



Universidade Federal do Rio Grande
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-graduação em Biologia de
Ambientes Aquáticos Continentais



Influência da variação hidrológica e da luminosidade na composição e estrutura do componente herbáceo em uma floresta paludosa no extremo sul do Brasil

Caroline Igansi Duarte

Orientadora: Ioni Gonçalves Colares

Co-orientadora: Sonia Marisa Hefler

Rio Grande

2012



Universidade Federal do Rio Grande
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-graduação em Biologia de Ambientes
Aquáticos Continentais



**Influência da variação hidrológica e da luminosidade na
composição e estrutura do componente herbáceo em uma
floresta paludosa no extremo sul do Brasil**

Aluna: Caroline Igansi Duarte

Orientadora: Ioni Gonçalves Colares

Co-orientadora: Sonia Marisa Hefler

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

Rio Grande

2012

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Rio Grande pela oportunidade de realizar o curso de Pós-Graduação.

Ao SESu/MEC pela concessão da bolsa de estudos REUNI.

À professora Ioni Gonçalves Colares pela orientação, amizade e por me ensinar a olhar a floresta por um ângulo no qual as plantas herbáceas são evidenciadas e tem sua importância reconhecida. Além disso, sou grata pelas oportunidades e ensinamentos durante esse tempo de convivência que contribuíram muito para minha formação.

À professora Sonia Marisa Hefler pela co-orientação, amizade, consideração e confiança que sempre demonstrou por mim. Por despender várias horas (muitas vezes após o horário de expediente de trabalho) para me ajudar na identificação das plantas.

Aos estagiários que em algum momento me ajudaram, seja no trabalho de campo (Guilherme, Johnny, Deloir, Lidiane Santos, Lidiane Silveira e Lucinara), na inclusão do material no herbário (Karine e Lucinara) ou ainda com palavras de incentivo e descontração (Renan). Agradeço especialmente aos meus amigos e companheiros inseparáveis Johnnylido (Johnny Acunha) e Lucinara Alave pelo apoio irrestrito e por me acompanhar nas jornadas de campo seja no frio, no calor, com macacão furado, apertado ou grande demais.

À minha paciente amiga Daia (Daiane Kafer) pelo incentivo, apoio e companheirismo principalmente nos momentos mais tensos.

À minha amiga Mirian Bicho que sempre se fez presente com palavras de otimismo e descontração.

Aos professores, Claudete Abreu, Claudia Giongo, Ioni Colares, Luciana Canêz, Sonia Hefler, Ubiratã Jacobi e aos técnicos Eonice Lacerda e Guilherme Ceolin, da matéria botânica pelo apoio e compreensão durante os momentos finais da redação da dissertação.

Aos professores da Pós-Graduação pelos conhecimentos transmitidos durante o curso.

Às Professoras Andréa Konrath e Ana Maria Azambuja da Silva pela ajuda nas análises estatísticas.

Aos professores Jean Budke e Ubiratã Jacobi, por terem aceitado compor a banca avaliadora e pelas possíveis sugestões ao manuscrito.

Agradeço também ao Bira (Prof. Ubiratã Jacobi) pela amizade e por ser a primeira pessoa no meio acadêmico a acreditar em mim e no meu trabalho.

Ao Daniel pelo amor, dedicação, companheirismo e compreensão que temos um com o outro. Por estar sempre ao meu lado disposto a encarar todos os desafios na vida.

Aos meus pais pelo amor, incentivo e pela compreensão nos momentos em que estive ausente.

À minha irmã, Camila que sempre me ajudou e apoiou na vida e longo de todo o mestrado não poderia ter sido diferente.

Aos outros integrantes da família pelo carinho e incentivo.



There is a natural tendency to overemphasize the dominant vegetation of forests—trees—which is understandable, considering that a forest is delineated from other vegetation types by the prevalence of trees. This overemphasis is unfortunate, however, because it ignores a component—the herbaceous layer—whose ecological importance to the forest ecosystem is quite disproportionate to its minimal biomass and limited visibility in the landscape.

Frank S. Gilliam

Resumo

Neste estudo, analisamos a estrutura e a composição do componente herbáceo e suas relações com as variações hidrológicas e as condições de luminosidade em uma floresta paludosa no sul do Brasil. Para tanto foram alocadas 32 unidades amostrais (ua) de 1m² onde realizamos a identificação e estimativa da cobertura das espécies herbáceas em quatro períodos que correspondem as fases hidrológicas seca e inundada. Simultaneamente foram efetuadas medidas de profundidade d'água e radiação fotossinteticamente ativa (PAR) em cada ua. Foram identificadas 42 espécies distribuídas em 22 famílias nos períodos estudados. Os valores de riqueza de espécies (S), diversidade de Shannon (H') e o equabilidade de Pielou (J') não diferiram entre os períodos amostrados. As espécies com maior valor de importância foram *Lemna valdiviana* Phil e *Spirodela intermedia* W.Koch na fase inundada e *Boehmeria cylindrica* (L.) Sw na fase seca. Uma análise de correspondência (CA) permitiu evidenciar diferenças na composição florística entre os períodos que correspondem aos extremos de cada fase hidrológica. Enquanto que, uma análise de correspondência canônica (CCA) indicou associação entre as 19 espécies mais frequentes com a profundidade d'água no primeiro eixo e a PAR no segundo eixo. O coeficiente de Spearman indicou correlações significativas ($p < 0,05$) para 89,5% dessas espécies com a profundidade ou a PAR. A associação da maioria dessas espécies foi negativa com profundidade d'água (42,1%) e positiva para a incidência luminosa (36,8%). Verificamos que as diferentes condições hidrológicas e de luminosidade contribuem para a distribuição e coexistência de espécies, resultando no incremento na riqueza específica.

Palavras-chave: microsítio seco, microsítio inundado, hidrófita, radiação fotossinteticamente ativa, diversidade de espécies e área úmida

Abstract

We have analyzed, in the present study, the structure and composition of the herbaceous component and its relations to hydrological variations and luminosity conditions in a swamp forest from Brazil extreme south. For that, 32 sampling units (SU) measuring 1m² were allocated where we have realized the identification and estimation of herbaceous species cover during the periods corresponding to hydrological phases: dry and flooding. Simultaneously, photosynthetic active radiation (PAR) and water depth measures were made in each SU. Forty-two species were identified distributed into 22 families during the studied periods. Species richness (S) values, Shannon index (H') and Pielou equability (J') did not differed during the sampling periods. Species with greater importance value were *Lemna valdiviana* Phil and *Spirodela intermedia* W.Koch, during flooding hydrological phase, and *Boehmeria cylindrica* (L.) Sw, during dry hydrological phase. Correspondence analysis (CA) allowed to evidence differences in floristic composition among the periods corresponding to each hydrological phase extremes. In the other hand, a correspondence canonical analysis (CCA) indicated an association among the 19 most frequent species, considering water depth in the first axis and PAR in the second axis. Spearman's coefficient has demonstrated significant correlations ($p < 0.05$) for 89.5% of these most frequent species with depth or PAR. The association with water depth was negative for most of these species (42.1%) and positive for light incidence (36.8%). We have verified that different hydrological and luminosity conditions contribute to species distribution and coexistence resulting in the increment of specific richness.

Keywords: dry microsite, flooded microsite, hydrophyte, photosynthetic active radiation, species diversity and wetland

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	ix
LISTA DE FIGURAS.....	x
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
Referências Bibliográficas.....	7
ARTIGO.....	10
Título do artigo e autores.....	11
Abstract	12
Introdução	13
Material e Métodos	14
Resultados	19
Discussão	29
Referências Bibliográficas	34

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** Dados ambientais, em quatro períodos do ano, na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil.....21
- Tabela 2** Indicadores de diversidade do componente herbáceo considerando duas escalas, em quatro períodos do ano, na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil. S, riqueza específica; H' , Índice de diversidade de Shannon-Wiener; J' , Equabilidade de Pielou.....21
- Tabela 3** Parâmetros estimados para as espécies herbáceas, em quatro períodos, na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil. FB, forma biológica; A, anfíbia; E, emergente; F, flutuante; S, submersa; T, terrestre; CA, cobertura absoluta(%); FA, frequência absoluta (%); VI, valor de importância (%)......23
- Tabela 4** Coeficientes de correlação de Spearman (r_s) entre a profundidade d'água e radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e 19 espécies mais frequentes, bem como para as plântulas na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul Brasil.....28

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

Fig.1 Diferentes fases hidrológicas na floresta da Estrada Velha, Sul do Brasil.
*Imagem do mesmo local.....5

Fig.2 Floresta da Estrada Velha, extremo sul do Brasil durante o período alagado. (A) Área com microsítios secos e inundados. (B) Parcela com microsítio seco e inundado.....6

ARTIGO

Fig.1 Localização da área de estudo no município de Rio Grande, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil.....15

Fig.2 Representação esquemática da distribuição das unidades amostrais na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil.....16

Fig.3 Profundidade d'água na floresta paludosa da Estrada Velha e as taxas de precipitação e evaporação referente ao período de estudo no município do Rio Grande, extremo sul do Brasil. Os asteriscos representam os meses em que foi realizada a amostragem da vegetação.....20

Fig.4 Análise de correspondência (CA): ordenação das espécies em relação aos períodos de amostragem na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil. Abreviatura da nomenclatura das espécies: *Abras=Adenostemna brasilianum*; *Aphi=Alternanthera philoxeroides*; *Axos=Axonopus* sp.; *Bcyl=Boehmeria cylindrica*; *Ealb=Eclipta alba*; *Ebon=Eleocharis bonariensis*; *Egig=Equisetum giganteum*; *Epan=Eryngium pandanifolium*; *Hbon=Hydrocotyle bonariensis*; *Hcos=Hygrophila costata*; *Lval=Lemna validiviana*; *Lca=Lilaeopsis carolinensis*; *Lper=Luziola peruviana*; *Ohir=Oplismenus hirtellus*; *Pgla=Peperomia glabella*; *Phyd=Polygonum hydropiperoides*; *Sint=Spirodela intermedia*; *Thas=Tarenaya hassleriana*; *Tdiu=Tripogandra diurética* e *Plan=Plântulas*.....25

Fig.5 Análise de correspondência canônica (CCA): diagramas de ordenação das parcelas de acordo com a abundância das espécies e variáveis ambientais na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil. (a) Ordenação das parcelas em função da profundidade d'água e da PAR. (b) Representação das parcelas de acordo com a presença de lâmina d'água. (c) Ordenação das 19 espécies mais frequentes em função da profundidade d'água e da PAR. Abreviatura da nomenclatura das espécies: Abras=*Adenostemna brasilianum*; Aphi=*Alternanthera philoxeroides*; Axos=*Axonopus* sp.; Bcyl=*Boehmeria cylindrica*; Ealb=*Eclipta alba*; Ebon=*Eleocharis bonariensis*; Egig=*Equisetum giganteum*; Epan=*Eryngium pandanifolium*; Hbon=*Hydrocotyle bonariensis*; Hcos=*Hygrophila costata*; Lval=*Lemna validiviana*; Lca=*Lilaeopsis carolinensis*; Lper=*Luziola peruviana*; Ohir=*Oplismenus hirtellus*; Pgl= *Peperomia glabella*; Phyd=*Polygonum hydropiperoides*; Sint=*Spirodela intermedia*; Thas=*Tarenaya hassleriana*; Tdiu= *Tripogandra diurética* e Plan=Plântulas.....27

INTRODUÇÃO GERAL

As florestas paludosas desempenham importante papel em muitos processos ecológicos tais como regulação e proteção dos recursos hídricos (Shimada et al. 2006), captação de carbono atmosférico (Posa et al. 2011) e habitat para espécies especializadas (Ivanauskas et al. 1997; Marques et al. 2003). Essas florestas ocorrem em planícies de inundação, às margens de cursos d'água ou ainda em terrenos com depressão onde a saturação hídrica do solo deve-se ao afloramento da água do lençol freático (Ivanauskas et al. 1997). Em função da sua ocorrência restrita a solos hidromórficos são considerados ecossistemas naturalmente fragmentados com distribuição normalmente em forma de manchas associadas a outras formações florestais ou campestres, ou ainda isoladas antropicamente por agricultura ou pecuária (Teixeira e Assis 2009).

