



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

**Padrões estruturais e funcionais do componente arbóreo de
uma floresta ribeirinha, Parque Estadual do Turvo, rio
Uruguai, sul do Brasil**

Dissertação de Mestrado

Eduardo Luís Hettwer Giehl

Porto Alegre
2007



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

**Padrões estruturais e funcionais do componente arbóreo de
uma floresta ribeirinha, Parque Estadual do Turvo, rio
Uruguai, sul do Brasil**

Eduardo Luís Hettwer Giehl

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado
do Programa de Pós-Graduação em Botânica, da
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
(UFRGS, RS), como requisito parcial para a
obtenção do grau de **Mestre em Botânica**

Orientador: Prof. Dr. João André Jarenkow

Porto Alegre

2007

Aos meus pais que sempre impulsionaram meu destino
e ao leitor, a quem almejo contar a “história” de uma floresta ribeirinha

DEDICO.

AGRADECIMENTOS

A todos os “mestres”, mesmo àqueles que não possuem o título, que temos na vida e dos quais seguimos a sombra quando a vemos ou então simplesmente o eco de seus atos.

Aos inúmeros círculos de discussão de que tenho feito parte desde que adentrei a universidade, que me fizeram entender o que é ser pesquisador e o que é ser cientista e como não se é nem uma coisa e nem outra.

Ao professor João André Jarenkow, por fornecer as bases a este estudo, dentre elas, conhecimento, logística, motivação, apoio e no fim das contas, compartilhar as responsabilidades do trabalho, mesmo naquilo que pudesse parecer mero devaneio.

Ao Jean Carlos Budke, companheiro de empreitadas botânicas desde os “primórdios” da graduação, cujas idéias ecoam e transparecem em meus textos. Ao Eduardo Anversa Athayde e João Pedro Arzivenko Gesing, pelo acompanhamento nos primeiros passos na botânica e ao Renato Aquino Záchia pela supervisão.

Ao meu irmão, Ricardo, pelo exemplo de dedicação, esforço e superação, passos que tento seguir ao longe (me perdendo às vezes) e por compartilhar seu círculo de amizades, dotado de uma ética e moral particular, rara e construtiva.

A minha namorada, Adriana Leonhardt, por ser acima de tudo companheira, sorridente e tolerante ao extremo, ouvindo meus devaneios e me trazendo de volta a claridade do dia e à luz da realidade, e por tornar meus dias em Porto Alegre não só mais lúcidos, mas também mais aconchegantes, agradáveis e diversificados.

Ao Programa de Pós-Graduação em Botânica e seus coadjuvantes, dentre os quais destacam-se na minha “história”, Adriana Leonhardt, Alexandre Rücker, Aline B. Bicca e Marcelo S. Rother – resultando no quinteto, e que foram verdadeiros “atores principais” dignos ao “Oscar”.

Ao Alexandre pelo auxílio nas primeiras unidades amostrais marcadas e pela conclusão fatídica de que “não ia ser fácil” e aos demais ajudantes de campo (Adriana, Bethânia, Catusia, Daniela, Márcio, Maria Helena e Vanessa) que ajudaram a comprovar o fato.

A Ana M. S. Franco e a Graziela O. Wedy pela companhia nas longas viagens e pela paciência com os meus “causos” e com a impertinência de falar sobre trabalho.

A Secretaria Estadual do Meio Ambiente por permitir o desenvolvimento do trabalho e conceder alojamento. Aos guardas do Parque Estadual do Turvo pela logística (caronas até a área de estudo e as “bóias” revigorantes feitas em fogão à lenha), e pelas dicas sempre importantes de como não ser “absorvido” pela selva, extraídas de suas histórias de vida não publicadas (mas que renderiam livros volumosos).

Ao Jean, ao Daniel A.S. Graichen e ao Jair G. Kray por me “hospedarem” durante a fase crucial de estabelecimento em Porto Alegre.

A CAPES e ao CNPq pelas bolsas concedidas e a Fundação O Boticário pelo apoio financeiro parcial, sem os quais nenhum dado e nenhuma das asserções deste trabalho existiriam.

Por fim, aos participantes dos “Colóquios Fitológicos”, inúmeros, pela discussão ávida de assuntos que não necessariamente se fazem presentes no texto do trabalho, mas que irão me acompanhar durante as próximas caminhadas.

A TODOS (CARAMBA, QUANTA GENTE!) MUITO OBRIGADO!!!

“Há tanta autenticidade
nas vozes da natureza
que resumem a beleza
da própria simplicidade;
a estação não tem idade,
dela não há quem se esconda,
tudo se ajeita - arredonda,
tudo renasce e se agita,
na clarinada bonita
da primaveira que ronda
(...)

E o homem - defronte a isso??
- até parece impossível,
vai se tornando insensível,
por força de algum feitiço:
- é um criminoso - um omissor,
da forma mais inconsciente,
gente que já não é gente
buscando outra trajetória,
depois da triste vitória;
de matar o meio ambiente.
(...)

Eu pergunto - de que adianta,
plantar um pé de erva mate,
como sinal de combate,
em defesa de uma planta,
se a mesma mão que levanta,
nessas considerações
é a mesma que assina concessões,
num inconsciente floreio,
aos assassinos do meio
que fazem devastações?

Falta ainda pro resto,
mas - em tempo - me concentro,
entrar primavera a dentro,
não dá força ao meu protesto,
vale a homenagem que presto
a todos os índios cueras
que lutam contra as taperas
e contra as destruições,
a eles - minhas canções,
vestidas de primaveras!!

Jayme Caetano Braun

RESUMO

Dissertação de Mestrado
Programa de Pós-Graduação em Botânica
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, RS, Brasil

Padrões estruturais e funcionais do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha, Parque Estadual do Turvo, rio Uruguai, sul do Brasil

AUTOR: Eduardo Luís Hettwer Giehl
ORIENTADOR: Prof. Dr. João André Jarenkow
Data e Local da Defesa: Porto Alegre, 19 de março de 2007.

Os objetivos do presente estudo foram realizar uma análise exploratória de padrões no componente arbóreo de uma floresta ribeirinha, relacionando-os com variáveis ambientais em uma área de floresta ribeirinha, além de avaliar padrões bióticos nas síndromes de dispersão e estratégias de estabelecimento. A amostra foi instalada nas margens do rio Uruguai (27°09'S/53°53'W) e as relações espécies-ambiente avaliadas por análise de correspondência canônica, que exibiu um forte gradiente vegetacional, associado à elevação e, assim, suscetibilidade à inundação dos sítios. Nove, 10 e três espécies indicaram áreas com inundações freqüentes, ocasionais e raras, respectivamente. Os sítios de elevação intermediária apresentaram maior área basal, altura máxima, riqueza específica e índice de Shannon, devendo resultar dos distúrbios moderados, causadores de heterogeneidade ambiental. Sítios com inundações freqüentes apresentaram baixo porte, alto índice de perfilhamentos, ocorrência da hidrocoria e predominância de espécies pioneiras. Na ausência dessas, a vegetação assemelha-se estruturalmente à floresta de interflúvio regional, com baixo número de indivíduos e aumento da dominância de espécies de sub-bosque, tolerantes à sombra. A forte relação entre elevação, estrutura, diversidade e grupos ecológicos denota que as inundações atuam seletivamente sobre as espécies desta formação florestal.

Palavras-chave: inundação, regime de distúrbios, gradiente vegetacional

SUMÁRIO

1. Apresentação	1
2. Introdução geral.....	2
MANUSCRITO 1	5
Padrões na estrutura e diversidade do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil.....	6
RESUMO	6
ABSTRACT	7
Introdução.....	7
Material e métodos	9
Resultados e Discussão	11
Agradecimentos.....	18
Referências bibliográficas	18
MANUSCRITO 2	32
Espécies indicadoras e categorias ecológicas do componente arbóreo em uma floresta ribeirinha sob diferentes níveis de inundação, rio Uruguai, sul do Brasil	33
ABSTRACT	34
RESUMO	35
Introdução.....	36
Material e métodos	37
Resultados e discussão	39
Referências bibliográficas	45
3. Conclusões	61
4. Perspectivas futuras.....	61
5. Referências gerais	62

LISTA DE FIGURAS

MANUSCRITO 1	5
Figura 1 – A, localização da área de estudo, no município de Derrubadas, Rio Grande do Sul, Brasil; B, aspecto da topografia, grade de unidades amostrais e pontos de coleta de solos para análises químicas e físicas, de uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil.....	28
Figura 2 – A, diagrama de ordenação para espécies com mais de 10 indivíduos e variáveis ambientais com associação significativa, e B, para unidades amostrais e variáveis ambientais, representando os dois primeiros eixos gerados por análise de correspondência canônica, de uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil.....	29
Figura 3 – Regressões lineares entre a cota média de elevação das unidades amostrais e outras variáveis ambientais, em uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil.....	30
Figura 4 – Porcentagens da variação na matriz de espécies explicadas por variáveis ambientais, pela estrutura espacial compartilhada entre espécies e variáveis e pela autocorrelação espacial das espécies, em uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil.	31
MANUSCRITO 2	32
Figura 1. Estratégias de dispersão do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha sob diferentes freqüências de inundação, rio Uruguai, sul do Brasil.....	59
Figura 2. Estratégias de estabelecimento do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha sob diferentes níveis de inundação, rio Uruguai, sul do Brasil.....	60

LISTA DE TABELAS

MANUSCRITO 1	5
Tabela 1 – Médias e desvio padrão das variáveis ambientais mensuradas e sua relação com a matriz de espécies em uma parcela de 1 ha de uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil.....	23
Tabela 2 – Espécies, respectivas famílias botânicas, densidades, freqüências, áreas basais e valores de importância correspondentes à amostragem do componente arbóreo em floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil.....	24
Tabela 3 – Medianas de parâmetros estruturais e índices de diversidade para unidades amostrais, agrupadas de acordo com diferentes cotas médias de elevação, de uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil.....	27
MANUSCRITO 2	32
Tabela 1. Espécies, famílias, número de indivíduos e respectivas estratégias de dispersão e estabelecimento, e freqüências das espécies arbóreas de uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil.	52
Tabela 2. Valores de indicação para as espécies abundantes do componente arbóreo de em floresta ribeirinha, sul do Brasil.	57

1. Apresentação

Os resultados do presente trabalho foram divididos em duas partes: a primeira abordando padrões estruturais e de diversidade do componente arbóreo e sua relação com as condições ambientais dos sítios, e a segunda, padrões bióticos relativos às estratégias de dispersão e de estabelecimento da mesma vegetação.

Visando agilizar a publicação dos resultados, as divisões da dissertação correspondem a manuscritos, formatados para a pronta submissão a periódicos. A primeira segue as normas para a publicação no periódico *Acta Botanica Brasilica* e a segunda, no periódico Revista Brasileira de Botânica.

Além disso, foi formulada uma introdução geral visando abranger alguns embasamentos, cujas referências são apresentadas ao final da dissertação. Após os manuscritos, as principais conclusões são sumariadas e algumas perspectivas de trabalhos futuros são assinaladas.

2. Introdução geral

O termo “riberinho” corresponde a uma das formas aportuguesadas do termo latino vulgar *riparia*, que significa “da margem”, ou do termo *ripeira* de origem similar, que significa “terreno banhado por um rio” (Ferreira 2001). Além de ribeirinho, outras variações aceitas no português são “ripário” ou “ripícola”, conotando “algo que habita a margem de um curso d’água”. Na língua inglesa, um dos termos de grande profusão é “riparian” evidentemente de origem latina (Naiman *et al.* 1998). Em referência à vegetação típica da margem dos rios, são encontradas várias denominações, dentre elas, florestas/matias ciliares, matias de anteparo, florestas/matias de galeria, florestas aluviais, entre outros. Uma discussão aprofundada foi realizada por Rodrigues (2001), da qual resulta a opção pelo uso das denominações “florestas ribeirinhas” em caráter estrito, e “formações ribeirinhas” em caráter mais amplo.

As formações ribeirinhas abrangem a vegetação adjacente às margens dos rios e terraços vizinhos que contribuam com matéria orgânica ou regulem a disponibilidade de recursos para os sítios inundáveis (Naiman & Décamps 1997). Em escala local, a vegetação ribeirinha responde a um regime de distúrbios intensificado pela ocorrência de inundações (Tabacchi *et al.* 1998), que podem resultar em diversas alterações na estrutura física e química dos solos (Johnson *et al.* 1985, Blom & Voeselek 1996), modificar a quantidade de serapilheira e o banco de sementes (Xiong *et al.* 2003), remover indivíduos adultos ou promover a deposição/remoção de sedimentos alterando a disponibilidade de espaço e recursos (Kalliola 1991, Latterell *et al.* 2006), etc. As diferenças no alcance das inundações resultam dessa forma em alta heterogeneidade espacial e temporal (Désilets & Houle 2005).

As formações ribeirinhas são extremamente complexas, dinâmicas e diversas, e possuem numerosos valores econômicos, sociais e biológicos (Sharitz *et al.* 1992). Contudo, com a intervenção humana, grande parte dos grandes rios atualmente tem seu regime hidrológico controlado (Dynesius & Nilsson 1994), com modificações na magnitude e frequência das inundações, ou alterações no espaçamento temporal e/ou duração destas (Poff *et al.* 1997). As consequências biológicas para as comunidades vegetais envolvem a redução na disponibilidade de diásporos devido às barreiras físicas impostas pelos diques das barragens para geração hidrelétrica (Andersson *et al.* 2000;

Jansson *et al.* 2000a; Jansson *et al.* 2000b) e alterações estruturais como a diminuição do porte da comunidade, com favorecimento de espécies arbustivas tolerantes à inundação e, da reprodução vegetativa, além da diminuição da diversidade devido à mudanças do regime hídrico (Ernst & Brooks 2003). Além disso, aterragens, cortes rasos, dragagens, canalizações e poluição causam danos diretos ao ambiente ribeirinho (Nilsson & Svedmark 2002).

Outro problema constatado atualmente são as altas taxas de invasão de espécies alóctones nas formações ribeirinhas. Mesmo em unidades de conservação como o Parque Estadual do Turvo, local do presente estudo, a ausência de controle dos deflúvios à montante possibilita a chegada de propágulos de espécies invasoras como *Amaranthus* spp., *Carica papaya* L., *Citrus* spp., *Ricinus communis* L., *Brugmansia suaveolens* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Bercht. & J. Presl, *Morus alba* L., *Hovenia dulcis* Thunb. entre outras (E.L.H. Giehl, observações pessoais). A conectividade hidrológica que é responsável em grande parte pela alta diversidade natural das florestas ribeirinhas (Ward *et al.* 2002) acaba facilitando a dispersão de espécies alóctones (Renöfält *et al.* 2005) e, dependendo do grau de agressividade destas, a substituição das espécies autóctones (Alvarez & Cushman 2002).

Finalmente, além dos impactos à biodiversidade, complementam a lista de impactos após a destruição da vegetação ribeirinha, a erosão e perda da camada biologicamente ativa dos solos e o assoreamento de rios, lagos e reservatórios (Joly *et al.* 2001). Visando deter ou mitigar os processos de degradação, são necessários modelos para a recuperação de áreas ribeirinhas, que obviamente dependem de conhecimentos básicos sobre a composição florística e estrutura das comunidades, a estrutura e dinâmica de populações das espécies mais importantes, as exigências das plântulas por água, luz e nutrientes, a tolerância ao alagamento, as interações com a fauna (principalmente para a polinização e dispersão), etc., em áreas bem preservadas do mesmo tipo de ambiente (Joly *et al.* 2001).

O Parque Estadual do Turvo, criado em 1947, é um dos poucos remanescentes de floresta da região noroeste do Rio Grande do Sul, enquanto seus arredores têm sido intensamente desflorestados para a implementação da agropecuária (Leite 2002). O Parque possui uma área de 17.491 ha, sendo contornado ao norte e noroeste pelo rio Uruguai e nas bordas não delimitadas por este, circundado por propriedades rurais. O rio Turvo (responsável pela denominação) é um afluente do rio Uruguai que delimita o final da área

protegida trecho sudoeste. No trecho setentrional, além do próprio rio Uruguai, o rio Parizinho funciona como limite. Outros pequenos rios avançam das propriedades e até mesmo da área urbana do município de Derrubadas Parque adentro, denotando uma rede hidrológica comprometida nos setores iniciais (SEMA 2005). Contudo, nenhum trabalho havia sido realizado até então para descrever qualitativamente e quantitativamente a vegetação de transição entre floresta ribeirinha e de interflúvio regional. O estudo deste ecótono recebe grande importância, visto a crescente ameaça dos ambientes ribeirinhos pela construção de hidrelétricas (SEMA 2005) e a carência de dados para a restauração de ambientes semelhantes na região.

MANUSCRITO 1

**Padrões na estrutura e diversidade do componente arbóreo de uma floresta
ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil**

Padrões na estrutura e diversidade do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil

Eduardo Luís Hettwer Giehl^{1,2}

João André Jarenkow³

RESUMO – (Padrões na estrutura e diversidade do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil). O objetivo do presente estudo foi realizar uma análise exploratória de padrões estruturais e de diversidade, relacionando-os com variáveis ambientais em uma área de floresta ribeirinha. A amostra com 100×100 m, sub-dividida em 100 unidades amostrais (UAs), foi alocada nas margens do rio Uruguai, Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul (27°09' S e 53°53' W). Todos os indivíduos arbóreos com PAP \geq 15 cm foram registrados. Estimaram-se para a descrição da vegetação os principais parâmetros fitossociológicos, além do índice de diversidade de Shannon. As variáveis ambientais mensuradas foram: 1) edáficas – variáveis químicas e físicas a partir de coletas sistematicamente distribuídas; 2) topográficas – cota de elevação média e desnível das UAs; e 3) cobertura do dossel – através de fotos hemisféricas. As relações entre a abundância das espécies nas UAs e as variáveis ambientais foram avaliadas através de análise de correspondência canônica – CCA, e CCA “parcial”. Foram encontradas 83 espécies pertencentes a 30 famílias botânicas. A CCA exibiu um gradiente vegetacional nítido, relacionado hierarquicamente com a cota de elevação e, assim, com a suscetibilidade à inundação dos diferentes sítios. Diversas variáveis ambientais apresentaram redundância com a cota de elevação, possivelmente devido a relações causais. Três grupos de UAs foram delimitados por análise de agrupamento em função da cota de elevação e, assim, suscetibilidade às inundações. Entre os grupos ocorreram diferenças estruturais, com maior área basal e altura máxima medianas nos sítios de elevação intermediária. A seletividade causada pelas inundações frequentes sobre a composição de espécies modela a estrutura das áreas baixas, sendo a característica mais expressiva a ausência de um “dossel florestal típico”, a partir de 10 m de altura. As áreas altas assemelham-se estruturalmente à floresta de interflúvio, compondo um trecho de transição. A diversidade medida pela riqueza específica e pelo índice de Shannon foi maior para áreas de elevação média, correspondendo com modelos existentes que associam a presença de um regime de distúrbios moderado, que gera maior heterogeneidade ambiental e, assim, diversificação de oportunidades para as espécies.

