

KELLY GERONAZZO MARTINS

DINÂMICA TEMPORAL DA VEGETAÇÃO E DA DECOMPOSIÇÃO DA  
SERAPILHEIRA EM SUCESSÃO SECUNDÁRIA DA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL  
DO BRASIL

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, Setor de Ciências Agrárias, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Engenharia Florestal, Área de Concentração: Conservação da Natureza.

Orientador: Professor Doutor Renato Marques  
Co-orientadora: Professora Doutora Márcia  
Cristina Mendes Marques.

**CURITIBA**  
**2012**

Ficha catalográfica elaborada por Denis Uezu – CRB 1720/PR

Martins, Kelly Geronazzo

Dinâmica temporal da vegetação e da decomposição da serapilheira em sucessão secundária da floresta atlântica do sul do Brasil / Kelly Geronazzo Martins. – 2012

110 f. : il.

Orientador: Prof. Dr. Renato Marques

Coorientadores: Profa. Dra. Márcia Cristina Mendes Marques

Tese (doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal. Defesa: Curitiba, 30/08/2012.

Área de concentração: Conservação da Natureza.

1. Sucessão ecológica. 2. Comunidades vegetais - Paraná. 3. Resiliência da floresta. 4. Serapilheira - Paraná. 5. Solos florestais - Paraná. 6. Teses. I. Marques, Renato. II. Marques, Márcia Cristina Mendes. III. Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias. IV. Título.

CDD – 581.524

CDU – 634.0.181.32




Universidade Federal do Paraná  
Setor de Ciências Agrárias - Centro de Ciências Florestais e da Madeira  
Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal


**PARECER**


Defesa nº. 938


A banca examinadora, instituída pelo colegiado do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, do Setor de Ciências Agrárias, da Universidade Federal do Paraná, após arguir o(a) doutorando(a) *Kelly Geronazzo Martins* em relação ao seu trabalho de tese intitulado "**DINÂMICA TEMPORAL DA VEGETAÇÃO E DA DECOMPOSIÇÃO DA SERAPILHEIRA EM SUCESSÃO SECUNDÁRIA DA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL**", é de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do(a) acadêmico(a), habilitando-o(a) ao título de *Doutor* em Engenharia Florestal, área de concentração em **CONSERVAÇÃO DA NATUREZA**.

  
**Dr. Ricardo Miranda de Brites**  
Sociedade de Pesquisa da Vida Selvagem - SPVS  
Primeiro examinador

  
**Dr. Kauana Melissa Cunha Dickow**  
Fundação Universidade do Contestado  
Segundo examinador

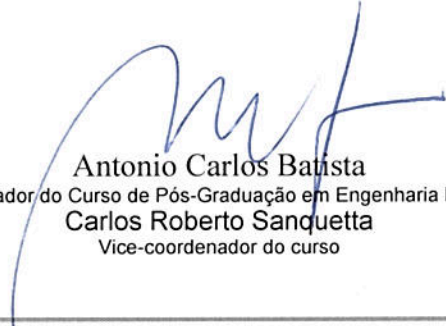
  
**Dr. Vânia Rossetto Marcelino**  
Universidade Estadual do Centro-Oeste - UNICENTRO  
Terceiro examinador

  
**Dr. Franklin Galvão**  
Universidade Federal do Paraná  
Quarto examinador

  
**Dr. Renato Marques**  
Universidade Federal do Paraná  
Orientador e presidente da banca examinadora



Curitiba, 30 de agosto de 2012.

  
**Antonio Carlos Batista**  
Coordenador do Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal  
**Carlos Roberto Sanquetta**  
Vice-coordenador do curso

Aos meus pais: Emerson Gonçalves Martins,  
Dilma Aparecida Geronazzo Martins e  
irmãos: Karin, Emerson e Rafael.

**DEDICO**

## **Agradecimentos**

Agradeço ao meu orientador, professor Renato Marques, pela orientação, confiança, paciência e aprendizado durante os anos de convivência, e também pela oportunidade de realização deste trabalho junto ao projeto SOLOBIOMA.

À professora Márcia Cristina Mendes Marques pela valiosa co-orientação e ensinamentos desde o início da minha vida acadêmica.

Ao professor Carlos Bruno Reissmann, pelo aprendizado e atenção sempre que requerido.

Aos professores Martina Roß-Nickoll e Richard Ottermanns, pelos ensinamentos durante minha estada na Alemanha.

Aos membros da Banca examinadora pelas correções e preciosas sugestões

Ao Stefan Meyer que me acolheu em sua casa em Aachen e ao Philipp W. Hopp

Ao Urs Christian Gießelmann, pelas saídas a campo e as outras tantas horas de discussões sobre diversidade, litterbags e florestas tropicais.

A Karin Andressa Wilsek pela paciência e escuta durante todos os dez anos de convívio.

A Angela Michelato e André Pasdiora, que me ajudaram, acompanharam e aguentaram durante toda a minha vida acadêmica.

Aos meus sobrinhos Gabriela e Kaléo, pois eles tornaram boa parte dos meus dias mais divertida e agradável.

Aos amigos Wanessa Bujokas, Ligia Souza, Petra Schmidt, Gustavo Pacheco, Tomaz Longhi, Everaldo dos Santos, Rafaelo Balbinot, Daniel Resende, e Cristine Gobel Donha, que de alguma forma ajudaram no desenvolvimento deste trabalho.

Ao pessoal da SPVS, pela ajuda nos levantamentos de campo, em especial aos “mateiros” João Maria dos Santos, Jandir da Veiga, Vandir da Veiga e João Carlos Rodrigues Pontes que me acompanharam em muitas das minhas andanças pela reserva e por tudo que me ensinaram em campo.

Ao senhor Wilson Caran, pela amizade, companhia e apoio nas fases de campo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal pela oportunidade de realização deste trabalho.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Ao CNPq pela bolsa de DTI, que viabilizou meu treinamento em Aachen.

A turma de quatro patas:

Colerinha, Pitchula, Janaina, Luigi, Jack, Flavio e Mya.

Ao meu Jeep 1.0 (negão) que me salvou de muitas roubadas no mato.

Finalmente a minha família pelo amor incondicional.

## **BIOGRAFIA DO AUTOR**

Kelly Geronazzo Martins, filha de Emerson Martins e Dilma Geronazzo Martins, nasceu em Starkville, Mississippi no dia 18 de fevereiro de 1977; aos oito meses de idade retornou com seus pais para o Brasil. Morou 2 anos na cidade de Curitiba e mais um ano em Passo Fundo, no Rio Grande do Sul. Aos quatro anos de idade passa a morar em Ponta Grossa, onde estudou no Colégio Santa Ana até a sexta série do ensino fundamental. Mudou-se para Curitiba com seus pais em 1989 onde finalizou o ensino médio e em 1996 passou a cursar Ciências Biológicas na Universidade Federal do Paraná. Concluiu a graduação em fevereiro de 2001. Em 2002 iniciou o mestrado em Ciências do Solo da UFPR. Sua dissertação versou sobre “Deposição e Decomposição de Serapilheira sobre Solos Hidromórficos na Estação Ecológica da Ilha do Mel PR”. Em junho de 2004 concluiu o mestrado. Em 2007 ingressou como pesquisadora no Projeto SOLOBIOMA, um projeto teuto-brasileiro, dentro do PROGRAMA CIÊNCIA E TECNOLOGIA PARA A MATA ATLÂNTICA. Em 2008 ingressou no doutorado em Engenharia Florestal da UFPR, área de concentração Conservação da Natureza. Ainda no ano de 2008 viajou para Aachen, na Alemanha, onde permaneceu por três meses estudando análise multivariada na universidade desta cidade. Entre 2009 e 2011, publicou três artigos, sendo dois em revistas de qualis A1 e outro em revista B2, segundo a classificação da CAPES. Em agosto de 2011 passou em primeiro lugar no concurso para professor substituto em Engenharia Ambiental da UNICENTRO, para lecionar disciplinas voltadas à gestão ambiental. Em agosto de 2012 concluiu o doutorado.

*Existe uma teoria que diz que, se um dia alguém descobrir exatamente para que serve o Universo e por que ele está aqui, ele desaparecerá instantaneamente e será substituído por algo ainda mais estranho e inexplicável.*

*Existe uma segunda teoria que diz que isso já aconteceu.*

O Guia do Mochileiro das Galáxias – O Restaurante no Fim do Universo.  
Douglas Adams.



## SUMÁRIO

### CAPÍTULO 1.

1.1 INTRODUÇÃO GERAL	1
1.2. MATERIAL E MÉTODOS	4
1.2.1. Localização da área de estudo	4
1.2.2. Clima	6
1.2.3. Geomorfologia	7
1.2.4. Solos	8
1.2.5. Vegetação	10
1.2.5.1. Amostragem Florística e Fitossociológica	12
1.2.6. Ensaio de decomposição	15

REFERÊNCIAS	17
-------------	----

### CAPÍTULO 2.

CARACTERIZAÇÃO DE ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DA FLORESTA OMBROFILA Densa NO PARANÁ-BRASIL.	20
---	----

Resumo	20
Abstract	21

2.1. INTRODUÇÃO	22
-----------------	----

2.2. MATERIAL E MÉTODOS	23
-------------------------	----

2.2.1. Localização e caracterização da área de estudo	23
2.2.2. Caracterização fitossociológica e de grupos funcionais	25
2.2.3. Análises de dados	26

2.3. RESULTADOS	27
-----------------	----

2.3.1. Florística	27
2.3.2. Agrupamentos florísticos	32
2.3.3. Espécies zoocóricas e intolerantes à sombra ao longo das parcelas	35

2.4. DISCUSSÃO	35
----------------	----

2.5. CONCLUSÕES	38
-----------------	----

REFERÊNCIAS	39
-------------	----

Apendice 2.1	43
--------------	----

## CAPÍTULO 3.

### TRAJETÓRIAS SUCESSIONAIS DE COMUNIDADES VEGETAIS EM DIFERENTES TIPOS DE SOLO DA FLORESTA ATLÂNTICA. 55

Resumo 55  
Abstract 56

#### 3.1. INTRODUÇÃO 57

#### 3.2. MATERIAL E MÉTODOS 59

3.2.1 Área de estudo 59

3.2.2. Delineamento amostral 60

3.2.3. Coleta e análise de solos 61

3.2.4. Levantamento da vegetação 62

3.2.5. Análise de dados 62

#### 3.3. RESULTADOS 64

3.3.1. Solos 64

3.3.2. Diversidade e estrutura da composição florística. 66

3.3.3. Relações entre composição florística e características do solo 71

#### 3.4. DISCUSSÃO 73

#### 3.5. CONCLUSÃO 77

#### REFERÊNCIAS 78

Apêndice 3.1 84

Apêndice 3.2 85

## CAPÍTULO 4.

### LACK OF HOME-FIELD ADVANTAGE IN THE DECOMPOSITION OF LEAF LITTER IN THE ATLANTIC RAINFOREST 86

Abstract 86

#### 4.1. INTRODUCTION 87

4.2.1. Experimental setup 89

4.2.2. Data analysis 91

#### 4.3 RESULTS 93

#### 4.4. DISCUSSION 97

#### REFERENCES 101

Supplementary material 105

CAPÍTULO 5.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

108

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1.

FIGURA 1.1 LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO: BRASIL, ESTADO DO PARANÁ, ANTONINA E RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA. ADAPTADO DE BORGIO 2010..5

FIGURA 1.2 DADOS HISTÓRICOS DA PRECIPITAÇÃO E TEMPERATURA MÉDIA (a) E DO ANO DE 2008 (b) DA ESTAÇÃO METEOROLÓGICA DE ANTONINA, PR. (FONTE: SIMEPAR, 2009).....6

FIGURA 1.3 LOCALIZAÇÃO DOS SÍTIOS DE ESTUDO, ONDE 1 = 9-11 ANOS; 2 = 15-20 ANOS; 3 = 40-55 ANOS; 4 >100ANOS QUE COMPÕEM AS CRONOSEQUÊNCIAS EM CAMBISSOLO (CIRCULOS BRANCOS) E GLEISSOLO (CIRCULOS PRETOS) NA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA EM ANTONINA – PARANÁ - BRASIL. ADAPTADO DE BIHN *et al.*, 2008 E HOPP *et al.*, 2010. ....12

FIGURA 1.4 PARCELAS JUSTAPOSTAS DELIMITADAS POR BARBANTES E ESTACAS DE PVC (A); EXEMPLAR DE UM INDIVÍDUO ARBÓREO MARCADO COM PLACA DE ALUMÍNIO (B); NA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA – ANTÔNINA – PARANÁ - BRASIL.....13

FIGURA 1.5 COLETA NA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA – ANTÔNINA – PARANÁ- BRASIL E PREPARO DE MATERIAL BOTÂNICO PARA POSTERIOR IDENTIFICAÇÃO.....14

FIGURA 1.6 - SACOS DE DECOMPOSIÇÃO (*LITTERBAGS*) COM DIFERENTES ABERTURAS DA MALHA (5 mm e 20 µm), ALOCADOS EM DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS NA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA – PARANÁ - BRASIL.....16

### CAPÍTULO 2.

FIGURA 2.1 CLASSIFICAÇÃO DAS PARCELAS AMOSTRAIS EM CAMBISSOLO E GLEISSOLO EM QUATRO AGRUPAMENTOS FLORÍSTICOS NA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA DA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA PARANÁ-BRASIL.34

FIGURA 2.2 MÉDIA, MEDIANA E DESVIO PADRÃO DA PORCENTAGEM DE INDIVÍDUOS TOLERANTES A SOMBRA (A E B) E ZOOCÓRICOS (C E D) EM CAMBISSOLO-CA (A E C) E GLEISSOLO-GL (B E D), DE PARCELAS NA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA DA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA PARANÁ-BRASIL. ....35

### CAPÍTULO 3.

FIGURA 3.1 ANÁLISE DE COMPONENTES PRINCIPAIS (ACP) DOS ATRIBUTOS PEDOLÓGICOS DAS ÁREAS FLORESTAIS SUCESSIONAIS (1=9-11; 2=15-20; 3= 40-55; 4 >100 ANOS APÓS O DISTÚRBO) EM DIFERENTES TIPOS DE SOLO (CÍRCULOS

CINZA: GLEISSOLO; CÍRCULOS PRETOS: CAMBISSOLO) NA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL.....65

FIGURA 3.2 MÉDIAS E DESVIOS PADRÕES DA RIQUEZA (A), DENSIDADE (B) E ÁREA BASAL (C) EM 1000M<sup>2</sup> DE ÁREAS FLORESTAIS SUCESSIONAIS EM CAMBISSOLO (LINHAS CHEIAS) E GLEISSOLO (LINHAS PONTILHADAS), NA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL.....70

FIGURA 3.3 ANÁLISE DE CORRESPONDÊNCIA CANÔNICA (ACC), EFETUADA COM A MATRIZ DE ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS E OS ATRIBUTOS PEDOLÓGICOS DE DOIS TIPOS DE SOLO (GLEISSOLO CÍRCULOS CINZA E CAMBISSOLO CÍRCULOS PRETOS), EM ÁREAS SUCESSIONAIS (1= 9-11ANOS; 2=15-20ANOS; 3=40-55ANOS; 4>100 ANOS) DA FLORESTA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL.....72

#### CAPÍTULO 4.

FIGURE 4.1 DIFFERENCE BETWEEN LEAF LITTER DECOMPOSITION WITH AND WITHOUT INVERTEBRATES FOR ALL MIXTURES AVERAGED OVER SITES. MIXTURES A1–A3 ORIGINATE FROM SITES OF SUCCESSIONAL STAGE A, MIXTURES M1–M3 ORIGINATE FROM SITES OF SUCCESSIONAL STAGE M, AND MIXTURES F1–F3 ORIGINATE FROM SITES OF SUCCESSIONAL STAGE F. BLACK BARS: WITHOUT MACRO-INVERTEBRATES; GREY BARS: WITH MACRO-INVERTEBRATES; ERRORS ARE STANDARD DEVIATION; ASTERISKS INDICATE SIGNIFICANCE.....95

FIGURE 4.2 DIFFERENCE BETWEEN DECOMPOSITION WITH AND WITHOUT INVERTEBRATES FOR ALL SITES AVERAGED OVER MIXTURES. SITES A1–A3 ARE IN SUCCESSIONAL STAGE A, SITES M1–M3 ARE SUCCESSIONAL STAGE M, AND SITES F1–F3 ARE SUCCESSIONAL STAGE F. BLACK BARS: WITHOUT MACRO-INVERTEBRATES; GREY BARS: WITH MACRO-INVERTEBRATES; ERRORS ARE STANDARD DEVIATION.....95

FIGURE 4.3 MEAN ADDITIONAL DECOMPOSITION AT HOME (ADH) AS A PERCENTAGE OF THE INITIAL LITTER MASS FOR EACH SITE (4 REPLICATES); A) WITH MACRO- AND MESOINVERTEBRATES AND B) WITHOUT MACRO- AND MESOINVERTEBRATES; ERRORS ARE STANDARD DEVIATION; ASTERISKS INDICATE SIGNIFICANT DEVIATION FROM ZERO.....96

FIGURE 4.4: ADDITIONAL DECOMPOSITION AT HOME (ADH) AS A PERCENTAGE OF THE INITIAL LITTER MASS BETWEEN DIFFERENT SUCCESSIONAL STAGES, AVERAGED OVER 3 SITES WITH 4 REPLICATES EACH, AND WITH AND WITHOUT MACRO- AND MESOINVERTEBRATES. THE FIRST LETTER REFERS TO THE SUCCESSIONALS STAGE OF THE LEAF LITTER IN THE LITTER BAG AND THE SECOND LETTER REFERS TO SUCCESSIONAL STAGE OF THE SITE ON WHICH THE LITTER BAG WAS PLACED. FOR EXAMPLE, A\_M INDICATES HFA OF LEAF LITTER OF SUCCESSIONAL STAGE A ON SITES OF SUCCESSIONAL STAGE M. ERRORS ARE STANDARD DEVIATION.....97

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 2.

TABELA 2.1 ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA DA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA, ANTONINA, PARANÁ, BRASIL, COM RESPECTIVOS NOMES VULGARES, SÍNDROME DE DISPERSÃO (ZOO – ZOOCORIA, ANE – ANEMOCORIA, AUT – AUTOCORIA), CATEGORIA ECOLÓGICA – CE (NT-NÃO TOLERANTE À SOMBRA; T-TOLERANTE À SOMBRA).....28

### CAPÍTULO 3.

TABELA 3.1 CORRELAÇÃO DOS ATRIBUTOS PEDOLÓGICOS COM AS COMPONENTES PRINCIPAIS, DE AMOSTRAS COLETADAS EM ÁREAS FLORESTAIS SUCESSIONAIS NA FLORESTA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL.....66

TABELA 3.2 RIQUEZA OBSERVADA E ESTIMADA (CHAO 1 E *BOOTSTRAP*) E DIVERSIDADE DE SHANNON ( $H'$ ) EM ÁREAS FLORESTAIS SUCESSIONAIS E DIFERENTES TIPOS DE SOLO NA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL (1 = 9-11 ANOS; 2 = 15-20 ANOS; 3 = 40-55 ANOS; 4 = >100 ANOS).....67

TABELA 3.3 ANÁLISE DE VARIÂNCIA PERMUTANCIONAL NÃO PARAMÉTRICA MULTIVARIADA (NPMANOVA OU PERMANOVA) DA ABUNDÂNCIA E DA RIQUEZA DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM ÁREAS SUCESSIONAIS NA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL.....68

TABELA 3.4 ANÁLISE DE VARIÂNCIA COM DOIS FATORES (TIPO DE SOLO E IDADE DO FRAGMENTO APÓS O DISTÚRPIO) PARA A RIQUEZA, DENSIDADE E ÁREA BASAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM ÁREAS SUCESSIONAIS NA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL. ....69

TABELA 3.5 ANÁLISE DE CORRESPONDÊNCIA CANÔNICA (ACC), EFETUADA COM A MATRIZ DE ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS E OS ATRIBUTOS PEDOLÓGICOS DE DOIS TIPOS DE SOLO (GLEISSOLO E CAMBISSOLO) EM ÁREAS SUCESSIONAIS DA FLORESTA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL.....73

### CAPÍTULO 4.

TABLE 4.1 THE EFFECTS OF MESH SIZE (COARSE AND FINE) AND HOME VERSUS AWAY (1, DECOMPOSITION AT HOME; 2, DECOMPOSITION AT A DIFFERENT SITE OF THE SAME SUCCESSIONAL STAGE; AND 3, DECOMPOSITION AT A DIFFERENT SITE OF A DIFFERENT SUCCESSIONAL STAGE) AND ITS INTERACTION ON DECOMPOSITION RATES. THE EFFECTS WERE TESTED USING A GLM WITH TYPE I SUM OF SQUARES.....94

## LISTA DE ABREVIATURAS

ACC	Análise de correspondência canonica
Acniarbo	<i>Acnistus arborescens</i> Schtdl.
ACP	Análise de componentes principais
Albiedwa	<i>Albizia edwallii</i> (Hoehne) Barneby & J.Grimes
Alchglan	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp
Alchtrip	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.
Alib	<i>Alibertia</i> sp
Alopedul	<i>Alophylus edulis</i> (A. St.-Hil.) Radlk.
Amaigua	<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.
Andianth	<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) Benth.
Annocaca	<i>Annona caccans</i> Warm.
Anno	<i>Annona</i> sp1
Annosqua	<i>Annona squamosa</i> L.
Apoc	Apocynaceae
Astracul	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret
Attadubi	<i>Attalea dubia</i> (Mart.) Burret
Bactseto	<i>Bactris setosa</i> Mart.
Bathust	<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K.Schum
Bauhforf	<i>Bauhinia forficata</i> Link
Brosract	<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg
Buchklei	<i>Buchenavia kelinii</i> (Vell.) Mart.
CA	Cambissolo
Cabrcañj	<i>Cabrlea canjerana</i> (Vell.) Mart.
Calyluci	<i>Calyptranthes lucida</i> (Berg) Legrand
Caly	<i>Calyptranthes</i> sp.
Campneri	<i>Campomanesia neriiflora</i> (Berg) Nied.
Capsdini	<i>Capsicodendron dinisii</i> (Schwacke) Occh.
Cariestr	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze
Casedeca	<i>Casearia decandra</i> Jacq.
Caseobli	<i>Casearia obliqua</i> Spreng.
Casesylv	<i>Casearia sylvestris</i> Sw
Cecrglaz	<i>Cecropia glaziovi</i> Snethl
Cecrpach	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul
Cedrfiss	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.
Citrreti	<i>Citrus reticulata</i> Blanco
Cletscab	<i>Clethra scabra</i> Pers.
Cordsell	<i>Cordia sellowiana</i> Cham.
Cousmica	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini
Crypasch	<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez
Crypmosc	<i>Cryptocarya moschata</i> Nees.
Cupaoblo	<i>Cupania oblongifolia</i> Mart
Cybianti	<i>Cybistax antisyphilitica</i> (Mart.) Mart.

Cythmyri	<i>Cytharexylum myrianthum</i> Cham
Didyangu	<i>Didymopanax angustissimum</i> March.
Endlpani	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) Macbr.
ES	Estágio sucessional
Euge	<i>Eugenia</i> sp
Eugeburk	<i>Eugenia burkartiana</i> (D.Legrand) D.Legrand
Eugecand	<i>Eugenia candolleana</i> DC.
Eugecath	<i>Eugenia catharinensis</i> D.Legrand
Eugecera	<i>Eugenia cerasiflora</i> Miq.
Eugemulf	<i>Eugenia multiflora</i> Lam.
Eugemult	<i>Eugenia multicostata</i> Legrand
Eugeumbe	<i>Eugenia umbelliflora</i> O.Berg
Eugeunif	<i>Eugenia uniflora</i> L.
Euph	Euphorbiaceae
Euteedul	<i>Euterpe edulis</i> Mart
Ficuinsi	<i>Ficus insipida</i> Willd
Gallinte	<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms
Garcgard	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi
GL	Gleissolo
Gochpoly	<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less)
Gomiflag	<i>Gomidesia flagellaris</i> Legrand
Gomipalu	<i>Gomidesia palustris</i> (DC.) Legrand
Gomischa	<i>Gomidesia schaueriana</i> Berg
Gomispec	<i>Gomidesia spectabilis</i> Berg
Guapoppo	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz
Guarmacr	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl
Hyerlch	<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão
Ilexdumo	<i>Ilex dumosa</i> Reissek
Ilexthee	<i>Ilex theezans</i> Mart.
Inde1	Indeterminada 1
Indet2	Indeterminada 2
Indet3	Indeterminada 3
Ingaaffi	<i>Inga affinis</i> DC.
Ingaedul	<i>Inga edulis</i> Mart.
Ingalusc	<i>Inga luschnatiana</i> Benth.
Ingamarg	<i>Inga marginata</i> Will.
Jacapube	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.
Laur	Lauraceae
Mach	<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel
Macltinc	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud.
Maprbras	<i>Maprounea brasiliensis</i> A. St.-Hil.
Marlobsc	<i>Marlierea obscura</i> O.Berg
Marlreit	<i>Marlierea reitzii</i> D.Legrand T
Marlsylv	<i>Marlierea sylvatica</i> (O.Berg) Kiaersk.



Marlome	<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.
Mataguaia	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.
Matajugl	<i>Matayba juglandifolia</i> Radlk.
Mico	<i>Miconia</i> sp.
Micocabu	<i>Miconia cabucu</i> Hoehne
Micocinn	<i>Miconia cinerascens</i> var. <i>robusta</i> Wurdack
Micosell	<i>Miconia sellowiana</i> (DC.) Naudin
Mollscho	<i>Mollinedia schottiana</i> Perkins
Mora	Moraceae
Myrcbica	<i>Myrcia bicarinata</i> (Berg) Legrand
Myrofron	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão
Myrscor	<i>Myrsine coriacea</i> R. Br.
Myrsherm	<i>Myrsine hermogenesii</i> (Jung-Mend. & Bernacci) M.F.Freitas & Kin.-Gouv.
Myrt	Myrtaceae
Nectleuc	<i>Nectandra leucantha</i> Nees.
Nectmemb	<i>Nectandra membranacea</i> Griseb.
Nectmoll	<i>Nectandra mollis</i> (Nees).
Nectpube	<i>Nectandra puberula</i> (Schott) Nees
Nectrigi	<i>Nectandra rigida</i> (Kunth) Nees
Ocotalba	<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Mez
Ocotcata	<i>Ocotea catharinensis</i> Mez
Ocotdisp	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees & Mart). Mez
Ocotlaxa	<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez
Ocotodor	<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Howher
Ocotpull	<i>Ocotea pulchella</i> Mart.
Ocottris	<i>Ocotea tristis</i> Mart. Ex Nees
Pachlong	<i>Pachystroma longifolium</i> I.M. Johnst.
Pausmori	<i>Pausandra morisiana</i> (Casar.) Radlk.
Peraglab	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.
Phytdioi	<i>Phytolacca dioica</i> L.
Piptgono	<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) Brenam
Platlorigi	<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel
Podosell	<i>Podocarpus sellowii</i> Klotzsch ex Endl.
Posolati	<i>Posoqueria latifolia</i> Roem. & Schult.
Pourguia	<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.
Pouttort	<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.
Poutveno	<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni
Protklei	<i>Protium kleinii</i> Cuatr.
Prunmyrt	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.
Psedwarm	<i>Pseudopiptadenia warmingii</i> Benth.
Psidcatt	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine
Psidguaj	<i>Psidium guajava</i> L.
Psyc	<i>Psychotria</i> sp.
Psycnuda	<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltld.) Wawra

Psycsute	<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg.
Pterviol	<i>Pterocarpus violaceus</i> Vogel
Quiiglaz	<i>Quiina glaziovii</i> Engl.
Rollseri	<i>Rollinia sericea</i> (R.E. Fries) R.E. Fries
Rubi	Rubiaceae
Rudgiasm	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll. Arg.
Sennmult	<i>Senna multijuga</i> (L.C. Richard) H.S. Irwin & Barneby
Sloagark	<i>Sloanea garckeana</i> K. Schum.
Sloaguaia	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.
Sorobonp	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger et al.
Syagroma	<i>Syagrus rommanzoffiana</i> Cham.
Tabecath	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC.
Tabehept	<i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vellozo) Toledo
Talaovat	<i>Talauma ovata</i> A. St.-Hil.
Tapiguaia	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.
Tetr	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. & Endl.
Tibopulc	<i>Tibouchina pulchra</i> (Cham.) Cogn.
Tibotric	<i>Tibouchina tricopoda</i> (DC.) Baill.
Triclepi	<i>Trichilia lepidota</i> Mart.
Tricsilv	<i>Trichilia silvatica</i> DC.
Verb	Verbenaceae
Virobicu	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.
Vitepoly	<i>Vitex polygama</i> Cham.
Vochbifa	<i>Vochysia bifalcata</i> Warm.
Xylobras	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.
Zantrhoi	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.

## RESUMO

O presente estudo fez parte do projeto teuto-brasileiro SOLOBIOMA II, o qual tinha como objetivo avaliar a qualidade de ecossistemas de florestas secundárias e de seu potencial para conservação da biodiversidade. Neste contexto, este documento é formado por um conjunto de três estudos que versam sobre temas complementares e que tentam explicar as mudanças que ocorrem durante a sucessão secundária na Floresta Ombrófila Densa do Paraná. Primeiramente, efetuou-se uma classificação das parcelas escolhidas para o estudo de fitossociologia mediante a análise de TWINSpan; o objetivo foi comprovar que as áreas compunham cronosequências de estabelecimento e extinção de espécies dominantes. Posteriormente foram relacionados atributos pedológicos e as trajetórias sucessionais do componente arbóreo. A terceira pesquisa investigou a interferência do estágio sucessional na decomposição da serapilheira. Para tanto, 21 sítios, 12 em Cambissolo (CA) e 9 em Gleissolo (GL) que perfazem 4 períodos após o distúrbio (e.g. 9-11; 15-20; 40-55 e >100 anos), cada qual representado por três repetições, foram selecionados mediante o mapeamento da vegetação sobreposto ao mapa de solos e aerofotos de diferentes períodos (1952, 1980 e 2002), além de entrevistas com antigos moradores. Todas as áreas sofreram corte raso da vegetação e uso do solo para pastagem e agricultura, antes do abandono e início da regeneração. Em cada sítio foram alocadas 10 parcelas justapostas de 100m<sup>2</sup>, onde todos os indivíduos com DAP  $\geq$ 4,8cm foram identificados e tiveram seus diâmetros registrados. Paralelamente, análises de solo em três profundidades (0-5; 5-10 e 10-20cm), foram realizadas para determinação de atributos pedológicos (Areia, Silte, Argila, pH, Alumínio, Fósforo, Potássio, Cálcio, Magnésio, Nitrogênio e Carbono). Foi também instalado um ensaio com bolsas de decomposição (*litterbags*), confeccionadas com dois tamanhos de abertura de malha (5 mm e 0,02 mm). Estas bolsas foram preenchidas com serapilheira recém depositada nas áreas de estudo. Para a análise fitossociológica foram amostrados 2,1ha de floresta, onde 3355 indivíduos foram classificados em 151 espécies e 44 famílias. A síndrome de dispersão mais comum foi a zoocoria (46%); as famílias mais representativas foram Myrtaceae e Lauraceae. A classificação das parcelas mediante a TWINSpan se mostrou compatível com a idade estimada das mesmas após o distúrbio. No segundo estudo, os resultados comprovaram que na Floresta Atlântica a composição florística e suas trajetórias ao longo do gradiente sucessional são fortemente influenciadas pelo solo, em especial pela textura e pelo hidromorfismo, onde florestas sobre solos arenosos e hidromórficos apresentaram uma resiliência menor. Portanto, estes atributos devem ser levados em consideração nas medidas de conservação, restauração e manejo dos remanescentes da Floresta Atlântica. Finalmente, no último trabalho, os resultados mostraram que não existe influência pronunciada dos estágios sucessionais na decomposição da serapilheira devido a uma baixa especificidade entre macro e meso-decompositores e a serapilheira produzida, além da aparente elevada capacidade da microbiota do solo adaptar-se a diferentes tipos de substratos.

Palavras chave: Diversidade, trajetórias sucessionais, decomposição, resiliência.

## ABSTRACT

The present study was part of the SOLOBIOMA II project, a German–Brazilian cooperation aiming to evaluate the ecosystem quality of Atlantic secondary rainforests and its potential to the biodiversity conservation. The present document is composed by a set of three studies carried out to explain the changes that can occur during the secondary succession in the Ombrophilous Dense Forest of Paraná. Firstly, a classification was made from the chosen forest plots for the phytosociology study through a TWINSPAN analysis. The goal was to prove that plot areas compose chronosequence of settlement and extinction of dominant species. Afterwards, soil attributes were related to the successional phases of the arboreous component. The third research was performed aiming to understand the interference of the successional stage in the litter decomposition. Therefore, 21 sites, 12 on Cambisol (CA) and 9 on Gleysol (GL) representing 4 periods after disorder. (e.g. 9-11; 15-20; 40-55; and >100 years), were selected with the help of vegetation and soil maps overlapping as well as by the help of aerial photos (different periods - 1952, 1980 e 2002) and also by old residents interviews. All the study areas suffered clear cut and were used for grassland and agriculture before the abandonment and regeneration. On each site were allocated 10 subplots where all individuals with DAP  $\geq$  4,8cm were identified and their diameter recorded. Simultaneously, soil analysis in three depths (0-5; 5-10 e 10-20cm) were made to determine the soil attributes (Sand, Silt, Clay, pH, Aluminum, Phosphorus, Potassium, Calcium, Magnesium, Nitrogen and Carbon). It was also carried out a litterbag trial, which two different mesh sizes (5mm e 0,02mm). These litterbags were filled up with recent felt litter and allocated in the study areas. For the vegetation study it was sampled 2,1ha of forest, and 3355 individuals were classified into 151 species and 44 families. The dispersion syndrome more common was zoochory (46%), and the most representative families were Myrtaceae e Lauraceae. The section's classification with TWINSPAN seemed to be compatible with the estimated age after the disturbing. On the second study the results showed that in Atlantic Rain Forest the floristic composition and its phases along the successional gradient were strongly influenced by the soil, specially by texture and by hydromorphic conditions, where forests on sandy and hydromorphic soils presented lower resilience. Thus, these attributes must be taken into consideration for conservation measures, restoration and conservation of the Atlantic Rain Forest remnants. On the last research, the results showed no influence of the successional phases over litter decomposition due to a low specificity between macro- and meso-decomposers and the litter, and also due to an apparent high adaptation capacity of the soil microbiota to different substrates.

Key Words: Diversity, successional phases, decomposition, resilience.

## 1.1 INTRODUÇÃO GERAL

A Floresta Atlântica brasileira cobria aproximadamente 150 milhões de hectares do território nacional (SOS MATA ATLÂNTICA, 2002). Distribuída em diferentes condições topográficas, pedológicas e climáticas, apresenta uma considerável variedade de fisionomias florestais. Seus limites originais contemplavam áreas em 15 estados (IBGE, 2002), atualmente, segundo trabalho publicado na revista *Biological Conservation*, restam apenas cerca de 16 milhões de hectares (RIBEIRO *et al.*, 2009). Estes últimos autores chegaram à conclusão de que desde o ano 1500 até os dias atuais (ano 2009), a Floresta Atlântica perdeu 88,27% de sua área, restando, portanto, apenas 11,73% de sua cobertura original. É neste espaço que hoje vivem cerca de 70% da população brasileira, aproximadamente 120 milhões de pessoas (METZGER, 2009).

Conhecida mundialmente pela elevada biodiversidade e número de espécies endêmicas, entre elas cerca de 8.000 espécies de árvores (80% do total), 73 de aves (16%), 160 de mamíferos (27%), 60 de répteis (31%) e 153 de anfíbios (60%), encontra-se entre as mais ameaçadas do planeta (MITTERMEIER *et al.*, 2005; METZGER, 2009). Conforme dados do INPE/SOS Mata Atlântica (2008), mesmo com toda a legislação em vigor, atualmente cerca de 350 km<sup>2</sup> de Floresta Atlântica, por ano, são devastados; o que resulta na perda de 0,25% de sua área atual. A regeneração natural destes trechos é, de forma genérica, o foco desta tese.

Patta Pillar (1994) ressalta, em sua revisão, que o estudo científico da sucessão teve início no final do século XIX, mediante o trabalho de Cowles (1899), o qual versava sobre as relações ecológicas da vegetação com as dunas arenosas do lago Michigan. Mas foi com Clementes (1916) que o conceito de sucessão se estabeleceu (PICKETT *et al.*, 2008). Conceituada, primeiramente, como um processo ordenado e previsível, a ideia do que é sucessão passou por muitas modificações até o presente.

