.A.; Fasolo, P.J. & Hochmüller, D.P. 1986. Pedologia. Pp.405-540. In: IBGE. **Levantamento de recursos naturais**. v. 33. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- Kobe, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. **Ecology** **80**:187-201.
- Krebs, C.J. 1989. **Ecological Methodology**. New York, Harper & Row.
- Lawton, R.O. & Putz, F.E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. **Ecology** **69**:764-777.
- Martins, S.V. & Rodrigues R.R. 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. **Plant Ecology** **163**:51-62.
- Martins, S.V.; Colletti Júnior, R.; Rodrigues, R.R. & Gandolfi, S. 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic forest in south-eastern Brazil. **Plant Ecology** **172**:121-131.
- Moreno, J.A. 1961. **Clima do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul.
- Ostertag, R. 1998. Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. **Ecology** **79**:1294-1304.
- Popma, J.; Bongers, F.; Martínez-Ramos & Veneklaas, E. 1988. Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. **Journal of Tropical Ecology** **4**:77-88.
- Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. **Ecology** **62**:1041-1051.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. **Ecology** **63**:1533-1546.

- Schnitzer, S.A. & Carson, W.P. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. **Ecology** **82**:913-919.
- Streck, E.V.; Kämpf, N.; Dalmolin, R.S.D.; Klamt, E.; Nascimento, P.C. & Schneider, P. 2002. **Solos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio** **75**:81-86.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1997a. Ocupação de clareiras naturais na floresta na Serra da Cantareira – SP. **Naturalia** **22**:89-102.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1997b. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **20**:57-66.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1999. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma floresta atlântica montana. **Revista Brasileira de Biologia** **59**:251-261.
- Taskinen, O.; Ilvesniemi, H.; Kuuluvainen, T. & Leinonen, K. 2003. Response of fine roots to an experimental gap in a boreal *Picea abies* Forest. **Plant and Soil** **255**:503-512.
- Uhl, C.; Clark, K.; Dezseo, N. & Maquirino, P. 1988. Vegetation dynamics in amazonian treefall gaps. **Ecology** **69**:751-763.
- Veloso, H.P. & Góes-Filho, L. 1982. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômica-ecológica da vegetação neotropical. **Boletim Técnico Projeto RADAMBRASIL**, Série Vegetação 1:1-80.
- Waechter, J.L. 1992. **O epifitismo vascular na Planície Costeira do Rio Grande do Sul**. Tese de Doutorado, UFSCar, São Carlos.
- Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. **Trends Ecol. Evol.** **5**:360-364.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology** **70**:536-538.

Tabela 1. Espécies amostradas em clareiras naturais causadas pelo furacão Catarina e no sub-bosque de um fragmento de Floresta Ombrófila Densa, Dom Pedro de Alcântara (RS), com suas respectivas abundâncias em cada local e guilda de regeneração. PIO = espécies pioneiras; TS = espécies tolerantes à sombra.

ESPÉCIE	Abundância nas clareiras	Abundância no sub-bosque	Guilda de regeneração
Acanthaceae			
<i>Justicia carnea</i> Lindl.	5	0	PIO
Annonaceae			
<i>Duguetia lanceolata</i> A. St.-Hil.	1	0	TS
<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	0	2	TS
Arecaceae			
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	7	15	TS
<i>Geonoma gamiova</i> Barb.Rodr.	4	7	TS
Bignoniaceae			
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	0	1	TS
Boraginaceae			
<i>Cordia</i> cf. <i>silvestris</i> Fresen.	1	0	PIO
Cannabaceae			
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	29	0	PIO
Chrysobalanaceae			
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	3	10	TS
Clusiaceae			
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	9	22	TS
Erythroxylaceae			
<i>Erythroxylum cuspidifolium</i> Mart.	39	31	TS
Euphorbiaceae			
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	16	0	PIO
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	25	0	PIO
<i>Gymnanthes concolor</i> Spreng.	9	7	TS
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	1	0	PIO
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. & Endl.	1	0	PIO
Fabaceae			
<i>Inga</i> cf. <i>striata</i> Benth.	6	0	TS
<i>Lonchocarpus</i> sp.	2	0	TS
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	1	1	TS
Lamiaceae			
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	23	0	PIO
Lauraceae			
<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	16	9	TS
<i>Cinnamomum glaziovii</i> (Mez) Kosterm	1	0	TS
<i>Cinnamomum riedelianum</i> Kosterm	2	1	TS
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr.	17	8	TS
<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees	10	2	TS
<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	3	2	TS
<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	5	6	TS
<i>Ocotea silvestris</i> Vattimo-Gil	2	2	TS
Magnoliaceae			
<i>Magnolia ovata</i> (A. St.-Hil.) Spreng.	3	1	TS
Melastomataceae			
<i>Leandra dasytricha</i> (A. Gray) Cogn.	1	0	PIO

Continuação...

ESPÉCIE	Abundância nas clareiras	Abundância no sub-bosque	Guilddia de regeneração
<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin	2	0	PIO
Meliaceae			
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	3	1	TS
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	31	0	PIO
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	3	1	TS
<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	1	0	TS
<i>Trichilia pallens</i> C.DC.	5	4	TS
Monimiaceae			
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	14	20	TS
Moraceae			
<i>Brosimum glaziovii</i> Taub.	11	10	TS
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanjouw & Boer	22	29	TS
Myristicaceae			
<i>Virola bicuhyba</i> (Schott) Warb.	47	34	TS
Myrsinaceae			
<i>Ardisia guianensis</i> (Aubl.) Mez	3	0	TS
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br.	2	0	PIO
<i>Myrsine hermogenesii</i> (Jung-Mendaçolli & Bernacci) Freitas & Kinoshita	0	2	TS
Myrtaceae			
<i>Calypttranthes grandifolia</i> O.Berg	1	0	TS
<i>Calypttranthes lucida</i> Mart. ex DC.	19	28	TS
<i>Eugenia bacopari</i> D.Legrand	1	1	TS
<i>Eugenia beaurepaireana</i> (Kiaersk.) D.Legrand	1	1	TS
<i>Eugenia cf. neoaustralis</i> Sobral	1	1	TS
<i>Eugenia schuechiana</i> O.Berg	1	2	TS
<i>Marlierea eugeniopsoides</i> (D.Legrand & Kausel) D.Legrand	2	7	TS
<i>Myrcia richardiana</i> O.Berg	0	1	TS
<i>Myrcia tijucensis</i> Kiaersk.	3	3	TS
<i>Myrciaria floribunda</i> (West ex Willd.) O.Berg	0	1	TS
<i>Myrciaria plinioides</i> D.Legrand	0	1	TS
Myrtaceae A	0	1	TS
<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston.	1	4	TS
Nyctaginaceae			
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	15	11	TS
<i>Pisonia zapallo</i> Griseb.	1	1	TS
Ochnaceae			
<i>Ouratea parviflora</i> (DC.) Baill.	6	2	TS
Oleaceae			
<i>Chionanthus filiformis</i> (Vell.) P.S. Green	1	0	TS
Piperaceae			
<i>Piper aduncum</i> L.	4	0	PIO
<i>Piper miquelianum</i> C.DC.	1	0	TS
<i>Piper solmisianum</i> C.DC.	1	0	PIO
Rubiaceae			
<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. & Schltdl.) DC.	3	5	TS
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult.	8	1	TS
<i>Psychotria birotula</i> L.B.Sm. & Downs	127	133	TS
<i>Psychotria brachyceras</i> Müll.Arg.	7	8	TS
<i>Psychotria brachypoda</i> Britton	2	5	TS

Continuação...

ESPÉCIE	Abundância nas clareiras	Abundância no sub-bosque	Guildd de regeneração
<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg.	19	4	TS
<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg.	30	18	TS
Rutaceae			
<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	9	2	TS
Sabiaceae			
<i>Meliosma sellowii</i> Urb.	5	6	TS
Salicaceae			
<i>Casearia silvestris</i> Sw.	0	1	TS
Sapindaceae			
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	1	0	TS
Solanaceae			
<i>Cestrum bracteatum</i> Link & Otto	10	0	PIO
<i>Cestrum strigilatum</i> Ruiz & Pav.	1	0	PIO
<i>Solanum concinnum</i> Sendtn.	1	0	PIO
Urticaceae			
<i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.	12	0	PIO
<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	1	0	PIO
<i>Urera nitida</i> (Vell.) P.Brack	1	0	PIO

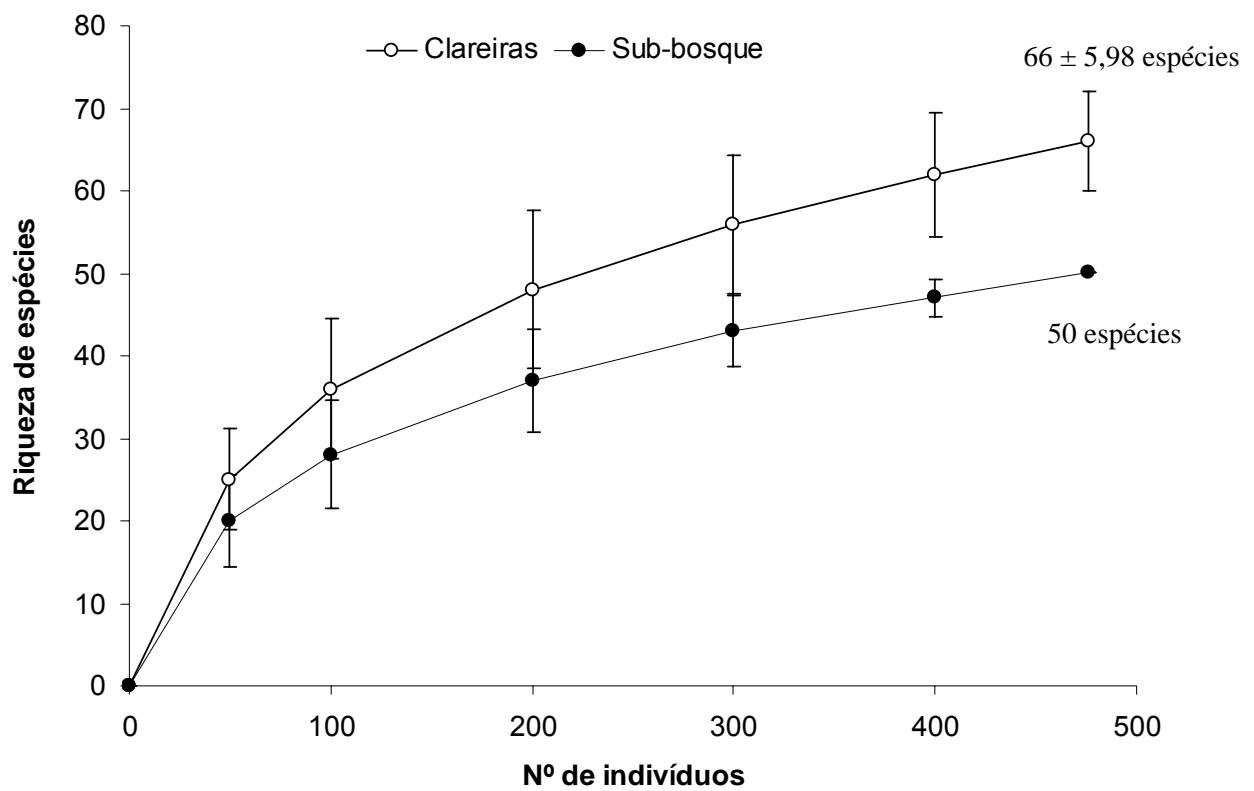


Figura 1. Curvas de rarefação da riqueza específica de árvores e arbustos em clareiras e no sub-bosque de um fragmento de Floresta Ombrófila Densa, Dom Pedro de Alcântara (RS).