¹ Programa de Pós-Graduação em Botânica, UFRGS, bolsista CAPES. Parte da dissertação de mestrado.

² Autor para correspondência: eduardohet@yahoo.com.br

³ Departamento de Botânica, UFRGS. Av. Bento Gonçalves 9500 – Prédio 43433, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

Palavras-chave: inundação, cota média de elevação, análise de correspondência canônica (CCA) “parcial”, Parque Estadual do Turvo, autocorrelação espacial

ABSTRACT – (Patterns in the structure and diversity from the tree component of a riverside forest, Rio Uruguai, Southern Brazil). The aims of the present study were make an exploratory analysis of both the structural and diversity patterns and relate it to the environmental variables in a riverside forest. The sample measuring 100×100 m and divided into 100 sampling units (SUs) was placed beside the banks of the Rio Uruguai, Parque Estadual do Turvo, Southern Brazil (27°09' 00.42" S and 53°53' 06.27" W). All individual trees with the diameter at breast height ≥ 15 cm were registered. Both the phytosociological parameters for the description of vegetation and the Shannon's diversity index were calculated. The environmental variables measured were: 1) edaphic – by soils sampled systematically and chemical and physical variables estimation; 2) topographic – by determining the average elevation and elevation range of SUs; and, 3) canopy coverage – by hemispheric photos. Relationships between species abundances in the subplots and environmental variables were evaluated by canonical correspondence analysis – CCA, and “partial” CCA. There were found 83 species belonging to 30 botanical families. The CCA showed a sharp gradient, related hierarquically with the average elevation and, thus with the flooding susceptibility of different sites. The environmental variables presented redundancy with the average elevation, maybe due to causal relationships. Three groups of SUs were delimited by cluster analysis, based on the average elevation and, therefore on the flooding susceptibility. Among these groups occurred structural differences, with the highest basal area and maximum height medians on the middle elevation sites. The selectivity caused by the frequent flooding over species pool changes the lower sites structure. The most astonishing of the changes is the lack of a “typical forest canopy”, from 10 m forth in height. On the other hand, the upper sites are structurally similar to interfluvial forest, composing a transitional section. The diversity measured by the species richness and by Shannon's index was higher for middle elevation sites. This pattern corresponds with the existing models, which relate the presence of a moderated disturbance regime to the generation of environmental heterogeneity and, thus opportunities diversification for the species.

Key words: flooding, average elevation, “partial” canonical correspondence analysis (CCA), Parque Estadual do Turvo, spatial autocorrelation

Introdução

As florestas ribeirinhas são entendidas como formações adjacentes a cursos d'água e são ambientes geralmente marcados pela exposição a inundações (Naiman *et al.* 1998; Rodrigues 2001),

englobando áreas que contribuem com matéria orgânica ou determinam a disponibilidade de luz para as áreas inundáveis (Naiman & Décamps 1997). Variações topográficas podem conduzir a alterações na intensidade e frequência local do alcance da coluna d'água, gerando zoneamentos na vegetação (Damasceno *et al.* 2005) ou mosaicos, ambos com elevada riqueza florística e alta diversidade (Naiman *et al.* 1998; Rodrigues e Shepherd 2001).

Devido principalmente à alta heterogeneidade na distribuição espacial e temporal dos distúrbios naturais, notadamente as inundações, as florestas ribeirinhas possuem uma flora com diferentes níveis de adaptação a estes eventos (Blom & Voesenek 1996; Naiman & Décamps 1997; Nilsson & Svedmark 2002). Contudo, a composição florística destes ambientes não depende exclusivamente dos distúrbios naturais, mas também da sua interação com as características edáficas e com os processos biológicos relativos à sucessão vegetal em cada sítio (Naiman *et al.* 1998). De acordo com Perry *et al.* (2002), padrões espaciais heterogêneos de abundância das espécies podem ser gerados pela disponibilidade de recursos, embora a inferência de fatores geradores deva ser considerada com cautela. Segundo Ives & Klopper (1997), associações consistentes entre a distribuição de abundância das espécies e fatores geradores são mais evidentes em gradientes, confundindo-se com efeitos estocásticos temporais em ambientes homogêneos. Suzuki *et al.* (2002) afirmam que ainda não é bem esclarecido como diferenças nas condições dos sítios de estabelecimento e no regime de distúrbios entre florestas ribeirinhas e outras tipologias interagem e afetam a composição de espécies e os padrões de diversidade. Como consequência direta, a delimitação das florestas ribeirinhas é difícil no contato destas com florestas de interflúvio.

No Parque Estadual do Turvo a matriz florestal é essencialmente a floresta estacional, constituindo-se num dos maiores fragmentos ainda existentes desta tipologia florestal no sul do Brasil (SEMA 2005). A vegetação do Parque foi estudada por vários autores com diferentes enfoques. A flora foi relatada inicialmente por Rambo (1935) e Klein (1972) e abordada em termos fitogeográficos, com a descrição das prováveis rotas de migração das espécies por Rambo (1961). Brack *et al.* (1985) listaram a ocorrência de 727 espécies vasculares associando observações referentes à distribuição destas nos diferentes ambientes do Parque. Até o momento, apenas o trabalho de Vasconcellos *et al.* (1992) abordou a estrutura do componente arbóreo no local, embora existam outros em andamento. Nenhum trabalho foi efetuado visando descrever qualitativamente e quantitativamente a vegetação de transição entre floresta ribeirinha e de interflúvio às margens do rio Uruguai, sul do Brasil. O estudo deste ecótono é importante devido à ameaça dos ambientes ribeirinhos da região pela construção de hidrelétricas (SEMA 2005) e a carência de dados para a restauração de ambientes semelhantes na região.

Além de descrever a estrutura do componente arbóreo perpendicular ao rio Uruguai, o presente estudo também levantou as seguintes questões: existem variações vegetacionais nítidas na formação florestal? Se existem, estas são capazes de serem previstas com base em variáveis edáficas, topográficas e da cobertura do dossel? A estrutura espacial da vegetação permite inferir a existência de autocorrelação espacial?

Material e métodos

Área de estudo – situa-se no Parque Estadual do Turvo, município de Derrubadas, noroeste do Rio Grande do Sul (Fig. 1A). O ponto central da parcela de 1 ha situa-se nas coordenadas 27° 09' S e 53° 53' W, a 156 m.s.m., localizando-se em frente ao Salto do Yucumã. As formações florestais na região são classificadas como Floresta Estacional Decídua (Leite 2002), complementada para as áreas ribeirinhas segundo sugestões de Rodrigues (2001), como Floresta Estacional Decídua Ribeirinha. O clima é subtropical úmido, com precipitação pluviométrica média de 1.900 mm ano⁻¹ e temperatura média anual próxima a 19°C (SEMA 2005). O embasamento é basáltico, sendo típicos os Chernossolos Argilúvicos Férricos em associação com Neossolos Litólicos Eutróficos (SEMA 2005).

Levantamento de dados florísticos e estruturais – a coleta de dados estruturais foi realizada através do método de parcelas (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), de 10×10 m, dispostas paralelamente ao curso do rio, em uma grade de 10×10 unidades amostrais (UAs), sem espaçamentos, totalizando 1 ha de floresta amostrada (Fig. 1B). Todos os indivíduos arbóreos com perímetro à altura do peito (PAP) igual ou superior a 15 cm foram amostrados. Indivíduos apresentando ramificações do tronco abaixo de 1,3 m foram incluídos na amostra apenas em caso de no mínimo um dos perfilhos apresentar o PAP mínimo. A partir dos perímetros calculou-se a área basal que foi somada em caso de indivíduos com perfilhamentos. Indivíduos dispostos sobre os limites das UAs foram registrados nas parcelas que contiveram mais da metade de sua área basal.

As identificações foram efetuadas ao nível de espécie, utilizando-se literatura especializada, consultas a herbários e envio a especialistas, quando necessário. O material testemunho coletado foi processado e incorporado ao acervo do Herbário ICN da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). As espécies seguiram a nomenclatura proposta por Sobral *et al.* (2006) e foram agrupadas em famílias conforme delimitação de APG II (2003).

Coleta de dados edáficos, topográficos e cobertura do dossel – foram coletadas 12 amostras compostas por quatro sub-amostras de 500 cm³ de solo, cuja extração foi alocada sistematicamente em blocos sem sobreposição, visando abranger as principais variações na área demarcada (Fig. 1B). Após a remoção da serapilheira as amostras de solo foram coletadas na profundidade de 0-20 cm. As análises

químicas e granulométricas foram realizadas no Laboratório de Análises do Departamento de Solos, Faculdade de Agronomia – UFRGS, conforme metodologia proposta por Tedesco *et al.* (1997). As variáveis químicas e físicas dos solos foram interpoladas pelo método de “kriging” para a aquisição de valores para o centro de cada UA (Hupy *et al.* 2005).

Determinou-se para as UAs a cota média de elevação sobre o nível do rio (Cota), obtida a partir da média das cotas estimadas nas extremidades de cada uma destas, e o desnível máximo (D), calculado através da diferença entre a maior e a menor cota encontrada em cada UA (Oliveira-Filho *et al.* 1994). Para a medida das cotas foi utilizada uma mangueira plástica incolor contendo água e trenas métricas com graduação em centímetros (Cardoso & Schiavini 2001).

Para avaliar a cobertura do dossel (CD) foram realizadas fotografias hemisféricas no centro de cada UA, a 1,6 m de altura. As fotografias foram processadas por meio do programa Gap Light Analyzer (Frazer *et al.* 1999), que após a conversão das imagens para branco e preto, contabiliza a proporção de “pixels” escuros, os quais são atribuídos a áreas com dossel cerrado.

A partir da variável Cota por UA e de dados provenientes do Sistema de Informações Hidrológicas – HidroWeb (ANA 2006), calculou-se o número de dias por ano que cada UA ficou inundada, em um período de 10 anos (janeiro de 1994 a dezembro de 2003). Para a utilização nas análises foi calculada a média anual de dias inundados para cada UA (dias ano⁻¹).

Procedimento analítico – estimaram-se primeiramente os parâmetros fitossociológicos: densidade, frequência e dominância, em valores absolutos e relativos (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974); posteriormente, as mesmas foram sumarizadas pelo valor de importância (VI). A diversidade da comunidade foi avaliada pelo índice de Shannon (H') e da equabilidade de Pielou (J') (Brower & Zar 1984). Os cálculos foram realizados no programa FitopacShell 1.6 (Shepherd 2006).

As relações entre variáveis ambientais e a densidade das espécies nas UAs foram exploradas por meio de análise de correspondência canônica – CCA (ter Braak 1988), a qual possibilita extrair relações estreitas entre a matriz de abundância das espécies e das variáveis ambientais (Botrel *et al.* 2002; Oliveira-Filho *et al.* 1997). Apenas espécies com no mínimo 10 indivíduos amostrados foram incluídas na análise, resultando na matriz de espécies – ME. Todas variáveis ambientais medidas em porcentagem receberam transformação escalar: $b = (2/\pi) \cdot \arcsin(\sqrt{x_{ij}+1})$. As variáveis ambientais foram avaliadas quanto à relação com a ME em um procedimento passo a passo, por meio de testes de permutação de Monte Carlo (10.000 iterações, $\alpha = 0,05$; Manly 1991), e removidas em caso de não apresentarem associação significativa. A CCA foi executada com o auxílio do programa Canoco 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002). Os efeitos da autocorrelação espacial foram extraídos pelo método de CCA “parcial” descrito por Borcard *et al.* (1992) e detalhado por Titeux *et al.* (2004). Para isso foi

utilizada uma matriz adicional com as coordenadas métricas x e y do centro de cada UA (além do termo xy), visando a avaliação de padrões de distribuição lineares (Borcard *et al.* 1992) e os termos do polinômio de segunda e terceira ordem resultante ($x^2, y^2, x^2y, xy^2, x^3$ e y^3), visando detectar distribuições unimodais ou enviesadas, ou ainda, combinações destas (Guisan & Zimmermann 2000).

As UAs foram classificadas por meio de análise de agrupamento não hierárquica de k -médias (“ k -means clustering”) em que k é o número de grupos especificado e cujo algoritmo é similar ao da variância mínima (método de Ward). A principal vantagem do método é não forçar o aninhamento durante a formação dos grupos, o que possibilita avaliar a hierarquia *a posteriori* (Dufrêne & Legendre 1997). Os dados utilizados foram as variáveis com maiores correlações com o primeiro eixo da CCA, pois estas devem determinar os principais gradientes florísticos e, desta forma, padrões estruturais. Nos grupos resultantes, as medianas por UAs dos principais parâmetros estruturais e dos índices de diversidade foram avaliadas por análise de variância em postos de Kruskal-Wallis (dados não-normalizados), com $\alpha = 0,05$. Em caso de diferenças significativas, os grupos foram comparados par-a-par pelo método de Dunn, devido ao diferente número amostras em cada grupo (Brower & Zar 1984).

Resultados e Discussão

Ambiente abiótico – As variáveis ambientais analisadas, suas médias, desvios padrões e relações numéricas com a matriz de espécies são apresentadas na Tab. 1. A diferença nas cotas de elevação totalizou 24,7 m, com desníveis leves nas áreas mais próximas à margem do rio, e moderados a altos nas unidades amostrais centrais e opostas ao rio, respectivamente. O pH das amostras variou de 5,2 a 6,3, ficando compreendidos nas classificações “pH baixo”, “pH médio” e “pH alto” para o RS (Tomé Jr. 1997). Nas áreas de pH baixo ocorreram valores altos de Al trocável e Mn, indicando possível toxidez por estes elementos. De acordo com Sollins (1998), os efeitos deletérios do Al ocorrem diretamente sobre o crescimento e função das raízes. Estes trechos possuem menores valores de Ca, Mg e K, macronutrientes, importantes na determinação da fertilidade dos solos (Tomé Jr. 1997). Em relação ao pH, van Schaik & Mirmanto (1985) encontraram correlação positiva entre a diminuição do parâmetro e o aumento da estatura e tempo de vida de espécies arbóreas na ilha de Sumatra, embora sejam necessários mais estudos neste sentido (Sollins 1998).

A quantidade de matéria orgânica (M.O.) e partículas granulométricas finas e médias (argila e silte) apresentaram maiores valores nas áreas mais elevadas, possivelmente condicionadas pela remoção da serapilheira pelas inundações (Rodrigues & Shepherd 2001), frequentes próximo ao leito. As baixas quantidades de M.O. nas partes baixas indicam também que os solos são muito bem drenados, pois o encharcamento reduz a mineralização desta (Tomé Jr. 1997). Os valores mensurados para os nutrientes B, S e P aumentaram simultaneamente com M.O., pois a decomposição da vegetação

é geralmente a maior fonte destes compostos (Tomé Jr. 1997). As inundações podem ainda causar alterações na granulometria dos solos por erosão das partículas menores (Johnson *et al.* 1985; Ritchie *et al.* 2005) ou compactação reduzindo a quantidade de poros, e assim, a disponibilidade de O₂ (Blom & Voeselek 1996). Para a área, a predominância de partículas grossas nas amostras das áreas próximas ao rio denota erosão de partículas no solo superficial (0-20 cm), embora isso não seja evidência de que a compactação não ocorra nas partes mais profundas. O transporte de sedimentos resulta em sedimentação ou erosão e trata-se de um processo que ocorre na escala espacial local e temporal de décadas (Richards *et al.* 2002), sendo, portanto capaz de gerar e alterar os padrões de heterogeneidade do ambiente físico.

A soma de bases (V) foi superior a 50% em todas amostras, caracterizando os solos como eutróficos em relação a esta variável. Um pequeno trecho, correspondente a uma amostra de solo (e as quatro UAs correspondentes), foi classificado como álico-distrófico, devido à presença de quantidades elevadas de Al trocável (Tomé Jr. 1997). Exceto neste pequeno trecho, a área apresentou solos férteis, apesar das estimativas de fertilidade serem baseadas em respostas de plantas cultivadas. Caracteristicamente, existe na área um aumento progressivo da Capacidade de Troca Catiônica (CTC) com o afastamento do rio. A CTC moderada a alta contrasta com o trabalho de Budke *et al.* (2006), que encontraram solos eutróficos e distróficos alternando-se em curtas distâncias devido a variações microtopográficas. Esse tipo de diferença pode ser atribuída a diferenças geomorfológicas de diferentes setores da bacia hidrográfica (Tabacchi *et al.* 1998). Segundo esta delimitação, o setor do rio Botucaraí, estudado por Budke *et al.* (2006) possui características de área de deposição de sedimentos (setor deposicional), enquanto na área do presente estudo, a deposição é rara, sendo mais comum a erosão (setor erosional).

A variável cobertura do dossel (CD) apresentou-se bastante uniforme em grande parte da área, embora nas parcelas adjacentes ao rio e, em uma clareira, dominada pela espécie apoiante *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Cannabaceae), a variável tenha apresentado valores menores. Se utilizado o critério de Suzuki *et al.* (2002) para a definição de clareira, que é a ausência de dossel a partir de 10 m, todas as UAs localizadas até 20 m do leito do rio ficariam enquadradas nesta condição, pois não apresentaram sequer um indivíduo com altura máxima de 10 m. Contudo, a estrutura diferenciada, relacionada com uma composição florística particular determinada por outras variáveis ambientais nas áreas adjacentes ao rio, foram entendidas como geradoras de menor cobertura, não sendo a maior disponibilidade de luz um fator seletivo de espécies no estágio adulto, evidenciado pela baixa relação da variável CD com a matriz de espécies.

Vegetação e estrutura – foram encontradas 83 espécies distribuídas em 67 gêneros e 30 famílias botânicas (Tab. 2). Destacaram-se as famílias Fabaceae (com 17 espécies), seguida por Myrtaceae (15), Euphorbiaceae (6), Meliaceae, Rutaceae (5) e Sapindaceae (4), totalizando 62,6% das espécies. Os gêneros com maior número de espécies foram *Eugenia* L. (7 espécies), *Sebastiania* Spreng. e *Trichilia* P. Browne (3). Das espécies amostradas, 31,1% estão incluídas na lista daquelas que ocorrem com maior frequência na compilação de dados de florestas ribeirinhas do Brasil extra-amazônico de Rodrigues & Nave (2001).