Para Clementes (1916), as alterações da vegetação através do tempo representam a história de vida da comunidade em questão; portanto a comunidade vegetal seria um organismo que nasce, cresce, atinge sua maturidade e morre. O início desta “história de vida” ocorreria de diferentes formas, determinadas pelo tipo de solo e distúrbio. Assim as comunidades tenderiam a convergir através da sucessão em direção a uma vegetação clímax cujas características seriam definidas unicamente pelo clima regional.

Gleason (1926) e Tansley (1935) apresentaram ideias sobre sucessão distintas das propostas por Clements. Enquanto Tansley (1935) criticava o monoclímax, apontando que a posição topográfica e a rocha de origem poderiam determinar uma vegetação distinta daquela estabelecida pelo clima da região. Gleason (1926) afirmava que o grau de interação entre as comunidades não é bem definido, pois as espécies apresentam um comportamento individualista e estocástico, sendo que a sobreposição da distribuição das mesmas está associada a resultados fortuitos de suas tolerâncias ambientais.

A visão moderna de sucessão questiona os pontos deterministas, representados principalmente pela previsibilidade e unidirecionalidade, já que a partir da década de 80 os distúrbios passaram a ser considerados fundamentais no processo de sucessão (CONNELL, 1978). Outra situação questionada é o estágio final do processo (*clímax*), sendo atribuída a terminologia floresta madura no lugar de floresta climácica (GLENN-LEWIN *et al.*, 1992).

No conjunto de estudos sobre sucessão secundária da Floresta Atlântica, neste documento apresentado, sucessão significa: mudanças direcionais em função do tempo, após um dado distúrbio (PICKETT; CADENASSO, 2005). Estas mudanças são reflexo de uma matriz de fatores, entre eles: a proximidade a fontes de propágulos, o tamanho do fragmento e a quantidade e intensidade de distúrbios que o mesmo sofreu (HOOPER *et al.*, 2004); além da presença de espécies exóticas e das características pedológicas do sítio.

Considerando que o estabelecimento de cronossequências florestais tem permitido prever parte das modificações na composição florística e demais características da comunidade ao longo do processo de regeneração, e fazer inferências sobre os mecanismos organizadores das transformações (WHITMORE, 1991; MADEIRA *et al.*, 2009), esta tese foi organizada em três capítulos que versam sobre temas complementares e que tentam explicar as mudanças que ocorrem durante a sucessão secundária na Floresta Atlântica do Sul do Brasil. Embora os estudos apresentados sejam complementares, os capítulos 2, 3 e 4 podem ser compreendidos independentemente.

No segundo capítulo avaliamos se as cronossequências selecionadas compõem uma série sucessional e, para tanto, as parcelas e as espécies amostradas em campo foram classificadas. A classificação foi gerada por uma análise multivariada de agrupamento hierárquico (TWINSPAN), a qual foi baseada na matriz da porcentagem de importância de todos os indivíduos amostrados. As espécies representantes de cada agrupamento foram listadas e estas informações foram usadas como parâmetro para os trabalhos de Balbinot (2010) e Giebelmann *et al.* (2010). Adicionalmente, avaliou-se as cronossequências em função de grupos funcionais, separando as espécies em guildas de dispersão (zoocóricas, anemocóricas e autocóricas) e categoria ecológica (tolerantes e não tolerantes à sombra).

Com a posse de dados que comprovadamente retratam cronossequências avaliamos, no terceiro capítulo, se existem distinções nas trajetórias sucessionais do componente arbóreo estabelecido em solos com regime hídrico contrastante. As comparações se restringiram à diversidade e à estrutura do componente arbóreo. Para tanto, foram usadas análises multivariadas (Análise de coordenadas principais, Permanova e Correlação Canônica) com base na matriz de abundância das espécies, área basal e riqueza dos indivíduos amostrados.

Finalmente, no quarto capítulo, um novo aspecto da sucessão foi abordado: a decomposição da serapilheira. O objetivo do estudo foi testar se a decomposição da fitomassa

produzida sofre interferência do estágio sucessional (*home field*). Assim, coletou-se a serapilheira produzida durante 8 meses em 9 das 21 áreas estudadas nos capítulos anteriores. A serapilheira foi confinada em bolsas de decomposição (*litterbags*) com diferentes tamanhos de malha e distribuída nas áreas que representavam uma série sucessional. Esperou-se que as diferenças na decomposição fossem pronunciadas entre os estágios mais jovens em comparação aos estágios mais velhos, devido às significativas distinções florísticas e estruturais comprovadas nos capítulos 1 e 2 desta tese, em função da qualidade de serapilheira (BALBINOT, 2010), e das diferenças na comunidade de formigas (BIHN *et al.*, 2008) e de besouros (HOPP *et al.*, 2010) entre estas áreas.

## **1.2. MATERIAL E MÉTODOS**

Este item trata de uma descrição geral da área onde foram coletados os dados pertinentes a esta tese, incluindo mapas, fotos e resultados já publicados sobre as áreas de estudo que não cabem nos artigos.

### **1.2.1. Localização da área de estudo**

O presente estudo foi realizado em uma unidade de conservação da categoria Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN). A Reserva Natural Rio Cachoeira (RNRC), localizada no município de Antonina-PR (Figura 1.1), está dentro dos limites da área de preservação ambiental (APA) de Guaraqueçaba e pertence à Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental – SPVS. Abrange uma área de 8.600 ha e está localizada próxima às coordenadas 25°19'15"S e 45°42'24"W.

Ao norte e ao leste, é cercada pela Serra do Mar; ao sul pelo estuário dos rios Cachoeira e Faisqueira; e a oeste por um trecho de planície cruzado pelos rios Cacatu, do Nunes, Xaxim e Curitibaíba, que também encontra o sopé da Serra do Mar. A bacia



hidrográfica, em que está inserida a RNRC, é a da Baía de Antonina, cujo principal rio é o Cachoeira, que drena cerca de 700 km<sup>2</sup> nos seus 48 km de extensão; e banha parte da Reserva (SPVS, 2005).

As grandes modificações provocadas pela antropização sobre o meio natural na região acentuaram-se no final do século XIX e início do século XX, decorrentes do aumento da produção e da comercialização de produtos agrícolas (SPVS, 2005).

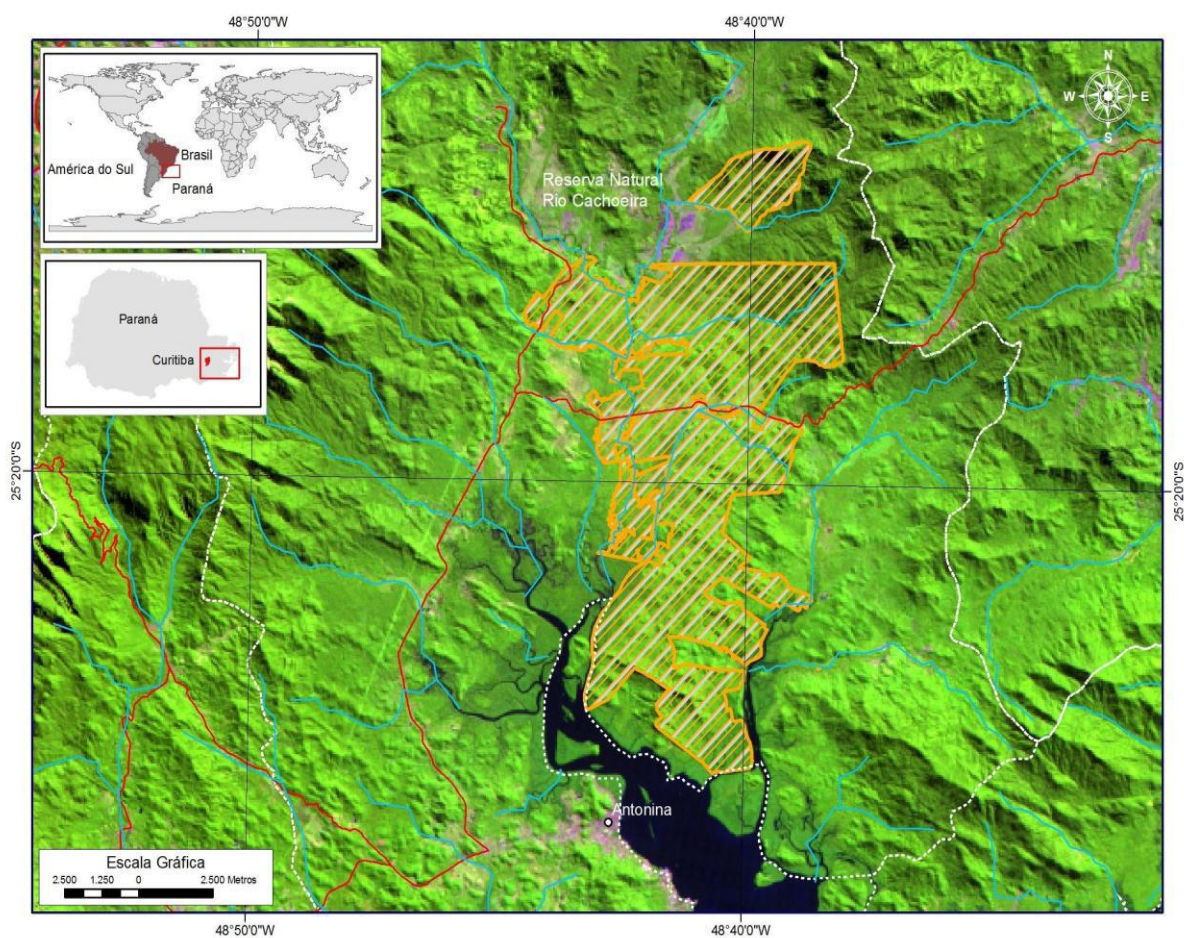


FIGURA 1.1 - LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO: BRASIL, ESTADO DO PARANÁ, ANTONINA E RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA. ADAPTADO DE BORGIO 2010.

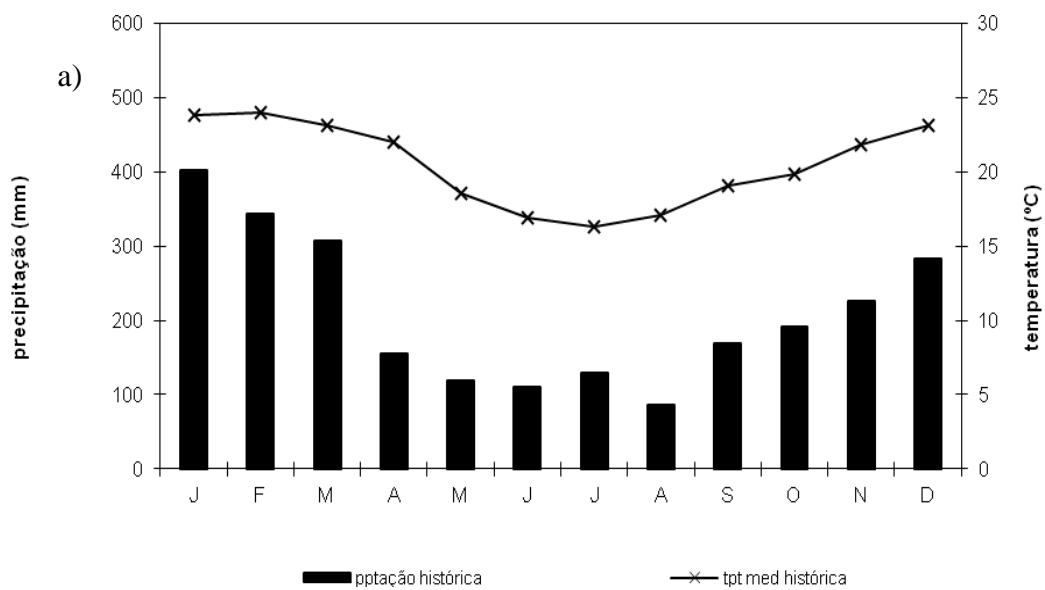
Nas proximidades da reserva, a maior parte das áreas sofreu intervenção humana, com exploração seletiva de madeira na base das encostas e desmatamento nas planícies para instalação de pastagens e culturas agrícolas. As comunidades do entorno vivem

principalmente da pesca, cultivo de banana, arroz, gengibre, mandioca, hortaliças, dentre outras. Nas grandes propriedades, a atividade principal é a pecuária, principalmente de búfalos asiáticos (SPVS, 2005).

### 1.2.2. Clima

O clima na região das encostas é do tipo Cfa, segundo Köppen, caracterizado como clima subtropical úmido (mesotérmico), com temperatura média do mês mais frio superior a 18° C; e no mês mais quente é superior a 22° C. A precipitação média do mês mais seco fica acima de 60 mm. A região está sujeita a geadas pouco frequentes (SPVS, 2005).

A pluviosidade e a temperatura média do período em que os estudos em campo foram conduzidos (2008), assim como os dados históricos (1980 – 2009, com exceção para o ano de 1989), são mostrados na Figura 1.2



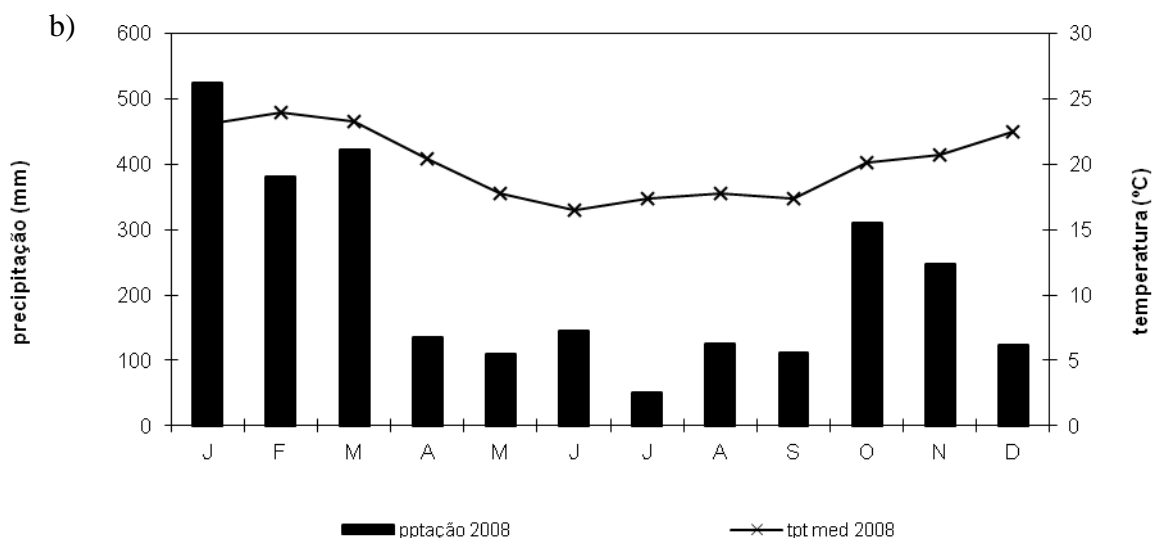


FIGURA 1.2 - DADOS HISTÓRICOS DA PRECIPITAÇÃO E TEMPERATURA MÉDIA (a) E DO ANO DE 2008 (b) DA ESTAÇÃO METEOROLÓGICA DE ANTONINA, PR. (FONTE: SIMEPAR, 2009).

### 1.2.3. Geomorfologia

O litoral paranaense caracteriza-se pela ocorrência de dois domínios geológicos principais: as rochas do embasamento ou escudo cristalino e a cobertura sedimentar cenozóica, normalmente tratada como planície litorânea, ambos associados a amplas unidades geomórficas da região (ANGULO, 1992).

As rochas do escudo cristalino, representadas pela Serra do Mar, têm características distintas de outros estados, pois não constituem apenas uma serra de borda de planalto ou de escarpa, possuindo também setores originados por erosão diferencial. Nas áreas em que as rochas são mais resistentes ao intemperismo, as serras sobressaem algumas centenas de metros do nível geral do planalto interior, apresentando muitas vezes altitudes acima de 500m sobre o nível deste. Exemplos destes núcleos são as serras: Graciosa, Marumbi e Baitaca (MAACK, 1981).

A planície litorânea estende-se desde o sopé da serra até o oceano. Medindo aproximadamente 90km de comprimento e 55km de largura. É profundamente recortada pelos complexos estuarinos das baías de Paranaguá, Pinheiros e Guaratuba, resultando em numerosas ilhas, algumas de grande extensão, como as das Peças, do Mel, Rasa e da Cotinga (ANGULO, 1992).

A região litorânea da Serra do Mar é formada por cadeias de montanhas paralelas na direção N 60° e N 30° E, com alguns cumes culminantes e contrafortes rumo N 45°W, que alcançam 270 a 750 m s.n.m. Destacam-se o morro da Faisqueira, o espigão do Feiticeiro e Serrinha com 720 a 850 m s.n.m (MAACK, 1981).

Do ponto de vista pedológico, é importante ressaltar que o material de origem dos solos nas áreas de serras e morros da Reserva Natural Rio Cachoeira são provenientes de rochas gnáissico-migmatíticas feldspáticas e dioritos que dão origem a solos autóctones. Nas áreas de pedimentos e colúvios estes materiais de origem se encontram, via de regra, mesclados, dando origem a solos alóctones, cuja composição pode ser bem diversificada em relação às rochas que lhes deram origem. Nas áreas da planície aluvial e de mangues, o material de origem dos solos é constituído de sedimentos e depósitos flúvio-marinhos ou marinhos (SPVS, 2005).

#### **1.2.4. Solos**

Na Reserva ocorrem Neossolos, Cambissolos, Argissolos e Gleissolos (SPVS 2005). Especificamente nas parcelas escolhidas para o estudo, predominam Cambissolos e Gleissolos (SANTOS, 2007).

Os Cambissolos são solos minerais pouco desenvolvidos, não hidromórficos, situam-se em ambientes de encostas e sua posição na paisagem, relevo e material de origem determinam o grau de desenvolvimento e a profundidade do *solum* (RACHWAL; CURCIO, 1994).

Apresentam horizonte B incipiente (Bi) imediatamente abaixo do horizonte A ou horizonte hístico com espessura inferior a 40 cm. Podem estar associados aos Latossolos, Argissolos e Neossolos Litólicos (EMBRAPA, 1999). Em relação à profundidade, os Cambissolos podem ser subdivididos em: rasos, quando a espessura for inferior a 0,5 m; pouco profundos, quando se situam entre 0,5 e 1,0 m e profundos, com espessura superior a 1,0 metro.

Gleissolos são solos permanente ou periodicamente saturados por água, salvo se artificialmente drenados. A água de saturação ou permanece estagnada internamente, ou a saturação é por fluxo lateral do solo. Em qualquer circunstância, a água do solo pode se elevar por ascensão capilar, atingindo a superfície do mesmo (SPVS, 2005). Caracterizam-se pela forte gleização, em decorrência do regime de umidade redutor, que se processa em meio anaeróbico, com muita deficiência ou mesmo ausência de oxigênio, devido ao encharcamento do solo por longo período ou durante todo o ano. Ocasionalmente podem ter textura arenosa (areia ou areia franca) somente nos horizontes superficiais, desde que seguidos de horizonte glei de textura franco-arenosa ou mais fina.

Nas parcelas do presente estudo, foram efetuadas coletas desprezando-se a serapilheira em 3 pontos no horizonte mineral, compondo assim uma amostra composta para cada parcela amostral, conforme descrito no trabalho de Santos (2007).

As profundidades avaliadas foram: 0-5, 5-10, 10-20 centímetros, sendo a primeira profundidade coletada com auxílio de espátula e as demais com trado holandês. Foram também coletadas amostras indeformadas, com auxílio de cilindros metálicos, nas mesmas profundidades, em perfis de solo abertos nas áreas de estudo.

O material coletado foi encaminhado para o Laboratório de Química e Fertilidade do Solo da Universidade Federal do Paraná. A densidade foi realizada pelo método do cilindro volumétrico (EMBRAPA, 1979). A determinação da granulometria foi de acordo com EMBRAPA (1997) e as análises químicas convencionais foram feitas seguindo a metodologia

analítica descrita por Marques e Motta (2003). Especificamente as determinações de Carbono e Nitrogênio foram feitas em equipamento Analisador CNHS, da marca Elementar modelo Vario EL III.

### **1.2.5. Vegetação**

Basicamente, as diferenças na estrutura e florística entre as formações da vegetação são devidas a fatores físicos, como diferentes feições geológicas, pedológicas e relevo, que interagem formando diversos compartimentos geomorfológicos. Sendo assim, conforme o plano de manejo da reserva (SPVS, 2005), a área foi compartimentada em dois grandes ambientes:

(I) Ambiente de Encosta, onde encontra-se a Floresta Ombrófila Densa Submontana, assim como a vegetação secundária em diferentes estádios sucessionais, estando sobre os Cambissolos, Argissolos e Neossolos Litólicos;

(II) Ambiente de Planície, onde se encontram as Formações Pioneiras de Influência Fluvio-marinha (Neossolo Flúvico Sódico), Formações Pioneiras de Influência Fluvial (Neossolo Flúvico Sódico, Gleissolo Háptico, Gleissolo Melânico e Cambissolo Háptico), Floresta Ombrófila Densa Aluvial (Neossolo Flúvico Sódico), Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas (Cambissolo Háptico, Gleissolo Háptico e Gleissolo Melânico), além das formações secundárias associadas (VELOSO *et al.*, 1991; IBGE, 1992).

Para este estudo foram escolhidas 21 áreas, separadas primariamente por duas classes de solos: Cambissolo – parcelas na região de encosta (Floresta Ombrófila Densa Submontana) e Gleissolo – parcelas na região de planície (Floresta Ombrófila Densa Aluvial).

As áreas amostradas nos Cambissolos compreendem 4 sítios de floresta representando diferentes estágios sucessionais: 9-11 anos (CA1); 15-20 anos (CA2); 40-55 anos (CA3) e

>100 anos (CA4), sendo cada estágio representado por 3 repetições (e.g. CA1<sub>1</sub>-CA1<sub>2</sub>-CA1<sub>3</sub>), totalizando, portanto, 12 áreas. Estes trechos de floresta sobre Cambissolo (CA) estão inseridos no sopé da serra do mar e, segundo Roderjan *et al.* (2002), correspondem à região fitoecológica da Floresta Ombrófila Densa Submontana.

Nas regiões de planície da reserva, influenciadas pelo coluvionamento dos rios, principalmente Cachoeira e Faisqueira, foram escolhidas outras 9 áreas sobre Gleissolo (GL), que representam 3 estágios sucessionais: 9-11 anos (GL1), 15-20 anos (GL2) e 40-55 anos (GL3), as quais também foram representadas por 3 repetições (e.g. GL1<sub>1</sub>-GL1<sub>2</sub>-GL1<sub>3</sub>). Na planície não foram encontradas florestas com mais de 100 anos. Estes trechos de floresta estão inseridos na região fitoecológica da Floresta Ombrófila Densa Aluvial.

A escolha das áreas levou em conta a sobreposição de dois mapas: o mapa da vegetação e o mapa de solo, além da consulta às aerofotos (1952, 1980 e 2002) e ao histórico de perturbação, averiguado apor meio de entrevistas com antigos moradores da região.

A localização dos sítios de estudo que compõem as cronossequências pode ser visualizada na Figura 1.3.

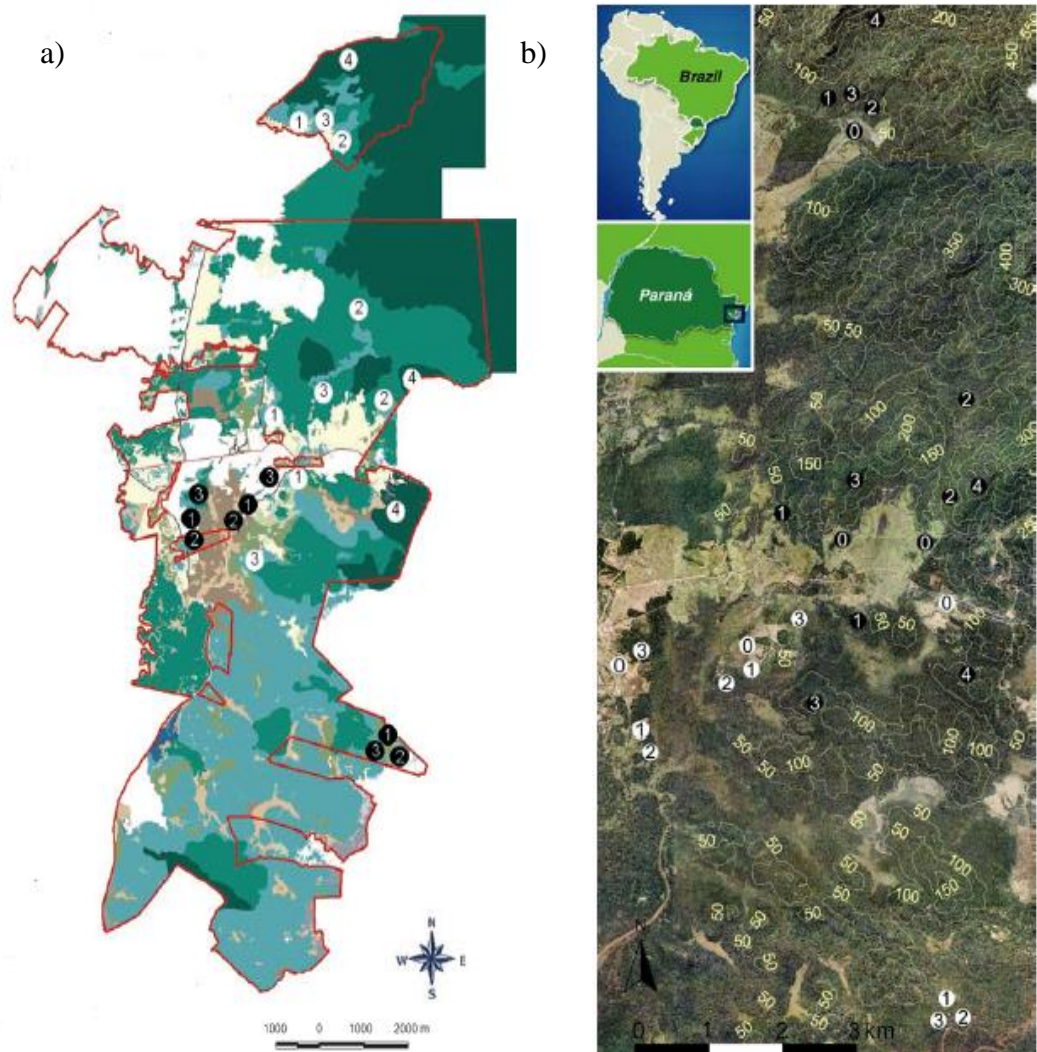


FIGURA 1.3 - LOCALIZAÇÃO DOS SÍTIOS DE ESTUDO, ONDE 1 = 9-11 ANOS; 2 = 15-20 ANOS; 3 = 40-55 ANOS; 4 >100 ANOS QUE COMPÕEM AS CRONOSEQUÊNCIAS EM CAMBISSOLO (CIRCULOS BRANCOS FIGURA A – CIRCULOS PRETOS FIGURA B) E GLEISSOLO (CIRCULOS PRETOS FIGURA A – CIRCULOS BRANCOS FIGURA B) NA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA EM ANTONINA – PARANÁ - BRASIL. ADAPTADO DE BIHN *et al.*, 2008 e HOPP *et al.*, 2010).

#### 1.2.5.1. Amostragem florística e fitossociológica

A florística foi averiguada pelo método de parcelas múltiplas (MUELLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974). As parcelas quadradas de 10 m x 10 m, justapostas, foram marcadas com canos de PVC em cada um de seus vértices e delimitadas com barbante. Ao



todo foram instaladas dez parcelas em cada área, totalizando 210 parcelas (120 em Cambissolo e 90 em Gleissolo).

Foram inclusos todos os indivíduos arbóreos com circunferência à altura do peito (DAP) igual ou superior a 4,8cm, sendo esse verificado através de mensuração direta com fita diamétrica. Cada indivíduo amostrado foi numerado e identificado por plaquetas metálicas (Figura 1.4), fixadas com prego galvanizado à altura do peito, sendo registrado, em fichas específicas, o número, a altura (estimada visualmente), a espécie e o DAP de cada indivíduo. No caso de indivíduos com vários troncos, foram considerados aqueles em que ao menos um dos troncos tivesse valor igual ou superior de 4,8cm.

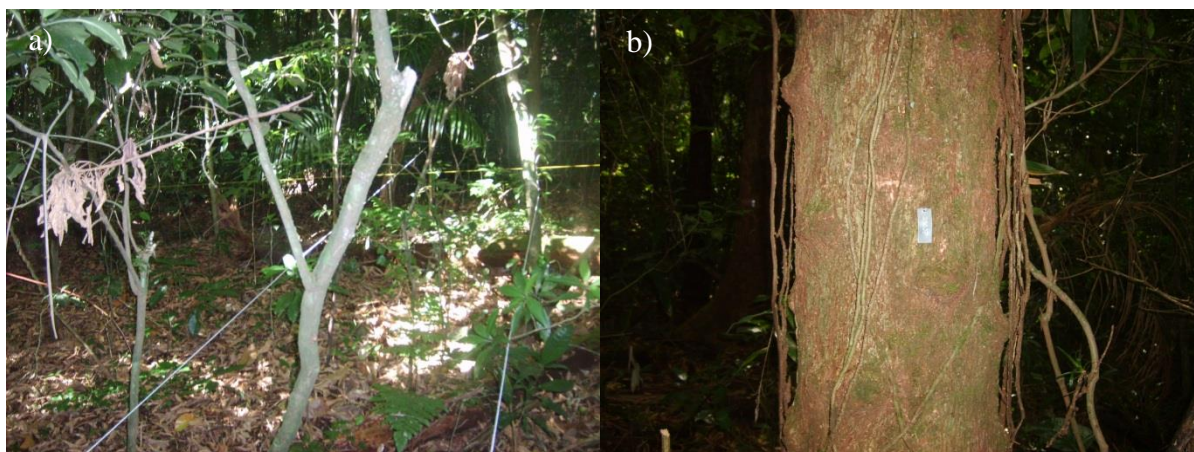


FIGURA 1.4 - PARCELAS JUSTAPOSTAS DELIMITADAS POR BARBANTES E ESTACAS DE PVC (a); EXEMPLAR DE UM INDIVÍDUO ARBÓREO MARCADO COM PLACA DE ALUMÍNIO (b); NA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA – ANTÔNINA – PARANÁ - BRASIL

A identificação taxonômica das espécies amostradas foi efetuada *in loco* com auxílio de funcionários da Reserva. Os indivíduos não identificados foram coletados (Figura 1.5) e processados conforme recomendações de Fidalgo e Bononi (1984). A determinação foi efetuada por meio de comparação com exsicatas do Herbário do Departamento de Botânica (UPCB) e de Engenharia Florestal, ambos da Universidade Federal do Paraná. Os indivíduos que, após comparação, não puderam ser identificados, foram encaminhados para especialistas. A verificação dos epítetos específicos foi feita de acordo com o *Royal Botanic Garden* pelo

site: [www.rbgekew.org.uk](http://www.rbgekew.org.uk). Para a abreviatura dos autores seguiram-se as recomendações de Brummit e Powell (1992).



FIGURA 1.5 - COLETA NA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA – ANTONINA – PARANÁ- BRASIL E PREPARO DE MATERIAL BOTÂNICO PARA POSTERIOR IDENTIFICAÇÃO.

A estimativa de riqueza de espécies foi calculada tanto pelo estimador Chao 1 como pela metodologia de *bootstrap*; a diversidade de indivíduos foi calculada pelo índice de Shannon, usando-se o programa EstimateS (COLWELL, 2009).

Os parâmetros fitossociológicos utilizados para a caracterização da área de estudo, a saber: Densidade - D (absoluta e relativa), Dominância - Do (absoluta e relativa), Frequência - F (Absoluta e Relativa) e Índice de Valor de Importância - IVI, (MUELLER-DOMBOIS;

ELLENBERG, 1974 e LONGHI 1997), foram calculados com o auxílio do software Mata Nativa 3 da CIENTEC.

### **1.2. 6. Ensaio de decomposição**

No experimento de decomposição foi utilizado material foliar depositado em coletores de serapilheira, nos sítios de floresta sobre Cambissolo (CA2, CA3 e CA4), com suas respectivas repetições. Neste estudo os sítios sobre Gleissolo e o estágio mais jovem da sucessão em Cambissolo (CA1) não foram amostrados. Dessa forma, foram alocados 4 coletores quadrados, com dimensões de 0,75 cm x 0,75 cm, feito com tubos de PVC e tela de náilon de 1 mm de malha, permanecendo a cerca de 40 cm de altura do solo. As coletas foram realizadas a cada 20 dias, com início em setembro de 2007 e finalizadas em abril de 2008.

A serapilheira coletada foi transferida até Curitiba em sacos plásticos devidamente identificados (data da coleta e estágio sucessional). No setor de Ciências Agrárias o material foi acomodado em mesas e os sacos abertos para que fossem secos ao ar, posteriormente o material foi armazenado hermeticamente fechado.

Os sacos de decomposição, com dimensões de 25 cm x 25 cm, possuíam dois tamanhos de malha, com o objetivo de analisar a ação da macrofauna do solo, sendo que a malha mais aberta (5mm × 5mm) permite a entrada da macro-, meso- e micro-fauna e a malha mais fechada (20µm × 20µm) restringe a entrada destes animais (Figura 1.6). O peso do material confinado nos sacos era de aproximadamente  $3 \pm 0,1$  g.



FIGURA 1.6 - SACOS DE DECOMPOSIÇÃO (*LITTERBAGS*) COM DIFERENTES ABERTURAS DA MALHA (5 mm e 20 µm), ALOCADOS EM DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS NA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA – PARANÁ - BRASIL

Em cada um dos nove sítios de estudo (CA2 – 3 repetições, CA3- 3 repetições, CA3- 3 repetições = 9 sítios) foram alocados 36 litterbags de malha aberta e 36 litterbags de malha fechada, ou seja, 72 litterbags por área, totalizando 648 litterbags em todo o experimento.

Apenas uma coleta foi efetuada após 6 meses do material em campo. O material remanescente foi colocado em estufa até peso constante à temperatura de 60° C, sendo posteriormente pesado em balança analítica no Laboratório de Biogeoquímica e Nutrição de Plantas da UFPR.

## REFERÊNCIAS

ANGULO, R. J. **Geologia da planície costeira do Estado do Paraná**. Tese de Doutorado apresentada ao programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar do Instituto de Geociências da U.S.P. São Paulo, 1992. 334p.

BALBINOT, R., 2009. **Carbono, nitrogênio e razões isotópicas  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  no solo e vegetação de estágios sucessionais de Floresta Ombrófila Densa Submontana**. PhD Tese. Pós-graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, Paraná, Brasil. 103p.

BIHN, J., VERHAAGH, M. E BRANDLE, M. 2008. Do secondary forests act as refuges for old-growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Biological Conservation**. v. 141, p. 733-743.

BORGO, M.; 2010 **A Floresta Atlântica do litoral norte do Paraná, Brasil: aspectos florísticos, estruturais e estoque de biomassa ao longo do processo sucessional**. Tese. PhD Tese. Pós-graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, Paraná, Brasil. 165p.

BRUMMIT, R. K.; POWEL, C. E. **Authors of Plant Names**. 1<sup>a</sup> ed. Kew: Royal Botanic Gardens, 1992

CLEMENTS, F. E. 1916. **Plant Succession**. Carnegie Institution, Publication 242, Washington, DC.

COWLES, H. C. 1899. The ecological relations of vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. **Botanical Gazette** v. 27, p. 361-391.

DICKOW, K, M. **Ciclagem de nutrientes e fitomassa em sucessão secundária na Floresta Atlântica, Antonina, PR**. PhD. Tese apresentada ao departamento de Engenharia Florestal da Universidade Federal do Paraná. Área de concentração: Conservação da Natureza. 213p.

EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos. **Manual de métodos de análise de solo**. Rio de Janeiro, 1979. Não paginado.

EMBRAPA. **Manual de métodos de análises de solo** 1997. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Solos. Rio de Janeiro.

EMBRAPA Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária 1999. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos** - Brasília. Produção de Informação; Rio de Janeiro: EMBRAPA Solos, 412 p.

FERRETTI, A.R., R. M. Britez. 2006. Ecological restoration, carbon sequestration and biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. **Journal of Nature Conservation**. v. 14, p. 249 - 259.

FIDALGO, O. e BONONI, V.L.R. **Técnicas de coleta, preparação e herborização de material botânico. (manual n. 4).** São Paulo: Instituto de Botânica. 1989.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA, INPE, 2008. **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica período 2000-2005.** Fundação SOS Mata Atlântica/Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, São Paulo.

GLENN-LEWIN, D. C., PEET, R. K. & VEBLER, T. T. 1992. **Plant Succession; theory and prediction.** Chapman & Hall, London.

GLEASON, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, New York, v. 53: p. 7-26.

HOOPER, E.R., LEGENDRE, P., CONDIT, R. 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. **Ecology**. v. 85, p. 3313-3326.

