



DIVERSIDADE BETA DE PLANTAS LENHOSAS EM ECÓTONO FLORESTAL DO BIOMA MATA ATLÂNTICA: FATORES CAUSAIS E A IMPORTÂNCIA DA ESCALA ESPACIAL

Letícia Dadalt¹

Fabiana Schneck¹; Eduardo Vélez¹; José Vicente - Silva¹; Clarissa Britz Hassdenteufel¹; Rita Rauber¹; Rodrigo Bergamin¹

1 - Programa de Pós - Graduação em Ecologia/Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Av. Bento Gonçalves, 9500. Porto Alegre, RS, Brasil. ldadalt@gmail.com

INTRODUÇÃO

A diversidade beta se refere à variação na composição e abundância de espécies entre locais dentro de determinada região (Whittaker 1960, 1972), sendo uma medida de dissimilaridade biológica entre ambientes. De acordo com Legendre *et al.*, (2005), as principais hipóteses levantadas na atualidade para explicar a origem da diversidade beta são (i) *a composição de espécies é uniforme ao longo de grandes áreas*, enfatizando o papel das interações biológicas e atuando como um modelo nulo, portanto, a diversidade beta é baixa; (ii) *a composição de espécies varia de modo aleatório e autocorrelacionado*, onde o papel da dispersão limitada pelo espaço é determinante dos padrões espaciais encontrados (teoria neutra de Hubbell (2001), onde todas as espécies são demograficamente e competitivamente iguais) e (iii) *a distribuição das espécies está relacionada a condições ambientais*, onde as paisagens são mosaicos e a composição de espécies é controlada por características ambientais do sítio. Ou seja, a diversidade beta em cada contexto, pode resultar da ação, em maior ou menor grau, de fatores ambientais, processos históricos e relações espaciais.

A partição aditiva da diversidade associada a delineamentos amostrais espacialmente aninhados permite identificar o comportamento da diversidade alfa e beta em diferentes escalas. (Lande 1996, Crist 2003). Nesta modalidade de partição a diversidade regional (gama γ) equivale à soma de dois componentes: (i) número de espécies encontradas em um sítio (diversidade alfa α) e (ii) substituição de espécies entre sítios (diversidade beta β). A vantagem desta abordagem é a possibilidade de comparar diretamente os valores de alfa e beta e suas variações em diferentes escalas de amostragem espacial (Gering & Crist 2002; Gering *et al.*, 2003).

O conhecimento sobre o *turnover* de espécies de plantas lenhosas em função da distância geográfica ainda é incipiente, especialmente em ecótonos de formações florestais com histórias evolutivas singulares. Do ponto de vista da con-

servação das espécies esta informação é fundamental, já que a dinâmica da substituição de espécies determina a diversidade em escalas maiores (Condit *et al.* 2002), constituindo uma informação fundamental para a tomada de decisão no planejamento de áreas protegidas.

OBJETIVOS

Nossos objetivos foram: (i) relacionar as variações na composição e abundância de espécies de plantas lenhosas a variáveis ambientais e espaciais e (ii) identificar padrões de diversidade alfa e beta em diferentes escalas espaciais, em uma região de ecótono florestal (Floresta Ombrófila Densa e Floresta Ombrófila Mista), no extremo sul do Bioma Mata Atlântica.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados

O estudo foi realizado no Centro de Pesquisas para Conservação da Natureza Pró - Mata (CPCN Pró - Mata), localizado no município de São Francisco de Paula, a 900m de altitude, no nordeste do Planalto Sul - riograndense (29° 27' S; 50° 08' W). Com uma área aproximada de 4.500 ha (Bertoletti & Teixeira 1995) contém três formações vegetacionais: Floresta Ombrófila Densa Montana (Mata Atlântica), Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária) e Campos.