A elevada riqueza específica de Fabaceae e Myrtaceae no local deve resultar em parte da ocorrência ampla destas, que possuem representantes nas diversas formações florestais do Rio Grande do Sul, adaptando-se a diferentes condições ambientais. A família Fabaceae destaca-se pela quantidade de espécies que alcançam o Estado pela rota de migração das bacias dos rios Paraná e Uruguai (Rambo 1961). Muitas espécies da família também são citadas como estruturalmente importantes nas florestas estacionais da Região Sul, com a presença de determinadas espécies constituindo critério nomenclatural, principalmente naquelas derivadas das classificações do RADAMBASIL (exs. Leite 2002). Nestas, a abundância de espécies emergentes caducifólias da família costumam atribuir a denominação de Floresta Estacional ‘Decídua’ as tipologias. Por outro lado, a família Myrtaceae apresenta o maior número de espécies arbóreas no Estado, destacando-se também pela participação na composição florística de todas as formações florestais (Reitz *et al.* 1983, Sobral *et al.* 2006). Estes dados aliam-se a constatação progressivamente ratificada da importância de ambos táxons em formações ribeirinhas no sul do Brasil. A mesma ordem foi encontrada na compilação de Rodrigues & Nave (2001), sendo Fabaceae a família com maior riqueza (125 espécies; 13,2% do total), seguida por Myrtaceae (106; 11,2%). Por outro lado, quase dois terços das famílias apresentaram apenas uma espécie (63,3%), valor semelhante ao encontrado no ribeirão dos Apertados, próximo à Londrina, Paraná (61%; Bianchini *et al.* 2003).

A diversidade específica H' resultou em 3,680 nats e o índice J' em 0,833. Os valores são superiores a outras florestas ribeirinhas no Rio Grande do Sul (exs. $H' = 2,73$ e $J' = 0,69$ em Budke *et al.* 2004; $H' = 1,995$ e $J' = 0,586$ em Budke *et al.* 2006), o que pode ser atribuído a contribuição de espécies típicas de áreas de interflúvio nas áreas mais altas, e substituição de espécies com o afastamento do rio, não permitindo dominâncias elevadas. A baixa dominância ecológica pode ser avaliada pelos baixos valores de importância acumulados, nenhum dos quais, superiores a 10%.

A densidade total foi de 1.617 ind. ha^{-1} e a área basal, 26,32 m^2 . Quinze espécies apresentaram apenas um indivíduo e, seis espécies, dois indivíduos. As espécies com maior VI foram *Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C. Burger *et al.*, *Guarea macrophylla* Vahl, *Inga marginata* Willd. e *Sebastiania commersoniana* (Baillon) L.B. Sm. & Downs, somando 21,7% do total para o parâmetro. As 10

espécies com maior VI somaram 41,7% do total deste, enquanto as 15 espécies com apenas um indivíduo amostrado acumularam apenas cerca de 1,3% do mesmo. Vários levantamentos em formações florestais no estado apresentam o mesmo padrão, com espécies de sub-bosque com valores destacados de VI, o que é resultante de altas densidades e/ou frequências. O padrão resultante da avaliação das densidades coincidiu com o VI para as primeiras espécies, embora as maiores frequências reportadas tenham sido médias (56% para *S. bonplandii* e 53% para *G. macrophylla*, correspondendo pouco mais da metade da área de estudo). Os valores encontrados podem ser considerados baixos em relação a outros estudos na região. Por exemplo, Budke *et al.* (2004) encontraram em uma floresta ribeirinha, respectivamente, 82 e 81% de frequência, além de densidades elevadas para *Eugenia uniflora* L. e *Gymnanthes concolor* Spreng. Em um levantamento realizado em floresta de encosta, Jarenkow & Waechter (2001) encontraram 99% de frequência para *G. concolor*, e 88% para *Euterpe edulis* Mart. e *S. bonplandii*, que também apresentaram densidades elevadas.

No presente estudo a ausência de um “dossel florestal típico” a partir de 10 m (discutido acima, juntamente com a cobertura do dossel), pode ser considerada como fator limitante ao estabelecimento de *S. bonplandii*, pois a mesma é típica de sub-bosque. Já *G. macrophylla*, foi abundante nas áreas sem dossel. Espécies do gênero *Inga* Mill. são típicas de florestas ribeirinhas (Bertani *et al.* 2001; Damasceno-Junior *et al.* 2005), embora *I. marginata* tenha apresentado maior frequência nos trechos mais elevados, enquanto *Inga vera* Willd. (oitavo VI) esteja associada às áreas baixas, próximas ao rio. O alto VI de *S. commersoniana* já foi reportado em outras florestas ribeirinhas de vários locais do Brasil (Botrel *et al.* 2002; Budke *et al.* 2004; 2006), sendo sua anatomia adaptada a ambientes inundáveis (Kolb *et al.* 1998).

Ordenação de espécies – o primeiro eixo canônico de ordenação foi significativo (autovalor = 0,665; $F = 17,928$; $P < 0,001$), assim como a totalidade de eixos canônicos (soma dos autovalores = 1,111; $F = 6,886$; $P < 0,001$). A soma dos autovalores canônicos corresponde a 27% do total (variação da ME explicada pelas variáveis ambientais mantidas na análise). A separação das espécies no diagrama de ordenação denota um padrão nítido nos escores das espécies (Fig. 2), resultado da substituição progressiva no ambiente em função da elevação das cotas de elevação. A disposição seqüencial das espécies indica aquelas de áreas suscetíveis a inundações à direita do diagrama, e aquelas de interflúvio à esquerda. O efeito arco resultante foi interpretado como evidência de um gradiente vegetacional apenas, com associação muito elevada com o primeiro eixo de variáveis ambientais, devendo ser atribuída maior atenção à disposição horizontal dos escores das espécies, já que a disposição vertical trata de um gradiente pouco definido, ou mesmo, apenas um artefato. O primeiro eixo de ordenação das espécies correlacionou-se fortemente com as variáveis ‘Inundações’, ‘Cota’ e ‘M.O.’, enquanto o

segundo apresentou uma relação adicional com a acidez potencial e com os teores de fósforo. As demais variáveis foram excluídas após análise dos fatores de inflação e constatação de que grande parte da informação adicionada com sua inclusão era redundante. ‘Inundações’ e ‘M.O.’ também apresentam certa redundância com ‘Cota’, mas foram mantidas, pois se considerou que estas possuem fontes de variação diferenciadas e, portanto, seus resíduos poderiam acrescentar informações.

Vários autores já encontraram relações entre a vegetação e conjuntos semelhantes de variáveis ambientais em florestas ribeirinhas. Grande parte dos trabalhos demonstrou relações das espécies com variáveis físicas e químicas. Alguns assinalam relações com diferentes cotas de elevação (Oliveira-Filho *et al.* 1994; van den Berg & Oliveira-Filho 1999; Cardoso & Schiavini 2002; Damasceno-Junior 2005; Budke *et al.* 2006), umidade do solo (van den Berg & Oliveira-Filho 1999; Cardoso & Schiavini 2002), inundações (Rosales *et al.* 2001; Damasceno-Junior 2005; Budke *et al.* 2006), classes de drenagem (Botrel *et al.* 2002) e partículas granulométricas (Rosales *et al.* 2001; Botrel *et al.* 2002), profundidade do lençol freático e arranjo dos poros do solo (Sollins 1998), erosão e extensão da elevação (Oliveira-Filho *et al.* 1994). Em relação às variáveis químicas, Sollins (1998) relatou a disponibilidade de P, a toxicidade por Al, a disponibilidade de cátions e micronutrientes e N, como fatores de maior influência na vegetação tropical de terras baixas. Não raro são encontradas diferenças na fertilidade ao longo de áreas ribeirinhas onde a resposta positiva da vegetação é assinalada pela relação com a saturação por bases (V) (Botrel *et al.* 2002; Budke *et al.* 2006), disponibilidade de P (Oliveira-Filho *et al.* 1994; Rosales *et al.* 2001), disponibilidade de matéria orgânica (Rosales *et al.* 2001) e coeficiente de troca catiônica (Oliveira-Filho *et al.* 1994). Apesar de uma aparente dicotomia e de um maior número de trabalhos citando variáveis físicas como sendo aquelas de maior influência sobre a vegetação, no presente estudo a alta correlação entre os conjuntos físico e químico sugere interdependência. As relações avaliadas por regressão linear entre algumas variáveis mensuradas são mostradas na Fig. 3. A granulometria dos solos e os teores de M.O. como abordado anteriormente, podem ser alterados pelas inundações, que são mais frequentes nas áreas de menor elevação, disso derivando as correlações positivas para ‘Cota’-‘M.O.’ e negativas para ‘Cota’-‘Areia’. O carreamento da serapilheira acaba por ocasionar a perda local de inúmeros nutrientes, utilizados na estimativa da CTC. Desta forma, é adequado tratar as variáveis ambientais como interdependentes e hierarquizadas, com a cota de elevação determinando a dinâmica de outras condições abióticas.

Para a CCA “parcial” procedeu-se inicialmente a avaliação das variáveis espaciais quanto à relação com a matriz das espécies. A análise dos fatores de inflação e das correlações resultou na manutenção dos termos x e y apenas, denotando estrutura espacial predominantemente linear. A variável y , que mede a distância das UAs até o rio, apresentou correlação elevada com o primeiro eixo de ordenação das espécies, quando desconsideradas as variáveis ambientais ($r = 0,923$). Segundo o

método de Borcard *et al.* (1992) as frações passíveis de previsão da matriz de espécies foram: I) 14,4% – variáveis ambientais “puras”; II) 12,7% – variáveis ambientais estruturadas espacialmente; III) 3,7% – autocorrelação espacial (AE) das espécies; e IV) 69,2% variação não explicada (Fig. 4). As frações I e II resultam da divisão da variação explicada pela CCA “não parcial” (aquela cujos resultados são mostrados na Fig. 2). Assim, a fração I corresponde à variação da matriz de espécies atribuível às variáveis ambientais incluídas no modelo; já a fração II corresponde a uma sobreposição entre a estrutura espacial das variáveis ambientais e das espécies que não é estritamente previsível, podendo resultar da interação destas, ou ainda se tratar de uma resposta comum a variáveis não mensuradas (Borcard *et al.* 2002). A fração III representa a AE das espécies que não é compartilhada pelas variáveis ambientais (fração II), o que é uma adição relevante ao modelo, pois a AE costuma ser mensurada apenas por meio de métodos complexos e trabalhosos, (e.g. “*P*” de Moran, “*c*” de Geary, semivariogramas; discussão em Dale *et al.* 2002), limitando sua utilidade para o estudo de comunidades, além de contrastar com a ocorrência ampla do fenômeno (Legendre 1993) e sua relevância na modelagem de ambientes (Titeux *et al.* 2004).

A fração IV representa a variação na matriz de espécies não previsível através das variáveis ambientais mensuradas e incluídas no modelo. Esta variação é atribuída a flutuações estocásticas e a variáveis não mensuradas (Borcard *et al.* 1992), ou ao fato de que nem todos os sítios favoráveis são ocupados pelas respectivas espécies (Titeux *et al.* 2004). Dentre as variáveis não mensuradas, constam aquelas referentes ao histórico da área, que para ambientes ribeirinhos podem ser representadas por enchentes de grande magnitude ou queda de árvores por outros fatores, como vendavais, ou ainda incêndios (Naiman *et al.* 1998), de modo que o efeito destas pode ficar parcialmente incluído na fração II caso as variáveis ambientais também tenham sido afetadas (Borcard *et al.* 2002). Eventos históricos formam clareiras, que são variáveis no espaço e no tempo (Augsburger 1983), mas cujas localizações pretéritas são quase sempre indisponíveis. Além disso, a distribuição de diásporos pode ser heterogênea, principalmente para espécies zoocóricas, neste caso devido ao comportamento animal e não à predileção planta-ambiente (Schupp *et al.* 2002). Johansson *et al.* (1996) utilizaram a capacidade de flutuação dos diásporos como definidora do tipo de dispersão, e encontraram correlação com o zoneamento da vegetação. Por outro lado, o erro implícito, por exemplo, na interpolação das variáveis químicas e físicas, reduz a relação final encontrada entre as matrizes.

Variações estruturais – análise de agrupamento baseou-se na variável ‘Cota’ devido ao fato das demais serem correlatas, e resultou num valor $k = 3$, determinando três grupos de UAs. Porém, como a influência de ‘Cota’ sobre a vegetação é indireta, optou-se subjetivamente por considerar os grupos formados como característicos de diferentes suscetibilidades à inundação. Assim, o primeiro grupo de

parcelas foi associado a inundações freqüentes, o segundo, a inundações eventuais e o terceiro a inundações muito raras. Os três grupos apresentaram diferenças significativas para parâmetros estruturais e para o índice de Shannon, não sendo diferentes para a equabilidade de Pielou. As medianas dos parâmetros estruturais e índices de diversidade por UAs agrupadas em diferentes classes de inundação (CI) constituem a Tab. 3.

As unidades amostrais da CI-2 (suscetíveis a inundações freqüentes) apresentaram as medianas mais elevadas para a ‘média de perfilamentos por indivíduo’ e para o ‘número de ramos’, além das menores medianas para a ‘altura máxima’ e ‘área basal’. A diminuição do porte da comunidade foi constatada por Ernst & Brooks (2003) após a elevação da freqüência de inundações em uma floresta, resultante de modificações regionais no uso do solo, embora os mesmos autores tenham constatado diminuição concomitante no número de ramos por área. Eventualmente, este resultado pode estar relacionado com as altas mortalidades também assinaladas pelos mesmos e que denotam uma comunidade em reestruturação em função da modificação do regime de inundações. A baixa altura da vegetação da CI-2 resulta em estratificação pouco evidente (não existindo “dossel florestal típico” e, portanto, sem sub-bosque), contrastando com as UAs adjacentes, pertencentes a CI-1.

As UAs da CI-1 apresentaram as medianas mais elevadas para ‘altura máxima’, ‘área basal’, ‘número de indivíduos’, ‘riqueza específica’ e ‘índice de Shannon’. Pollock *et al.* (1998) encontraram resultados semelhantes em relação à riqueza, a qual foi relacionada também a áreas com maior produtividade e heterogeneidade espacial no ambiente físico. Vários trabalhos têm comprovado a eficiência do “modelo de equilíbrio dinâmico” de Huston (Pollock *et al.* 1998), que define a adição de um regime de distúrbios com freqüência, recorrência e magnitude moderadas (para simplificar, apesar das diferenças, não será feita distinção destas variáveis no restante do texto, sendo utilizado somente o termo freqüência) como gerador de heterogeneidade e, assim, de maiores valores de diversidade. Idéia semelhante foi abordada por Connell (1979) e chamada de “hipótese do distúrbio intermediário”. Segundo ambos modelos, áreas com distúrbios freqüentes causam inúmeras formas de estresse, reduzindo ou anulando a competitividade de espécies não tolerantes (Ernst & Brooks 2003), e potencialmente reduzindo a riqueza específica. Um modelo adaptado às florestas ribeirinhas abordando as inundações como principal fonte de distúrbios foi desenvolvido por Tabacchi *et al.* (1998). Neste, é proposto que a ação das inundações causa seleção de espécies, resultando em predominância de espécies pioneiras em áreas de inundações freqüentes, e estabilização progressiva da comunidade onde estas são menos habituais. Evidências da operação deste modelo ocorrem no presente estudo, pois nos trechos com menor freqüência de inundações, a estrutura torna-se mais semelhante à floresta de interflúvio do Parque, com a ocorrência de *S. bonplandii* (que ocorre apenas na metade mais afastada do rio) como a espécie de maior VI, coincidindo com os resultados de Vasconcellos *et al.* (1992),

realizado no mesmo local em área de floresta não suscetível a inundações. Contudo maiores evidências podem ser buscadas por meio da avaliação das categorias sucessionais das espécies, constituindo matéria para estudos posteriores.

A CI-0 representa a área “madura” do modelo de Tabacchi *et al.* (1998), apresentando os menores valores para ‘números de indivíduos’, ‘perfilhamentos’, ‘área basal’, ‘riqueza de espécies’ e ‘índice de Shannon’ por UA. A diminuição da quantidade de espécies é esperada, segundo o modelo, devido ao aumento da dominância por espécies competitivamente “superiores” (Connell 1979).

A partir dos resultados do presente estudo conclui-se que existe um gradiente vegetacional evidente na área, que está relacionado com a cota de elevação e, assim, com a suscetibilidade à inundação dos diferentes sítios, sendo que diversas variáveis ambientais podem ser arranjadas de forma hierárquica para explicar as diferenças vegetacionais encontradas. Parâmetros estruturais como a área basal e altura máxima, bem como a riqueza de espécies e a diversidade de Shannon, possuem valores mais elevados nas áreas com suscetibilidade intermediária à inundação. Já as áreas mais baixas são distintas estruturalmente pela ausência de “dossel florestal típico” em virtude de diferenças na composição florística atribuídas à seletividade causada pelas inundações freqüentes. Finalmente, a decomposição da variação na matriz de espécies e de variáveis ambientais assinalou a presença de leve autocorrelação espacial.

Agradecimentos

À Fundação O Boticário pelo financiamento (projeto 0695/20061); à CAPES e ao CNPq pelas bolsas concedidas; aos guardas-parque do Parque Estadual do Turvo pelos inúmeros auxílios; aos Colóquios Fitológicos dos Laboratórios de Fitogeografia e Fitoecologia – UFRGS, pelas inspirações; a Adriana Leonhardt e Jean Carlos Budke pela revisão do manuscrito; ao professor Michael Palmer pelo auxílio com a análise de peculiaridades na CCA, e a todos que de formas mais ou menos explícitas contribuíram para o desenvolvimento e conclusão do trabalho.

Referências bibliográficas

- ANA – Agência Nacional das Águas. 2006. **HidroWeb**: Sistema de Informações Hidrológicas. Disponível on-line em <http://hidroweb.ana.gov.br/>. Acessado em 24/07/2006.
- APG II – Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. **Botanical Journal of the Linnean Society** 141: 399-436.
- Augsburger, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. **Journal of Ecology** 71: 759-771.