HOPP, P., W.; OTTERMANN, R.; CARON, E.; MEYER, S.; ROß-NICKOLL, M. 2010. Recovery of litter inhabiting beetle assemblages during forest regeneration in the Atlantic forest of Southern Brazil. **Insect Conservation and Diversity**.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2005 **Malha municipal**. IBGE. Rio de Janeiro.

LONGHI, S. J. **Agrupamento e análise fitossociológica de comunidades florestais na sub-bacia hidrográfica do rio Passo Fundo-RS.** Curitiba, 1997. 193f. PhD. Tese Doutorado em Ciências Florestais - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias, Curitiba, 1997.

MAACK, R. **Geografia física do Estado do Paraná.** Curitiba: Livraria José Olympio, 1981. 442p.

MADEIRA, B. G.; ESPÍRITO-SANTO, M. M.; D'ÂNGELO NETO, S.; NUNES, Y. R. F.; AZOFEIFA, S. A.; FERNADES, G. W. e QUESADA, M. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. **Plant Ecology**. 2009

MARGALEF, R. 1968. **Perspectives in Ecological Theory.** Univ. of Chicago Press, Chicago.

MARQUES, R.; MOTTA, A.C.V. **Análise química do solo para fins de fertilidade.** 2003. In: Lima, M.R. (Org.) Manual de diagnóstico da fertilidade e manejo dos solos agrícolas. Curitiba, Universidade Federal do Paraná, DSEA, p. 81-102.

METZGER, J.P., 2009. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**. v. 142, p. 1138-1140.

MITTERMEIER, R.A., GIL, R.P., HOFFMAN, M., PILGRIM, J., BROOKS, T., MITTERMEIER, C.G., LAMOREUX, J. & FONSECA, G.A.B. 2005. **Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions**, 2. ed. University of Chicago Press, Boston.

MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. **Aims and methods of vegetation ecology**. New York: John Wiley & Sons. 1974.

ODUM, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. **Science**, v.164: p.262-270.

PICKETT, S.T.A. e M.L. CADENASSO. 2005. Vegetation succession. Pp 178-198, In: E. van der Maarel (ed.) **Vegetation Ecology**. Blackwell, New York.

RACHWAL, M.F.G.; CURCIO, G.R. **Principais tipos de solos do Estado do Paraná, suas características e distribuição na paisagem**. In: A vegetação natural do estado do Paraná. IPARDES, 1994. 5p.

RIBEIRO, M. C., METZGER, J. P., MARTENSEN, A. C., PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**. v. 142, p. 1141-1153.

RODERJAN, C. V., GALVÃO, F., KUNIYOSHI, Y. S., HATSCHBACH, G. G. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná. 2002. **Ciência & Ambiente**, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria-RS. v.24, p. 75-92.

SPVS - Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem. 2005. **Plano de manejo da Reserva Natural do Rio Cachoeira**. Volume 1, Encartes I, II e III. 310 p.

TANSLEY, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. **Ecology**. v. 16: p. 284-307.

VETTORI, L., PIERANTONI, H. 1968. Análise granulométrica: método para determinar a fração da argila. **Boletim Técnico**. Rio de Janeiro. Equipe de Pedologia e Fertilidade do Solo. v. 3, p.1-8.

WHITMORE, T. C., 1991, Tropical rain forest dynamics and its implications for management, pp. 67-89. In: A. Gómez-Pompa, T. C. Whitmore & M. Hadley (eds.), **Tropical rain forest: regeneration and management**, Blackwell, New York.

## **Capítulo 2: CARACTERIZAÇÃO DE ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DA FLORESTA OMBROFILA DENSA NO PARANÁ-BRASIL.**

**Resumo** - O presente estudo teve por finalidade embasar trabalhos de dinâmica da vegetação e ciclagem de nutrientes da Floresta Ombrófila Densa. Para tanto foram identificados: a) O componente arbóreo em duas unidades fitoecológicas- Floresta Ombrófila Densa Submontana e Floresta Ombrófila Densa Aluvial em função do tipo de dispersão, da tolerância à sombra e dos agrupamentos arbóreos das duas formações nos diferentes estágios sucessionais. Os dados foram gerados mediante o levantamento fitossociológico de indivíduos com DAP > 4,8 cm em 2,1 ha de florestas. Foram amostrados 3355 indivíduos, pertencentes a 151 espécies e 44 famílias botânicas. As mais representativas foram: Myrtaceae (27%), Lauraceae (16 %), Fabaceae (13 %), Rubiaceae (9 %) e Melastomataceae (6 %). A síndrome de dispersão mais comum foi a zoocoria (86,1 %), seguida da anemocoria (8,6 %) e autocoria (5,3 %). Dos indivíduos amostrados, 48,6 % são tolerantes à sombra, 8 espécies arbóreas estão sob algum grau de ameaça de extinção e 4 são exóticas. A classificação das parcelas e dos agrupamentos florísticos seguiu o padrão determinado pelo histórico de uso das áreas amostradas; assim as mesmas podem ser consideradas como cronossequências representativas de diferentes estágios sucessionais.

Palavras Chave: Guildas ecológicas; florística; espécies indicadoras de estágios sucessionais.



## **CHARACTERIZATION OF SUCCESSIONAL STAGES FROM THE OMBROPHILOUS DENSE FOREST IN PARANÁ – BRAZIL.**

**Abstract** - The aim of this study was to support detailed analysis in the dynamic vegetation and biogeochemistry cycle of nutrients in the Ombrophilous Dense Forest. Therefore, it was identified: a) the arboreous components into two fitoecological unities - Sub-montane Ombrophilous Dense Forest (12 ha) and Ombrophilous Dense Alluvial Forest (9 ha), due to the dispersion and tolerance types on shade; b) Arboreous grouping from the two formation in different successional stages. The data was generated on phytosociology survey of individuals with DAP  $\geq$  4.8 cm to 2.1 ha of forests. Overall, the most representative families from the analyzed tract were: Myrtaceas (27%), Lauraceas (16%), Fabaceas (13%), Rubiaceas (9%) and Melastomataceas (6 %). The common syndrome found was the Zoocoria (86.09%), followed by Anemocoria (8.61%) and Autocoria (5.30%). From the sampled types, 48.58% do tolerate shadow, and 8 arboreous species are under any level to be endangered. The section's classification and the floristic grouping had followed the determined pattern by the historical use of the sampled area: in this way, they could be considered as chronosequences that represent different successional stages.

**Key Words:** Ecological groups, Floristic, Indicator species of successional stages.

## 2.1. INTRODUÇÃO

Atualmente restam menos de 16% da cobertura original da Floresta Atlântica. Seus remanescentes secundários resumem-se a um mosaico de fragmentos em diferentes fases sucessionais (METZGER, 2009). A regeneração destas áreas abandonadas é, de forma geral, um processo multidirecional, pouco previsível (GLENN-LEWIN *et al.*, 1992) influenciado por uma matriz de fatores, tais como o tipo e a intensidade do distúrbio (HOOPER, *et al.*, (2005). Porém, as mudanças em função da estrutura e dos grupos ecológicos são razoavelmente conhecidas (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Em geral, ocorre um acréscimo de riqueza de espécies, indivíduos zoocóricos, não pioneiros (não tolerantes à sombra), enquanto a distribuição diamétrica aumenta em variação (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2008).

Estas alterações do componente arbóreo em função do tempo têm sido extensamente estudadas nas últimas décadas (TABARELLI; MANTOVANI, 1999; LIEBCSH *et al.*, 2007; 2008; CHEUNG *et al.*, 2010). Assim, a florística, os grupos funcionais e a fitossociologia são atualmente usados para descrever aspectos dinâmicos da floresta, como a sucessão secundária.

Existem vários métodos para se estabelecer um estudo da dinâmica temporal da vegetação. Por exemplo: é possível estudar, através do tempo, o que sucede em uma determinada área após esta ter sido perturbada; porém, esse método apresenta limitações, pois requer um espaço de tempo demasiado grande para se obterem resultados sobre o processo geral de sucessão (GÓMEZ-POMPA; VAZQUES-YANES, 1981). Outro método, o das cronosequências, consiste em estudar, em uma mesma zona ecológica, diversos estágios sucessionais de idade conhecida, pois com base na informação obtida por tais amostras no espaço, podem-se interpretar as mudanças ocorridas no tempo (MADEIRA *et al.*, 2009).

Com relação ao método de comparação de áreas de diferentes estágios sucessionais (cronosequências), Kuniyoshi (1989) confirma que o tipo de clima e solo das áreas deve ser o

mesmo; e é preciso conhecer ecologicamente as áreas de estudo. Neste contexto, o presente estudo teve como objetivo caracterizar os remanescentes de duas fisionomias - Floresta Ombrófila Densa Submontana e Floresta Ombrófila Densa Aluvial, a partir de grupos florísticos e ecológicos (zoocóricos e não tolerantes à sombra) representativos dos estágios sucessionais recorrentes ao longo do processo sucessional.

## **2.2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.2.1. Localização e caracterização da área de estudo**

O presente estudo foi realizado na Reserva Natural Rio Cachoeira, localizada no município de Antonina, no Estado do Paraná, Brasil. A Reserva abrange uma área de 8.600 ha e está próxima às coordenadas 25°19'15''S e 45°42'24''W. O clima na região é do tipo Cfa, segundo Köppen, definido como subtropical úmido mesotérmico (PEEL *et al.*, 2007), com temperatura média anual de 20 °C, sendo que em todos os meses é superior a 18°C e, precipitação média anual de 2000-3000 mm (no mês mais seco está acima de 60 mm) (SPVS, 2005).

Segundo a classificação do IBGE (1992), a Floresta Ombrófila Densa, nas formações Terras Baixas, Submontana, Montana e Aluvial, cobria originalmente a Reserva, que passou a ser acentuadamente antropizada no final do século XIX e início do século XX para práticas de agricultura e pecuária, principalmente criação de búfalos (FERRETTI & BRITZ, 2006). Após o abandono destas atividades, em diferentes períodos, iniciou-se um processo de regeneração natural dos diferentes trechos de florestas, resultando, atualmente, num mosaico de florestas sucessionais.

A Reserva está assentada sobre gnaisses e migmatitos pré-cambrianos, diques básicos e intermediários (período Jurássico-Cretáceo) e depósitos sedimentares cenozóicos (IPARDES 2001). O relevo local abrange terrenos distribuídos em altitudes que variam desde o nível do mar até os terrenos em áreas íngremes, que chegam a 540 m de altitude. De acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (EMBRAPA, 1999), os solos da reserva podem ser classificados como Argissolos, Cambissolos, Neossolos Litólicos, Gleissolos e Neossolos Flúvicos (FERRETI & BRITZ 2006).

A seleção das áreas de estudo foi realizada com base em informações pré-existentes de mapa da vegetação, mapa de solos, aerofotos (1952, 1980 e 2002) e entrevistas com antigos moradores sobre o histórico de uso do solo. Assim, foram selecionadas áreas de floresta secundária nas formações Floresta Ombrófila Densa Submontana e Floresta Ombrófila Densa Aluvial, onde o solo foi classificado previamente como Cambissolo Háptico e Gleissolo (BALBINOT, 2009), respectivamente. Utilizou-se a simbologia CA para designar a floresta em Cambissolo e GL para a floresta em Gleissolo.

No Cambissolo, selecionaram-se áreas de Submontana secundária com diferentes idades após o último distúrbio: 9-11 anos, 15-20 anos, 40-55 anos e > 100 anos, representadas pelos índices 1, 2, 3 e 4, respectivamente, após o símbolo CA (exemplo: CA1 – Floresta de 9-11 anos em Cambissolo). No Gleissolo não foram encontradas áreas de Aluvial secundária com mais de 100 anos; portanto, apenas as idades 9-11, 15-20 e 40-55 anos foram estudadas, as quais foram representadas pelos índices 1, 2 e 3, respectivamente, após o símbolo GL (exemplo: GL2 – Floresta de 15-20 anos em Gleissolo).

Dessa forma, cada unidade amostral consistiu na combinação de tipo de solo e idade sucessional e foi repetida três vezes no espaço. Os subíndices 1, 2 e 3 foram utilizados após o símbolo principal para designar a repetição (exemplo: CA4<sub>1</sub> – Floresta com mais de 100 anos em Cambissolo – repetição 1; GL3<sub>2</sub> – Floresta com 40-55 anos em Gleissolo – repetição 2).

Em termos de tamanho, cada unidade amostral possuía 1000 m<sup>2</sup>, os quais foram subdivididos em 10 parcelas de 100 m<sup>2</sup> cada. Dessa forma, foram estudados 12.000 m<sup>2</sup> em Cambissolo (1000 m<sup>2</sup> x 4 idades x 3 repetições) e 9.000 m<sup>2</sup> em Gleissolo (1000 m<sup>2</sup> x 3 idades x 3 repetições), totalizando 21.000 m<sup>2</sup> (2,1 ha) em todo o estudo.

### **2.2.2. Caracterização fitossociológica e de grupos funcionais**

Para a caracterização fitossociológica da área de estudo, todos os indivíduos arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a 4,8 cm foram medidos. Cada indivíduo foi identificado in loco. Para os indivíduos onde isso não foi possível, foram coletadas amostras de material botânico, processadas seguindo procedimentos usuais e determinadas por meio de comparação com exsicatas dos Herbários do Departamento de Botânica e Departamento de Ciências Florestais da UFPR ou consulta a especialistas. O enquadramento taxonômico das Angiospermas seguiu o Angiosperm Phylogeny Group (APG II, 2003). Após a identificação, as espécies foram separadas nas seguintes guildas ecológicas:

1. Modo de Dispersão: (a) espécies anemocóricas: aquelas que apresentam mecanismos que facilitam sua dispersão pelo vento, (b) zoocóricas: aquelas que apresentam características relacionadas à dispersão por animais e (c) autocóricas: espécies que dispersam por queda livre ou apresentam mecanismos de autodispersão (PIJL, 1982).
2. Categoria Ecológica: não tolerantes à sombra – incapazes de se desenvolver em trechos sujeitos a sombreamento contínuo; e tolerantes à sombra – que completam seu ciclo vital em ambientes sem incidência direta de luz (HARTSHORN, 1978).

Para auxiliar na classificação das guildas foram utilizadas informações sobre a biologia das espécies publicadas por Reitz (1965), Carvalho (1994) e Borgo *et al.* (2011).

A matriz da porcentagem do valor de importância (I%) foi utilizada para a classificação das áreas de estudo. O I% é extraído da soma de três variáveis: frequência relativa, densidade relativa e dominância relativa da espécie no sítio de amostragem.

### **2.2.3. Análises de dados**

A classificação das parcelas e dos grupos florísticos representativos destas, foi realizada por meio de uma análise multivariada denominada TWINSpan (Two-way Indicator Species Analysis), a qual verifica a ocorrência de padrões na distribuição de espécies, associados às condições ambientais locais constatadas no campo (HILL, 1979). Para tanto, foi utilizada a matriz da porcentagem de Importância dos indivíduos amostrados. A análise, de forma geral, divide as amostras em grupos por dicotomias sucessivas e, em seguida, faz o mesmo procedimento para as espécies (LONGHI *et al.*, 2006). As etapas da dicotomia podem ser assim resumidas: (1) achar um primeiro grupo de espécies indicadoras, para construir uma ordenação, atribuindo-se valor 1 a cada uma dessas espécies, e somando os valores para cada amostra; (2) dividir a ordenação num determinado nível, em que seja possível distinguir comunidades; e (3) dividir as espécies em categorias de acordo com o fato de ser preferencial ou não, nessas comunidades (VALENTIN, 2000).

Na definição dos agrupamentos, além da análise multivariada levaram-se em consideração as características observadas a campo e a possível explicação ecológica para a formação de tais grupos. Conforme Longhi *et al.* (2006) e Kent e Coker (1992), o número de subdivisões depende do tamanho e da característica do conjunto de dados, considerando que, não necessariamente, todas as divisões são definidas como um grupo, mas aquelas que podem

ser verificadas *in loco* e possuem uma importância ecológica. Conforme os autores para as divisões serem relevantes devem ter um autovalor  $\geq 0,30$  (30 % da variância).

A comparação entre os supostos estágios agrupados no TWINSPAN foi efetuada mediante Anovas com um fator separadamente para cada tipo de solo. As variáveis dependentes foram: porcentagem de indivíduos zoocóricos e não tolerantes à sombra; e como fator o estágio sucessional. Portanto, no Cambissolo (CA) 4 níveis: CA1; CA2; CA3 e CA4 e no Gleissolo (GL) 3 níveis: GL1; GL2 e GL3. Cada um destes supostos estágios sucessionais foram representados pelas médias de 3 repetições ( e. g. CA1<sub>1</sub>-CA1<sub>2</sub>-CA1<sub>3</sub>).

As Anovas foram efetuadas após verificação da homogeneidade das variâncias pelo teste de Bartlett e as diferenças entre as médias asseguradas pelo teste de Duncan, ambos a 5% de significância.

## **2.3. RESULTADOS**

### **2.3.1. Florística**

Agrupando todas as 210 parcelas de 100 m<sup>2</sup>, foram amostrados 3355 indivíduos, pertencentes a 151 espécies e 44 famílias botânicas. Destacaram-se as famílias Myrtaceae (27), Lauraceae (16), Fabaceae (13), Rubiaceae (9) e Melastomataceae (6). O tipo de dispersão mais comum foi a zoocoria (86,1 %), seguida da anemocoria (8,6%) e autocoria (5,3%). Os indivíduos não tolerantes à sombra somaram 41,5 %. Quatro dos indivíduos amostrados eram exóticos. (Tabela 1).

TABELA 2.1 ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA DA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA, ANTONINA, PARANÁ, BRASIL, COM RESPECTIVOS NOMES VULGARES, SÍNDROME DE DISPERSÃO-SD (ZOO – ZOOCORIA, ANE – ANEMOCORIA, AUT – AUTOCORIA), CATEGORIA ECOLÓGICA – CE (NT-NÃO TOLERANTE À SOMBRA; T-TOLERANTE À SOMBRA). \* ESPÉCIE EXÓTICA

Famílias	Espécies/Fases	Nome comum	SD	CE
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	cupiúva	ZOO	NT
Annonaceae	<i>Annona squamosa</i> L.*	fruta do conde	ZOO	NT
Annonaceae	<i>Annona caccans</i> Warm.	ariticum cagão	ZOO	NT
Annonaceae	<i>Annona sp1</i>	ariticum	ZOO	NT
Annonaceae	<i>Rollinia sericea</i> (R.E. Fries) R.E. Fries	ariticum	ZOO	NT
Annonaceae	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	pendoveira	ZOO	T
Apocynaceae	Apocynaceae		ANE	NT
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC.	leiteiro	ZOO	NT
Aquifoliaceae	<i>Ilex dumosa</i> Reissek	caúna	ZOO	NT
Aquifoliaceae	<i>Ilex theezans</i> Mart.	caúna	ZOO	NT
Araliaceae	<i>Didymopanax angustissimum</i> March.	mandiocão		
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	brejaúva	ZOO	T
Arecaceae	<i>Attalea dubia</i> (Mart.) Burret	indaiá	ZOO	T
Arecaceae	<i>Bactris setosa</i> Mart.	tucum	ZOO	T
Arecaceae	<i>Syagrus rommanzoffiana</i> Cham.	jerivá	ZOO	NT
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart	palmito-juçara	ZOO	T
Asteraceae	<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less)			
Bignoniaceae	<i>Cybistax antisyphilitica</i> (Mart.) Mart.	ipê-verde	ANE	NT
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	carova	ANE	NT
Bignoniaceae	<i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vellozo) Toledo	ipê-roxo	ZOO	T
Boraginaceae	<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	jurute	ZOO	NT
Burceraceae	<i>Protium kleinii</i> Cuatr.	almesca	ZOO	T
Cannellaceae	<i>Capsicodendron dinisii</i> (Schwacke) Occh.	pimenteira	ZOO	T
Clethraceae	<i>Clethra scabra</i> Pers.	carne-de-vaca	AUT	NT
Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	bacopari	ZOO	T
Combrataceae	<i>Buchenavia kelinii</i> (Vell.) Mart.		ZOO	T
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	laranjeira- imbiúva	AUT	T
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea garckeana</i> K. Schum.	laranjeira-do- mato	AUT	T
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp	tapia/ Tapiaeiro	ZOO	NT
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	tapia/ Tapiaeiro	ZOO	NT
Euphorbiaceae	Euphorbiaceae		ZOO	T



Euphorbiaceae	<i>Maprounea brasiliensis</i> A. St.-Hil.	cauvitinga	ZOO	NT
Euphorbiaceae	<i>Pachystroma longifolium</i> I.M. Johnst.	guarapicica	AUT	T
Euphorbiaceae	<i>Pausandra morisiana</i> (Casar.) Radlk.		AUT	T
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. & Endl.		ZOO	NT
Fabaceae	<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) Benth.	jacarandá lombriça	ZOO	T
Fabaceae	<i>Bauhinia forficata</i> Link	pata de vaca	AUT	NT
Fabaceae	<i>Inga affinis</i> DC.	ingá	ZOO	NT
Fabaceae	<i>Inga edulis</i> Mart.	ingá	ZOO	NT
Fabaceae	<i>Inga luschnatiana</i> Benth.	ingá	ZOO	NT
Fabaceae	<i>Inga marginata</i> Will.	ingá-feijão	ZOO	NT
Fabaceae	<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	amendoinzeiro	ANE	NT
Fabaceae	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão		ANE	T
Fabaceae	<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) Brenam	cauvitinga	ANE	NT
Fabaceae	<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel	jacarandá-rosa	ANE	NT
Fabaceae	<i>Pseudopiptadenia warmingii</i> Benth.	cauvi	ANE	NT
Fabaceae	<i>Pterocarpus violaceus</i> Vogel	pau-sangue	ZOO	T
Fabaceae	<i>Senna multijuga</i> (L.C. Richard) H.S. Irwin & Barneby	aleluia	AUT	NT
Fabaceae	<i>Albizia edwallii</i> (Hoehne) Barneby & J.Grimes		ZOO	T
Indeterminada	Indeterminada 1		ZOO	T
Indeterminada	Indeterminada 2		ZOO	T
Indeterminada	Indeterminada 3		ZOO	T
Lamiaceae	<i>Vitex polygama</i> Cham.	tarumã	ZOO	T
Lauraceae	Lauraceae		ZOO	T
Lauraceae	<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez	canela nhutinga	ZOO	T
Lauraceae	<i>Cryptocarya moschata</i> Nees.	canela	ZOO	T
Lauraceae	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) Macbr.	canela-frade	ZOO	T
Lauraceae	<i>Nectandra leucantha</i> Nees	canela-amarela	ZOO	NT
Lauraceae	<i>Nectandra membranacea</i> Griseb.	canela-amarela	ZOO	NT
Lauraceae	<i>Nectandra mollis</i> (Ness).		ZOO	T
Lauraceae	<i>Nectandra puberula</i> (Schott) Nees	canelinha	ZOO	NT
Lauraceae	<i>Nectandra rígida</i> (Kunth) Nees		ZOO	T
Lauraceae	<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Mez	canela	ZOO	T
Lauraceae	<i>Ocotea catharinensis</i> Mez	canela-preta	ZOO	T
Lauraceae	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees & Mart.) Mez	canela	ZOO	T
Lauraceae	<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez		ZOO	T
Lauraceae	<i>Ocotea odorífera</i> (Vell.) Howher	sassafrás	ZOO	T
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i> Mart.	canela-lageana	ZOO	NT
Lauraceae	<i>Ocotea tristis</i> Mart. Ex Nees	canela	ZOO	NT
Lecythidaceae	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	estopeira, jequitibá	ANE	T
Magnoliaceae	<i>Talauma ovata</i> A. St.-Hil.		ZOO	T

Melastomataceae	<i>Miconia sp</i>		ZOO	NT
Melastomataceae	<i>Miconia cabucu</i> Hoehne	pixiricão	ZOO	NT
Melastomataceae	<i>Miconia cinerascens</i> var. <i>robusta</i> Wurdack	pixiricão	ZOO	NT
Melastomataceae	<i>Miconia sellowiana</i> (DC.) Naudin		ZOO	NT
Melastomataceae	<i>Tibouchina pulchra</i> (Cham.) Cogn.	jacatirão	ANE	NT
Melastomataceae	<i>Tibouchina tricopoda</i> (DC.) Baill.	jacartirão do brejo	ANE	NT
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	canjarana	ZOO	T
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	cedro-rosa	ANE	NT
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	cafezeiro-bravo	ZOO	T
Meliaceae	<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	guacá	ZOO	T
Meliaceae	<i>Trichilia silvatica</i> DC.		ZOO	T
Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i> Perkins	pau-andré	ZOO	T
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg	guarapicica	ZOO	T
Moraceae	<i>Ficus insipida</i> Willd	figueira	ZOO	T
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud.	tajuva	ZOO	NT
Moraceae	Moraceae		ZOO	T
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger <i>et al.</i>	falsa-espíneira	ZOO	NT
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.	bocuva	ZOO	NT
Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i> R. Br.	capororoquina	ZOO	NT
Myrsinaceae	<i>Myrsine hermogenesii</i> (Jung-Mend. & Bernacci) M.F.Freitas & Kin.-Gouv.	capororoca	ZOO	NT
Myrtaceae	<i>Campomanesia neriiflora</i> (Berg) Nied.	guavirova	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Gomidesia flagellaris</i> Legrand	guamirim-pitanga	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Gomidesia palustris</i> (DC.) Legrand		ZOO	T
Myrtaceae	<i>Gomidesia schaueriana</i> Berg		ZOO	T
Myrtaceae	<i>Gomidesia spectabilis</i> Berg	guamirim-ameixa	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Calyptanthus sp</i>	guamirim	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Calyptanthus lúcida</i> (Berg) Legrand	guamirim	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Eugenia sp</i>		ZOO	T
Myrtaceae	<i>Eugenia burkartiana</i> (D.Legrand) D.Legrand	guapã, guapão	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Eugenia candolleana</i> DC.	guamirim-murta	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Eugenia catharinensis</i> D.Legrand	araçá-angelim	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Eugenia cerasiflora</i> Miq.		ZOO	T
Myrtaceae	<i>Eugenia multicostata</i> Legrand	alazão	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Eugenia multiflora</i> Lam.		ZOO	T
Myrtaceae	<i>Eugenia umbelliflora</i> O.Berg	guapê-mirim	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.*	pitangueira	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Marlierea obscura</i> O.Berg	jaguapiroca	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Marlierea reitzii</i> D.Legrand		ZOO	T

Myrtaceae	<i>Marlierea sylvatica</i> (O.Berg) Kiaersk.	guamirim-ferro	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Marlierea tomentosa</i> Cambess.	guapurunga	ZOO	T
Myrtaceae	<i>Myrcia bicarinata</i> (Berg) Legrand		ZOO	T
Myrtaceae	Myrtaceae		ZOO	T
Myrtaceae	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	araçá	ZOO	NT
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.*	goiaba	ZOO	NT
Nyctagenaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	sebeiro	ZOO	NT
Peraceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	tabocuva	ZOO	NT
Phyllantaceae	<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	licurana	ZOO	NT
Phytolaccaceae	<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	pau – d’alho	ANE	T
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca dióica</i> L.	ceboleiro	ZOO	NT
Podocarpaceae	<i>Podocarpus sellowii</i> Klotzsch ex Endl.	pinheirinho	ZOO	T
Quinaceae	<i>Quiina glaziovii</i> Engl.	quina, jorovarana	ZOO	T
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	pessegueiro-bravo	ZOO	NT
Rubiaceae	<i>Alibertia</i> sp			
Rubiaceae	<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	pau-carvão	ZOO	NT
Rubiaceae	<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K.Schum	cajupão.	AUT	T
Rubiaceae	<i>Posoqueria latifolia</i> Roem. & Schult.	laranjeira-de-macaco	ZOO	NT
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp		ZOO	T
Rubiaceae	<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltdl.) Wawra	pasto-de-anta	ZOO	T
Rubiaceae	<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg.	pasto-de-anta	ZOO	T
Rubiaceae	Rubiaceae		ZOO	T
Rubiaceae	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll. Arg.		ZOO	T
Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i> Blanco*	mixirica	ZOO	NT
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	mamica-de-porca	ZOO	NT
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	guassatunga	ZOO	T
Salicaceae	<i>Casearia obliqua</i> Spreng.	guassatunga	ZOO	T
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw	guassatunga	ZOO	T
Sapindaceae	<i>Alophylus edulis</i> (A. St.-Hil.) Radlk.		ZOO	T
Sapindaceae	<i>Cupania oblongifolia</i> Mart	cuvatã	ZOO	NT
Sapindaceae	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	miguel-pintado	ZOO	NT
Sapindaceae	<i>Matayba juglandifolia</i> Radlk.	cuvatã	ZOO	NT
Sapotaceae	<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	guapeva	ZOO	T
Sapotaceae	<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni		ZOO	T
Solanaceae	<i>Acnistus arborescens</i> Schltdl.	barreleira	ZOO	NT
Urticaceae	<i>Cecropia glaziovi</i> Snethl	embaúba	ZOO	NT
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	embaúba	ZOO	NT
Urticaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	mata-pau	ZOO	T
Urticaceae	<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	embaubarana	ZOO	NT

Verbenaceae	<i>Cytherexylum myrianthum</i> Cham	jacataúva	ZOO	NT
Verbenaceae	Verbenaceae		ZOO	NT
Vochysiaceae	<i>Vochysia bifalcata</i> Warm.	guaricica	ANE	NT

### 2.3.2. Agrupamentos florísticos

A análise pelo TWINSpan definiu 4 grupos florísticos distintos com autovalor maior que 0,30 (Figura 1). Na primeira divisão estão as parcelas consideradas de estágio médio e avançadas da sucessão em Cambissolo (CA31-CA32-CA33 e CA41-CA42-CA43), no outro agrupamento ficaram as parcelas restantes.

Na segunda divisão, os estágios reconhecidos como mais velhos (floresta com mais de 100 anos) formaram um único grupo (CA41-CA42-CA43) e os considerados médios, florestas com 40-55 anos, formaram outro (CA31-CA32-CA33).

O agrupamento florístico das parcelas consideradas floresta madura (CA4) é formado por indivíduos como *Ocotea catharinesis*, *Virola bicuhyba*, espécies do gênero *Trichilia*, a Bignoniaceae *Tabebuia heptaphylla* e a Arecaceae *Astrocaryum aculeatissimum*, além de várias Myrtaceae. A maioria das espécies deste grupo é tolerante à sombra e zoocórica. Árvores típicas do sub-bosque também são representativas do agrupamento como *Psychotria nuda* e *Psychotria suterella*. As espécies indicadoras do grupo foram *Euterpe edulis* e *Ocotea catharinesis*.

O agrupamento florístico representante das parcelas CA31-CA32-CA33, consideradas estágio médio da sucessão é representado por indivíduos de *Hyeronima alchorneoides*, *Alchornea triplinervea*, *Cupania oblongifolia*, *Bathysa australis*, *Marlierea sylvatica* e *Sloanea guianensis*. *Psychotria nuda* e *Psychotria suterella*, aparecem novamente, e também são consideradas representantes deste agrupamento. Não foram encontradas espécies indicadoras.

A terceira divisão separou as parcelas pertencentes aos estágios mais jovens da sucessão, com idades estimadas entre 9-11 e 15-20 anos após o distúrbio, tanto em Cambissolo quanto em Gleissolo, assim como as parcelas GL3 sobre Gleissolo (GL3<sub>1</sub>-GL3<sub>2</sub>-GL3<sub>3</sub>) estimadas com 40-55 anos após o distúrbio. Não foram encontradas espécies indicadoras.

O primeiro grupo desta terceira divisão, formado pelas parcelas GL3<sub>1</sub>-GL3<sub>2</sub>-GL3<sub>3</sub> é representado principalmente por *Marlierea tomentosa*, *Inga affinis* e *Jacaranda puberula*. Já o segundo grupo é bastante heterogêneo, formado por indivíduos representativos de estágios sucessionais jovens, com as espécies consideradas pioneiras e pioneiras tardias como: *Myrsine coriácea*, *Casearia sylvestris*, *Tibouchina pulcra*, *Tibouchina tricophoda*, *Vochysia bifalcata*, *Senna multijulga*, *Andira anthelmia*, *Psidium cattleianum*, *Piptadenia gonoacantha*. Não foram encontradas espécies indicadoras. As parcelas que perfazem este grupo são CA2 (CA2<sub>1</sub>, CA2<sub>2</sub> e CA2<sub>3</sub>), CA1 (CA1<sub>1</sub>, CA1<sub>2</sub>, CA1<sub>3</sub>), GL1 e GL2, ambas com suas respectivas repetições.

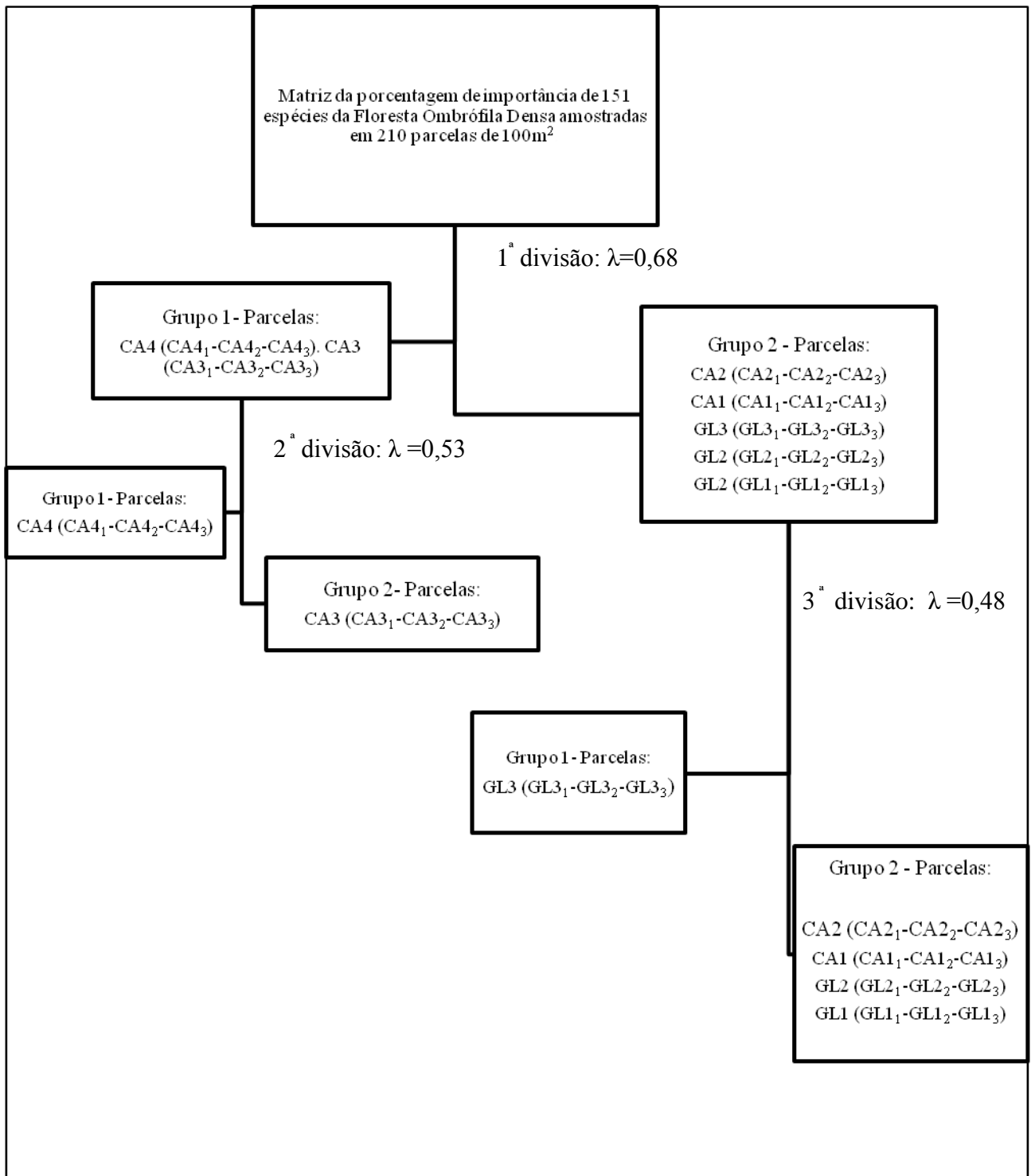


FIGURA 2.1 CLASSIFICAÇÃO DAS PARCELAS AMOSTRAIS EM CAMBISSOLO E GLEISSOLO EM QUATRO AGRUPAMENTOS FLORÍSTICOS NA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA DA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA, PARANÁ-BRASIL.

### 2.3.3. Espécies zoocóricas e intolerantes à sombra ao longo das parcelas

Nas parcelas sobre Cambissolo ocorreu um acréscimo significativo de indivíduos zoocóricos ( $p \geq 0,05$ ) e tolerantes à sombra ( $p \geq 0,05$ ) com o avanço da sucessão ecológica. A variação entre as repetições decresce também no mesmo sentido (Figura 2), mostrando uma maior homogeneidade nas florestas mais velhas.