As florestas paludosas são caracterizadas por alta heterogeneidade temporal e espacial (Souza e Martins 2005). Isso pode ser justificado pela ocorrência de inundações periódicas ou sazonais (Urquhart 2004; Shimada et al. 2006; Teixeira et al. 2011). Além disso, é comum no interior dessas florestas a presença de diferenças microtopográficas as quais podem conferir mudanças espaciais no padrão de drenagem condicionando a formação de mosaicos de microsítios que incluem porções onde o solo é seco e outras porções mais baixas permanente ou sazonalmente inundadas (Toniato et al. 1998; Teixeira e Assis 2009).

Em áreas úmidas, incluindo florestas paludosas, o estabelecimento da vegetação é fortemente regulado por fatores como a frequência, intensidade e duração dos eventos de inundação (Harms et al. 1980). Isso porque, o alagamento determina a diminuição da troca gasosa entre o solo e o ar. Dessa forma, o oxigênio é rapidamente consumido e surgem gases como nitrogênio, gás carbônico, hidrogênio e amônia e outros compostos que podem atingir níveis tóxicos para as plantas. Nessas condições, dependendo das adaptações das espécies e da duração do período de inundação, tanto a germinação das sementes quanto o desenvolvimento das plantas podem ser afetados (Mitsch e Gosselink 2000).

Nesse sentido, as variações espaciais das condições hidrológicas do solo já foram descritas como condicionantes de diferenças florísticas e estruturais para o componente arbóreo em florestas paludosas (Ivanauskas et al. 1997; Loures et al. 2007; Teixeira e Assis 2009; Teixeira et al. 2011). No que se refere à comunidade herbácea a

presença de microsítios secos poderia determinar o estabelecimento de espécies menos tolerantes à saturação hídrica. Da mesma forma microsítios com diferentes graus de inundação poderiam permitir o estabelecimento desde espécies consideradas “anfíbias” até as exclusivamente aquáticas. Além disso, assim como acontece em áreas úmidas não florestais é possível que a alternância entre fases secas e alagadas determine mudanças temporais na estrutura do componente herbáceo (Casanova e Brock 2000).

Alterações no padrão de abertura do dossel também podem conferir diferentes condições microambientais no interior de florestas paludosas. Segundo, Teixeira et al. (2011) as inundações frequentes tendem a causar instabilidade ao substrato provocando a queda de árvores e conseqüentemente a abertura de clareiras. Já Souza e Martins (2005) sugerem que a presença de várias clareiras de pequeno diâmetro pode ser uma característica comum ao dossel de formações florestais paludosas. Considerando que as condições de luminosidade no interior da floresta dependem fortemente da arquitetura da copa e da densidade de árvores do dossel (Jennings et al. 1999) é possível que nessas florestas ocorra uma grande variabilidade nas condições de incidência luminosa.

Mudanças na qualidade e quantidade da luminosidade podem gerar respostas nas espécies herbáceas florestais, pois, a maioria dessas plantas apresenta algum nível de limitação por esse fator ambiental (Whigham 2004). Sendo assim, alguns estudos indicam um efeito positivo da maior incidência luminosa na diversidade e abundância do componente herbáceo (Hart e Chen 2008; Tinya et al. 2009; Härdtle et al. 2003; Vockenhuber et al. 2011). Nos estudos realizados em florestas no Brasil, frequentemente, é sugerida a associação entre a diversidade e estrutura do componente herbáceo e a luminosidade (Bernacci 1992; Záchia 2006; Costa 2006; Inácio e Jarenkow 2008; Citadini-Zanette et al. 2011). No caso de Inácio e Jarenkow (2008) a obtenção de fotografias hemisféricas revelou dossel descontínuo, sendo assim os autores sugeriram que possivelmente uma maior incidência luminosa foi determinante para que os valores de riqueza, porte e cobertura das espécies herbáceas fossem mais elevados no interior dessa floresta do que em outras formações florestais da região.

Nos últimos anos, vários estudos têm sido realizados em florestas paludosas no Brasil, buscando um maior conhecimento destes ambientes, entretanto a maioria é direcionada ao componente arbóreo, entre eles podem ser citados os de Ivanauskas et al. (1997), Toniato et al. (1998), Marques et al. (2003), Dorneles e Waechter (2004), Teixeira e Assis (2005), Teixeira e Assis (2009), Teixeira et al. (2011). Enquanto que estudos sobre o componente herbáceo são mais escassos cabendo destacar o de Záchia e Waechter (2011) realizado no Parque Nacional da Lagoa do Peixe, sul do Brasil, no

qual foi analisada a diferenciação espacial do componente herbáceo-arbustivo em floresta arenosa e paludosa.

De forma, geral em florestas tropicais e subtropicais os estudos que buscam compreender os padrões de diversidade e estrutura das comunidades vegetais estão direcionados principalmente ao componente arbóreo (Müller e Waechter 2001; Záchia 2006; Costa 2006; Inácio e Jarenkow 2008; Citadini-Zanette et al. 2011). No entanto para a melhor compreensão da dinâmica florestal são necessários estudos que privilegiem os diversos componentes inclusive herbáceo, o qual embora represente apenas uma pequena fração da biomassa florestal contribui consideravelmente para a diversidade e funções essenciais a esses ecossistemas (Whigham 2004; Gilliam 2007).

Segundo Gentry e Dodson (1987) as espécies herbáceas e subarbustivas contribuem com 33 a 52% da riqueza específica nas florestas tropicais, enquanto que as árvores representaram somente de 15 a 22% das espécies. Além disso, alguns estudos sugerem um importante papel das espécies herbáceas para a ciclagem de nutrientes (Gilliam 2007; Whigham 2004), pois as folhas dessas plantas frequentemente apresentam maior teor de nutrientes e se decompõem mais rápido do que as folhas da vegetação lenhosa (Gilliam e Roberts 2003).

As espécies herbáceas apresentam grande sensibilidade a variações ambientais podendo responder por meio de alterações na riqueza específica e nos padrões estruturais da comunidade (Costa 2006). Neste sentido, vários fatores ambientais podem interferir na dinâmica dessas plantas dentre eles destacam-se a microtopografia (Bettye 1984), diferenças topográficas em maior escala (Costa 2006), fertilidade do solo (Hutchinson et al. 1999; Small e McCarthy 2005), luminosidade no sub-bosque (Inácio e Jarenkow 2008) e sazonalidade (McEwan e Muller 2011).

Sendo assim, as florestas paludosas por serem dotadas de alta heterogeneidade ambiental determinada, sobretudo conforme já mencionado pela variabilidade das condições hidrológicas e de incidência luminosa oferecem uma boa oportunidade para investigar como os gradientes ambientais e a sazonalidade pode influenciar a estrutura e composição do componente herbáceo.

Floresta de Restinga Paludosa da Estrada Velha

A floresta de restinga paludosa da Estrada Velha está localizada no município de Rio Grande (32°07'S; 52°09'W), no extremo sul da planície costeira do Brasil e representa um local com muitas das características que vêm sendo mencionadas para outras florestas paludosas no Brasil. Como exemplo, deve ser destacado as variações hidrológicas que determinam períodos nos quais algumas áreas dentro da floresta fiquem alagadas e outros períodos em que mesmas áreas podem apresentar solo seco (Fig. 1). Além disso, pequenas variações topográficas, também são evidenciadas como condicionantes de microsítios com diferentes condições hidrológicas no período em que a floresta sofre alagamento (Fig. 2).

A floresta da Estrada Velha vem sendo alvo de alguns estudos como o de Ricardo (2010) que avaliou a estrutura do componente arbóreo e suas relações com fatores edáficos. Já Quintela et al. (2007) estudou a composição da assembléia de peixes durante o período de alagamento nesta floresta, destacando a importância de locais com predominância de espécies herbáceas aquáticas como refúgio de predadores para algumas das espécies identificadas. Além disso, o uso diferenciado do habitat por representantes da herpetofauna também foi evidenciado por Quintela et al. (2011).

Considerando que o estudo do componente herbáceo pode contribuir para a compreensão da dinâmica da floresta da Estrada Velha, bem como de outras florestas paludosas, gerando subsídios para o manejo e a conservação desses ecossistemas, o presente estudo, apresentado em forma de artigo, foi realizado a fim de se atingir o seguinte objetivo: analisar a estrutura e a composição do componente herbáceo e suas relações com as variações hidrológicas e as condições de luminosidade em uma floresta paludosa no sul do Brasil.



Fig.1 Diferentes fases hidrológicas na floresta da Estrada Velha, extremo sul do Brasil.
*Imagem do mesmo local (Fotos: Acunha, J. e Alave, L).



Fig. 2 Floresta da Estrada Velha, extremo sul do Brasil durante o período alagado. (A) Área com microsítios secos e inundados. (B) Parcela com microsítio seco e inundado (Fotos: Acunha, J.).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bernacci LC (1992) Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta no município de Campinas, com ênfase nos componentes herbáceo e arbustivo. Dissertação, Universidade Estadual de Campinas
- Beatty SW (1984) Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65: 1406–1419. doi:10.2307/1939121
- Casanova MT, Brock MA (2000) How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecol* 147: 237–250. doi: 10.1016/S0304-3770(02)00034-7
- Citadini-Zanette I V, Pereira JL, Jarenkow JA, Klein AS, Santos R (2011) Estrutura da sinúsia herbácea em Floresta Ombrófila Mista no Parque Nacional de Aparados da Serra, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 9: 56-63
- Costa FRC (2006) Mesoscale Gradients of Herb Richness and Abundance in Central Amazonia. *Biotropica* 38: 711–717. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00211.x
- Dorneles LPP, Waechter JL (2004) Fitossociologia do componente arbóreo na floresta turfosa do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 815-824
- Gentry AH, Dodson C (1987) Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156
- Gilliam FS (2007) The ecological significance of the herbaceous layer in forest temperate ecosystems. *BioScience* 57: 845-858. doi: 10.1641/B571007
- Gilliam FS, Roberts MR (2003) *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. Oxford University Press, New York
- Härdtle W, Von Oheimb G, Westphal C (2003) The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *For. Ecol. Manage.* 182: 327–338. doi: 10.1016/S0378-1127(03)00091-4
- Harms WR, Schreuder HT, Hook DD, Brown C (1980) The effects of flooding on the Swamp Forest in Lake Ocklawaha, Florida. *Journal of Ecology* 61: 1412-1421. doi: 10.2307/1939050
- Hart SA, Chen HYH (2008) Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecol. Monogr.* 78:123–140. doi: 10.1890/06-2140.1
- Hutchinson TF, Boerner REJ, Iverson LR, Sutherland S, Sutherland EK (1999) Landscape patterns of understory composition and richness across a moisture and nitrogen mineralization gradient in Ohio (U.S.A.) *Quercus* forests. *Plant Ecol.* 144:177–189
- Inácio CD, Jarenkow JA (2008) Relações entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola e a cobertura do dossel em floresta estacional no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 41-51
- Ivanauskas NM, Rodrigues RR, Nave AG (1997) Aspectos ecológicos de um trecho de floresta de brejo em Itatinga, SP: florística, fitossociologia e seletividade de espécies. *Revista brasileira de Botânica* 20: 139–153
- Jennings SB, Brown ND, Sheil D (1999) Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry Oxford* 72: 59 – 73. doi: 10.1093/forestry/72.1.59
- Lenière A, Houle G (2006) Response of herbaceous plant diversity to reduced structural diversity in maple-dominated (*Acer saccharum* Marsh.) forests managed for sap extraction. *For. Ecol. Manage.* 231: 94 – 104. doi: 10.1016/j.foreco.2006.05.024