- Bianchini, E.; Popolo, R.S.; Dias, M.C. & Pimenta, J.A. 2003. Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em área alagável do município de Londrina, sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **17**(3): 405-419.
- Blom, C.W.P.M. & Voesenek, L.A.C.J. 1996. Flooding: the survival strategies of plants. **Tree** **11**(7): 290-295.
- Borcard, D.; Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. **Ecology** **73**(3): 1045-1055.
- Botrel, R.T.; Oliveira-Filho, A.T.; Rodrigues, L.A. & Curi, N. 2002. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí MG. **Revista Brasileira de Botânica** **25**(2): 195-213.
- Brack, P.; Bueno, R.M.; Falkenberg, D.B.; Paiva, M.R.C.; Sobral, M. & Stehmann, J.R. 1985. Levantamento florístico do Parque Estadual do Turvo, Tenente Portela, Rio Grande do Sul, Brasil. **Roessléria** **7**(1): 69-94.
- Brower, J.E. & Zar, J.H. 1984. **Field and laboratory methods for general ecology**. Iowa, W. C. Brown Company Publishers.
- Budke, J.C.; Giehl, E.L.H.; Athayde, E.A.; Eisinger, S.M. & Záchia, R.A. 2004. Florística e fitossociologia do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha, Arroio Passo das Tropas, Santa Maria, RS, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **18**(3): 581-589.
- Budke, J.C.; Jarenkow, J.A. & Oliveira-Filho, A.T. de. Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside forest, Rio Botucaraí, Southern Brazil. **Plant Ecology** **189**(2): 187-200.
- Cardoso, E. & Schiavini, I. Relação entre distribuição de espécies arbóreas e topografia em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga (Uberlândia, MG). **Revista Brasileira de Botânica** **25**(3): 277-289.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science** **199**: 1302-1310.
- Dale, M.R.T., Dixon, P., Fortin, M.J., Legendre, P., Myers, D.E. & Rosenberg, M.S. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. **Ecography** **25**: 558-577.
- Damasceno-Junior, G.A.; Semir, J.; Santos, F.A.M. & Leitão-Filho, H.F. 2005. Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. **Flora** **200**: 119-135.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblage and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs** **67**(3): 345-366.
- Frazer, G.W.; Canham, C.D.; & Lertzman, K.P. 1999. **Gap Light Analyzer (GLA)**: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs,

- users manual and program documentation. Burnaby/New York, Simon Fraser University/Institute of Ecosystem Studies.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. **Ecological Modelling** **135**: 147-186.
- Hupy, J.P.; Aldrich, S.P.; Schaetzl, R.J.; Varnakovida, P.; Arima, E.Y.; Bookout, J.R.; Wiangwang, N.; Campos, A.L. & McKnight, K.P. Mapping soils, vegetation, and landforms: an integrative physical geography experience. **Professional Geographer** **57**(3): 438-451.
- Ives, A.R. & Klopper, E.D. 1997. Spatial variation in abundance created by stochastic temporal variation. **Ecology** **78**(6): 1907-1913.
- Jarenkow, J.A. & Waechter, J.L. 2001. Composição, estrutura e relações florísticas do componente arbóreo de uma floresta estacional no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **24**(3): 263-272.
- Johansson, M.E.; Nilsson, C. & Nilsson, E. 1996. Do rivers function as corridors for plant dispersal? **Journal of Vegetation Science** **7**: 593-598.
- Johnson, W.B.; Sasser, C.E. & Gosselink, J.G. 1985. Succession of vegetation in an evolving river delta, Atchafalaya Bay, Louisiana. **Journal of Ecology** **73**(3): 973-986.
- Klein, R.M. 1972. Árvores nativas da floresta subtropical do Alto Uruguai. **Sellowia** **24**: 9-62.
- Kolb, R.M.; Medri, M.E.; Bianchini, E.; Pimenta, J.A.; Giloni, P.C. & Correa, G.T. 1998. Anatomia ecológica de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae) submetida ao alagamento. **Revista Brasileira de Botânica** **21**(3): 305-312.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? **Ecology** **74**(6): 1659-1673.
- Leite, P.F. 2002. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. **Ciência e Ambiente** **24**: 51-73.
- Manly, F. J. 1991. **Randomization and Monte Carlo methods in Biology**. Chapman and Hall.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. **Aims and methods of vegetation ecology**. New York, John Wiley.
- Naiman, R. J.; Fetherston, K. L.; McKay, S. J.; Chen, J. 1998. Riparian forests. Pp. 289-323. In: Naiman, R.J. & Bilby, R. E. (eds). **River ecology and management: lessons from the Pacific Coastal Ecoregion**. New York, Springer-Verlag.
- Naiman, R.J. & Décamps, H. 1997. The ecology of interfaces: riparian zones. **Annual Review of Ecology and Systematics** **28**: 621-658.
- Nilsson, C. & Svedmark, M. 2002. Basic principles and ecological consequences of changing water regimes: riparian plant communities. **Environmental Management** **30**: 468-480.

- Oliveira-Filho, A.T.; Curi, N.; Vilela, E.A. & Carvalho, D.A. 1997. Tree species distribution along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. **Flora** **192**: 47-64.
- Oliveira-Filho, A.T.; Vilela, E.A.; Carvalho, D.A. & Gavilanes, M.L. 1994. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine Forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** **10**: 483-508.
- Perry, J.N.; Liebhold, A. M.; Rosenberg, M. S.; Dungan, J.; Miriti, M.; Jakomulska A. & Citron-Pousty, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. **Ecography** **25**: 578–600.
- Pollock, M.M.; Naiman, R.J. & Hanley, T.A. 1998. Plant species richness in riparian wetlands – A test of biodiversity theory. **Ecology** **79**(1): 94-105.
- Rambo, B. 1935. La vegetación del Alto Uruguay. **Revista Sudamericana de Botánica** **2**(4/5): 108-110.
- Rambo, B. 1961. Migration routes of the south brazilian rain forest. **Pesquisas, Série Botânica** **12**: 1-54.
- Reitz, R.; Klein, R.M. & Reis, A. 1983. Projeto Madeira do Rio Grande do Sul. **Sellowia** **34-35**: 1-525.
- Richards, K.; Brasington, J. & Hughes, F. 2002. Geomorphic dynamics of floodplains: ecological implications and a potential modelling strategy. **Freshwater Biology** **47**: 559-579.
- Ritchie, J.; Nearing, M.A.; Nichols, M.H. & Ritchie, C.A. 2005. Patterns of soil erosion and redeposition on Lucky Hills Watershed, Walnut Gulch Experimental Watershed, Arizona. **Catena** **61**: 122-130.
- Rodrigues, R.R. & Nave, A.G. Heterogeneidade florística das matas ciliares. Pp. 45-71. In: Rodrigues, R.R. & Leitão-Filho, H.F. (eds). **Matas ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo, Universidade de São Paulo.
- Rodrigues, R.R. & Shepherd, G.J. 2001. Fatores condicionantes da vegetação ciliar. Pp. 101-107. In: Rodrigues, R.R. & Leitão-Filho, H.F. (eds). **Matas ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo, Universidade de São Paulo.
- Rodrigues, R.R. 2001. Florestas ciliares? Uma discussão nomenclatural das formações ciliares. Pp. 91-99. In: Rodrigues, R.R. & Leitão-Filho, H.F. (eds). **Matas ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo, Universidade de São Paulo.
- Rosales, J.; Petts, G. & Knab-Vispo, C. 2001. Ecological gradients within the riparian forests of the lower Caura River, Venezuela. **Plant Ecology** **152**: 101-118.
- Schupp, E.W.; Milleron, T. & Russo, S. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. Pp. 19-33. In: D.J. Levey; W.R. Silva & M. Galleti (eds.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. New York, CABI Publishing.

- SEMA - Secretaria do Meio Ambiente. 2005. Plano de manejo do Parque Estadual do Turvo. Porto Alegre, Divisão de Unidades de Conservação do Estado do Rio Grande do Sul.
- Shepherd, G.J. 2006. **FitopacShell 1.6**: manual do usuário. Campinas, Departamento de Botânica.
- Sobral, M.; Jarenkow, J.A.; Brack, P.; Irgang, B.; Larocca, J. & Rodrigues, R.S. 2006. **Flora arbórea e arborecente do Rio Grande do Sul, Brasil**. São Carlos, RiMA/Novo Ambiente.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? **Ecology** **79**(1): 23-30.
- Suzuki, W.; Osumi, K.; Masaki, T.; Takahashi, K.; Daimaru, H. & Hoshizaki, K. 2002. Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. **Forest Ecology and Management** **157**: 285-301.
- Tabacchi, E.; Correl, D.L.; Hauer, R.; Pinay, G.; Planty-Tabacchi, A. & Wissmar, R.C. 1998. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. **Freshwater Biology** **40**: 497-516.
- Tedesco, M.J.; Gianello, C.; Bissani, C.A.; Bohnem, H. & Volkweiss, S.J. 1997. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. Porto Alegre, UFRGS.
- ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. 2002. **Canoco for Windows 4.5**. Wageningen, Biometris/Plant Research International.
- ter Braak, C.J.F. 1988. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondance analysis. **Vegetatio** **69**(3): 69-77.
- Titeux, N.; Dufrière, M.; Jacob, J.; Paquay, M. & Defourny, P. 2004. Multivariate analysis of a fine-scale breeding bird atlas using a geographical information system and partial canonical correspondence analysis: environmental and spatial effects. **Journal of Biogeography** **31**: 1841-1856.
- Tomé Jr., J.B. 1997. **Manual para interpretação de análise de solo**. Guaíba, Agropecuária.
- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A.T. 1999. Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brasil. **Flora** **194**: 249-266.
- van Schaik, C.P. & Mirmanto, E. 1985. Spatial variation in the structure and litterfall of a Sumatran rain forest. **Biotropica** **17**: 196-205.
- Vasconcellos, J.M.O.; Dias, L.L.; Silva, C.P. & Sobral, M. 1992. Fitossociologia de uma área de mata subtropical no Parque Estadual do Turvo, RS. **Revista do Instituto Florestal** **4**: 252-259.

Tabela 1 – Médias e desvio padrão das variáveis ambientais mensuradas e sua relação com a matriz de espécies em uma parcela de 1 ha de uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil. V: variação da matriz de espécies explicada pela variável independentemente; VC: variação cumulativa da matriz de espécies explicada pela variável e aquelas anteriormente incluídas na ordenação. F e P resultantes de teste de permutação de Monte Carlo. Método e/ou unidades de medida das variáveis entre colchetes.

Variável	Média ± DP	V (%)	VC (%)	F	P
Inundação média [dias ano ⁻¹]	12,06 ± 18,3	15,25	15,25	17,452	0,001
Cota média de elevação – Cota [m]	156,85 ± 6,31	13,40	22,35	8,789	0,001
Matéria orgânica – M.O. [%]	3,42 ± 2,21	12,79	24,03	2,096	0,002
P [Mehlich (mg dm ⁻³)]	6,23 ± 3,07	1,70	25,78	2,228	0,001
Acidez potencial – Al+H [cmolc dm ⁻³]	2,25 ± 0,8	3,11	27,02	1,571	0,025
pH [em H ₂ O 1:1]*	5,78 ± 0,32	5,96	30,20	4,195	0,001
Partículas grossas (Areia) – PG [%]*	49,58 ± 28,94	3,87	34,78	2,963	0,001
Zn [mg dm ⁻³]*	9,25 ± 4,28	15,35	32,56	3,268	0,001
Soma de bases – V [%]*	87,42 ± 5,16	3,16	36,60	2,549	0,001
Mn [mg dm ⁻³]*	4,25 ± 4,92	5,25	38,40	2,565	0,001
Capacidade de Troca Catiônica – CTC [cmolc dm ⁻³]*	19,13 ± 6,58	6,52	39,62	1,735	0,008
B [mg dm ⁻³]*	0,48 ± 0,07	6,86	40,64	1,465	0,035
S [mg dm ⁻³]*	6,82 ± 0,74	7,44	41,68	1,506	0,035
Desnível – D [m]*	2,52 ± 1,8	7,03	42,61	1,352	0,078
Cobertura do dossel – CD [%]*	86 ± 0,04	6,71	43,36	1,093	0,362
Partículas finas e médias (Argila e Silte) – PFM [%]**	50,42 ± 28,94	-	-	-	-
Ca [cmolc dm ⁻³]***	12,15 ± 5,39	-	-	-	-
Mg [cmolc dm ⁻³]***	4,48 ± 1,34	-	-	-	-
K [mg dm ⁻³]***	105,5 ± 59,36	-	-	-	-
Cu [mg dm ⁻³]****	5,9 ± 4,48	-	-	-	-

* Redundância com Cota; ** Colinearidade com PG; *** Colinearidade com CTC; **** Colinearidade com PG, V, Zn e Mn.

Tabela 2 – Espécies, respectivas famílias botânicas, densidades (D), frequências (F), áreas basais (AB em m²) e valores de importância (VI) correspondentes à amostragem do componente arbóreo em floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil.

Família	Espécie	D	F	AB	VI
Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus praecox</i> Griseb.	3	2	0,022	0,159
Annonaceae	<i>Rollinia salicifolia</i> (A.St.-Hil.) Mart.	4	4	0,051	0,284
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> DC.	1	1	0,034	0,097
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	8	8	0,106	0,574
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	3	2	0,021	0,158
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	1	1	0,007	0,063
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) DC.	4	3	0,200	0,439
Combretaceae	<i>Terminalia australis</i> Cambess.	37	13	0,529	1,878
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cuneifolium</i> (Mart.) O.E.Schulz	1	1	0,003	0,059
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	12	11	1,659	2,726
	<i>Gymnanthes concolor</i> Spreng.	68	33	0,189	2,772
	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	59	33	0,457	2,926
	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B.Sm. & Downs	76	44	0,924	4,244
	<i>Sebastiania schottiana</i> (Müll.Arg.) Müll.Arg.	23	8	0,143	0,929
	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. & Endl.	1	1	0,024	0,085
Fabaceae	<i>Albizia cf. inundata</i> (Mart.) Barneby & Grimes	2	2	0,029	0,147
	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) Macbr.	11	11	2,756	4,095
	<i>Ateleia glazioviana</i> Baill.	8	6	0,270	0,713
	<i>Calliandra foliolosa</i> Benth.	4	3	0,017	0,207
	<i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme	10	9	0,034	0,557
	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	1	1	0,208	0,318
	<i>Erythrina falcata</i> Benth.	2	1	0,121	0,228
	<i>Holocalyx balansae</i> Mich.	7	6	0,352	0,796
	<i>Inga marginata</i> Willd.	108	47	0,867	4,935
	<i>Inga vera</i> Willd.	65	26	0,634	3,034
	<i>Lonchocarpus campestris</i> Benth.	17	15	0,396	1,366
	<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld	8	6	0,338	0,798
	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	9	12	0,345	1,034
	<i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) O.Kuntze	2	2	0,021	0,136

(Continuação Tab. 2)

Família	Espécie	N	F	AB	VI
Fabaceae	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	13	9	0,355	1,026
	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	4	4	0,182	0,450
	<i>Poecilanthe parviflora</i> Benth.	12	7	0,340	0,917
Lamiaceae	<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	8	6	1,412	2,158
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	24	19	1,035	2,456
	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	1	1	0,002	0,057
Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.	28	23	1,875	3,741
Melastomataceae	<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin	5	5	0,016	0,295
Meliaceae	<i>Cabrlea canjerana</i> (Vell.) Mart.	4	4	0,036	0,265
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	112	53	1,257	5,717
	<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.	58	38	0,273	2,843
	<i>Trichilia clausseii</i> C.DC.	46	28	0,441	2,466
	<i>Trichilia elegans</i> A.Juss.	1	1	0,003	0,058
Moraceae	<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	10	10	0,188	0,787
	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don.	5	5	0,244	0,583
	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger <i>et al.</i>	182	56	0,892	6,800
Myrsinaceae	<i>Myrsine loefgrenii</i> (Mez) Imkhan.	17	15	0,047	0,924
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	21	13	0,357	1,331
	<i>Calyptranthes concinna</i> DC.	33	14	0,139	1,336
	<i>Calyptranthes tricona</i> D.Legrand	7	7	0,083	0,489
	<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O.Berg	3	3	0,034	0,208
	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg	2	2	0,205	0,369
	<i>Eugenia florida</i> DC.	21	18	0,504	1,688
	<i>Eugenia hiemalis</i> Cambess.	14	13	0,083	0,839
	<i>Eugenia involucrata</i> DC.	1	1	0,005	0,061
	<i>Eugenia pluriflora</i> DC.	2	2	0,005	0,116
	<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	31	20	0,399	1,830
	<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess.	1	1	0,010	0,068
	<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	34	19	0,218	1,628
	<i>Myrceugenia glaucescens</i> (Cambess.) D.Legrand & Kausel	30	20	0,296	1,678
	<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O.Berg	17	9	0,053	0,726

(Continuação Tab. 2)

Família	Espécie	N	F	AB	VI
Myrtaceae	<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman	13	11	0,228	0,933
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	1	1	0,002	0,057
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	4	3	0,011	0,200
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	4	4	0,068	0,306
Rubiaceae	<i>Chomelia obtusa</i> Cham. & Schltldl.	51	26	0,312	2,337
	<i>Guettarda uruguensis</i> Cham. & Schltldl.	11	8	0,067	0,585
Rutaceae	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	1	1	0,010	0,068
	<i>Citrus reticulata</i> Blanco*	1	1	0,009	0,066
	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck*	16	12	0,093	0,858
	<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lam.	1	1	0,003	0,058
	<i>Zanthoxylum petiolare</i> A.St.-Hil. & Tul.	1	1	0,006	0,063
Salicaceae	<i>Banara tomentosa</i> Clos	4	4	0,064	0,300
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	23	20	0,171	1,376
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Radlk.	12	12	0,082	0,762
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	5	5	0,043	0,329
	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	15	15	0,918	1,986
	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	58	32	0,741	3,231
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	23	22	0,280	1,582
	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	42	35	0,734	2,994
	<i>Pouteria salicifolia</i> (Spreng.) Radlk.	20	12	0,636	1,629
Styracaceae	<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	3	3	0,030	0,203
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	1	1	0,002	0,057
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich.	5	5	0,060	0,350

* Espécie alóctone no local.

Tabela 3 – Medianas de parâmetros estruturais e índices de diversidade para unidades amostrais, agrupadas de acordo com diferentes cotas médias de elevação, de uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil. *P*: probabilidade resultante do teste Kruskal-Wallis. Letras diferentes após números indicam diferenças em testes pareados de Dunn; letras iguais indicam valores indistintos. CI-2 (30 UAs): inundações freqüentes; CI-1 (31 UAs): inundações eventuais; CI-0 (39 UAs): inundações raras.