As áreas de floresta sobre Gleissolo (Figura 2) apresentaram o mesmo padrão, com acréscimo de indivíduos zoocóricos ( $p \geq 0,05$ ) e tolerantes à sombra ( $p \geq 0,05$ ) conforme o avanço da sucessão.

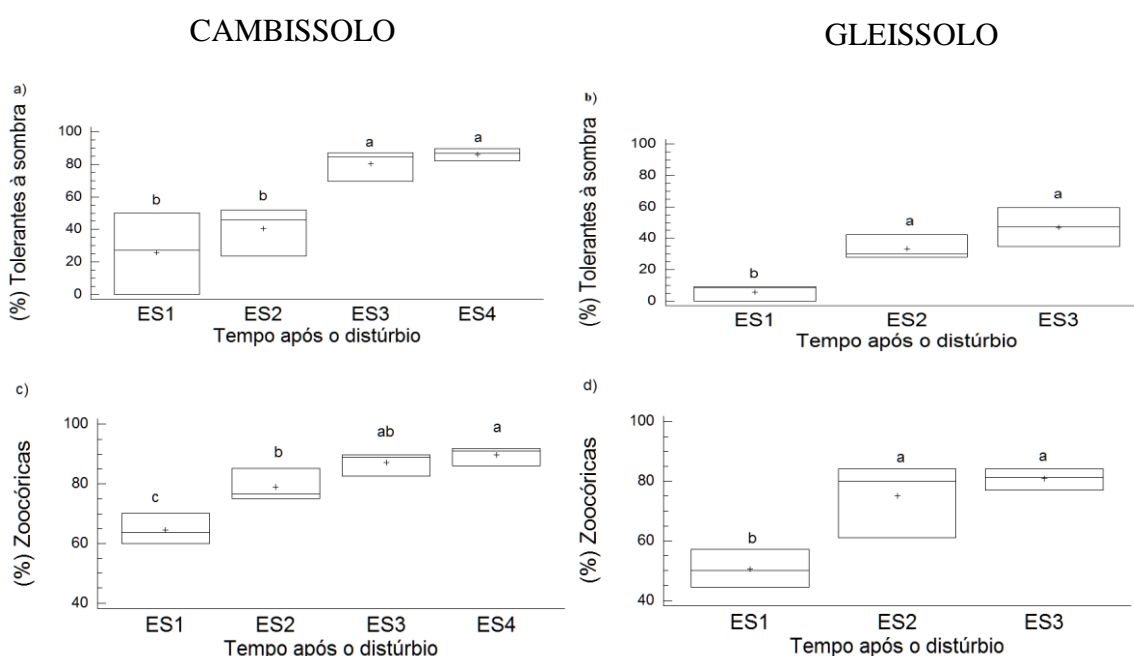


FIGURA 2: MÉDIA, MEDIANA E DESVIO PADRÃO DA PORCENTAGEM DE INDIVÍDUOS TOLERANTES A SOMBRA (A E B) E ZOOCÓRICOS (C E D) EM CAMBISSOLO-CA (A E C) E GLEISSOLO-GL (B E D), DE PARCELAS NA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA DA RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA PARANÁ-BRASIL. MÉDIAS SEGUIDAS DA MESMA LETRA NÃO DIFEREM ESTATISTICAMENTE PELO TESTE DE DUNCAN A 5% DE SIGNIFICANCIA.

## 2.4. DISCUSSÃO

Os resultados pertinentes às famílias, síndromes de dispersão e categoria ecológica apresentados neste estudo estão em consonância com o trabalho de Borgo *et al.* (2011), os

quais amostraram 23,5 ha de Floresta Ombrófila Densa no Paraná e encontraram 306 espécies distribuídas em 68 famílias. Embora o número de indivíduos e *taxa* amostrados seja superior, devido à área amostral que é maior que a deste estudo, a representatividade das guildas e famílias seguiu o mesmo padrão.

De forma geral, os agrupamentos encontrados na análise TWINSpan são compatíveis com o histórico de uso das áreas, tanto para as idades como para as repetições.

Os trechos correspondentes ao estágio sucessional avançado (CA4) são formados por espécies tolerantes à sombra e, na sua maioria, zoocóricas. Neste agrupamento estão muitos indivíduos de crescimento lento (CARVALHO, 1994), e sob algum tipo de risco, como a *Ocotea catharinesis*, a *Viola bicuhyba*, as *Trichilias*, a *Tabebuia heptaphylla* e a *Arecaceae Astrocaryum aculeatissimum*. Até mesmo a espécie indicadora deste agrupamento florístico consta na lista brasileira de espécies ameaçadas, a palmeira *Euterpe Edulis*. Neste contexto, o primeiro grupo formado pela segunda divisão do TWINSpan retrata indivíduos de florestas em estágio avançado de sucessão, e em bom estado de conservação, já que 8 espécies amostradas neste agrupamento estão sob algum grau de ameaça de extinção (*Red List* – IUCN, 2012), são elas: *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret – (brejaúva), *Buchenavia kelinii* (Vell.) Mart., *Myrocarpus frondosus* Allemão –, *Ocotea catharinensis* Mez – (canela-preta); *Cedrela fissilis* Vell. – (cedro-rosa), *Trichilia silvatica* DC., *Albizia edwallii* (Hoehne) Barneby & J.Grimes. e *Podocarpus sellowii* Klotzsch ex Endl.- (pinheirinho).

Na lista brasileira (BRASIL, 2008) encontramos 4 espécies: *Ocotea catharinensis*, *Ocotea odorifera*, *Tabebuia catharinensis* e *Euterpe edulis*. Destas, as três últimas não constam na *Red List* (IUCN, 2012).

De fato, muitos trabalhos citam os indivíduos amostrados no primeiro grupo da segunda divisão como espécies de florestas maduras e representativas da Floresta Ombrófila



Densa Submontana (LEITE; KLEIN, 1990; MAACK, 2002; RODERJAN *et al.*, 2002; PIRES *et al.*, 2005; BLUM, 2006).

No estágio sucessional médio em Cambissolo (CA3), representado pelo grupo dois da segunda divisão, ficaram os *taxa* que ocorrem abundantemente em florestas secundárias, como a *Hyeronimia alchorneoides*, que pode ser considerada uma espécie oportunista, conforme Gorenstein (2007), já que não apresenta banco de sementes, esse comportamento é esperado de uma espécie secundária tardia, como proposto por Melo (2000). A *Alchornea triplinervea*, embora classificada como não tolerante à sombra e de crescimento rápido (CARVALHO, 1994) é considerada longeva (TABARELI; MANTOVANI, 1999a) e, portanto, pode ser encontrada em trechos de florestas mais avançadas, preferindo solos de melhor drenagem (RODERJAN *et al.*, 2002).

As áreas de estágio 3 na floresta aluvial (GL3), pertencentes ao grupo 1 da terceira divisão foram intensamente exploradas no passado (VELOSO, 1991). São poucos os trabalhos florísticos da Floresta Ombrófila Densa Aluvial (SCHEER; BLUM, 2011). Entre os poucos encontrados, as espécies verificadas no agrupamento como *Inga affinis*, *Marlierea tomentosa* e *Andira anthelmia* são relatadas como representantes desta unidade fitoecologia. Outros representantes são: *Pseudobombax grandiflorum*, *Ficus organensis*, *Syagrus romanzoffiana*, *Coussapoa microcarpa*, *Psidium cattleianum*, *Ocotea pulchella* e *Myrcia insularis* (RODERJAN *et al.*, 2002; PIRES *et al.*, 2005; SCHEER; BLUM, 2011).

As últimas parcelas, referentes aos estádios jovens da sucessão (CA2 e CA1-GL1 e GL2), não apresentaram distinção florística significativa, isso se deve à elevada heterogeneidade da sucessão em estágios iniciais (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2008). Cheung *et al.* (2010), amostrando áreas com até 18 meses após o distúrbio na Floresta Ombrófila Densa do Paraná, encontraram coeficientes de variação entre

45 e 460%, indicando que variáveis de microescala, como por exemplo, o banco de sementes e o tipo de solo, são suficientes para influenciar substancialmente as trajetórias sucessionais. Desta forma é natural a não determinação de grupos homogêneos nestes estágios.

Os grupos ecológicos mostraram o mesmo padrão descrito na literatura para diferentes fases sucessionais em florestas tropicais, com acréscimo de indivíduos zoocóricos e tolerantes à sombra (LIEBCSH *et al*, 2008; BORGGO, 2010).

A composição florística é extremamente variável, o que dificulta a determinação de espécies indicadoras, o que vai de encontro à literatura atual sobre sucessão secundária, onde previsibilidade da vegetação em função de espécies é praticamente nula, dada a elevada diversidade e redundância das espécies florestais que compõem as florestas tropicais (GUARIGUATA;ORSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2008).

## **2.5. CONCLUSÕES**

A classificação da vegetação permitiu identificar quatro grupos florísticos, os quais determinam diferentes estágios sucessionais, assegurando que os sítios seguem o padrão determinado pelo histórico de uso das áreas amostradas, as quais podem, assim, ser considerados cronossequências de estabelecimento e extinção de espécies dominantes.

Adicionalmente, este estudo evidenciou que alguns trechos de Floresta Atlântica do Paraná encontram-se em bom estado de conservação, fato sugerido pelo número de espécies encontradas (oito) nos estágios com mais de 100 anos, que estão em algum nível de ameaça determinada pela *UC Red List*.

## REFERÊNCIAS

- BALBINOT, R., 2009. **Carbono, nitrogênio e razões isotópicas  $\delta^{13}C$  e  $\delta^{15}N$  no solo e vegetação de estágios sucessionais de Floresta Ombrófila Densa Submontana.** PhD Tese. Pós-graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, Paraná, Brasil. 103p.
- BLUM, C.T. 2006. **A Floresta Ombrófila Densa na Serra da Prata, Parque Nacional Saint- Hilaire/Lange, PR – caracterização florística, fitossociológica e ambiental de um gradiente altitudinal.** M.Sc Dissertação. Pós-graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, Paraná, Brasil. 185p.
- BORGO, M.; 2010 **A Floresta Atlântica do litoral norte do Paraná, Brasil: aspectos florísticos, estruturais e estoque de biomassa ao longo do processo sucessional.** Tese. PhD Tese. Pós-graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, Paraná, Brasil. 165p.
- BORGO, M.; TIEPOLO, G.; REGINATO, M.; KUNIYOSHI, Y., S.; GALVÃO, F., . CAPRETZ, R, L.; ZWIENER, V., P. 2011. Espécies Arbóreas de um Trecho de Floresta Atlântica do Município de Antonina, Paraná, Brasil. **Revista Floresta.** , v. 41, p. 819 – 832.
- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente (MMA). Instrução Normativa n. 6, de 23 de setembro de 2008. Diário Oficial da União, 24 set. 2008. Disponível em: <<http://portal.saude.gov.br/portal/>> Acesso em: 03/07/2012.
- CARVALHO, P. E. R. 1994. **Espécies florestais brasileiras. Recomendações Silviculturais, potencialidades e uso da madeira.** EMBRAPA-CNPQ. Brasília. 640p.
- CHAZDON RL, 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In: Carson WP and Schnitzer SA (eds.). **Tropical Forest Community Ecology.** Oxford: Wiley-Blackwell. P. 384-408.
- CHEUNG, K.C., LIEBSCH, D.; MARQUES, M.C.M., 2010. Forest recovery in newly abandoned pastures in southern Brazil: Implications for the Atlantic Forest resilience. **Natureza e Conservação.** v. 8, p. 66-70.
- FERRETTI, A.R.; R. M. BRITZ. 2006. Ecological restoration, carbon sequestration and biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. **Journal of Nature Conservation.** v. 14, p. 249 – 259.
- GLENN-LEWIN, D. C., PEET, R. K.; VELEN, T. T. 1992. **Plant Succession; theory and prediction.** Chapman & Hall, London.
- GÓMEZ-POMPA, A.; VAZQUES-YANES, C. 1981. Successional studies of a rain forest in Mexico. In: **Forest succession: concept and application.** Cap.16, p.246-266.

GORENSTEIN, M., R. Estrutura populacional de *Psychotria nuda* (cham & schlecht.) Wawra, *Hyeronima alchorneoides* 40outh40 e *Marlierea obscura* Berg. Em Floresta Ombrófila Densa Submontana na Ilha do Cardoso, litoral sul de São Paulo. Prática de pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica. 2007. Disponível em: [http://ecologia.ib.usp.br/curso/2007/pdf/individuais/i\\_mauricio\\_romero.pdf](http://ecologia.ib.usp.br/curso/2007/pdf/individuais/i_mauricio_romero.pdf).. Acessado em 03/06/2012.

GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management** 148: 185-206.

HARTSHORN, G. S., 1978, Treefalls and tropical forest dynamics, pp. 617-638. In: P. B. Tomlinson & H. H. Zimmermann (eds.), **Tropical trees as living systems**, Cambridge Univ. Press, New York.

HILL, M. O.; BUNCE, R. G. H.; SHAW, M. W. 1979. Indicator species analysis, a divisive polythetic method of classification, and its application to a survey of native pinewoods in Scotland. **Journal of Ecology**, v.63, p.597-613.

HOOPER, E.R., LEGENDRE, P., CONDIT, R. 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. **Ecology**. v. 85, p. 3313-3326.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). 1992. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: Fundação Inst. Brasileiro de Geografia e Estatística/DERNA. 92 p. (Manuais Técnicos de Geociências 1).

INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE (IUCN). **IUCN red list of threatened species**. Version 2011.1. Disponível em: <www.iucnredlist.org>. Acesso em: 03/07/2012.

KENT, M.; COKER, P. **Vegetation description and analysis**. London: Behaven Press, 1992. 362 p.

KUNIYOSHI, Y. S. **Reconhecimento de fases sucessionais de vegetação**. 1989. In: SEMINÁRIO SOBRE AVALIAÇÃO E RELATÓRIO DE IMPACTO AMBIENTAL, 1989, Curitiba. **Anais...** Curitiba: FUPEF. p. 97-107.

LEITE, P. E KLEIN, R.M. (1990). Vegetação. In: **Geografia do Brasil: região Sul**, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, p. 113-150, Rio de Janeiro.

LIEBSCH, D.; GOLDENBERG, R.; MARQUES, M. C. M. 2007. Florística e estrutura de comunidades vegetais em uma 40outh40nte40ncias de Floresta Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**. v. 21, p .

LIEBSCH, D., MARQUES, M.C.M., GOLDENBERG, R. 2008. How long does the Atlantic rain forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession **Biological Conservation**, v. 141, p. 1717-1725.

LONGHI, S.J.; BRENA, D.A.; GOMES, J.F.; NARVAES, I.S.; BERGER, G.; SOLIGO, A.J. 2006. Classificação e caracterização de estágios sucessionais em remanescentes de Floresta Ombrófila Mista na FLONA de São Francisco de Paula, RS, Brasil. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v.16, n.2, p.113-125.

MAACK, R. 2002. **Geografia Física do Estado do Paraná**, Imprensa Oficial, Curitiba.

MADEIRA, B. G.; ESPÍRITO-SANTO, M. M.; D'ÂNGELO NETO, S.; NUNES, Y. R. F.; AZOFEIFA, S. A.; FERNADES, G. W. e QUESADA, M. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional tropical dry forest in south-eastern Brazil. **Plant Ecology**. v. 204, p. 291-304.

MELO, M.M.R.F. 2000. **Demografia de árvores em Floresta Pluvial Atlântica, Ilha do Cardoso, SP, Brasil**. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. 109p.

METZGER, J.P., 2009. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**. v. 142, p. 1138-1140.

PEEL, M.C., FINLAYSON, B.L. e MCMAHON, T.A. 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v.11, p. 1633-1616.

PIJL, VAN DER., 1982, **Principles of dispersal in higher plants**. 3<sup>a</sup> ed., Springer-Verlag, Berlin.

PIRES, P.T.L., ZILLI, A.L.; BLUM, C.T. (2005). **Atlas da Floresta Atlântica no Paraná – área de abrangência do Programa Proteção da Floresta Atlântica**, SEMA/Programa Proteção da Floresta Atlântica – Pró-Atlântica, Curitiba.

REITZ, R., 1965, **Flora ilustrada catarinense**. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, SC.

RODERJAN, C. V.; GALVÃO, F.; KUNIYOSHI, Y. S.; HATSCHBACH, G. G. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná. 2002. **Ciência & Ambiente**, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria-RS, n. 24, p. 75-92.

SCHEER, M. B.; BLUM, C. T. 2011. **Arboreal Diversity of the Atlantic Forest of Southern Brazil: From the Beach Ridges to the Paraná River**. In: Oscar Grillo; Gianfranco Venora. (Org.). *The Dynamical Processes of Biodiversity – Case Studies of Evolution and Spatial Distribution*. Rijeka: Intech. p. 109-134.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. 1999a. A regeneração de uma Floresta Tropical Montana após corte e queima (São Paulo-Brasil). **Revista Brasileira de Biologia**. v. 59. p. 239-250.

VALENTIN, J. L. **Ecologia numérica: uma introdução à análise multivariada de dados ecológicos**. Rio de Janeiro: Interciência, 2000.

VELOSO, H.P.; RANGEL-FILHO, A.L.; LIMA, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 123p.

**Apêndice 2.1** ESPÉCIES AMOSTRADAS, REPRESENTADAS POR SEUS CÓDIGOS, E SUAS VARIÁVEIS FITOSSOCIOLÓGICAS EM DIFERENTES FASES SUCESSIONAIS DA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA DO PARANÁ-BRASIL. N= NÚMERO DE INDIVÍDUOS, U = NÚMERO DE SUB-PARCELAS EM QUE FORAM AMOSTRADOS, AB = ÁREA BASAL, DA = DENSIDADE ABSOLUTA, DR = DENSIDADE RELATIVA, FA = FREQUENCIA ABSOLUTA, DoA= DOMINÂNCIA ABSOLUTA, DoR= DOMINÂNCIA RELATIVA, VC= VALOR DE COBERTURA, VC(%) = PORCENTAGEM DO VALOR DE COBERTURA, VI= VALOR DE IMPORTÂNCIA, VI(%) PORCENTAGEM DE IMPORTÂNCIA.

Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Euteedul	CA4	38	19	0,592	126,667	9,09	63,33	6,51	1,975	5,45	14,54	7,27	21,047	7,02
Ocotcata	CA4	21	16	0,825	70	5,02	53,33	5,48	2,748	7,58	12,608	6,3	18,087	6,03
Sloaguia	CA4	15	10	0,882	50	3,59	33,33	3,42	2,938	8,11	11,696	5,85	15,121	5,04
Rudgiasm	CA4	27	14	0,364	90	6,46	46,67	4,79	1,215	3,35	9,811	4,91	14,606	4,87
Alchtrip	CA4	6	5	1,009	20	1,44	16,67	1,71	3,362	9,28	10,712	5,36	12,424	4,14
Psycsute	CA4	27	10	0,117	90	6,46	33,33	3,42	0,39	1,08	7,536	3,77	10,961	3,65
Garegard	CA4	18	11	0,165	60	4,31	36,67	3,77	0,549	1,52	5,822	2,91	9,589	3,2
Virobicu	CA4	8	7	0,543	26,667	1,91	23,33	2,4	1,81	4,99	6,909	3,45	9,306	3,1
Poutveno	CA4	10	9	0,318	33,333	2,39	30	3,08	1,06	2,93	5,318	2,66	8,401	2,8
Myrbica	CA4	12	10	0,201	40	2,87	33,33	3,42	0,67	1,85	4,721	2,36	8,145	2,72
Quiiglaz	CA4	12	7	0,138	40	2,87	23,33	2,4	0,461	1,27	4,142	2,07	6,539	2,18
Crypmosc	CA4	6	6	0,312	20	1,44	20	2,05	1,041	2,87	4,307	2,15	6,362	2,12
Mollscho	CA4	10	7	0,151	33,333	2,39	23,33	2,4	0,502	1,39	3,777	1,89	6,175	2,06
Cupaoblo	CA4	4	4	0,354	13,333	0,96	13,33	1,37	1,18	3,26	4,214	2,11	5,584	1,86
Inde	CA4	4	4	0,281	13,333	0,96	13,33	1,37	0,938	2,59	3,545	1,77	4,915	1,64
Talaovat	CA4	11	4	0,062	36,667	2,63	13,33	1,37	0,207	0,57	3,204	1,6	4,574	1,52
Eugeburk	CA4	9	5	0,064	30	2,15	16,67	1,71	0,215	0,59	2,746	1,37	4,458	1,49
Gallinte	CA4	3	2	0,313	10	0,72	6,67	0,68	1,045	2,88	3,601	1,8	4,286	1,43
Myrt	CA4	8	5	0,063	26,667	1,91	16,67	1,71	0,209	0,58	2,491	1,25	4,203	1,4
Psycnuda	CA4	6	5	0,087	20	1,44	16,67	1,71	0,29	0,8	2,235	1,12	3,947	1,32
Posolati	CA4	6	6	0,034	20	1,44	20	2,05	0,115	0,32	1,752	0,88	3,806	1,27

Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Tetr	CA4	4	4	0,155	13,333	0,96	13,33	1,37	0,517	1,43	2,385	1,19	3,754	1,25
Psyc	CA4	7	5	0,032	23,333	1,67	16,67	1,71	0,105	0,29	1,966	0,98	3,678	1,23
Gomischa	CA4	6	5	0,051	20	1,44	16,67	1,71	0,168	0,46	1,9	0,95	3,612	1,2
Cecrpach	CA4	4	4	0,111	13,333	0,96	13,33	1,37	0,37	1,02	1,977	0,99	3,347	1,12
Prunmyrt	CA4	4	4	0,103	13,333	0,96	13,33	1,37	0,345	0,95	1,908	0,95	3,278	1,09
Pourguia	CA4	3	3	0,154	10	0,72	10	1,03	0,513	1,41	2,132	1,07	3,159	1,05
Marlome	CA4	5	5	0,022	16,667	1,2	16,67	1,71	0,075	0,21	1,403	0,7	3,115	1,04
Brosract	CA4	3	3	0,127	10	0,72	10	1,03	0,424	1,17	1,886	0,94	2,914	0,97
Calyluci	CA4	4	4	0,045	13,333	0,96	13,33	1,37	0,152	0,42	1,375	0,69	2,745	0,92
Hyalch	CA4	3	2	0,14	10	0,72	6,67	0,68	0,465	1,28	2,002	1	2,687	0,9
Bathaut	CA4	4	3	0,065	13,333	0,96	10	1,03	0,218	0,6	1,559	0,78	2,587	0,86
Cedrfiss	CA4	2	2	0,134	6,667	0,48	6,67	0,68	0,448	1,24	1,715	0,86	2,4	0,8
Eugemult	CA4	3	3	0,07	10	0,72	10	1,03	0,233	0,64	1,361	0,68	2,388	0,8
Eugecand	CA4	3	3	0,037	10	0,72	10	1,03	0,122	0,34	1,054	0,53	2,081	0,69
Casesylv	CA4	3	3	0,019	10	0,72	10	1,03	0,063	0,18	0,893	0,45	1,92	0,64
Mataguia	CA4	3	3	0,012	10	0,72	10	1,03	0,039	0,11	0,826	0,41	1,854	0,62
Guarmacr	CA4	3	3	0,011	10	0,72	10	1,03	0,037	0,1	0,819	0,41	1,846	0,62
Micocabu	CA4	2	2	0,069	6,667	0,48	6,67	0,68	0,229	0,63	1,11	0,56	1,795	0,6
Alib	CA4	2	2	0,059	6,667	0,48	6,67	0,68	0,197	0,54	1,023	0,51	1,708	0,57
Marlsylv	CA4	3	2	0,029	10	0,72	6,67	0,68	0,096	0,27	0,983	0,49	1,668	0,56
Caly	CA4	3	2	0,024	10	0,72	6,67	0,68	0,079	0,22	0,936	0,47	1,621	0,54
Maprbras	CA4	2	2	0,046	6,667	0,48	6,67	0,68	0,153	0,42	0,902	0,45	1,587	0,53
Eugeumbe	CA4	2	2	0,044	6,667	0,48	6,67	0,68	0,146	0,4	0,882	0,44	1,566	0,52
Astracul	CA4	2	2	0,029	6,667	0,48	6,67	0,68	0,097	0,27	0,746	0,37	1,431	0,48
Cariestr	CA4	1	1	0,091	3,333	0,24	3,33	0,34	0,304	0,84	1,077	0,54	1,42	0,47
Pachlong	CA4	2	2	0,022	6,667	0,48	6,67	0,68	0,073	0,2	0,68	0,34	1,365	0,46
Ingaaffi	CA4	1	1	0,084	3,333	0,24	3,33	0,34	0,279	0,77	1,008	0,5	1,351	0,45
Pterviol	CA4	1	1	0,081	3,333	0,24	3,33	0,34	0,27	0,74	0,984	0,49	1,326	0,44
Guapoppo	CA4	2	2	0,014	6,667	0,48	6,67	0,68	0,048	0,13	0,611	0,31	1,296	0,43



Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Annocaca	CA4	1	1	0,075	3,333	0,24	3,33	0,34	0,252	0,69	0,933	0,47	1,276	0,43
Eugemulf	CA4	1	1	0,071	3,333	0,24	3,33	0,34	0,236	0,65	0,889	0,44	1,232	0,41
Marlobsc	CA4	2	2	0,006	6,667	0,48	6,67	0,68	0,022	0,06	0,538	0,27	1,223	0,41
Annosqua	CA4	1	1	0,062	3,333	0,24	3,33	0,34	0,205	0,57	0,806	0,4	1,148	0,38
Ocottris	CA4	2	1	0,032	6,667	0,48	3,33	0,34	0,106	0,29	0,77	0,38	1,112	0,37
Marlreit	CA4	1	1	0,055	3,333	0,24	3,33	0,34	0,184	0,51	0,747	0,37	1,089	0,36
Ilexthee	CA4	2	1	0,016	6,667	0,48	3,33	0,34	0,054	0,15	0,627	0,31	0,969	0,32
Phytdioi	CA4	1	1	0,042	3,333	0,24	3,33	0,34	0,138	0,38	0,621	0,31	0,964	0,32
Ficuinisi	CA4	1	1	0,04	3,333	0,24	3,33	0,34	0,134	0,37	0,608	0,3	0,951	0,32
Ocotodor	CA4	1	1	0,038	3,333	0,24	3,33	0,34	0,127	0,35	0,589	0,29	0,931	0,31
Cousmica	CA4	1	1	0,033	3,333	0,24	3,33	0,34	0,109	0,3	0,541	0,27	0,883	0,29
Eugecera	CA4	1	1	0,032	3,333	0,24	3,33	0,34	0,106	0,29	0,531	0,27	0,874	0,29
Eugeunif	CA4	1	1	0,03	3,333	0,24	3,33	0,34	0,099	0,27	0,514	0,26	0,856	0,29
Ingaedul	CA4	1	1	0,022	3,333	0,24	3,33	0,34	0,073	0,2	0,439	0,22	0,782	0,26
Amaiguia	CA4	1	1	0,021	3,333	0,24	3,33	0,34	0,071	0,2	0,436	0,22	0,778	0,26
Ocotlaxa	CA4	1	1	0,018	3,333	0,24	3,33	0,34	0,06	0,17	0,406	0,2	0,749	0,25
Vitepoly	CA4	1	1	0,017	3,333	0,24	3,33	0,34	0,056	0,15	0,394	0,2	0,737	0,25
Campneri	CA4	1	1	0,013	3,333	0,24	3,33	0,34	0,042	0,12	0,356	0,18	0,699	0,23
Pouttort	CA4	1	1	0,01	3,333	0,24	3,33	0,34	0,034	0,09	0,334	0,17	0,677	0,23
Ocotalba	CA4	1	1	0,01	3,333	0,24	3,33	0,34	0,032	0,09	0,329	0,16	0,671	0,22
Peraglab	CA4	1	1	0,007	3,333	0,24	3,33	0,34	0,024	0,07	0,306	0,15	0,648	0,22
Protklei	CA4	1	1	0,007	3,333	0,24	3,33	0,34	0,022	0,06	0,3	0,15	0,643	0,21
Nectmoll	CA4	1	1	0,006	3,333	0,24	3,33	0,34	0,019	0,05	0,291	0,15	0,633	0,21
Cabrcanj	CA4	1	1	0,004	3,333	0,24	3,33	0,34	0,013	0,04	0,275	0,14	0,617	0,21
Gomispec	CA4	1	1	0,003	3,333	0,24	3,33	0,34	0,011	0,03	0,271	0,14	0,613	0,2
Tabhept	CA4	1	1	0,003	3,333	0,24	3,33	0,34	0,011	0,03	0,27	0,13	0,612	0,2
Alopedul	CA4	1	1	0,002	3,333	0,24	3,33	0,34	0,008	0,02	0,261	0,13	0,604	0,2
Alchglan	CA4	1	1	0,002	3,333	0,24	3,33	0,34	0,008	0,02	0,26	0,13	0,603	0,2
Nectleuc	CA3	1	1	0,093	3,333	0,16	3,33	0,35	0,31	1,1	1,26	0,63	1,608	0,54

Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Pourguia	CA3	1	1	0,09	3,333	0,16	3,33	0,35	0,298	1,06	1,219	0,61	1,568	0,52
Psedwarm	CA3	1	1	0,067	3,333	0,16	3,33	0,35	0,225	0,8	0,957	0,48	1,306	0,44
Tapiguia	CA3	1	1	0,067	3,333	0,16	3,33	0,35	0,225	0,8	0,957	0,48	1,306	0,44
Cousmica	CA3	1	1	0,067	3,333	0,16	3,33	0,35	0,225	0,8	0,957	0,48	1,306	0,44
Amaiguia	CA3	1	1	0,065	3,333	0,16	3,33	0,35	0,217	0,77	0,93	0,47	1,279	0,43
Cybianti	CA3	3	1	0,018	10	0,47	3,33	0,35	0,06	0,22	0,685	0,34	1,034	0,34
Cecrpach	CA3	1	1	0,025	3,333	0,16	3,33	0,35	0,082	0,29	0,449	0,22	0,797	0,27
Triclepi	CA3	2	1	0,006	6,667	0,31	3,33	0,35	0,02	0,07	0,385	0,19	0,733	0,24
Campneri	CA3	1	1	0,019	3,333	0,16	3,33	0,35	0,064	0,23	0,384	0,19	0,732	0,24
Laur	CA3	1	1	0,017	3,333	0,16	3,33	0,35	0,056	0,2	0,355	0,18	0,704	0,23
Buchklei	CA3	1	1	0,009	3,333	0,16	3,33	0,35	0,03	0,11	0,265	0,13	0,614	0,2
Matajugl	CA3	1	1	0,009	3,333	0,16	3,33	0,35	0,031	0,11	0,265	0,13	0,614	0,2
Marlsylv	CA3	1	1	0,007	3,333	0,16	3,33	0,35	0,022	0,08	0,236	0,12	0,585	0,19
Eugecath	CA3	1	1	0,004	3,333	0,16	3,33	0,35	0,013	0,05	0,203	0,1	0,551	0,18
Protklei	CA3	1	1	0,004	3,333	0,16	3,33	0,35	0,012	0,04	0,198	0,1	0,547	0,18
Alchglan	CA3	1	1	0,003	3,333	0,16	3,33	0,35	0,011	0,04	0,195	0,1	0,544	0,18
Nectpube	CA3	1	1	0,003	3,333	0,16	3,33	0,35	0,011	0,04	0,195	0,1	0,543	0,18
Ingaedul	CA3	1	1	0,003	3,333	0,16	3,33	0,35	0,01	0,04	0,194	0,1	0,542	0,18
Myrofron	CA3	1	1	0,003	3,333	0,16	3,33	0,35	0,01	0,03	0,191	0,1	0,539	0,18
Tricsilv	CA3	1	1	0,003	3,333	0,16	3,33	0,35	0,009	0,03	0,188	0,09	0,537	0,18
Nectrigi	CA3	1	1	0,002	3,333	0,16	3,33	0,35	0,008	0,03	0,184	0,09	0,533	0,18
Gomispec	CA3	1	1	0,002	3,333	0,16	3,33	0,35	0,008	0,03	0,184	0,09	0,533	0,18
Tabecath	CA3	1	1	0,002	3,333	0,16	3,33	0,35	0,007	0,02	0,18	0,09	0,528	0,18
Gomipalu	CA3	1	1	0,002	3,333	0,16	3,33	0,35	0,006	0,02	0,178	0,09	0,526	0,18
Apoc	CA3	2	2	0,067	6,667	0,31	6,67	0,7	0,224	0,8	1,11	0,55	1,807	0,6
Platlóri	CA3	3	2	0,032	10	0,47	6,67	0,7	0,108	0,38	0,853	0,43	1,55	0,52
Cordsell	CA3	3	2	0,028	10	0,47	6,67	0,7	0,095	0,34	0,807	0,4	1,504	0,5
Garcgard	CA3	3	2	0,02	10	0,47	6,67	0,7	0,068	0,24	0,711	0,36	1,408	0,47
Ocotcata	CA3	2	2	0,018	6,667	0,31	6,67	0,7	0,061	0,22	0,529	0,26	1,226	0,41

Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Crypasch	CA3	2	2	0,017	6,667	0,31	6,67	0,7	0,057	0,2	0,516	0,26	1,213	0,4
Eugeumbe	CA3	2	2	0,014	6,667	0,31	6,67	0,7	0,047	0,17	0,48	0,24	1,177	0,39
Andianth	CA3	2	2	0,014	6,667	0,31	6,67	0,7	0,047	0,17	0,479	0,24	1,176	0,39
Poutveno	CA3	2	2	0,01	6,667	0,31	6,67	0,7	0,033	0,12	0,433	0,22	1,13	0,38
Rubi	CA3	2	2	0,006	6,667	0,31	6,67	0,7	0,02	0,07	0,386	0,19	1,083	0,36
Marlobsc	CA3	2	2	0,006	6,667	0,31	6,67	0,7	0,02	0,07	0,386	0,19	1,083	0,36
Euge	CA3	2	2	0,006	6,667	0,31	6,67	0,7	0,018	0,07	0,379	0,19	1,076	0,36
Guarmacr	CA3	2	2	0,005	6,667	0,31	6,67	0,7	0,017	0,06	0,374	0,19	1,071	0,36
Eugeburk	CA3	2	2	0,004	6,667	0,31	6,67	0,7	0,015	0,05	0,366	0,18	1,063	0,35
Gomischa	CA3	2	2	0,004	6,667	0,31	6,67	0,7	0,014	0,05	0,364	0,18	1,061	0,35
Nectmoll	CA3	4	3	0,153	13,333	0,63	10	1,05	0,508	1,81	2,438	1,22	3,483	1,16
Micocabu	CA3	3	3	0,066	10	0,47	10	1,05	0,219	0,78	1,251	0,63	2,296	0,77
Casedeca	CA3	3	3	0,026	10	0,47	10	1,05	0,088	0,31	0,785	0,39	1,83	0,61
Vochbifa	CA3	9	4	0,509	30	1,41	13,33	1,39	1,697	6,04	7,453	3,73	8,847	2,95
Attadubi	CA3	6	4	0,346	20	0,94	13,33	1,39	1,152	4,1	5,044	2,52	6,438	2,15
Virobicu	CA3	6	4	0,045	20	0,94	13,33	1,39	0,151	0,54	1,477	0,74	2,871	0,96
Acniarbo	CA3	4	4	0,067	13,333	0,63	13,33	1,39	0,222	0,79	1,417	0,71	2,811	0,94
Gomiflag	CA3	5	4	0,044	16,667	0,78	13,33	1,39	0,146	0,52	1,305	0,65	2,699	0,9
Euph	CA3	4	4	0,048	13,333	0,63	13,33	1,39	0,16	0,57	1,198	0,6	2,592	0,86
Alchtrip	CA3	7	5	0,247	23,333	1,1	16,67	1,74	0,822	2,93	4,026	2,01	5,768	1,92
Sloagua	CA3	5	5	0,029	16,667	0,78	16,67	1,74	0,095	0,34	1,123	0,56	2,865	0,96
Pouttort	CA3	7	6	0,186	23,333	1,1	20	2,09	0,62	2,21	3,306	1,65	5,396	1,8
Rollseri	CA3	6	6	0,183	20	0,94	20	2,09	0,611	2,18	3,118	1,56	5,208	1,74
Guapoppo	CA3	7	6	0,052	23,333	1,1	20	2,09	0,174	0,62	1,717	0,86	3,807	1,27
Marlreit	CA3	20	7	0,191	66,667	3,13	23,33	2,44	0,638	2,27	5,408	2,7	7,847	2,62
Inde	CA3	7	7	0,198	23,333	1,1	23,33	2,44	0,658	2,35	3,442	1,72	5,881	1,96
Astracul	CA3	9	7	0,069	30	1,41	23,33	2,44	0,229	0,81	2,225	1,11	4,664	1,55
Matagua	CA3	8	8	0,298	26,667	1,25	26,67	2,79	0,993	3,54	4,789	2,39	7,577	2,53
Peraglab	CA3	14	9	0,635	46,667	2,19	30	3,14	2,118	7,54	9,738	4,87	12,874	4,29

Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Mollscho	CA3	15	10	0,062	50	2,35	33,33	3,48	0,206	0,73	3,086	1,54	6,57	2,19
Casesylv	CA3	20	11	0,405	66,667	3,13	36,67	3,83	1,349	4,81	7,941	3,97	11,773	3,92
Euteedul	CA3	23	11	0,201	76,667	3,61	36,67	3,83	0,67	2,39	5,99	3	9,823	3,27
Bathaust	CA3	161	12	0,994	536,667	25,24	40	4,18	3,314	11,8	37,036	18,52	41,217	13,74
Myrt	CA3	18	14	0,075	60	2,82	46,67	4,88	0,25	0,89	3,712	1,86	8,59	2,86
Sloamono	CA3	23	15	0,316	76,667	3,61	50	5,23	1,054	3,76	7,36	3,68	12,587	4,2
Hyerlch	CA3	30	16	1,368	100	4,7	53,33	5,57	4,559	16,24	20,939	10,47	26,514	8,84
Cupaoblo	CA3	32	20	0,331	106,667	5,02	66,67	6,97	1,103	3,93	8,944	4,47	15,912	5,3
Psycsute	CA3	121	24	0,438	403,333	18,97	80	8,36	1,459	5,2	24,162	12,08	32,525	10,84
Tibopulc	CA2	168	20	1,85	560	24,53	66,67	9,95	6,166	33,96	58,481	29,24	68,432	22,81
Myrsferr	CA2	146	29	1,271	486,667	21,31	96,67	14,43	4,237	23,33	44,644	22,32	59,072	19,69
Casesylv	CA2	161	19	0,668	536,667	23,5	63,33	9,45	2,228	12,27	35,774	17,89	45,227	15,08
Casedeca	CA2	28	13	0,158	93,333	4,09	43,33	6,47	0,527	2,9	6,99	3,49	13,458	4,49
Micocinn	CA2	27	12	0,091	90	3,94	40	5,97	0,304	1,68	5,617	2,81	11,587	3,86
Vochbifa	CA2	8	5	0,234	26,667	1,17	16,67	2,49	0,781	4,3	5,47	2,74	7,958	2,65
Mach	CA2	22	5	0,09	73,333	3,21	16,67	2,49	0,299	1,64	4,857	2,43	7,344	2,45
Nectmoll	CA2	10	8	0,081	33,333	1,46	26,67	3,98	0,271	1,49	2,95	1,48	6,931	2,31
Cupaoblo	CA2	9	9	0,036	30	1,31	30	4,48	0,121	0,66	1,978	0,99	6,456	2,15
Myrsparv	CA2	11	7	0,074	36,667	1,61	23,33	3,48	0,246	1,35	2,958	1,48	6,44	2,15
Sennmult	CA2	10	6	0,091	33,333	1,46	20	2,99	0,303	1,67	3,129	1,56	6,114	2,04
Alchtrip	CA2	9	6	0,06	30	1,31	20	2,99	0,201	1,11	2,42	1,21	5,405	1,8
Cithmyri	CA2	4	4	0,099	13,333	0,58	13,33	1,99	0,331	1,82	2,405	1,2	4,396	1,47
Ilexthee	CA2	5	4	0,091	16,667	0,73	13,33	1,99	0,304	1,67	2,403	1,2	4,393	1,46
Rollseri	CA2	6	3	0,095	20	0,88	10	1,49	0,318	1,75	2,625	1,31	4,117	1,37
Zantrhoi	CA2	5	4	0,072	16,667	0,73	13,33	1,99	0,24	1,32	2,053	1,03	4,043	1,35
Cecrglaz	CA2	4	4	0,077	13,333	0,58	13,33	1,99	0,257	1,41	1,998	1	3,988	1,33
Psedwarm	CA2	6	3	0,023	20	0,88	10	1,49	0,076	0,42	1,292	0,65	2,784	0,93
Peraglab	CA2	5	3	0,021	16,667	0,73	10	1,49	0,07	0,38	1,113	0,56	2,606	0,87
Andianth	CA2	3	3	0,036	10	0,44	10	1,49	0,119	0,65	1,093	0,55	2,585	0,86

Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Hyeralech	CA2	5	3	0,014	16,667	0,73	10	1,49	0,047	0,26	0,989	0,49	2,482	0,83
Nectleuc	CA2	3	3	0,027	10	0,44	10	1,49	0,091	0,5	0,937	0,47	2,43	0,81
Marlreit	CA2	3	3	0,016	10	0,44	10	1,49	0,054	0,3	0,734	0,37	2,226	0,74
Eugeumbe	CA2	3	2	0,012	10	0,44	6,67	1	0,041	0,23	0,666	0,33	1,661	0,55
Sloaguaia	CA2	2	1	0,039	6,667	0,29	3,33	0,5	0,131	0,72	1,012	0,51	1,51	0,5
Ficuinisi	CA2	2	2	0,007	6,667	0,29	6,67	1	0,023	0,13	0,418	0,21	1,413	0,47
Psidguaj	CA2	2	2	0,006	6,667	0,29	6,67	1	0,021	0,12	0,41	0,21	1,405	0,47
Micosell	CA2	2	2	0,006	6,667	0,29	6,67	1	0,019	0,11	0,398	0,2	1,393	0,46
Xylobras	CA2	1	1	0,026	3,333	0,15	3,33	0,5	0,086	0,48	0,621	0,31	1,119	0,37
Inde	CA2	1	1	0,023	3,333	0,15	3,33	0,5	0,077	0,43	0,572	0,29	1,07	0,36
Cedrfiss	CA2	1	1	0,012	3,333	0,15	3,33	0,5	0,039	0,22	0,363	0,18	0,86	0,29
Euteedul	CA2	1	1	0,006	3,333	0,15	3,33	0,5	0,019	0,11	0,252	0,13	0,749	0,25
Myrt	CA2	1	1	0,005	3,333	0,15	3,33	0,5	0,018	0,1	0,245	0,12	0,742	0,25
Cecrpach	CA2	1	1	0,004	3,333	0,15	3,33	0,5	0,013	0,07	0,22	0,11	0,717	0,24
Citrreti	CA2	1	1	0,004	3,333	0,15	3,33	0,5	0,012	0,07	0,214	0,11	0,711	0,24
Jacapube	CA2	1	1	0,003	3,333	0,15	3,33	0,5	0,011	0,06	0,204	0,1	0,702	0,23
Cabrcanj	CA2	1	1	0,003	3,333	0,15	3,33	0,5	0,01	0,05	0,199	0,1	0,696	0,23
Sorobonp	CA2	1	1	0,003	3,333	0,15	3,33	0,5	0,01	0,05	0,199	0,1	0,696	0,23
Macltinc	CA2	1	1	0,003	3,333	0,15	3,33	0,5	0,009	0,05	0,195	0,1	0,693	0,23
Platlori	CA2	1	1	0,002	3,333	0,15	3,33	0,5	0,007	0,04	0,183	0,09	0,681	0,23
Euge	CA2	1	1	0,002	3,333	0,15	3,33	0,5	0,006	0,03	0,18	0,09	0,678	0,23
Acniarbo	CA2	1	1	0,002	3,333	0,15	3,33	0,5	0,006	0,03	0,179	0,09	0,677	0,23
Psidcatt	CA2	1	1	0,002	3,333	0,15	3,33	0,5	0,006	0,03	0,18	0,09	0,677	0,23
Alchglan	CA2	1	1	0,002	3,333	0,15	3,33	0,5	0,006	0,03	0,179	0,09	0,676	0,23
Tibopulc	CA1	182	14	0,807	587,097	43,54	45,16	26,92	2,604	49,44	92,985	46,49	119,908	39,97
Sennmult	CA1	32	8	0,278	103,226	7,66	25,81	15,38	0,896	17,01	24,67	12,33	40,054	13,35
Myrsferr	CA1	45	6	0,145	145,161	10,77	19,35	11,54	0,468	8,88	19,643	9,82	31,181	10,39
Myrofron	CA1	3	1	0,193	9,677	0,72	3,23	1,92	0,621	11,8	12,514	6,26	14,437	4,81
Peraglab	CA1	17	4	0,039	54,839	4,07	12,9	7,69	0,125	2,37	6,441	3,22	14,133	4,71

Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Cecrpach	CA1	8	3	0,04	25,806	1,91	9,68	5,77	0,128	2,43	4,349	2,17	10,118	3,37
Albiedwa	CA1	4	2	0,012	12,903	0,96	6,45	3,85	0,038	0,72	1,674	0,84	5,52	1,84
Alchtrip	CA1	3	2	0,008	9,677	0,72	6,45	3,85	0,027	0,52	1,233	0,62	5,079	1,69
Vochbifa	CA1	2	1	0,029	6,452	0,48	3,23	1,92	0,094	1,78	2,255	1,13	4,178	1,39
Syagroma	CA1	1	1	0,027	3,226	0,24	3,23	1,92	0,086	1,64	1,879	0,94	3,802	1,27
Nectmemb	CA1	4	1	0,011	12,903	0,96	3,23	1,92	0,037	0,7	1,654	0,83	3,577	1,19
Acniarbo	CA1	3	1	0,01	9,677	0,72	3,23	1,92	0,033	0,62	1,339	0,67	3,262	1,09
Ilexthee	CA1	2	1	0,005	6,452	0,48	3,23	1,92	0,016	0,31	0,786	0,39	2,709	0,9
Jacapube	CA1	2	1	0,004	6,452	0,48	3,23	1,92	0,014	0,27	0,752	0,38	2,675	0,89
Micocinn	CA1	1	1	0,008	3,226	0,24	3,23	1,92	0,025	0,48	0,723	0,36	2,646	0,88
Sloagua	CA1	1	1	0,006	3,226	0,24	3,23	1,92	0,018	0,34	0,582	0,29	2,505	0,83
Bathaupt	CA1	1	1	0,005	3,226	0,24	3,23	1,92	0,015	0,28	0,52	0,26	2,443	0,81
Cithmyri	CA1	1	1	0,005	3,226	0,24	3,23	1,92	0,015	0,28	0,52	0,26	2,443	0,81
Zantrhoi	CA1	1	1	0,002	3,226	0,24	3,23	1,92	0,007	0,12	0,364	0,18	2,287	0,76
Jacapube	GL3	68	24	0,509	226,667	18,78	80	11,82	1,697	12,63	31,411	15,71	43,234	14,41
Andianth	GL3	50	15	0,439	166,667	13,81	50	7,39	1,462	10,88	24,69	12,35	32,079	10,69
Peraglab	GL3	35	18	0,512	116,667	9,67	60	8,87	1,705	12,69	22,358	11,18	31,225	10,41
Tibopulc	GL3	20	11	0,452	66,667	5,52	36,67	5,42	1,507	11,21	16,737	8,37	22,156	7,39
Ingaaffi	GL3	20	9	0,208	66,667	5,52	30	4,43	0,693	5,16	10,686	5,34	15,119	5,04
Mico	GL3	22	12	0,109	73,333	6,08	40	5,91	0,365	2,71	8,792	4,4	14,703	4,9
Attadubi	GL3	7	7	0,217	23,333	1,93	23,33	3,45	0,722	5,38	7,31	3,65	10,758	3,59
Hyerlch	GL3	10	9	0,115	33,333	2,76	30	4,43	0,384	2,86	5,624	2,81	10,057	3,35
Pterviol	GL3	10	6	0,127	33,333	2,76	20	2,96	0,422	3,14	5,905	2,95	8,861	2,95
Marlsylv	GL3	14	6	0,073	46,667	3,87	20	2,96	0,244	1,82	5,684	2,84	8,64	2,88
Myrt	GL3	8	7	0,087	26,667	2,21	23,33	3,45	0,288	2,15	4,357	2,18	7,805	2,6
Nectmoll	GL3	6	6	0,095	20	1,66	20	2,96	0,316	2,35	4,005	2	6,961	2,32
Vochbifa	GL3	5	3	0,153	16,667	1,38	10	1,48	0,511	3,8	5,182	2,59	6,659	2,22
Syagroma	GL3	5	5	0,108	16,667	1,38	16,67	2,46	0,361	2,68	4,066	2,03	6,529	2,18
Tapiguia	GL3	4	4	0,116	13,333	1,1	13,33	1,97	0,388	2,89	3,994	2	5,964	1,99

Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Tibotric	GL3	5	4	0,034	16,667	1,38	13,33	1,97	0,114	0,85	2,227	1,11	4,197	1,4
Casesylv	GL3	5	4	0,028	16,667	1,38	13,33	1,97	0,094	0,7	2,084	1,04	4,055	1,35
Ilexthee	GL3	4	4	0,019	13,333	1,1	13,33	1,97	0,064	0,48	1,581	0,79	3,551	1,18
Ingaedul	GL3	5	3	0,025	16,667	1,38	10	1,48	0,082	0,61	1,991	1	3,469	1,16
Gochpoly	GL3	4	4	0,01	13,333	1,1	13,33	1,97	0,033	0,24	1,348	0,67	3,318	1,11
Amaiguia	GL3	2	2	0,068	6,667	0,55	6,67	0,99	0,228	1,7	2,251	1,13	3,236	1,08
Anno	GL3	5	2	0,027	16,667	1,38	6,67	0,99	0,09	0,67	2,051	1,03	3,036	1,01
Euteedul	GL3	3	3	0,028	10	0,83	10	1,48	0,095	0,71	1,534	0,77	3,012	1
Marlobsc	GL3	5	2	0,025	16,667	1,38	6,67	0,99	0,082	0,61	1,99	1	2,976	0,99
Marlreit	GL3	4	3	0,012	13,333	1,1	10	1,48	0,04	0,3	1,402	0,7	2,88	0,96
Cupaoblo	GL3	4	2	0,024	13,333	1,1	6,67	0,99	0,081	0,6	1,708	0,85	2,694	0,9
Ingamarg	GL3	2	1	0,06	6,667	0,55	3,33	0,49	0,2	1,49	2,04	1,02	2,532	0,84
Nectrigi	GL3	1	1	0,053	3,333	0,28	3,33	0,49	0,176	1,31	1,589	0,79	2,081	0,69
Micocabu	GL3	2	2	0,021	6,667	0,55	6,67	0,99	0,069	0,52	1,068	0,53	2,053	0,68
Mataguia	GL3	1	1	0,05	3,333	0,28	3,33	0,49	0,166	1,23	1,509	0,75	2,002	0,67
Cousmica	GL3	2	2	0,01	6,667	0,55	6,67	0,99	0,032	0,24	0,791	0,4	1,776	0,59
Sp6	GL3	2	2	0,005	6,667	0,55	6,67	0,99	0,015	0,11	0,667	0,33	1,652	0,55
Cordsell	GL3	2	1	0,021	6,667	0,55	3,33	0,49	0,069	0,51	1,066	0,53	1,559	0,52
Ingalusc	GL3	1	1	0,028	3,333	0,28	3,33	0,49	0,092	0,69	0,962	0,48	1,454	0,48
Euph	GL3	1	1	0,025	3,333	0,28	3,33	0,49	0,083	0,62	0,896	0,45	1,389	0,46
Didyangu	GL3	1	1	0,022	3,333	0,28	3,33	0,49	0,074	0,55	0,829	0,41	1,322	0,44
Myrsparv	GL3	2	1	0,009	6,667	0,55	3,33	0,49	0,031	0,23	0,78	0,39	1,273	0,42
Capsdini	GL3	2	1	0,007	6,667	0,55	3,33	0,49	0,022	0,16	0,717	0,36	1,21	0,4
Pachlong	GL3	1	1	0,017	3,333	0,28	3,33	0,49	0,058	0,43	0,705	0,35	1,198	0,4
Sloaguia	GL3	1	1	0,016	3,333	0,28	3,33	0,49	0,054	0,4	0,676	0,34	1,169	0,39
Ocotodor	GL3	1	1	0,014	3,333	0,28	3,33	0,49	0,045	0,34	0,613	0,31	1,106	0,37
Virobicu	GL3	1	1	0,01	3,333	0,28	3,33	0,49	0,035	0,26	0,537	0,27	1,029	0,34
Endlpani	GL3	1	1	0,009	3,333	0,28	3,33	0,49	0,029	0,22	0,491	0,25	0,984	0,33
Caseobli	GL3	1	1	0,009	3,333	0,28	3,33	0,49	0,029	0,22	0,491	0,25	0,984	0,33

Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Cecrglaz	GL3	1	1	0,007	3,333	0,28	3,33	0,49	0,023	0,17	0,447	0,22	0,94	0,31
Euge	GL3	1	1	0,006	3,333	0,28	3,33	0,49	0,021	0,15	0,431	0,22	0,924	0,31
Psidcatt	GL3	1	1	0,004	3,333	0,28	3,33	0,49	0,013	0,1	0,372	0,19	0,864	0,29
Verb	GL3	1	1	0,003	3,333	0,28	3,33	0,49	0,009	0,07	0,344	0,17	0,836	0,28
Alchtrip	GL3	1	1	0,003	3,333	0,28	3,33	0,49	0,009	0,07	0,344	0,17	0,836	0,28
Cariestr	GL3	1	1	0,003	3,333	0,28	3,33	0,49	0,009	0,06	0,34	0,17	0,833	0,28
Gomiflag	GL3	1	1	0,002	3,333	0,28	3,33	0,49	0,007	0,05	0,326	0,16	0,818	0,27
Tibotric	GL2	99	14	0,7	330	13,01	46,67	6,22	2,335	13,99	26,997	13,5	33,219	11,07
Tibopulc	GL2	77	21	0,683	256,667	10,12	70	9,33	2,276	13,64	23,757	11,88	33,09	11,03
Andianth	GL2	92	19	0,55	306,667	12,09	63,33	8,44	1,833	10,98	23,072	11,54	31,517	10,51
Peraglab	GL2	82	21	0,508	273,333	10,78	70	9,33	1,694	10,15	20,926	10,46	30,259	10,09
Piptgono	GL2	87	15	0,608	290	11,43	50	6,67	2,025	12,13	23,566	11,78	30,233	10,08
Ilexthee	GL2	50	11	0,328	166,667	6,57	36,67	4,89	1,095	6,56	13,129	6,56	18,018	6,01
Jacapube	GL2	45	15	0,223	150	5,91	50	6,67	0,745	4,46	10,374	5,19	17,04	5,68
Ocotpull	GL2	32	12	0,167	106,667	4,2	40	5,33	0,555	3,33	7,531	3,77	12,864	4,29
Psidcatt	GL2	24	12	0,158	80	3,15	40	5,33	0,526	3,15	6,303	3,15	11,637	3,88
Syagroma	GL2	11	8	0,193	36,667	1,45	26,67	3,56	0,644	3,86	5,302	2,65	8,858	2,95
Mico	GL2	16	11	0,07	53,333	2,1	36,67	4,89	0,232	1,39	3,491	1,75	8,38	2,79
Prunmyrt	GL2	21	6	0,126	70	2,76	20	2,67	0,421	2,52	5,284	2,64	7,95	2,65
Marlsylv	GL2	11	8	0,115	36,667	1,45	26,67	3,56	0,383	2,29	3,739	1,87	7,295	2,43
Myrt	GL2	23	5	0,079	76,667	3,02	16,67	2,22	0,262	1,57	4,593	2,3	6,815	2,27
Ilexdumo	GL2	16	4	0,097	53,333	2,1	13,33	1,78	0,323	1,94	4,038	2,02	5,816	1,94
Verb	GL2	16	5	0,064	53,333	2,1	16,67	2,22	0,213	1,28	3,381	1,69	5,603	1,87
Gochpoly	GL2	14	6	0,045	46,667	1,84	20	2,67	0,149	0,89	2,733	1,37	5,399	1,8
Poutveno	GL2	8	4	0,059	26,667	1,05	13,33	1,78	0,198	1,19	2,237	1,12	4,014	1,34
Cletscab	GL2	9	4	0,052	30	1,18	13,33	1,78	0,175	1,05	2,228	1,11	4,006	1,34
Podosell	GL2	3	2	0,03	10	0,39	6,67	0,89	0,101	0,61	1,002	0,5	1,891	0,63
Tapiguia	GL2	4	2	0,014	13,333	0,53	6,67	0,89	0,047	0,28	0,806	0,4	1,695	0,56
Attadubi	GL2	2	2	0,022	6,667	0,26	6,67	0,89	0,074	0,45	0,708	0,35	1,597	0,53



Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Pourguia	GL2	2	2	0,008	6,667	0,26	6,67	0,89	0,027	0,16	0,424	0,21	1,313	0,44
Anno	GL2	2	2	0,006	6,667	0,26	6,67	0,89	0,021	0,12	0,388	0,19	1,277	0,43
Myrsparv	GL2	2	2	0,005	6,667	0,26	6,67	0,89	0,017	0,1	0,367	0,18	1,256	0,42
Pausmori	GL2	1	1	0,032	3,333	0,13	3,33	0,44	0,107	0,64	0,773	0,39	1,217	0,41
Bauhforf	GL2	2	1	0,019	6,667	0,26	3,33	0,44	0,063	0,38	0,639	0,32	1,084	0,36
Gomiflag	GL2	1	1	0,01	3,333	0,13	3,33	0,44	0,034	0,21	0,338	0,17	0,782	0,26
Sp6	GL2	1	1	0,007	3,333	0,13	3,33	0,44	0,024	0,14	0,275	0,14	0,719	0,24
Mora	GL2	1	1	0,006	3,333	0,13	3,33	0,44	0,019	0,12	0,247	0,12	0,692	0,23
Ocotdisp	GL2	1	1	0,005	3,333	0,13	3,33	0,44	0,015	0,09	0,223	0,11	0,667	0,22
Euge	GL2	1	1	0,004	3,333	0,13	3,33	0,44	0,014	0,09	0,218	0,11	0,662	0,22
Cecrglaz	GL2	1	1	0,003	3,333	0,13	3,33	0,44	0,011	0,06	0,196	0,1	0,641	0,21
Alchtrip	GL2	1	1	0,003	3,333	0,13	3,33	0,44	0,011	0,06	0,195	0,1	0,639	0,21
Lagurace	GL2	1	1	0,002	3,333	0,13	3,33	0,44	0,008	0,05	0,177	0,09	0,622	0,21
Bactseto	GL2	1	1	0,002	3,333	0,13	3,33	0,44	0,007	0,04	0,172	0,09	0,617	0,21
Nectmoll	GL2	1	1	0,002	3,333	0,13	3,33	0,44	0,007	0,04	0,171	0,09	0,616	0,21
Tibopulc	GL1	29	10	1,468	96,667	16,02	33,33	16,39	4,895	30,3	46,321	23,16	62,714	20,9
Peraglab	GL1	25	7	1,017	83,333	13,81	23,33	11,48	3,39	20,98	34,795	17,4	46,27	15,42
Andianth	GL1	10	6	0,925	33,333	5,52	20	9,84	3,083	19,09	24,611	12,31	34,447	11,48
Tibotric	GL1	24	6	0,419	80	13,26	20	9,84	1,397	8,65	21,905	10,95	31,741	10,58
Sennmult	GL1	17	6	0,339	56,667	9,39	20	9,84	1,131	7	16,396	8,2	26,232	8,74
Jacapube	GL1	21	6	0,05	70	11,6	20	9,84	0,166	1,03	12,632	6,32	22,468	7,49
Piptgono	GL1	16	6	0,074	53,333	8,84	20	9,84	0,248	1,54	10,376	5,19	20,212	6,74
Syagroma	GL1	9	3	0,031	30	4,97	10	4,92	0,104	0,64	5,614	2,81	10,532	3,51
Verb	GL1	1	1	0,302	3,333	0,55	3,33	1,64	1,006	6,23	6,782	3,39	8,422	2,81
Pseugran	GL1	5	2	0,028	16,667	2,76	6,67	3,28	0,094	0,58	3,341	1,67	6,62	2,21
Cletscab	GL1	6	1	0,057	20	3,31	3,33	1,64	0,19	1,17	4,488	2,24	6,127	2,04
Cecrpach	GL1	1	1	0,096	3,333	0,55	3,33	1,64	0,321	1,99	2,538	1,27	4,177	1,39
Myrt	GL1	3	1	0,008	10	1,66	3,33	1,64	0,027	0,17	1,827	0,91	3,466	1,16
Mico	GL1	3	1	0,007	10	1,66	3,33	1,64	0,023	0,14	1,798	0,9	3,437	1,15

Espécie	Estágio	N	U	AB	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VC	VC (%)	VI	VI (%)
Ilexdumo	GL1	1	1	0,002	3,333	0,55	3,33	1,64	0,006	0,04	0,59	0,3	2,23	0,74

### **CAPITULO 3. TRAJETÓRIAS SUCESSIONAIS DE COMUNIDADES VEGETAIS EM DIFERENTES TIPOS DE SOLO DA FLORESTA ATLÂNTICA.**

#### **Resumo**

As condições do solo são importantes fatores que influenciam o crescimento e a distribuição de espécies vegetais. Na área de ocorrência da Floresta Atlântica, onde as características dos solos variam em diferentes escalas geográficas e temporais, a dinâmica das comunidades vegetais devem ser influenciadas pelas condições pedológicas. Neste estudo verificou-se se a sucessão secundária em comunidades florestais do sul do Brasil é diferenciada em dois tipos de solo, que contrastam principalmente quanto à hidromorfia. Para tanto, selecionou-se 21 áreas de Floresta Atlântica em dois tipos de solo (Cambissolo- CA e Gleissolo – GL) com diferentes idades após o distúrbio, representadas pelas siglas: CA1 = 9-11, CA2 = 15-20, CA3 = 40-55, CA4 >100, GL1 = 9-11, GL2 = 15-20 e GL3= 40-55 anos após o distúrbio. Cada estágio sucessional foi representado por 3 repetições. As amostragens em cada área foram feitas em 10 parcelas de 100m<sup>2</sup> cada (total de 210 parcelas e 2,1ha), onde foram coletadas amostras de solo e feito o levantamento fitossociológico da vegetação (indivíduos com diâmetro à altura do peito - DAP -  $\geq$  4,8cm). No total foram amostrados 3355 indivíduos, de 151 espécies. A composição florística foi distinta entre os estágios sucessionais e entre os tipos de solo. A sucessão apresentou direções relativamente diferentes em ambos os solos, sendo que as alterações mostraram-se mais lentas nas florestas sobre Gleissolo. A composição florística dos remanescentes apresentou correlação significativa com o tempo decorrido após o distúrbio e com os atributos pedológicos, principalmente a porcentagem de areia, a relação C/N e os teores de alumínio. Os resultados comprovaram que a floresta sobre Gleissolo apresentou menor resiliência devido a características do solo, especialmente as relacionadas à textura e à hidromorfia. Portanto, tais atributos devem ser levados em consideração nas ações de manejo, restauração e conservação dos remanescentes da Floresta Atlântica.

**Palavras chaves: Floresta Tropical; Sucessão; Resiliência; Hidromorfia; Solos tropicais.**

## **SUCCESSIONAL PATHS IN PLANT COMMUNITIES IN DIFFERENT SOIL TYPES OF ATLANTIC FOREST**

### **Abstract**

Soil features are important factors that can influence the growth and the distribution of plant species all around. In the Atlantic Forest domain, where soil characteristics vary at different geographical and time scales, the dynamic of plant communities must be influenced by soil conditions. In the present study, it was assessed the influence of two soil types (hidromorphic and non-hidromorphic), on secondary succession of forest ecosystems in the South of Brazil. Therefore, it were selected 21 areas (successional stages) of Atlantic Forest, with different ages after disturbance, over two soil types (Cambisol – CA and Gleysol – GL). The study areas were represented by the symbols CA1 = 9-11, CA2 = 15-20, CA3 = 40-55, CA4 > 100, GL1 = 9-11, GL2 = 15-20 and GL3= 40-55 years old. Each successional stage was represented by 3 replications. The soil sampling and the phytosociological inventory (all individuals with DBH  $\geq$  4.8 cm) were made made in ten plots of 100m<sup>2</sup> each one (total of 210 plots and 2,1 h). It were sampled 3355 plant individuals within 151 tree species. The floristic composition was distinct among the successional stages and between the soil types. The forest succession showed different directions in both soil types, and the changings were slower in the forest over Gleysol. Floristic composition of the remnants correlated significantly with time after disturbance and with soil parameters, mainly percentage of sand, C/N ratio, and aluminium concentration. The results showed that the resilience of the forest over Gleysol was smaller than that over Cambisol, specially due to soil texture and hidromorphy. Therefore, these parameters must be considered during planning of the management, restauration, and conservation actions within the remnants of the Atlantic Forest.

**Key Words: Tropical Rainforest; Succession; Resilience; Hidromorphy; Tropical soil.**

### 3.1. INTRODUÇÃO

Dentre os fatores ambientais que influenciam a distribuição das plantas, as condições do solo têm sido consideradas altamente relevantes (SWANSON *et al.*, 1988; KIM; YU, 2008). Nos trópicos, a fixação do fósforo e a toxidez do alumínio, associado às perdas de nitrogênio, foram algumas das características com as quais as plantas inevitavelmente tiveram que lidar. Como resultado, as árvores desenvolveram estratégias variadas de sobrevivência, que incluem a manutenção de nutrientes na biomassa viva, a rápida incorporação de nutrientes a partir da matéria morta, mecanismos de tolerância ao excesso de alumínio, entre outras (GOODLAND, 1971; GOLLEY *et al.*, 1975; MALAVOLTA *et al.*, 1977; HARIDASAN, 1982). Além destas limitações amplamente distribuídas, existe uma grande variação na textura, no estado nutricional e na disponibilidade de água nos solos tropicais (LONGMAN; JENIK, 1987), resultando em adaptações diversificadas que afetaram tanto os padrões de distribuição como a estruturação das comunidades vegetais (JORDAN, 1985).

A textura, a quantidade de nutrientes e os níveis de umidade do solo interferem de diferentes maneiras no crescimento de árvores tropicais. Solos com teores médios de argila (30-60%) parecem favorecer os crescimentos em altura e diâmetro (CARVALHO, 1994). Associado a isto, maiores níveis de N, P, K e Ca foram positivamente relacionados com crescimento radial e fenologia (CARDOSO *et al.*, 2011), com a altura das mudas (PAUL *et al.*, 2010) e com a biomassa das plantas (CLARK *et al.*, 1998). Já a altura do lençol freático está diretamente relacionada com o grau de inundação do solo, o qual é um fator de redução do crescimento de espécies arbóreas em regiões tropicais (SCHÖNGART *et al.*, 2002). Com isso, é de se esperar que as variações nos parâmetros do solo tenham um papel importante na dinâmica das florestas tropicais.

Após um distúrbio, a floresta tropical está sujeita a uma série de processos dinâmicos, que determinam uma trajetória sucessional pouco previsível e altamente variável (GLENN-

LEWIN *et al.*, 1992). Esta trajetória pode ser influenciada por diferentes fatores, tais como o tipo e a intensidade do distúrbio (HOOPER *et al.*, 2004), e a distância das fontes de propágulos. Como as características do solo determinam em grande parte a distribuição das plantas (WEBB 1969; BRADY; WEIL 2002; MAESTRE *et al.*, 2006), é possível que a velocidade e a direção das alterações estruturais e florísticas durante a trajetória sucessional possam ser também influenciadas pelo solo. Poucos estudos relacionaram a sucessão de florestas tropicais com o solo, destacando-se, no México, os trabalhos de Mizrahi *et al.* (1997), Ceccon *et al.* (2002), González-Iturbide *et al.* (2002), Cotler e Ortega-Larrocea (2006), Alvarez-Yépez *et al.* (2008) e, na Amazônia, Ganade e Brown (2002). Entretanto, na Floresta Atlântica, não há conhecimento de trabalhos neste sentido.

A Floresta Atlântica é a segunda maior floresta tropical brasileira e está entre os biomas que mais sofreu com a devastação nos últimos anos, restando menos de 16% da cobertura original (RIBEIRO *et al.*, 2009), o que compromete a manutenção da biodiversidade mundial (PIMM; RAVEN, 2000, JABLONSKI *et al.*, 2006). Dada sua ampla distribuição (17% do território brasileiro), que alcança cerca de 3.300 km ao longo da costa litorânea e chega a altitudes de até 2700m do nível do mar (METZGER, 2009), compreende tipos vegetacionais variados, ocupando desde regiões mais baixas e planas, onde predominam os solos de textura arenosa, com ou sem regimes de inundação, até maiores altitudes, onde os solos são rasos e com diferentes níveis de fertilidade (IBGE, 1992). No sul e sudeste do Brasil, parte destas áreas desmatadas e em diferentes condições de solo iniciou um processo sucessional que resultou em florestas secundárias com estruturas variadas (LIEBSCH *et al.*, 2007, 2008). Assim, o conhecimento das possíveis interferências do tipo de solo sobre a dinâmica da floresta é um passo importante para compreender a resiliência da Floresta Atlântica e o potencial dos remanescentes secundários na conservação da biodiversidade, o

que é fundamental para o desenvolvimento de estratégias de conservação, manejo e restauração das florestas tropicais (QUESADA *et al.*, 2009).

No presente estudo avaliou-se a estrutura e a diversidade de áreas de Floresta Atlântica no sul do Brasil, variando em idade desde o início da sucessão secundária (1= 9-11 anos; 2= 15-20 anos; 3= 40-55 anos e 4 > 100 anos) e ocorrendo em dois diferentes tipos de solo (Gleissolo - GL e Cambissolo - CA), com o objetivo de verificar se a trajetória sucessional diferiu em função do solo. Procurou-se responder às seguintes questões: 1) Existem diferenças florísticas entre áreas de mesma idade, mas diferentes tipos de solo? 2) A trajetória sucessional, no que se refere à riqueza de espécies, densidade de indivíduos e área basal, varia nos dois tipos de solo? 3) Existem relações entre as características pedológicas e a distribuição da comunidade de árvores na série sucessional?

## **3.2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.2.1 Área de estudo**

O presente estudo foi realizado na Reserva Natural Rio Cachoeira (25° 18' 51''S; 48° 42' 24''W) localizada no município de Antonina, no Estado do Paraná, sul do Brasil. A reserva abrange uma área de 8.600 ha e está sob um clima do tipo Cfa, segundo a classificação de Köppen, definido como subtropical úmido mesotérmico (PEEL *et al.*, 2007), com temperatura média anual variando entre 20 e 22°C, precipitação média anual entre 2000 e 3000 mm, com ocorrência rara de geadas e sem estação seca (FERRETI; BRITZ, 2006).

A reserva está assentada sobre gnaisses e migmatitos pré-cambrianos, diques básicos e intermediários (período Jurássico-Cretáceo) e depósitos sedimentares cenozóicos (IPARDES 2001). O relevo local abrange terrenos distribuídos em altitudes que variam desde trechos ao nível do mar aos terrenos em áreas íngremes, que chegam a 540 m de altitude. De acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (EMBRAPA, 1999), os solos da reserva podem

ser classificados como Argissolos, Cambissolos, Neossolos Litólicos, Gleissolos e Neossolos Flúvicos (FERRETI e BRITZ 2006).

A vegetação da região compreende a Floresta Ombrófila Densa nas subformações Terras Baixas, Submontana, Montana e Aluvial (VELOSO *et al.*, 1991), mas que passou a ser acentuadamente antropizada no final do século XIX e início do século XX para práticas de agricultura e pecuária, principalmente criação de búfalos (FERRETTI; BRITZ, 2006). Após o abandono destas atividades, em diferentes períodos, iniciou-se um processo de regeneração natural dos diferentes trechos de florestas, resultando, atualmente, num mosaico de florestas sucessionais.

### **3.2.2. Delineamento amostral**

Para este estudo foram escolhidas áreas com diferentes idades após o distúrbio em duas classes de solo (CA-Cambissolo e GL-Gleissolo). Quatro intervalos representam à idade aproximada após o distúrbio (1 = 9-11 anos, 2 = 15-20 anos, 3 = 40-55 anos e 4 > 100 anos), buscando-se compor uma cronosequência em cada tipo de solo. Para definição das áreas, foi utilizado o mapeamento da vegetação sobreposto ao mapa de solos e aerofotos de diferentes períodos (1952, 1980 e 2002), além de entrevistas com antigos moradores. Todas as áreas sofreram corte raso da vegetação e uso do solo para pastagem e agricultura, antes do abandono e início da regeneração.

Cada área amostral consistiu na combinação de tipo de solo e idade (em anos), da seguinte maneira: CA1 = 9-11, CA2 = 15-20, CA3 = 40-55, CA4 >100, GL1 = 9-11, GL2 = 15-20 e GL3 = 40-55 anos após o distúrbio, cada uma sendo constituída por 3 repetições. Devido à ausência de áreas florestais antigas, não foi possível estabelecer experimento em áreas de Gleissolo com florestas de idade >100 anos. Em cada unidade amostral foram



estabelecidas parcela de 1000 m<sup>2</sup> subdivididas em 10 parcelas de 100m<sup>2</sup> cada, perfazendo um total de 21 parcelas (2,1 ha.).