- Loures L, Carvalho DA, Machado ELM, Marques JJGSM (2007) Florística, estrutura e características do solo de um fragmento de floresta paludosa no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 21: 885-896. doi: 10.1590/S0102-33062007000400013
- Marques MCM, Silva SM, Salino A (2003) Florística e estrutura do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta higrófila da bacia do rio Jacaré-Pepira, SP, Brasil. *Acta botanica brasílica* 17: 495–506
- McEwan RW, RN Muller (2011) Dynamics, diversity and resource gradient relationships in the herbaceous layer of an old-growth Appalachian forest. *Plant Ecology* 212: 1179-1191
- Mitsch WJ, Gosselink JG (2000) *Wetlands*. John Wiley and Sons, New York
- Müller, S.C, Waechter, J.L. 2001. Estrutura sinusal dos componentes herbáceo e arbustivo de uma floresta costeira subtropical. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 263-272. doi: 10.1590/S0100-84042001000400005
- Posa MRC, Wijedasa SL, Corlett RT (2011) Biodiversity and Conservation of Tropical Peat Swamp Forests. *Bioscience* 61: 49-57
- Quintela FM, Porciuncula RA, Conдини MVL, Vieira JP, Loebmann D (2007) Composição da ictiofauna durante o período de alagamento em uma mata paludosa da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 3: 191-198
- Quintela FM, Pinheiro RM, Loebmann D (2011) Composição e uso do habitat pela herpetofauna em uma área de mata paludosa da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, extremo sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 9: 6-11
- Ricardo CR (2010) Estrutura da comunidade arbórea e suas relações com variáveis ambientais na mata de restinga paludosa da Estrada velha, Rio Grande, Rio Grande do Sul. Dissertação, Universidade Federal do Rio Grande
- Shimada S, Takahashi H, Limin SH (2006) Hydroperiod and phenology prediction in a Central Kalimantan peat swamp forest by using MODIS data. *Tropics* 15:435–440
- Small CJ, McCarthy BC (2005) Relationship of understory diversity to soil nitrogen, topographic variation, and stand age in an eastern oak forest, USA. *For Ecol Manag* 217:229–243
- Souza AF, Martins FR (2005) Spatial variation and dynamics of flooding, canopy openness, and structure in a Neotropical swamp forest. *Plant Ecology* 180: 161-173. doi: 10.1007/s11258-004-7811-7
- Teixeira AP, Assis MA (2005) Caracterização florística e fitossociológica do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta paludosa no Município de Rio Claro (SP), Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 467-476
- Teixeira AP, Assis MA (2009) Relação entre heterogeneidade ambiental e distribuição de espécies em uma floresta paludosa no Município de Cristais Paulista, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 23: 843-853.
- Teixeira AP, Assis MA, Luize BG (2011) Vegetation and environment relationships in a Neotropical swamp forest in southeastern Brazil (Itirapina, SP). *Aquatic Botany* 94:17-23. doi: 10.1016/j.aquabot.2010.10.001
- Tinya F, Márialigeti S, Király I, Németh B, Ódor P (2009) The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Órség, Western Hungary. *Plant Ecology* 204: 69-81. doi: 10.1007/s11258-008-9566-z
- Toniato MTZ, Leitão-Filho HF, Rodrigues RR (1998) Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 21: 197-210. doi: 10.1590/S0100-84041998000200012
- Urquhart GR (2004) Flood-tolerance and flood-escape mechanisms for seeds and seedlings of common swamp trees of Central America. *Tropical Ecology* 45: 197-208

- Vockenhuber E, Scherber C, Langenbruch C, Meibner M, Seidel D, Tschardtke T (2011) Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest connected deciduous forest. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 13:111-119. doi: 10.1016/j.ppees.2011.02.004
- Whigham DF (2004) Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 583–621. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105708
- Záchia R A (2006) Diferenciação de componentes herbáceos e arbustivos em florestas do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Tavares, Rio Grande do Sul. Tese, Universidade Federal do Rio Grande do Sul
- Záchia RA, Waechter JL (2011) Diferenciação espacial de comunidades herbáceo-arbustivas em florestas costeiras do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul. *Pesquisas Botânica* 62: 211-238

ARTIGO

Manuscrito a ser submetido para a revista Biodiversity and Conservation*

*O manuscrito foi formatado segundo as normas gerais para publicação da Biodiversity and Conservation. Entretanto as figuras e tabelas foram incluídas no texto para facilitar a leitura, não seguindo as normas do referido periódico.

Influência da variação hidrológica e da luminosidade na composição e estrutura do componente herbáceo em uma floresta paludosa no extremo sul do Brasil

Caroline Igansi Duarte

Programa de Pós-Graduação em Biologia dos Ambientes Aquáticos Continentais,
Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Av.
Italia, Km 8, Rio Grande, RS, 96203-900, Brasil

Ioni Gonçalves Colares

Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Av.
Italia, Km 8, Rio Grande, RS, 96203-900, Brasil
e-mail: dmbioni@furg.br

Sonia Marisa Hefler

Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Av.
Italia, Km 8, Rio Grande, RS, 96203-900, Brasil

Abstract

We have analyzed, in the present study, the structure and composition of the understory herbaceous and its relations to hydrological variations and luminosity conditions in a swamp forest from Brazil extreme south. For that, 32 sampling units (SU) measuring 1m² were allocated where we have realized the identification and estimation of herbaceous species cover during the periods corresponding to hydrological phases: dry and flooding. Simultaneously, photosynthetic active radiation (PAR) and water depth measures were made in each SU. Forty-two species were identified distributed into 22 families during the studied periods. Species richness (S) values, Shannon index (H') and Pielou equability (J') did not differed during the sampling periods. Species with greater importance value were *Lemna valdiviana* Phil and *Spirodela intermedia* W.Koch, during flooding hydrological phase, and *Boehmeria cylindrica* (L.) Sw, during dry hydrological phase. Correspondence analysis (CA) allowed to evidence differences in floristic composition among the periods corresponding to each hydrological phase extremes. In the other hand, a correspondence canonical analysis (CCA) indicated an association among the 19 most frequent species, considering water depth in the first axis and PAR in the second axis. Spearman's coefficient has demonstrated significant correlations ($p < 0.05$) for 89.5% of these most frequent species with depth or PAR. The association with water depth was negative for most of these species (42.1%) and positive for light incidence (36.8%). We have verified that different hydrological and luminosity conditions contribute to species distribution and coexistence resulting in the increment of specific richness.

Keywords: dry microsite, flooded microsite, hydrophyte, photosynthetic active radiation, Species diversity and wetland

Introdução

O componente herbáceo desempenha importante papel nos ecossistemas florestais contribuindo expressivamente para o incremento da diversidade, ciclagem de nutrientes e fluxo de energia (Gilliam 2007). No entanto, em florestas tropicais e subtropicais a maioria dos estudos sobre diversidade e estrutura é direcionada ao componente arbóreo (Müller e Waechter 2001; Inácio e Jarenkow 2008; Citadini-Zanette et al. 2011). Logo, muitas questões como, por exemplo, a influência dos gradientes ambientais e da sazonalidade na distribuição das espécies herbáceas nessas florestas devem ser esclarecidas. Estudos com estas abordagens podem ampliar nossos conhecimentos, que atualmente são limitados, para prever os efeitos dos distúrbios naturais, bem como das mudanças climáticas na sinúsia herbácea (Whigham 2004).

As florestas paludosas apresentam uma boa oportunidade para investigar as relações entre o componente herbáceo e as variações ambientais, pois são ambientes caracterizados por alta heterogeneidade em escala espacial e temporal (Souza e Martins 2005). Isso pode ser justificado pela ocorrência de inundações periódicas ou sazonais (Urquhart 2004; Shimada et al. 2006). Além disso, nessas florestas é comum a presença de diferenças microtopográficas acompanhadas de variações na altura do lençol freático, que resultam em mudanças espaciais no padrão de drenagem (Teixeira e Assis 2009). Deste modo é condicionada a formação de mosaicos de microsítios que incluem porções onde o solo é seco e porções mais baixas permanente ou sazonalmente inundadas (Toninato et al. 1998; Teixeira e Assis 2009).

O estabelecimento da vegetação nas áreas úmidas, incluindo florestas paludosas é fortemente regulado pela frequência, intensidade e duração das inundações (Harms et al. 1980). Isso porque, o alagamento pode modificar a disponibilidade de oxigênio (Lobo e Joly 2000; Mitsch e Gosselink 2000), bem como as concentrações de nutrientes no solo (Terror et al. 2011). Dessa forma, variações florísticas e estruturais do componente arbóreo foram observadas, nessas florestas, em função do padrão de inundação do solo (Loures et al. 2007; Teixeira et al. 2008; Teixeira e Assis 2009). No que se refere às espécies herbáceas a prevalência de microsítios secos ou inundados também podem determinar diferentes padrões de distribuição espacial ou temporal, permitindo o estabelecimento desde espécies aquáticas até aquelas com maiores restrições a saturação hídrica do solo (Mitsch e Gosselink 2000).

Alterações no padrão de abertura do dossel também podem condicionar diferenças espaciais e temporais nas condições de luminosidade no interior florestal (Jennings et al. 1999). Em florestas paludosas o dossel é muitas vezes caracterizado

pela presença de várias clareiras de pequeno tamanho (Souza e Martins 2005). A abertura de clareiras nessas florestas pode ser ocasionada pela ocorrência de inundações frequentes, as quais tendem a causar instabilidade ao substrato, provocando a queda de árvores (Teixeira et al. 2011).

A variabilidade nas condições de luminosidade pode permitir a coexistência de espécies com diferentes demandas de luminosidade no interior florestal (Vockenhuber et al. 2011). A luminosidade é um dos principais fatores limitantes para o crescimento e reprodução das plantas herbáceas no interior de florestas (Whigham 2004). Sendo assim, alguns estudos têm mostrado o efeito positivo da maior incidência luminosa na diversidade e abundância do componente herbáceo (Härdtle et al. 2003; Hart e Chen 2008; Inácio e Jarenkow 2008; Tinya et al. 2009; Vockenhuber et al. 2011).

Tendo em vista que as comunidades herbáceas são sensíveis a mudanças ambientais (Costa 2006), acreditamos que possam ocorrer mudanças temporais e espaciais na cobertura e composição desta sinússia, em função do regime hídrico e da luminosidade. Assim, o objetivo deste estudo foi analisar a estrutura e a composição do componente herbáceo e suas relações com as variações hidrológicas e as condições de luminosidade, em quatro períodos com características hidrológicas distintas, em uma floresta paludosa no sul do Brasil.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na floresta paludosa da Estrada Velha (32°07'43"S e 52°09'05"W) localizada no município de Rio Grande, extremo sul da planície costeira do Brasil (Fig. 1). Essa floresta apresenta área de aproximadamente 220 hectares e está inserida na Área de Preservação Permanente Seis (APP6) do Distrito Industrial deste município. Na região de entorno da Floresta da Estrada Velha podem ser observadas outras formações vegetais tais como campos úmidos e locais com cultivo de *Eucalyptus* sp.

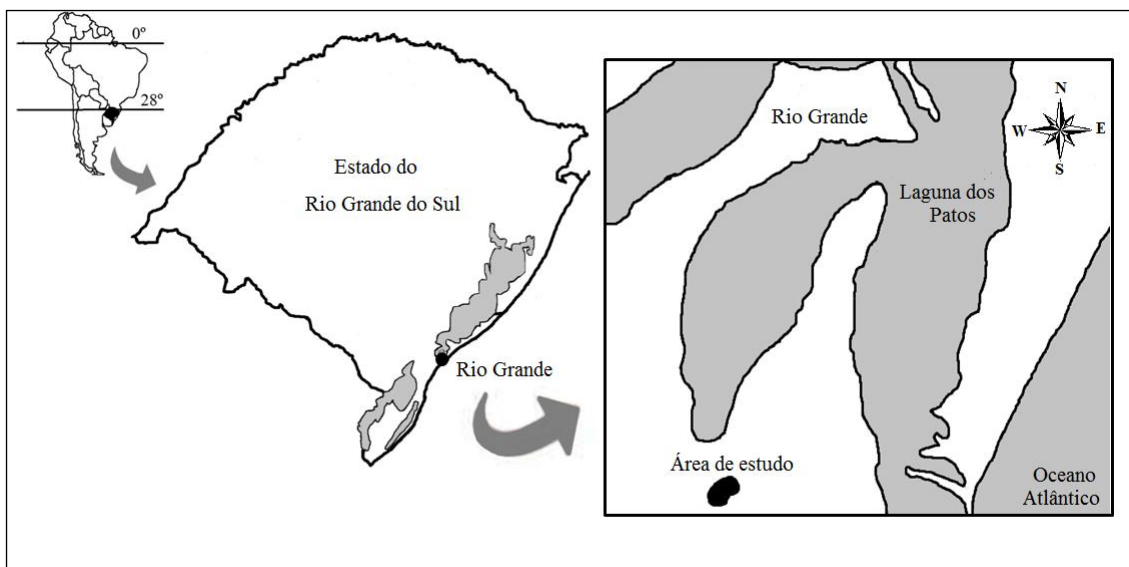


Fig.1 Localização da área de estudo no município de Rio Grande, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil

A floresta estudada, que pertence a uma formação de restinga, apresenta secções onde o solo é apenas úmido e outras que são sujeitas a inundações e formação de corpos d'água rasos, nos meses mais chuvosos (Quintela et al. 2011). O solo apresenta altas concentrações de nutrientes e pH elevado ($6,62 \pm 0,9$) o que é esperado para solos que sofrem inundações (Ricardo 2010). A comunidade arbórea é pouco diversa e constituída por indivíduos de baixo porte, com média de 7 metros e dominância de *Citronella gongonha* (Mart.) R.A. Howard, *Erythrina crista-galli* L., *Sebastiania brasiliensis* Spreng. e *Ficus cestrifolia* Schott ex Spreng. (Ricardo 2010). Essa floresta sofre perturbação antrópica pelo descarte de lixo nas bordas e pela presença de bovinos, que em determinados períodos usa parte do território da floresta como corredor de acesso ao campo úmido adjacente.