Parâmetros estruturais	CI-2	CI-1	CI-0	<i>P</i>
Número de indivíduos (ind. UA ⁻¹)	19,5 ^a	20 ^a	11 ^b	< 0,001
Número médio de perfilhamentos (perf. ind. ⁻¹)	2,65 ^a	1,207 ^b	1,167 ^b	< 0,001
Ramos (ramos UA ⁻¹)	40,5 ^a	25 ^b	13 ^c	< 0,001
Área basal (m ² UA ⁻¹)	0,194 ^b	0,269 ^a	0,206 ^b	< 0,001
Altura máxima (m ind. ⁻¹ UA ⁻¹)	7 ^b	15 ^a	12 ^a	< 0,001
Riqueza específica (espécies UA ⁻¹)	10 ^b	12 ^a	8 ^c	< 0,001
Índice de Shannon - H' (nats)	2,151 ^b	2,303 ^a	1,889 ^c	< 0,001
Equabilidade de Pielou - J'	0,931	0,940	0,939	0,617

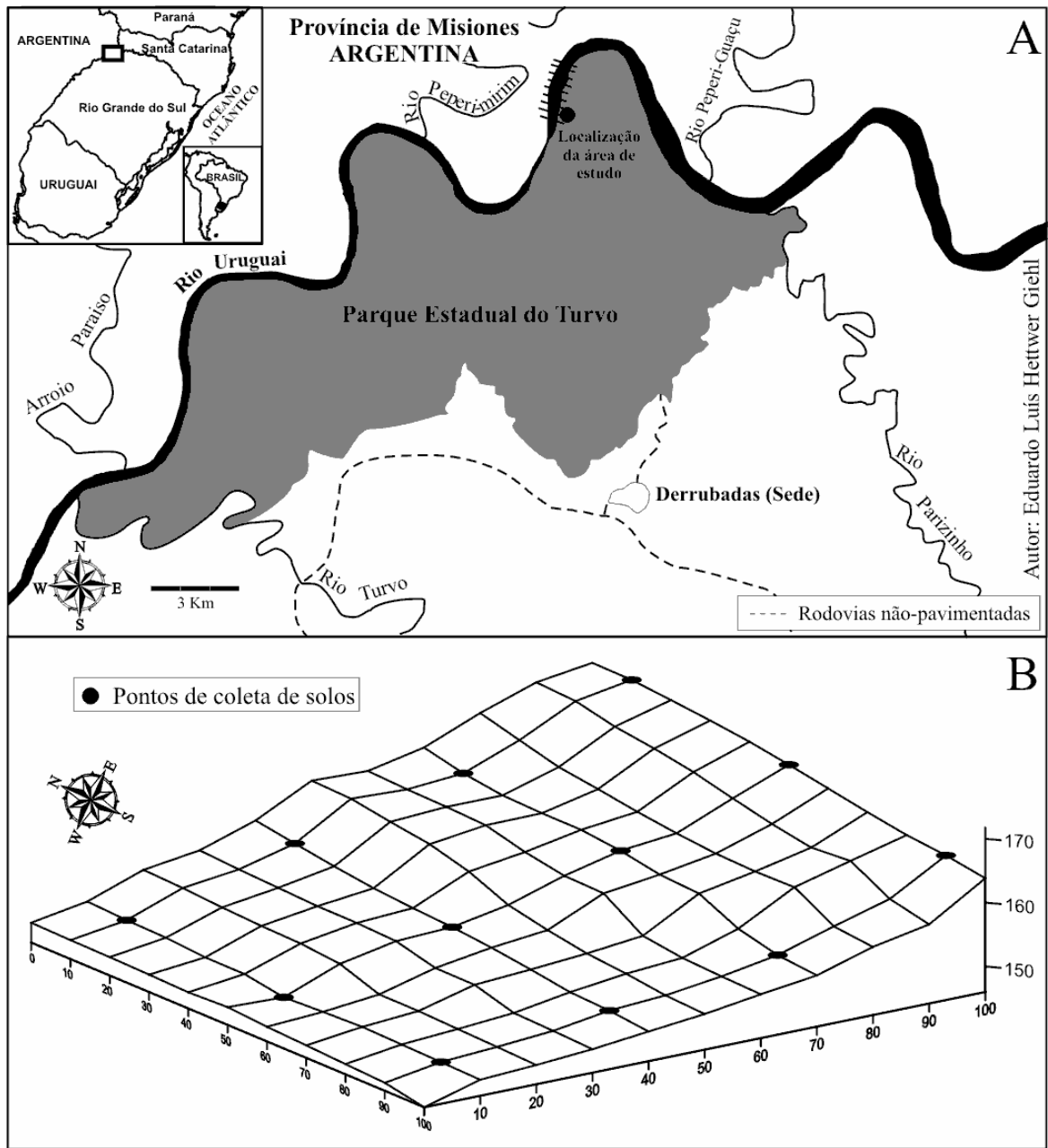


Figura 1 – A, localização da área de estudo, no município de Derrubadas, Rio Grande do Sul, Brasil; B, aspecto da topografia, grade de unidades amostrais e pontos de coleta de solos para análises químicas e físicas, de uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil.

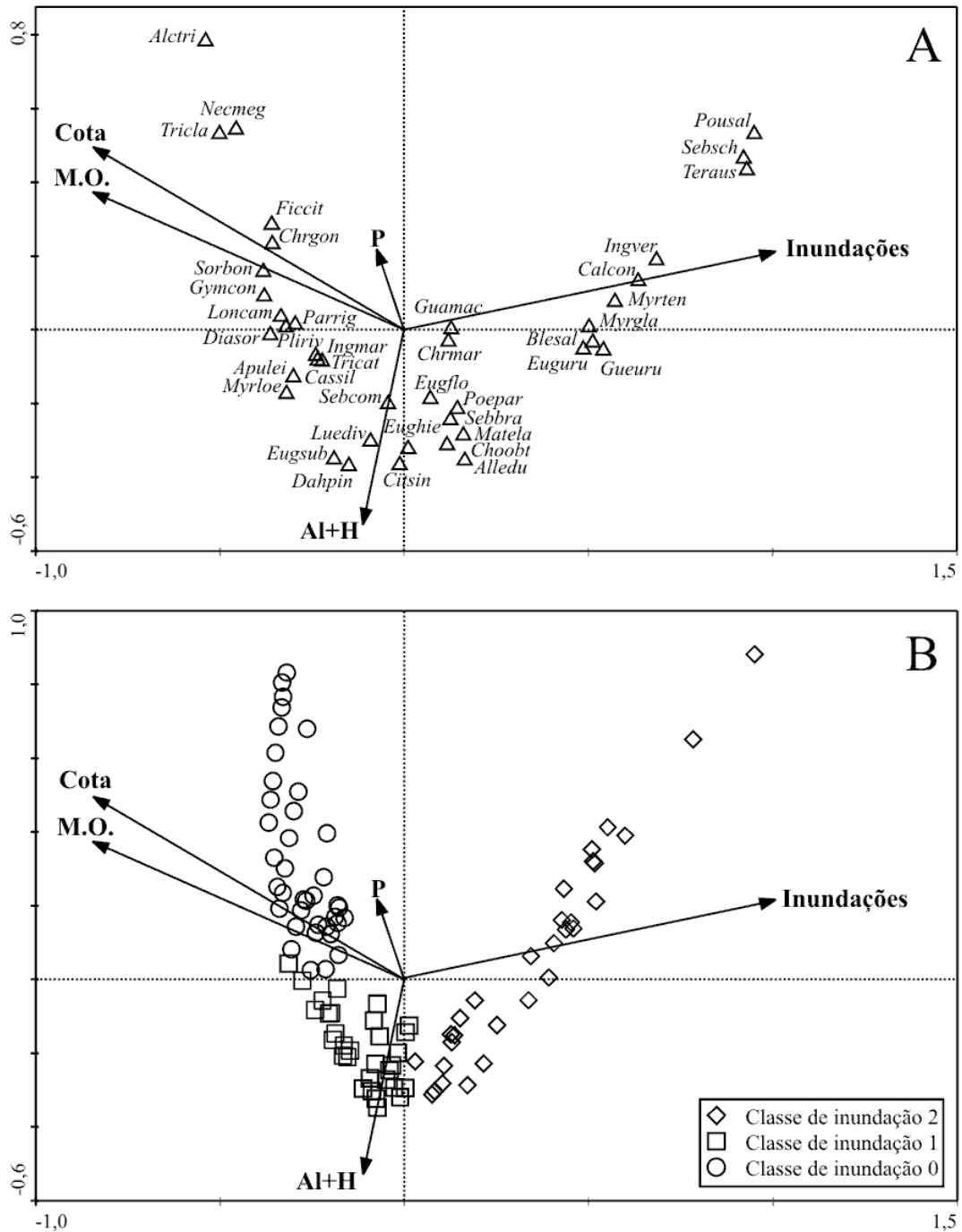


Figura 2 – A, diagrama de ordenação para espécies com mais de 10 indivíduos e variáveis ambientais com associação significativa, e B, para unidades amostrais e variáveis ambientais, representando os dois primeiros eixos gerados por análise de correspondência canônica (CCA), de uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil. Os nomes das variáveis ambientais e das espécies foram abreviados. Nomes completos na Tab. 1 e Tab. 2, respectivamente. As classes de inundação foram calculadas por análise de agrupamento, sendo frequentes na classe 2, eventuais na classe 1 e raras na classe 0.

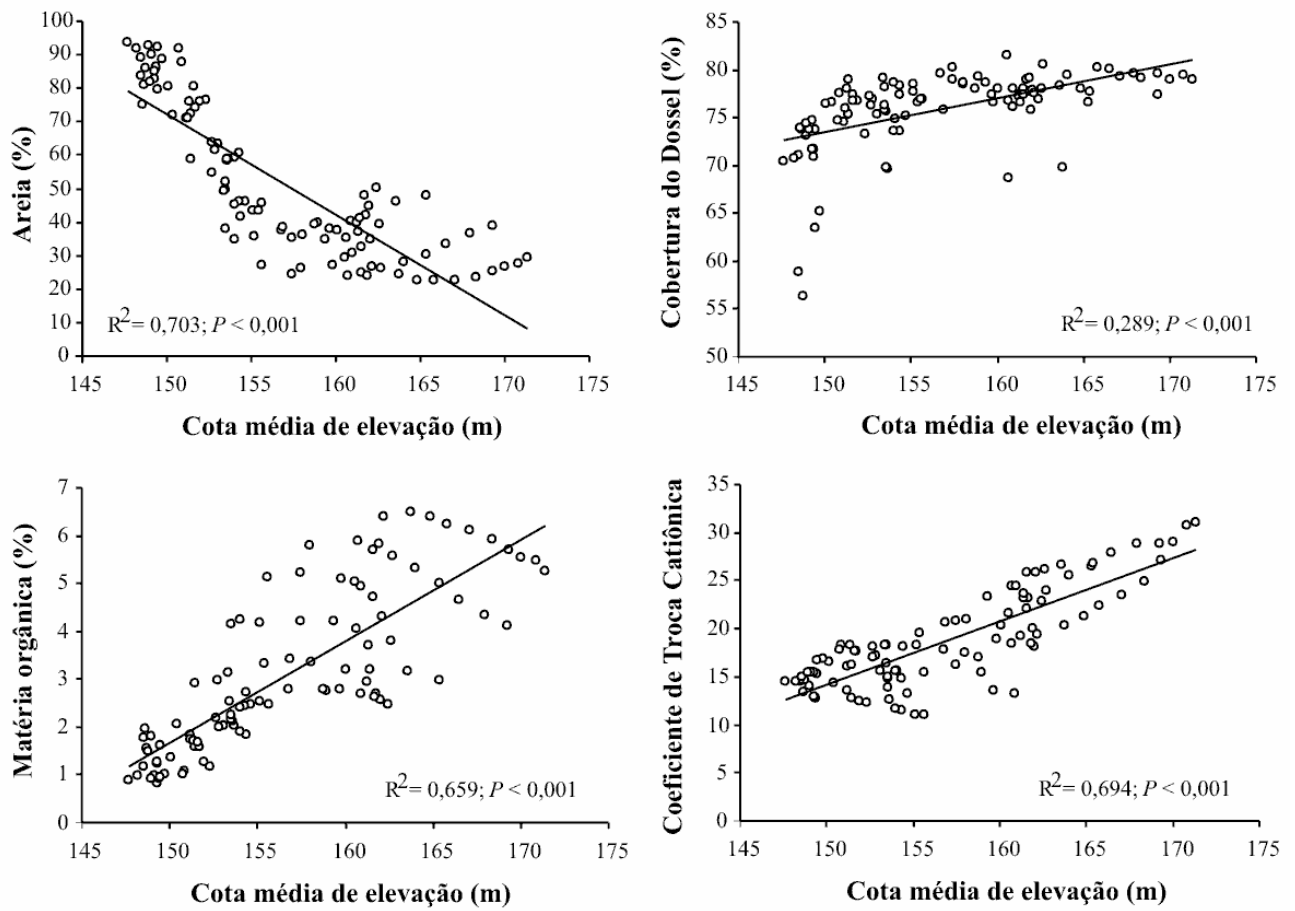


Figura 3 – Regressões lineares entre a cota média de elevação das unidades amostrais e outras variáveis ambientais, em uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil.

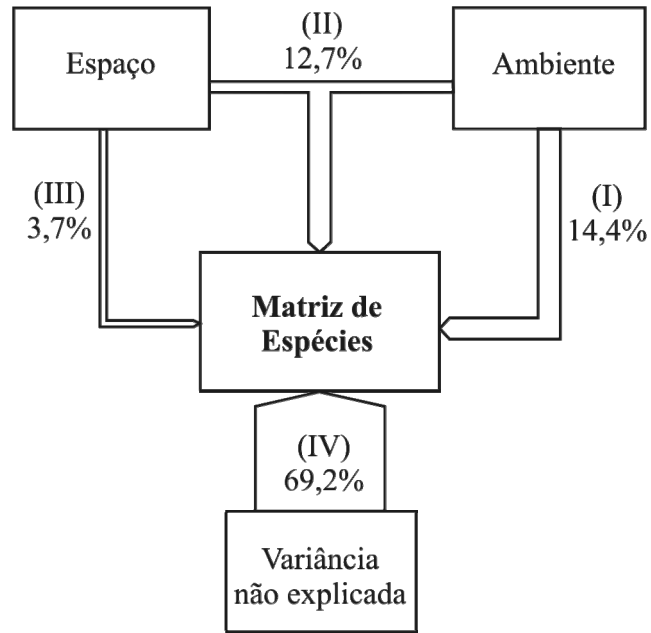


Figura 4 – Porcentagens da variação na matriz de espécies explicadas por variáveis ambientais (I), pela estrutura espacial compartilhada entre espécies e variáveis (II) e pela autocorrelação espacial das espécies (III), em uma floresta ribeirinha do rio Uruguai, sul do Brasil. Adicionalmente é mostrada a fração de variação não atribuível às variáveis ambientais e espaciais amostradas (IV).

MANUSCRITO 2

Espécies indicadoras e categorias ecológicas do componente arbóreo sob diferentes níveis de inundação, rio Uruguai, sul do Brasil

Espécies indicadoras e categorias ecológicas do componente arbóreo em uma floresta ribeirinha sob diferentes níveis de inundação, rio Uruguai, sul do Brasil

EDUARDO LUÍS HETTWER GIEHL^{4,5} & JOÃO ANDRÉ JARENKOW⁶

Espécies indicadoras e categorias ecológicas em uma floresta ribeirinha

⁴ Universidade Federal do Rio Grande do Sul, PPG Botânica. Av. Bento Gonçalves 9500 – Prédio 43433, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

⁵ Autor para correspondência: eduardohet@yahoo.com.br

⁶ Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Botânica. Av. Bento Gonçalves 9500 – Prédio 43433, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

ABSTRACT – (Indicator species and ecological groups of the tree species of a riverside forest under different flooding levels, Rio Uruguai, Southern Brazil)

The aims of the present study were to analyze the patterns of presence and frequency of abundant species and the proportions of different dispersal syndromes and establishment strategies in a riverside forest in Parque Estadual do Turvo, Southern Brazil (27°09' S e 53°53' W). Individual trees with dbh \geq 15 cm were surveyed in a plot with 100×100 m, that was divided into 100 sampling units (SUs). An indicator species analysis was carried out for abundant species, resulting in nine species characteristic of sites with frequent flooding, 10 of occasional flooding, and three of scarce flooding. Zoochory was the most common dispersion strategy, and was followed by anemochory, autochory and hydrochory. Anemochory and hydrochory presented higher spatial limitations. We observed predominance of species with light demanding establishment and, in lower proportion, pioneer and shade tolerant species. By the other hand, pioneer species were more abundant in the frequent flooded sector, while shade tolerant species predominated in scarce flooded sites. In the same way, the proportions of dispersal and establishment strategies were different for abundant and rare species. The strong relationship between the disturbance regime and the analyzed ecological groups suggests that flooding frequency acts selectively over species groups of this forest formation.

Key words – dispersal strategies, disturbance regime, establishment strategies, Parque Estadual do Turvo, rare species

RESUMO – (Espécies indicadoras e categorias ecológicas do componente arbóreo em uma floresta ribeirinha sob diferentes níveis de inundação, rio Uruguai, sul do Brasil)

Os objetivos do presente estudo foram avaliar a padrões de presença e frequência das espécies abundantes e a proporção de diferentes síndromes de dispersão e de estratégias de estabelecimento em uma floresta ribeirinha no Parque Estadual do Turvo, sul do Brasil (27°09' S e 53°53' W).

Indivíduos arbóreos com PAP \geq 15 cm foram amostrados em uma parcela de 100×100 m, subdividida em 100 unidades amostrais (UAs). Uma análise de espécies indicadoras foi realizada para as espécies abundantes, resultando em nove espécies típicas de áreas com inundação freqüente, 10 de inundações ocasionais e três de inundações raras. A estratégia de dispersão mais comum foi a zoocoria, seguida respectivamente pela anemocoria, autocoria e hidrocoria. Anemocoria e hidrocoria apresentaram maior limitação espacial. Observou-se a predominância de espécies dependentes de luz para o estabelecimento e, em menor proporção, espécies pioneiras e tolerantes à sombra. Por outro lado, espécies pioneiras foram mais abundantes no setor freqüentemente inundável, enquanto que espécies tolerantes à sombra predominaram nas áreas raramente inundadas. Da mesma forma, as proporções das estratégias de dispersão e estabelecimento diferiram entre espécies abundantes e raras. A forte relação entre o regime de distúrbios e os grupos ecológicos analisados sugere que a frequência de inundações atua seletivamente sobre grupos de espécies desta formação florestal.