Foram avaliadas a riqueza e a abundância de espécies lenhosas, a partir de unidades amostrais de 4m², sendo considerados todos os indivíduos com altura superior a 0,5m. Para avaliar a diversidade de espécies em diferentes escalas espaciais, adotou-se um delineamento amostral hierarquicamente aninhado, com quatro níveis. As parcelas foram distribuídas em três grandes blocos de fragmentos florestais,

distantes 3.000m entre si. O conjunto desses blocos caracteriza o nível 4. Cada bloco continha dois grupos de parcelas, distando 200m (nível 3). Dentro de cada um desses grupos as parcelas estavam organizadas em um par de sub - grupos, distantes 50m (nível 2), e, finalmente, dentro de cada sub - grupo haviam duas parcelas distantes 10m entre si, totalizando assim, 24 unidades amostrais (nível 1).

As variáveis ambientais avaliadas foram estratificação vertical da vegetação (adaptado de Pardini *et al.*, 2005) e cobertura do dossel, avaliada através do índice de área foliar médio (LAI), obtido a partir de fotografias hemisféricas analisadas no programa *Gap Light Analyzer* (Frazer *et al.*, 1999). Para verificar se o padrão de diversidade beta é influenciado pelo espaço foi gerada uma matriz de coordenadas geográficas (latitude, longitude) entre as unidades amostrais (parcelas).

Análise dos dados

Para diferenciar a influência exercida pelo ambiente daquela causada pela variação espacial, utilizamos a Análise de Correspondência Canônica parcial (pCCA) conforme proposto por Borcard *et al.*, (1992) e Legendre *et al.*, (2005). A pCCA particiona a variação dos dados bióticos em (a) variação causada por diferenças nas condições ambientais, (b) variação causada pela posição geográfica, (c) variação ambiental espacialmente estruturada, ou seja, a variação compartilhada por ambos componentes e (d) variação não explicada. A análise foi realizada utilizando o pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2008) disponível no ambiente R (The R Development Core Team 2008).

Para verificar o comportamento da substituição de espécies em função da escala espacial, foi realizada a partição aditiva da diversidade (Y), estimada com base nas 24 unidades amostrais, nos componentes α (riqueza média dentro de unidades amostrais) e β (riqueza média entre unidades amostrais). Avaliamos a significância das estimativas de diversidade observadas mediante o uso de um modelo nulo, gerado a partir de técnicas de aleatorização, com 10.000 repetições, baseada em indivíduos (Crist *et al.*, 2003). As análises foram feitas utilizando o aplicativo *Partition* (Veech & Crist 2007).

RESULTADOS

Foram encontrados 323 indivíduos pertencentes a 61 espécies. Dentre as espécies mais frequentes incluem - se *Calyptanthus grandifolia* (Myrtaceae), *Daphnopsis fasciculata* (Thymelaeaceae), *Ilex paraguariensis* (Aquifoliaceae), *Matayba elaeagnoides* (Sapindaceae), *Myrceugenia euosma* (Myrtaceae), *Myrcia retorta* (Myrtaceae), *Myrsine lorentziana* (Myrsinaceae), *Stilingia oppositifolia* (Euphorbiaceae) e *Tibouchina sellowiana* (Melastomataceae). Vinte e seis espécies estiveram representadas em apenas uma das parcelas. As espécies mais abundantes foram *Daphnopsis fasciculata*, *Myrceugenia euosma*, *Myrsine lorentziana*, *Psychotria leiocarpa* (Rubiaceae) e *Stilingia oppositifolia* representando, conjuntamente, 39,63% dos indivíduos amostrados.

A pCCA revelou que 43,04% da variação na composição e abundância das espécies foi explicada pela posição espacial das unidades amostrais. As condições ambientais, com

base nas variáveis mensuradas, explicaram apenas 7,94%, enquanto que a variação compartilhada por ambos componentes foi de 2,73%. O restante da variação, 46,28%, permaneceu não explicado.