O clima da região é classificado como Cfa segundo Köppen (1948), sendo caracterizado como subtropical úmido. A média anual é de 17°C, ficando a média do mês mais quente (janeiro) em 27°C e a média do mês mais frio (julho) em 8,8°C. A precipitação pluviométrica varia entre 85,3 e 147,6 mm mensais, sendo julho e janeiro, os meses de maior e menor precipitação, respectivamente (Krusche et al. 2002).

Coleta de dados

A área amostral corresponde a uma região sujeita à inundação sazonal. Para delimitação dessa área foi traçada uma linha de 150m paralela a um corpo d'água intermitente no interior da floresta. A partir dessa linha foram dispostos, perpendicularmente, quatro transectos de 35m, distanciados entre si cerca de 50m, no sentido borda-interior da floresta. Em cada transecto foram dispostas oito parcelas permanentes de 1m², em intervalos de cinco metros, totalizando 32 unidades amostrais (ua) (Fig. 2). A predominância de árvores de pequeno porte e a presença de poucos arbustos permitiu a utilização deste tamanho de unidade amostral sem comprometer a amostragem da vegetação herbácea.

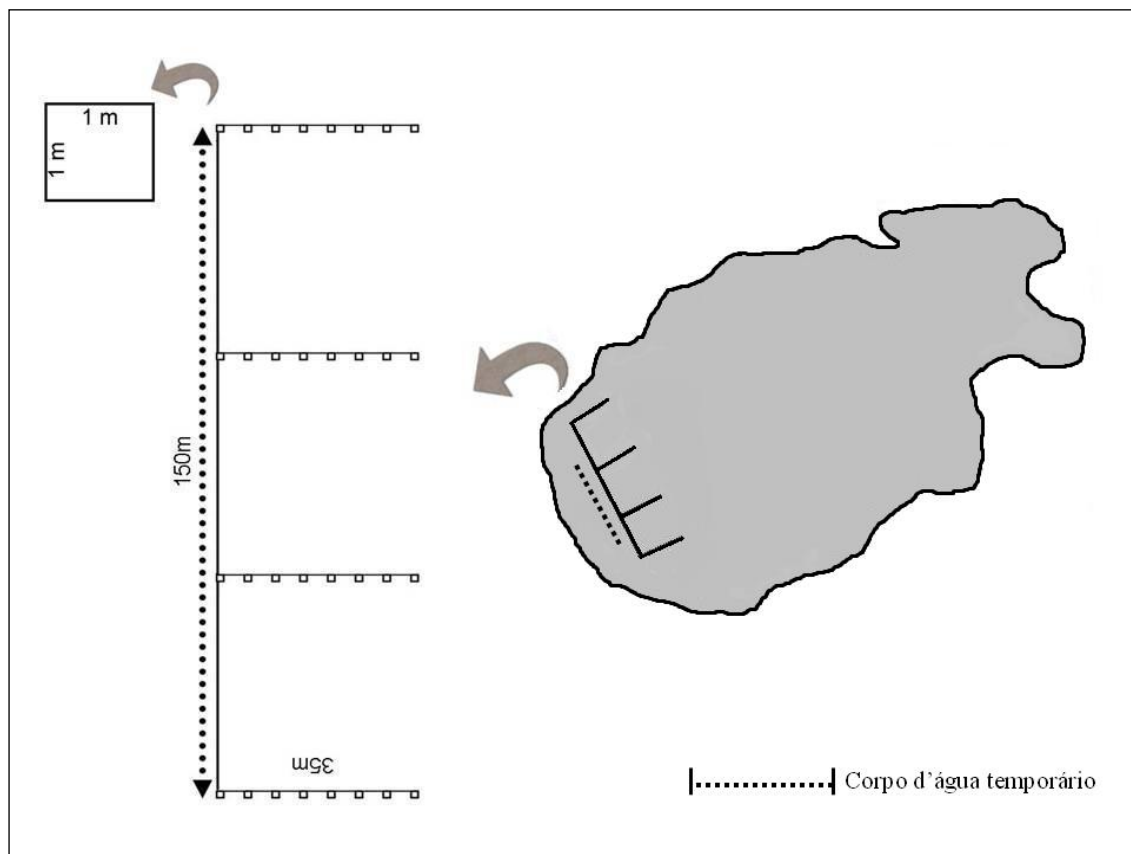


Fig.2 Representação esquemática da distribuição das unidades amostrais na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil

A amostragem foi realizada em quatro meses maio, agosto, dezembro e fevereiro que correspondem a períodos com características hidrológicas distintas. Nas amostragens de maio e agosto, a área amostral apresentava-se alagada. Já em dezembro o solo se apresentava sem lâmina d'água, enquanto que em fevereiro encontrava-se completamente seco.

Em cada unidade amostral foram identificadas todas as espécies herbáceas vasculares, que ocorreram sobre a lâmina d'água ou enraizadas no solo da floresta. Por meio de estimativa visual foi registrada, para cada uma das espécies, a cobertura baseada na escala adaptada de Domin-Krajina (Mueller-Dombois e Ellenberg 1974) como segue: “1” cobertura de até 5% da área da unidade amostral, “2” cobertura entre 6 e 20%, “3” cobertura entre 21 e 40%, “4” cobertura entre 41 a 60%, “5” cobertura entre 61 e 80% e “6” cobertura entre 81 e 100%, utilizando-se o ponto médio do intervalo de classe para a estimativa desse parâmetro.

A identificação das espécies foi feita por meio da comparação com material do Herbário da Universidade do Rio Grande (HURG), consultas a bibliografia especializada e chaves de identificação. A delimitação das famílias seguiu Smith et al. (2006) para samambaias e Angiosperm Phylogeny Group III (APG III 2009) para angiospermas. As amostras das espécies foram incorporadas ao Herbário da Universidade do Rio Grande (HURG) como material testemunho. Eventualmente, no momento da amostragem, ocorreram nas unidades amostrais, plântulas que não apresentavam características morfológicas suficientes para a identificação taxonômica. Deste modo, esses indivíduos foram agrupados numa categoria denominada “plântulas”.

Foram consideradas hidrófitas as plantas que resistiram à submersão periódica ao menos do seu sistema radicular, podendo assim ocupar ambientes úmidos pelo menos em algumas épocas do ano (Amaral et al. 2008). Com relação à forma biológica, as espécies foram enquadradas nas seguintes categorias: plantas flutuantes livres, plantas enraizadas com partes vegetativas emergentes, plantas enraizadas com partes vegetativas submersas e anfíbias tolerantes à seca (Irgang e Gastal 1996). Espécies enraizadas no solo, cuja ocorrência só foi verificada em condições de reduzida umidade no solo, foram incluídas na categoria de plantas terrestres.

Durante a amostragem da vegetação foram coletados dados sobre a profundidade d'água no centro de cada parcela, com uma régua graduada (cm) e feita à estimativa visual da porcentagem de área inundada dentro de cada unidade amostral. Além disso, devido à eventual ocorrência, dentro de uma mesma unidade amostral de microsítios secos e inundados foi feita uma descrição qualitativa do microsítio em que cada espécie foi observada, indicando a presença ou ausência de lâmina d'água (microsítio inundado ou seco). Com o propósito de monitorar o regime hídrico na floresta, as medidas de profundidade d'água no centro da unidade amostral foram realizadas mensalmente durante todo período de estudo.

As medidas da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidente no sub-bosque foram efetuadas, no mesmo dia, em todas as unidades amostrais entre as 14h00min e 16h00min. Esse procedimento foi efetuado nos quatro períodos estudados, em dia com céu predominantemente claro. Para tanto foi utilizado um medidor de radiação (LI-1400 dataLOGGER- LI-COR) no qual foi acoplado um quantômetro (LI-190SA Quantum Sensor- LI-COR), para medir a densidade de fluxo de fótons ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$), com sensibilidade na faixa da PAR (LI-COR 1991). Para efetuar as medidas da PAR o sensor foi posicionado no centro de cada unidade amostral a 0,50m de altura do solo. Cada medida correspondeu ao valor médio da radiação incidente no sensor, avaliada durante 15 segundos.

Os dados meteorológicos de nebulosidade, taxas de precipitação e evaporação foram obtidos junto a Estação Meteorológica Convencional do Rio Grande, operada pelo Núcleo de Física Ambiental do Centro de Ciências Computacionais da Universidade Federal de Rio Grande (C3 - FURG).

Análise dos dados

O teste de *Friedman* foi aplicado para testar a diferença das variáveis ambientais (área de alagamento, profundidade d'água e PAR) entre os períodos amostrados. A seguir foi testada a associação entre as medidas mensais de profundidade d'água nas unidades amostrais e as variáveis climáticas, taxas de precipitação e evaporação pelo coeficiente de correlação de Spearman (Zar 1996).

A riqueza específica (S , número de espécies), índice de diversidade de Shannon-Wiener (H') considerando a base logarítmica natural (Whittaker 1972) e índice de equabilidade de Pielou (J') (Pielou 1969) foram calculados para os períodos amostrados em duas escalas definidas como macro e microescala. Os valores em macroescala têm como base a amostra total (32 unidades amostrais) e os valores em microescala corresponderam à média dos indicadores por parcela. As diferenças entre os dados em microescala, de cada período, foram testadas usando análise de variância de medidas repetidas (RANOVA) para valores com distribuição normal ou o teste de *Friedman* quando os pressupostos de normalidade não foram atingidos (Zar 1996).

Os descritores fitossociológicos de cobertura absoluta, frequência absoluta e índice de valor de importância (Mueller-Dombois e Ellenberg 1974) foram calculados para cada um dos períodos amostrados. Para testar se os valores de cobertura absoluta

das espécies foram diferentes entre os períodos amostrados foi aplicado o teste de *Friedman*.

Uma análise de correspondência – CA (Legendre e Legendre 1998) foi realizada para observar possíveis associações entre os períodos de amostragem e a composição de espécies, para tanto foram usados como medida de abundância a soma da cobertura absoluta de cada espécie nos períodos amostrados.

As inter-relações entre abundância das espécies, profundidade d'água e PAR foram avaliadas por meio de uma análise de correspondência canônica – CCA (Legendre e Legendre 1998). Para essa análise foi construída uma matriz de espécies, com base na cobertura das espécies em cada unidade amostral e outra matriz com as variáveis ambientais (PAR e profundidade d'água). Unidades amostrais que apresentaram microsítio seco e inundado nas suas limitações foram divididas em duas amostras, uma incluindo os dados de cobertura das plantas presentes nos microsítios secos e a outra considerando os dados para os microsítios inundados. Tanto os dados ambientais como também os da vegetação sofreram transformação usando a expressão $\log(x+1)$. O teste de Monte Carlo foi usado para avaliar a significância dos autovalores dos eixos gerados na CCA por meio de 999 permutações.

Foram incluídas nas análises de ordenação as espécies que ocorreram no mínimo em cinco unidades amostrais, em pelo menos um dos períodos amostrados (19 espécies), sendo adicionadas também as plântulas. Para processar tais análises foi utilizado o software Past versão 1.94b (Hammer et al. 2001).