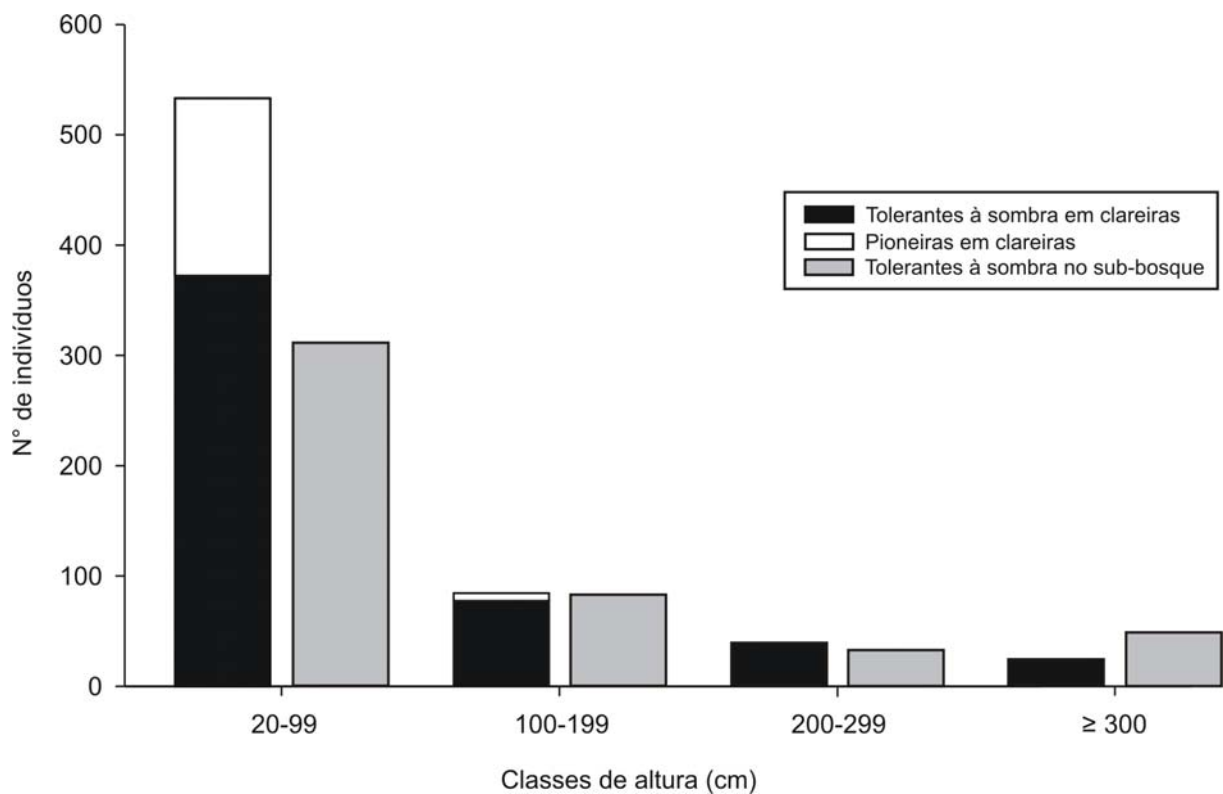


Figura 2. Distribuição em classes de altura de indivíduos regenerantes de espécies arbustivas e arbóreas amostrados em clareiras e no sub-bosque de um fragmento de Floresta Ombrófila Densa, Dom Pedro de Alcântara (RS).

OCUPAÇÃO DE CLAREIRAS FORMADAS PELO FURACÃO CATARINA EM FLORESTA OMBRÓFILA DENSA NO SUL DO BRASIL

Alexandre Rücker^{1,2} & João André Jarenkow^{1,3}

RESUMO – (Ocupação de clareiras formadas pelo furacão Catarina e a sua importância na manutenção da diversidade em Floresta Ombrófila Densa no sul do Brasil). Em algumas florestas é comum a ocorrência de distúrbios severos, como a passagem de furacões, que tendem a derrubar várias árvores, formando grandes clareiras. Em um fragmento de Floresta Ombrófila Densa no sul do Brasil, foi determinada a ocupação de oito clareiras naturais originadas pelo furacão Catarina dois anos após a sua passagem, investigando-se a possível preferência das espécies arbóreas e arbustivas em regenerarem-se em clareiras com diferentes tamanhos. As áreas das clareiras variaram entre 108,5 e 233,3 m². Amostraram-se 3.623 indivíduos regenerantes, pertencentes a 100 espécies. A ocupação das clareiras se deu predominantemente por indivíduos (85,9%) e espécies (73%) tolerantes à sombra. Pelo menos 27,8% dos indivíduos tolerantes à sombra inventariados provavelmente já estavam presentes no local antes da formação das clareiras. Duas espécies tolerantes à sombra e duas pioneiras mostraram preferência em colonizar as clareiras com mais de 200 m², e as demais se mostraram indiferentes. Sugere-se que a riqueza de arbustos e árvores na floresta estudada é controlada e mantida, em parte, pela formação de nichos diferenciados proporcionados pelas clareiras e a consequente partilha destes entre algumas espécies, e em parte pelo acaso, através da sobrevivência aleatória das plantas presentes no sub-bosque, com diferentes tamanhos no momento da formação das clareiras, e através da limitação de recrutamento.

Palavras-chave: riqueza, tamanho de clareira, pioneiras, tolerantes à sombra, regeneração

ABSTRACT – (Occupation of gaps originated by the hurricane Catarina and its importance in the maintenance of the diversity in a south Brazilian Atlantic forest). In some forests it is common to occur severe disturbances, promoted by the passage of hurricanes, which tend to drop several trees, forming large gaps. The occupation by shrub and tree species in an Atlantic forest fragment, in southern Brazil, was studied in eight treefall gaps caused by the hurricane Catarina, two years after its occurrence. The possible preference of shrub and tree species for regenerating in gaps with different sizes was investigated. The areas of the gaps varied between 108.5 and 233.3 m². 3,623 regenerating individuals were sampled, belonging to 100 species. The gaps were occupied predominantly by shade-tolerant

¹ UFRGS, Departamento de Botânica, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91501-907, Porto Alegre, RS, Brasil.

² Autor para correspondência: xanderucker@gmail.com

³ Autor para correspondência: jarenkow@portoweb.com.br

individuals (85,9%) and species (73%). At least 27.8% of the shade-tolerant sampled individuals probably were already present in the site before the formation of the gaps. Two shade-tolerant species and two pioneers showed preference for colonizing gaps with 200 m² or more, and the other ones occurred with no preference. The richness of shrubs and trees in the studied forest are controlled and maintained, partially by the formation of differentiated niches proportionated by gaps and the consequent partitioning of these among some species, and partially by chance, through the random survival of the present plants in the understorey, with different sizes at the moment of gap formation, and through the recruitment limitation.

Key words: richness, gap size, pioneers, shade-tolerant, regeneration

Introdução

A dinâmica de clareiras é o processo no qual uma ou mais árvores morrem, gerando uma abertura no dossel da floresta, que posteriormente é ocupada por outras árvores (Brokaw & Busing 2000). A morte dessas árvores pode ocorrer por senescência ou pelo tombamento, principalmente em função da ação de ventos (Whitmore 1998). Em alguns locais é comum ocorrerem distúrbios mais severos, provocados pela passagem de furacões, que tendem a derrubar várias árvores, formando grandes clareiras (e.g. Weaver 1998; Vandermeer 2000). A contínua formação de clareiras de diferentes tamanhos nas florestas e com diferentes idades, portanto, em fases de regeneração diferenciadas, fazem das florestas um mosaico espacial com características estruturais igualmente diferenciadas (Oldeman 1978, 1983; Whitmore 1989).

As clareiras naturais são consideradas de grande importância para o entendimento da estrutura e dinâmica florestal, pois influenciam no estabelecimento e crescimento de muitas espécies de plantas (Denslow 1980; Hartshorn 1980; Brokaw 1985). Nesse sentido, considerável atenção tem sido dada para o estudo das clareiras e a sua importância na manutenção da diversidade em florestas (Hartshorn 1978, 1980; Denslow 1980, 1987, 1995; Runkle 1981; Brokaw 1985, 1987; Tabarelli & Mantovani 1997; Hubbell 1998; Hubbell et al. 1999; Schnitzer & Carson 2001) As espécies pioneiras (ou intolerantes à sombra) dependem de clareiras para regenerarem (Hartshorn 1980), principalmente daquelas com grandes áreas, pois necessitam de luz direta e/ou temperaturas mais altas para germinar e crescer (Brokaw 1985). Vários trabalhos encontraram uma relação positiva entre o tamanho das clareiras e as respectivas abundâncias e/ou riquezas de pioneiras regenerando no seu interior (Barton 1984; Brokaw 1985; Lawton & Putz 1988; Tabarelli & Mantovani 1999; Martins & Rodrigues 2002). Isso acontece porque o tamanho da clareira é o principal fator que determina a quantidade de luz que

chega até as sementes no solo e/ou plantas regenerantes em seu interior (Barton *et al.* 1989; Brown 1993; Denslow *et al.* 1998).