Palavras-chave – espécies raras, estratégias de dispersão, estratégias de estabelecimento, Parque Estadual do Turvo, regime de distúrbios

Introdução

A composição florística e a diversidade de florestas ribeirinhas em escala local são atribuídas primariamente à heterogeneidade nas condições abióticas dos sítios e ao regime de distúrbios (Naiman *et al.* 1993, Naiman & Décamps 1997). Florestas de interflúvio possuem distúrbios naturais moderados, representados principalmente pela queda de árvores e conseqüente formação de clareiras, contrastando com as áreas ribeirinhas, que possuem distúrbios mais intensos causados pelas inundações (Suzuki *et al.* 2002). Estas adicionam heterogeneidade ambiental por meio de alterações na disponibilidade de recursos (White & Jentsch 2001), como é o caso da luminosidade no interior das florestas ribeirinhas, que é maior nas áreas com distúrbios mais freqüentes (Naiman & Décamps 1997). Nestes locais, distúrbios de grande magnitude beneficiam espécies pioneiras, favorecidas pela maior disponibilidade de luminosidade, embora uma certa limitação esteja associada também à presença e viabilidade de diásporos (Tabacchi *et al.* 1998). Já em florestas de interflúvio, espécies pioneiras possuem sua ocorrência limitada às clareiras, sendo a presença destas a principal fonte de mudanças estruturais (Denslow *et al.* 1998), em decorrência da sua variabilidade espacial e temporal (Augspurger 1983).

Segundo Foster & Janson (1985), as espécies enfrentam um impasse entre a produção de sementes grandes, aptas a superar adversidades ao estabelecimento, e a produção de grande número de sementes pequenas, aptas a alcançar maior número de sítios. Além disso, existe uma relação entre o tamanho das sementes e o modo de dispersão das espécies vegetais (Westoby *et al.* 1990), sendo este geralmente responsável pelos padrões de distribuição espacial das espécies. A distribuição espacial de diásporos zoocóricos parece ser mais heterogênea, devido ao comportamento dos animais, que podem utilizar rotas e/ou dormitórios fixos (Schupp *et al.* 2002). Já a anemocoria e a autocoria resultam em uma chuva de sementes inversamente proporcional ao afastamento do

indivíduo parental (Nathan *et al.* 2000, Hughes *et al.* 1994). A hidrocoria está relacionada ao alcance da coluna d'água (Johansson *et al.* 1996, Jansson *et al.* 2005).

A produção de modelos que visam prever alterações estruturais em virtude de modificações no ambiente depende freqüentemente da simplificação da matriz de espécies funcionalmente equivalentes (Neilson *et al.* 2005). Em relação às características sucessionais e modos de dispersão das espécies em formações florestais ribeirinhas, pouca informação foi compilada, resultando em diversas indefinições (Naiman & Décamps 1997). Contudo, diferenças na abundância e freqüência das espécies fomentam discussões relativas à inclusão de espécies raras em modelos e a sumarização de grupos funcionais em função dos indivíduos (Willson *et al.* 1989, Pillar & Sosinski 2003).

Os objetivos do presente estudo foram verificar a existência de espécies indicadoras de diferentes níveis de inundação e avaliar as proporções relativas de estratégias de dispersão e estabelecimento em uma floresta ribeirinha, relacionando os padrões com diferenças no regime de distúrbios no local, diferenciando a contribuição de espécies abundantes e raras. As questões formuladas foram: quais estratégias de dispersão e condições de estabelecimento são mais comuns? Qual a contribuição das espécies abundantes e raras nos padrões encontrados? Existe predileção espacial a partir da interação com o regime de inundação resultando em freqüências diferenciadas para as categorias ecológicas avaliadas?

Material e métodos

Área de estudo – foi realizado um levantamento em uma parcela de 1 ha (100×100 m), subdividida em unidades amostrais (UAs) de 10×10 m, paralelas ao curso do rio Uruguai, Parque Estadual do Turvo, município de Derrubadas, Rio Grande do Sul, Brasil (27°09' S e 53°53' W). O ambiente físico foi detalhado por Giehl & Jarenkow (Manuscrito 1). A formação florestal é classificada como Floresta Estacional Decídua Ribeirinha, com os trechos mais elevados

constituindo transição para a floresta de interflúvio (Giehl & Jarenkow Manuscrito 1). Foram amostrados todos os indivíduos arbóreos com perímetro à altura do peito ≥ 15 cm. As alturas foram estimadas por comparação. As espécies seguiram a nomenclatura proposta por Sobral *et al.* (2006) e foram agrupadas em famílias conforme delimitação de APG II (2003). Espécies com frequência inferior a 10% foram consideradas raras (Titeux *et al.* 2004) e as demais, abundantes.

Os diásporos das espécies foram classificados quanto ao modo de dispersão (van der Pijl 1982) como: anemocóricos quando apresentaram alas, plumas ou pequenas dimensões, suficientes para serem carregados pelo vento; zoocóricos quando apresentaram fontes alimentares para animais; autocóricos quando a dispersão ocorria pela explosão do fruto (também chamada de dispersão balística); e hidrocóricos, quando apresentaram capacidade de flutuação e viabilidade após encharcamento. As espécies foram classificadas de acordo com bibliografia especializada (Oliveira & Moreira 1992, Tabarelli 1992, Barroso *et al.* 1999, Marchiori 1997a, 1997b, 2000, Marchiori & Sobral 1997, Backes & Irgang 2002, Sobral 2003, Budke *et al.* 2005, Sobral *et al.* 2006, Giehl *et al.* 2007) e observações diretas das adaptações morfológicas dos frutos. O estado de maturidade de cada indivíduo não foi avaliado, de modo que a estratégia de dispersão constatada para uma determinada espécie foi estendida diretamente para todos indivíduos desta (Giehl *et al.* 2007).

As espécies foram avaliadas e enquadradas, de acordo com condições de estabelecimento, como: pioneiras (Pi), quando o ciclo de vida é inteiramente dependente de luz; tardias dependentes de luz (DL), quando o alcance do estágio adulto depende da formação de aberturas no dossel; e tardias tolerantes à sombra (TS), quando a disponibilidade de luz direta não limita o alcance da capacidade reprodutiva (Swaine & Whitmore 1988). As espécies foram classificadas conforme trabalhos anteriores (Marchiori 1997a, 1997b, 2000, Marchiori & Sobral 1997, Backes & Irgang 2002, Sobral 2003, Budke *et al.* 2006, Sobral *et al.* 2006) ou por observações pessoais dos autores.

Análise dos dados – inicialmente classificou-se as unidades amostrais por meio de análise de agrupamento de *k*-médias (“k-means clustering”), com diferentes valores de *k*, que determina o

número de grupos, e cujo algoritmo é similar ao da variância mínima (método de Ward). A análise de agrupamento das UAs, realizada com o auxílio do programa Past 1.57 (Hammer *et al.* 2001), baseou-se na variável abiótica ‘cota média de elevação’, medida para o centro de cada unidade amostral, que mostrou relação significativa com a vegetação no local e na definição de outras condições abióticas dos sítios (Giehl & Jarenkow Manuscrito 1). Para cada valor de k foi realizada uma análise de espécies indicadoras, com o programa PC-ORD 4.1 (McCune & Mefford 1999), para as espécies abundantes (Dufrene e Legendre 1997), visando-se maximizar os valores de indicação observados ($\text{Val-Ind}^0 > 25\%$, significativos ($\alpha = 0,05$). O valor de indicação combina a abundância e a frequência relativa da espécie em diferentes sítios, sendo o máximo alcançado quando todos os indivíduos da espécie ocorrem somente em um tipo de sítio e com frequência igual a 100% (Dufrene & Legendre 1997). A significância do Val-Ind^0 de cada espécie foi avaliada por meio de teste de permutação de Monte Carlo, com 10.000 iterações e $\alpha = 0,05$ (Manly 1991).

Foram computadas as proporções dos modos de dispersão e das condições de estabelecimento para toda a área. Análises independentes foram empreendidas para a quantidade de espécies e para quantidade de indivíduos (Willson *et al.* 1989) e, paralelamente, para grupos de unidades amostrais. Concomitantemente, foi analisada a contribuição de espécies abundantes e raras nos padrões encontrados.

Resultados e discussão

Composição florística e espécies indicadoras – foram encontradas 83 espécies distribuídas em 67 gêneros e 30 famílias botânicas. A tabela 1 apresenta as espécies amostradas, bem como os modos de dispersão, estratégias de estabelecimento e a classificação em relação à frequência. A análise de agrupamento combinada com análises de espécies indicadoras resultou no valor ideal $k = 3$, ou seja, três grupos de unidades amostrais. As características ambientais e vegetacionais

permitem inferir que os grupos representam sítios com níveis de inundação decrescentes: freqüentes na classe 2 (CI-2, para Classe de Inundação 2; N = 30), eventuais na classe 1 (CI-1; N = 31) e raros na classe 0 (CI-0; N = 39) (Giehl & Jarenkow Manuscrito 1). Determinados os grupos de UAs, procedeu-se a análise de espécies indicadoras, cujos resultados são apresentados na tabela 2. Vinte e três espécies apresentaram Val-Ind⁰ superior a 25%, sendo que apenas quatro espécies apresentaram valores superiores a 50%. Nove espécies indicaram significativamente a CI-2 (todas com Val-Ind⁰ > 25%), 14 a CI-1 (10 das quais com Val-Ind⁰ > 25%) e quatro a CI-0 (três das quais com Val-Ind⁰ > 25%). Apenas cinco espécies ocorreram simultaneamente nos três grupos: *Chrysophyllum marginatum* (Hook. & Arn.) Radlk., *Guarea macrophylla* Vahl, *Inga marginata* Willd., *Sebastiania commersoniana* (Baill.) L.B.Sm. & Downs e *Trichilia catigua* A. Juss. Contudo, as duas primeiras apresentaram Val-Ind⁰ significativos para a CI-2, e as demais, para a CI-1, devido às maiores freqüências e abundâncias nas respectivas classes de inundação.

A análise de espécies indicadoras mostrou uma relação estreita entre a condição dos sítios e a ocupação das espécies. Esta parece ser um das principais vantagens do método, pois a ocorrência e a abundância de cada espécie é avaliada individualmente em distintas situações, diferentemente dos métodos fitossociológicos tradicionais, em que os parâmetros específicos são comparados com outras espécies ou, ainda, métodos como a TWINSpan (“Two-Way Indicator Species Analysis”) que utilizam “pseudoespécies” (Dufrêne e Legendre 1997). A ocupação de sítios distinta e preferencial das espécies reforça também a eficiência da análise de agrupamento, que classificou de forma nítida trechos com diferentes suscetibilidades às inundações. Os resultados são mais evidentes quando avaliada a CI-2, com Val-Ind⁰ altos para *Pouteria salicifolia* (Spreng.) Radlk. e *Terminalia australis* Cambess., tipicamente classificadas como reófitas (Klein 1979, Marchiori 2004), e quando avaliada a CI-0, que possui Val-Ind⁰ elevados para *Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C. Burger, Lanjouw & Boer e *Trichilia clauseni* C.DC., importantes na floresta de interflúvio da região (Vasconcellos *et al.* 1992).

Giehl & Jarenkow (Manuscrito 1) encontraram maior diversidade de espécies na CI-1, atribuída à ocorrência de distúrbios intermediários, que determinam maior heterogeneidade ambiental. Porém, a constatação de um maior número de espécies indicadoras nesta mesma faixa denota que pode existir especialização na ocupação desta, embora as hipóteses não sejam mutuamente excludentes.

Modos de dispersão – do total de espécies amostradas, 69% apresentaram a síndrome zoocórica, 16% a anemocórica, 11% a autocórica e 4% a hidrocórica. Para os indivíduos, as proporções foram: 70% zoocóricos, 7% anemocóricos, 16% autocóricos e 7% hidrocóricos. A figura 1A sumariza os padrões encontrados para os modos de dispersão das espécies nas três classes de inundação na área. A hidrocoria foi apresentada por espécies abundantes, e de ocorrência exclusiva na CI-2. A contribuição de espécies zoocóricas variou de 64 a 76%, demonstrando predominância em todas as CIs. A autocoria apresentou maior contribuição na CI-2 quando avaliadas todas as espécies, na CI-2 e CI-1 quando avaliadas as espécies raras, e na CI-0 quando avaliadas as espécies abundantes. A anemocoria foi mais bem representada na CI-1 e CI-0, com proporção elevada entre as espécies raras na CI-1. Além disso, o número de espécies raras, principalmente aquelas zoocóricas, aumenta com a diminuição da chance de inundação dos sítios.

Na figura 1B são mostradas as quantidades de indivíduos para cada classe de inundação e as variações decorrentes da divisão destes entre pertencentes a espécies raras ou abundantes. A zoocoria apresentou proporções crescentes da CI-2 à CI-0 e um maior número de indivíduos na CI-1. A anemocoria apresentou maiores proporções na CI-1, constituindo uma parcela relevante dos indivíduos de espécies raras nesta classe, e para a síndrome em relação as outras classes. A autocoria também apresentou de modo geral valores mais elevados na CI-1, exceto para os indivíduos de espécies raras, que representaram maior proporção relativa na CI-2. A hidrocoria ocorreu apenas na CI-2 e entre espécies abundantes, com uma contribuição somente inferior à da zoocoria.

Johansson *et al.* (1996) encontraram uma relação estreita entre a capacidade de flutuação dos diásporos por tempo prolongado e a maior frequência das respectivas espécies na vegetação adjacente às margens de vários rios da Suécia. Segundo Jansson *et al.* (2005), os diásporos não necessitam adaptações morfológicas evidentes para o transporte hidrocórico, resultando que os diásporos de inúmeras espécies podem ser beneficiados pelo carreamento durante inundações. Além disso, Hampe & Arroyo (2002) constataram redistribuição das sementes de uma espécie arbórea por meio das cheias periódicas após a dispersão por pássaros. Esses trabalhos sugerem que a difusão real da hidrocoria pode ter sido subestimada no presente estudo, embora tenha alcançado valores consideráveis na CI-2.

A menor proporção relativa da anemocoria na CI-2 e maior na CI-1 deve resultar da mesma ser mais comum entre árvores emergentes nas florestas da região (Giehl *et al.* 2007). Já a grande difusão desta síndrome entre as espécies raras pode estar condicionada às baixas frequências das espécies de grande porte (Giehl *et al.* 2007), sendo pressões seletivas como o regime de distúrbios mais intenso, provavelmente, responsáveis pela baixa frequência destas na CI-2 (Latterell *et al.* 2006, Giehl & Jarenkow Manuscrito 1). Budke *et al.* (2005) também constataram maior participação da anemocoria, em termos de espécies do que em relação ao número de indivíduos, em uma floresta ribeirinha no sul do Brasil.

Em relação à autocoria, a densidade elevada de espécies da família Euphorbiaceae costuma elevar a contribuição da síndrome quando considerada a proporção de indivíduos (Giehl *et al.* 2007). A alta densidade parece derivar da dispersão contagiosa à curtas distâncias propiciada pela síndrome (Hughes *et al.* 1994), desconsiderando-se a possibilidade de dispersão secundária, relativamente comum para a família (Peternelli *et al.* 2004).

A predominância da zoocoria vem sendo ratificada em inúmeros trabalhos sobre a vegetação florestal (Willson 1989, Budke *et al.* 2005, Lindenmaier & Budke 2006). Giehl *et al.* (2007) constataram, além disso, dominância da síndrome em diferentes estratos verticais. Já em relação ao

aumento paulatino das proporções da zoocoria nas áreas mais elevadas, Tiffney (2004) interliga plantas com estratégias de estabelecimento tolerantes à sombra com tamanhos maiores dos diásporos, que são menos propensos à dispersão abiótica (Hughes *et al.* 1994). Este vínculo entre estratégia de dispersão e de estabelecimento é discutido adicionalmente abaixo.

Estratégias de estabelecimento – do total de espécies, 66% foram secundárias dependentes de luz (DL), 18% pioneiras (Pi) e 16% tolerantes à sombra (TS). Em relação ao total de indivíduos amostrados, 42% pertenceram a espécies de estratégia DL, 33% a TS e 25% a Pi. A figura 2A sumaria os padrões encontrados para as estratégias de estabelecimento das espécies nas três classes de inundação na área. A estratégia DL apresentou maior proporção de espécies em todas as situações, tanto entre espécies raras, abundantes ou no total, possuindo maior contribuição nas áreas de menores frequências de inundação (CI-1 e CI-0). Nestas áreas, a estratégia pioneira apresentou uma tendência de redução na proporção de espécies, apresentando seu pico entre as espécies abundantes, na CI-2. Já a estratégia TS apresentou seu pico de contribuição entre na CI-0. O número de espécies raras cresce à medida que a frequência de inundações diminui, principalmente em função de variação semelhante para as espécies DL.

A quantidade de indivíduos de diferentes estratégias de estabelecimento é apresentada na figura 2B. Sob esta análise, a estratégia DL possuiu predominância menos evidente do que quando analisada a quantidade de espécies, sendo os maiores valores constatados para as espécies raras na CI-1 e CI-0. A contribuição de indivíduos das espécies Pi foi maior na CI-2, diminuindo nas áreas mais elevadas. Padrão inverso foi constatado para os indivíduos TS, que foram mais numerosos nas áreas elevadas, exceto para aqueles pertencentes a espécies raras.

Tiffney (2004) assinala a possibilidade de que a presença de serapilheira resulte em pressão seletiva, selecionando diásporos maiores, dispersos por animais. Ao contrário das áreas mais elevadas, na CI-2 a remoção da serapilheira pode alterar o recrutamento de espécies por meio do favorecimento da germinação sob luz direta comum em espécies pioneiras (Xiong & Nilsson 1999).

Ao mesmo tempo, dependendo da força da correnteza, indivíduos adultos podem ser removidos, criando clareiras (Kalliola *et al.* 1991). Desta forma, as inundações tendem a favorecer de modo geral espécies com características iniciais de sucessão. O fato foi constatado por diversos autores: Budke *et al.* (2006), em fragmento às margens do rio Botucaraí, no Rio Grande do Sul; Metzger *et al.* (1997) em fragmentos às margens do rio Jacaré-Pepira, em São Paulo; Kalliola *et al.* (1991) e King (2003) na Amazônia peruana; Latterell *et al.* (2006), nos Estados Unidos, entre outros. Este vínculo entre a inundação como distúrbio preponderante e a manutenção de estádios sucessionais primários foi reunido em um modelo por Tabacchi *et al.* (1998). Além disso, os autores propuseram que o abrandamento das inundações direciona a comunidade a uma condição sucessional madura. O amadurecimento da floresta costuma resultar no aumento da dominância ecológica, causada por um pequeno número de espécies altamente competitivas (Connell 1978), que transparece no baixo número de espécies abundantes e indicadoras da CI-0. As espécies que resultam em dominância elevada são muitas vezes de estratégia TS, conforme constatado em estudos regionais (Vasconcelos *et al.* 1992, Jarenkow & Waechter 2001, Lindenmaier & Budke 2006) e representada no presente estudo por *Sorocea bonplandii*, arvoreta de sub-bosque. Outro fato a ser destacado, é que na CI-0 a estratégia Pi não é representada pelas mesmas espécies que possuem abundância elevada na CI-2, sendo preferencialmente aquelas dependentes da formação de clareiras geralmente raras.