A fim de verificar a associação das 19 espécies mais frequentes com a profundidade d'água e a PAR foram aplicados testes de correlação de Spearman. Em todas as análises foi considerado significativo $p < 0,05$.

Resultados

Variáveis ambientais

A floresta paludosa da Estrada Velha apresentou profundidade média de lâmina d'água acima do solo de 5,3 cm durante o período de estudo, sendo marcada por uma fase hidrológica inundada e outra seca (Fig. 3). A profundidade d'água nas unidades amostrais foi correlacionada positivamente com a taxa de precipitação ($r_s = 0,71$; $p < 0,05$) e negativamente com a taxa de evaporação ($r_s = -0,68$; $p < 0,05$).

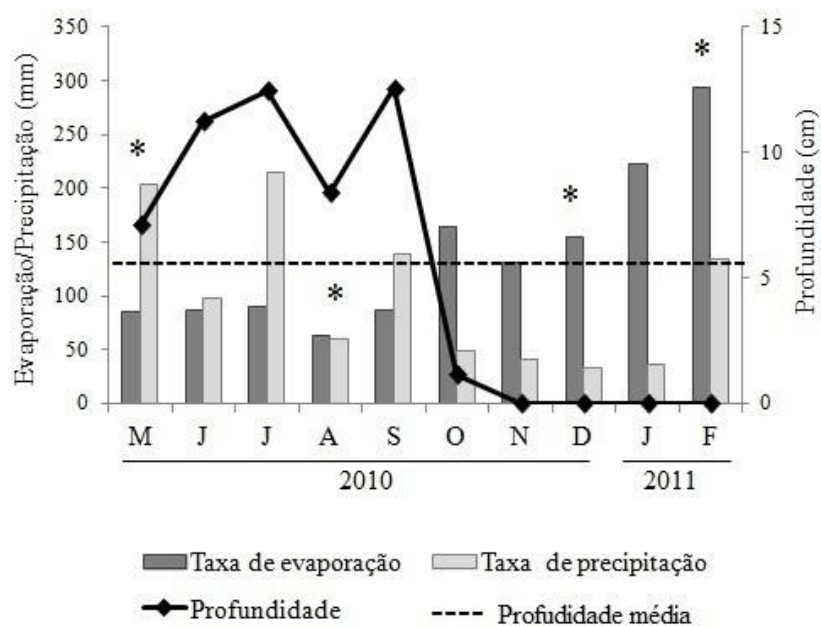


Fig.3 Profundidade d'água na floresta paludosa da Estrada Velha e as taxas de precipitação e evaporação referente ao período de estudo no município do Rio Grande, extremo sul do Brasil. Os asteriscos representam os meses em que foi realizada a amostragem da vegetação

Neste estudo, agrupamos os períodos amostrados nas duas fases hidrológicas observadas, conforme a presença ou ausência de lâmina d'água. Sendo assim, as amostragens de maio e agosto foram incluídas na fase inundada e as amostragens de dezembro e fevereiro na fase seca. A tabela 1 mostra que houve diferença significativa entre os períodos da fase inundada e seca, quanto à área inundada ($Fr= 40,27$; $p < 0,0001$) e profundidade d'água nas unidades amostrais ($Fr= 28,60$; $p < 0,0001$).

O interior da floresta da Estrada Velha mostrou condições diferenciadas de luminosidade apresentando algumas unidades amostrais com baixa incidência de PAR e outras com alta incidência de PAR. A análise de variância, utilizando o teste de *Friedman* mostra que o valor de PAR em maio foi menor do que nos demais períodos amostrados ($Fr= 37,8$; $p < 0,0001$), o que coincidiu com um período de maior nebulosidade local (Tabela 1). Já na amostragem realizada em fevereiro houve um aumento nos valores de PAR, provavelmente, em função da maior incidência de raios solares nesta época do ano (verão).

Tabela1. Dados ambientais, em quatro períodos do ano, na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil

	Área inundada (%) [*]	Profundidade (cm) [*]	PAR ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^2$) [*]	Nebulosidade
Maio	50 \pm 43,82 ^a	7,2 \pm 8,36 ^a	75,31 \pm 90,41 ^a	7,33
Agosto	60,46 \pm 40,14 ^a	8,4 \pm 9,70 ^a	238,50 \pm 282,29 ^b	3,33
Dezembro	0 ^b	0 ^b	133,43 \pm 131,76 ^b	10
Fevereiro	0 ^b	0 ^b	219,29 \pm 304,58 ^b	3

^{*}Os valores são médias \pm desvio padrão para as 32 parcelas amostradas. Letras iguais ao longo das colunas indicam grupos homogêneos ($p > 0,05$) pelo teste de *Friedman*. PAR, radiação fotossinteticamente ativa

Diversidade e estrutura

No inverno a riqueza (S), diversidade (H') e equabilidade (J') em macroescala foram menores do que nos demais períodos amostrados. No entanto, quando analisados em microescala os dados de riqueza (S para $F=3,93$; $p=0,18$), diversidade (H' para $F=3,93$; $p=0,20$) e equabilidade (J' para $F=7,2$; $p=0,06$) não mostraram diferenças significativas (Tabela 2).

Tabela 2 Indicadores de diversidade do componente herbáceo considerando duas escalas, em quatro períodos do ano, na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil. S, riqueza específica; H' , Índice de diversidade de Shannon-Wiener; J' , Equabilidade de Pielou

	S		H'		J'	
	Macro	Micro	Macro	Micro	Macro	Micro
Maio	35	6,03 \pm 2,92 ^a	2,74	1,3 \pm 0,44 ^a	0,77	0,78 \pm 0,12 ^a
Agosto	28	5,43 \pm 2,87 ^a	2,18	1,29 \pm 0,47 ^a	0,65	0,85 \pm 0,11 ^a
Dezembro	33	5,53 \pm 2,69 ^a	3	1,23 \pm 0,49 ^a	0,85	0,77 \pm 0,13 ^a
Fevereiro	33	5,18 \pm 2,61 ^a	2,82	1,14 \pm 0,53 ^a	0,8	0,69 \pm 0,24 ^a

Os valores em macroescala (macro) foram calculados com base nas 32 parcelas e os em microescala (micro) representam as médias dos descritores \pm desvio padrão. Letras iguais ao longo das colunas indicam grupos homogêneos ($p > 0,05$) pelo teste de *Friedman* ou RANOVA

Foram identificadas durante todo o período estudado 42 espécies distribuídas em 22 famílias. Destas espécies 50% foram registradas nos quatro períodos amostrados, sendo a forma biológica anfíbia tolerante à seca, predominante (Tabela 3).

As hidrófitas flutuantes livres, *Lemna valdiviana* Phil. e *Spirodela intermedia* W. Koch apresentaram as maiores frequências e coberturas em agosto, sendo as espécies com maiores valores de importância durante a fase inundada. Enquanto que, *Boehmeria cylindrica* (L.) Sw. obteve o maior valor de importância nas amostragens da fase seca, dezembro e fevereiro, em decorrência das suas elevadas frequências e coberturas (Tabela 3).

Conforme o teste de *Friedman* somente três espécies apresentaram cobertura significativamente diferente entre os períodos amostrados *L. valdiviana* (Fr= 48,68; $p < 0,0001$), *S. intermedia* (Fr= 45,30; $p < 0,0001$) e *B. cylindrica* (Fr= 34,82; $p < 0,0001$). A cobertura das plântulas também diferiu entre os períodos da fase seca e inundada (Fr=49,99; $p < 0,0001$) sendo maior em dezembro e fevereiro. Dentre as espécies que não apresentaram diferenças significativas de cobertura entre os períodos amostrados, destaca-se *Luziola peruviana* Juss. ex J.F.Gmel., pelo elevado valor de importância ao longo de todos os períodos do estudo (Tabela 3).

Tabela 3 Parâmetros estimados para as espécies herbáceas, em quatro períodos, na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil. FB, forma biológica; A, anfíbia; E, emergente; F, flutuante; S, submersa; T, terrestre; CA, cobertura absoluta (%); FA, frequência absoluta (%); VI, valor de importância (%)

Divisão/Família	Espécie	Registro*	FB	CA				FA				VI			
				Mai	Ago	Dez	Fev	Mai	Ago	Dez	Fev	Mai	Ago	Dez	Fev
Angiospermas															
Acanthaceae	<i>Hygrophila costata</i> Nees	4532	A, E	46	0	12	31	19	0	13	22	2,3	0	1,3	2,4
Amaranthaceae	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb.	4529	A, E, S	53	33	30	33	34	34	31	34	3,6	4,1	3,2	3,4
Amaranthaceae	<i>Amaranthus viridis</i> L.	–	T	0	0	0	3	0	0	0	3,1	0	0	0	0,3
Apiaceae	<i>Centella asiatica</i> (L.) Urb.	4674	A, S	3	47	12	19	3,1	9,4	13	9,4	0,3	2	1,3	1,1
	<i>Eryngium pandanifolium</i> Cham. & Schldtl.	–	A	109	93	60	47	22	19	13	9,4	3,6	4,1	2,3	1,7
	<i>Lilaeopsis carolinensis</i> J.M.Coult. & Rose	4669	E	12	18	6	0	13	16	6,3	0	1,2	1,9	0,6	0
Araceae	<i>Lemna valdiviana</i> Phil.	–	F	624	770	57	0	72	88	28	0	17	27	3,5	0
	<i>Spirodela intermedia</i> W.Koch	–	F	372	454	53	0	72	88	34	0	12	20	4	0
Araliaceae	<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	4667	A, S	118	27	145	27	31	28	44	28	4,5	3,3	6,8	2,8
	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L.f.	4522	E	0	0	3	0	0	0	3,1	0	0	0	0,3	0
Asteraceae	<i>Adenostemma brasilianum</i> (Pers.) Cass.	4655	A	37	0	37	44	9,4	0	9,4	25	1,4	0	1,6	2,9
	<i>Bidens laevis</i> (L.) Britton <i>et al.</i>	4527	T	0	0	3	13	0	0	3,1	3,1	0	0	0,6	0,5
	<i>Chaptalia nutans</i> (L.) Pol.	4656	A	3	6	3	6	3,1	6,3	3,1	6,3	0,3	0,7	0	0,6
	<i>Eclipta alba</i> (L.) Hassk.	4526	T	13	0	0	130	3,1	0	0	28	0,5	0	0	4,8
Brassicaceae	<i>Nasturtium officinale</i> R. Br.	4658	A	0	3	9	3	0	3,1	9,4	3,1	0	0,4	1	0,3
Bromeliaceae	<i>Bromelia antiacantha</i> Bertol.	–	A	113	54	51	57	19	6,3	6,3	9,4	3,5	1,9	1,4	1,9
Capparaceae	<i>Tarenaya hassleriana</i> (Chodat) Iltis	4661	T	0	0	0	87	0	0	0	13	0	0	0	2,7
Commelinaceae	<i>Tripogandra diuretica</i> (Mart.) Handlos	4525	A	279	31	81	207	22	22	22	25	6,6	2,8	3,6	6,1
Cyperaceae	<i>Cyperus odoratus</i> L.	4662	T	0	0	3	3	0	0	3,1	3,1	0	0	0,3	0,3
	<i>Cyperus hermaphroditus</i> (Jacq.) Standl.	4660	T	3	0	0	3	3,1	0	0	3,1	0,3	0	0	0,3
	<i>Eleocharis bonariensis</i> Nees	4663	A	16	69	280	191	6,3	22	31	22	0,8	3,8	8,8	5,5
	<i>Eleocharis montevidensis</i> Kunth	4664	A	67	16	61	13	13	6,3	6,3	3,1	2,2	1	1,9	0,5
	<i>Eleocharis sellowiana</i> Kunth	4665	T	3	0	0	0	3,1	0	0	0	0,3	0	0	0

Tabela 3 (continuação)