Denslow (1980) afirma que existem plantas com nichos de regeneração estreitos que estariam partilhando os diferentes recursos (principalmente luz) gerados na formação de tamanhos variados de clareiras, idéia que ficou conhecida como “hipótese da partição de nichos em clareiras” (*niche partitioning*). A partição de nichos regenerativos entre as espécies reduziria a competição e permitiria que um maior número delas pudesse coexistir. De acordo com esta hipótese, existem plantas especialistas em clareiras pequenas e outras que tem preferência por se estabelecerem em clareiras grandes. Porém, alguns trabalhos encontraram que a maioria das espécies tolerantes à sombra é generalista, apresentando grande sobreposição de nichos de regeneração (Hubbell & Foster 1987; Tabarelli & Mantovani 1997b; Hubbell *et al.* 1999; Schnitzer & Carson 2001; artigo 1 desta dissertação). Hubbell *et al.* (1999) demonstraram que mesmo entre as espécies pioneiras, dependentes exclusivamente das clareiras como nicho regenerativo, não existe preferência da maioria delas por tamanho de clareira. Portanto, a manutenção da riqueza dessas espécies não poderia ser atribuída à heterogeneidade de habitats proporcionados pelas clareiras de diferentes tamanhos, e à conseqüente partilha destes nichos gerados, entre as espécies.

No presente estudo, investigou-se a ocupação de clareiras formadas na passagem do furacão Catarina, partindo-se do pressuposto que essas clareiras eram grandes com predomínio de plantas pioneiras. A relação entre o tamanho das clareiras e a presença e abundância de diferentes espécies também foi estudada, com o objetivo de determinar se há alguma preferência dessas espécies em regenerarem-se em clareiras com diferentes tamanhos. Se a maioria das espécies demonstrarem alguma preferência, então a partição de nicho regenerativo é o principal mecanismo responsável pela manutenção da diversidade nesta floresta.

Material e Métodos

Área de Estudo - O fragmento florestal localiza-se na parte norte da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, no município de Dom Pedro de Alcântara (29°23'S e 49°50'W). Este fragmento, conhecido localmente por Mato da Cova Funda, encontra-se mais especificamente na localidade denominada Porto Colônia, a oeste da Lagoa Itapeva e da BR-101, possuindo aproximadamente 10,5 ha (Rossoni 2004).

O clima da região pode ser caracterizado como subtropical úmido, sem estiagem, do tipo Cfa de Köppen (Moreno 1961). A pluviosidade e a temperatura média anual são de 1.277 mm e 18,6°C, respectivamente, conforme dados de Waechter (1992), tomados junto à Estação Meteorológica de Torres (29°20'S e 49°43'W).

Nesta parte da Planície Costeira ocorrem associados os solos Gleis pouco Húmicos Distróficos e Podzólicos Vermelho-Amarelo Álicos (Ker *et al.* 1986). Streck *et al.* (2002), com base no Sistema

Brasileiro de Classificação de Solos (EMBRAPA 1999), classificam estes solos como Gleissolos Melânicos Eutróficos e Argissolos Vermelho-Amarelos.

O fragmento de mata estudado, de acordo com o projeto RADAMBRASIL, é classificado como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Velooso & Goés-Filho 1982). É um dos poucos fragmentos de floresta relativamente bem conservada localizado em área plana que ainda restam da Mata Atlântica *stricto sensu* no Rio Grande do Sul, a qual, em sua maior parte, foi destruída e substituída principalmente por atividades agropecuárias.

Metodologia – Seleccionaram-se, através de caminhadas na floresta estudada, clareiras naturais causadas por quedas de árvore(s) e/ou galho(s) grandes, formadas na passagem do furacão Catarina, ocorrido em 27 e 28 de março de 2004 (L.R.M. Baptista e J.L. Waechter, inf. pess.). Para cada clareira, determinaram-se a sua origem, área e a altura média das árvores que formam o dossel adjacente. A origem das clareiras foi definida conforme o distúrbio que causou a sua formação, sendo reconhecidas duas categorias: (a) por desenraizamento; (b) por quebra do fuste ou de galhos grossos.

Os limites das clareiras foram definidos conforme método de Runkle (1981, 1982), que considera clareira como uma área do solo sob a abertura do dossel, delimitada pelas bases das árvores de dossel adjacentes à abertura do mesmo. Porém, ao invés de estimar a área da clareira como uma elipse, formou-se um polígono, ligando-se os troncos de todas as árvores adjacentes à clareira com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou maior do que 10 cm. Em cada clareira, escolheu-se um ponto central aproximado, a partir do qual foram traçadas e medidas linhas retas até as bases das árvores formadoras do polígono, dividindo-o, assim, em vários triângulos (Fig. 1). A área (A) de cada um deles foi calculada através da fórmula: $A = [p(p-a)(p-b)(p-c)]^{0,5}$, em que $p = (a + b + c)/2$ e a , b , e c são os lados do triângulo, sendo somadas estas áreas dos triângulos para a obtenção da área total da clareira ($A_{clareira} = A_1 + A_2 + \dots + A_n$) (Lima 2005a).

Em cada clareira foram amostrados todos os indivíduos de espécies arbustivas e arbóreas com alturas a partir de 20 cm, mas que não atingissem 5 cm de DAP. De cada indivíduo amostrado foi determinada sua espécie e foram medidas a altura total e o diâmetro do caule a 5 cm do solo. A amostragem foi feita nas clareiras aproximadamente dois anos após a formação das mesmas pelo furacão Catarina.

Para cada espécie amostrada, foram estimados os parâmetros fitossociológicos de densidade, frequência e cobertura, e o índice de valor de importância (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). Os valores de cobertura foram estimados a partir das medidas individuais do diâmetro do caule a 5 cm do solo.

As espécies amostradas foram separadas em duas guildas de regeneração (Hartshorn 1978; Brokaw 1985; Swaine & Whitmore 1988): (a) pioneiras (ou intolerantes à sombra), como espécies que regeneram somente em clareiras naturais; (b) tolerantes à sombra (ou climácicas), inclui as espécies que podem apresentar indivíduos jovens tanto em clareiras como sob o dossel. As espécies foram

classificadas em guildas de regeneração com base em observações de campo e no conhecimento dos autores.

O reconhecimento das espécies foi feito localmente quando possível. Caso contrário, parte da planta foi coletada para comparação com material identificado no acervo do Herbário ICN, do Departamento de Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, com auxílio de literatura especializada e, quando necessário, foi solicitado auxílio para especialistas. As espécies identificadas foram organizadas em famílias segundo delimitação proposta pela APG II (2003).

A relação entre tamanho da clareira e riqueza e densidade de indivíduos das diferentes guildas de regeneração foi analisada através de regressão linear simples (Brown & Rothery 1993).

A preferência das espécies por regenerar em diferentes tamanhos de clareiras foi investigada através da análise de espécies indicadoras (Dufrene & Legendre 1997), utilizando-se o programa PC-Ord (McCune & Mefford 1999). Esta análise leva em consideração a frequência e abundância das espécies em diferentes condições, resultantes do agrupamento das unidades amostrais. No caso, a "condição" que determina a diferença entre os grupos é o tamanho diferente das clareiras. Todas as espécies com 10 indivíduos ou mais foram submetidas a este teste.

Resultados

Foram amostradas, no total, oito clareiras, com áreas que variaram entre 108,5 m² e 233,3 m², totalizando 1.291,2 m² de área amostrada. A altura média das árvores de dossel adjacentes a cada clareira variou pouco – entre 16 m e 19 m. Todas as clareiras foram originadas por quebra do fuste e/ou galhos mais grossos, nenhuma por desenraizamento.

Um total de 3.623 indivíduos de árvores e arbustos foi amostrado nas clareiras, pertencentes a 100 espécies, distribuídas em 73 gêneros e 36 famílias (Tab. 1). *Syzygium jambos* foi a única espécie exótica encontrada regenerando-se nas clareiras.

As famílias com maior riqueza específica foram: Myrtaceae com 18 espécies (18% do total); Lauraceae e Rubiaceae com oito espécies cada uma (8%); Euphorbiaceae com sete espécies (7%); Fabaceae e Meliaceae com cinco espécies (5%) e Melastomataceae e Moraceae com quatro espécies cada (4%). As famílias Arecaceae, Myrsinaceae, Piperaceae, Solanaceae e Urticaceae apresentaram três espécies (3%), enquanto que as outras 23 famílias estiveram representadas por apenas uma ou duas espécies, totalizando 26 espécies (26%) (Tab. 1).

As espécies com o maior número de indivíduos amostrados foram *Psychotria birotula*, com 759 indivíduos, *Virola bicuhyba*, com 280 indivíduos, *Erythroxylum cuspidifolium*, com 197 indivíduos, *Calyptanthes lucida*, com 155 indivíduos e *Rudgea jasminoides*, com 151 indivíduos, totalizando 42,6% do total amostrado (Tab. 2). Estas espécies são todas tolerantes à sombra e de sub-bosque, com exceção de *Virola bicuhyba*, que chega ao dossel.

A guilda de regeneração das espécies tolerantes à sombra apresentou maior riqueza específica e abundância do que a de pioneiras. A primeira apresentou 73 espécies (73%) e 3.112 indivíduos (85,9%), enquanto que a segunda apresentou 27 espécies (27%) e 507 indivíduos (14,1%) (Tab. 1). As três clareiras maiores – com mais de 200 m² – contribuíram com 87% dos indivíduos de espécies pioneiras (Tab. 3). Foram encontradas correlações significativas entre o tamanho das clareiras e a densidade e riqueza de plantas pioneiras ($r^2 = 0,51$, $F = 13,3$, $P < 0,05$; $r^2 = 0,75$, $F = 18$, $P < 0,05$, respectivamente), mas que não foram significativas em relação às plantas tolerantes à sombra.