De modo geral, os resultados encontrados são adequados à suposição de Hubbell (2005) de que existe uma tendência de adaptação das espécies às condições disponíveis no ambiente. Assim, espécies pioneiras e tolerantes à sombra são segregadas pelas alterações estruturais que condicionam estratificação e partição da luminosidade nas áreas não inundáveis. Sob esta ótica, é possível inferir que estratégias intermediárias, como a DL, possuam menos limitações, resultando na sua predominância.

O presente estudo demonstrou existirem padrões evidentes para a floresta ribeirinha estudada e, além disso, que os padrões para espécies raras diferem dos padrões de espécies abundantes e dos

padrões gerais da comunidade, para as duas categorias ecológicas avaliadas. Além disso, grupos de unidades amostrais com diferentes suscetibilidades a inundações também diferiram nos padrões. A existência de espécies indicadoras para estes grupos deve contribuir na definição dos padrões encontrados, principalmente naqueles que relacionam indivíduos, ou ainda espécies abundantes. Finalmente, pode-se prever que alterações no regime de distúrbios podem acarretar um processo cíclico, em que modificações na seleção das estratégias predominantes podem gerar mudanças na composição florística e estrutura da formação florestal.

Agradecimentos – os autores agradecem à Fundação O Boticário de pesquisa pelo financiamento (projeto 0695/20061); à CAPES e ao CNPq pelas bolsas concedidas; aos guardas-parque do Parque Estadual do Turvo pelos inúmeros auxílios; aos participantes dos Colóquios Fitológicos dos Laboratórios de Fitogeografia e Fitoecologia – UFRGS, pelas inspirações; a Jean Carlos Budke e Adriana Leonhardt pela revisão do manuscrito e a todos que de formas mais ou menos explícitas contribuíram para o desenvolvimento e conclusão do trabalho.

Referências bibliográficas

- APG II – Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. **Botanical Journal of the Linnean Society** 141: 399-436.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. **Journal of Ecology** 71: 759-771.
- BACKES, P. & IRGANG, B. 2002. **Árvores do Sul: guia de identificação e interesse ecológico**. Santa Maria, Editora Palloti.

- BARROSO, G. M.; MORIM, M. P.; PEIXOTO, A. L. & ICHASO, C. L. F. 1999. **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Viçosa, Editora da Universidade Federal de Viçosa. 443p.
- BUDKE, J.C., ATHAYDE, E.A., GIEHL, E.L.H., ZÁCHIA, R.A. & EISINGER, S.M. 2005. Composição florística e estratégias de dispersão de espécies lenhosas em uma floresta ribeirinha, arroio Passo das Tropas, Santa Maria, RS, Brasil. **Iheringia, Botânica** 60(1): 17-24.
- BUDKE, J.C., JARENKOW, J.A. & OLIVEIRA-FILHO, A.T. de. Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside forest, Rio Botucaraí, Southern Brazil. **Plant Ecology** 189(2): 187-200.
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science** 199: 1302-1310.
- 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.
- DUFRENE, M. & LEGENDRE, P. 1997. Species assemblage and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs** 67(3): 345-366.
- FOSTER, S.A. & JANSON, C.H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. **Ecology** 66(3): 773-780.
- GIEHL, E.L.H., ATHAYDE, E.A., BUDKE, J.C., GESING, J.P., EISINGER, S.M. & CANTO-DOROW, T.S. 2007. Espectro e distribuição vertical das estratégias de dispersão de diásporos do componente arbóreo em uma floresta estacional no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 21(1): 137-145.
- GIEHL, E.L.H. & JARENKOW, J.A. **Padrões na estrutura, diversidade do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil**. (Manuscrito 1 desta dissertação). Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- HAMMER, Ø, HARPER, D.A.T. & RYAN, P.D. 2001. PAST: palaeontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologica Electronica** 4(1): 1-9.

- HAMPE, A. & ARROYO, J. 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. **Biological Conservation** **107**: 263-271.
- HUBBEL, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional Ecology** **19**: 166-172.
- HUGHES, L., DUNLOP, M., FRENCH, K., LEISHMAN, M.R., RICE, B., RODGERSON, L. & WESTOBY, M. 1994. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. **Journal of Ecology** **82**: 933-950.
- JANSSON, R., ZINKO, U., MERRITT, D.M. & NILSSON, C. 2005. Hydrochory increases riparian plant species richness: a comparison between a free-flowing and a regulated river. **Journal of Ecology** **93**: 1094-1103.
- JARENKOW, J.A. & WAECHTER, J.L. 2001. Composição, estrutura e relações florísticas do componente arbóreo de uma floresta estacional no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **24**(3): 263-272.
- JOHANSSON, M.E., NILSSON, C. & NILSSON, E. 1996. Do rivers function as corridors for plant dispersal? **Journal of Vegetation Science** **7**: 593-598.
- KALLIOLA, R., SALO, J., PUHAKKA, M. & RAJASILTA, M. 1991. New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the western Amazon floodplains. **Journal of Ecology** **79**(4): 877-901.
- KING, R.T. 2003. Succession and micro-elevation effects on seedling establishment of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae) in an amazonian river meander forest. **Biotropica** **35**(4): 462-471.
- KLEIN, R.M. 1979. Reófitas no estado de Santa Catarina, Brasil. Pp. 161-169. In: **Anais do XXX Congresso Nacional de Botânica**. Campo Grande.

- LATTERELL, J.J., BECHTOLD, J.S., O'KEEFE, T.C., VAN PELT, R. & NAIMAN, R.J. 2006. Dynamic patch mosaics and channel movement in an unconfined river valley of the Olympic Mountains. **Freshwater Biology** **51**: 523-544.
- LINDENMAIER, D.S. & BUDKE, J.C. 2006. Florística, diversidade e distribuição espacial das espécies arbóreas em uma floresta estacional na bacia do rio Jacuí, sul do Brasil. **Pesquisas, Botânica** **57**: 193-216.
- MANLY, F. J. 1991. **Randomization and Monte Carlo methods in biology**. Chapman and Hall.
- MARCHIORI, J.N.C. 1997. **Dendrologia das angiospermas: das magnoliáceas às flacourtiáceas**. Santa Maria, Editora da Universidade Federal de Santa Maria.
- MARCHIORI, J.N.C. 1997. **Dendrologia das angiospermas: leguminosas**. Santa Maria, Editora da Universidade Federal de Santa Maria.
- MARCHIORI, J.N.C. 2000. **Dendrologia das angiospermas: das bixáceas às rosáceas**. Santa Maria, Editora da Universidade Federal de Santa Maria.
- MARCHIORI, J.N.C & SOBRAL, M. 1997. **Dendrologia das angiospermas: Myrtales**. Santa Maria, Editora da Universidade Federal de Santa Maria.
- MARCHIORI, J.N.C. 2004. O elemento fanerofítico nos campos sulinos: florestas de galeria. Pp. 51-53. In: **Fitogeografia do Rio Grande do Sul: Campos Sulinos**. Porto Alegre, EST.
- McCUNE, B. & MEFFORD, M.J. 1999. **PC-ORD: multivariate analysis of ecological data**. Glenden Beach, MjM Software.
- METZGER, J.P.W., BERNACCI, L.C. & GOLDENBERG, R. 1997. Pattern of tree species diversity in riparian forest fragments of different widths (SE Brazil). **Plant Ecology** **133**: 135-152.
- NAIMAN, R.J., DÉCAMPS, H. & POLLOCK, M. 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. **Ecological Applications** **3**(2): 209-212.

- NAIMAN, R.J. & DÉCAMPS, H. 1997. The ecology of interfaces: riparian zones. **Annual Review of Ecology and Systematics** **28**: 621-658.
- NATHAN, R., SAFRIEL, U.N., NOI-MEIR, I. & SCHILLER, G. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. **Ecology** **81**: 2156-2169.
- NEILSON, R.P., PITELKA, L.F., SOLOMON, A.M., NATHAN, R., MIDGLEY, G.F., FRAGOSO, J.M.V., LISCHKE, H. & THOMPSON, K. 2005. Forecasting regional to global plant migration in response to climate change. **BioScience** **55**(9): 749-759.
- OLIVEIRA, P.E.A.M. de & MOREIRA, A.G. 1992. Anemocoria em espécies de cerrado e mata de galeria de Brasília, DF. **Revista Brasileira de Botânica** **15**(2): 163-174.
- PETERNELLI, E.F.O, DELLA LUCIA, T.M.C. & MARTINS, S.V. 2004. Espécies de formigas que interagem com as sementes de *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae). **Revista Árvore** **28**(5): 733-738.
- PILLAR, V.P. & SOSINSKI JR., E.E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. **Journal of Vegetation Science** **14**: 323-332.
- SCHUPP, E.W., MILLERON, T. & RUSSO, S. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. Pp. 19-33. In: D.J. Levey; W.R. Silva & M. Galletti (eds.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. New York, CABI Publishing.
- SOBRAL, M. 2003. **A família das Myrtaceae no Rio Grande do Sul**. São Leopoldo, Editora da Universidade do Vale do Rio dos Sinos.
- SOBRAL, M., JARENKOW, J.A., BRACK, P., IRGANG, B., LAROCCA, J. & RODRIGUES, R.S. 2006. **Flora arbórea e arborescente do Rio Grande do Sul, Brasil**. São Carlos, RiMA/Novo Ambiente.

- SUZUKI, W., OSUMI, K., MASAKI, T., TAKAHASHI, K., DAIMARU, H. & HOSHIZAKI, K. 2002. Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. **Forest Ecology and Management** **157**: 285-301.
- SWAINE, M.D. & WHITMORE, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio** **75**: 81-86.
- TABACCHI, E., CORREL, D.L., HAUER, R., PINAY, G., PLANTY-TABACCHI, A. & WISSMAR, R.C. 1998. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. **Freshwater Biology** **40**: 497-516.
- TABARELLI, M. 1992. Flora arbórea da floresta estacional baixo-montana no município de Santa Maria, RS, Brasil. Pp.260-268. In: **Anais do II Congresso Nacional Sobre Essências Nativas**. Piracicaba, Instituto Florestal.
- TIFFNEY, B.H. 2004. Vertebrate dispersal of seed plants through time. **Annual Reviews of Ecology and Systematics** **35**: 1-29.
- TITEUX, N., DUFRÊNE, M., JACOB, J., PAQUAY, M. & DEFOURNY, P. 2004. Multivariate analysis of a fine-scale breeding bird atlas using a geographical information system and partial canonical correspondence analysis: environmental and spatial effects. **Journal of Biogeography** **31**: 1841-1856.
- VAN DER PIJL, L. 1982. **Principles of dispersal in higher plants**. New York, Springer-Verlag.
- VASCONCELLOS, J.M.O., DIAS, L.L., SILVA, C.P. & SOBRAL, M. 1992. Fitossociologia de uma área de mata subtropical no Parque Estadual do Turvo, RS. **Revista do Instituto Florestal** **4**: 252-259.
- WESTOBY, M., RICE, B. & HOWELL, J. 1990. Seed size and plant growth form as factors in dispersal spectra. **Ecology** **71**(4): 1307-1315.

- WHITE, P.S. & JENTSCH, A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. **Progress in Botany 62**: 399-449.
- WILLSON, M.F., IRVINE, A.K. & WALSH, N.G. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. **Biotropica 21**: 133-147.
- XIONG, S. & NILSSON, C. 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. **Journal of Ecology 87**: 984-994.

Tabela 1. Espécies, famílias, número de indivíduos e respectivas estratégias de dispersão (D) e estabelecimento (E), e frequências (F) das espécies arbóreas de uma floresta ribeirinha, rio Uruguai, sul do Brasil. (An = anemocoria; Au = autocoria; H = hidrocoria; Z = zoocoria; Pi = pioneira; DL = secundária dependente de luz; TS = secundária tolerante à sombra; A = abundante; R = rara).

Table 1. Species, families, number of individuals and the respective dispersal (D) and establishment strategies (E), and frequencies (F) from the tree species of a riverside forest, Rio Uruguai, Southern Brazil. (An = anemochory; Au = autochory; H = hydrocory; Z = zoochory; Pi = pioneer species; DL = climax light demanding species; TS = climax shade tolerant climax species; A = abundant; R = rare).

Família	Espécie	N	D	E	F
Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus praecox</i> Griseb.	3	Z	DL	R
Annonaceae	<i>Rollinia salicifolia</i> (A.St.-Hil.) Mart.	4	Z	DL	R
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> DC.	1	Z	P	R
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	8	Z	DL	R
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	3	Z	DL	R
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	1	Z	P	R
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) DC.	4	Z	DL	R
Combretaceae	<i>Terminalia australis</i> Cambess.	37	H-Z	P	A
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cuneifolium</i> (Mart.) O.E.Schulz	1	Z	DL	R
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	12	Z	DL	A
	<i>Gymnanthes concolor</i> Spreng.	68	Au	TS	A
	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	59	Au	DL	A
	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baillon) L.B.Sm. & Downs	76	Au	P	A
	<i>Sebastiania schottiana</i> (Müll.Arg.) Müll.Arg.	23	Au	P	R

(Continuação da tabela 1)

Família	Espécie	N	D	E	F
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. & Endl.	1	Au	P	R
Fabaceae	<i>Albizia</i> cf. <i>inundata</i> (Mart.) Barneby & Grimes	2	An	DL	R
	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) Macbr.	11	An	DL	A
	<i>Ateleia glazioviana</i> Baillon	8	An	P	R
	<i>Calliandra foliolosa</i> Benth.	4	Au	DL	R
	<i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme	10	Z	TS	R
	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	1	Z	DL	R
	<i>Erythrina falcata</i> Benth.	2	An	DL	R
	<i>Holocalyx balansae</i> Mich.	7	Z	DL	R
	<i>Inga marginata</i> Willd.	108	Z	P	A
	<i>Inga vera</i> Willd.	65	H-Z	P	A
	<i>Lonchocarpus campestris</i> Benth.	17	An	DL	A
	<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld	8	An	DL	R
	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	9	An	DL	R
	<i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) O.Kuntze	2	Au	P	R
	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	13	Au	P	R
	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	4	An	DL	R
	<i>Poecilanthe parviflora</i> Benth.	12	Z	DL	A
Lamiaceae	<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	8	Z	DL	R
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	24	Z	DL	A
	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	1	Z	DL	R
Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.	28	An	P	A

(Continuação da tabela 1)

Família	Espécie	N	D	E	F
Melastomataceae	<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin	5	Z	TS	R
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	4	Z	DL	R
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	112	Z	TS	A
	<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.	58	Z	TS	A
	<i>Trichilia claussemi</i> C.DC.	46	Z	TS	A
	<i>Trichilia elegans</i> A.Juss.	1	Z	TS	R
Moraceae	<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	10	Z	DL	R
	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don.	5	Z	DL	R
	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baillon) W.C.Burger <i>et al.</i>	182	Z	TS	A
Myrsinaceae	<i>Myrsine loefgrenii</i> (Mez) Imkhan.	17	Z	TS	A
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	21	Z	DL	A
	<i>Calyptranthes concinna</i> DC.	33	Z	DL	A
	<i>Calyptranthes tricona</i> D.Legrand	7	Z	TS	R
	<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O.Berg	3	Z	DL	R
	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg	2	Z	DL	R
	<i>Eugenia florida</i> DC.	21	Z	DL	A
	<i>Eugenia hiemalis</i> Cambess.	14	Z	DL	A
	<i>Eugenia involucrata</i> DC.	1	Z	DL	R
	<i>Eugenia pluriflora</i> DC.	2	Z	DL	R
	<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess.	1	Z	DL	R
	<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	31	Z	TS	A
	<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	34	Z	DL	A

(Continuação da tabela 1)

Família	Espécie	N	D	E	F
Myrtaceae	<i>Myrceugenia glauscecens</i> (Cambess.) D.Legrand & Kausel	30	Z	DL	A
	<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O.Berg	17	Z	DL	R
	<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman	13	Z	DL	A
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	1	An	DL	R
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	4	An	DL	R
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	4	Z	DL	R
Rubiaceae	<i>Chomelia obtusa</i> Cham. & Schltdl.	51	Z	DL	A
	<i>Guettarda uruguensis</i> Cham. & Schltdl.	11	Z	P	R
Rutaceae	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	1	An	DL	R
	<i>Citrus reticulata</i> Blanco *	1	Z	DL	R
	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck *	16	Z	DL	A
	<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lam.	1	Au	TS	R
	<i>Zanthoxylum petiolare</i> A.St.-Hil. & Tul.	1	Z	DL	R
Salicaceae	<i>Banara tomentosa</i> Clos	4	Z	DL	R
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	23	Z	DL	A
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil.) Radlk.	12	Z	DL	A
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	5	Z	DL	R
	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	15	An	DL	A
	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	58	Z	DL	A
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	23	Z	DL	A
	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	42	Z	DL	A
	<i>Pouteria salicifolia</i> (Spreng.) Radlk.	20	H-Z	P	A

(Continuação da tabela 1)

Família	Espécie	N	D	E	F
Styracaceae	<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	3	Z	DL	R
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	1	Z	TS	R
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaud.	5	Z	P	R

* Espécies alóctones no local.

* Non-indigenous species.

Tabela 2. Valores de indicação (Val-Ind) para as espécies abundantes do componente arbóreo de em floresta ribeirinha, sul do Brasil. (Val-Ind⁰ = valor de indicação observado; Classe = indica a classe de inundação (CI) à qual Val-Ind⁰ da espécie se refere; P = probabilidade do Val-Ind gerado por permutações ser maior do que o Val-Ind⁰).

Table 2. Indicator values (Val-Ind) for the abundant tree species of a riverside forest, Rio Uruguai, Southern Brazil. (Val-Ind⁰ = observed indicator value; Classe = flooding frequency class (CI) with the species Val-Ind⁰ refer to; P = probability of Val-Ind generated by permutations being higher than the Val-Ind⁰).