A análise de partição aditiva da diversidade revelou um valor médio de 7,8 espécies para a diversidade alfa (α_1) e para a diversidade beta, uma variação média de 5 espécies entre as parcelas (nível 1: 10m). A diversidade beta nos demais níveis foi de 6,9 espécies no nível 2 (50m), 12 espécies no nível 3 (200 m) e 29,3 espécies no nível 4 (3.000m). O teste de significância revelou padrões distintos: a diversidade beta foi menor do que a esperada para uma distribuição ao acaso das espécies entre as parcelas e sub - grupos dos níveis 1 e 2 ($p < 0,001$); idêntica à do modelo nulo ($p=0,5351$) entre os grupos do nível 3; e maior do que a esperada ao acaso entre os blocos do nível 4 ($p < 0,001$).

Discussão

O *turnover* de espécies pode refletir processos determinísticos, como adaptações a mudanças no ambiente, ou pode ser resultado de limitações na dispersão, associadas a respostas tardias a mudanças climáticas, entre outros fatores históricos (Condit *et al.*, 2002). A alta porção de variação na diversidade beta explicada neste estudo pela variável espacial aponta para a segunda situação. Nossos resultados demonstraram que a variação espacial é o preditor que melhor explica as variações na composição e abundância de espécies lenhosas em área de contato Floresta Ombrófila Mista e Densa, ou seja, quanto mais distantes as parcelas, mais distintas elas são entre si. Assim, a partir de nossos dados, concluímos que a distribuição de plantas lenhosas na região de estudo é consistente com a hipótese de limitação de dispersão.

Apesar da grande diferença observada na porcentagem de explicabilidade dos componentes ambiental e espacial, é importante ressaltar que as medidas ambientais feitas foram limitadas. É possível que a medição de outras variáveis ambientais, tais como tipo de solo e declividade do terreno, aumentasse a variação explicada pelo ambiente. Assim, a variação que permaneceu não explicada, que também foi alta (46,28%), pode estar relacionada a variáveis ambientais não mensuradas ou ainda estar sendo determinada por processos da comunidade, como competição. (Legendre 2008). A grande porcentagem de variação não explicada tem sido comum em estudos com árvores em florestas tropicais (Duijvenvoorden *et al.*, 2002).

De fato, outros trabalhos que avaliaram o papel de variáveis ambientais e do espaço na diversidade beta de plantas lenhosas encontraram resultados semelhantes. Chust *et al.*, (2006), estudando espécies de árvores em uma floresta tropical no Panamá, observaram que 22% da variação florística foi explicada pelo espaço, enquanto 12% foi explicado exclusivamente pelas variáveis ambientais e 16% foi compartilhado. A maior parte da variação nos dados permaneceu não explicada (49%). Padrão semelhante foi observado em florestas temperadas da Ásia e América do Norte, para as quais Qian *et al.*, (2005) concluíram que o *turnover* de espécies está mais fortemente relacionado à distância geográfica que às condições ambientais. Assim, nossos resultados indicaram que também em formações florestais subtropicais as restrições espaciais são mais importantes que

fatores ambientais na determinação da diversidade beta de plantas lenhosas.

A área de estudo se encontra numa área elevada do Planalto Meridional, próxima a duas escarpas, onde a vegetação passa a ser composta predominantemente por espécies atlânticas. Dessa forma, em áreas mais próximas à encosta a colonização por espécies da vertente atlântica faz com que a composição seja diferenciada daquelas áreas mais interiorizadas no planalto, provavelmente contribuindo para o padrão encontrado de alta diversidade beta em áreas distantes 3.000 m entre si. As parcelas amostradas devem ter sido influenciadas por componente histórico - biológico, pois se encontravam a diferentes distâncias das escarpas.

Os valores de diversidade beta encontrados nos níveis 1 e 2, ambos abaixo do esperado pelo modelo nulo, indicam que o *turnover* de espécies não se expressa de forma significativa nesta escala, revelando que neste espectro não se identifica a ação do componente histórico - biológico já que somente a partir de 3.000m (nível 4) encontramos valores de diversidade beta acima do esperado ao acaso. Ou seja, o *turnover* de espécies passa a ocorrer de forma significativa nesta escala. Neste caso, o padrão observado parece indicar que o encontro de contingentes de espécies pertencentes a diferentes comunidades ecológicas (Floresta Ombrófila Densa e Floresta Ombrófila Mista) se expressa num mosaico heterogêneo de agregados de espécies de cada formação original, ao invés de uma interpenetração plena das espécies sobre o espaço geográfico, situação na qual a diversidade alfa seria elevada.

Do ponto de vista da conservação das espécies, o incremento da diversidade beta em função da distância espacial indica que estratégias de conservação *in situ* com esta finalidade devem abranger um mosaico de áreas com distâncias mínimas entre si acima de 3.000 m (escala com maior diversidade beta) como forma de maximizar a riqueza de espécies por unidade de área conservada e minimizar a redundância na composição de espécies.

CONCLUSÃO

A variação espacial é o preditor que melhor explica as variações na composição e abundância de espécies lenhosas em área de contato Floresta Ombrófila Mista e Densa, ou seja, quanto mais distantes as parcelas, mais distintas elas são entre si.

Agradecimentos

A Adriano Melo, Leandro Duarte, Tiago DeMarchi e ao PPG - Ecologia - UFRGS.

REFERÊNCIAS

Bertoletti, J.J., Teixeira, M.B. Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró Mata. Termo de Referência. Divulgações do Museu de Ciências e Tecnologia-UBEA/PUCRS, no 2, EDIPUCRS, Porto Alegre. 1995.

Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73: 1045 - 1055, 1992.

Chust, G., Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Lao, S., Pérez, R. Determinants and spatial modeling of tree beta - diversity in a tropical forest landscape in Panama. *J. Veg. Sci.*, 17: 83 - 92, 2006.

Condit, R., Pitman, N., Leigh Jr., E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Núñez, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller - Landau, H.C., Losos E., Hubbell, S.P. Beta - diversity in tropical forest trees. *Science*, 295: 666 - 668, 2002.

Crist, T.O., Veech, J.A., Gering, J.C., Summerville, K.S. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β and γ diversity. *Am. Nat.*, 162: 734 - 743, 2003.

Duivenvoorden, J.F., Svenning, J.C., Wright, S.J. Beta diversity in tropical forests. *Science*, 295: 636 - 637, 2002.

Frazer, G.W., Canham, C.D., Laertzman, K.P. *Gap Ligth Analyzer (GLA), Version 2.0: imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs*. Simon Fraser University and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, 1999.

Gering, J.C., Crist, T.O. The alpha - beta - regional relationship: providing new insights into local - regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecol. Lett.*, 5: 433 - 444, 2002.

Gering, J.C., Crist, T.O., Veech, J.A. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation biodiversity. *Conserv. Biol.*, 17: 488 - 499, 2003.

Hubbell, S.P. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 2001.

Lande, R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76: 5 - 13, 1996.

Legendre, P. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *J. Plant Ecol.*, 1: 3 - 8, 2008.

Legendre, P., Borcard, D., Peres - Neto, P.R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecol. Monogr.*, 75: 435 - 450, 2005.

Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens. M.H., Wagner, H. *vegan: Community Ecology Package version 1.15 - 1*. <http://cran.r-project.org/>. 2008.

Pardini, R., Souza, S.M., Braga - Neto, R., Metzger, J.P. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biol. Conserv.*, 124: 253 - 266, 2005.

Qian, H., Ricklefs, R.E., White, P.S. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecol. Lett.*, 8: 15 - 22, 2005.

The R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. ISBN 3 - 900051 - 07 - 0, URL <http://www.R-project.org>. 2008.

Veech, J.A., Crist, T.O. *Partition: software for the additive partitioning of species diversity*. URL <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>. 2007.

Whittaker, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, 30: 279 - 338, 1960.

Whittaker, R. H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213 - 251, 1972.