As espécies com maior número de indivíduos geralmente foram as que apresentaram também maior cobertura (Tab. 2). Outras, no entanto, apresentaram menor número de indivíduos e um valor de cobertura relativamente alto – como as tolerantes à sombra *Mollinedia schottiana*, *Pisonia zapallo* e *Ormosia arborea* –, pois estiveram representadas por alguns indivíduos de maior porte que provavelmente sobreviveram à abertura da clareira. As palmeiras *Euterpe edulis* e *Geonoma gamiova* acumularam maior valor de cobertura em relação a várias espécies com números bem maiores de indivíduos, possivelmente por essas duas espécies apresentarem caule mais engrossado, já a partir da altura mínima de inclusão (20 cm). *Psychotria birotula*, com abundância bem maior do que as outras espécies, ficou em quinto lugar em valor de cobertura, provavelmente pelo seu hábito arbustivo, de pequeno porte. As espécies pioneiras apresentaram, de modo geral, um baixo valor de cobertura, principalmente pelo pequeno número de indivíduos presentes nas clareiras. Mesmo para algumas espécies que apresentaram elevada abundância, como *Cedrela fissilis* e *Trema micrantha*, o valor de cobertura foi baixo quando comparado com outras espécies tolerantes à sombra com abundância parecida (Tab. 2).

Dezenove espécies tolerantes à sombra ocorreram em todas as clareiras (Tab. 2). A maior frequência dessas espécies foi determinada principalmente pela grande abundância de indivíduos que cada uma apresentou. Entretanto, algumas espécies pioneiras (*Cedrela fissilis*, *Trema micrantha* e *Aegiphila sellowiana*) foram igualmente abundantes mas estiveram presentes em apenas duas (25%) ou três (37,5%) clareiras (Tab. 2 e 3). Somente cinco espécies de pioneiras estiveram presentes em mais de 50% das clareiras (Tab. 2 e 3). Vinte e três espécies (23%) ocorreram somente em uma (12,5%) das clareiras (Tab. 2).

As clareiras foram separadas em três grupos em função dos seus tamanhos: grupo 1 (as três clareiras menores, com áreas entre 108,5 m² e 119,7 m²); grupo 2 (as duas clareiras médias, com áreas de 148,1 m² e 159,4 m²); grupo 3 (as três clareiras maiores, com áreas entre 200,7 m² e 233,3 m²) (Tab. 3). Algumas espécies pioneiras ocorreram indistintamente nas clareiras com diferentes tamanhos, outras apenas nas clareiras acima de 200 m² (Tab. 3). Porém, apenas *Trema micrantha* e *Cecropia glaziovii* foram consideradas espécies pioneiras indicadoras de algum grupo, no caso, do grupo 3 ($P < 0,05$; $P < 0,05$). Entre as plantas tolerantes à sombra, *Ardisia guianensis* e *Brosimum glazioui* mostraram ser também espécies indicadoras do grupo 3 ($P < 0,05$; $P < 0,05$), pois foram mais

freqüentes e estiveram presentes em maiores abundâncias nas clareiras com área superior a 200 m², sendo as demais plantas desta guilda de regeneração indiferentes em colonizar clareiras com diferentes tamanhos.

Discussão

As clareiras analisadas no presente estudo podem ser consideradas pequenas, visto que furacões costumam abrir clareiras bem maiores, com até 8 km de extensão (Whitmore 1998). O furacão Joan, ocorrido em 1988 na Nicarágua, causou danos a uma área de floresta tropical equivalente a 500.000 ha (Yih *et al.* 1991). Mesmo em locais da Floresta Atlântica onde há clareiras naturais formadas por outros fatores que não furacões, como no Parque Estadual da Serra do Mar (SP), foram encontradas clareiras maiores, com até 500 m² (Tabarelli & Mantovani 1999). Isso mostra que os ventos do Catarina, mesmo tendo sido considerado como um furacão pelo Centro Nacional de Furacões dos Estados Unidos (Gusso 2004), não causaram grandes impactos na floresta estudada, provavelmente por ser de uma categoria inferior (categoria 1) a outros furacões que podem ocorrer, por exemplo, na América Central, onde podem atingir a categoria 4, com ventos chegando a 250 km/h (Yih *et al.* 1991). Conforme dados do Centro de Operações da Defesa Civil de Santa Catarina, a região mais atingida pelo furacão Catarina foi o sul do estado – municípios de Araranguá e Sombrio – onde o vento chegou a atingir 150 km/h (Cunha 2004). Possivelmente, em áreas florestais nestes municípios, podem ter sido causados maiores impactos. Na floresta paludosa do Parque Estadual de Itapeva, Torres (RS), várias árvores desenraizaram, inclusive algumas figueiras (*Ficus cestriifolia*) (L. Bohn, com. pess.), possivelmente formando clareiras maiores que as encontradas no presente estudo. Além desta floresta provavelmente ter sido atingida por ventos mais fortes, outros fatores, como o solo encharcado, característico de florestas paludosas, podem ter facilitado o desenraizamento de árvores, independente da espécie considerada (Lima 2005b).

As clareiras estudadas apresentaram grande riqueza de espécies quando comparadas com as clareiras de uma Floresta Estacional no Parque Estadual de Itapuã, em Viamão (RS) (Rücker 2004) – as quais apresentaram 56 espécies – mostrando a grande riqueza de árvores e arbustos característica da Floresta Ombrófila Densa. As famílias com maior riqueza específica foram as mesmas encontradas num estudo fitossociológico realizado na mesma área de estudo (Nunes 2001). Rubiaceae, em função da inclusão de espécies arbustivas, foi a segunda em riqueza, enquanto no levantamento fitossociológico ficou em quinto. A composição florística das clareiras mostrou ser um reflexo da composição da floresta. Myrtaceae aparece como a família com maior riqueza também em outros estudos realizados na Floresta Atlântica no sul do Brasil (Negrelle 2002), mostrando a importância desta família para a diversidade desta formação.

A riqueza de espécies pioneiras foi inferior à encontrada em clareiras de florestas tropicais, como a de Barro Colorado, Panamá, onde 48% das espécies foram consideradas pioneiras (Hartshorn 1980). Esta e outras florestas da América Central possuem árvores, em média, mais altas – algumas podendo chegar a mais de 50 m (Whitmore 1998) – e um regime de distúrbio mais severo, algumas delas sofrendo a ação de um furacão a cada quatro ou cinco anos (Weaver 1998). Conseqüentemente, nestes locais são formadas mais clareiras e, em geral, com áreas maiores às encontradas no presente estudo, o que provavelmente determina que a proporção de espécies e indivíduos pioneiros também seja maior nestes locais (Denslow 1980b, 1987; Whitmore 1984). A proporção de espécies pioneiras ocorrentes em clareiras, na área estudada, é similar a ocorrente em clareiras no sudeste do Brasil, tanto em Floresta Ombrófila Densa (Tabarelli & Mantovani 1999) quanto em Floresta Estacional (Martins & Rodrigues 2002; Martins *et al.* 2004), não sujeitas à ação de furacões. A correlação positiva entre a área da clareira e riqueza e densidade de espécies pioneiras encontrada neste e em outros estudos (Brokaw 1985; Martins & Rodrigues 2002), confirmam que o pequeno tamanho das clareiras amostradas no presente estudo pode ter sido o principal fator responsável pela baixa riqueza e abundância de plantas pioneiras em relação ao que se esperava encontrar em clareiras formadas por um furacão.

O furacão Catarina, além de ter propiciado a formação de algumas clareiras, provocou a queda bastante acentuada de folhas e pequenos ramos das árvores da floresta estudada (L. R. M. Baptista, com. pess.). A desfolhação é o dano mais comum causado por furacões, tendo sido observada também em outras florestas atingidas por este fenômeno (Brokaw & Walker 1991; Weaver 1998). Este fato provavelmente tenha proporcionado uma maior entrada de luz na floresta e também nas clareiras, o que poderia ter favorecido o estabelecimento de indivíduos de espécies pioneiras. Por outro lado, houve uma grande deposição de serapilheira no chão da floresta, o que pode ter retardado a germinação e dificultado o estabelecimento das espécies desta guilda de regeneração. Segundo Molofsky & Augspurger (1992), algumas espécies pioneiras, mesmo presentes no banco de sementes de grandes clareiras, não conseguem se estabelecer, pois suas sementes são influenciadas negativamente pela camada de serapilheira. Quanto maior a camada, menor o número de espécies e indivíduos pioneiros que conseguem se estabelecer no local (Molofsky & Augspurger 1992), o que explica também a baixa riqueza e abundância desse grupo de plantas.

A ausência de clareiras causadas por desenraizamento também pode ter contribuído com a baixa riqueza e abundância de indivíduos de plantas pioneiras, já que, quando uma árvore desenraiza, as sementes, antes cobertas pela serapilheira, são trazidas à superfície juntamente com o solo, o que favorece a germinação das espécies desta guilda de regeneração (Dalling *et al.* 1997). Essa preferência das espécies pioneiras pela “zona da raiz” foi demonstrada em vários estudos (Putz 1983; Lawton & Putz 1988; Green 1996).

As espécies pioneiras, como dependem da abertura de clareiras para germinar, só se estabeleceram depois da abertura das mesmas, via banco ou chuva de sementes, possuindo no máximo dois anos de idade. Com essa idade, ou menos, a maioria das plantas desta guilda de regeneração ainda não atingira mais de 1 m de altura (Fig. 2), resultando num baixo valor de cobertura dessas espécies, mesmo para aquelas que apresentaram elevada abundância. Como nas clareiras as plantas tolerantes à sombra normalmente crescem mais devagar do que as pioneiras (Brokaw 1985; Boot 1996), provavelmente, a maioria daquelas com altura superior a 1 m, já estava estabelecida no local antes da formação da clareira, tendo sobrevivido a este distúrbio. O alto valor de cobertura encontrado para muitas espécies tolerantes à sombra em relação às espécies pioneiras comprova este fato.

A acentuada predominância de plantas tolerantes à sombra regenerando em clareiras também foi encontrada em outros estudos (Uhl *et al.* 1988; Whitmore 1989; Tabarelli & Mantovani 1997a, 1997b, 1999). As espécies desta guilda de regeneração, principalmente as que se estabeleceram depois da formação da clareira, mostraram grande plasticidade, podendo colonizar tanto ambientes sombreados quanto outros mais iluminados como as clareiras (Rücker & Jarenkow, 1º artigo). O fato de terem sido encontradas apenas duas espécies tolerantes à sombra indicadoras de clareiras grandes, mostra que a maioria das espécies desta guilda de regeneração não demonstrou preferência para colonizar habitats diferenciados, o que confirma a plasticidade deste grupo e contrapõe a idéia de Denslow (1980), para quem a maioria das espécies tolerantes à sombra teria nichos estreitos de colonização, sendo especialistas em clareiras com diferentes tamanhos. Barton (1984) e Brown & Whitmore (1992) também demonstraram que, para as espécies tolerantes à sombra estudadas por eles, não há especialização em clareiras grandes ou pequenas.