Espécie ¹	Val-Ind por CI (%)			Classe	Val-Ind ⁰ (%)	P
	2	1	0			
Alledu	10	10	0	CI-2	10,2 ns	0,2134
Blesal	43	0	0	CI-2	43,3***	0,0001
Calcon	47	0	0	CI-2	46,7***	0,0001
Chrmar	38	6	3	CI-2	37,6***	0,0001
Eugflo	13	11	0	CI-2	13,2 ns	0,1774
Euguru	53	0	0	CI-2	53,4***	0,0001
Guamac	48	11	6	CI-2	48,1***	0,0002
Ingver	87	0	0	CI-2	86,7***	0,0001
Poepar	10	7	0	CI-2	10,3 ns	0,1984
Myrgla	49	1	0	CI-2	49,3***	0,0001
Pousal	40	0	0	CI-2	40***	0,0001
Sebbra	28	21	0	CI-2	27,8**	0,0072
Teraus	43	0	0	CI-2	43,3***	0,0001
Apulei	0	20	2	CI-1	19,9**	0,0032

(Continuação da tabela 2)

Espécie ¹	Val-Ind por CI (%)			Classe	Val-Ind ⁰ (%)	P
	2	1	0			
Cassil	0	31	3	CI-1	30,8***	0,0001
Choobt	18	25	0	CI-1	25,2**	0,0074
Chrgon	0	17	14	CI-1	17,3 ns	0,0755
Citsin	3	16	0	CI-1	15,6*	0,0265
Diasor	0	19	5	CI-1	19*	0,0156
Eughie	5	18	0	CI-1	18,4**	0,0096
Eugsub	0	48	0	CI-1	48,3***	0,0001
Gymcon	0	26	20	CI-1	25,6*	0,0242
Ingmar	1	64	9	CI-1	64,3***	0,0001
Loncam	0	12	7	CI-1	11,7 ns	0,199
Luediv	4	41	0	CI-1	41,1***	0,0001
Matela	25	27	0	CI-1	27,2*	0,01
Myrloe	0	28	1	CI-1	28,1***	0,0004
Pliriv	0	11	3	CI-1	11,3 ns	0,1285
Sebcom	12	46	2	CI-1	45,5***	0,0001
Tricat	4	39	7	CI-1	38,9***	0,0005
Alctri	0	0	23	CI-0	23***	0,0009
Necmeg	0	1	35	CI-0	34,8***	0,0002
Sorbon	0	31	43	CI-0	42,7***	0,0002
Tricla	0	2	53	CI-0	53,4***	0,0001

¹ Os nomes das espécies foram abreviados. Nomes completos na tabela 1.

¹ Species names are shortened. Full names are presented in the table 1.

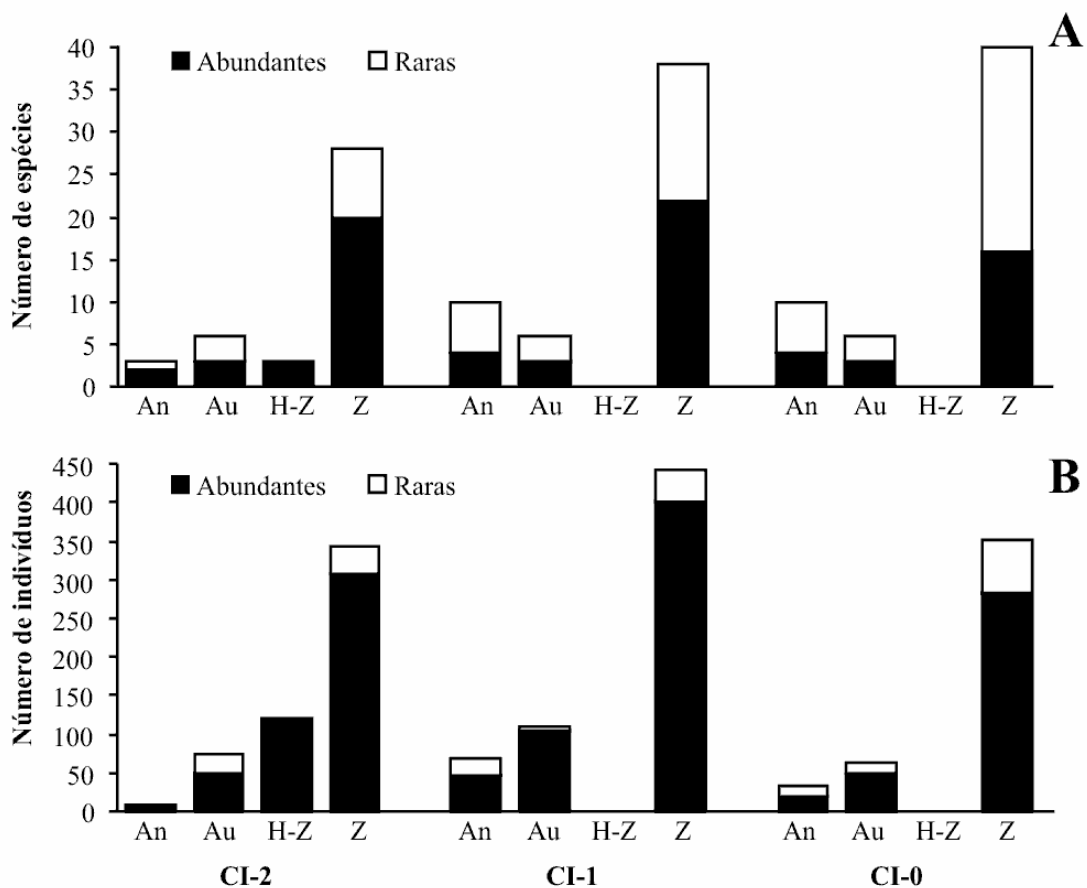


Figura 1. Estratégias de dispersão do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha sob diferentes freqüências de inundação, rio Uruguai, sul do Brasil. É mostrada a contribuição de espécies abundantes e raras. A, número de espécies de diferentes síndromes; B, número de indivíduos de diferentes síndromes. (An = anemocoria; Au = autocoria; H-Z = hidrocoria-zoocoria; Z = zoocoria; CI-2 = inundações freqüentes; CI-1 = inundações ocasionais; CI-0 = inundações raras).

Figure 1. Tree species dispersal strategies in a riverside forest under different flooding frequencies, Rio Uruguai, Southern Brazil. The contibution of abundant and rare species is shown. A, number of species in different syndromes; B, number of individual in different syndromes. (An = anemochory; Au = autochory; H-Z = hydrochory-zoochory; Z = zoochory; CI-2 = frequent flooding; CI-1 = occasional flooding; CI-0 = scarce flooding).

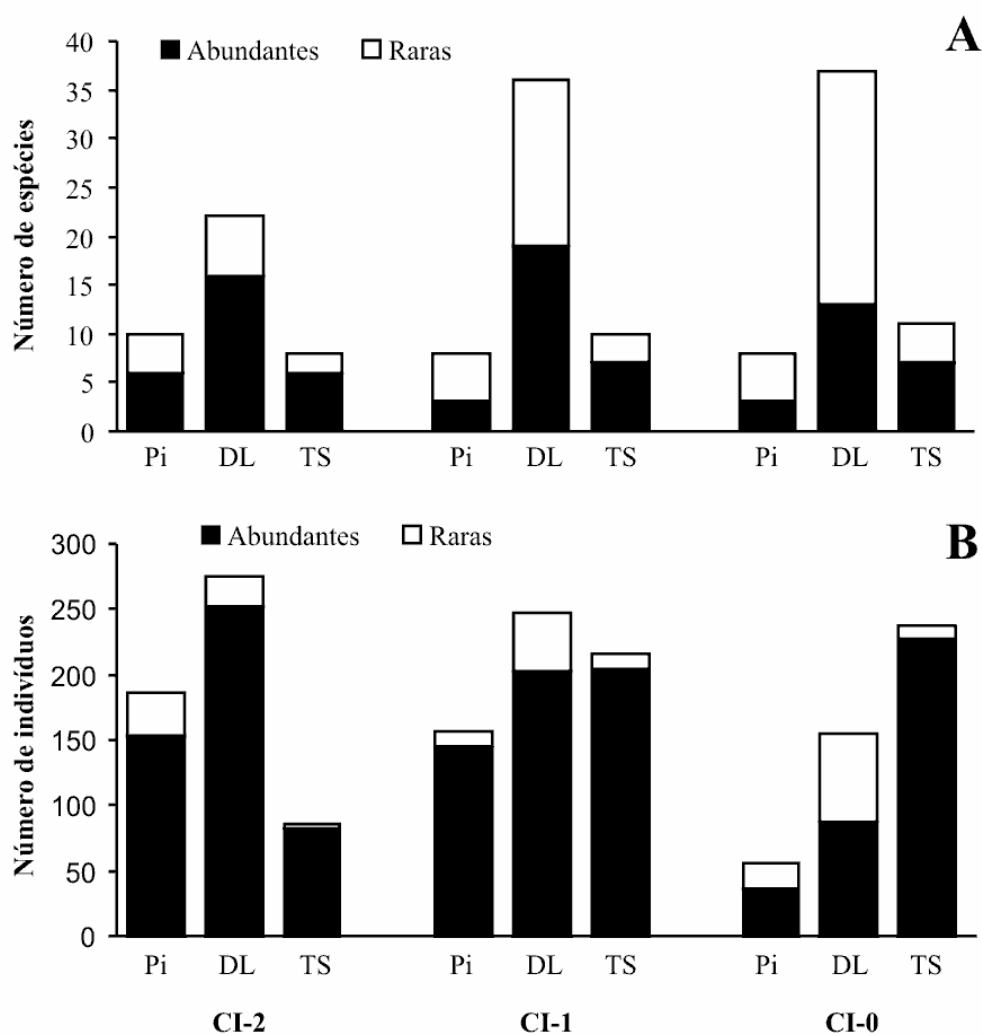


Figura 2. Estratégias de estabelecimento do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha sob diferentes níveis de inundação, rio Uruguai, sul do Brasil. É mostrada a contribuição de espécies abundantes e raras. A: espécies de diferentes estratégias de estabelecimento; B: indivíduos de diferentes estratégias de estabelecimento. (Pi = pioneira; DL = dependente de luz; TS = tolerante à sombra; CI-2 = inundações freqüentes; CI-1 = inundações ocasionais; CI-0 = inundações raras).

Figure 2. Tree species establishment strategies in a riverside forest under different flooding frequencies, Rio Uruguai, Southern Brazil. The contribution of abundant and rare species is shown. A, species in different strategies; B, individual in different strategies. (Pi = pioneer species; DL = light demanding; TS = shade tolerant; CI-2 = frequent flooding; CI-1 = occasional flooding; CI-0 = scarce flooding).

3. Conclusões

O presente estudo pretendeu agregar conhecimentos sobre as florestas ribeirinhas do sul do Brasil. Destacam-se os padrões revelados em relação à estrutura da floresta, que pode ser definida como resultante das diferenças na elevação dos sítios. Contudo, a relação da elevação com a vegetação é indireta, por meio de alterações no regime de distúrbios naturais. Nas áreas baixas, os distúrbios são mais freqüentes, estando representados principalmente pelas inundações, que acabam resultando, principalmente, na seleção de espécies pioneiras e secundárias dependentes de luz. A hidrocoria nestes sítios é relativamente comum, não ocorrendo nos trechos adjacentes, de maior elevação, embora uma prospecção da importância real da síndrome seja necessária. As áreas mais elevadas possuem aspectos relacionados com a floresta de interflúvio da região, dentre eles, a maior contribuição da estratégia de estabelecimento ‘secundária tolerante à sombra’, e uma dominância ecológica mais acentuada, revelada pela presença de poucas espécies abundantes.

As áreas com regime de distúrbio moderado, ou seja, inundações ocasionais, possui numerosas peculiaridades, dentre elas, maior riqueza e diversidade (índice de Shannon) de espécies, maior equilíbrio entre as estratégias de estabelecimento e maior número de espécies indicadoras. Todas essas características definem o trecho como extremamente importante não apenas por permitir a coexistência de espécies das áreas baixas e das áreas elevadas, mas também propiciar condições ambientais para a especialização de determinadas espécies.

As alterações estruturais marcantes, mudanças nos padrões de diversidade, espécies ambiente-específicas e diferentes contribuições das categorias ecológicas avaliadas, conferem à formação florestal elevada complexidade. Porém, a dependência dos padrões encontrados com o regime de distúrbios pontua uma fragilidade latente que merece maior atenção na definição de áreas prioritárias à conservação. Infelizmente, nossas florestas ribeirinhas têm sido perdidas muito mais rapidamente do que a possibilidade de compilar informações sobre sua subsistência.

4. Perspectivas futuras

Estudos para complementar os conhecimentos atuais sobre as florestas ribeirinhas sul-brasileiras envolvem o conhecimento do regime hidrológico (As inundações são cíclicas? Qual o tempo de recorrência de inundações de diferentes magnitudes?), da regeneração natural das espécies (A regeneração das espécies depende do regime de distúrbios? Existe mortalidade diferencial de espécies em áreas freqüentemente inundadas?), da germinação e do estabelecimento natural (A

germinação é afetada pela deposição de serapilheira e pelas inundações? O estabelecimento inicial é diferenciado pelas inundações?), da fenologia das espécies (Existe sincronia das fenofases relacionada aos ciclos de cheias?), da adaptação dos diásporos (Os diásporos possuem diferentes habilidades de flutuação e viabilidade após encharcamento?), da estrutura da vegetação em escala regional (Existem diferenças estruturais em função da forma ou da face de exposição solar dos vales? Diferenças geomorfológicas podem causar alterações na estruturação da vegetação? Os barramentos hidrelétricos podem reduzir a conectividade e assim gerar alterações na vegetação?), entre outros.

5. Referências gerais

- Alvarez, M.E. & Cushman, J.H. 2002. Community level consequences of a plant invasion: effects on three habitats in coastal California. **Ecological Applications** **12**: 1434-1444.
- Andersson, E.; Nilsson, C. & Johansson, M.E. 2000. Effects of river fragmentation on plant dispersal and riparian flora. **Regulated Rivers: Research & Management** **16**: 83-89.
- Blom, C.W.P.M. & Voeselek, L.A.C.J. 1996. Flooding: the survival strategies of plants. **Tree** **11**(7): 290-295.
- Désilets, P. & Houle, G. 2005. Effects of resource availability and heterogeneity on the slope of the species-area curve along a floodplain-upland gradient. **Journal of Vegetation Science** **16**: 487-496.
- Dynesius, M. & Nilsson, C. 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. **Science** **266**: 753-762.
- Ernst, K.A. & Brooks, J.R. 2003. Prolonged flooding decreased stem diversity, tree size and shifted composition towards clonal species in a central Florida hardwood swamp. **Forest Ecology and Management** **173**: 261-279.
- Ferreira, A.B.H. 2001. **Novo Aurélio século XXI**: o dicionário da língua portuguesa. Rio de Janeiro, Editora Nova Fronteira.
- Jansson, R.; Nilsson, C.; Dynesius, M. & Andersson, E. 2000a. Effects of river regulation on river-margin vegetation: a comparison of eight boreal rivers. **Ecological Applications** **10**: 203-224.
- Jansson, R.; Nilsson, C. & Renöfält, B. 2000b. Fragmentation of riparian floras in rivers with multiple dams. **Ecology** **81**: 899-903.
- Joly, C.A.; Spigolon, J.R.; Lieberg, S.A.; Salis, S.M. de; Aidar, M.P.M.; Metzger, J.P.W.; Zickel, C.S.; Lobo, P.C.; Shimabukuro, M.T.; Marques, M.C.M. & Salino, A. Projeto Jacaré-Pepira – O

- desenvolvimento de um modelo de recomposição da mata ciliar com base na florística regional. In: Rodrigues, R.R. & Leitão-Filho, H.F. (eds). **Matas ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo, Universidade de São Paulo.
- Johnson, W.B.; Sasser, C.E. & Gosselink, J.G. 1985. Succession of vegetation in an evolving river delta, Atchafalaya Bay, Louisiana. **Journal of Ecology** **73**(3): 973-986.
- Kalliola, R.; Salo, J.; Puhakka, M. & Rajasilta, M. 1991. New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the western Amazon floodplains. **Journal of Ecology** **79**(4): 877-901.
- Latterell, J.J.; Bechtold, J.S.; O'Keefe, T.C.; Van Pelt, R. & Naiman, R.J. 2006. Dynamic patch mosaics and channel movement in an unconfined river valley of the Olympic Mountains. **Freshwater Biology** **51**: 523-544.
- Naiman, R.J. & Décamps, H. 1997. The ecology of interfaces: riparian zones. **Annual Review of Ecology and Systematics** **28**: 621-658.
- Naiman, R. J.; Fetherston, K. L.; McKay, S. J.; Chen, J. 1998. Riparian forests. Pp. 289-323. In: Naiman, R. J. & Bilby, R. E. (eds). **River ecology and management: lessons from the Pacific Coastal Ecoregion**. New York, Springer-Verlag.
- Nilsson, C. & Svedmark, M. 2002. Basic principles and ecological consequences of changing water regimes: riparian plant communities. **Environmental Management** **30**: 468-480.
- Poff, N.L.; Allan, J.D.; Bain, M.B.; Karr, J.R.; Prestergaard, K.L.; Richter, B.D.; Sparks, R.E. & Stromberg, J. 1997. The natural flow regime. A paradigm for river conservation and restoration. **Bio Science** **47**: 769-784.
- Renöfält, B.M.; Jansson, R. & Nilsson, C. 2005. Spatial patterns of plant invasiveness in a riparian corridor. **Landscape Ecology** **20**: 165-176.
- Rodrigues, R.R. 2001. Florestas ciliares? Uma discussão nomenclatural das formações ciliares. Pp. 91-99. In: Rodrigues, R.R. & Leitão-Filho, H.F. (eds). **Matas ciliares: conservação e recuperação**. São Paulo, Universidade de São Paulo.
- SEMA - Secretaria do Meio Ambiente. 2005. Plano de manejo do Parque Estadual do Turvo. Porto Alegre, Divisão de Unidades de Conservação do Estado do Rio Grande do Sul.
- Sharitz, R. R.; Boring, L. R.; Van Lear, D. H. & Pinder, J. E. 1992. Integrating ecological concepts with natural resource management of southern forests. **Ecological Applications** **2**: 226-237.
- Tabacchi, E.; Correl, D.L.; Hauer, R.; Pinay, G.; Planty-Tabacchi, A. & Wissmar, R.C. 1998. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. **Freshwater Biology** **40**: 497-516.

Ward, J.V.; Tockner, K.; Arscott, D.B. & Claret, C. 2002. Riverine landscape diversity. **Freshwater Biology** 47: 517-539.

Xiong, S.; Johansson, M.E.; Hughes, F.M.R.; Hayes, A.; Richards, K.S. & Nilsson, C. 2003. Interactive effects of soil moisture, vegetation canopy, plant litter and seed addition on plant diversity in a wetland community. **Journal of Ecology** 91: 976-986.