Neste contexto trabalhamos com 2 fatores independentes: fator 1 (tempo decorrido após o distúrbio) e fator 2 (classe de solo). O fator 1 apresentou 4 níveis e o segundo fator 2 níveis.

### **3.2.3. Coleta e análise de solos**

Os solos predominantes em cada trecho foram classificados em campo de acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação dos Solos (EMBRAPA 1999), o que permitiu reconhecer Gleissolos e Cambissolos. De forma geral, a classe Gleissolo compreende solos hidromórficos, permanente ou periodicamente saturados por água, constituídos por material mineral e textura variável. As áreas de Gleissolo deste estudo estão a 10m acima do nível do mar e são fortemente influenciadas pelas águas subterrâneas que chegam à superfície nos períodos mais quentes e chuvosos do ano; são solos rasos com profundidade não superior a 40cm (SANTOS; MARQUES, *no prelo*). Os Cambissolos são constituídos por material mineral altamente variável, podendo ser desde fortemente até imperfeitamente drenados, de rasos a profundos e de alta a baixa saturação por bases e atividade química da fração coloidal. Compreendem solos com horizonte B incipiente (Bi) imediatamente abaixo do horizonte A, ou horizonte hístico (horizonte com espessura igual ou superior a 20 cm, caracterizado pelo acúmulo de matéria orgânica depositada superficialmente) com espessura inferior a 40 cm (EMBRAPA, 1999). As áreas amostradas neste estudo sobre Cambissolos estão a 260 m acima do nível do mar. Não apresentam hidromorfia e chegam a 60cm de profundidade (SANTOS; MARQUES, *no prelo*).

Em cada sítio (trechos com 1000 m<sup>2</sup>) foram coletadas três amostras simples de três profundidades (0-5, 5-10 e 10 a 20 cm). O material coletado foi encaminhado para o Laboratório de Química e Fertilidade do Solo da Universidade Federal do Paraná. A determinação da granulometria foi realizada de acordo com EMBRAPA (1997), e as análises químicas convencionais foram feitas seguindo a metodologia analítica descrita por Marques e Motta (2003). As determinações de carbono e nitrogênio foram feitas em equipamento Analisador CNHS, da marca Elementar modelo Vario El.

#### **3.2.4. Levantamento da vegetação**

Para a análise da vegetação, cada parcela de 1000 m<sup>2</sup> foi dividida em dez subparcelas de 100 m<sup>2</sup> (10 m x 10 m), onde todos os indivíduos arbóreos com diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a 4,8 cm foram incluídos e tiveram seu DAP anotado. Posteriormente foi calculada a área basal por fragmento.

Cada indivíduo amostrado foi identificado *in loco*, mas para os indivíduos onde isso não foi possível, foram coletadas amostras de material botânico, processadas seguindo procedimentos usuais e determinadas por meio de comparação com exsicatas do Herbário do Departamento de Botânica (UPCB) ou consulta a especialistas. O enquadramento taxonômico das Angiospermas seguiu o *Angiosperm Phylogeny Group* (APG II, 2003).

#### **3.2.5. Análise de dados**

Para averiguar se os atributos pedológicos formavam agrupamentos em função da idade da floresta e da classe de solo, bem como constatar que atributos tinham maior peso na ordenação, usou-se uma análise de coordenadas principais (ACoP), pois o número de

variáveis é maior que o número de repetições. A distância euclidiana foi à escolhida. O número de componentes foi determinado pelo teste de randomização.

Exploramos os padrões de diversidade de espécies arbóreas nas 21 áreas, da mesma forma que exploramos os atributos pedológicos, considerando cada área uma unidade amostral. Para minimizar os problemas de ruído ocasionados pela distribuição estocástica das abundâncias dos indivíduos, optou-se por classificar os mesmos em classes de zero a dez. Dessa forma, espécies amostradas em todas as dez sub-parcelas de 100m<sup>2</sup> que compõe a unidade amostral receberam valor 10, indivíduos que não foram amostrados em qualquer parcela obtiveram valor zero, e assim sucessivamente.

A estimativa de riqueza de espécies foi calculada tanto pelo estimador Chao 1 como pela metodologia de *bootstrap*; a diversidade de indivíduos foi estimada pelo Índice de Shannon (EstimatS versão 8.2, COLWELL, 2009).

Para testar a hipótese de que o solo é um condicionante importante da comunidade de árvores usou-se uma NPmanova (ANDERSON, 2001) com dois fatores (idade da floresta e tipo de solo), sendo que a matriz das classes de abundância foi a variável dependente. O número de permutações realizadas foi de 999, conforme proposto por Anderson (2001). A diversidade, a riqueza e a densidade de indivíduos também foram comparadas mediante os fatores idade e solo, através da Anova univariada para dois fatores e erro tipo I, com verificação prévia da homogeneidade de variância pelo Teste de Bartlett, sendo a diferença entre as médias assegurada pelo Teste de Fisher LSD (Fisher's least significant difference - LSD procedure), assumindo, para ambos,  $\alpha = 0,05$  (ZAR, 1999). Nestas análises foram removidas as áreas de floresta velha (>100 anos) que só existiam no Cambissolo.

Finalmente, para saber se a idade da floresta e os atributos pedológicos poderiam explicar uma porcentagem significativa da composição de espécies arbóreas, uma correlação canônica (ACC) foi realizada, utilizando-se a matriz das classes de abundância das árvores e a

matriz dos atributos pedológicos. Das variáveis de solo, entraram no modelo de ACC apenas as significativas ( $P < 0,05$ ), mediante *forward selection*, empregando-se o teste de Monte Carlo com 999 permutações. O mesmo teste e número de permutações foram utilizados para averiguar a significância das correlações do primeiro e segundo eixos da ACC.

Para ratificar a escolha das análises de ordenação condicionada escolhidas neste trabalho foram realizadas análises discriminantes (AD) por segmentos. Segundo Lêps & Smilauer (2003), para dados que apresentem gradiente maior que três (unimodais) e pretende-se fazer uma análise condicionada, é indicada a ACC (nos dados presentes o gradiente da vegetação foi de 5,32).

### **3.3. RESULTADOS**

#### **3.3.1 Solos**

A análise de componentes principais realizada com os dados de solo ordenou as parcelas em dois conjuntos relativamente separados pelo primeiro e segundo eixos, compreendendo áreas florestais em Cambissolo e em Gleissolo (Figura 1).

De forma geral os atributos não variaram muito até a profundidade 0-20 cm, assim sendo, não existiram variações pronunciadas da correlação dos atributos com os eixos nas diferentes profundidades em que foram aferidos (Tabela 1). As únicas exceções foram referentes ao alumínio que variou de 0,47 a 0,67, e o fósforo (-0,05 até -0,23). Na análise de ordenação não foram evidenciados agrupamentos bem definidos quanto à idade das florestas em função dos atributos pedológicos.

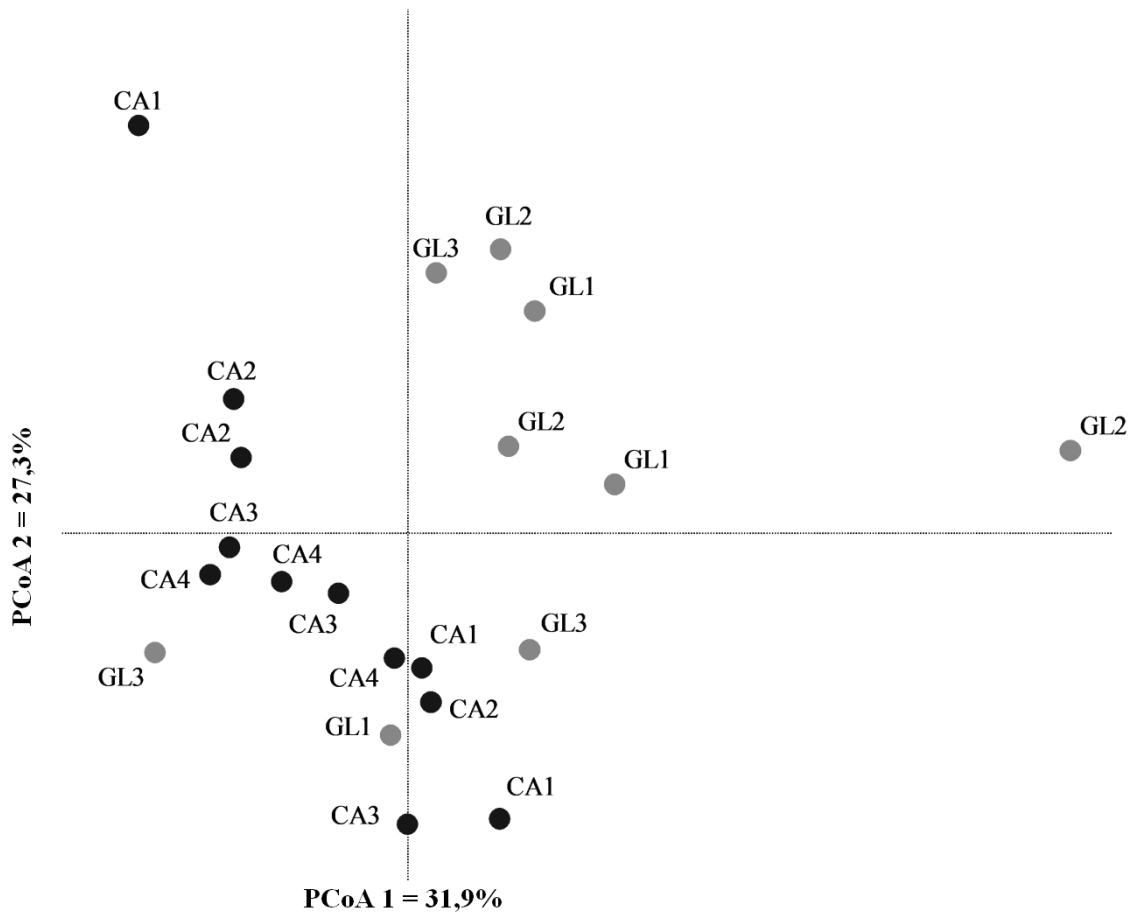


Figura 3.1 - ANÁLISE DE COORDENADAS PRINCIPAIS (ACoP) DOS ATRIBUTOS PEDOLÓGICOS DAS ÁREAS FLORESTAIS SUCESSIONAIS (1=9-11; 2=15-20; 3= 40-55; 4 >100 ANOS APÓS O DISTÚRBO) EM DIFERENTES TIPOS DE SOLO (CÍRCULOS CINZA: GLEISSOLO; CÍRCULOS PRETOS: CAMBISSOLO) NA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL.

A primeira coordenada principal é representada pelo eixo 1 e correlacionou-se principalmente com a relação carbono/nitrogênio, em todas as profundidades; com o alumínio, na profundidade de 10 a 20 cm e elementos texturais (areia e argila) em todas as profundidades. Esta coordenada principal (eixo 1) explicou aproximadamente 32% da variação dos dados (Tabela 1). Logo, estas variáveis representam os atributos pedológicos que separam as duas classes de solo. O segundo eixo explicou 27% da variação dos dados e é formado principalmente pelas bases cálcio, magnésio e também pela argila e fósforo em todas as profundidades amostradas. O terceiro eixo (17%) correlacionou-se mais com o alumínio nas duas primeiras profundidades.

TABELA 3.1- CORRELAÇÃO DOS ATRIBUTOS PEDOLÓGICOS (TRÊS PROFUNDIDADES PRO-1 = 0 A 5 CM, PRO-2 = 5 A 10 CM, PRO- 3 = 10 A 20 CM) COM AS COORDENADAS PRINCIPAIS, DE AMOSTRAS COLETADAS EM ÁREAS FLORESTAIS SUCESSIONAIS NA FLORESTA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL.

ATRIBUTOS PEDOLÓGICOS	PCoA1 = 31,90%	PCoA2 = 27,25%	PCoA 3 = 17,25%
Al-pro-1			0,6458
Al-pro-2			0,6134
Al-pro-3	0,6970		
Areia-pro-1	0,6772		
Areia-pro-2	0,6729		
Areia-pro-3	0,7152		
Argila-pro-1	0,6760	0,6773	
Argila-pro-2	0,7035	0,6201	
Argila-pro-3	0,5715	0,6685	
Ca-pro-1		0,7451	
Ca-pro-2		0,6661	
Ca-pro-3		0,5672	
C:N-pro-1	0,8475		
C:N-pro-2	0,9062		
C:N-pro-3	0,9017		
K-pro-1			
K-pro-2			
K-pro-3			
Mg-pro-1		0,6382	
Mg-pro-2		0,6841	
Mg-pro-3		0,5890	
P-pro-1		0,5518	
P-pro-2		0,6612	
P-pro-3		0,7027	

### 3.3.2. Diversidade e estrutura da composição florística.

Foram amostrados 3355 indivíduos pertencentes a 151 espécies e 44 famílias botânicas. Em geral, as áreas de Cambissolo apresentaram maior riqueza que as de Gleissolo (Tabela 2). Os estimadores Chao e *Bootstrap* mostraram que as riquezas de todas as áreas

amostrais poderiam ser ainda maiores, embora a tendência de aumento com o avanço na sucessão seja mantida (Tabela 2). Por outro lado, o Índice de Diversidade de Shannon ( $H'$ ), que considera além da riqueza a equidade das amostras, mostrou-se maior nas áreas de Gleissolo, indicando melhor distribuição de indivíduos nas espécies (Tabela 2).

TABELA 3.2 - RIQUEZA OBSERVADA E ESTIMADA (CHAO 1 E *BOOTSTRAP*) E DIVERSIDADE DE SHANNON ( $H'$ ) EM ÁREAS FLORESTAIS SUCESSIONAIS E DIFERENTES TIPOS DE SOLO NA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL (1 = 9-11 ANOS; 2 = 15-20 ANOS; 3 = 40-55 ANOS; 4 = >100 ANOS).

Parâmetros	Solo/Estágio sucessional						
	Cambissolo				Gleissolo		
	CA1	CA2	CA3	CA4	GL1	GL2	GL3
Riqueza observada	19	44	69	79	16	37	51
Riqueza estimada (Chao 1)	23 ±5.29	68.59 ±17.90	90.15 ±11.90	114.63 ±18.23	19 ±4.54	49.09 ±9.72	71.25 ±12.75
Riqueza estimada (Bootstrap)	23.17	50.09	79.18	91.47	18.27	42.14	60.08
$H'$	1.63	2.32	2.99	3.72	2.43	2.79	3.08
Espécies exclusivas	2	5	14	28	1	8	6

A comunidade arbórea nas áreas de Gleissolo é distinta da que ocupa o Cambissolo (Tabela 3). Removendo-se as espécies exclusivas da floresta com mais de 100 anos (4), apenas cerca de 35% (44 espécies) ocorreram nos dois tipos de solo (Apêndice 1).

A análise de Permanova também apontou interação significativa entre a abundância de espécies arbóreas e os atributos pedológicos, indicando que tanto o solo é influenciado pela vegetação, como a abundância de árvores através do gradiente sucessional é influenciada pelo solo.

A diferença entre as idades das áreas foi marcada pela exclusividade de espécies em determinados estágios (Tabela 2), embora muitas espécies tenham ocorrido em todas as áreas amostradas.

TABELA 3.3 - ANÁLISE DE VARIÂNCIA PERMUTACIONAL NÃO PARAMÉTRICA MULTIVARIADA (NPMANOVA OU PERMANOVA) DA ABUNDÂNCIA E DA RIQUEZA DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM ÁREAS SUCESSIONAIS NA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL.

Fonte de variação	d.f.	SS	MS	F	p
Estagio (Abundância)	2	1,56	0,78	4,14	0,002
Solo	1	1,09	1,09	5,79	0,002
Interação.	2	0,63	0,32	1,68	0,044
Resíduo	12	2,26	0,19		
Total	17	5,54			

As trajetórias sucessionais investigadas mediante as Anovas (Tabela 4), seguidas do Teste de Fisher LSD (Figura 2) demonstraram que, especialmente os parâmetros estruturais das comunidades (densidade e área basal), apresentaram padrões distintos. Enquanto a densidade no Cambissolo sofreu um acréscimo unidirecional, no Gleissolo oscilou em mais de uma direção: aumentou do estágio GL1 para o GL2 e decresceu no GL3. A área basal não sofreu incremento significativo no Gleissolo, enquanto no Cambissolo aumentou acentuadamente do estágio CA2 para CA3. Nos dois tipos de solo, o acréscimo de riqueza foi unidirecional, entretanto as áreas sobre o solo hidromórfico (Gleissolo) não apresentaram acréscimo significativo entre os dois últimos estágios sucessionais. Já as áreas em Cambissolo demonstraram acréscimo significativo de riqueza em todos os estágios até CA3.

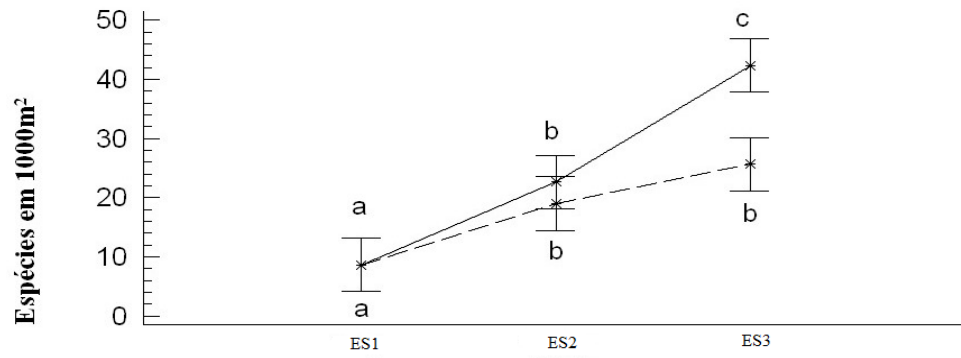
De forma geral, as alterações de riqueza e área basal foram mais lentas no Gleissolo, o que evidenciou uma imprevisibilidade maior deste parâmetro no Gleissolo.



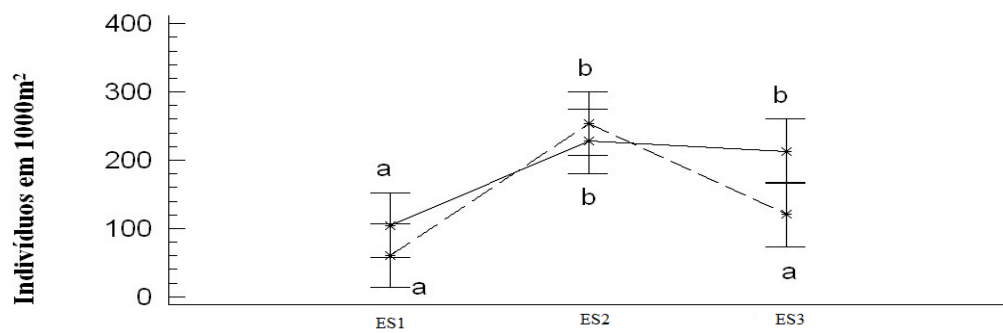
TABELA 3.4 - ANÁLISE DE VARIÂNCIA COM DOIS FATORES (TIPO DE SOLO E IDADE DO FRAGMENTO APÓS O DISTÚRPIO) PARA A RIQUEZA, DENSIDADE E ÁREA BASAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM ÁREAS SUCESSIONAIS NA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL.

Riqueza	Gl (graus de liberdade)	F	P
Idade	2	37,69	< 0,01
Solo	1	5,66	0,03
Interação	2	2,57	0,12
Densidade	Gl (graus de liberdade)	F	P
Idade	2	6,79	0,01
Solo	1	4,20	0,04
Interação	2	2,69	0,02
Área basal	Gl (graus de liberdade)	F	P
Idade	2	4,77	0,03
Solo	1	2,51	0,04
Interação	2	5,30	0,02

a)



b)



c)

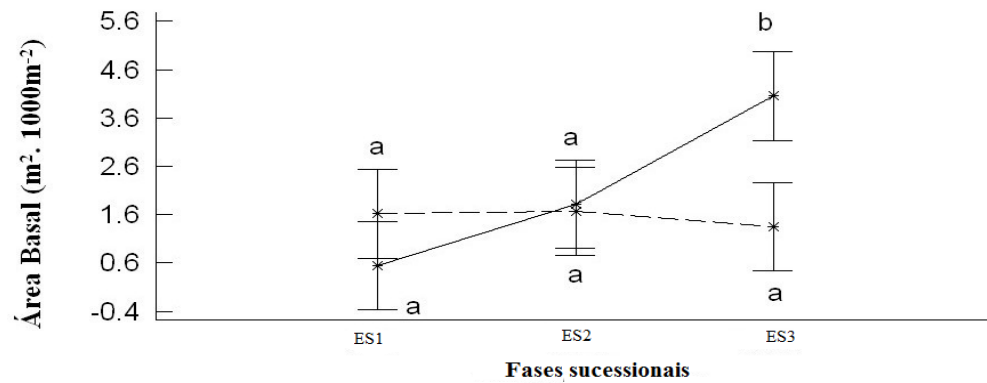


FIGURA 3.2 MÉDIAS E DESVIOS PADRÕES DA RIQUEZA (A), DENSIDADE (B) E ÁREA BASAL (C) EM 1000M<sup>2</sup> DE ÁREAS FLORESTAIS SUCESSIONAIS EM CAMBISSOLO (LINHAS CHEIAS) E GLEISSOLO (LINHAS PONTILHADAS), NA FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL. MÉDIAS SEGUIDAS DE MESMA LETRA NÃO DIFEREM ENTRE SI.

### 3.3.3. Relações entre composição florística e características do solo

A abundância de espécies esteve significativamente correlacionada com os atributos pedológicos avaliados e com o tempo decorrido após o distúrbio (Figura 3 e Tabela 5).

A soma do primeiro e segundo eixos da análise de ordenação demonstrou que a comunidade arbórea, isoladamente, explicou 25% da variação dos dados; mais da metade desta variação (76%) foi explicada pela idade da área e pelo solo.

Os parâmetros investigados que interferiram significativamente ( $P \leq 0,05$ ) na distribuição das espécies foram a porcentagem de areia, a relação C/N, e os teores de alumínio, além da idade da área sucessional. Este último parâmetro apresentou forte correlação com o primeiro eixo (0,93). A relação C/N e a porcentagem de areia apresentaram maior correlação com o segundo eixo (0,72 e 0,58, respectivamente). O alumínio relacionou-se mais com o terceiro eixo (0,79).

As espécies correlacionadas fortemente com o eixo 1 da ACC (anos após o distúrbio) foram as que compuseram os estágios com mais de 100 anos, como as lauráceas *Ocotea catharinensis* e *Cryptocarya aschersoniana*, algumas mirtáceas dos gêneros *Eugenia* e *Marlierea*, além das espécies *Euterpe edulis* e *Sloanea guianensis*. Este fato indicou que estas são espécies dos estágios finais da sucessão.

As espécies mais relacionadas com a alta porcentagem de areia e com a elevada relação C/N foram às espécies do Gleissolo. Praticamente todos os estágios do Gleissolo estão correlacionados com estes atributos, mas a maior correlação é do estágio GL2. As espécies que se destacaram foram as fabáceas *Andira anthelmia*, *Senna multijulga*, *Inga affinis* e *Inga edulis*.

O eixo 3 (alumínio) apresentou correlação com espécies de vários estágios, mas principalmente dos estágios GL3 E CA3 (Gleissolo e Cambissolo). As espécies que parecem tolerar o alumínio foram *Tapirira guianensis* e *Tibouchina pulchra*.

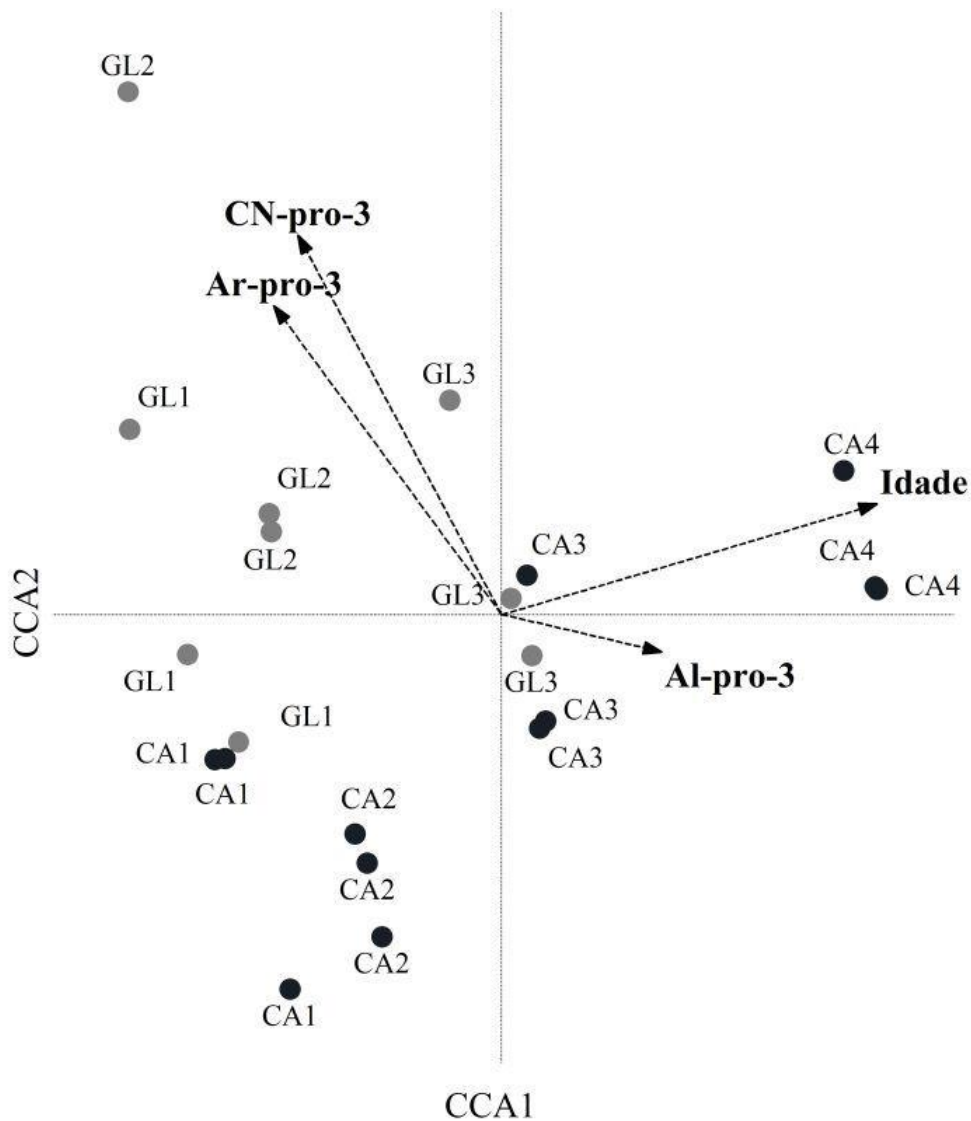


FIGURA 3.3 - ANÁLISE DE CORRESPONDÊNCIA CANÔNICA (ACC), EFETUADA COM A MATRIZ DE ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS E OS ATRIBUTOS PEDOLÓGICOS DE DOIS TIPOS DE SOLO (GLEISSOLO CÍRCULOS CINZA E CAMBISSOLO CÍRCULOS PRETOS), EM ÁREAS SUCESSIONAIS (1 = 9-11ANOS; 2 = 15-20 ANOS; 3 = 40-55ANOS; 4>100 ANOS) DA FLORESTA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL.

TABELA 3.5 - ANÁLISE DE CORRESPONDÊNCIA CANÔNICA (ACC), EFETUADA COM A MATRIZ DE ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES ARBÓREAS E OS ATRIBUTOS PEDOLÓGICOS DE DOIS TIPOS DE SOLO (GLEISSOLO E CAMBISSOLO) EM ÁREAS SUCESSIONAIS DA FLORESTA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL.

Eixos (CCA)	CCA1	CCA2	CCA3	CCA4	Total inércia
Autovalores:	0,56	0,34	0,15	0,12	3,602
Correlação Espécies atributos pedológicos:	0,95	0,91	0,90	0,89	
Porcentagem acumulativa de variância	48,00	76,80	89,70	100	
Monte Carlo eixo 1					0,001
Monte Carlo soma de todos os eixos					0,001

### 3.4. DISCUSSÃO

Os resultados deste trabalho corroboram a hipótese de que a sucessão nas florestas tropicais apresenta diferentes trajetórias, tornando difícil a sua previsibilidade (CHAZDON *et al.*, 2007; PIOTTO *et al.*, 2009); e que a elevada diversidade e endemismo da Floresta Atlântica é também o resultado da combinação de um grande número de condições como altitude, umidade, pressão (RODERJAN *et al.*, 2002) e, como demonstrado aqui especificamente, das características do solo (SCUDELLER *et al.*, 2001; MARQUES *et al.*, 2011), indicando que variáveis pedológicas devem ser levadas em conta nos estudos sobre sucessão secundária na Floresta Atlântica.

Os atributos pedológicos que diferenciaram os estágios sucessionais em função da classe de solo (relação carbono nitrogênio, areia, argila e alumínio), sendo que a relação C/N é resultado de dinâmicas diferenciadas no ciclo destes elementos entre Cambissolo e Gleissolo, fortemente influenciados pelo alagamento que ocorre durante boa parte do ano. O excesso de água retarda o processo de decomposição da serapilheira, que em contrapartida é elevado no Cambissolo, conforme demonstrado por Gießelmann *et al.* (2011) afetando a ciclagem dos nutrientes no sistema solo-planta.

A decomposição da matéria orgânica no solo interfere em uma série de atributos pedológicos (GEISSEN *et al.*, 2009), estando fortemente associada à liberação de nutrientes (GARTE; VAN MIEGROET, 1994), pH e dinâmica do alumínio, o qual cresce conforme o pH decresce, mas que também pode ficar complexado na matéria orgânica (SOLLINS, 1998).

No Gleissolo a relação C/N foi maior que no Cambissolo em parte devido a perdas de nitrogênio para camadas mais profundas. Em trechos onde o solo é arenoso e a oscilação do nível freático é intensa, perdas de nitrogênio podem ocorrer com mais intensidade, dada a mobilidade deste elemento.

Santos e Marques (*no prelo*), estudando a dinâmica do carbono e do nitrogênio no perfil dos solos das áreas deste estudo, observaram menores teores de N no solo sujeito a inundação, atribuindo este fato às possíveis perdas de nitrogênio associadas à oscilação do nível freático. As perdas de nitrogênio em ecossistemas tropicais são fortemente relatadas (SOLLIN, 1998; VITOUSEK *et al.*, 2010), mesmo sendo as florestas tropicais mais ricas neste nutriente que as temperadas, pois a ciclagem de nutrientes nestes ecossistemas é considerada “mais aberta” devido à elevada temperatura e pluviosidade (MOREIRA e SIQUEIRA, 2002). Estas diferenças entre os atributos das duas classes de solo refletiram trajetórias sucessionais distintas.

Local e regionalmente, o solo tem grande influência nas alterações estruturais da vegetação durante a sucessão secundária (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Alterações menos pronunciadas em área basal e mudanças nas trajetórias sucessionais, em função da densidade de indivíduos sobre solos com fertilidade distinta, já foram observadas em outras florestas tropicais no México (CHINEA, 2002; ALVAREZ-YÉPIZ *et al.*, 2008). Na Floresta Atlântica brasileira, Alves *et al.* (2010) também reportaram que a distribuição diamétrica e a biomassa da composição arbórea estão relacionadas com a declividade e, possivelmente, com a disponibilidade de nutrientes.

Na reserva onde foi efetuado este estudo, Cardoso *et al.* (2011) comprovaram que em áreas de restauração, o *Citharexylum myrianthum*, espécie abundante nas planícies sujeitas a inundações e nas florestas submontanas (RODERJAN *et al.*, 2002), possui crescimento radial menor em Gleissolos (hidromórficos e pobres em nutrientes) do que em Cambissolos (bem drenados e com maior disponibilidade de nutrientes) devido à fertilidade do solo. Tucker *et al.* (1998) comprovaram, em florestas na Amazônia, que as copas das árvores em solos férteis são maiores, ratificando que as alterações físicas das florestas tropicais têm grande relação com o solo, conforme verificado mediante as interações significativas das análises de variância bifatoriais deste estudo.

As alterações mais lentas dos atributos estruturais da floresta sobre Gleissolo resultaram em trajetórias sucessionais distintas entre a floresta em Cambissolo e a floresta sobre Gleissolo. Devido à diferenças relacionadas a elevada porcentagem de areia e relação C/N associadas a hidromorfia do Gleissolo, a comunidade arbórea demorou mais a fechar o dossel da floresta, portanto, a luminosidade, foi maior nas áreas de Gleissolo (Apêndice 3.2), neste sentido a entrada de espécies exclusivas de sub-bosque e das que necessitam de sombra em um período do desenvolvimento, foi prejudicada (capítulo 2). Enquanto no Cambissolo na idade sucessional entre 40-55 anos (CA3) indivíduos de *Tibouchina pulchra* praticamente não existem, no Gleissolo, o estágio sucessional equivalente (GL3 = 40-55 anos após o distúrbio), a floresta ainda apresenta indivíduos de *Tibouchina pulchra*, o que também contribuiu para a acentuada diferença entre a vegetação dos sítios sobre solos distintos.

A correlação entre a relação C/N e a porcentagem de areia com a vegetação sobre o solo hidromórfico, evidenciaram uma comunidade arbórea adaptada a baixos teores de nitrogênio já que, conforme relatado no início da discussão, o Gleissolo apresenta perdas deste elemento. De fato, as áreas de solo hidromórfico apresentaram uma porcentagem superior de plantas possivelmente fixadoras de nitrogênio (fabáceas), principalmente no estágio inicial,

enquanto no Cambissolo as melastomatóceas apresentaram a maior porcentagem. Tilki e Fisher (1998) verificaram predomínio de fabáceas em solos tropicais deficientes em nitrogênio.

O alumínio tem sua toxidez bastante relatada na agricultura tropical, no entanto, algumas espécies arbóreas da Floresta Atlântica apresentam habilidade tolerar o Alumínio, desenvolvendo mecanismos que inibem a sua toxidez como a *Tapirira guianensis*, e *Faramea marginata* e a (BRITEZ *et al.*, 2002a; 2002b). De fato, neste estudo, a *Tapirira guianensis* correlacionou-se com teores mais elevados de alumínio no solo. Por outro lado, uma boa parte das árvores apresenta restrições no crescimento quando existem teores expressivos deste elemento no solo (MARSCHNER, 2002). As melastomatóceas já foram indicadas por Goodland (1971) como potenciais acumuladoras de alumínio em outro bioma brasileiro (Cerrado). Haridasan (1982) também verificou que muitas melastomatóceas realmente são acumuladoras de alumínio. É provável que algumas espécies do Gleissolo, além da *Tapirira guianensis*, apresentem a habilidade de acumular o elemento. Por esta razão, os teores de alumínio correlacionaram-se significativamente com a comunidade de árvores que ocorreu sobre o solo hidromórfico. Entretanto, são necessários ensaios mais específicos para que esta hipótese seja comprovada.

Outra questão relacionada à presença de alumínio é a complexação de fósforo e o custo energético que mecanismos de tolerância podem causar. Neste estudo, a correlação entre alumínio e vegetação pode estar relacionada também ao fator crescimento. Clelland *et al.* (2011) constataram que a produção primária e a decomposição das florestas tropicais de terras baixas (< 1000 metros ao nível do mar) estão fortemente vinculadas à disponibilidade de fósforo, sendo este elemento um limitador. Dessa forma, a falta de incremento pronunciado das áreas basais das árvores na cronosequência sucessional sobre Gleissolo pode estar associada ao fósforo que ficou complexado pelo alumínio; ou, ainda, imobilizado na matéria



orgânica, que apresentaria mineralização limitada neste ambiente. Os outros macronutrientes que poderiam limitar o incremento das plantas, como o N, parece não estar sendo limitante, pois estaria sendo fixado pelas fabáceas e, indiretamente, transferido ao solo.

### **3.5. CONCLUSÃO**

O solo e a vegetação interagem durante o processo sucessional, refletindo trajetórias distintas e especialmente mais lentas em solos com perda de nitrogênio e elevada hidromorfia. As transformações lentas da comunidade de árvores sobre o solo hidromórfico têm implicações em uma série de fatores, entre eles o fechamento do dossel da floresta, que por sua vez altera as condições de luminosidade, temperatura e umidade. Otterman *et al.* (2011), comprovaram que a comunidade de besouros, a umidade da liteira e a temperatura no interior da floresta são significativamente influenciadas pelas alterações em área basal e altura da comunidade de árvores. Nas mesmas áreas deste estudo, a comunidade de formigas (BIHN *et al.*, 2008) e besouros (HOOPE *et al.*, 2010), como a de árvores, apresentaram menor resiliência no Gleissolo. Por conta desta série de evidências acreditamos que parâmetros de fertilidade e hidromorfia dos solos devem ser levados em consideração nas medidas de conservação, restauração e manejo dos remanescentes da Floresta Atlântica.