Família	Espécie	Registro*	FB	CA				FA				VI			
				Mai	Ago	Dez	Fev	Mai	Ago	Dez	Fev	Mai	Ago	Dez	Fev
Fabaceae	<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	4670	T	0	3	13	6	0	3,1	3,1	6,3	0	0,4	0,5	0,6
Juncaceae	<i>Juncus microcephalus</i> Kunth	4668	A	13	13	13	13	3,1	3,1	3,1	3,1	0,5	0,6	0,5	0,5
Orchidaceae	<i>Malaxis excavata</i> (Lindl.) Kuntze	4530	T	13	3	0	0	3,1	3,1	0	0	0,5	0,4	0	0
	<i>Pelexia bonariensis</i> (Lindl.) Schltr.	4671	T	6	3	0	3	6,3	3,1	0	3,1	0,6	0,4	0	0,3
Piperaceae	<i>Peperomia glabella</i> (Sw.) A.Dietr.	4672	T	25	28	40	70	16	19	13	13	1,7	2,5	1,9	2,4
Poaceae	<i>Axonopus</i> sp.	–	A	55	25	137	158	16	16	25	19	2,2	2,1	5,1	4,6
	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	4673	A	26	34	44	44	3,1	6,3	6,3	6,3	0,7	1,4	1,5	1,4
	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P.Beauv.	4515	A, E	44	0	47	84	6,3	0	9,4	6,3	1,3	0	1,8	2,2
	<i>Luziola peruviana</i> Juss. ex J.F.Gmel.	4517	A, E	232	127	256	430	41	44	38	41	7,2	7,3	8,8	12
	<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P.Beauv.	4520	T	189	34	66	79	38	25	19	22	6,2	3,2	3	3,3
	<i>Paspalum</i> sp.	–	T	6	6	87	77	6,3	6,3	9,4	9,4	0,6	0,7	2,7	2,3
Polygonaceae	<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	4534	A, E	56	18	56	44	19	19	19	25	2,4	2,2	2,8	2,9
Rubiaceae	<i>Diodia saponariifolia</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.	4538	A, E	3	13	13	34	3,1	3,1	3,1	6,3	0,3	0,6	0,5	1,2
Solanaceae	<i>Physalis angulata</i> L.	4659	T	3	0	3	0	3,1	0	3,1	0	0,3	0	0,3	0
	<i>Solanum americanum</i> Mill.	4657	A	3	13	0	6	3,1	3,1	0	6,3	0,3	0,6	0	0,6
Urticaceae	<i>Boehmeria cylindrica</i> (L.) Sw.	4666	A	94	0	188	369	56	0	66	84	6,1	0	9,5	14
Samambaias															
Salviniaceae	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	–	F	0	0	12	0	0	0	13	0	0	0	1,3	0
Equisetaceae	<i>Equisetum giganteum</i> L.	4533	A, E	177	58	79	76	25	28	22	22	4,5	4,1	3,5	3,3
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris hispidula</i> (Decne.) C.F.Reed	4654	A	31	13	51	34	3,1	3,1	3,1	6,3	0,8	0,6	1,4	1,2
–	Plântulas	–	–	39	0	225	87	41	0	94	94	3,9	0	13	9,3

*Número do material testemunho registrado no HURG

Variáveis ambientais e distribuição das espécies

Os dois primeiros eixos canônicos da CA explicaram 91,5% da variação dos dados. O primeiro eixo apresentou autovalor de 0,43 e separou os períodos da fase seca dos que foram amostrados na fase inundada. As maiores diferenças em termos de composição florística ocorreram entre os períodos que correspondem aos extremos de cada fase hidrológica. Em agosto e maio foram abundantes as hidrófitas *L. valdiviana*, *S. intermedia* e *Lilaeopsis carolinensis* J.M.Coult. & Rose, já em fevereiro outras espécies se sobressaíram como *B. cylindrica*, *Tarenaya hassleriana* (Chodat) Iltis e *Eclipta alba* (L.) Hassk. O segundo eixo teve autovalor equivalente a 0,1 e reagrupou as estações separando dezembro dos demais levantamentos, devido à alta cobertura de plântulas. A maioria das espécies apresentou pouca variação da cobertura ao longo dos períodos amostrados ficando assim, localizadas próximas das divergências dos eixos da CA (Fig. 4).

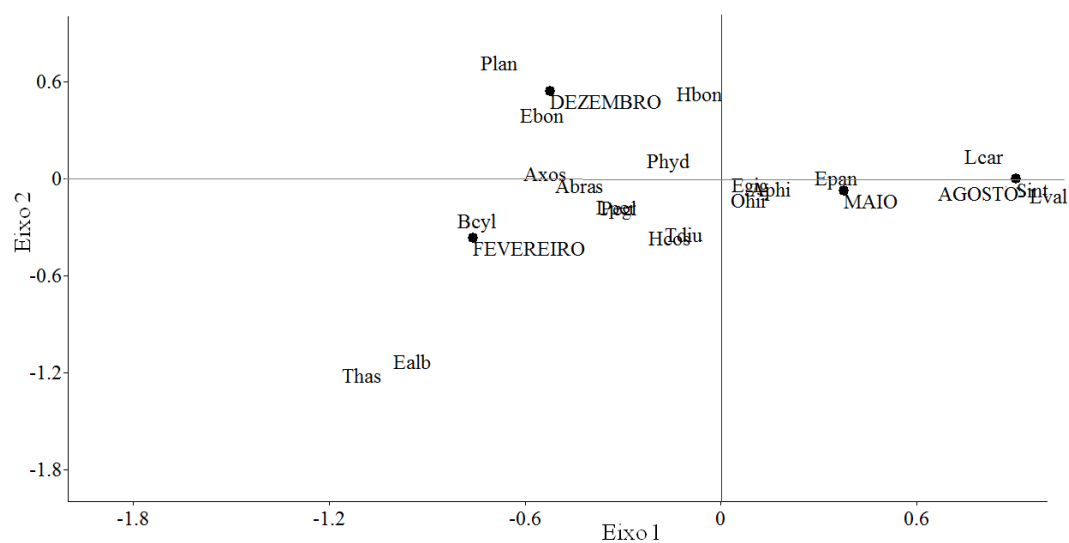


Fig.4 Análise de correspondência (CA): ordenação das espécies em relação aos períodos de amostragem na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil. Abreviatura da nomenclatura das espécies: Abras=*Adenostemma brasilianum*; Aphl=*Alternanthera philoxeroides*; Axos=*Axonopus* sp.; Bcyl=*Boehmeria cylindrica*; Ealb=*Eclipta alba*; Ebon=*Eleocharis bonariensis*; Egig=*Equisetum giganteum*; Epan=*Eryngium pandanifolium*; Hbon=*Hydrocotyle bonariensis*; Hcos=*Hygrophila costata*; Lval=*Lemna valdiviana*; Lca=*Lilaeopsis carolinensis*; Lper=*Luziola peruviana*; Ohir=*Oplismenus hirtellus*; Pgl=*Peperomia glabella*; Phyd=*Polygonum hydropiperoides*; Sint=*Spirodela intermedia*; Thas=*Tarenaya hassleriana*; Tdiu=*Tripogandra diurética* e Plan=Plântulas

A figura 5 mostra os resultados para a CCA, sendo os autovalores para o primeiro e segundo eixo, respectivamente, 0,409 e 0,006. A aleatorização dos dados gerados pelo teste de permutação de Monte Carlo mostrou que os dois eixos canônicos foram significantes ($p < 0,01$). O primeiro eixo, o qual teve maior contribuição, separou a maioria das unidades amostrais da fase seca para o lado esquerdo e as da fase inundada para o lado direito do gráfico (Fig. 5a). O mesmo padrão pode ser observado na ordenação das unidades amostrais com presença ou ausência de lâmina d'água acima do solo, denominadas, respectivamente, como microsítio inundado ou microsítio seco (Fig.5b). O segundo eixo foi correlacionado positivamente com a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidente no interior florestal, permitindo evidenciar dois conjuntos de espécies com diferentes relações com a PAR. Um conjunto formado por espécies que indicam ter associação positiva com a PAR (vértice superior esquerdo) e outro conjunto que sugere relação negativa (vértice inferior esquerdo) (Fig. 5c). O teste de correlação de Spearman reforça essa suposição para oito espécies (Tabela 5).

A Tabela 4 mostra que 89.5% das espécies com maior frequência de ocorrência, foram significativamente correlacionadas com a profundidade d'água ou com a PAR. Destas a maioria teve uma correlação negativa com a profundidade d'água (42% das espécies) e positiva com a PAR (36,8% das espécies).

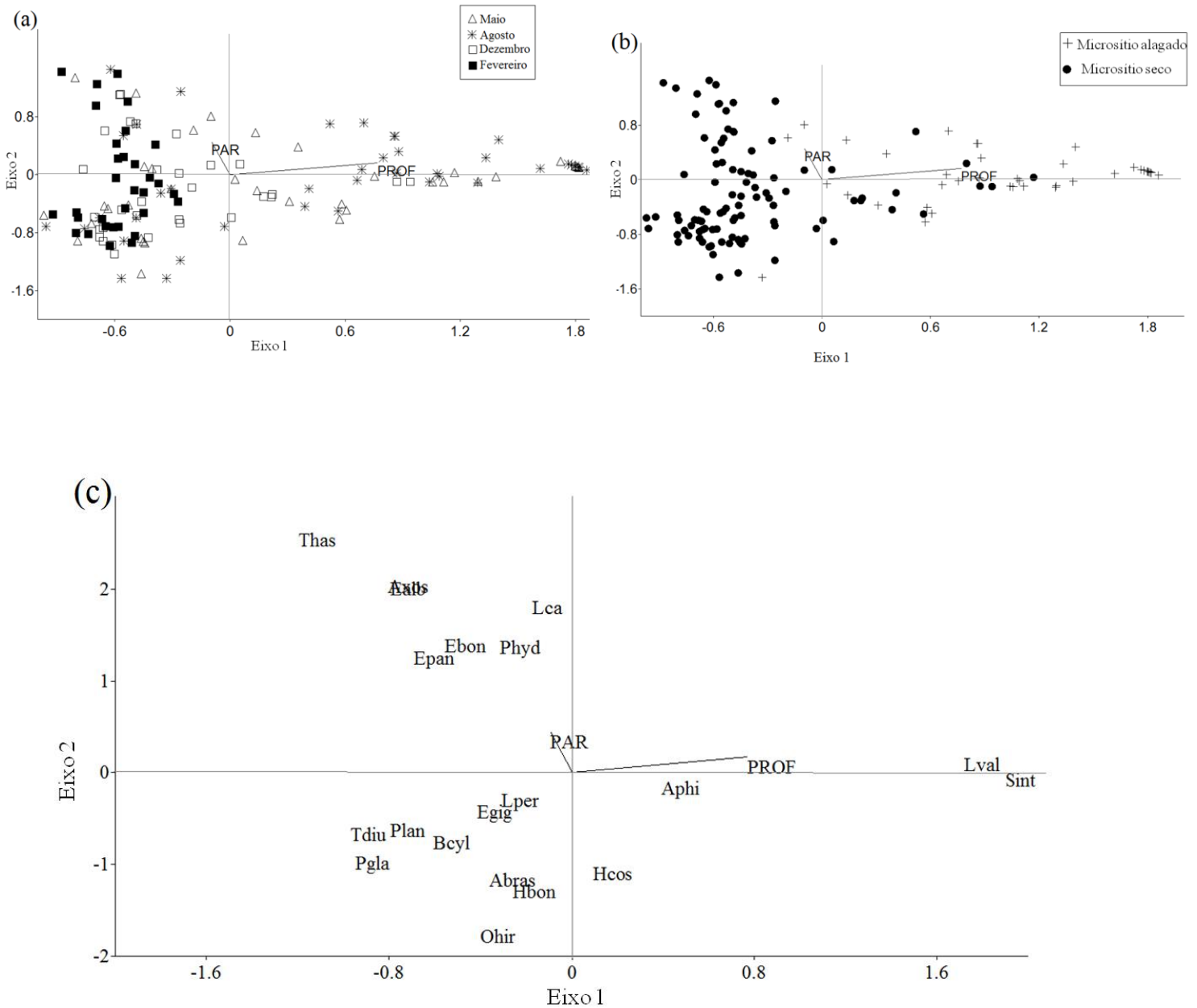


Fig.5 Análise de correspondência canônica (CCA): diagramas de ordenação das parcelas de acordo com a abundância das espécies e variáveis ambientais na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul do Brasil. (a) Ordenação das parcelas em função da profundidade d'água e da PAR. (b) Representação das parcelas de acordo com a presença de lâmina d'água. (c) Ordenação das 19 espécies mais frequentes em função da profundidade d'água e da PAR. Abreviatura da nomenclatura das espécies: Abras=*Adenostemma brasilianum*; Aphi=*Alternanthera philoxeroides*; Axos=*Axonopus* sp.; Bcyl=*Boehmeria cylindrica*; Ealb=*Eclipta alba*; Ebon=*Eleocharis bonariensis*; Egig=*Equisetum giganteum*; Epan=*Eryngium pandanifolium*; Hbon=*Hydrocotyle bonariensis*; Hcos=*Hygrophila costata*; Lval=*Lemna validiviana*; Lca=*Lilaeopsis carolinensis*; Lper=*Luziola peruviana*; Ohir=*Oplismenus hirtellus*; Pgla=*Peperomia glabella*; Phyd=*Polygonum hydropiperoides*; Sint=*Spirodela intermedia*; Thas=*Tarenaya hassleriana*; Tdiu=*Tripogandra diurética* e Plan=Plântulas