Os indivíduos amostrados de espécies tolerantes à sombra, com mais do que 1 m de altura, foram 865 (27,8%) e, provavelmente, já estavam presentes no sub-bosque antes da formação das clareiras, além de outros menores mas que não se pode comprovar. Em outros trabalhos como de Uhl *et al.* (1988), Tabarelli & Mantovani (1997a, 1997b), Carvalho *et al.* (2000), Martins & Rodrigues (2002), entre outros, também encontraram que parte dos indivíduos de plantas tolerantes à sombra presentes nas clareiras é sobrevivente à formação das mesmas, tendo se estabelecido antes do distúrbio. Uhl *et al.* (1988) encontraram que 97% das árvores com mais de 1 m de altura presentes nas clareiras pequenas formadas quatro anos antes eram espécies tolerantes à sombra, sobreviventes ao distúrbio. Portanto, as clareiras foram colonizadas, em parte, por indivíduos que se estabeleceram em condições independentes da área da clareira e suas características. Isso também pode ter contribuído para o baixo número de espécies tolerantes à sombra indicadoras de clareiras com tamanho específico.

Boot (1996) determinou que é uma grande vantagem para a planta regenerante já possuir certa altura no momento da formação da clareira, principalmente nas pequenas, aumentando bastante a probabilidade de a mesma chegar ao dossel. Isso acontece, principalmente, porque nas clareiras com tamanhos menores, a altura de algumas plantas tolerantes à sombra sobreviventes, em relação às

plantas pioneiras recém germinadas, é muito grande para ser compensada pela pequena diferença nas taxas relativas de crescimento (RGR) – maiores nas plantas pioneiras – provocadas pelo pequeno aumento da luminosidade. Pelo menos nas clareiras menores levantadas no presente estudo, os indivíduos tolerantes à sombra de portes mais elevados que sobreviveram à abertura da clareira podem ser os que mais têm chance de chegar ao dossel. Assim, independente de um nicho ser mais adequado para certa espécie de planta, é a altura e posição na clareira que vão determinar se ela chegará ao dossel, o que é determinado pelo acaso (Brokaw & Busing 2000; Rücker & Jarenkow, 1º artigo).

As espécies pioneiras, apesar de dependerem de um nicho específico para regenerar – que é a clareira –, tiveram a maioria das espécies ocupando indistintamente aquelas com diferentes tamanhos, demonstrando que possuem nichos amplos e não estreitos de regeneração, não havendo, assim, a partição de nichos regenerativos diferenciados. Apenas duas espécies pioneiras demonstraram preferência por se estabelecerem nas clareiras maiores, mostrando que possuem nicho de regeneração mais estreito. Portanto, outro fator, além da partição de nichos, está determinando a manutenção destas espécies na floresta.

Hubbell *et al.* (1999) sugerem que a “limitação de recrutamento” (*recruitment limitation*), ou seja, a ineficiência de uma espécie em chegar e se desenvolver em todos os locais favoráveis ao seu crescimento e sobrevivência, faz com que as clareiras de diferentes tamanhos – que proporcionam diferentes recursos – nem sempre sejam ocupadas pelas espécies com maior capacidade competitiva, mas simplesmente pelas espécies presentes naqueles locais. A limitação de recrutamento manifesta-se através da imprevisibilidade da dispersão e da alta probabilidade de morte dos propágulos. Neste sentido, mesmo sabendo que existem nichos mais adequados para o estabelecimento e desenvolvimento de determinadas espécies (Kobe 1999; Brokaw 1987), se os propágulos não chegarem a estes locais, ou se chegarem, mas forem predados ou mortos ao acaso por queda da fração mais grosseira da serapilheira (Clark & Clark 1991), outra espécie com menor capacidade competitiva para aquele nicho poderá vir a se estabelecer e desenvolver-se (Hurtt & Pacala 1996). Portanto, para Hubbell *et al.* (1999), a abertura de clareiras e, conseqüentemente, a formação de nichos de regeneração diferenciados, não seria o principal fator determinante na manutenção da diversidade em florestas, pois a partição destes nichos não estaria ocorrendo entre a maioria das espécies, nem mesmo entre as espécies de plantas pioneiras, o que vai ao encontro dos resultados encontrados no presente estudo.

Sugere-se que a riqueza de arbustos e árvores, na floresta estudada, é controlada e mantida, em parte, pela formação de nichos diferenciados proporcionados pelas clareiras e a conseqüente partilha destes entre algumas espécies, e em parte pelo acaso, através da sobrevivência aleatória das plantas presentes no sub-bosque, que apresentavam diferentes tamanhos no momento da formação das clareiras, e através da limitação de recrutamento, como já demonstrado por outros autores (Hubbell 1998; Brokaw & Busing 2000; Svenning 2001

Referências bibliográficas

- APG II (Angiosperm Phylogeny Group). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society** **141**: 399-436.
- Barton, A.M. 1984. Neotropical pioneer and shade-tolerant tree species: do they partition treefall gaps? **Tropical Ecology** **25**:196-202.
- Barton, A.M.; Fetcher, N. & Redhead, S. 1989. The relationship between treefall gap size and light flux in a Neotropical rain forest in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology** **75**:9-20.
- Boot, R.G.A. 1996. The significance of seedling size and growth rate of tropical rain forest tree seedlings for regeneration in canopy openings. Pp. 267-284. In: M.D. Swaine (ed.). **Ecology of Tropical Tree Seedlings (Man and the Biosphere Series)** v. 17. Paris/New York/Lancs, UNESCO/Parthenon.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. **Ecology** **66**:682-687.
- Brokaw, N.V.L. 1985b. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. Pp. 53-69. In: S.T.A. Pickett & P.S. White (eds.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. San Diego, Academic Press.
- Brokaw, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. **Journal of Ecology** **75**:9-19.
- Brokaw, N.V.L. & Busing, R.T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. **Tree** **15**:183-188.
- Brokaw, N.V.L. & Walker, L.R. 1991. Summary of the effects of Caribbean hurricanes on vegetation. **Biotropica** **23**:442-447.
- Brown, D. & Rothery, P. 1993. **Models in biology: mathematics, statistics and computing**. New York, John Wiley & Sons.
- Brown, N. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland forest. **Journal of Tropical Ecology** **9**:153-168.
- Brown, N.D. & Whitmore, T.C. 1992. Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? **Philosophical Transactions Royal Society series B** **335**:369-378.
- Carvalho, L.M.T.; Fontes, M.A.L. & Oliveira-Filho, A.T. 2000. Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca Range, south-eastern Brazil. **Plant Ecology** **149**:9-22.
- Clark, D.B. & Clark, D.A. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. **Journal of Ecology** **79**:447-457.

- Cunha, G. R.; Pires, J. L. F.; Pasinato, A. 2004. Uma discussão sobre o conceito de hazards e o caso do furacão/ciclone Catarina. **Documentos Online** **36**:1-13. Passo Fundo, Embrapa Trigo. Disponível na Internet: http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/do/p_do36.htm. Acesso em 22/01/2007.
- Dalling, J.W.; Swaine, M.D. & Garwood, N.C. 1997. Soil seed bank dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. **Journal of Tropical Ecology** **13**:659-680.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica** **12**(Suppl.):47-55.
- Denslow, J.S. 1980b. Patterns of plant species diversity during succession under difference disturbance regimes. **Oecologia** **46**:18-21.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **18**:431-51.
- Denslow, J.S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. **Ecological Applications** **5**:962-968.
- Denslow, J.S.; Ellison, A.M. & Sanford, R.E. 1998. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. **Journal of Ecology** **86**:597-609.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblage and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs** **67**: 345-366.
- EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. 1999. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Brasília, EMBRAPA – SPI.
- Green, P.T. 1996. Canopy gaps in rain forest on Christmas Island, Indian Ocean: size distribution and methods of measurement. **Journal of Tropical Ecology** **12**:427-434.
- Gusso, A. 2004. Aspectos físicos preliminares do ciclone extratropical anômalo Catarina-1 na perspectiva do sistema de satélite NOAA. In: **Anais do XIII Congresso Brasileiro de Meteorologia**, Fortaleza.
- Hartshorn, G.S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. pp.617-638. In: P.B Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.). **Tropical trees as living systems**. New York, Cambridge University Press.
- Hartshorn, G.S. 1980. Neotropical forest dynamics. **Biotropica** **12**(Suppl.):23-30.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.G. 1987. The spatial context of regeneration in a neotropical forest. In R.J. Crawley (ed.) **Colonization, succession and stability**. Blackwell, London, pp.395-414.
- Hubbell, S.P. 1998. The maintenance of diversity in a neotropical tree community: conceptual issues, current evidence, and challenges ahead. Pp.17-44. In: F. Dallmeier & J.A. Comiskey (eds.). **Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies (Man and the Biosphere Series)** v. 20. Paris/New York/Lancs, UNESCO/Parthenon.
- 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**:554-557.

- Hurt, G.C. & Pacala, S.W. 1996. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history, and competitive differences between plants. **Journal of Theoretical Biology** **176**:1-12.
- Ker, J.C.; Almeida, J.A.; Fasolo, P.J. & Hochmüller, D.P. 1986. Pedologia. Pp.405-540. In: IBGE. **Levantamento de recursos naturais**. v. 33. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- Kobe, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. **Ecology** **80**:187-201.
- Lawton, R.O. & Putz, F.E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. **Ecology** **69**:764-777.
- Lima, R.A.F. 2005a. Gap size measurement: The proposal of a new field method. **Forest Ecology and Management** **214**:413-419.
- Lima, R.A.F. 2005b. Estrutura e regeneração de clareiras em Florestas Pluviais Tropicais. **Revista Brasileira de Botânica** **28**:651-670.
- Martins, S.V. & Rodrigues R.R. 2002. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. **Plant Ecology** **163**:51-62.
- Martins, S.V.; Colletti Júnior, R.; Rodrigues, R.R. & Gandolfi, S. 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic forest in south-eastern Brazil. **Plant Ecology** **172**:121-131.
- McCune, B. & Mefford, M.J. 1999. **PC-ORD: multivariate analysis of ecological data**. Gleneden Beach, MjM Software.
- Molofsky, J. & Augspurger, C.K. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. **Ecology** **73**:68-77.
- Moreno, J.A. 1961. **Clima do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. **Aims and methods of vegetation ecology**. New York, Wiley.
- Negrelle, R.R.B. 2002. The Atlantic forest in the Volta Velha Reserve: a tropical rain forest site outside the tropics. **Biodiversity and Conservation** **11**:887-919.
- Nunes, C.C. 2001. **Estudo fitossociológico e análise foliar de um remanescente de Mata Atlântica em Dom Pedro de Alcântara, RS**. Dissertação de Mestrado, UFRGS, Porto Alegre.
- Oldemann, R.A.A. 1978. Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. Pp.535-560. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.). **Tropical trees as living systems**. New York, Cambridge University Press.
- Oldeman, R.A.A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity. Pp.139-150. In S.L. Sutton; T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (eds.) **Tropical rain forest: ecology management**. Oxford, Blackwell.

- Putz, F.E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. **Ecology** **64**:1069-1074.
- Rossoni, 2003. **Fenologia de espécies arbóreas e arbustivas em fragmento de floresta ombrófila densa, município de Dom Pedro de Alcântara, RS - Brasil**. Tese de Doutorado, UFRGS, Porto Alegre.
- Rücker, A. **Análise da regeneração do componente arbustivo-arbóreo em clareiras naturais de uma floresta estacional no sul do Brasil**. Monografia de Bacharelado, UFRGS, Porto Alegre.
- Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. **Ecology** **62**:1041-1051.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. **Ecology** **63**:1533-1546.
- Schnitzer, S.A. & Carson, W.P. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. **Ecology** **82**:913-919.
- Streck, E.V.; Kämpf, N.; Dalmolin, R.S.D.; Klamt, E.; Nascimento, P.C. & Schneider, P. 2002. **Solos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Svenning, J.C. 2001. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). **Journal of Tropical Ecology** **17**:97-113.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio** **75**:81-86.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1997a. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **20**:57-66.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1997b. Ocupação de clareiras naturais na floresta na Serra da Cantareira – SP. **Naturalia** **22**:89-102.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1999. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma floresta atlântica montana. **Revista Brasileira de Biologia** **59**:251-261.
- Uhl, C.; Clark, K.; Dezzeo, N. & Maquirino, P. 1988. Vegetation dynamics in amazonian treefall gaps. **Ecology** **69**:751-763.
- Vandermeer, J.; Cerda, I.G.; Boucher, D.; Perfecto, I. & Ruiz, J. 2000. Hurricane disturbance and tropical tree species diversity. **Science** **290**:788-791.
- Veloso, H.P. & Góes-Filho, L. 1982. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômica-ecológica da vegetação neotropical. **Boletim Técnico Projeto RADAMBRASIL**, Série Vegetação 1:1-80.
- Waechter, J.L. 1992. **O epifitismo vascular na Planície Costeira do Rio Grande do Sul**. Tese de Doutorado, UFSCar, São Carlos.
- Weaver, P.L. 1998. Hurricane effects and long-term recovery in a subtropical rain forest. Pp.249-270. In: F. Dallmeier & J.A. Comiskey (eds.). **Forest biodiversity in North, Central and South**

America, and the Caribbean: Research and Monitoring (Man and the Biosphere Series) v. 21.

Paris/New York/Lancs, Unesco/ Parthenon.

Whitmore, T.C. 1984. Gap size and species richness in tropical rain forests. **Biotropica** **16**:239.

Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536-538.

Whitmore, T.C. 1998. **An introduction to tropical rain forests**. Oxford, New York.

Yih, K.; Boucher, D.H.; Vandermeer, J.H. & Zamora, N. 1991. Recovery of the rain forest of Southeastern Nicaragua after destruction by hurricane Joan. **Biotropica** **23**:106-113.

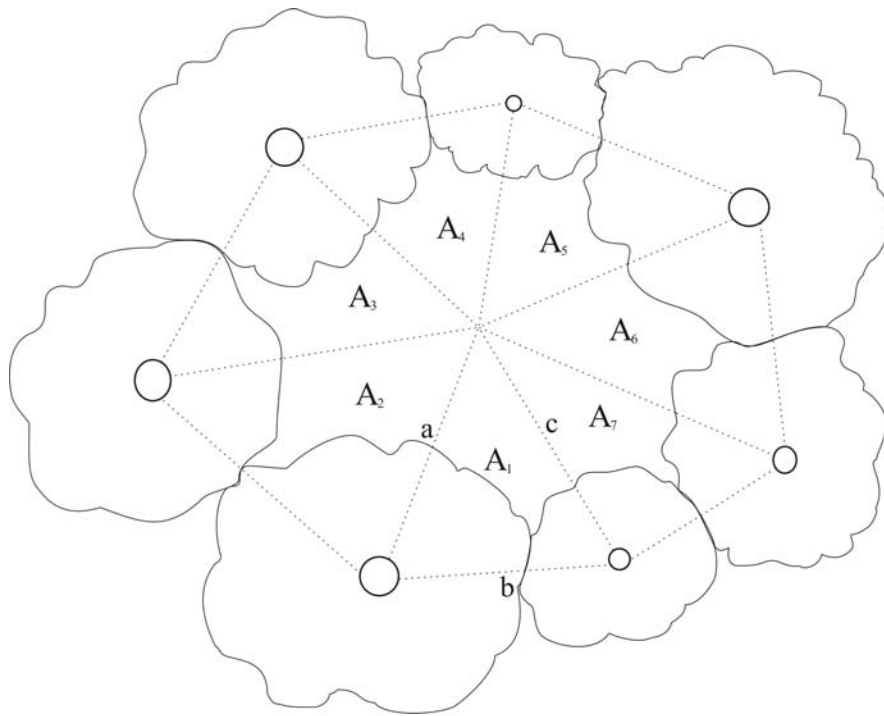


Figura 1. Esquema de uma clareira natural hipotética delimitada pelos fustes das árvores circundantes, segundo Runkle (1981,1982), e o respectivo polígono formado por triângulos (linhas pontilhadas), para a estimativa da sua área, no estudo, em Dom Pedro de Alcântara (RS), onde a , b e c representam os lados de um dos triângulos e A_n a área de cada um deles (ver detalhes em Material e Métodos).

Tabela 1. Espécies amostradas em oito clareiras causadas pelo furacão Catarina em um fragmento de Floresta Ombrófila Densa, em Dom Pedro de Alcântara (RS), com suas respectivas guildas de regeneração, onde: PIO = espécies pioneiras; TS = espécies tolerantes à sombra.

Família	Espécie	Guilda de regeneração	
ACANTHACEAE	<i>Justicia carnea</i> Lindl.	PIO	
ANNONACEAE	<i>Duguetia lanceolata</i> A. St.-Hil.	TS	
	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	TS	
AQUIFOLIACEAE	<i>Ilex cf. theezans</i> Mart. ex Reissek	TS	
ARECACEAE	<i>Bactris setosa</i> Mart.	TS	
	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	TS	
	<i>Geonoma gamiova</i> Barb.Rodr.	TS	
BIGNONIACEAE	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	TS	
BORAGINACEAE	<i>Cordia cf. silvestris</i> Fresen.	PIO	
CANNABACEAE	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	PIO	
CHRYSOBALANACEAE	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	TS	
CLUSIACEAE	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	TS	
ERYTHROXYLACEAE	<i>Erythroxylum cuspidifolium</i> Mart.	TS	
EUPHORBIACEAE	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	PIO	
	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	PIO	
	<i>Gymnanthes concolor</i> Spreng.	TS	
	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	TS	
	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	PIO	
	<i>Sebastiania argutidens</i> Pax & K. Hoffm.	TS	
	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. & Endl.	PIO	
	FABACEAE	<i>Inga cf. striata</i> Benth.	TS
		<i>Inga marginata</i> Willd.	PIO
<i>Lonchocarpus sp.</i>		TS	
<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel		TS	
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms		TS	
LAMIACEAE	<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	PIO	
LAURACEAE	<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	TS	
	<i>Cinnamomum glaziovii</i> (Mez) Kosterm	TS	
	<i>Cinnamomum riedelianum</i> Kosterm	TS	
	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr.	TS	
	<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees	TS	
	<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	TS	
	<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	TS	
	<i>Ocotea silvestris</i> Vattimo-Gil	TS	
	MAGNOLIACEAE	<i>Magnolia ovata</i> (A. St.-Hil.) Spreng.	TS
MALPIGHIACEAE	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A. Juss.	TS	
MALVACEAE	<i>Triumfetta cf. rhomboidea</i> Jacq.	PIO	
	Cf. <i>Sida</i> sp.	PIO	
MELASTOMATAACEAE	<i>Leandra dasytricha</i> (A. Gray) Cogn.	PIO	
	<i>Leandra</i> sp.	PIO	
	<i>Miconia cinerascens</i> Miq.	PIO	
	<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin	PIO	
MELIACEAE	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	TS	
	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	PIO	
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	TS	

Continuação...

Família	Espécie	Guilda de regeneração
	<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	TS
	<i>Trichilia pallens</i> C.DC.	TS
MONIMIACEAE	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	TS
MORACEAE	<i>Brosimum glazioui</i> Taub.	TS
	<i>Ficus adhatodifolia</i> Schott	TS
	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	PIO
MYRISTICACEAE	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanjouw & Boer	TS
MYRSINACEAE	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott) Warb.	TS
	<i>Ardisia guianensis</i> (Aubl.) Mez	TS
	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br.	PIO
	<i>Myrsine hermogenesii</i> (Jung-Mendaçolli & Bernacci) Freitas & Kinoshita	TS
MYRTACEAE	<i>Calyptranthes grandifolia</i> O.Berg	TS
	<i>Calyptranthes lucida</i> Mart. ex DC.	TS
	<i>Eugenia bacopari</i> D.Legrand	TS
	<i>Eugenia beaurepaireana</i> (Kiaersk.) D.Legrand	TS
	<i>Eugenia multicostata</i> D.Legrand	TS
	<i>Eugenia</i> cf. <i>neoaustralis</i> Sobral	TS
	<i>Eugenia schuechiana</i> O.Berg	TS
	<i>Eugenia</i> sp.	TS
	<i>Marlierea eugeniopsoides</i> (D.Legrand & Kausel) D.Legrand	TS
	<i>Marlierea parviflora</i> O. Berg	TS
	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	TS
	<i>Myrcia richardiana</i> O.Berg	TS
	<i>Myrcia tijucensis</i> Kiaersk.	TS
	<i>Myrciaria floribunda</i> (West ex Willd.) O.Berg	TS
	<i>Myrciaria plinioides</i> D.Legrand	TS
	Myrtaceae A	TS
	<i>Neomitranthes cordifolia</i>	TS
	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston.	TS
NYCTAGINACEAE	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	TS
	<i>Pisonia zapallo</i> Griseb.	TS
OCHNACEAE	<i>Ouratea parviflora</i> (DC.) Baill.	TS
OLEACEAE	<i>Chionanthus filiformis</i> (Vell.) P.S. Green	TS
PIPERACEAE	<i>Piper aduncum</i> L.	PIO
	<i>Piper miquelianum</i> C.DC.	TS
	<i>Piper solmisianum</i> C.DC.	PIO
RUBIACEAE	<i>Amaioua intermedia</i> Mart.	TS
	<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. & Schltdl.) DC.	TS
	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult.	TS
	<i>Psychotria birotula</i> L.B.Sm. & Downs	TS
	<i>Psychotria brachyceras</i> Müll.Arg.	TS
	<i>Psychotria brachypoda</i> Britton	TS
	<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg.	TS
	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg.	TS
RUTACEAE	<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	TS
SABIACEAE	<i>Meliosma sellowii</i> Urb.	TS
SAPINDACEAE	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	TS
SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.	TS
SOLANACEAE	<i>Cestrum bracteatum</i> Link & Otto	PIO

Continuação...

Família	Espécie	Gilda de regeneração
	<i>Cestrum strigilatum</i> Ruiz & Pav.	PIO
	<i>Solanum concinnum</i> Sendtn.	PIO
STYRACACEAE	<i>Styrax acuminatus</i> Pohl	PIO
URTICACEAE	<i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.	PIO
	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	PIO
	<i>Urera nitida</i> (Vell.) P.Brack	PIO

Tabela 2. Parâmetros fitossociológicos de todas as espécies amostradas em oito clareiras naturais causadas pelo furacão Catarina em um fragmento de Floresta Ombrófila Densa, em Dom Pedro de Alcântara (RS). Ni = número de indivíduos; DA = densidade absoluta; FA = frequência absoluta; CA = cobertura absoluta; VI = valor de importância.

Espécie	Ni	DA (ind.ha ⁻¹)	FA (%)	CA (cm ² .ha ⁻¹)	VI (%)
<i>Psychotria birotula</i>	759	5.878,25	1,00	3.994,38	9,81
<i>Euterpe edulis</i>	103	797,71	1,00	7.037,19	5,43
<i>Calypttranthes lucida</i>	155	1.200,43	1,00	4.970,96	4,78
<i>Rudgea jasminoides</i>	151	1.169,45	1,00	4.671,87	4,58
<i>Sorocea bonplandii</i>	146	1.130,73	1,00	4.398,64	4,39
<i>Virola bicuhyba</i>	280	2.168,53	1,00	1.682,41	4,14
<i>Mollinedia schottiana</i>	83	642,81	1,00	4.922,91	4,09
<i>Erythroxylum cuspidifolium</i>	197	1.525,71	1,00	2.739,70	3,95
<i>Geonoma gamiova</i>	21	162,64	0,75	3.008,68	2,32
<i>Psychotria suterella</i>	88	681,54	1,00	1.053,64	2,03
<i>Garcinia gardneriana</i>	72	557,62	1,00	1.163,31	1,94
<i>Guapira opposita</i>	70	542,13	1,00	1.130,46	1,91
<i>Endlicheria paniculata</i>	79	611,83	1,00	906,32	1,87
<i>Brosimum glazioui</i>	89	689,28	1,00	664,29	1,83
<i>Myrciaria plinioides</i>	20	154,89	0,75	1.875,72	1,69
<i>Posoqueria latifolia</i>	70	542,13	1,00	575,42	1,61
<i>Gymnanthes concolor</i>	52	402,73	0,88	834,85	1,50
<i>Aegiphila sellowiana</i>	79	611,83	0,38	916,41	1,47
<i>Cedrela fissilis</i>	90	697,03	0,25	868,60	1,46
<i>Ouratea parviflora</i>	30	232,34	1,00	877,61	1,40
<i>Aiouea saligna</i>	84	650,56	0,88	93,06	1,39
<i>Ocotea odorifera</i>	29	224,60	1,00	675,66	1,28
<i>Esenbeckia grandiflora</i>	32	247,83	0,75	871,46	1,25
<i>Trichilia lepidota</i>	16	123,92	0,88	981,26	1,25
<i>Trema micrantha</i>	83	642,81	0,38	258,63	1,15
<i>Nectandra oppositifolia</i>	35	271,07	0,88	408,33	1,11
<i>Psychotria brachyceras</i>	32	247,83	0,88	397,86	1,08
<i>Trichilia pallens</i>	28	216,85	1,00	314,47	1,08
<i>Meliosma sellowii</i>	28	216,85	0,63	707,17	1,05
<i>Eugenia beaurepaireana</i>	23	178,13	0,75	616,23	1,03
<i>Myrcia tijuensis</i>	20	154,89	0,75	551,21	0,97
<i>Faramea montevidensis</i>	37	286,56	0,88	114,23	0,97
<i>Cestrum bracteatum</i>	22	170,38	0,88	324,63	0,95
<i>Cabralea canjerana</i>	9	69,70	0,88	538,98	0,94
<i>Ocotea indecora</i>	14	108,43	0,75	517,94	0,90
<i>Cinnamomum riedelianum</i>	17	131,66	0,75	465,14	0,90
<i>Hirtella hebeclada</i>	26	201,36	0,88	127,43	0,88
<i>Alchornea glandulosa</i>	31	240,09	0,75	128,89	0,84
<i>Alchornea triplinervia</i>	43	333,02	0,63	27,91	0,82
<i>Guarea macrophylla</i>	13	100,68	0,88	183,02	0,79
<i>Piper aduncum</i>	17	131,66	0,75	201,64	0,75
<i>Psychotria brachypoda</i>	35	271,07	0,63	30,53	0,74
<i>Ormosia arborea</i>	5	38,72	0,50	649,32	0,72
<i>Marlierea eugeniopsoides</i>	22	170,38	0,75	33,15	0,71
<i>Ardisia guianensis</i>	22	170,38	0,63	168,61	0,70
<i>Myrciaria floribunda</i>	4	30,98	0,50	533,69	0,65

Continuação...

Espécie	Ni	DA (ind.ha ⁻¹)	FA (%)	CA (cm ² .ha ⁻¹)	VI (%)
<i>Miconia pusilliflora</i>	10	77,45	0,75	16,30	0,59
<i>Justicia carnea</i>	21	162,64	0,50	41,42	0,54
<i>Cecropia glaziovii</i>	21	162,64	0,50	33,21	0,54
<i>Pisonia zapallo</i>	4	30,98	0,25	599,02	0,53
<i>Leandra dasytricha</i>	11	85,19	0,50	75,72	0,47
<i>Magnolia ovata</i>	8	61,96	0,38	273,17	0,47
<i>Coussapoa microcarpa</i>	15	116,17	0,38	144,34	0,46
<i>Piper miquelianum</i>	11	85,19	0,50	38,38	0,45
<i>Eugenia schuechiana</i>	8	61,96	0,50	84,30	0,44
<i>Sebastiania argutidens</i>	5	38,72	0,13	503,52	0,40
<i>Ilex cf. theezans</i>	4	30,98	0,38	218,18	0,40
<i>Inga cf. striata</i>	11	85,19	0,38	22,38	0,36
<i>Inga marginata</i>	9	69,70	0,25	128,64	0,32
<i>Styrax acuminatus</i>	23	178,13	0,13	10,15	0,30
<i>Chrysophyllum inornatum</i>	3	23,23	0,25	190,75	0,29
<i>Piper solmisianum</i>	5	38,72	0,38	5,17	0,29
<i>Ficus adhatodifolia</i>	3	23,23	0,38	12,71	0,28
<i>Ocotea silvestris</i>	3	23,23	0,38	8,09	0,28
<i>Sapium glandulosum</i>	3	23,23	0,38	6,87	0,27
<i>Matayba guianensis</i>	7	54,21	0,25	22,62	0,24
<i>Myrsine coriacea</i>	7	54,21	0,25	1,82	0,23
<i>Myrcia pubipetala</i>	2	15,49	0,25	80,41	0,22
<i>Eugenia bacopari</i>	3	23,23	0,25	50,48	0,22
<i>Bactris setosa</i>	2	15,49	0,25	64,05	0,22
<i>Marlierea parviflora</i>	2	15,49	0,25	18,55	0,19
<i>Leandra sp.</i>	3	23,23	0,25	1,03	0,19
<i>Chionanthus filiformis</i>	2	15,49	0,25	14,23	0,19
<i>Calyptranthes grandifolia</i>	2	15,49	0,25	9,97	0,19
<i>Myrsine hermogenesii</i>	2	15,49	0,25	3,04	0,18
<i>Triumfetta cf. rhomboidea</i>	2	15,49	0,25	2,06	0,18
Myrtaceae A	2	15,49	0,25	1,21	0,18
<i>Xylopia brasiliensis</i>	2	15,49	0,25	1,03	0,18
Cf. <i>Sida</i> sp.	2	15,49	0,25	0,48	0,18
<i>Eugenia cf. neoaustralis</i>	6	46,47	0,13	45,07	0,16
<i>Neomitranthes cordifolia</i>	4	30,98	0,13	55,35	0,15
<i>Duguetia lanceolata</i>	1	7,74	0,13	92,51	0,14
<i>Lonchocarpus sp.</i>	4	30,98	0,13	12,22	0,12
<i>Solanum concinnum</i>	4	30,98	0,13	2,37	0,12
<i>Byrsonima ligustrifolia</i>	3	23,23	0,13	9,06	0,11
<i>Amaioua intermedia</i>	2	15,49	0,13	23,96	0,11
<i>Eugenia multicostata</i>	2	15,49	0,13	15,20	0,11
<i>Syzygium jambos</i>	2	15,49	0,13	13,44	0,11
<i>Cordia cf. silvestris</i>	1	7,74	0,13	10,27	0,10
<i>Pera glabrata</i>	1	7,74	0,13	10,27	0,10
<i>Miconia cinerascens</i>	1	7,74	0,13	8,75	0,10
<i>Eugenia sp.</i>	1	7,74	0,13	5,41	0,09
<i>Myrcia richardiana</i>	1	7,74	0,13	3,89	0,09
<i>Ficus luschnathiana</i>	1	7,74	0,13	1,52	0,09
<i>Urera nitida</i>	1	7,74	0,13	1,52	0,09
<i>Machaerium stipitatum</i>	1	7,74	0,13	0,97	0,09
<i>Cinnamomum glaziovii</i>	1	7,74	0,13	0,97	0,09

Continuação...

Espécie	Ni	DA (ind.ha ⁻¹)	FA (%)	CA (cm ² .ha ⁻¹)	VI (%)
<i>Cestrum strigilatum</i>	1	7,74	0,13	0,54	0,09
<i>Jacaranda puberula</i>	1	7,74	0,13	0,54	0,09
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	1	7,74	0,13	0,54	0,09
	3.623	28.059,17	51,50	61.214,58	100,00

Tabela 3. Abundância e frequência das espécies pioneiras em cada clareira (Cl.) ou grupo em um fragmento de Floresta Ombrófila Densa, em Dom Pedro de Alcântara (RS).

Espécie	Grupo 3			Grupo 2		Grupo 1			Abundância	Frequência (%)
	Cl. 2 233,3 m ²	Cl. 1 204,7 m ²	Cl. 4 200,7 m ²	Cl. 6 159,4 m ²	Cl. 7 148,1 m ²	Cl. 5 119,7 m ²	Cl. 3 116,8 m ²	Cl. 8 108,5 m ²		
<i>Cedrela fissilis</i>	84	0	6	0	0	0	0	0	90	0,25
<i>Trema micrantha</i>	78	1	4	0	0	0	0	0	83	0,37
<i>Aegiphila sellowiana</i>	69	0	6	0	4	0	0	0	79	0,37
<i>Alchornea triplinervia</i>	31	1	9	0	1	0	0	1	43	0,50
<i>Alchornea glandulosa</i>	25	1	2	0	1	0	1	1	31	0,75
<i>Styrax acuminatus</i>	23	0	0	0	0	0	0	0	23	0,12
<i>Cestrum bracteatum</i>	1	2	6	7	0	2	1	3	22	0,87
<i>Cecropia glaziovii</i>	8	2	10	0	1	0	0	0	21	0,50
<i>Justicia carnea</i>	6	0	9	4	0	0	0	2	21	0,50
<i>Piper aduncum</i>	4	1	4	1	4	0	0	3	17	0,75
<i>Coussapoa microcarpa</i>	0	12	0	0	2	0	0	1	15	0,37
<i>Leandra dasytricha</i>	1	0	1	8	0	0	1	0	11	0,50
<i>Miconia pusilliflora</i>	1	1	2	4	0	1	0	1	10	0,75
<i>Inga marginata</i>	0	0	8	0	0	0	0	1	9	0,25
<i>Myrsine coriacea</i>	5	0	2	0	0	0	0	0	7	0,25
<i>Piper solmsianum</i>	0	1	0	1	0	0	3	0	5	0,37
<i>Solanum concinnum</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	4	0,12
<i>Leandra sp.</i>	0	2	0	1	0	0	0	0	3	0,25
<i>Sapium glandulosum</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	3	0,37
<i>Cf. Sida sp.</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0,25
<i>Triumfetta cf. rhomboidea</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0,25
<i>Cestrum strigilatum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0,12
<i>Cordia cf. silvestris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0,12
<i>Ficus luschnathiana</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0,12
<i>Miconia cinerascens</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0,12
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0,12
<i>Urera nitida</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0,12
	346	24	71	27	16	3	7	13	507	

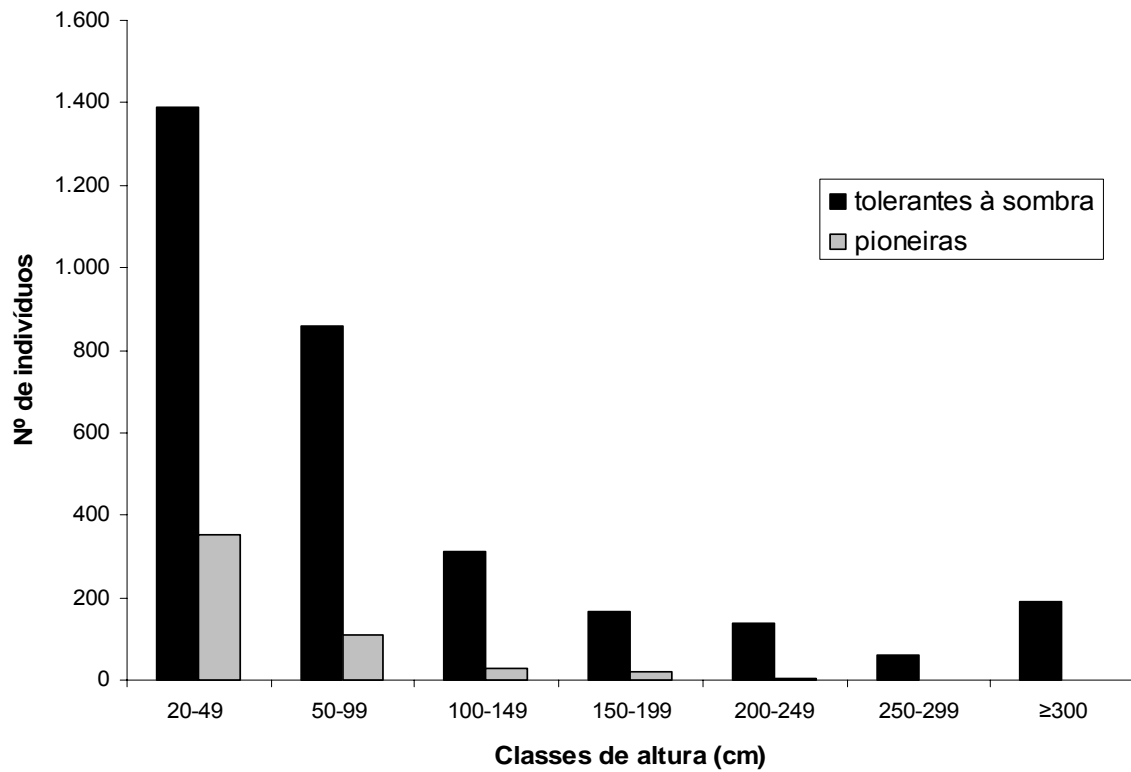


Figura 2. Distribuição em classes de altura de indivíduos pioneiros e tolerantes à sombra de espécies arbustivas e arbóreas, amostrados em clareiras naturais em Floresta Ombrófila Densa, Dom Pedro de Alcântara (RS).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O furacão Catarina, na área de estudo, formou clareiras relativamente pequenas – com áreas entre 108,5 e 233,3 m² – frente ao que se encontra na América Central, nas quais foram amostrados 3.623 indivíduos regenerantes, pertencentes a 100 espécies arbustivas e arbóreas, de 36 famílias.

A ocupação das clareiras se deu predominantemente por indivíduos e espécies tolerantes à sombra, principalmente pelo pequeno tamanho da maioria das clareiras amostradas. Pelo menos 27,8% dos indivíduos tolerantes à sombra amostrados provavelmente já estavam presentes no local antes da formação das clareiras.

As espécies mais abundantes, tanto no ambiente de clareira quanto no sub-bosque, foram *Psychotria birotula*, *Virola bicuhyba* e *Erythroxylum cuspidifolium*, todas tolerantes à sombra. Myrtaceae foi a família que apresentou a maior riqueza específica.

As clareiras apresentaram riqueza significativamente maior que o sub-bosque, independente do número de indivíduos, determinada principalmente pelo desenvolvimento de plantas pioneiras, que ocorreram apenas em clareiras, e corresponderam a 25% do total de espécies amostradas.

A proporção de espécies pioneiras regenerando na floresta estudada é similar à encontrada em florestas no sudeste do Brasil e inferior à encontrada nas florestas tropicais da América Central.

As clareiras apresentaram densidade e riqueza de regenerantes tolerantes à sombra estatisticamente similares ao sub-bosque. As espécies desta guilda de regeneração mostraram-se, pois, generalistas, colonizando tanto áreas mais sombreadas quanto áreas mais abertas e iluminadas da floresta, apresentando nichos de regeneração amplos. Analisando-se, para cada espécie, a preferência na colonização de clareiras com diferentes tamanhos, a grande maioria das espécies tolerantes à sombra mostrou ser indiferente nesse aspecto, evidenciando que as espécies desta guilda de regeneração possuem nichos regenerativos amplos. Assim, a manutenção da maioria das espécies tolerantes à sombra não se dá pela partição dos diferentes nichos proporcionados pelas clareiras, mas sim pelo acaso, através da sobrevivência aleatória das plantas presentes no sub-bosque, com diferentes tamanhos no momento da formação das clareiras, e através da limitação de recrutamento.

As espécies pioneiras ocorreram exclusivamente nas clareiras, as quais são responsáveis pela manutenção das espécies desta guilda de regeneração na floresta, pois proporcionam nichos regenerativos específicos para as mesmas. No entanto, analisando-se separadamente, para cada espécie, a preferência na colonização de clareiras com diferentes tamanhos (diferentes nichos), apenas *Trema micrantha* e *Cecropia glaziovii* colonizaram preferencialmente as clareiras maiores. As demais regeneraram nas clareiras com diferentes tamanhos indistintamente, não mostrando partição de nichos regenerativos. Apesar de dependerem das clareiras como nicho de regeneração, outro fator além da partição de nichos determina a manutenção da riqueza das espécies desta guilda na floresta. Sugere-se que a limitação de recrutamento, ou seja, a impossibilidade de uma espécie em chegar e se desenvolver

em todos os locais favoráveis ao seu crescimento e sobrevivência, também contribua para a manutenção da diversidade de árvores e arbustos pioneiros nessa floresta.

São necessários trabalhos envolvendo um maior número de clareiras e que acompanhem os regenerantes ao longo de vários anos, desde o início da formação da clareira, para que se possa ter maior certeza em relação aos resultados obtidos neste estudo. Investigações que busquem comprovar a limitação de recrutamento, principalmente através da limitação da dispersão também em fragmentos menores precisam ser realizadas. Além disso, abordagens ecofisiológicas em muito contribuiriam para a elucidação de aspectos de comportamento das espécies em ambientes de clareira e sub-bosque.

Espera-se que este estudo possa contribuir para o entendimento da dinâmica florestal e auxiliar no planejamento de futuros projetos de conservação, recuperação e manejo sustentável em florestas, principalmente na Floresta Atlântica no sul do Brasil.