## REFERÊNCIAS

- ALVAREZ-YEPIZ, J., C., MARTINEZ-YRIZAR, A., BURQUEZA, A., LINDQUIS, C. 2008. Variation in Vegetation Structure and soil Properties Related to land use History of Old-Growth and Secondary Tropical Dry Forests in Northwestern Mexico. **Forest Ecology and Management**. v. 256, p. 355-366.
- ALVES, L.F., VIEIRA, S.A., SCARANELLO, M.A., CAMARGO, P.B.; SANTOS, F.A.M.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**. v. 260, p. 679-691.
- ANDERSON, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**. v. 26, p.32-46.
- APG - Angiosperm Phylogeny Group II. 2003. An update of the Angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Annals of the Botanical Journal of the Linnean Society**. v. 141, p. 399-436.
- BAHIA, N., D., G., **Avaliação Nutricional e do Desempenho de *Inga edulis* Mart. e *Rapanea Ferruginea* (Ruiz e Pav.) Mez. Implantadas em Áreas Alteradas por Pastagens no Município de Antonina - PR.** 2009. Dissertação (Mestrado em Agronomia Ciência do Solo) - Universidade Federal do Paraná. p. 72.
- BIHN, J., VERHAAGH, M. E BRANDLE, M. 2008. Do secondary forests act as refuges for old-growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Biological Conservation**. v.141, p.733-743.
- BLUM C., T., RODERJAN C., V., GALVÃO, F., 2011. O Clima e sua Influência na Distribuição da Floresta Ombrófila Densa na Serra da Prata, Morretes, Paraná. **Revista Floresta**. v.41, p. 589-598.
- BORGIO, M., TIEPOLO, G., REGINATO, M., KUNIYOSHI, Y., S., GALVÃO, F., . CAPRETZ, R, L., ZWIENER, V., P. 2011. Espécies Arbóreas de um Trecho de Floresta Atlântica do Município de Antonina, Paraná, Brasil. **Revista Floresta**. v. 41, p. 819 - 832.
- BRADY N. C, WEIL RR 2002. **The nature and properties of soils**, 13th edn. Prentice Hall, New Jersey.
- BRITEZ, R. M. **Ciclagem de nutrientes minerais em duas florestas da planície litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá.** Curitiba. 1994. Dissertação (Mestrado) Setor de Ciências Agrárias. Universidade Federal do Paraná. 272p.
- BRITEZ, R. M., REISSMANN, C. B., WATANABE, T., OSAKI, M. 2002. Efeito do Alumínio no desenvolvimento e nutrição de *Tapirira guianensis* Aubl em solução hidropônica. **Revista Floresta** (UFPR), Curitiba. v. 32, p. 171-188.
- BRITEZ, R. M., WATANABE, T., JANSEN, S., REISSMANN, C. B., OSAKI, M. 2002. The relationship between aluminium and silicon accumulation in leaves of *Faramea marginata* (Rubiaceae). **New Phytologist**. v. 156, p. 437-444.

CARDOSO, F. C. G., MARQUES, R., BOTOSSO, P. C., MARQUES, M. C. M. 2012. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. **Plant and Soil**. v. 354, p. 269-281.

CARVALHO, P. E. R. 1994. **Espécies florestais brasileiras. Recomendações Silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. EMBRAPA-CNPQ. Brasília. 640p.

CECCON, E., OLMSTED, I., VAZQUEZ-YANES, C., CAMPO-ALVES, J., 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatan. **Agrociencia**. v. 36, p. 621–631.

CLEVELAND, C. C., TOWNSEND, A. R., TAYLOR, P., ALVAREZ-CLARE, S., BUSTAMANTE, M. M. C., CHUYONG, G., DOBROWSKI, S. Z., GRIERSON, P., HARMS, K. E., HOULTON, B. Z., MARKLEIN, A., PARTON, W., PORDER, S., REED, S. C., SIERRA, C. A., SILVER, W. L., TANNER, E. V. J. AND WIEDER, W. R. 2011. Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: a pan-tropical analysis. **Ecology Letters**. v. 14, p. 939–947.

CHAZDON RL, LETCHER SG, BREUGEL M, MARTINEZ-RAMOS M, BONGERS F, FINEGAN B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. **Philos Trans R Soc Lond B**. v. 362, p. 273– 289.

CHINEA, J. D. 2002. Tropical forest succession on abandoned farms in the Humacao Municipality of eastern Puerto Rico. **Forest Ecology and Management**. v. 167, p. 195-207.

CLARK, D.B.; CLARK D.A.; READ, J. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. **Journal of Ecology**. v. 86, p. 101-112.

COLWELL, R.K., 2009. **Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples**. Version 8.2. User's Guide and Application. University of Connecticut, Storrs. Available from <<http://purl.oclc.org/estimates>> (accessed January 2012).

COTLER, H., ORTEGA-LARROCEA, M.P., 2006. Effects of land use on soil erosion in a tropical dry forest ecosystem, Chamela watershed, Mexico. **Catena**. v. 65, p. 107–117.

EMBRAPA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 1979. **Manual de métodos de análise de solo**. Rio de Janeiro, Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos. 247p.

EMBRAPA. **Manual de métodos de análises de solo** 1997. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Solos. Rio de Janeiro.

EMBRAPA Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária 1999. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos** - Brasília. Produção de Informação; Rio de Janeiro: EMBRAPA Solos, 412 p.

FERRETTI, A.R., R. M. BRITZ. 2006. Ecological restoration, carbon sequestration and biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and

Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. **Journal of Nature Conservation**. v. 14, p. 249 - 259.

GANADE, G.; BROWN, V. K. 2002. Succession in old pastures of Central Amazonia: role of soil fertility and plant litter. **Ecology**. v. 83, p. 743-754.

GEISSEN, V., PEÑA-PEÑA, K., E. HUERTA (2009): Effects of different land use on soil chemical properties, decomposition rate and earthworm communities in tropical Mexico. **Pedobiologia**. v. 53 , p. 75-86.

GIEßELMANN, U. ; MARTINS, K. G. ; BRÄNDLE, M., SCHÄDLER , M., MARQUES, R. ; BRANDL, R., 2011. Lack of home-field advantage in the decomposition of leaf litter in the Atlantic. **Applied Soil Ecology**. v.49, p.5-10.

GLENN-LEWIN, D. C., PEET, R. K. & VELEN, T. T. 1992. **Plant Succession; theory and prediction**. Chapman & Hall, London.

GONZÁLEZ-ITURBIDE, J.A., OLMSTED, I., TUN-DZUL, F., 2002. Tropical dry forest after a long term Heneque'n (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. **Forest Ecology and Management**. v.167, p.67–82.

GUARIGUATA, M. R., OSTERTAG. R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**. v.148, p.185-206.

GOODLAND R. 1971. A physiognomic analysis of the 'cerrado' vegetation of Central Brazil. **Journal of Ecology**. v. 59, p. 411- 419.

GOLLEY, F.B., MCGINNIS, J. T., CLEMENTS, R. G., CHILD, G. I., DUEVER, M. J. 1975. **Ciclagem de minerais em um ecossistema de floresta tropical úmida**. São Paulo: E.P.U EDUSP, 256p.

HARIDASAN M. 1982. Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. **Plant and Soil**. v. 65, p. 265–273.

HOOPER, E.R., LEGENDRE, P., CONDIT, R. 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. **Ecology**. v. 85, p. 3313-3326.

HOPP, P., W.; OTTERMANN, R., CARON, E.; MEYER, S., ROß-NICKOLL, M. 2010. Recovery of litter inhabiting beetle assemblages during forest regeneration in the Atlantic forest of Southern Brazil. **Insect Conservation and Diversity**.

IBGE, 1992. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira: Série Manuais Técnicos em Geociências 1**. Rio de Janeiro, 92p.

IPARDES. 2001. **Zoneamento da Apa de Guaraqueçaba**. Instituto Paranaense de Desenvolvimento Econômico e Social, Curitiba.

- JABLONSKI, D., K. ROY, AND J. W. VALENTINE. 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. **Science** v.314, p.102-106.
- JORDAN, C. F. 1985. **Nutrient cycling in tropical forest Ecosystems**. John Wiley & Sons. 190 p.
- KIM, D., YU, K., B. 2008. A conceptual model of coastal dune ecology synthesizing spatial gradients of vegetation, soil, and geomorphology. **Plant Ecology**. v.202, p.135-148.
- LEPS, J., SMILAUER, P. 2004. **Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO**. Cambridge university press. 269p.
- LIEBSCH, D., GOLDENBERG, R., MARQUES, M. C. M. 2007. Florística e estrutura de comunidades vegetais em uma cronosequência de Floresta Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**. v. 21, p. 983 - 990.
- LIEBSCH, D., MARQUES, M.C.M., GOLDENBERG, R. 2008. How long does the Atlantic rain forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession **Biological Conservation**, v. 141, p. 1717-1725.
- LONGMAN, K.A., JENIK, J. 1987. **Tropical forest and its environment**. Longman Singapore, Singapore.
- MAESTRE, F.T., BRADFORD, M., A, REYNOLDS, J.,F., 2006 Soil heterogeneity and community composition jointly influence grasslands biomass. **Journal Vegetation Science**. v. 17, p. 261–270.
- MALAVOLTA, E., DANTAS, J.P., MORIAS, R.S., NOGUEIRA, F.D. 1977. Calcium problems in Latin America. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York. v.10, p.29-40.
- MARQUES, M., C., M., SWAINE, M., D., LIEBSCH, D. 2011. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, p.153-168.
- MARQUES, R., MOTTA, A.,C.,V. **Análise química do solo para fins de fertilidade**. 2003. In: Lima, M.R. (Org.) Manual de diagnóstico da fertilidade e manejo dos solos agrícolas. Curitiba, Universidade Federal do Paraná, DSEA, p. 81-102.
- MARSCHNER. H. 1995. **Mineral nutrition of higher plants**. London: Academic Press, 889p.
- METZGER, J.P., 2009. Conservation issues in the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**. v.142, p.1138-1140.
- MIZRAHI, A.P., RAMOS, P.J., JIMÉNEZ-OSORNIO, J.J., 1997. Composition, structure and management potential of secondary vegetation in a dry tropical forest. **Forest Ecology and Management**. v. 94, p. 79–88.

OTTERMANN R., HOPP P.W., DOS SANTOS G.P., MEYER S., ROß-NICKOLL M. 2011. Causal relationship between leaf litter beetle communities and regeneration patterns of vegetation in the Atlantic rainforest of Southern Brazil (Mata Atlântica). **Ecological Complexity**. v. 8, p. 299-309.

PAUL, M., CATTERAL C., POLLARD P., C., KANOWSKI, J., 2010. Does soil variation between rainforest, pasture and different reforestation pathways affect the early growth of rainforest pioneer species? **Forest Ecology and Management**. v.260, p.370–377.

PEEL, M.C., FINLAYSON, B.L., MCMAHON, T.A. 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, v.11, p.1633-16.

PIOTTO, D. MONTAGNINI, F., THOMAS, W., ASHTON M., OLIVER, C., 2009. Forest Recovery after Swidden Cultivation across a 40-year Chronosequence in the Atlantic Forest of Southern Bahia, Brazil. **Plant Ecology**. v. 205, p. 261–272.

PIMM, S.L., RAVEN, P., 2000. Extinction by numbers. **Nature**. v.403, p.843-845.

QUESADA, M., SANCHEZ-AZOFEIFA, G.A., ALVAREZ-ADORVE, M., STONER, K.E., AVILA-CABADILLA, L., CALVO-ALVARADO, J., CASTILLO, A., ESPIRITO-SANTO, M.M., FAGUNDES, M., FERNANDES; G.W., GAMONB, J., LOPEZARAIZA-MIKEL, M., LAWRENCE, D., MORELLATO, L.P.C., POWERS, J.S., NEVES, F.S., ROSAS-GUERRERO, V., SAYAGO, R., SANCHEZ-MONTOYA, G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. **Forest Ecology and Management**. v.258, p.1014 -1024.

RIBEIRO, M. C., METZGER, J. P., MARTENSEN, A. C., PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**. v.142, p. 1141-1153.

RODERJAN, C. V., GALVÃO, F., KUNIYOSHI, Y. S., HATSCHBACH, G. G. As unidades fitogeográficas do estado do Paraná. 2002. **Ciência & Ambiente**, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria-RS. v. 24, p.75-92.

SANTOS, E., MARQUES, R. *In press* Carbono e nitrogênio em Gleissolo e Cambissolo sob diferentes tipologias vegetais na área de ocorrência da floresta ombrófila densa, Antonina, PR. **Revista Floresta**.

SCHÖNGART, J., PIEDADE, M.T.F., LUDWIGSHAUSEN, S., HORNA, V., WORBES, M. 2002. Phenology and stem growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. **Journal of Tropical Ecology**. v.18, p.581-597.

SCUDELLER, V. V, MARTINS, F. R., SHEPHERD, G., 2001, Distribution and abundance of arboreal species in the Atlantic Ombrophilous Dense Forest in Southeastern Brazil. **Plant Ecology**. v. 152, p. 185-199.

SCHEER, M. B., BLUM, C. T. 2011. **Arboreal Diversity of the Atlantic Forest of Southern Brazil**: From the Beach Ridges to the Paraná River. In: Oscar Grillo; Gianfranco Venora. (Org.). *The Dynamical Processes of Biodiversity - Case Studies of Evolution and Spatial Distribution*. Rijeka: Intech. p. 109-134.

SILVA, F.C. 1999. (Org.), **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. Brasília, Embrapa Solos, Embrapa Informática Agropecuárias. 370 p.

SOLLINS, P. 1998. Factors Influencing Species Composition in Tropical Lowland Rain Forest: Does Soil Matter ? **Ecology**. v.79, p.23-30.

SPVS - Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem. 2005. **Plano de manejo da Reserva Natural do Rio Cachoeira**. Volume 1, Encartes I, II e III. 310 p.

SWANSON, F., J., KRATZ, T. K., CAINE, N., WOODMANSEE, R., G. 1988. Landform effects on ecosystem patterns and processes. **Bioscience**. v.38, p.92-98.

TILKI, F., FISHER, R. F. 1998. Tropical leguminous species for acid soils: studies on plant form and growth in Costa Rica. **Forest Ecology and Management**. v.108, p.175-792.

TUCKER, J.M., BRONDIZIO, E.S., MORÁN, E.F. 1998. Rates of forest regrowth in eastern Amazônia: A comparison of Altamira and Bragantina regions, Pará State, Brazil. **Interciencia**. v.23, p.64 -73.

VELOSO, H.P., RANGEL-FILHO, A.L., LIMA, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 123p.

VETTORI, L., PIERANTONI, H. 1968. Análise granulométrica: método para determinar a fração da argila. **Boletim Técnico**. Rio de Janeiro. Equipe de Pedologia e Fertilidade do Solo. v.3, p. 1-8.

VITOUSEK, P., PORDER, S., HOULTON, B., CHADWICK, O. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. **Applied Soil Ecology**. v.20, p.5–15.

WEBB, L.J. 1969 Edaphic differentiation of some forest types in eastern. **Australian Journal Ecology**. v.57, p.817 - 830.

ZAR, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall, New Jersey. 666p.

### Apêndice 3. 1

Atributos pedológicos nas 21 áreas amostradas da Reserva Natural Rio Cachoeira – Paraná – Brasil- Valores são referente as médias de 3 profundidades, 0-5; 5-10 e 10-20 cm.

Área	N	C	C:N	pH CaCL2	Al	Ca	Mg	K	P	V	Areia	Silte	Argila
	g.Kg-1	g.dm-3		Volume			cmolc.dm-3			%		g/Kg	
CA1 <sub>1</sub>	0,25	2,61	10,22	4,33	1,43	1,97	1,00	0,16	6,23	30,33	387,00	388,00	225,00
CA1 <sub>2</sub>	0,24	3,14	13,16	3,97	1,90	0,27	0,10	0,07	1,50	5,00	313,00	128,67	558,33
CA1 <sub>3</sub>	0,29	3,80	12,77	3,90	2,57	0,23	0,30	0,12	3,03	5,33	419,33	114,00	466,67
CA2 <sub>1</sub>	0,19	2,04	10,67	4,17	2,10	1,00	0,53	0,15	4,80	16,67	390,00	301,67	308,33
CA2 <sub>2</sub>	0,34	3,86	11,22	3,97	2,13	0,20	0,10	0,11	4,17	4,33	427,00	89,67	483,33
CA2 <sub>3</sub>	0,31	3,30	10,47	4,20	1,47	1,17	0,83	0,15	3,43	19,00	372,00	86,33	541,67
CA3 <sub>1</sub>	0,25	2,79	11,25	3,57	5,27	0,43	0,27	0,13	5,97	4,67	425,33	249,67	325,00
CA3 <sub>2</sub>	0,25	2,88	11,55	3,93	2,17	0,20	0,10	0,07	3,03	4,00	284,50	82,17	633,33
CA3 <sub>3</sub>	0,32	3,91	11,76	3,97	2,50	0,33	0,37	0,14	4,73	7,33	390,50	159,50	450,00
CA4 <sub>1</sub>	0,29	3,24	11,13	3,80	3,00	0,50	0,27	0,12	5,80	7,33	252,67	330,67	416,67
CA4 <sub>2</sub>	0,34	3,89	11,16	3,93	2,70	0,67	0,37	0,14	5,67	9,67	360,33	73,00	566,67
CA4 <sub>3</sub>	0,33	4,04	12,07	3,70	3,27	0,23	0,10	0,12	5,37	3,33	442,17	141,17	416,67
GL1 <sub>1</sub>	0,48	7,04	14,60	3,93	2,43	0,33	0,13	0,20	3,40	5,33	655,67	211,00	133,33
GL1 <sub>2</sub>	0,20	2,58	12,30	3,87	3,80	0,17	0,17	0,08	2,87	3,33	394,17	239,17	366,67
GL1 <sub>3</sub>	0,17	2,26	13,54	3,97	1,30	0,20	0,20	0,08	5,13	6,67	572,33	269,33	158,33
GL2 <sub>1</sub>	0,27	3,53	13,00	4,13	1,80	1,00	0,57	0,11	4,60	16,00	688,00	187,00	125,00
GL2 <sub>2</sub>	0,07	1,59	20,29	4,47	0,53	0,23	0,17	0,05	3,40	8,33	883,33	58,33	58,33
GL2 <sub>3</sub>	0,40	5,54	13,56	3,97	2,20	0,27	0,37	0,17	2,40	7,00	649,83	175,17	175,00
GL3 <sub>1</sub>	0,32	4,21	13,32	4,00	2,17	0,57	0,37	0,17	2,38	9,00	582,67	242,33	175,00
GL3 <sub>2</sub>	0,19	2,42	12,48	3,80	2,27	0,20	0,10	0,08	3,00	4,00	542,00	158,00	300,00
GL3 <sub>3</sub>	0,35	4,59	12,46	3,93	3,60	0,13	0,27	0,14	4,63	4,00	120,17	495,17	383,33



## Apêndice 3.2

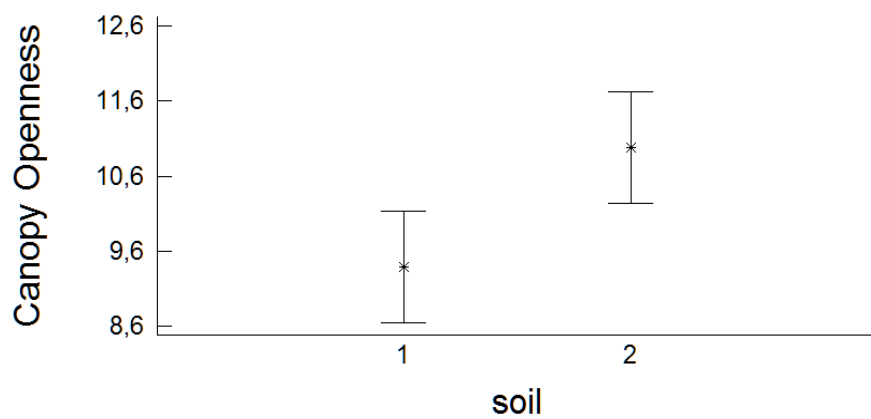


Figura apêndice 2. Abertura do dossel nos estágios de 3 (40-55anos) em Cambissolo (1) e Gleissolo (2) da Floresta Atlântica no sul do Brasil (Médias e desvio padrão) (Adaptado de Otterman *et al.*, 2011).

**CAPÍTULO 4: LACK OF HOME-FIELD ADVANTAGE IN THE DECOMPOSITION OF LEAF LITTER IN THE ATLANTIC RAINFOREST – Artigo publicado na revista Applied Soil Ecology. Volume 49, setembro de 2011, páginas 5-10: <http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.07.010>.**

Urs Christian Giebelmann, Kelly Geronazzo Martins, Martin Brändle, Martin Schädler, Renato Marques, Roland Brandl.

**Abstract**

Experiments using litter monocultures have indicated that litter decomposes faster on its home site owing to specialised decomposer soil biota, thereby showing a home-field advantage (HFA). However, most natural forests, in particular tropical rainforests, harbour more than one species of trees, all of which contribute to the local litter layer. Since interactions among different litter types that cause non-additive decomposition dynamics may prevent HFA, the occurrence of HFA in such multispecies ecosystems is questionable. Here we studied whether there is an HFA in a highly diverse forest ecosystem in the Atlantic Rainforest of Brazil. We used a reciprocal transfer litter decomposition experiment among three forest successional stages, that differed in their tree species composition and general litter quality. We also investigated the role of invertebrate decomposers for HFA and their relative importance along a successional gradient. Results of various statistical procedures indicated a lack of HFA in the decomposition processes. Reasons for the lack of HFA may be non-additive decomposition dynamics and functional redundancy of the decomposer community. We suggest that this functional redundancy is in large part due to the flexibility of the microbial decomposer community.

#### 4.1. INTRODUCTION

The physicochemical environment, litter quality, as well as abundance and composition of the decomposer community are the main factors that drive decomposition in terrestrial ecosystems (SWIFT 1979; COÛTEAUX *et al.* 1995; CADISH; GILLER 1997; HÄTTENSCHWILER *et al.* 2005, SCHÄDLER; BRANDL 2005). These factors often interactively affect litter decomposition (LAVELLE *et al.* 1993; AERTS 1997; Gartner and CARDON 2004). Thus, a change in one factor inevitably changes the functioning of other factors. From a global perspective, the strength and interplay of factors may vary among different biomes and ecosystems (AERTS 1997). For instance, in humid rainforests, the effect of climate is likely to be less important because moisture and temperature are relatively constant and are not limiting factors (LAVELLE *et al.* 1993). Thus, litter quality and decomposer community should be the decisive factors (BECK 2000, WALL *et al.* 2008, YANG; CHEN, 2009).

During natural succession at forest sites, changes in the light regime and soil properties continuously change the composition of the plant community of a site (PERRY 1994). Changes in the plant communities in turn affect the composition of other interacting trophic levels, such as herbivores and decomposers (SCHOWALTER *et al.* 1999, SUZUKI 2002, SCHÄDLER *et al.* 2003, MORETTI *et al.* 2006, NEGRETE-YANKELEVICH *et al.* 2008a, ELLWOOD *et al.* 2009). If there is a strong linkage between plants and decomposers, e.g. a close specialisation of decomposers on certain plant species, then the composition of plant and decomposer communities should be closely related (NEGRETE-YANKELEVICH *et al.* 2008b). Such a strong relationship between litter and decomposer community could lead to an accelerated decomposition of litter on its origin or home site and a decelerated decomposition on other sites, owing to a high degree of specialisation of the decomposers. This effect has been referred to as the “home-field advantage” (HFA) (GHOLZ *et al.* 2000).

As indicated by Ayres *et al.* (2009a), HFA seems to be widespread in forest ecosystems. However, to our knowledge, all studies that found evidence of HFA focused on the decomposition of a single litter species. Many natural forests, in particular tropical rainforests, however, harbour a larger number of tree species, all of which contribute to the local litter layer. Therefore, the quality of site-specific litter reflects the specific assembly of plant species rather than the traits of one single species. Moreover, litter mixtures have decomposition dynamics different from that of monocultures (HÄTTENSCHWILER *et al.* 2005, CHAPMAN; NEWMAN 2010). Hence, the validity of the HFA in natural mixed stands is still questionable.

Two factors are important for the formation of HFA. Firstly, the litter material should be of relatively low quality, i.e., containing recalcitrant or toxic compounds that constrain decomposition. High-quality litter is decomposed by almost all decomposers because no specific adaptations are necessary (HUNT *et al.* 1988, AYRES *et al.* 2009 a,b, STRICKLAND *et al.* 2009 a,b). Secondly, the decomposer community should be relatively conservative in its traits that trigger decomposition. A decomposer community that adapts easily to the decomposition of different litter types may decompose different litters at equal rates, at least after a short time during which the community adapts to the new situation. Hence, any mechanism that leads to HFA should be attributed to the activity of the decomposer community (HUNT *et al.* 1988, GHOLZ *et al.* 2000, AYRES *et al.* 2009b). The importance of microbial decomposers for the formation of HFA is still poorly understood. Inoculum experiments have yielded conflicting results, either that pre-adapted microbial communities could lead to HFA (STRICKLAND *et al.* 2009 a) or that no evidence for HFA was found (AYRES *et al.* 2006). In an accompanying study we found considerable differences in the litter dwelling fungi community between our study sites (GIEßELMANN; MARTINS *et al.* in preparation). Such differences may translate into functional differences between the fungal

communities regarding their decomposition ability which should promote HFA. Nevertheless, because of the short generation time of bacteria and fungi, the microbial community can adapt easily to the decomposition of varying substrates by shifting richness, structure and composition of the communities (SUZUKI, 2002, GODDARD; BRADFORD, 2003, HANSON *et al.* 2008). Therefore, microbial decomposers are likely to be less important for the occurrence of HFA despite their importance in the decomposition process. Hence, the macro- and meso-invertebrate community may be decisive for the compartment of the soil food web that leads to HFA.

Here we investigated the relationship between the decomposer community and the associated leaf litter on forest sites of different successional stage in the highly species-diverse Atlantic Rainforest in Brazil. To our knowledge, this is the first study that examines HFA in an ecosystem rich in tree species using natural litter mixtures. We would expect HFA between successional sites because of considerable differences in tree species composition and general litter quality along the successional chronosequence (FISK *et al.* 2002, XULUC-TOLOSA, 2003, MAYER, 2008, MASON *et al.* 2011). Further, we argue that the strength of HFA should increase with increasing difference in successional age. Using a litterbag approach, we aim to investigate the role of invertebrate decomposers for HFA and their relative importance along a successional gradient. We expect valuable insights into the successional dynamics of the function of the decomposer subsystem of an Atlantic Rainforest and its resilience after deforestation and pasturing.

## **4.2. MATERIAL AND METHODS**

### **4.2.1. Experimental setup**

Our study was carried out in the Atlantic Rainforest in the southern Brazilian state of Parana. As part of the SOLOBIOMA project, a German–Brazilian cooperation

([www.solobioma.ufpr.br](http://www.solobioma.ufpr.br)), the study was conducted in the Cachoeira Nature Reserve (25.25° S, 48.68° W, 147 NN), which provides secondary rainforest sites of different successional stage after usage as pasture. Three different successional stages were chosen: A (advanced), 10–15 years old; M (medium), 30–40 years old; and F (forest), >100 years old. Each stage was replicated three times (three sites of each successional stage, i.e., nine sites total: A1, A2, A3, M1, M2, M3, F1, F2, F3). The successional sites differ considerably in tree species richness and composition. Species richness of trees increased with increasing successional stage (mean number of tree species per 1000 m<sup>2</sup> ± SD; three replicate sites per successional stage: stage A, 23 ± 5; stage M, 38 ± 6; stage F, 42 ± 3;  $p < 0.01$ , ANOVA, GIEBELMANN, MARTINS *et al.* in preparation), and species composition differed between the successional stages (Fig.S1;  $p < 0.01$ , adonis, vegan package, R vers. 2.12.1; Giebelmann, Martins *et al.* in preparation). Additionally, the litter quality in terms of N content and C/N ratio differed considerably between the successional stages (Fig. S2; Fig. S3) and increased along the successional gradient. On this background we would expect HFA to occur most likely between successional stages A and F because of their clear differences in litter quality and tree species composition. By contrast, HFA between stages A and M and between stages M and F is less likely because of smaller differences.

To test for HFA, we set up a reciprocal transplant experiment. We placed four litter traps of 0.75 m × 0.75 m on each of the nine replicated sites to collect litter mixtures specific for each site. Litter was sampled for 8 months (September 2007 until April 2008). Litter traps were emptied every 2 weeks. Collected leaf litter was oven dried and stored under dry conditions. Thirty-six coarse (mesh size 5 mm × 5 mm) and 36 fine (mesh size 20 µm × 20 µm) nylon litter bags (25 cm × 25 cm) were filled with 3 ± 0.1 g of randomly chosen air-dried leaf litter from one of the nine sites. Coarse litter bags allowed the passage of soil macro- and mesoinvertebrates; fine litter bags excluded the macrofauna but allowed access by bacteria,

fungal hyphae, nematodes, and protozoa. In April 2008, on every site, four replicates of each site-specific mixture (A1, A2, A3, M1, M2, M3, F1, F2, F3) and mesh size (coarse and fine) were placed randomly on top of the litter layer at each site and secured with wire hooks. For example, at site A1, 36 coarse and 36 fine litter bags were placed; each set contained four replicates of leaf litter from one of the nine sites. Thus, 72 litter bags were placed on each site, with a total of 648 litter bags. Litter bags were gathered after 6 months. The leaf material remaining in each bag was oven-dried, cleaned (by carefully removing adhesive dirt with a paintbrush), and weighed. The remaining leaf mass was corrected by the ash-free dry weight to account for inorganic contaminants. The percent dry weight loss was defined as the decomposition rate.

#### **4.2.2. Data analysis**

As a first simple test for HFA, we calculated a general linear model (GLM) with type I sum of squares. We used decomposition as the dependent variable, mesh size as the first factor (two levels: coarse and fine), home vs. away as the second factor (three levels: 1, decomposition at home; 2, decomposition at a different site of the same successional stage; and 3, decomposition at a different site of a different successional stage), and the interaction of the first two factors as the third factor. To analyse whether there are differences between the home vs. away factor levels, we calculated three linear contrasts: between levels 1 (home) and 2 (away; same stage), between levels 1 (home) and 3 (away; different stage), and between levels 1 (home) and 2 + 3 (away; in general). To analyse the effect of macro- and mesofauna exclusion on different leaf litter mixtures in more detail, we also compared the decomposition rates with and without invertebrates averaged over mixtures and sites using ANOVA.

A simple GLM is, however, not a sufficient test for HFA as it disregards general differences between sites that possibly influence decomposition rates (AYRES *et al.* 2009

a/b). Hence, we additionally used a method originally developed for calculating home-site effects in sports by Clarke and Norman (1995), which has been recently used to calculate HFA in litter decomposition (AYRES *et al.* 2009 b). This method allows the HFA to be calculated for each of the four replicates per litter mixture separately. It measures the additional decomposition at home (ADH) for each mixture, with a positive value of ADH indicating HFA (home-field advantage) and a negative value of ADH indicating HFD (home-field disadvantage). ADH is calculated following the equation:

$$ADH_{a1_1} = (HDD_{a1_1} - ADD_{a1} - H) / (N - 2) \quad (1)$$

with HDD being the home decomposition difference, ADD the away decomposition difference, H the mean home performance for all mixtures, and N the total number of mixtures. Lower-case letters indicate different litter mixtures (e.g. a1 = litter mixture sampled on site A1), and upper-case letters indicate the site on which the mixture is decomposed (e.g.  $D_{a3A1}$  = decomposition of litter mixture a3 on site A1).

HDD is calculated as the sum of the differences between the decomposition rates (D as the percentage dry weight loss) of a certain mixture on its home site and all other mixtures on the home site of that certain mixture:

$$HDD_{a1_1} = (D_{a1_1A1} - D_{a2A1}) + (D_{a1_1A1} - D_{a3A1}) + \dots + (D_{a1_1A1} - D_{f3A1}) \quad (2)$$

ADD is the sum of the differences between the decomposition rates of a certain mixture on its away sites and the decomposition rates of the mixtures associated with these sites:

$$ADD_{a1} = (D_{a1A2} - D_{a2A2}) + (D_{a1A3} - D_{a3A3}) + \dots + (D_{a1F3} - D_{f3F3}) \quad (3)$$



and H is calculated as the sum of HDD for all mixtures divided by the number of mixtures minus one.

$$H = (\text{HDD}_{a1_1} + \text{HDD}_{a1_2} + \text{HDD}_{a1_3} + \dots + \text{HDD}_{f3_3}) / (N - 1) \quad (4)$$

ADH was calculated for each litter mixture replicate, i.e. four replicates per site. A significant deviation from zero was tested for each site using one-sample t-tests.

To analyse the effects of the different successional stages on HFA, we used the above formula again but calculated ADH pair wise between all combinations of successional stages, which results in six comparisons of ADH for each mesh size (A-M, M-A, F-M, M-F, A-F, F-A.). Note that for each pair-wise comparison of successional stages, two tests of ADH are possible. We then averaged over mixture replicates (four) and site replicates (three) to get the mean ADH for each combination of successional stages. Again we used one-sample t-tests to test for significant deviations from zero.

### 4.3. RESULTS

In our first approach to study the relationship between the decomposer community and the associated leaf litter on forest sites of different successional stages, the simple GLM did not indicate HFA as the home vs. away factor was not significant (Table 1). None of the tested linear contrasts showed significant differences in decomposition rates (1 (home) and 2 (away; same stage):  $p = 0.25$ ; 1 (home) and 3 (away; different stage):  $p = 0.78$ ; 1 (home) and 2 + 3 (away; in general):  $p = 0.61$ ). Furthermore, the decomposition rates in litter bags with coarse and fine mesh sizes differed significantly, whereas the interaction between home vs. away and mesh size was not significant (Table 1).

Table 4.1: THE EFFECTS OF MESH SIZE (COARSE AND FINE) AND HOME VERSUS AWAY (1, DECOMPOSITION AT HOME; 2, DECOMPOSITION AT A DIFFERENT SITE OF THE SAME SUCCESSIONAL STAGE; AND 3, DECOMPOSITION AT A DIFFERENT SITE OF A DIFFERENT SUCCESSIONAL STAGE) AND ITS INTERACTION ON DECOMPOSITION RATES. THE EFFECTS WERE TESTED USING A GLM WITH TYPE I SUM OF SQUARES.

<i>Source</i>	<i>Decomposition rates</i>			
	df	MS	F	P
Meshsize	1	0.07	9.97	< 0.01
Home vs. away	2	0.02	1.25	0.11
Meshsize x Home vs. away	2	0.01	1.92	0.28
Residual	642	0.01		

However, the effects of macro- and mesofauna exclusion were in general weak (below 5% in most cases; Figs. 1 and 2). The only significant decrease was in the decomposition of litter mixtures of the youngest successional stage A (Fig. 1). When we averaged the effects of macro- and mesoinvertebrate exclusion across mixtures within sites, we found no significant effects (Fig. 2).

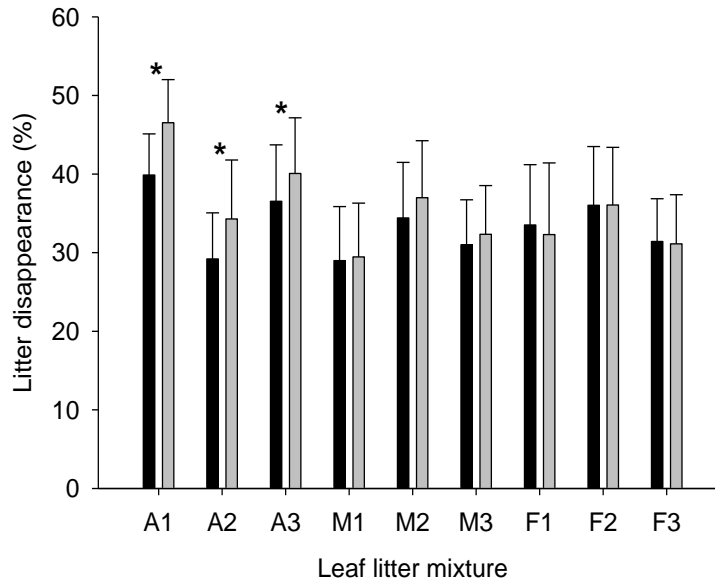


FIGURE. 4.1 - DIFFERENCE BETWEEN LEAF LITTER DECOMPOSITION WITH AND WITHOUT INVERTEBRATES FOR ALL MIXTURES AVERAGED OVER SITES. MIXTURES A1–A3 ORIGINATE FROM SITES OF SUCCESSIONAL STAGE A, MIXTURES M1–M3 ORIGINATE FROM SITES OF SUCCESSIONAL STAGE M, AND MIXTURES F1–F3 ORIGINATE FROM SITES OF SUCCESSIONAL STAGE F. BLACK BARS: WITHOUT MACRO-INVERTEBRATES; GREY BARS: WITH MACRO-INVERTEBRATES; ERRORS ARE STANDARD DEVIATION; ASTERISKS INDICATE SIGNIFICANCE.

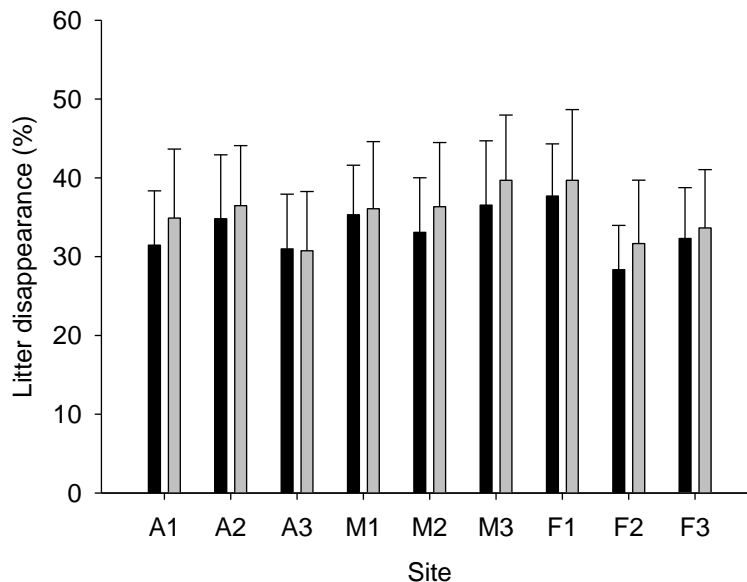


FIGURE. 4.2 - DIFFERENCE BETWEEN DECOMPOSITION WITH AND WITHOUT INVERTEBRATES FOR ALL SITES AVERAGED OVER MIXTURES. SITES A1–A3 ARE IN SUCCESSIONAL STAGE A, SITES M1–M3 ARE SUCCESSIONAL STAGE M, AND SITES F1–F3 ARE SUCCESSIONAL STAGE F. BLACK BARS: WITHOUT MACRO-INVERTEBRATES; GREY BARS: WITH MACRO-INVERTEBRATES; ERRORS ARE STANDARD DEVIATION.

Using the home-site effects method suggested by Ayres et al. (2009), we found a significant positive ADH (4.75%) indicating HFA for only one site of successional stage (A) and even a significant negative ADH (-6.05%) indicating HFD for one site of successional stage (M). All other sites showed no significant deviation from zero (Fig 3). All pair-wise tests for HFA between successional stages revealed no significant deviation from zero. However, the standard deviation was high in most cases, which indicates a high variability in HFA among replicates (Fig. 4).

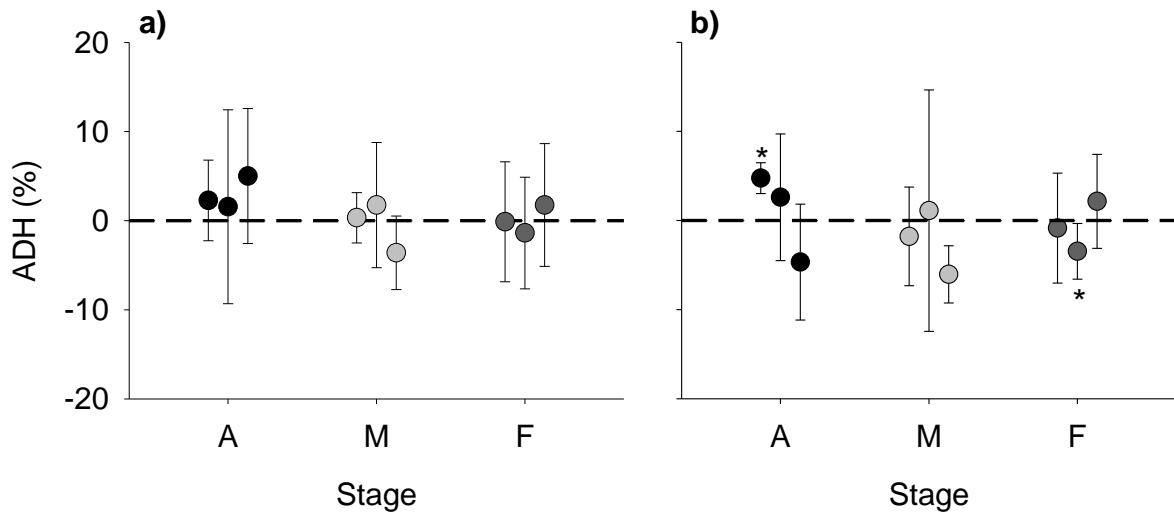


FIGURE 4.3- MEAN ADDITIONAL DECOMPOSITION AT HOME (ADH) AS A PERCENTAGE OF THE INITIAL LITTER MASS FOR EACH SITE (4 REPLICATES); A) WITH MACRO- AND MESOINVERTEBRATES AND B) WITHOUT MACRO- AND MESOINVERTEBRATES; ERRORS ARE STANDARD DEVIATION; ASTERISKS INDICATE SIGNIFICANT DEVIATION FROM ZERO.

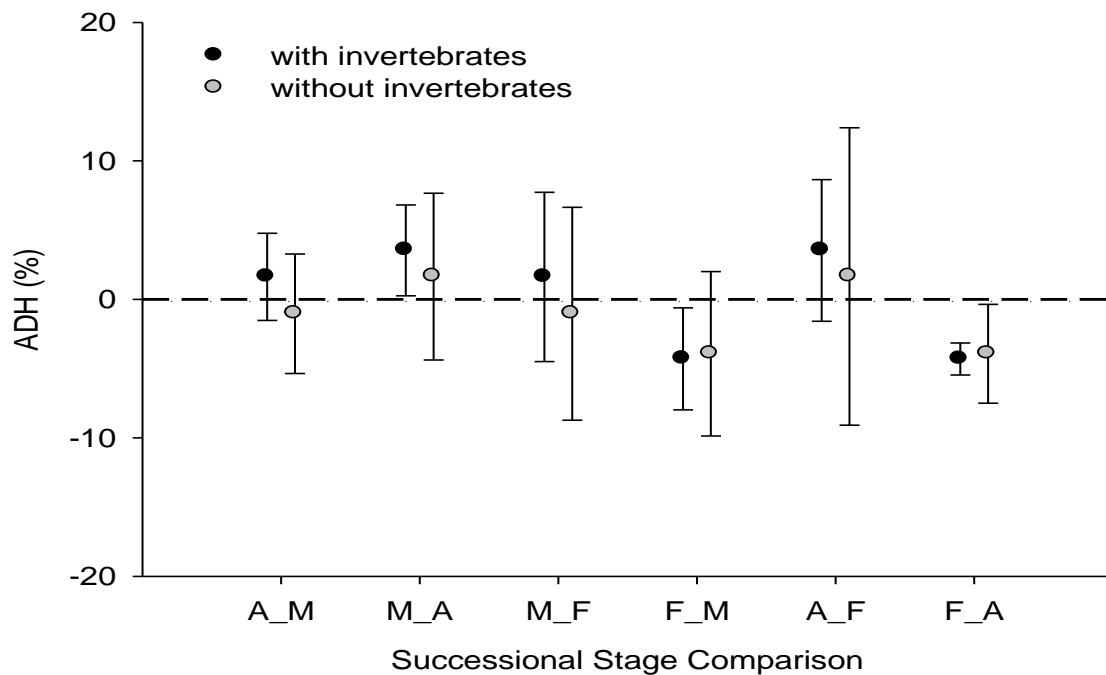


FIGURE 4.4: ADDITIONAL DECOMPOSITION AT HOME (ADH) AS A PERCENTAGE OF THE INITIAL LITTER MASS BETWEEN DIFFERENT SUCCESSIONAL STAGES, AVERAGED OVER 3 SITES WITH 4 REPLICATES EACH, AND WITH AND WITHOUT MACRO- AND MESOINVERTEBRATES. THE FIRST LETTER REFERS TO THE SUCCESSIONALS STAGE OF THE LEAF LITTER IN THE LITTER BAG AND THE SECOND LETTER REFERS TO SUCCESSIONAL STAGE OF THE SITE ON WHICH THE LITTER BAG WAS PLACED. FOR EXAMPLE, A\_M INDICATES HFA OF LEAF LITTER OF SUCCESSIONAL STAGE A ON SITES OF SUCCESSIONAL STAGE M. ERRORS ARE STANDARD DEVIATION.

#### 4.4. DISCUSSION

Overall, our results do not suggest a common home-field-advantage effect for decomposition processes in a diverse rainforest and its successional stages. Even between stages A and F which showed clearest differences in litter quality and tree species composition we found no HFA. The lack of HFA should be due to a lack of specificity of the decomposer community on the different successional sites.

We found a surprisingly small effect of macro- and mesoinvertebrates on decomposition. However, this is in line with other studies on the importance of the

macrofauna in tropical regions (RIBAS *et al.* 2006, SCHMIDT *et al.* 2008). Additionally our experiment took place in winter and spring. In these seasons the mean temperature and precipitation are somewhat lower in the study region. This might have led to an overall reduced macrofaunal effect as it has been shown that the influence of the macrofauna on decomposition is climate dependend (WALL *et al.* 2008). The usage of fine meshed might have led to an increased decomposition in these bags because of favourable microclimatic conditions, masking the macro-invertebrate effect. However, in a similar study with the same meshsize as in the presented study we found considerable macro-invertebrate effects (GIEßELMANN *et al.* 2010). Thus, microclimate differences due to meshsize seem to be of minor importance here. The only litter in our study that was significantly faster decomposed with the activity of the macrofauna was the litter material from the youngest successional stage (Fig. 1). This effect was consistent over sites (Fig. 2), indicating that this effect relies on specific litter traits. Due to the low quality with low nutrient and high carbon content of the litter from early successional sites the catalysing effect of invertebrate fauna (shredding, ingestion) may especially favour the activity and efficiency of microbial processes. However, the consistent effect of invertebrates at the sites across the successional gradient on the decomposition of the stage-specific litter mixtures indicates that there is considerable functional overlap between the decomposer fauna at different successional stages.

Low specificity of the macrofauna might be due to interactions between the component litter types in multispecies litter mixtures, resulting in non-additive decomposition dynamics. Such non-additive decomposition dynamics have been found frequently (BLAIR *et al.* 1990, SALAMANCA *et al.* 1998, BALL *et al.* 2008, CHAPMAN; NEWMAN 2010) and are also common in our study region (GIEßELMANN *et al.* 2010). Tight relationships between specialised decomposers and specific litter types that could lead to HFA when only litter monocultures are investigated might be prevented in litter mixtures because of interactions

between the different litter types. On the one hand the presence of a high-quality litter type might increase the decomposition of a low-quality litter by nutrient transfer (SEASTEDT 1984, CHAPMAN *et al.* 1988, WARDLE *et al.* 1997, SCHIMEL; HÄTTENSCHWILER 2007). On the other hand the decomposition-inhibiting trait of a rather recalcitrant litter type may inhibit the decomposition of an easy to decompose litter-type within the same mixture (MCARTHUR *et al.* 1994, SALAMANCA *et al.* 1998). The idiosyncrasy and unpredictability of such interactions may impede strong specialisation of the macro-decomposer community in tree species rich forest ecosystems.

Overall macro- and mesoinvertebrates seems to play only a minor role in our study. Hence the major part of decomposition should be attributed to the activity of microbial decomposers. Microbial decomposers, such as saprophytic fungi, have been suggested to be highly specialised on the decomposition of a certain substrate (LODGE *et al.* 1995, HANSGATE *et al.* 2005; KUBARTOVÁ *et al.* 2009). However, their impact on the formation of HFA is still ambiguous (STRICKLAND *et al.* 2009 a, AYRES *et al.* 2006). Our study does not support the idea of a highly specialised and relatively conservative fungal decomposer community that could lead to HFA. Although we found considerable differences in the microfungi community composition between successional sites (GIEBELMANN; MARTINS *et al.* in preparation) these compositional differences seem not to translate into functional ones. This does not necessarily point to a functional redundancy of saprophytic fungi species. It is more likely that the lack of HFA we found is due to the ability of the fungal decomposer community to quickly shift their community structure and thereby adapt to the decomposition of a certain substrate. A high degree of functional diversity of saprophytic fungi has been shown in different studies (GODDARD; BRADFORD 2003, PAULUS *et al.* 2005, HANSON *et al.* 2008, McGUIRE 2010). The adaption of the decomposer fungi community to different substrates during the decomposition process has been referred to as

*substrate succession* or *small scale succession* (SUZUKI 2002). This high flexibility of the fungal community translates into functional redundancy of the total community whereas single species could be highly specific. A high degree of flexibility of the total fungal community regarding decomposition paired with the generally low effect of the macrofauna would explain the lack of HFA in our study.

Our study provides a glimpse into the highly complex decomposer subsystem of a hyperdiverse tropical forest ecosystem. We did not find a strong relationship between litter and decomposer community along a secondary forest chronosequence. Thus, the ecosystem functionality regarding litter decomposition appears to be able to recover quickly during secondary forest regeneration. Similar trends have been found in other forests (OSTERTAG *et al.* 2008). We suppose that this redundancy or rather flexibility of the decomposer community is due to the ability of the microbial decomposer communities, especially decomposing fungi, to quickly adapt to the decomposition of different substrates by shifting their community structure. Nevertheless, further studies are needed to examine this process in more detail. For instance whether HFA may be detectable on smaller scales e.g. within sites of the same successional age. Here litter of single species may occur in part as a kind of “monoculture” (e.g. immediately beneath a tree individual). Hence conditions are comparable to tree species poor forest where HFA effects have been detected (AYRES *et al.* 2009 a,b). Possible small scale HFA is indicated by the high variability of HFA among samples in most cases.



## REFERENCES

- AERTS R. CLIMATE, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. **Oikos** v. 79: p.439-449, 1997.
- AYRES, E., DROMPH, K.M., BARDGETT, R.D., 2006. Do plant species encourage soil biota that specialise in the rapid decomposition of their litter? **Soil Biology and Biochemistry** v. 38, p.183-186.
- AYRES, E., STELTZER, H., SIMMONS, B.L., SIMPSON, R.T., STEINWEG, J.M. WALLENSTEIN, M.D., MELLOR, N., PARTON, W.J., MOORE, J.C., WALL, D.H. 2009a. Home-field advantages accelerates leaf litter decomposition in forests. **Soil Biology and Biochemistry**. v. 41, p. 606-610.
- AYRES, E., H. STELTZER, S. BERG AND D.H. WALL. 2009b. Soil biota accelerate decomposition in high-elevation forests by specializing in the breakdown of litter produced by the plant species above them. **Journal of Ecology**. v. 97, p. 901-912.
- BALBINOT, R., 2009. Carbono, nitrogênio e razões isotópicas  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  no solo e vegetação de estágios sucessionais de Floresta Ombrófila Densa Submontana. PhD Thesis.
- BALL, B.A., HUNTER, M.D., KOMINOSKI, J.S., SWAN, C.M., BRADFORD, M.A., 2008. Consequences of non-random species loss for decomposition dynamics: experimental evidence for additive and non-additive effects. **Journal of Ecology**. v. 96, p. 303-313.
- BECK, L., 2000. Streuabbau und Bodenfauna in Wäldern gemäßigter und tropischer Breiten. **Carolinea**. v. 58, p. 243-256.
- BIHN, J.H., VERHAAGH, M., BRÄNDLE, M., BRANDL, R., 2008. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **Biological Reviews**. v. 141, p. 733-743.
- BLAIR, J.M., PARMELEE, R.W.; BEARE, M.H., 1990. Decay rates, Nitrogen Fluxes, and decomposer communities of single and mixed species foliar litter. **Ecology**. v. 71, p. 1976-1985
- CADISH, G., GILLER, K.E. 1997. IN: CADISH, G., GILLER, K.E., Editors, Driven by Nature: **Plant Litter Quality and Decomposition**, CAB International, Wallingford
- CHAPMAN, K., WHITTAKER, J.B., HEAL, O.W., 1988. Metabolic and faunal activity in litters of tree mixtures compared with pure stands. **Agriculture, Ecosystems & Environment** v. 24, p. 33-40.
- CHAPMAN, S.K. AND NEWMAN, G.S., 2010. Biodiversity at the plant-soil interface: microbial abundance and community structure respond to litter mixing. **Oecologia**, p. 763-769
- CLARKE, S.R., NORMAN, J.M. 1995. Home ground advantage of individual clubs in English soccer. **Statistician**. v. 44, p. 509-521.

- COÛTEAUX, M.M., BOTTNER, P., BERG, B., 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. **Trend in Ecology and Evolution**. v. 10, p. 63-66.
- ELLWOOD, M.D.F., MANICA, A., FOSTER, W.A., 2009. Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. **Ecology Letters**. v. 12, p. 277-284.
- FISK, M.C., ZAK, D.R., CROW, T.R., 2002. Nitrogen storage and cycling in old- and second-growth northern hardwood forests. **Ecology**. v. 83, p. 73-87.
- GARTNER, T.B., CARDON, Z.B., 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. **Oikos**. v. 104, p. 230-246.
- GHOLZ, H.L., WEDIN, D.A., SMITHERMAN, S.M., HARMON M.E., PARTON, W.J., 2000. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. **Global Change Biology**. v. 6, p. 751-765.
- GIESSELMANN, U.C., MARTINS K.G., BRÄNDLE, M., SCHÄDLER, M., MARQUES R., BRANDL R., 2010. Diversity and ecosystem functioning: Litter decomposition dynamics in the Atlantic Rainforest. **Applied Soil Ecology**, doi:10.1016/j.apsoil.2010.07.006
- GODDARD, M.R., BRADFORD. M.A., 2003. The adaptive response of natural microbial population to carbon- and nitrogen-limitation. **Ecology Letters**. v. 6, p. 594-598.
- HANSGATE, A.M., SCHLOSS, P.D., HAY, A.G. AND WALKER, L.P., 2005. Molecular characterization of fungal community dynamics in the initial stages of composting. **FEMS Microbiology Ecology**. v. 51, p. 209-214.
- HANSON, C.A., ALLISON S.D., BRADFORD M.A., WALLENSTEIN M.D., TRESEDER K.K., 2008. Fungal taxa target different carbon sources in forest soil. **Ecosystems**. v. 11, p. 1157-1167.
- HÄTTENSCHWILER, S., TIUNOV A.V., SCHEU S., 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. Annual Review of **Ecology, Evolution and Systematics**. v.36, p. 191-218.
- HUNT, H.W., INGHAM, E.R., COLEMAN, D.C., ELLIOTT, E.T., REID, C.P.P., 1988. Nitrogen limitation of production and decomposition in Prairie, Mountain Meadow and Pine Forest. **Ecology**. v. 69, p. 1009-1016.
- KUBATOVÁ, A., RANGER, J.; BERTHELIN, J.; BEGUIRISTAIN, T., 2009. Diversity and decomposition ability of saprophytic fungi from temperate forest litter. **Microbial Ecology** v. 58, p. 98-107.
- LAVELLE, P., BLANCHART, E., MARTIN, A., MARTIN. S., SPAIN, A., 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. **Biotropica**. v. 25, p. 130-150.

LODGE, D.J., 1995. Fungal communities in wet tropical forests: variation in time and space. Cantrell S. **Canadian Journal of Botany**. v. 73, p. 1391-1398.

MASON, N.W.H., CARSWELL, F.E., RICHARDSON, S.J., BURROWS, L.E., 2011. Leaf palatability and decomposability increase during a 200-year-old post cultural woody succession in New Zealand. **Journal of Vegetation Science**. v. 22, p. 6-17.

MAYER, P.M., 2008. Ecosystem and decomposer effects on litter dynamics along an old field to old growth forest successional gradient. **Acta Oecologica**. v. 33, p. 222-230.

MCARTHUR, J.V., AHO, J.M., RADER, A.B., MILLS, G.L., 1994. Interspecific interactions during decomposition in aquatic and floodplain ecosystems. **Journal of the North American Benthological Society**. v. 13, p. 57-67.

MCGUIRE, K.L., BENT E., BORNEMAN, J., MAJUMBER, A., ALLISON, S.D. AND TRESEDER, K.K. 2010. Functional diversity in resource use by fungi. **Ecology**. v. 91, p. 2324-2332.

NEGRETE-YANKELEVICH, S., FRAGOSO, C., NEWTON, A.C., RUSSEL, G., HEAL, O.W., 2008a. Decomposition and macroinvertebrates in experimental litter along a secondary chronosequence of tropical montane forest. **Biology and Fertility of Soils**. v. 44, p. 853-861.

NEGRETE-YANKELEVICH, S., FRAGOSO, C., NEWTON, A.C., RUSSEL, G., HEAL, O.W., 2008b. Species-specific characteristics of trees can determine the litter macroinvertebrate community and decomposition process below their canopies. **Plant and Soil**. v. 307, p. 83-97.

OSTERTAG, R., MARÍN-SPIOTTA, E., SILVER, W.L.; SCHULTEN, J., 2008. Litterfall and decomposition in relation to soil carbon pools along a secondary forest chronosequence in Puerto Rico. **Ecosystems**. v. 11, p. 701-714.

PAULUS, B. GADEK, P.A., 2006. Successional patterns of microfungi in fallen leaves of *Ficus pleurocarpa* (Moraceae) in an australian tropical rain forest. **Biotropica**. v. 38, p. 42-51.

PERRY, D.A., 1994. **Forest Ecosystems**. John Hopkins University Press, Baltimore

RIBAS, A.C. DE A., TANAKA, M.O., DE SOUZA, A.L.T., 2006. Evaluation of macrofaunal effects on leaf litter breakdown rates and terrestrial habitats. **Austral Ecology**. v. 31, p. 783-790

SALAMANCA, E.F., KANEKO, N., KATAGIRI, S., 1998. Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of *Quercus serrata* and *Pinus densiflora* using field and laboratory microcosm methods. **Ecological Engineering**. v. 10, p. 53-73.

SEASTEDT, T.R., 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. **Annual Review of Entomology**. v. 29, p. 25-46.

SCHÄDLER, M., JUNG, G., AUGÉ, H., BRANDL, R., 2003. Palatability, decomposition and insect herbivory: patterns in a successional old-field plant community. **Oikos**. v. 103, p. 121-132.

- SCHÄDLER, M., BRANDL, R. 2005. Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures? **Soil Biology & Biochemistry**. v. 37, p. 329-337.
- SCHIMEL, J.P., HÄTTENSCHWILER, S., 2007. Nitrogen transfer between decomposing leaves of different N status. **Soil Biology and Biochemistry**. v. 39, p. 1428-1436.
- SCHMIDT, P., DICKOW, K., ROCHA, A.A., MARQUES, R., SCHEUERMANN, L., RÖMBKE, J., FÖRSTER, B., HÖFER, H., 2008. Soil macrofauna and decomposition rates in southern Brazilian Atlantic rainforests. **Ecotropica**. v. 14, p. 89-100.
- SCHOWALTER, T.D., GANIO, L.M., 1999. Invertebrate communities in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following Hurricane Hugo. **Ecological Entomology**. v. 24, p. 191-201.
- STRICKLAND, M.S., OSBERN, E., LAUBER, C., FIERER, N., BRADFORD, M.A., 2009 a. Litter quality in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. **Functional Ecology**. v. 23, p. 627-636.
- STRICKLAND, M.S., LAUBER, C., FIERER, N., BRADFORD, M.A., 2009 b. Testing the functional significance of microbial community composition. **Ecology**. v. 90, p. 441-451.
- SUZUKI A., 2002. Fungal succession at different scales. **Fungal Diversity**. v. 10, p.11-20.
- SWIFT, M., HEAL, O.W., ANDERSON J.M., 1979. **Decomposition in terrestrial systems**. Blackwell Science, Oxford.
- WALL, D.H., BRADFORD, M.A., JOHN M.G.ST., TROFYMOW, J.A., BEHAN-PELLETIER, V., BIGNELL D.E., DANGERFIELD, M., PARTON, W.J., RUSEK. J., VOIGT, W., WOLTERS, V., GARDEL, H.Z., AYUKE, F., BASHFORD, R., BELJAKOVA, O.I., BOHLEN, P.J., BRAUMAN, A., FLEMMING, S., HENSCHER, J.R., JOHNSON, D.L., JONES, T.H., KOVAROVA, M., KRANABETTER, J.M., KUTNY, L., LIN, K.-C., MARYATI, M., MASSE, D., POKARZHEVSKII A., RAHMAN, H., SABRÁ, M.G., SALAMON, J.-A., SWIFT, M.J., VARELA, A., VASCONCELOS, H.L., WHITE, D., ZOU. X., 2008. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. **Global Change Biology**. v. 14, p. 1-17.
- WARDLE, D.A., BONNER, K.I., NICHOLSON, K.S., 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. **Oikos**. v. 79, p. 247-258.
- XULUC-TOLOSA, F.J., VESTER, H.F.M., RAMIREZ-MARCIAL, N., CASTELLANOS-ALBORES, J., LAWRENCE, D., 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry forest in Campeche, Mexico. **Forest Ecology and Management**. v. 174, p. 401-412.
- YANG, X., CHEN, J., 2009. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. **Soil Biology and Biochemistry**. v. 41, p. 910-918.

**Supplementary material**

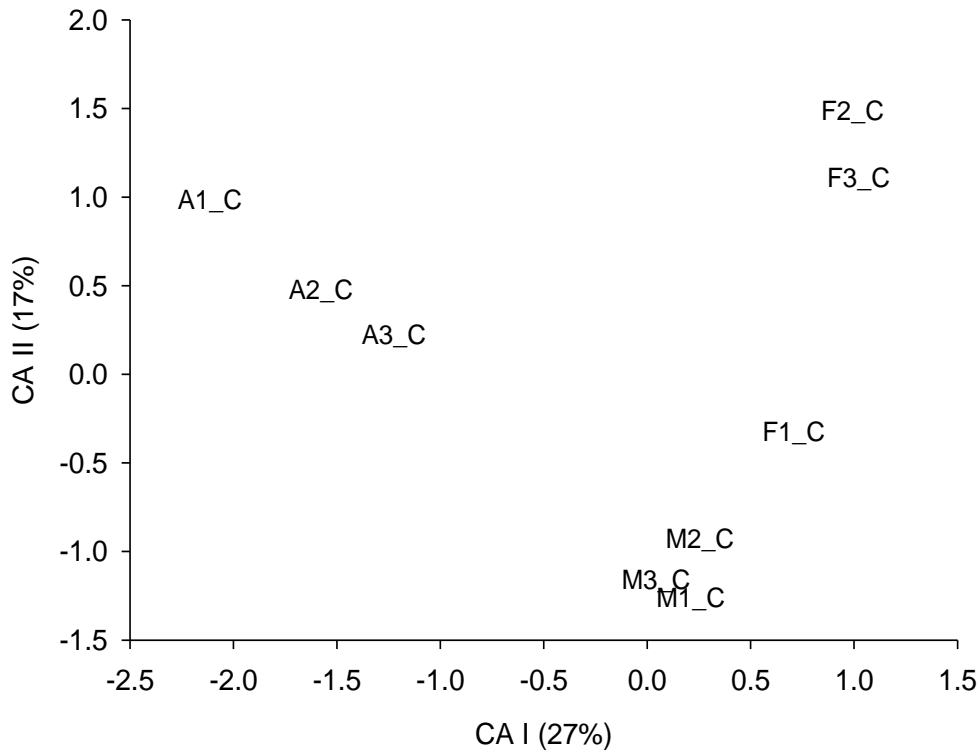


FIGURE.S1:ORDINATION PLOT OF CORRESPONDENCE ANALYSIS OF TREE COMMUNITIES FOR ALL STUDY SITES IN THE CACHOEIRA NATURE RESERVE. FIRST OR X-AXIS EXPLAINS 27 % OF TOTAL VARIANCE SECOND OR Y-AXIS EXPLAINS 17 % OF TOTAL VARIANCE, ADAPTED FROM GIEßELMANN, MARTINS ET AL. *IN PREPARATION*.

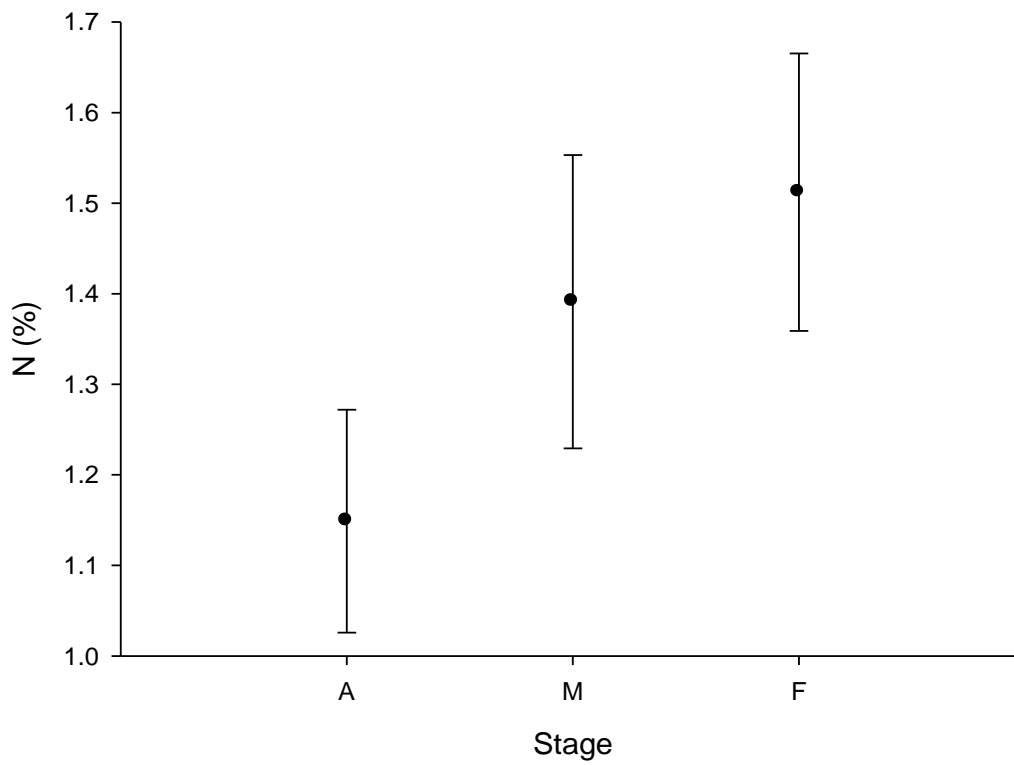


FIGURE.S2: N CONTENT FOR LITTER OF THE THREE SUCCESSIONAL STAGES; EACH POINT REPRESENTS THE OVERALL MEAN OF 15 LITTER SAMPLES, 5 LITTER SAMPLES PER SUCCESSIONAL STAGE REPLICATE SITE; ERRORS ARE STANDARD DEVIATION; ADAPTED FROM BALBINOT 2009.

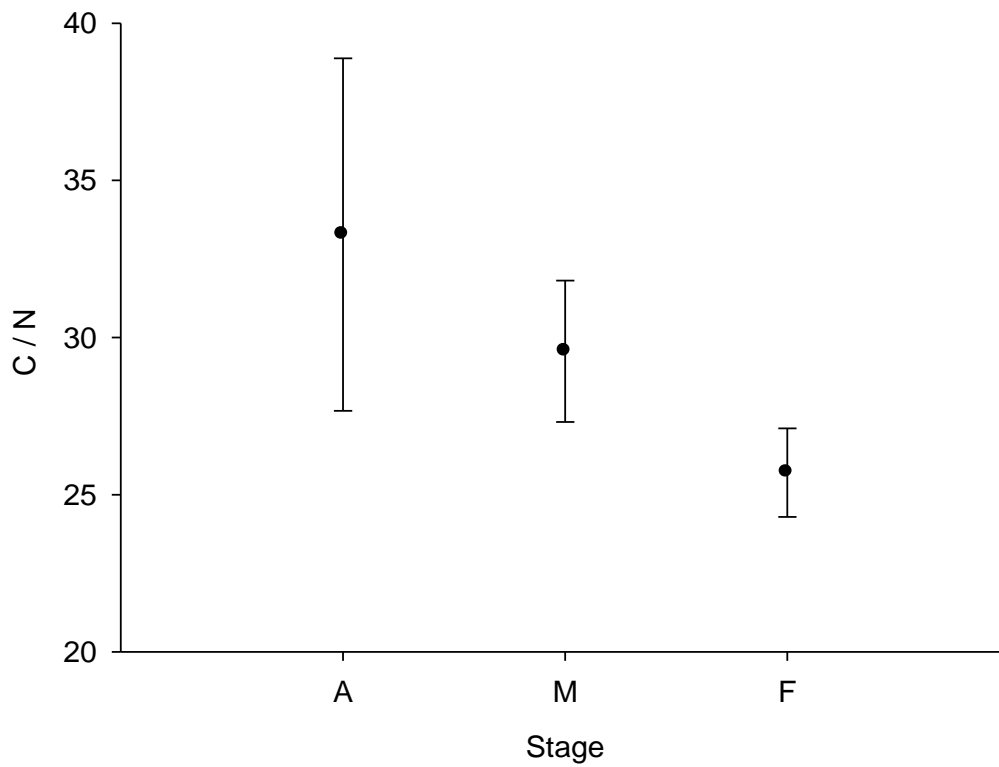


FIGURE.S3: C/N RATIO FOR LITTER OF THE THREE SUCCESSIONAL STAGES; EACH POINT REPRESENTS THE OVERALL MEAN OF 15 LITTER SAMPLES, 5 LITTER SAMPLES PER SUCCESSIONAL STAGE REPLICATE SITE; ERRORS ARE STANDARD DEVIATION; ADAPTED FROM BALBINOT 2009.

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O entendimento dos processos recorrentes durante a sucessão secundária é de fundamental importância para o sucesso de práticas de restauração e de medidas de conservação. No entanto, o reconhecimento de padrões e suas relações com a matriz de fatores que comprovadamente interferem no processo de sucessão, como a intensidade e tipo do distúrbio, proximidade a fontes de propágulo, solos e topografia, ainda são pouco conhecidos, em especial, a relação dos últimos dois fatores com a vegetação em Florestas tropicais.

A partir de uma situação de perturbação, como a formação de pastagens e seu posterior abandono, inicia-se um processo de sucessão secundária, onde as transformações da floresta passam pelo incremento gradual de riqueza e área basal. A densidade de indivíduos teve seu auge no estágio médio, decrescendo no estágio subsequente, ocasião onde o acréscimo dos diâmetros compensou os efeitos da morte de vários indivíduos. Por outro lado, foi demonstrado que nos sítios sobre solos hidromórficos e arenosos, o aumento do diâmetro das árvores não compensou os efeitos da mortalidade, pelo menos em trechos de floresta com idade entre 55-60 anos após o abandono de pastagem. Sendo assim, o fechamento do dossel foi retardado. O reflexo disto foi a demora no ingresso das plantas tolerantes à sombra e uma resiliência menor da floresta em condições hidromórficas.

As relações entre solo e vegetação nos trópicos podem contribuir, para a manutenção dos remanescentes de Floresta Atlântica, pois ajudam na elucidação dos resultados, no que concerne a distribuição dos *taxa* ou, como neste estudo, em especial no capítulo três, as transformações durante a sucessão secundária. Entretanto, as relações entre a comunidade de árvores e os solos, em geral, não são muito claras e, normalmente, difíceis de interpretar.

No capítulo quatro não foi verificada uma relação forte entre a comunidade de decompositores e a serapilheira no gradiente sucessional secundário; assim, parece que a



capacidade do ecossistema atlântico em recuperar aspectos funcionais da floresta é elevada, já que não foram encontradas diferenças significativas entre a perda de peso das áreas mais jovens e mais velhas da sucessão para florestas sobre solos bem drenados. Tal fato deve-se provavelmente à elevada resiliência da comunidade de microdecompositores, em especial os fungos. Em trabalho recente foi possível demonstrar que nas áreas de estudo estes organismos são capazes de se adaptar rapidamente, alterando a estrutura de suas comunidades dentro da série sucessional.

É interessante que outros trabalhos testem à vantagem doméstica, ou seja, o *home-field advantage* em cronosequências de florestas tropicais, e que atentem para uma série com mais estágios jovens da sucessão, para mais de uma coleta de material no tempo, e que especialmente, busquem efetuar a primeira coleta em um espaço de tempo mais curto do que o efetuado no estudo referente ao último capítulo. É provável que dessa forma o efeito da comunidade decompositora seja detectado com maior refinamento.