Tabela 4 Coeficientes de correlação de Spearman (rs) entre a profundidade d'água e radiação fotossinteticamente ativa (PAR) e 19 espécies mais frequentes, bem como para as plântulas na floresta paludosa da Estrada Velha, extremo sul Brasil

Espécie	Profundidade	PAR
<i>Adenostemma brasilianum</i>	-0,126 (0,129)	-0,004(0,959)
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	0,175 (0,033)	0,023(0,779)
<i>Axonopus</i> sp	-0,191(0,000)	0,276(0,000)
<i>Boehmeria cylindrica</i>	-0,370(0,000)	-0,098(0,237)
<i>Eclipta alba</i>	-0,128(0,123)	0,215(0,000)
<i>Eleocharis bonariensis</i>	-0,068(0,409)	0,189(0,022)
<i>Equisetum giganteum</i>	-0,169(0,040)	0,117(0,157)
<i>Eryngium pandanifolium</i>	-0,154(0,062)	0,208(0,011)
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>	-0,181(0,025)	-0,109(0,188)
<i>Hygrophila costata</i>	-0,032(0,698)	-0,071(0,389)
<i>Lemna vaidiviana</i>	0,746(0,000)	-0,099(0,233)
<i>Lilaeopsis carolinensis</i>	0,004(0,960)	0,198(0,016)
<i>Luziola peruviana</i>	-0,105(0,204)	0,012(0,882)
<i>Oplismenus hirtellus</i>	-0,183(0,023)	-0,205(0,012)
<i>Peperomia glabella</i>	-0,255(0,001)	-0,147(0,074)
<i>Polygonum hydropiperoides</i>	-0,054(0,515)	0,207(0,011)
<i>Spirodela intermedia</i>	0,769(0,000)	-0,128(0,122)
<i>Tarenaya hassleriana</i>	-0,124(0,133)	0,239(0,003)
<i>Tripogandra diuretica</i>	-0,327(0,000)	0,016(0,839)
Plântulas	-0,530(0,000)	-0,043(0,604)

*Os valores de p estão representados entre parêntesis sendo as correlações significativas ($p < 0,05$) representadas em negrito

Discussão

O nível d' água acima do solo na floresta da Estrada Velha, durante o período estudado, esteve associado à precipitação e evaporação. Esse resultado vai de encontro com o que é observado na maioria das áreas úmidas, nas quais o regime hídrico é controlado principalmente pelo balanço entre a precipitação e a evapotranspiração (Mitsch e Gosselink 2000). Quintela et al. (2007) também realizou o acompanhamento mensal do nível d' água na floresta da Estrada Velha, durante dois anos consecutivos (2005 e 2006) e assim como neste estudo, verificaram que o período alagado compreendeu os meses de maio a novembro. Considerando que essa floresta está inserida numa região que sofre certa sazonalidade climática com períodos relativamente longos de estiagem ou chuva (Krusche et al. 2002) é possível que as mudanças hidrológicas observadas sigam esse padrão sazonal.

Na floresta estudada, os valores em macroescala de riqueza e diversidade de Shannon-Wiener foram moderadamente menores na amostragem feita em agosto, período em que as unidades amostrais inundadas estiveram submetidas a esta condição hidrológica por maior intervalo de tempo, ou seja, cerca de 60 dias a mais do que na amostragem de maio. Longos períodos de inundação podem causar a diminuição da riqueza em áreas úmidas (Rolon et al. 2010), principalmente em decorrência da baixa oxigenação do solo que tende a limitar o número de plantas que sobrevivem nestas condições (Mitsch e Gosselink 2000). Além disso, essa condição hidrológica permitiu que as espécies aquáticas flutuantes *L. valdiviana* e *S. Intermedia* se tornassem dominantes e assim ocasionasse a redução da equabilidade de Pielou em macroescala. Alguns estudos têm demonstrado que as inundações de curto prazo não afetam a riqueza (Maltchik et al. 2007) o que justifica a ocorrência de um maior número de espécies em maio em relação a agosto, tendo em vista que os dois períodos apresentaram condições de profundidade d' água e área alagada semelhante. Todavia, não foi constatada diferença significativa nos valores em microescala de riqueza, diversidade de Shannon-Wiener e equabilidade de Pielou.

O número de espécies registradas durante os quatro períodos amostrados torna a riqueza na floresta da Estrada Velha uma das mais elevadas para formações florestais no sul do Brasil, as quais de modo geral detiveram de 10 a 42 espécies herbáceas (Müller e Waechter 2001; Jurinitz e Baptista 2007; Inácio e Jarenkow 2008; Citadini-Zanette et al. 2011; Záchia e Waechter 2011). Os diferentes critérios de inclusão e os esforços amostrais distintos dificultam uma comparação mais precisa do componente herbáceo

de tais florestas com o do presente estudo. No entanto, a comparação das listagens florísticas permitiu verificar poucas espécies em comum. Isso pode ser justificado pelo fato da maioria das espécies amostradas serem hidrófitas, sendo assim as famílias mais representativas neste estudo (Poaceae, Cyperaceae e Asteraceae) também são as que predominam em áreas úmidas abertas no sul do Brasil (Rolon et al. 2010).

Mudanças temporais na estrutura do componente herbáceo ocorreram, sobretudo, devido à variação da cobertura das espécies *L. valdiviana*, *S. intermedia* e *Boehmeria cylindrica*. Nossos resultados indicam que essas três espécies apresentam comportamento oportunista, tornando-se predominantes nos períodos em que as condições hidrológicas do solo na floresta são favoráveis ao seu desenvolvimento. Dessa forma, as plantas aquáticas flutuantes *L. valdiviana* e *S. intermedia* foram detentoras de 47% do montante do valor de importância em agosto em decorrência da sua relação direta com a profundidade d'água. Assim, com declínio do nível d'água houve diminuição da cobertura dessas plantas até desaparecimento das mesmas na fase seca, enquanto que a maioria das espécies enraizadas no solo teve aumento de cobertura. Holland et al. (2000) estudaram uma floresta paludosa durante 23 anos em Massachusetts, USA, e também verificaram alterações na estrutura do componente herbáceo em relação ao regime hidrológico. Esses autores observaram que em períodos mais inundados a espécie herbácea predominante era a aquática flutuante *Lemna minor* L., enquanto que períodos secos havia principalmente abundância da emergente *Bidens* sp.

Por outro lado, foi possível verificar uma relação inversa da abundância de *B. cylindrica* com a profundidade d'água na floresta da Estrada Velha. Essa espécie esteve mais associada à microsítios secos durante o alagamento em maio, desapareceu em agosto e foi predominante em fevereiro (14% do valor de importância). Em um estudo realizado num pântano em New York, USA, Blood et al. (2010) verificaram dominância de *B. cylindrica* na composição do banco de sementes e sugeriram que os microsítios preferenciais para o seu estabelecimento eram aqueles menos expostos a inundação. Sendo assim é possível que essa espécie amplamente distribuída em áreas de campos e florestas nas Américas (Romaniuc-Neto et al. 2009) tenha uma baixa tolerância a eventos de inundação.

A maior abundância de plântulas na amostragem feita em dezembro pode estar relacionada a uma série de fatores, dentre eles deve ser considerado o desaparecimento da lâmina d'água, o qual pode ter propiciado a germinação de sementes preexistentes no solo da floresta estudada. Alguns estudos têm demonstrado que a duração do

alagamento em áreas úmidas pode afetar tanto a abundância como também a diversidade de plântulas emergentes do solo (Casanova e Brock 2000; Crosslé e Brock 2002; Capon 2007). Segundo Crosslé e Brock (2002) os eventos de inundação e seca definem quais espécies serão recrutadas do banco de sementes determinando a estrutura da comunidade vegetal. Na floresta estudada, foi possível observar alguns dias após o levantamento de dezembro, que muitas das plântulas registradas nesse período, eram representantes das espécies *B. cylindrica*, *T. hassleriana* e *E. alba* que tiveram grande abundância em fevereiro.

Dentre as espécies com abundância relativamente homogênea ao longo dos períodos amostrados, pode ser citada *L. peruviana*, com alto valor de importância em todos os períodos. Essa espécie é bem distribuída em áreas úmidas de toda a América (Martínez-y-Pérez et al. 2006) e tem algumas características que a permitem acompanhar as flutuações do nível d'água como capacidade de reprodução por sementes e estolões e crescimento vegetativo durante todo o ano (Boldrini et al. 2005).

Outras espécies como *Equisetum giganteum* L., *Oplismenus hirtellus* (L.) P.Beauv., *Peperomia glabella* (Sw.) A.Dietr. e *Tripogandra diuretica* (Mart.) Handl. não apresentaram cobertura significativamente diferente entre os períodos amostrados, entretanto foram associadas negativamente com a profundidade d'água. Esses resultados indicam que a presença de microsítios secos na fase inundada pode ter favorecido tais espécies. Microsítios relacionados com presença ou ausência de lâmina d'água, inundado ou seco, são frequentemente relatados em florestas paludosas e estão associados a variações na microtopografia (Toninato et al. 1998; Souza e Martins 2005; Teixeira e Assis 2009). Conforme destaca Pollock et al. (1998) essas pequenas diferenças na topografia influenciam a magnitude dos distúrbios de inundação, promovendo heterogeneidade espacial. Assim, espécies com maiores restrições a condição de saturação hídrica podem coexistir com espécies aquáticas como *L. valdiviana* e *S. intermedia*.

Na floresta da Estrada Velha, as árvores tiveram importante contribuição para a formação de microsítios com distintas condições hidrológicas e de incidência luminosa. Isto porque o sistema radicular das árvores acentuou as variações microtopográficas, formando pequenos relevos ou montículos, onde o solo se manteve mais seco. Além disso, as diferenças na arquitetura do dossel originaram microsítios com diferentes condições de PAR. Nesse sentido, merecem destaque duas espécies arbóreas dominantes na floresta estudada, *Erythrina crista-galli* e *Ficus cestriifolia*. Provavelmente, o alto desvio-padrão nos valores de PAR observado em agosto seja

decorrente da presença de microsítios com alta e baixa intensidade luminosa, associados, respectivamente, ao comportamento caducifólio de *E. crista-galli* (Backes e Irgang 2002) e proximidades com *F. cestrifolia*, que possui uma copa mais fechada. Em alguns estudos, as árvores vêm sendo destacadas como determinantes para a formação de microsítios com distintas condições ambientais que podem influenciar a composição e estrutura do componente herbáceo (Beatty 1984; Crozier e Boerner 1984; Vockenhuber et al. (2011); como observado na Floresta da Estrada Velha.

Outros fatores, como o movimento de translação da Terra ao redor do Sol, resultando nas diferentes estações do ano, também contribuíram para a variação espaço-temporal da incidência luminosa no interior do remanescente florestal estudado. Durante o solstício de verão, a menor distância entre o Sol e a Terra, resulta num maior número de horas de luz por dia e maior incidência de raios solares nesta época do ano, o que explica o aumento nos valores de PAR, como observados na amostragem de fevereiro. Já os baixos valores de PAR observados em outono estariam mais associados variações climáticas diárias, com maior ou menor nebulosidade.

Espécies como, *Eryngium pandanifolium* Cham. & Schldl., *L. carolinensis*, *Polygonum hydropiperoides* Michx. e *T. hassleriana*, as quais são comumente citadas em áreas úmidas abertas, com rara presença de árvores no sul do Brasil (Rolon et al. 2010) estiveram associadas aos microsítios de maior incidência luminosa. Este resultado corrobora com o estudo de Vockenhuber et al. (2011), os quais verificaram que a maior disponibilidade de luminosidade no sub-bosque florestal estudado permitiu a presença de espécies típicas de campos, sem qualquer adaptação especial para os baixos níveis de luminosidade.

Por outro lado, *O. hirtellus* foi associado a microsítios secos e com menores valores de PAR. Durante todo o estudo essa espécie foi frequentemente observada sobre os montículos formados pelas árvores, onde a tendência é que ocorra maior sombreamento e o solo seja menos encharcado. A ocorrência de *O. hirtellus* tem sido documentada em vários estudos realizados em florestas no sul do Brasil (Müller e Waechter 2001; Jurinitz e Baptista 2007; Záchia e Waechter 2011). Segundo Longhi-Wagner (2001), essa espécie é abundante no interior de florestas, sendo pouco frequente nas bordas. Essas informações validam nossos resultados sugerindo tolerância dessa espécie ao sombreamento.

Alguns estudos indicam que as condições hidrológicas do solo e o padrão de abertura do dossel têm um importante papel na distribuição espacial de espécies arbóreas em florestas paludosas (Teixeira et al. 2011; Teixeira e Assis 2009). Neste

estudo, verificamos que a variação hidrológica sazonal influenciou a estrutura do componente herbáceo. Enquanto que, as interações entre as variações espaciais no padrão de inundação do solo e as distintas condições de luminosidade contribuíram para a coexistência de espécies herbáceas com diferentes exigências às condições microambientais.

Portanto, a variação hidrológica sazonal e as distintas condições de luminosidade no interior florestal foram fatores que condicionaram heterogeneidade temporal e espacial na floresta da Estrada Velha o que pode ter contribuído para o incremento da riqueza de espécies herbáceas. Sendo assim, a realização de estudos complementares, sobretudo os de longa duração e que privilegiem os diversos microambientes, são necessários para melhor compreensão da dinâmica do componente herbáceo nas florestas paludosas.

Agradecimentos

Somos gratas ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais da Universidade Federal do Rio Grande – FURG, pela oportunidade de realizar este estudo. Nossos agradecimentos especiais a Johnny Acunha e Lucinara Alave pela ajuda de campo e a Jean Budke e Ubiratã Jacobi pelas críticas e sugestões.

Referências Bibliográficas

- Amaral MCE, Bittrich V, Faria A D, Anderson LO, Aona, LYS (2008) Guia de Campo para Plantas Aquáticas e Palustres do Estado de São Paulo. Holos, São Paulo
- APG III (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot J Linn Soc* 161:105-121. doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x
- Backes P, Irgang B (2002) Árvores do Sul – Guia de Identificação & Interesse Ecológico. 1ed. Editora do Instituto Souza Cruz, Porto Alegre
- Beatty SW (1984) Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65: 1406–1419. doi:10.2307/1939121
- Blood LE, Pitoniak HJ, Titus J H (2010) Seed Bank of a Bottomland Swamp in Western New York. *Castanea* 75(1): 19–38
- Boldrini II, Longhi-Wagner HM, Boechat SC (2005) Morfologia e Taxonomia de Gramíneas Sul-Rio-Grandenses. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre
- Burton JI, Mladenoff DJ, Clayton MK, Forrester JA (2011) The roles of environmental filtering and colonization in the fine-scale spatial patterning of ground-layer plant communities in north temperate deciduous forests. *Journal of Ecology* 99:764–776. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01807.x
- Capon SJ (2007) Effects of flooding on seedling emergence from the soil seed bank of a large desert floodplain. *Wetlands* 27: 904-914. doi:10.1672/0277-5212(2007)27[904:EOFOSE]2.0.CO;2
- Casanova MT, Brock MA (2000) How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecol* 147: 237-250. doi: 10.1016/S0304-3770(02)00034-7
- Citadini-Zanette V, Pereira JL, Jarenkow JA, Klein AS, Santos R (2011) Estrutura da sinúsia herbácea em Floresta Ombrófila Mista no Parque Nacional de Aparados da Serra, sul do Brasil. *R bras Bioci* 9: 56-63
- Costa FRC (2006) Mesoscale Gradients of Herb Richness and Abundance in Central Amazonia. *Biotropica* 38: 711–717. doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00211.x
- Crosslé K, Brock MA (2002) How do water regime and clipping influence plant establishment from seed banks and subsequent reproduction? *Aquat Bot* 74: 43-56. doi: 10.1016/S0304-3770(02)00034-7
- Crozier CR, Boerner REJ (1984) Correlations of understory herb distribution patterns with microhabitats under different tree species in a mixed mesophytic forest. *Oecologia* 62: 337– 43. doi: 10.1007/BF00384265
- Gilliam FS (2007) The ecological significance of the herbaceous layer in forest temperate ecosystems. *BioScience* 57: 845-858. doi: 10.1641/B571007
- Hammer Q, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*
- Härdtle W, Von Oheimb G, Westphal C (2003) The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *For Ecol Manage* 182: 327–338. doi: 10.1016/S0378-1127(03)00091-4
- Harms WR, Schreuder HT, Hook DD, Brown C (1980) The effects of flooding on the Swamp Forest in Lake Ocklawaha, Florida. *J Ecol* 61: 1412-1421. doi: 10.2307/1939050
- Hart SA, Chen HYH (2008) Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecol Monogr* 78:123–140. doi: 10.1890/06-2140.1

- Holland MM, Burk CJ, McLain D (2000) Long-term vegetation dynamics of the lower strata of a western Massachusetts oxbow swamp forest. *Rhodora* 102: 154–74
- Inácio CD, Jarenkow JA (2008) Relações entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola e a cobertura do dossel em floresta estacional no Sul do Brasil. *Rev bras Bot* 31: 41-51
- Jennings SB, Brown ND, Sheil D (1999) Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 72: 59 – 73. doi: 10.1093/forestry/72.1.59
- Jurinitz CF, Baptista LRM (2007) Monocotiledôneas terrícolas em um fragmento de Floresta Ombrófila Densa no Litoral Norte do Rio Grande do Sul. *R bras Bioci* 5: 9-17
- Köppen W (1948) *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica. México
- Krusche N, Saraiva JMB, Reboita MS (2002) Normas climatológicas de 1991 a 2000 para Rio Grande, RS. 1ed. Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria.
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical ecology: Developments in Environmental Modelling*. 2ed. Elsevier, Amsterdam, New York
- LI-COR (1991) LI-COR terrestrial radiation sensors, type AS: instruction manual. Lincoln: [s.n.]
- Lobo PC, Joly CA (2000) Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do Sudeste do Brasil. In: Rodrigues, RR & Leitão Filho, HF (ed) *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, pp143-157
- Longhi-Wagner HM (2001) *Oplismenus*. In: Longhi-Wagner, H.M.; Bittrich, V.; Wanderley, M.G.L. & Shepherd, G.J. *Flora fanerogâmica do Estado de São Paulo – Poaceae*. FAPESP, HUCITEC. São Paulo, pp167
- Loures L, Carvalho DA, Machado ELM, Marques JJGSM (2007) Florística, estrutura e características do solo de um fragmento de floresta paludosa no sudeste do Brasil. *Acta Bot Bras* 21: 885-896. doi: 10.1590/S0102-33062007000400013
- Maltchik L, Rolon AS, Schott P (2007) Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of Southern Brazil. *Limnology* 8: 23-28. doi: 10.1007/s10201-006-0192-y
- Martínez-y-Pérez JL, Sosa V, Mejía-Saulés MT (2006) Species delimitation in the *Luziola peruviana* (Poaceae) complex. *Brittonia* 58: 362–375. doi: 10.1663/0007-196X(2006)58[362:SDITLP]2.0.CO;2
- Mitsch WJ, Gosselink JG (2000) *Wetlands*. John Wiley and Sons, New York
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. Willey and Sons, New York
- Müller, S.C, Waechter, J.L. 2001. Estrutura sinusial dos componentes herbáceo e arbustivo de uma floresta costeira subtropical. *Rev Bras Bot* 24: 263-272. doi: 10.1590/S0100-84042001000400005
- Romaniuc-Neto, S Gaglioti, AL, Guido BMDO (2009) *Urticaceae Juss. do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP, Brasil*. *Hoehnea* 36: 193-205.
- Pielou EC (1969) *An introduction to mathematical ecology*. Wiley, New York
- Pollock MM, Naiman RJ, Hanley TA (1998) Plant species richness in riparian wetlands: a test of biodiversity theory. *Ecology* 79: 94–105. doi: 10.2307/176867
- Quintela FM, Porciuncula RA, Conдини MVL, Vieira JP, Loebmann D (2007) Composição da ictiofauna durante o período de alagamento em uma mata paludosa da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *PANAMJAS* 3: 191-198.

- Quintela FM, Pinheiro RM, Loebmann D (2011) Composição e uso do habitat pela herpetofauna em uma área de mata paludosa da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, extremo sul do Brasil. *R bras Bioci* 9: 6-11
- Ricardo CR (2010) Estrutura da comunidade arbórea e suas relações com variáveis ambientais na mata de restinga paludosa da Estrada velha, Rio Grande, Rio Grande do Sul. Dissertação, Universidade Federal do Rio Grande
- Rolon AS, Homem, FR, Maltchik L (2010) Aquatic macrophytes in natural and managed wetlands of Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. *Acta Limnol Bras* 22:133-146. doi: 10.4322/actalb.02202003
- Shimada S, Takahashi H, Limin SH (2006) Hydroperiod and phenology prediction in a Central Kalimantan peat swamp forest by using MODIS data. *Tropics* 15:435–440
- Smith AR, Pryer KM, Schuettpelz E, Korall P, Schneider H, Wolf PG (2006) A classification for extant ferns. *Taxon* 55: 705-731
- Souza AF, Martins FR (2005) Spatial variation and dynamics of flooding, canopy openness, and structure in a Neotropical swamp forest. *Plant Ecology* 180: 161-173. doi: 10.1007/s11258-004-7811-7
- Teixeira AP, Assis MA, Siqueira FR, Casagrande JC (2008) Tree species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. *Wetlands Ecology and Management* 16:451-461. doi: 10.1007/s11273-008-9082-x
- Teixeira AP, Assis MA (2009) Relação entre heterogeneidade ambiental e distribuição de espécies em uma floresta paludosa no Município de Cristais Paulista, SP, Brasil. *Acta Bot Bras* 23: 843-853
- Teixeira AP, Assis MA, Luize BG (2011) Vegetation and environment relationships in a Neotropical swamp forest in southeastern Brazil (Itirapina, SP). *Aquat Bot* 94:17-23. doi: 10.1016/j.aquabot.2010.10.001
- Terror VL, Sousa HC, Kozovits AR (2011) Produção, decomposição e qualidade nutricional da serapilheira foliar em uma floresta paludosa de altitude. *Acta Bot Bras* 25: 113-121. doi: 10.1590/S0102-33062011000100014
- Tinya F, Márialigeti S, Király I, Németh B, Ódor P (2009) The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Órség, Western Hungary. *Plant Ecol* 204: 69-81. doi: 10.1007/s11258-008-9566-z
- Toniato MTZ, Leitão-Filho HF, Rodrigues RR (1998) Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Rev Bras Bot* 21: 197-210. doi: 10.1590/S0100-84041998000200012
- Urquhart GR (2004) Flood-tolerance and flood-escape mechanisms for seeds and seedlings of common swamp trees of Central America. *Tropical Ecology* 45: 197-208
- Vockenhuber E, Scherber C, Langenbruch C, Meibner M, Seidel D, Tschardtke T (2011) Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest connected deciduous forest. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 13:111-119. doi: 10.1016/j.ppees.2011.02.004
- Whigham DF (2004) Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 583–621. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105708
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251
- Záchia RA, Waechter JL (2011) Diferenciação espacial de comunidades herbáceo-arbustivas em florestas costeiras do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul. *Pesquisas Botânica* 62:211-238
- Zar JH (1996) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey