

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**ANA MARIA DA SILVA**

**Respostas da vegetação do sub-bosque em Floresta Ombrófila e Estacional  
no Nordeste do Brasil**

**RECIFE**  
**2018**

**ANA MARIA DA SILVA**

**Respostas da vegetação do sub-bosque em Floresta Ombrófila e Estacional  
no Nordeste do Brasil**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Botânica da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutora.

**Orientadora: Elba Maria Nogueira Ferraz**

**Coorientadora: Elcida de Lima Araújo**

**RECIFE  
2018**

ANA MARIA DA SILVA

Respostas da vegetação do sub-bosque em Floresta Ombrófila e Estacional no Nordeste do  
Brasil

Tese defendida e \_\_\_\_\_ pela banca examinadora em 28/02/2018.

Orientadora:

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Elba Maria Nogueira Ferraz  
Instituto Federal de Pernambuco – IFPE

Examinadores:

---

Prof.<sup>o</sup> Dr.<sup>o</sup> Kléber Andrade da Silva (Titular)  
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Suzene Izídio da Silva (Titular)  
Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE

---

Dr.<sup>a</sup> Tassiane Novacosque Feitosa Guerra (Titular)  
Agência Estadual de Meio Ambiente – CPRH

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Josiene Maria Falcão Fraga dos Santos (Titular)  
Universidade Estadual de Alagoas - UNEAL

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Danielle Melo dos Santos (Suplente)  
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Margareth Ferreira Sales (Suplente)  
Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFPE

RECIFE  
2018

*À minha mãe Izaura por todo o apoio e amor incondicional em todos os momentos, principalmente nos de incerteza, dessa jornada que está apenas nos primeiros passos.*

**DEDICO**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus e a tudo que é sagrado pela inspiração e pelo sentido existencial.

Em especial a preciosidade da minha vida, Izaura Ana, pelo exemplo de vida ética e de sabedoria verdadeira. Por sempre estar ao meu lado nos momentos difíceis, apoiando e incentivando. Gratidão infinita! Eu te amo mãe!

O que dizer quando um ser dotado de sabedoria verdadeira, bondade, amor e luz entra na sua vida?! Gratidão, gratidão, gratidão... Elhane Gomes, muito obrigada por essa amizade verdadeira e por tudo que você fez e faz por mim. Eternamente grata!

Agradeço a todos meus amigos, amigas e familiares. Amo vocês!

Em especial a minha orientadora, a Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Elba Ferraz, que ao longo de todos esses anos de orientação acreditou no meu potencial e contribuiu com sua sabedoria, experiência e amor para o meu desenvolvimento pessoal e profissional.

À Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Elcida de Lima Araújo pela co-orientação e pelas contribuições para a melhoria do meu trabalho.

Ao amigo Graciliano Galdino pelo auxílio em algumas análises estatísticas e ensinamentos a cerca do programa R estatístico.

Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela concessão da bolsa de estudo.

Agradeço a Universidade Federal Rural de Pernambuco e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica – PPGB. Às coordenadoras do PPGB, professoras Teresa Buriel e Ana Virgínia, por toda assistência e atenção prestada a opinião dos alunos e dedicação na construção de melhorias para o programa. A Cynara Leleu pela simpatia, atenção e ótimo atendimento. A todos professores, professoras e colegas do PPGB pelo compartilhamento de conhecimentos ao longo dessa jornada.

Aos Drs Kléber Andrade da Silva, Suzene Izídio da Silva, Tassiane Novacosque Feitosa Guerra, Josiene Maria Falcão Fraga dos Santos, Danielle Melo dos Santos e Margareth Ferreira Sales pelas críticas e sugestões que contribuíram para o aperfeiçoamento desta tese.

Ao Sr. Paulo Martins, gestor do Refúgio de Vida Silvestre Mata do Toró, por aprovar o projeto, disponibilizar o espaço para realização da pesquisa e toda atenção prestada. E a todos funcionários e funcionárias, de modo especial a Maria e Cilene pelo recepcionamento e amizade, seu Regis e seu Didi pelo acompanhamento nas atividades de campo e presteza nos auxílios.

À Agência Estadual de Meio Ambiente (CPRH) por aprovar o projeto e disponibilizar a Refúgio de vida silvestre matas do sistema gurjaú para o desenvolvimento da pesquisa. Em

especial aos funcionários Fábio Amorim, pelo acompanhamento nas atividades de campo e boa vontade em ajudar no que fosse necessário, e Elaine Braz pelo recepcionamento e atenção prestada.

**MUITÍSSIMO OBRIGADA!**

O melhor acaba sempre acontecendo e o futuro é melhor do que qualquer passado.

Chiara Lubich

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS</b>	x
<b>LISTA DE TABELAS</b>	xii
<b>RESUMO</b>	xiii
<b>ABSTRACT</b>	xv
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	17
<b>2. REVISÃO DE LITERATURA</b>	18
2.1 Comunidade vegetal do sub-bosque florestal	18
2.3 Heterogeneidade ambiental: variações pluviométrica, edáfica e luminosa	20
2.3.1 Respostas da vegetação do sub-bosque às variáveis ambientais	22
<b>3. REFERÊNCIAS</b>	27
<b>4. CAPÍTULO I</b>	
Fatores ambientais são preditores de variação da diversidade, abundância e composição do sub-bosque entre florestas tropicais úmidas?	35
Resumo	37
Introdução	38
Materiais e Métodos	39
Resultados	43
Discussão	45
Considerações finais	48
Referências	49
<b>5. CAPÍTULO II</b>	
Respostas das espécies herbáceas às variáveis ambientais em florestas tropicais úmidas	65
Resumo	67
Introdução	68
Materiais e Métodos	69
Resultados	72
Discussão	74
Referências	77
<b>6. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	89
<b>7. ANEXOS</b>	90

<i>I – Normas da Revista Plant Ecology</i> (Link)	90
<i>II – Normas da Revista Journal of Ecology</i> (Link)	90

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo I

	Pág.
Figura 1. Mapa de localização do fragmento de Floresta Semidecidual no Refúgio de Vida Silvestre Mata do Toró e da Floresta Ombrófila no Refúgio de Vida Silvestre Matas do Sistema Gurjaú, Pernambuco.	59
Figura 2. A: distribuição da precipitação mensal e da média anual no ano de 2015 para os fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual estudados, Pernambuco, Nordeste, Brasil. B: distribuição mensal da média de precipitação (série histórica 2000/2016) nas Florestas Ombrófila (Posto: Cabo-Barragem de Gurjaú; Cód. do Posto:490) e Semidecidual (Posto: São Lourenço da Mata-Tapacurá; Cód. do Posto:267) estudadas. Fonte: Agência Pernambucana de Águas e Clima (APAC 2016).	60
Figura 3. Rank Abundance Distribution (RAD) da abundância das espécies comuns a Floresta Ombrófila e a Floresta Semidecidual estudadas, Pernambuco, Nordeste, Brasil.	61
Figura 4. Escores das amostras, obtidas através da Análise de Componente Principal (PCA) a partir de uma matriz quantitativa de variáveis do solo por parcela em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.	62
Figura 5. Escalonamento multidimensional não métrico baseado no coeficiente de similaridade de espécies Bray-Curtis (entre floresta ombrófila e floresta semidecidual) na floresta atlântica, Recife, PE.	63
Figura 6. Escores das amostras, obtidas através da Análise de Componente Principal (PCA) a partir de uma matriz quantitativa de variáveis do solo, abertura do dossel e incidência luminosa, por parcela em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.	64

## Capítulo II

	Pág.
Figura 1. Mapa de localização do fragmento de Floresta Semidecidual no Refúgio de Vida Silvestre Mata do Toró e da Floresta Ombrófila no Refúgio de Vida Silvestre Matas do Sistema Gurjaú, Pernambuco.	85
Figura 2. Escalonamento multidimensional não métrico baseado na distância de dissimilaridade de Bray-Curtis para a floresta ombrófila, Pernambuco, Brasil. Linha azul - vetores ambientais ajustados mostraram correlações no plano de ordenação com significância para pH, Na e K ( $p < 0,01$ ). ph = potencial hidrogeniônico; na = sódio; k = potássio; P1, P2...= número das parcelas, <u>1</u> = grupo 1; <u>2</u> = grupo 2, <u>3</u> = grupo 3 e <u>4</u> = grupo 4. As espécies são identificadas por pseudônimos, os nomes científicos das espécies encontram-se listados na Tabela 2.	86
Figura 3. Escalonamento multidimensional não métrico (baseado na distância de dissimilaridade de Bray-Curtis) para floresta semidecidual, Pernambuco, Brasil. Vetores ambientais ajustados mostraram correlações no plano de ordenação com significância para pH, Mg, H+Al, MO e CO ( $p < 0,01$ ). Potencial hidrogeniônico (pH), magnésio (Mg), acidez potencial (H+Al), matéria orgânica (MO) e carbono orgânico (CO). P1, P2...= número das parcelas, <u>1</u> = grupo 1; <u>2</u> = grupo 2. As espécies são identificadas por pseudônimos, os nomes científicos das espécies encontram-se listados na tabela 3.	87
Figura 4. Diversidade de herbáceas na floresta ombrófila (círculo) e semidecidual (triângulo), Pernambuco, Brasil.	88

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo I

	Pág.
Tabela 1. Valores mínimos (Mín), médios (Méd.) e máximos (Máx.) das características dos solos por parcela em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.	54
Tabela 2. Resultado da Análise de Covariância (ANCOVA) considerando o efeito do tipo de floresta e das características do solo sobre a diversidade do sub-bosque em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.	55
Tabela 3. Resultado da Análise de Covariância (ANCOVA) considerando o efeito do tipo de floresta e das características do solo sobre as densidades populacionais médias do sub-bosque em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.	56
Tabela 4. Valores mínimos (Mín), médios (Méd.) e máximos (Máx.) de abertura do dossel e da incidência luminosa por parcela em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.	57
Tabela 5. “Tabela de Loadings”, obtidas através da Análise de Componente Principal (PCA) a partir de uma matriz quantitativa de variáveis do solo em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.	58

### Capítulo II

	Pág.
Tabela 1. Rank do conjunto de espécies indicadoras da floresta ombrófila e semidecidual, Pernambuco, Brasil.	82
Tabela 2. Legenda dos pseudônimos das espécies herbáceas visualizadas na análise NMDS + envfit da floresta ombrófila, Pernambuco, Brasil.	83
Tabela 3. Legenda dos pseudônimos das espécies herbáceas visualizadas na análise NMDS + envfit da floresta semidecidual, Pernambuco, Brasil.	84

**Silva, Ana Maria;** Dr.; Universidade Federal Rural de Pernambuco; fevereiro, 2018; *Respostas da vegetação do sub-bosque em floresta ombrófila e estacional no Nordeste do Brasil*. Elba Maria Nogueira Ferraz, Elcida de Lima Araújo.

## RESUMO

O sub-bosque é um estrato da vegetação que contribui de maneira fundamental para a biodiversidade das florestas tropicais úmidas, sendo de extrema importância para o estabelecimento e desenvolvimento das espécies que irão compor os demais estratos da floresta, ao mesmo tempo que se apresenta muito sensível as variações ambientais presentes entre e dentro das florestas. Dessa forma, o presente estudo buscou avaliar as respostas florísticas e estruturais do sub-bosque em resposta à heterogeneidade ambiental em dois fragmentos de floresta atlântica, sendo um de floresta ombrófila e outro semidecidual, situados em terras baixa e com temperaturas semelhantes. Em cada floresta foram instaladas 25 parcelas de 20x20m, equidistantes em 25m, distribuídas em cinco transectos. Foram amostrados em cada parcela todos os indivíduos do sub-bosque, mensuradas abertura do dossel e incidência luminosa e coletadas amostras do solo. Os dados de vegetação e dos fatores ambientais foram submetidos a análises estatísticas, a citar: Análise de Covariância (ANCOVA); Análise de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS); Análise de similaridade (ANOSIM) com 999 permutações; Análise de Componentes Principais (PCA); Análise Hill number; e Análise de espécies indicadoras e a Análise de escalonamento multidimensional não métrico em conjunto com a Análise envfit, todas implementadas no programa estatístico R 3.3.2. A floresta ombrófila apresentou maior diversidade e equabilidade que a semidecidual, enquanto as populações mais abundantes ocorreram nesta última. A riqueza de espécies entre as florestas avaliadas não apresentou diferença significativa. As duas florestas apresentam composição florística do sub-bosque bastante distintas, que certamente, variaram em função do tipo de floresta e das variáveis de solo e luz. A diversidade de herbáceas entre as florestas não apresentou diferença significativa. Para cada floresta (ombrófila e semidecidual) formou-se um grupo de espécies indicadoras que se relacionaram com o tipo florestal. Em ambas as florestas, a riqueza de espécies herbáceas e a abundância foram significativamente relacionadas aos fatores edáficos, e estes podem determinar a ocorrência destas espécies. No geral, este estudo contribuiu para ampliação do conhecimento sobre a dinâmica natural do sub-bosque ao demonstrar como esse estrato da floresta varia em função da heterogeneidade espacial, indicando causas implícitas do seu comportamento. Assim, este conhecimento vem colaborar com a otimização de ações voltadas para a conservação dos fragmentos de florestas tropicais úmidas. Visto que, as respostas da vegetação de sub-bosque (ervas e arbustos) frente a

heterogeneidade ambiental do ecossistema podem indicar as condições básicas necessárias para o crescimento, desenvolvimento e composição deste componente em determinados locais.

**Palavras chave:** floresta atlântica, diversidade, herbáceas, arbustos, heterogeneidade ambiental

**Silva, Ana Maria;** Dr.; Universidade Federal Rural de Pernambuco; fevereiro, 2018; *Responses of understorey vegetation in ombrophilous and seasonal forest in northeastern Brazil*. Elba Maria Nogueira Ferraz, Elcida de Lima Araújo.

### ABSTRACT

The understorey is a stratum of the forest that contributes fundamentally to the biodiversity of the tropical forests, being of extreme importance for the establishment and development of the species that will compose the other strata of the forest. Thus, the present study sought to evaluate the floristic and structural responses of the understorey in response to environmental heterogeneity in two forest fragments, one of which is an ombrophilous forest and the other semideciduous forest, located in lowland and similar temperatures. In each forest, 25 plots of 20x20m, equidistant from 25m, were distributed in five transects. In each plot were sampled all the individuals of the understorey, measuring the canopy opening and light incidence and collected soil samples. The vegetation data and the environmental factors were submitted to statistical analysis to quote: Covariance Analysis (ANCOVA); non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS); similarity analysis (ANOSIM) with 999 permutations; Principal Component Analysis (PCA); Hill number analysis; analysis of indicator species and non-metric multidimensional scaling in conjunction with the envfit analysis, all implemented in the statistical program R 3.3.2. The ombrophilous forest presented greater diversity and equability than the semideciduous, while the most abundant populations occurred in the latter. The species richness among the evaluated forests did not show a significant difference. The two forests have a quite distinct floristic composition of the understorey, which indeed varied according to the type of forest and the variables of soil and light. The herbaceous diversity among the forests did not present a significant difference. For each forest (ombrophilous and semideciduous) a group of indicator species was formed associated with the forest type. In both forests, the richness of herbaceous species and abundance were significantly related to edaphic factors, and these factors can determine the occurrence of these species. In general, this study contributed to increasing knowledge about the natural dynamics of the understorey by demonstrating how this forest stratum varies according to spatial heterogeneity, indicating implicit causes of its behavior. Thus, this knowledge comes to collaborate with the optimization of actions aimed at the conservation of fragments of tropical forests, since the responses of understory vegetation (herbs and shrubs) to an environmental heterogeneity of the ecosystem may indicate the basic conditions required for the growth, development, and composition of this component in specific locations.

**Keywords:** atlantic forest, diversity, herbaceous, shrub, environmental heterogeneity

## 1. INTRODUÇÃO

As espécies do sub-bosque são um componente importante da riqueza e diversidade de espécies nas florestas tropicais (GILLIAM, 2007; CARDOSO et al., 2009; SILVA-FILHO et al., 2013). No entanto, as avaliações da composição e da estrutura da vegetação em florestas tropicais, tem se restringido, em grande parte, ao estrato arbóreo adulto. Apenas nas últimas décadas tem se voltado a outros estratos da vegetação, principalmente o que inclui às plântulas e indivíduos jovens das espécies arbóreas, por representarem o potencial regenerativo da estrutura do estrato superior (OLIVEIRA et al., 2001; NETO et al., 2012). No geral, quando não ignorado, considera-se como sub-bosque da floresta atlântica os indivíduos regenerantes das espécies arbóreas, excluindo as espécies herbáceas, as subarbustivas e arbustivas. Desse modo, as formas de vida presentes no sub-bosque, embora sendo partícipes efetivas da fitofisionomia florestal, são pouco conhecidas (KOZERA, 2001).

A vegetação de sub-bosque forma um nicho ecológico de vital importância para o estabelecimento e desenvolvimento das espécies que irão constituir os demais estratos da floresta (OLIVEIRA; AMARAL, 2005). Além da contribuição em termos de riqueza para a floresta, as espécies do sub-bosque são sensíveis às variações ambientais e condições que vegetais de maior porte, geralmente, não manifestam reações, desta forma atuando como indicadoras da qualidade ambiental *in loco* (CITADINI-ZANETTE, 1984). Ademais o sub-bosque das florestas tropicais úmidas apresenta fauna diferente da encontrada no dossel, onde algumas espécies desse grupo biológico são restritas a esse estrato da vegetação e as plantas presentes nele constituem a maior fonte de recursos para esta biota (GENTRY, 1991).

Diversos estudos relatam a importância da heterogeneidade ambiental para formação dos padrões de distribuição e composição das características das comunidades do componente arbóreo (POTTS et al., 2004; GUNATILLEKE et al., 2006; ENGELBRECHT et al. 2007; JOHN et al., 2007). O componente do sub-bosque, até agora tem poucos estudos que evidenciem a relação das variações edafo-climáticas e de disponibilidade de luz com os padrões de distribuição e composição das espécies herbáceas, sub-arbustivas e arbustivas.

A maioria dos estudos sobre a dinâmica do sub-bosque estão pautados nos efeitos da fragmentação florestal sobre o componente (HONNAYI et al., 2005; HARPER et al. 2005; LIMA et al., 2015) e sobre a luminosidade decorrente de clareiras naturais e antrópicas (DENSLOW et al., 1990; DALLING et al. 2004). Também tem sido observado que o componente herbáceo e sub-lenhoso responde de forma mais específica à gradientes edáficos (RUOKOLAINEN e VORMISTO 2000; RUOKOLAINEN et al., 2002).

Dentro deste contexto, ainda há muito a se descobrir sobre a dinâmica do sub-bosque, a respeito de como se dá a distribuição das espécies e suas respostas à variação na disponibilidade de recursos. Contudo, a literatura indica que variáveis ambientais como sazonalidade climática, solo e luminosidade, desempenham um papel fundamental na estrutura e dinâmica das formações florestais (GENTRY, 1991; MARTINI, 2002; MARTINS; RODRIGUES, 2002; CARVALHO et al., 2005), em que as diferenças florístico-estruturais ocorrem ao longo de um gradiente, local ou regional, impondo ou não limitações às espécies, que se refletem na sua abundância e resulta em variações na vegetação (MARTINS, 2010).

Assim esse trabalho constitui mais um esforço para compreender: 1. as diferenças florístico-estruturais do sub-bosque em função da heterogeneidade ambiental; 2. a distribuição e abundância de herbáceas e arbustos relacionados a esta heterogeneidade; e 3. avaliar associações entre ervas e ambiente. Para tanto, foram selecionadas duas áreas de floresta tropical úmida, classificadas uma de ombrófila e a outra de semidecidual, ambas de terras baixas e com temperaturas semelhantes. A floresta ombrófila apresenta uma sazonalidade menos marcante que a semidecidual, a qual apresenta formação de clareiras decíduais, em resposta ao período seco, que propicia uma maior variação e disponibilidade de luz no sub-bosque da floresta.

Nesta perspectiva, buscou-se testar as seguintes hipóteses: que os fragmentos de floresta estudados apresentam diferença na composição do sub-bosque; que a floresta semidecidual apresenta maior abundância e menor riqueza e diversidade de espécies do sub-bosque quando comparada com a ombrófila; que a floresta ombrófila apresenta uma distribuição mais equilibrada na abundância das populações do sub bosque; que variações na disponibilidade de luz e de nutrientes do solo, em escalas de interior de fragmentos florestais, tende a contribuir para o aumento da abundância, riqueza e diversidade de espécies herbáceas; e que a partição do gradiente edáfico e de luz, mesmo quando a amplitude do gradiente é curta, pode determinar a ocorrência de espécies herbáceas.

Os resultados deste estudo foram abordados em dois capítulos: Capítulo I - Fatores ambientais são preditores de variação da diversidade, abundância e composição do sub-bosque entre florestas tropicais úmidas?; Capítulo II – Respostas das espécies herbáceas às variáveis ambientais em florestas tropicais úmidas.

## **2. REVISÃO DE LITERATURA**

### **2.1 Comunidade vegetal do sub-bosque florestal**

O estrato denominado sub-bosque é comumente definido como o mais baixo da floresta (SALLES; SCHIAVINI, 2007). O conceito de sub-bosque é bastante amplo, pois está representado pelo conjunto de todos os indivíduos de espécies arbustivas, subarbustiva e ervas terrícolas (SOUZA et al., 2009), bem como pequenas árvores, que durante seu ciclo de vida não alcançam o dossel (TABARELLI et al., 1993). Inclui-se também ao sub-bosque plântulas e indivíduos jovens do componente arbóreo do dossel, palmeiras e fetos arborescentes em processo de regeneração (OLIVEIRA et al., 2001). Em síntese, o sub-bosque é composto por todas as plantas que são típicas desse estrato, além daquelas que passam apenas uma fase de seu ciclo de vida nesse compartimento da floresta.

Para Finol (1971), as espécies que constituem o sub-bosque, propriamente dito, apresentam características próprias, que nunca chegam a ultrapassar o piso inferior, sendo pouco desenvolvidas em altura e muito tolerantes à sombra. Para tanto, o termo regeneração é utilizado por alguns autores para se referir aos indivíduos arbóreos jovens que ocupam temporariamente o sub-bosque da floresta, separando-os dos indivíduos típicos deste estrato (GROMBONE-GUARATINI, 1999).

As várias formas de vida vegetal que compõem o sub-bosque possuem importância vital para o estabelecimento e desenvolvimento das espécies que irão compor os demais estratos florestais (OLIVEIRA; AMARAL 2005). Apesar da importância que o sub-bosque possui, geralmente, os estudos de estrutura da vegetação em fragmentos de florestas tropicais, tem se restringido, em grande parte ao conjunto de árvores adultas que compõe o dossel destas florestas. E, somente mais recentemente, tem considerado outras classes de tamanho, principalmente às plântulas e indivíduos jovens do componente arbóreo (NETO et al., 2012). Desse modo, muitas espécies típicas do sub-bosque acabam não sendo registradas (ZICKEL, 1995), ocasionando uma lacuna no conhecimento da diversidade florística do sub-bosque em fragmentos de florestas tropicais úmidas (KOZERA, 2001).

A escassez de conhecimento do sub-bosque, quando comparado ao componente arbóreo, não é justificada, tendo em vista que as várias formas de vida vegetal que compõem o sub-bosque são tratadas com menor atenção ou mesmo ignoradas. Uma vez que para caracterizar e compreender a dinâmica florestal em toda sua complexidade, são necessários estudos relacionados à composição florística e à estrutura fitossociológica de todos os estratos da floresta, somente assim poderá ser realizadas comparações e determinar, de forma mais precisa, a riqueza de espécies das diferentes formações florestais (ANDRADE, 1992; KOZERA, 2001).

Vale ressaltar que espécies de sub-bosque podem interferir, mais diretamente, no estabelecimento e sobrevivência de plântulas de espécies do dossel (OLIVEIRA et al., 2001). Alguns levantamentos florísticos realizados no sub-bosque demonstram a efetiva contribuição

das espécies deste estrato para o aumento da riqueza das florestas tropicais úmidas, tanto em termos quantitativos quanto em formas de vida (MÜLLER; WAECHTER 2001; KOZERA et al., 2009; CITADINI-ZANETTE et al., 2011), bem como sua extrema importância ecológica para manutenção da floresta (OLIVEIRA; AMARAL 2005). Além disso, as diversas formas de vida presentes no sub-bosque destas florestas participam de forma efetiva na caracterização da fisionomia florestal (KOZERA, 2001).

A importância das espécies do sub-bosque estende-se também para as florestas secundárias, onde costuma apresentar elevada riqueza e diversidade (GOMES, 1998), contribuindo em número tanto quanto as espécies arbóreas, possuindo como diferencial a maior dependência da fauna devido à coexistência de diferentes grupos ecológicos (CARPANEZZI, 2005).

Estudo realizado em uma área de floresta estacional semidecidual mostrou que o componente arbustivo contribuiu para o aumento da riqueza de espécies vegetais, representando 14% desta riqueza (SANTOS; KINOSHITA, 2003). Como os autores incluíram apenas o componente arbustivo-arbóreo, provavelmente, se fosse considerada as demais formas de vida vegetal do sub-bosque, seria esperado um maior porcentual. Já, o estudo realizado por Souza (2009), em um fragmento de floresta ombrófila, que incluiu apenas o sub-bosque (arbustos, subarbustos e ervas terrícolas), apontou 40,5% de espécies arbustivas e 29,8% de ervas terrícolas, demonstrando a riqueza florística existente no sub-bosque, a qual foi atribuída principalmente aos fatores abióticos diferenciados observados no interior do fragmento.

Contudo, destaca-se que as florestas tropicais são consideradas as áreas mais ricas em espécies vegetais da Terra, não somente pelo fato de possuir maior número de espécies arbóreas que outras formações vegetais, mas também pela riqueza em espécies não arbóreas, principalmente epífitas e herbáceas terrícolas presentes no sub-bosque (GENTRY; DODSON, 1987). Diante do intenso processo de desmatamento contínuo e indiscriminado das florestas tropicais, ao lado da escassez de informações sobre as espécies que compõem o sub-bosque deste ecossistema, provavelmente muitas espécies podem ter desaparecido ou vir a desaparecer sem o conhecimento de sua existência.

### **2.3 Heterogeneidade ambiental: variações pluviométrica, edáfica e luminosa**

De modo geral, um ambiente heterogêneo, além de considerar a representatividade das diversas ações antrópicas que alteram a paisagem como um todo, é representado naturalmente pelas variações de relevo, topografia, solo, incidência luminosa, vegetação e pela dinâmica hidro-geomorfológica. Em uma escala menor, a heterogeneidade ambiental diz respeito à

distribuição irregular dos fatores bióticos (seres autótrofos e heterótrofos) e abióticos (água, luz, propriedades do solo, topografia e clima) presentes no ambiente no qual todos os seres vivos estão inseridos (STUEFER, 1996). Todos esses fatores e outras fontes de heterogeneidade (perturbações naturais e antrópicas) interagem dentro de um processo dinâmico de formação de um ambiente bastante variado (HUTCHINGS et al., 2000).

Sabe-se que a água constitui um fator essencial para existência da vida, uma vez que todos os seres vivos necessitam de uma determinada quantidade de água para realização de todos seus processos metabólicos. Sendo assim, todo ser vivo precisa manter seu suprimento de água próximo do normal, caso contrário morre (BRUNI, 1994).

É através do ciclo hidrológico que a água é disponibilizada para sua utilização pela biota do planeta. Já, o regime pluviométrico é responsável pela distribuição das chuvas em todas as regiões, onde cada região demonstra suas particularidades. A distribuição das chuvas não é uniforme, o que colabora com a variação ambiental, uma vez que este fator atua na formação e alteração do relevo, bem como no estabelecimento e desenvolvimento das espécies vegetais. Neste último caso, a variação nos totais de chuva dentro do mesmo domínio climático é fator indicativo de variações fisionômicas e de tipologias vegetacionais, uma vez que o número de meses secos atuará modificando não somente a composição e estrutura da vegetação, mas a deciduidade presente na vegetação, como exemplo da floresta atlântica em que se registra desde florestas ombrófilas até a estacionais semidecíduais e decíduais (ANDRADE-LIMA, 1960; VELOSO & GOES-FILHO, 1982; FERRAZ 2002).

Os eventos extremos de precipitação, como secas e enchentes, também alteram consideravelmente as características de uma dada região (NÓBREGA et al., 2015), como por exemplo, agem modificando a paisagem de determinados ecossistemas como no caso do Pantanal no período de cheia e da Caatinga no período de estiagem.

Quanto ao solo, são considerados cinco fatores que controlam as suas propriedades: tempo de constituição, material de origem, clima, topografia e biota (SOLLINS, 1998), e estes variam em toda a paisagem. Dentre estes, a topografia habitualmente corresponde às mudanças nas propriedades dos solos, no regime hídrico e na fertilidade (RODRIGUES et al., 2007). A microtopografia, por exemplo, permite que a drenagem, umidade e nutrientes do solo entre topo, encostas e áreas planas variem, geralmente, em cerca de dez metros (WRIGHT, 2002).

A variação do teor de nutrientes no solo ao longo dos gradientes ambientais está relacionada ao nível de umidade do solo, que apesar de não ser constante ao longo do ano, apresenta um comportamento previsível ligado às propriedades físicas do solo, topografia e distribuição de chuvas (VAN DEN BERG; OLIVEIRA-FILHO, 1999). Um estudo realizado por Dias et al. (2002), apontou que os teores de macro nutrientes sofrem efeito da sazonalidade,

onde alguns dos nutrientes analisados ocorreram em maiores quantidades nos meses de maior precipitação pluviométrica e outros apresentaram sazonalmente pouca variação.

Assim, como os fatores hídricos e edáficos a luminosidade também apresenta variação em termos de disponibilidade e intensidade no ambiente natural. Nas florestas, os diferentes valores de radiação que penetram nos diversos estratos da vegetação ocasionam alterações no seu microclima, interferindo na temperatura do ar e do solo e no nível de nutrientes no solo (HONNAYI et al., 2005). Esta radiação incidente na floresta apresenta variações espaciais e temporais (YANHONG; NAOKI, 1997), pois o dossel das florestas nativas quase sempre induz um ambiente heterogêneo resultante dos diferentes tamanhos de clareiras naturais, da abertura do dossel e dos diferentes arranjos espacial das folhagens, ou seja, da arquitetura de copas.

Em síntese, as paisagens naturais são compostas por diferentes tipos de unidades que podem ser consideradas homogêneas em relação aos seus componentes menos inconsistentes, e podem ser agrupadas em uma divisão espacial das características e composições heterogêneas (FERRETTI, 2010), onde cada divisão espacial possui características próprias e características que são comuns a outras divisões. Contudo, os seres vivos interagem e respondem às alterações ambientais sempre buscando encontrar condições adequadas para sua sobrevivência. Nessa perspectiva, para entendimento da ecologia das espécies vegetais tem havido um crescente interesse no estudo da significância da heterogeneidade ambiental, em pequena escala, como exemplo a de fragmentos. Já, que em escalas maiores com fins de entender o estabelecimento dos tipos vegetacionais existem várias classificações locais, regionais e mundiais.

### *2.3.1 Respostas da vegetação do sub-bosque às variáveis ambientais*

A dinâmica natural das florestas está totalmente condicionada as interações de fatores bióticos e abióticos envolvidos nos processos naturais e de desenvolvimento da floresta. Dessa forma, as comunidades florestais são dinâmicas e estão continuamente submetidas a mudanças na sua estrutura e composição florística em função de processos naturais que ocorrem em escalas temporal e espacial (WHITMORE, 1983). Estas mudanças produzem uma estrutura ambiental bastante heterogênea na disponibilidade de recursos, criando microhabitats específicos que podem atuar como fator diferencial no incremento ou exclusão do estabelecimento de espécies (DENSLOW, 1987), bem como flutuações no número populacional dentro da comunidade (RODRIGUES; GANDOLFI, 1996).

A heterogeneidade ambiental é apontada como um dos fatores determinísticos na coexistência de espécies em uma comunidade florestal, tornando a fitodiversidade um produto da interação de inúmeras variáveis sejam estas bióticas ou abióticas (MARTINS, 2010). Assim,

a manutenção da grande diversidade biológica apresentada pela floresta tropical pode ser atribuída a esta heterogeneidade (DENSLOW, 1987).

Contudo as variáveis ambientais desempenham um papel fundamental na estrutura e dinâmica das formações florestais, onde as diferenças florístico-estruturais ocorrem ao longo de um gradiente local ou regional, de variações ambientais impondo ou não limitações às espécies, que se refletem na sua abundância e resulta em variações na vegetação (MARTINS, 2010). Estudos apontam que o solo e a topografia são uma das principais variáveis ambientais responsáveis pelas variações encontradas em comunidades vegetais (CARVALHO et al., 2005).

Em relação à vegetação de sub-bosque, as espécies deste estrato são sensíveis às mudanças climáticas e edáficas naturais do sistema, às características do estrato arbóreo e às perturbações antrópicas sofrida pela comunidade, mostrando alterações na riqueza específica e na densidade populacional (MULLER; WAECHTER 2001).

Estudos indicam que em condições de sub-bosque as variáveis pedológicas possuem maior influência que a luminosidade na definição dos nichos ecológicos das espécies de plantas nas florestas tropicais (LIBERMAN et al., 1995; MEIRA-NETO et al., 2005). Na floresta amazônica, por exemplo, existem diferentes *sites* edáficos que abrigam diferentes comunidades de espécies, ou seja, existe uma forte relação entre solo e espécies vegetais (GENTRY 1981; TUOMISTO; RUOKOLAINEN 1994; TUOMISTO et al., 1995; TUOMISTO; POULSEN 1996), e existe uma tendência do agrupamento das espécies mais abundantes, desta floresta, ocorrer em relação às características do solo (LIMA, 2003).

As características edáficas, além de contribuir para o aumento do número de espécies de árvores, lianas e samambaias de florestas tropicais (GENTRY, 1988; YOUNG; LEÓN, 1989), também tende a contribuir com a riqueza de ervas. Como visto no estudo realizado por Poulsen et al. (1996), o qual indicou que a riqueza total de espécies herbáceas é em parte devido a heterogeneidade edáfica, em que o maior número de espécies foi registrado onde o solo muda de vermelho argiloso para um solo rico em húmus, e o aumento do número de espécies surge onde as espécies que ocorrem em solo drenado se encontram com as de solo úmido. Assim, observa-se que a composição de espécies do sub-bosque pode mudar em relação à qualidade do solo, de forma que espécies mais resistentes ocorram em solos pobres (COLEY et al., 1985).

Em geral, plantas de menor porte que as lenhosas apresentam um comportamento mais especializado ao longo dos gradientes edáficos (RUOKOLAINEN; VORMISTO 2000; RUOKOLAINEN et al., 2002). Este é o caso das samambaias que apresentam diferenças nítidas na sua composição entre solos argilosos e arenosos, e entre solos bem drenados e encharcados,

mesmo em distâncias curtas, expressando uma variação tanto da presença quanto da abundância de espécies (TUOMISTO et al., 1998).

Os solos de baixa fertilidade sustentam florestas de baixa riqueza, bem como florestas de alta riqueza, uma vez que muitos fatores podem agir para reduzir a riqueza de espécies, incluindo deficiência extrema de um determinado nutriente ou outra condição edáfica extrema, e a natureza e frequência de distúrbios. Embora as variáveis edáficas possam afetar as taxas de crescimento e a estrutura da comunidade, a disponibilidade de nutrientes pode explicar 70% da variância na riqueza de espécies (HUSTON, 1980). As propriedades do solo mais propensas a influenciar a composição das espécies em florestas tropicais de terras baixas são, em ordem decrescente de importância: disponibilidade de P, toxicidade de Al, drenagem, capacidade de retenção de água e disponibilidade de K, Ca e Mg (SOLLINS, 1998).

O pH é considerado um parâmetro do solo de extrema importância, uma vez que varia inversamente com a toxicidade de alumínio (determina a capacidade do solo em fornecer umidade, infiltração, drenagem e aeração) e diretamente com a disponibilidade de bases, especialmente abaixo de pH 5,3; tudo isso afeta fortemente as plantas (SOLLINS, 1998). Assim, este parâmetro do solo é um ótimo preditor de ocorrência de espécies (FALKENGREN-GRERUP, 1989; BRUELHEIDE; UDELHOVEN, 2005), pois interfere na disponibilidade de nutrientes, afetando, indiretamente, o desenvolvimento das espécies vegetais (RENDING; TAYLOR, 1989), e quando o pH apresenta-se ácido causa prejuízos diretos (SANSONOWICZ; SMITH, 1995; FURTINI NETO et al., 1999).

O fator hídrico atua elevando as taxas de incremento, recrutamento e crescimento de plântulas e dos indivíduos do estrato herbáceo-subarborescente, dessa forma a água é considerada um fator fundamental para a sobrevivência e crescimento dos indivíduos após o recrutamento (ZICKEL, 1995), período de maior susceptibilidade devido à maior pressão demográfica (OLIVEIRA et al., 2001). Entretanto, existem evidências que sugerem que o aumento da precipitação não aumenta as taxas de crescimento nas florestas úmidas, mas na verdade as diminui. Com exceção das florestas secas, a água raramente vai atuar como um fator limitante para florestas que chove mais de 2000mm por ano (HUSTON, 1980).

A vegetação de sub-bosque da floresta tropical, em consequência da limitação de luz, cresce lentamente e seu potencial reprodutivo é baixo, entretanto a distribuição, relativamente estável das chuvas nessas florestas permite uma alta taxa de sobrevivência (NIELS et al., 2003). Em condições de baixa disponibilidade de recursos, as plantas quando danificadas, priorizam responder através de mecanismos que lhes permitem sobreviver ao invés de mecanismos que salvaguardem a reprodução (NIELS et al., 2003). No ecossistema do Cerrado, durante a estação

seca, o estresse hídrico pode ter um grande impacto no crescimento das plântulas e muitas mudas podem perder totalmente as folhas ou ficar parcialmente desfolhada (FRANCO, 2005).

Nas florestas neotropicais a precipitação é fortemente correlacionada com a diversidade e organização das comunidades vegetais. Na maioria das vezes, os ambientes mais úmidos apresentam maior diversidade de espécies vegetais de todas as sinúsias (GENTRY, 1982). Em geral, as florestas tropicais secas, em termos de florística, são menos diversas e possuem menor estatura quando comparada as florestas tropicais úmidas, na qual existe uma correlação positiva entre riqueza de espécies e aumento de precipitação (MURPHY; LUGO, 1986; GENTRY, 1988).

Murphy e Lugo sugere que o limite de 1.600 mm de precipitação anual para separar florestas úmidas de secas (GENTRY, 1995) não parece ser adequado para as florestas de terras baixas, analisadas pelos autores, uma vez que a floresta estacional semidecidual apresenta riqueza de espécies similar àquelas das florestas mais úmidas, com algumas diferenças estruturais em termos de famílias e espécies.

A luminosidade é entendida como um fator extremamente importante para definir o desenvolvimento fisiológico e a distribuição das espécies do sub-bosque, ou seja, a intensidade luminosa interfere no comprimento das folhas, na distribuição e porte de algumas espécies ou no conjunto (KOZERA, 2001).

Alterações fisionômicas e estruturais do sub-bosque surgem como respostas secundárias ao aparecimento das bordas florestais, sobretudo representada pelo aumento da densidade e cobertura de arvoretas (OOSTERHORN; KAPPELLE, 2000; HARPER et al., 2005). Também são esperadas alterações na composição florística (OLIVEIRA; FELFILI, 2005) e o aumento do recrutamento de indivíduos próximos às bordas das florestas (LAURANCE et al., 1998).

Alguns estudos que abordam as formas de vida do sub-bosque em florestas tropicais úmidas mostram que, a luminosidade é o principal fator indutor da elevada diversidade, abundância, porte e cobertura das espécies deste estrato, principalmente, quando relacionado às espécies herbáceo-subarbustiva que se apresenta excepcionalmente maior em ambientes onde o dossel não é denso (MARTINI 2002; MARTINS; RODRIGUES, 2002; INÁCIO; JARENKOW, 2008; BULFE, 2008). Algumas florestas tropicais e subtropicais possuem espécies de árvores decíduas, que ao perderem as folhas permitem o surgimento de locais mais iluminados chamados de “clareiras de deciduidade” que são um tipo de clareiras cíclicas de extrema importância para a ecologia da regeneração dessas florestas (GANDOLFI, et al., 2009).

Nas florestas densas, principalmente aquelas formadas por árvores perenifólias, a menor influência de luz no ambiente do sub-bosque constitui um fator limitante para riqueza e

abundância de espécies herbáceas (Whittaker 1975, Braun-Blanquet 1979, Grime 1979). Geralmente, a cobertura vegetal do solo é inversamente proporcional à cobertura do dossel, desse modo existe uma tendência das florestas secas apresentarem maior abundância de espécies no seu sub-bosque do que as florestas úmidas (MURPHY; LUGO, 1986).

A penetração de luz direta e intermitente sobre o sub-bosque também é fundamental para a diversidade e densidade de plântulas e indivíduos jovens do componente arbóreo (BERNACCI, 1992; GANDOLFI et al., 1995; ALVES; METZGER, 2006), pois, desempenha um papel essencial na produtividade primária das espécies heliófilas que necessitam de luz quando apresentam-se em regeneração no sub-bosque de florestas densas (PINHEIRO, 2007).

Se o aumento do nível de luminosidade, sobre o estrato inferior da floresta, não for extremo este aumento impulsiona a regeneração de espécies tolerantes à sombra (MARTINS et al., 2008). Por outro lado, ambientes com severidade de luz podem criar condições abióticas adversas à germinação e estabelecimento de espécies de plântulas esciófilas (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001), tornando-se capaz de elevar as taxas de mortalidade (MARTINS et al., 2008). Contudo, a abertura do dossel é considerada benéfica para vegetação do sub-bosque, sobretudo pelo aumento do crescimento e da floração quando a luz deixa de ser um fator limitante (DENSLOW et al., 1990; DALLING et al., 2004).

Sugere-se, que a maior parte das espécies de sub-bosque, especialmente as de hábito herbáceo, das florestas tropicais dependem da abertura do dossel para crescer e reproduzir (SMITH, 1987). Enquanto, as espécies tolerantes a sombra, provavelmente, depende de períodos de dossel fechado para competição bem-sucedida frente às espécies que apresentem maior potencial de crescimento em ambientes de maior incidência luminosa (BRUNET et al., 1996). Por outro lado, a abertura natural de clareiras pode aumentar os níveis de luz acima dos que são tolerados por algumas espécies do sub-bosque, causando foto-inibição (BJORKMAN, 1981). De acordo com Denslow (1987) a variabilidade da disponibilidade de luz é um dos principais fatores que sustentam a alta riqueza local de espécies arbóreas em florestas tropicais.

Considerando a luz como fator principal, as espécies que permanecem no sub-bosque sombreado e ocorrem com maior densidade são aquelas que possuem adaptações para a incidência de luz sazonalmente mais baixa, enquanto as espécies que diminuem o número de indivíduos tendem a não possuir tais adaptações (BREWER, 1980). Na estação seca da floresta estacional semidecidual, período que ocorre a formação de “clareiras decíduais”, tende a persistir uma maior abundância de gramíneas que ocasionalmente se beneficiam de uma maior disponibilidade de luz (SOUZA; BATISTA, 2004).

Em síntese, conclui-se com esta revisão que diferentes fatores bióticos, relacionados notadamente com as características da vegetação dos estratos superiores da floresta, e abióticos

como os edáficos, climáticos e de incidência luminosa atuam controlando a dinâmica do sub-bosque. Entretanto, a ação desses fatores pode ser percebida em diferentes escalas, indo desde uma escala de paisagem, em que se compara e avalia as interferências destes fatores entre áreas, até a de variação espacial existente no interior de fragmentos florestais, em que se busca entender se a heterogeneidade ambiental está presente e se está é suficientemente forte para causar mudanças no sub-bosque como um todo ou em parte deste componente.

### 3. REFERÊNCIAS

ALVES, L.F.; METZGER, J.P. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na reserva florestal do Morro Grande, Cotia, SP. **Revista Biota Neotropica**, v. 6, n. 2, p. 1-26, 2006.

ANDRADE-LIMA, D. Estudos Fitogeográficos de Pernambuco. **Arquivos do Instituto de Pesquisas Agronômicas**, v. 5, p. 305-341, 1960.

ANDRADE, P.M. **Estrutura do estrato herbáceo de trechos da Reserva Biológica Mata do Jambreiro, Nova Lima, Minas Gerais**. 90 f. 1992. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.

BERNACCI, L.C. **Estudo Florístico e Fitossociológico de uma floresta no município de Campinas, com ênfase nos componentes herbáceo e arbustivo**. Dissertação Mestrado. Universidade de Campinas – Instituto de Biologia – Departamento de Botânica, São Paulo. p. 154, 1992.

BJORKMAN, O. Responses to different quantum flux densities. In: LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B.; ZIEGLER, H. (Org.). **Physiological plant ecology responses to the physical environment**, Berlin, Alemanha. 1981. p. 57-107.

BRAUN-BLANQUET, J. **Fitossociologia: bases para el estudio de las comunidades vegetales**. Madrid. 1979. 820 p.

BREWER, R. A half-century of changes in the herb layer of a climax deciduous forest in Michigan (Floresta Semidecidual). **Journal of Ecology**, vol. 68, no. 3, p. 823–832. Nov. 1980.

BRUELHEIDE, H.; UDELHOVEN, P. Correspondence of the fine-scale spatial variation in soil chemistry and the herb layer vegetation in beech forests. **Forest Ecology and Management**, v. 210, p. 205-223, 2005.

BRUNET, J.; FALKENGREN-GRERUP, U.; TYLER, G. Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests – effects of management and soil acidity during one decade. **Forest Ecology and Management**, v. 88, n. 3, p. 259-272. Nov. 1996.

BRUNI, J.C. A água e a vida. *Revista de Sociologia*, v. 5, n. 1, p. 53-65, 1994.

BULFE, N.M.J. **Dinâmica de clareiras originadas de exploração seletiva de uma floresta Estacional semidecidual na província de Misiones, Nordeste da Argentina.** (Dissertação Mestrado) Universidade Federal do Paraná, Curitiba. p. 71, 2008.

CARDOSO, D.B.O.S.; FRANÇA F.; NOVAIS J.S.; FERREIRA M.H.S.; SANTOS, R.M.; CARNEIRO, V.M.S.; GONÇALVES, J.M. Composição florística e análise fitogeográfica de uma floresta semidecídua na Bahia, Brasil. **Rodriguésia**, v. 60, n.4, p. 1055-1076, 2009.

CARPANEZZI, A.A. Fundamentos para a reabilitação de ecossistemas florestais. In: GALVÃO, A. P. M.; PORFÍRIO-DA-SILVA, V. (Ed.). **Restauração florestal: Fundamentos e estudo de caso.** Colombo: Embrapa Florestas, p. 27-45, 2005.

CARVALHO, D.A.; OLIVEIRA-FILHO, A.T.; VAN DEN BERG, E.; FONTES, M.A.L.; VILELA, E.A.; MARQUES, J.J.G. S.M. & CARVALHO, W.A.C. Variações florísticas e estruturais do componente arbóreo de uma floresta ombrófila alto-montana às margens do Rio Grande, Bocaina de Minas, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. v. 19, n.1, p. 91-109, 2005.

CITADINI-ZANETTE, V. Composição florística e fitossociológica da vegetação herbácea terrícola de uma mata de Torres, Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia**, Porto Alegre, v. 32, p. 23-62, 1984.

CITADINI-ZANETTE, V.; PEREIRA, J.L.; JARENKOW, J.A.; KLEIN, A.S.; SANTOS, R. Estrutura da sinúsia herbácea em Floresta Ombrófila Mista no Parque Nacional de Aparados da Serra, Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 9, n. 1, p. 56-63, 2011.

COLEY, P.D.; BRYANT, J.P.; CHAPIN, F.S. Resource Availability and Plant Antiherbivore Defens. **Science**, v. 230, p. 895-899, 1985.

DALLING, J.W.; WINTER, K.; HUBBELL, S.P. Variation in growth responses of neotropical pioneers to simulated forest gaps. **Functional Ecology**, vol.18, n.5, p. 725-736. Set./out. 2004.

DENSLOW, J.S. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**. n. 44, p. 432-451, 1987.

DENSLOW, J.S.; SCHULTZ, J.C.; VITOUSEK, P.M.; STRAIN, B.R. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. **Ecology**, vol. 71, n.1, p. 165-179. Fev. 1990.

DIAS, H. C. T.; et al. Variação temporal de nutrientes na serapilheira de um fragmento de floresta estacional semidecidual Montana em Lavras, MG. **CERNE**, vol. 8, n. 2, p. 001-017. 2002.

ENGELBRECHT, B.M.J.; COMITA, L.S.; CONDIT, R.; KURSAR, T.A.; TYREE, M.T.; TURNER, B.L.; HUBELL, S.P. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forest. **Nature**, v. 447, p. 80-82, 2007.

FALKENGREN-GRERUP, U. Effects of stemflow on beech Forest soils and vegetation in southern Sweden. **Journal of Applied Ecology**, v. 26, p. 341-352, 1989.

FERRAZ, E.M.N. (2002) Estudo Florístico e fitossociológico de um remanescente de Floresta ombrófila montana em Pernambuco, Nordeste do Brasil. Tese, Universidade Federal Rural de Pernambuco.

FERRETTI, O.E.; BELTRAME, A.V. **Análise da gestão e manejo das unidades de conservação (UC) e de outras áreas protegidas e a criação da reserva da biosfera em ambiente urbano (RBAU) na ilha de SC.** In: Encontro Nacional dos Geógrafos, 16., 2010, Porto Alegre. *Anais...* XVI Encontro Nacional dos Geógrafos. 2010.; São Paulo: AGB, 2010. v. 1.

FINOL, U.H. Nuevos parámetros a considerarse en el análisis estructural de las selvas vírgenes tropicales. **Revista Forestal Venezolana**, v. 14, n. 21, p. 29-49, 1971.

FRANCO, A.C. Biodiversidade de forma e função: implicações ecofisiológicas das estratégias de utilização de água, luz em plantas lenhosas do cerrado. In SCARIOT, A.; SOUZA-SILVA, J.C.; FELFILI, J.M. (Org.). *Cerrado: Ecologia, biodiversidade e conservação*, Brasília: Ministério do Meio Ambiente, p. 180-196. 2005.

FURTINI NETO, A.E.; REZENDE, A.V.; VALE, R.V.; FAQUIN, V.; FERNANDES, L.A. Acidez do solo, crescimento e nutrição mineral de algumas espécies arbóreas, na fase muda. **Cerne**, v. 5, p. 1-12, 1999.

GANDOLFI, S.; LEITÃO FILHO, H.F.; BEZERRA, C.L.F. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma floresta semidecídua no município de Guarulhos, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 55, p. 753-767, 1995.

GANDOLFI, S.; JOLY, C.A.; LEITÃO FILHO, H.F. Gaps of deciduousness: cyclical gaps in tropical forests. *Sci. Agric.*, 66:280-284, 2009.

GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R.R. “Recomposição de Florestas Nativas: Algumas Perspectivas Metodológicas para o Estado de São Paulo”. In Balensisiefer, M. (coord) *Recuperação de Áreas Degradadas Apostila do III Curso de Atualização. FUPEF. EFPR*, p.83-100, 1996.

GENTRY, A.H. Distributional patterns and na additional species of the *passiflora vitifolia* complex: Amazonian species diversity due to edaphically differentiated communities. **Plant Systematics and Evolution**, v. 137, p. 95-105, 1981.

GENTRY, A.H. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 75, n. 1, p. 1-34, 1988.

GENTRY, A.H.; DODSON, C. Contribution of nontrees to species richness of a Tropical rain forest. **Biotropica**, v. 19, n. 2, p. 149-156, 1987.

GILLIAN, F.S. The ecological significance of the herbaceous layer in Temperate forest ecosystems. **BioScience**, v. 57, p. 845–858, 2007.

GOMES, E.P.C. **Dinâmica do componente arbóreo de um trecho de mata em São Paulo, SP. 1998.** 124 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

GRIME, J.P. Plant strategies and vegetation processes. **Biologia Plantarum**, Nova Iorque, vol. 23, n.4, p. 254-254. Jul. 1979.

GROMBONE-GUARATINI, M.T. **Dinâmica de uma floresta estacional semidecidual: o banco, a chuva de sementes e o estrato de regeneração** (Tese Doutorado) Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas-SP, p. 159, 1999.

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

GUNATILLEKE, C.V.S.; GUNATILLEKE, I.A.U.N.; ESUFALI, S.; HARMS, K.E.; ASHTON, P.M.S.; BURSLEM, D.F.R.P.; ASHTON, P.S. Species-habitat associations in a Sri Lankan dipterocarp forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, n. 04, 371-384, 2006.

HARPER, K.A.; MACDONALD, E.; BURTON, P.J.; CHEN, J.; BROSOFSKE, K.D.; SAUNDERS, S.C.; EUSKIRCHEN, E.S.; ROBERTS, D.; JAITEH, M.S.; ESSEN, P. Edge Influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology**. v.19, n.3, p.768-782, 2005.

HONNAYI, O.; JACQUEMYN, H.; BOSSUYT, B.; HERMY, M. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species, **The new Phytologist**, v. 166, n. 3, p. 723-736, 2005.

HUSTON, M. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. **Journal of Biogeography**, v. 7, 147-157, 1980.

HUTCHINGS, M.J.; JOHN, E.A.; STEWART, A.J.A. The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity. **Cambridge University Press**. 433 p. 2000.

INÁCIO, C.D.; JARENKOW, J.A. Relação entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola e a cobertura do dossel em floresta estacional no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 31, n. 1, p. 41-51, 2008.

IVANAUSKAS, N.M.; ASSIS, M.C. **Formações Florestais no Sistema de Classificação da Vegetação Brasileira**. In: MARTINS, S.V. Ecologia de florestas tropicais do Brasil. UFV: Universidade Federal de Viçosa, p.107-140, 2012.

JOHN, R.; DALLING, J.W.; HARMS, K.E.; YAVITT, J.B.; STALLARD, R.F.; MIRABELLO, M.; HUBBELL, S.P.; VALENCIA, R.; NAVARRETE, H.; VALLEJO, M.; FOSTER, R.B. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n.3, p. 864-9, 2007.

KOZERA, C. **Composição florística e estrutura fitossociológica do estrato herbáceo-subarbustivo em duas áreas de floresta ombrófila densa, Paraná, Brasil**. Dissertação Mestrado. Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas. p. 175, 2001.

- KOZERA, C.; REODRIGUES, R.R.; DITTRICH, V.A.O. Composição florística do sub-bosque de uma floresta ombrófila densa montana, Morretes, PR, Brasil. **Revista Floresta**, v. 39, n. 2, p. 323-334, 2009.
- LAURANCE, W.F.; FERREIRA, L.V.; RANKIN-DE-MERONA, J.M.; LAURANCE S.G.; HUTCHINGS, R.G.; LOVEJOY, T.E. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. **Conservation Biology**. v. 12, n.2, p. 460-464, 1998.
- LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D.; PERALTA, R.; HARTSHORN, G. S. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at la selva, Costa Rica. **Journal of tropical Ecology**, v. 11, n. 2, p. 161-178, 1995.
- LIMA, J.A.S.; MENGUELLI, N.A.; GAZERL FILHO, A.B., PÉREZ, D.V. Agrupamento de espécies arbóreas de uma floresta tropical por características do solo. **Pesquisas Agropecuárias brasileiras**, v.38, n.1, p. 109-116, 2003.
- LIMA, P.B.; LIMA, L.F.; SANTOS, B.A.; TABARELLI, M.; ZICKEL, C.S. (2015) Altered herb assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v. 191, p. 588-595, 2015.
- MARTINI, A.M.Z. **Estrutura e composição da vegetação e chuva de sementes em sub-bosque, clareiras naturais e área perturbada por fogo em floresta tropical no sul da Bahia**. (Tese Doutorado) Universidade Estadual de Campinas - Instituto de Biologia, Campinas. p.153, 2002.
- MARTINS, R. **Composição e estrutura vegetacional em diferentes formações na floresta atlântica, Sul de Santa Catarina, Brasil**. Tese Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul – Instituto de Biociências. p. 148, 2010.
- MARTINS, S.V.; RODRIGUES, R.R. Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south–eastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 163, n.1, p. 1-12, 2002.
- MARTINS, S.V.; GLERIANI, J.M.; AMARAL, C.H.; RIBEIRO, T.M. Caracterização do dossel e do estrato de regeneração natural no sub-bosque e em clareiras de uma floresta estacional semidecidual no município de Viçosa, MG. **Revista Árvore**, v.32, n.4, p.759-767, 2008.
- MARTINS, S.V.; RODRIGUES, R.R.; GANDOLFI, S.; CALEGARI, L. **Sucessão ecológica: fundamentos e aplicações na restauração de ecossistemas florestais**. In: MARTINS, S.V. Ecologia de florestas tropicais do Brasil. UFV: Universidade Federal de Viçosa, p.21-52, 2012.
- MEIRA-NETO, J.A.A.; MARTINS, F.R.; SOUZA, A.L. Influencia da cobertura e do solo na composição florística do sub-bosque. **Acta Botanica Brasilica**. v. 19, n.3, p. 473-486, 2005.
- MÜLLER, S.C.; WAECHTER, J.L. Estrutura sinusal dos componentes herbáceo e arbustivo de uma floresta costeira subtropical. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, n. 4, p. 395-406, 2001.
- MURPHY, P.G.; LUGO, A.E. Ecology of tropical dry forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, p. 67-88, 1986.

NETO, A.M.; MARTINS, S.V.; SILVA, K.A.; GLERIANI, J.M. Estrato de regeneração natural de uma floresta restaurada com 40 anos. **Pesq. flor. Bras.**, Colombo, v.32, n.72, p. 409-420, 2012.

NIELS, A. P. R.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; ACKERLY, D. D. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. **Ecology – The Ecological Society Of America**, v.84, n.11, p. 2905-2918, 2003.

NÓBREGA, R.S. et al. Variabilidade temporal e espacial da precipitação pluviométrica em Pernambuco através de índices de extremos climáticos. **Revista Brasileira de Meteorologia**, São Paulo, v. 30, n. 2, p. 171-180, 2015.

OLIVEIRA, A.N.; AMARAL, I.L. Aspectos florísticos, fitossociológicos e ecológicos de um sub-bosque de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 35, n.1, p. 1-16, 2005.

OLIVEIRA, E.C.L.; FELFILI, J.M. Estrutura e dinâmica da regeneração natural de uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**. v.19, n. 4, p. 801-811, 2005.

OLIVEIRA, R.J.; MANTOVANI, W.; MELO, M.M.R.F. Estrutura do componente arbustivo-arbóreo da floresta atlântica de encosta, Peruíbe, SP. **Acta Botânica Brasílica**. v.15, n.3, p.391-412, 2001.

OSTERHORN, M. & KAPPELLE, M. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. **Forest Ecology and Management**. n. 7, p. 385-403, 2000.

PINHEIRO, M.P. **Variação sazonal no micro-clima do sub-bosque e seus efeitos no estabelecimento de mudas de *Ceasapinia echinata* Lam. e de *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze em floresta de encosta e cabruca no sul da Bahia Brasil** (Dissertação Mestrado) Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus. p. 74, 2007.

POTTS, M.D.; ASHTON, P.S.; KAUFMAN, L.S.; PLOTKIN, J.B. Habitat patterns in tropical rain forests: A comparison of 105 plots in Northwest Borneo. **Ecology**, v. 83, p. 2782-2797, 2002.

POULSEN, A.D. Species richness and density of ground herbs within a plot of lowland rain forest in north-west Borneo. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, p. 177-190, 1996.

RODRIGUES, L.A.; CARVALHO, D.A.; OLIVEIRA FILHO, A.T.; CURI, N. Efeitos de solos e topografia sobre a distribuição de espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual, em luminárias, MG. **Revista Árvore**, v.31, n.1, p.25-35, 2007.

RENDING, V.V; TAYLOR, H.M. **Principles of Soil-Plant Interrelationships**. New York, 275p. 1989.

RUOKOLAINEN, K.; VORMISTO, J. The most widespread Amazonian palms tend to be tall and habitat generalists. **Basic and Applied Ecology**, v. 1, p.97-108, 2000.

RUOKOLAINEN, K.; TUOMISTO, H.; VORMISTO, J.; PITMAN, N. Two biases in estimating range sizes of Amazonian plant species. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 935-942, 2002.

SALLES, J. C.; SCHIAVINI, I. Estrutura e composição do estrato de regeneração em um fragmento florestal urbano: implicações para a dinâmica e a conservação da comunidade arbórea. **Acta Botânica Brasílica**, v. 21, n. 1, p. 223-233, 2007.

SANSONOWICZ, C.; SMYTH, T.J. Effects of hydrogen on soybean root growth in a subsurface solution. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 30, p. 255-261, 1995.

SANTOS, K.; KINOSHITA, L.S. Flora arbustiva-arbórea do fragmento de floresta estacional Semidecidual do Ribeirão Cachoeira, Município de Campinas, SP. **Acta Botânica Brasílica**, v. 17, n.3, p. 325-341, 2003.

SILVA-FILHO, P.J.S.; SILVA, C.C.; FRANCO, F.P.; CAVALLI, J.; BERTHOLDO, L.M.; SCHIMITT, L.A.; ILHA, R.; MONDIN, C.A. Levantamento florístico de um fragmento de Floresta Ombrófila Densa no litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Biociência**, v. 11, n.2, p. 163-183, 2013.

SMITH, A.P. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. **Revista de Biología Tropical**, v. 35, p. 111-118, 1987.

SOLLINS, P. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? **Ecology**, v. 79, p. 23-30, 1998.

SOUZA, A.C.R.; ALMEIDA JR., E.B.; ZICKEL, C.S. Riqueza de espécies de sub-bosque em um fragmento florestal urbano, Pernambuco, Brasil. **Biotemas**, v. 22, n.3, p. 57-66, 2009.

SOUZA, F. M.; BATISTA, J.L.F. Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. **Forest Ecology and Management** v. 191, p. 185-200, 2004.

STUEFER, J.F.; KROON, H.; DURING, H.J. Exploitation of Environmental Heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. **Functional Ecology**, v. 10, n. 3, p. 328-334, 1996.

TABARELLI, M.; VILLANI, J.P. & MANTOVANI, W. Aspectos da sucessão secundária em floresta atlântica no Parque Estadual da Serra do Mar, SP. **Revista do Instituto Florestal**, v. 5, n.1, p. 99-112, 1993.

TUOMISTO, H.; POULSEN, A.D.; MORAN, R.C. Edaphic distribution of some species of fern genus *Adiantum* in Western Amazonia. **Biotropica**, v. 30, n. 3, p. 392-399, 1998.

TUOMISTO, H.; POULSEN, A.D. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forest. **Journal Biogeography**, v. 23, p. 283-293, 1996.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in the Amazonian rain forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 5, p. 25-34, 1994.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; KALLIOLA, R.; LINNA, A.; DANJOY, W.; RODRIGUEZ, Z. Dissecting Amazonian biodiversity. **Science**, v. 269, p. 63-66, 1995.

VAN DEN BERG, E.; OLIVEIRA-FILHO, A.T. Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. **Flora**, vol. 194, n. 3, p. 249-266, Jul. 1999.

VELOSO, H.P.; GÓES FILHO, L. Fitogeografia brasileira, classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical. Boletim Técnico, Série Vegetação 1. 1982.

WHITMORE, T.C. Secondary succession from seed in tropical rain forest. **Forestry Abstracts**. n. 44, p. 767-779, 1983.

WHITTAKER, R.H. **Communities and Ecosystems**. 2 ed. Londres, Reino Unido. 1975.

WRIGHT, J.S. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**, v. 130, n. 1, p. 1-14, 2002.

YANHONG, T.; NAOKI, K. A measuring system for characterizing spatial and temporal variation of photon flux density within plant canopies. **Forest Ecology and Management**, v. 97, n. 1, p. 85-90, 1997.

YOUNG, K.R.; LEÓN, B. Pteridophyte species diversity in central Peruvian Amazon: importance of edaphic specialization. **Brittonia**, v. 41, p. 388-395, 1989.

ZICKEL, C.S. **Fitossociologia e dinâmica do estrato herbáceo de dois fragmentos florestais do estado de São Paulo**. 1995. 62 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.

#### 4. CAPÍTULO I

FATORES AMBIENTAIS SÃO PREDITORES DE VARIAÇÃO DA DIVERSIDADE,  
ABUNDÂNCIA E COMPOSIÇÃO DO SUB-BOSQUE ENTRE FLORESTAS TROPICAIS  
ÚMIDAS?

Manuscrito a ser enviado para revista *Plant Ecology*

Fatores ambientais são preditores de variação da diversidade, abundância e composição do sub-bosque entre florestas tropicais úmidas?

Ana Maria da SILVA\*

Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manuel de Medeiros, Recife, Brasil

E-mail: [anamsnet@hotmail.com](mailto:anamsnet@hotmail.com)

Elba Maria Nogueira FERRAZ

Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Pernambuco, Avenida Professor Luiz Freire, 500, Recife, Brasil

E-mail: [elbanogueira08@gmail.com](mailto:elbanogueira08@gmail.com)

Elcida Lima ARAÚJO

Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manuel de Medeiros, Recife, Brasil

E-mail: [elcida.db@ufrpe.br](mailto:elcida.db@ufrpe.br)

\*Autor correspondente: [anamsnet@hotmail.com](mailto:anamsnet@hotmail.com)

## Resumo

1 – Para a compreensão da dinâmica florestal em toda sua complexidade se faz necessário considerar todos os estratos florestais que fazem parte desta dinâmica. Desse modo, conhecer o sub-bosque representa uma grande contribuição para compreender e determinar, de forma mais completa, a riqueza e estrutura de espécies das diferentes formações florestais.

2 – Com o intuito de avaliar se os fatores ambientais de incidência de luz, variáveis edáficas e condições climáticas entre florestas tropicais úmidas proporcionam diferenças na abundância, diversidade e composição de espécies do sub-bosque, selecionamos duas áreas de floresta de terras baixas, uma denominada de ombrófila e a outra de semidecidual, com temperaturas semelhantes e pertencentes ao mesmo domínio morfoclimático. Entretanto, a ombrófila apresenta sazonalidade menos pronunciada em comparação a semidecidual, que apresenta algumas espécies arbóreas com deciduidade foliar em resposta ao período seco mais prolongado, propiciando uma maior variação e disponibilidade de luz no sub-bosque da floresta.

3 – Em cada floresta foram instaladas 25 parcelas de 20x20m, equidistantes em 25m, distribuídas em cinco transectos. Foram amostrados em cada parcela todos os indivíduos do sub-bosque, mensuradas abertura do dossel e incidência luminosa e coletadas amostras do solo. Os dados de vegetação e dos fatores ambientais foram submetidos a análises estatísticas, a citar: Análise de Covariância (ANCOVA); Análise de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS); Análise de similaridade (ANOSIM) com 999 permutações e Análise de Componentes Principais (PCA), todas implementadas no programa estatístico R 3.3.2.

4 – A floresta ombrófila apresentou maior diversidade e equabilidade que a semidecidual, enquanto as populações mais abundantes ocorreram nesta última. A riqueza de espécies entre as florestas avaliadas não apresentou diferença significativa. As duas florestas apresentam composição florística do sub-bosque bastante distintas, que certamente, variaram em função do tipo de floresta e das variáveis de solo e luz.

5 – Em síntese, as análises sugerem que as plantas do sub-bosque de florestas tropicais úmidas apresentam fortes respostas as variações edáficas e da arquitetura das árvores do dossel presentes nos fragmentos florestais avaliadas. Estas respostas fazem parte da dinâmica natural destas florestas e não podem ser confundidas com as decorrentes de perturbações antrópicas, que às vezes são mais expressivas e mascaram o comportamento natural, que é esperado existir e que tem elevado valor para a conservação de áreas.

**Palavras-chave:** herbáceas, arbustos, incidência luminosa, variação edáfica

## **Introdução**

A vegetação de sub-bosque forma um nicho ecológico de vital importância para o estabelecimento e desenvolvimento das espécies que irão constituir os demais estratos da floresta (Oliveira e Amaral 2005). As espécies deste estrato são essenciais para compreender determinadas respostas às alterações ambientais, uma vez que são mais sensíveis às mudanças que ocorrem no meio, quando comparadas às espécies dos estratos superiores da floresta (Veblen et al. 1979; Poulsen et al. 1996; Turner et al. 1996).

Em relação às respostas das plantas às variações ambientais, existe um indicativo que no sub-bosque de florestas estacionais as ervas, palmeiras, epífitas e plântulas são escassas quando comparadas às florestas ombrófilas (Ivanauskas e Assis 2012). Em contrapartida, nas florestas ombrófilas a menor incidência de luz no sub-bosque, decorrente de um dossel denso formado por espécies arbóreas perenifólias, é um fator limitante da riqueza e abundância de espécies do sub-bosque dentro destas florestas (Whittaker 1975; Braun-Blanquet 1979; Kozera et al. 2009). Percebe-se que a cobertura do dossel tem efeitos significativos no ambiente do sub-bosque, propiciando uma dinâmica espacial bastante diversificada (Lemos-Filho et al. 2010), por favorecer ou não o desenvolvimento de determinados grupos biológicos.

Em relação às características edáficas, Coley et al. (1985) afirma que a composição de espécies do sub-bosque pode mudar em relação à qualidade do solo, de forma que espécies mais resistentes ocorram em solos pobres. E ao longo dos gradientes edáficos, geralmente, plantas de menor porte que as lenhosas apresentam um comportamento mais especializado (Ruokolainen e Vormisto 2000; Ruokolainen et al. 2002).

Os solos das florestas ombrófilas recebem maior aporte de nutrientes no período mais quente e chuvoso, mas a precipitação pluviométrica, bem distribuída ao longo do ano, contribui expressivamente para entrada de nutrientes no ecossistema (Van Den Berg e Oliveira-Filho 1999; Dias et al. 2002; Scheer e Mocoichinski 2009; Souza e Marques 2010), possibilitando uma maior fertilidade e estoque de nutrientes do solo.

As florestas semidecíduais possuem solos com baixa fertilidade e reduzida capacidade de retenção de água (Schlittler et al. 1993; Diniz et al. 1997; Martins e Rodrigues 1999; Broitel et al. 2002; Rodrigues et al. 2007). Diante do período de restrição hídrica que este tipo florestal apresenta, a disponibilidade de nutrientes e fertilidade do solo está assegurada pela quantidade e qualidade da serapilheira (Moraes et al. 1999; Poggiani e Monteiro 1990; Dias et al. 2002; Pinto et al. 2009), a qual apresenta uma renovação mais rápida, quando comparada à da floresta ombrófila, e concentra o estoque de nutrientes que são utilizados com mais eficiência pela vegetação (Diniz et al. 1997; Pinto et al. 2009).

Assim, como os fatores edáficos a luminosidade também apresenta variações espaciais e temporais (Yanhong e Naoki 1997), pois o dossel das florestas nativas proporciona um ambiente heterogêneo resultante dos diferentes tamanhos de clareiras naturais, do dossel ser mais ou menos fechado e dos diferentes arranjos espacial das folhagens, ou seja, da arquitetura de copas. Entre as florestas ombrófila e semidecidual, esta última apresenta uma maior entrada de luz decorrente da deciduidade foliar de algumas espécies que compõem o dossel (Martins e Rodrigues 2002; Gandolfi et al. 2009), bem como da presença de copas mais ralas que as da ombrófila.

Por sua vez, entender as diferenças florístico-estruturais do sub-bosque, decorrentes de variações edáficas e de luz e de diferentes tipos florestais pertencentes a mesma região fitogeográfica do domínio atlântico (Veloso et al. 1991), representa um avanço na compreensão da dinâmica deste estrato da vegetação. Dentro deste contexto, foram selecionadas duas áreas de floresta tropical úmida atlântica, uma denominada de ombrófila e a outra de semidecidual, ambas de terras baixas e com temperaturas semelhantes.

Tem-se como premissas que o tipo de floresta proporciona diferenças na composição e/ou estrutura do sub-bosque (Coley et al. 1985; Murphy e Lugo 1986); que maior disponibilidade de luz proporciona um aumento na abundância e diminuição da riqueza e diversidade de espécies do sub-bosque (Braun-Blanquet 1979; Grime 1979; Murphy e Lugo 1986); que a limitação de nutrientes no solo é um dos fatores responsáveis pela diminuição na riqueza e abundância de espécies vegetais (Schaefer et al. 2012; Bohlman et al. 2008). Buscou-se testar as seguintes hipóteses: Devido a diferença na intensidade da sazonalidade entre os tipos de florestas estudadas, estas apresentam dissemelhança na composição do sub-bosque; Devido a maior incidência de luz a floresta semidecidual apresenta maior abundância e menor riqueza e diversidade de espécies do sub-bosque quando comparada com a ombrófila; A floresta ombrófila, por apresentar a arquitetura do seu dossel mais fechada e possuir maior fertilidade do solo, apresenta maior riqueza e uma distribuição mais equilibrada na abundância das populações, conseqüentemente aumentando a diversidade e equabilidade da comunidade do sub-bosque quando comparada a da floresta semidecidual.

## **Materiais e métodos**

### *Área de estudo*

O presente estudo foi conduzido em duas áreas de floresta atlântica, sendo uma classificada de Floresta ombrófila de terras baixas e a outra de Floresta estacional semidecidual de terras baixas (aqui tratadas respectivamente como floresta ombrófila e floresta semidecidual), que distam cerca de 80 Km uma da outra. Adotou-se o sistema de classificação da vegetação do

IBGE, de Veloso et al. (1991), o qual considera as florestas estacionais tropicais (sazonalmente secas) ocorrendo basicamente em dois domínios florístico-vegetacionais: o amazônico e o atlântico. Esse último inclui desde florestas estacionais até ombrófilas.

O fragmento de Floresta Ombrófila avaliada localiza-se em um dos remanescentes florestais do Refúgio de vida silvestre matas do sistema gurjaú (RVS Gurjaú), PE, Brasil, nas coordenadas 8°14'0"S e 35°4'0"W (Figura 1). Trata-se de uma unidade de conservação de proteção integral, criada em 1987, com área total avaliada em 1.077,1 ha e altitude variando entre 80m e 130m (CPRH 2016). O solo predominante do fragmento é do tipo Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico, com Podzólico Vermelho-Amarelo Latossólico e Podzólico Vermelho-Amarelo Orto (CPRH 2015). O clima é do tipo As' (Köppen 1948). Considerando uma série temporal de 17 anos – 2000/2016, disponibilizada pela Agência Pernambucana de Águas e Clima (APAC 2016), a precipitação média anual para o período foi de 2.623 mm, com oito meses chuvosos (janeiro a agosto) e quatro meses secos (setembro a dezembro) (Figura 2). Foram considerados secos os meses que apresentaram precipitação inferior a 100 mm (Sánchez-Azofeifa et al. 2005). Apesar da ocorrência de meses secos a floresta ombrófila possui o aspecto fisionômico perenifólio. Uma vez que a alta precipitação, bem distribuída ao longo do ano e a alta umidade, ocasionadas pela influência das massas de ar vindas do litoral, compensa o período de baixa precipitação (Joly et al. 1991).

A Floresta Semidecidual avaliada está localizada no Refúgio de vida silvestre mata do toró, nas coordenadas 8°4'0"S e 35°11'0"W (Figura 1). Trata-se uma área de proteção ambiental, criada desde 1975, sob responsabilidade da Universidade Federal Rural de Pernambuco, com cerca de 80 ha e altitude de 102 m (Almeida 2012). Possui solos do tipo Argissolo Vermelho-Amarelo, Argissolo Amarelo e Latossolo Amarelo (Duarte et al. 2007). O clima é do tipo As' (Köppen 1948). Considerando a série temporal 2000/2016 (APAC 2016), a precipitação média anual para o período foi de 1.839 mm, com seis meses chuvosos (março a agosto) e seis meses secos (setembro a fevereiro) (meses com precipitação inferior a 100 mm) (Figura 2). Parte das espécies arbóreas do dossel das florestas semidecíduais responde ao período de menor precipitação do ano perdendo suas folhas, conseqüentemente ocorre uma maior variação e disponibilidade de luz incidente no sub-bosque da floresta (Gandolfi 2009).

Em relação ao *status* de conservação dos fragmentos selecionados para amostragem, ambos apresentam indivíduos remanescentes da floresta primária, de grande porte e sem indicativo de corte raso e/ou seletivo da vegetação, conforme observação *in loco*.

### *Amostragem da Vegetação*

No interior de cada fragmento foram instaladas 25 parcelas de 20x20 m (1ha), distribuídas em cinco transectos adjacentes de 200 m, cada um com cinco parcelas. Parcelas do mesmo transecto foram interespaçadas em 25 metros e entre transectos em 50 metros. Foram amostrados em cada parcela todos os indivíduos de samambaias, herbáceos e arbustivos, representando, desta forma, o que denominamos neste estudo de sub-bosque da floresta.

O material botânico coletado foi herborizado conforme técnicas usuais de preparação, secagem e montagem de exsiccatas (Rotta et al. 2008). As identificações taxonômicas foram realizadas através da comparação com exsiccatas depositadas nos Herbários Professor Vasconcelos Sobrinho – PEUFR da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Geraldo Mariz – UFP da Universidade Federal de Pernambuco e Dárdano de Andrade Lima do Instituto Agrônomo de Pernambuco, com o auxílio de chaves taxonômicas e literatura específica. Para Angiospermae, adotou-se o sistema de classificação Angiosperm Phylogeny Group IV (Byng et al. 2016), e para as Samambaias, utilizou-se a delimitação de Judd et al. (2009), sendo a nomenclatura de todas as espécies atualizada no banco de dados do Missouri Botanical Garden (Tropicos 2016). O levantamento florístico de ambas as florestas ocorreu no período chuvoso do ano de 2015. Apesar de ser um estudo estático, realizaram-se durante os anos de 2015 e 2016 coletas de material botânico fértil e visita às parcelas para verificar o aparecimento de novas espécies. Neste último caso, não teve novos registros.

### *Amostragem da incidência luminosa*

Para avaliar a entrada de luz nas florestas estudadas, a partir da abertura do dossel, foram realizadas fotografias hemisféricas com uma câmera digital (Nikon D610, 24.3 Mega pixel de resolução), acoplada a uma lente hemisférica “olho de peixe”, a aproximadamente 1,5 m de altura do solo no centro de cada parcela. Todas as fotografias foram tiradas no período seco, momento no qual parte das espécies arbóreas apresenta perda de folhas, resultando em maior variação e entrada de luz no sub-bosque das florestas. Para evitar que a incidência direta de iluminação prejudicasse a qualidade da análise computacional das fotografias, estas ocorreram até às 9 horas da manhã e no mesmo dia, em ambas as florestas.

### *Amostragem do Solo*

Foram coletadas amostras de solo nas duas florestas. Em cada parcela do levantamento da vegetação foram retiradas cinco amostras simples na profundidade de 0 a 20cm, uma no centro da parcela e quatro em cada ângulo (90°) da mesma. As amostras foram misturadas em um recipiente plástico limpo e homogeneizadas para obter uma amostra composta representativa,

constituída por um volume aproximado de 250 cm<sup>3</sup>, totalizando 25 amostras por área. As amostras compostas foram devidamente identificadas para que os resultados das análises do solo fossem relacionados com as respectivas parcelas. A análise química dos solos foi realizada no Laboratório de Química Ambiental dos Solos, do Departamento de Agronomia da Universidade Federal Rural de Pernambuco.

#### *Análise de dados*

A diferença na riqueza de espécies entre a floresta ombrófila e semidecidual foi verificada pela análise de variância de Kruskal-Wallis (Zar 1999). Como medida da diversidade foi utilizado o Índice de Shannon (H') e a equabilidade de Pielou (Brower e Zar 1984) para os dois fragmentos estudados. A diferença entre os valores de diversidade dos fragmentos foi avaliada através do test t de Hustcheson (Magurran 1988), e a da equabilidade foi avaliada através da análise *Compare diversities* do programa Past 1.79 (Hammer et al. 2001) no qual um pequeno valor de probabilidade ( $p < 0,01$ ) indica diferença significativa entre os valores de equabilidade.

Para comparar o efeito do tipo de floresta (variável independente com dois níveis: Semidecidual e Ombrófila) e das características do solo (variável independente contínua) sobre a diversidade, utilizou-se a Análise de Covariância (ANCOVA). Foram consideradas as seguintes variáveis do solo: cálcio (Ca), sódio (Na), fósforo (P), potássio (K), alumínio (Al), magnésio (Mg), potencial hidrogeniônico (pH), matéria orgânica (MO), carbono orgânico (CO) e acidez potencial (H+Al). Para remover variáveis correlacionadas foi calculado o fator de inflação de variância (VIF: variance inflation factor) e variáveis que tiveram valores de VIF maiores do que três foram removidas do modelo (Zuur et al. 2010). Para investigar os pressupostos dos modelos lineares, como normalidade de resíduos e homogeneidade de variância foi utilizado inspeção visual, conforme recomendação de Zuur et al. (2010). Os pressupostos foram respeitados com a ocorrência de três *outliers*. Mesmo com a remoção dos *outliers* os resultados foram mantidos.

Foi utilizado o mesmo modelo de ANCOVA, descrito acima, para analisar os efeitos das variáveis independentes (tipo de floresta e características do solo) sobre a abundância (número de indivíduos) média por parcela.

Com a finalidade de verificar o comportamento das distribuições de abundância das espécies registradas em ambas as florestas foi realizada a análise de Rank Abundance Distribution (RAD) (McGill et al. 2007; Chao et al. 2015).

A comparação da fertilidade do solo entre as florestas foi realizada por meio da Análise de Componentes Principais (PCA). Para cada floresta foi elaborada uma matriz quantitativa com os dados das variáveis do solo por parcela, citadas para a Análise de Covariância. Como as

escalas das variáveis são muito diferentes, os dados foram padronizados para média zero (0) e desvio padrão um (1) (Legendre e Legendre 2012).

Com o intuito de verificar se a composição de espécies do sub-bosque varia entre as florestas foi realizada uma análise de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS). Para a realização desta análise foi construída uma matriz binária (ausência/presença) com os valores de abundância das espécies de cada área. A partir desta matriz foi realizada uma análise de similaridade (ANOSIM) com 999 permutações da densidade das plantas e composição de espécies por parcela, utilizando-se como medida de distância o índice de Bray-Curtis. Este é um procedimento não métrico de permutação multivariada que verifica estatisticamente a significância dos grupos formados pelo NMDS. Esta análise gera um valor R Global baseado em uma matriz de dissimilaridade, onde valores próximos de 1 significa que os grupos são desiguais e valores próximos de 0 indicam que os grupos são bem semelhantes em composição e/ou tamanho das populações (Clarke 1993). Também foi realizada análise SIMPER, para detectar a contribuição das espécies dentro e entre os grupos evidenciados pela análise de agrupamento e representadas no método de ordenação NMDS (Clarke 1993).

Os percentuais de abertura do dossel e os valores de incidência da luminosidade por parcela de cada floresta foram adquiridos através de fotografias hemisféricas, as quais foram analisadas pelo programa GLA© 2.0 (Gap Light Analyzer), obtido gratuitamente, através do site: [http://www.rem.sfu.ca/forestry/downloads/gap\\_light\\_analyzer.htm](http://www.rem.sfu.ca/forestry/downloads/gap_light_analyzer.htm) da *School of Resource Environmental Management*.

Para avaliar o efeito das variáveis do solo (citados na ANCOVA) e incidência de luz (decorrente da abertura do dossel) foi realizada uma PCA para as duas florestas estudadas.

Todas as análises estatísticas foram implementadas no programa R 3.3.2 (R Development Core Team 2016) com os pacotes “ade4”, *stats* e *vegan* (Oksanen et al., 2011).

## **Resultados**

A abundância total foi de 5157 indivíduos na floresta ombrófila e de 9906 na semidecidual. Na floresta ombrófila foram registradas no sub-bosque 42 espécies herbáceas e 16 arbustivas e na semidecidual 39 herbáceas e 9 arbustivas. A riqueza de espécies do sub-bosque não diferiu ( $H = 1,05$ ;  $p > 0,0001$ ) entre as florestas estudadas. Os valores de diversidade e equabilidade foram respectivamente 2,82 nats/ind. e 0,69  $J$  na floresta ombrófila e 1,99 nats/ind. e 0,52  $J$  na semidecidual. O test t de Hutcheson demonstrou que os valores de diversidade diferiram entre os fragmentos estudados ( $t = 36,3$ ;  $v = 1354,4$ ;  $p < 0,0001$ ). A equabilidade seguiu a mesma tendência, apresentando valor significativamente maior na floresta ombrófila.

Na avaliação dos efeitos das variáveis tipo de floresta e características do solo sobre a diversidade e abundância populacional, verificou-se que os dois parâmetros diferiram entre os tipos de florestas, e foram relacionados a variação dos solos determinada pelos diferentes valores de Ca, Na e P (Tabelas 2 e 3).

As maiores abundâncias populacionais do sub-bosque ocorreram na floresta semidecidual, e a distribuição da abundância das espécies dos dois fragmentos mostrou-se bastante variada (Figura 3), notadamente para as três espécies de cada floresta que formaram populações mais abundantes, como *Raddia stolonifera*, *Psychotria ipecacunha* e *Stromanthe tonckate* para a floresta semidecidual e *R. stolonifera*, *P. ipecacunha* e *Heliconia psittacorum* para a floresta ombrófila.

A Análise de Componente Principal (PCA) indicou que existe uma variação bastante forte nas características dos solos das florestas, explicando 61,64% no eixo 1, demonstrando que os solos apresentam valores das variáveis bem diferentes (Figura 4). No Eixo 1 da PCA, observa-se que a floresta Ombrófila tem valores maiores de H+Al e Al e valores menores de pH, Mg e K. Inversamente, este eixo mostra que os solos da floresta Semidecidual tem altos valores de pH, Mg e K, e baixos valores de Al e H+Al. No eixo 2, as diferenças entre as florestas são menores (29,46%), porém, a variabilidade vertical indica que as parcelas com valores positivos no eixo 2 tem muito CO e MO, enquanto as parcelas com valores negativos possuem baixos valores (Tabela 5 e Figura 4).

A análise de ordenação (NMDS) evidenciou diferença na composição florística entre as florestas estudadas (estresse bi-dimensional de 0.14) (Figura 5). O teste de análise de similaridade (ANOSIM) revelou que as amostras possuem conjunto florísticos distintos ( $R = 0.93$ ;  $p = 0,001$ ), mesmo se tratando de comunidades pertencentes ao mesmo domínio, floresta atlântica.

A dissimilaridade (SIMPER) do sub-bosque entre as duas florestas foi de 92,37%. A elevada dessemelhança entre a floresta ombrófila e a semidecidual foi resultado da grande diferença na abundância de espécies compartilhadas pelas duas florestas e que tiveram maiores valores na floresta semidecidual, tais como: *Raddia stolonifera* e *Psychotria ipecacunha* que juntas contribuíram com cerca de 33,4% da dissimilaridade total. Além disso, a presença de espécies exclusivas e de maior abundância, como *Phylo dendron* sp. 2, *Geophila repens*, Poaceae 1 e *Bractris* sp. registradas na floresta ombrófila e *Stromanthe tonckat*, *Strepto chaeta angustifolia*, *Psychotria baihensis* e *Sarcoglottis grandiflora* na floresta semidecidual, também contribuíram para alta dissimilaridade entre as duas florestas.

Apesar dos fragmentos diferirem claramente em termos de solo (Tabela 1), abertura de dossel e incidência luminosa (Tabela 4), comparando as duas PCAs, verifica-se que as variáveis

de solo são mais importantes, pois quando se inclui apenas variáveis de solo (Figura 4) a porcentagem de explicação dos eixos 1 e 2 é maior do que quando inclui-se também as variáveis de abertura do dossel e incidência luminosa (Figura 6).

## **Discussão**

Diante do conjunto de resultados obtidos confirma-se as hipóteses de que a intensidade da sazonalidade entre os tipos de florestas avaliadas promove dessemelhança na composição do sub-bosque, e que a floresta ombrófila apresenta menor abundância e maior diversidade e equabilidade que a semidecidual. Refuta-se a hipótese de que a maior incidência de luz diminua a riqueza das espécies do sub-bosque da floresta semidecidual, uma vez que não houve diferença na riqueza de espécies entre os fragmentos.

Apesar do teor de nutrientes do solo está proporcionalmente relacionado ao aumento da precipitação pluviométrica e conseqüentemente maior umidade do solo (Van Den Berg e Oliveira-Filho 1999; Dias et al. 2002) a floresta semidecidual apresentou um solo com maior fertilidade e menos ácido que a ombrófila. A deciduidade foliar presente na floresta semidecidual talvez possa contribuir para esta diferenciação, uma vez que durante a estação seca há um maior acúmulo de matéria orgânica no solo. Este efeito, de certa forma é cumulativo por fazer parte da dinâmica anual da floresta.

A maior diversidade registrada para o sub-bosque da floresta ombrófila, em geral, pode ser entendida em função da maior disponibilidade hídrica (totais pluviométricos) e pela menor incidência de luz em comparação a floresta semidecidual, visto que o teor de nutriente do solo por si só não é suficiente para que a floresta apresente maior diversidade (Huston 1980). Vale destacar que a baixa incidência de luz atua como facilitadora da coexistência de espécies do sub-bosque da floresta tropical, reduzindo as taxas de crescimento e exclusão competitiva (Wright 2002). Assim, estes fatores podem atuar favorecendo a riqueza de espécies e minimizando o efeito do desenvolvimento de poucas espécies com abundâncias elevadas, como ocorreu no sub-bosque da floresta ombrófila.

Comportamento oposto foi detectado para a floresta semidecidual, o que justifica também estas florestas diferirem em equabilidade e com valores mais baixos na semidecidual. Por meio de observações de campo, além dos dados mensurados, registra-se que durante cerca de quatro meses de cada ano da pesquisa as plantas da floresta semidecidual tendiam a sofrer maior restrição a disponibilidade hídrica, exatamente no período que coincidia com a maior entrada de luz na floresta, condicionada pela deciduidade foliar presente em várias árvores do dossel.

A precipitação e a sazonalidade climática são indicadas na literatura como fatores que afetam a diversidade, mesmo em escalas e cenários diferentes do avaliado neste estudo. Assim,

a menor diversidade do sub-bosque registrada na floresta semidecidual condiz com a afirmativa de Gentry (1988) e Davidar et al. (2005), ao afirmarem que florestas secas (estacionais) são menos diversas que as úmidas (ombrófilas), uma vez que a diversidade tende a aumentar com a precipitação e diminuir com a escassez hídrica, e que esta tendência é válida para todas as sinúsias (Gentry 1988), como registrado para os sub-bosques dos fragmentos estudados.

Ao considerarmos como as abundâncias populacionais poderiam se comportar frente as diferenças ambientais detectadas nas duas florestas, registrou-se tendência inversa ao da diversidade e direta com o comportamento da equabilidade, uma vez que a floresta semidecidual apresentou abundância populacional do sub-bosque superior ao da floresta ombrófila. Esse evento pode estar atrelado a maior acidez do solo, que pode limitar o estabelecimento e desenvolvimento de espécies sensíveis a solos mais ácidos (Sansonowicz e Smith 1995; Furtini Neto et al. 1999), bem como a maior variação e disponibilidade de luz, presente na floresta semidecidual, que representa um fator forte para o aumento da abundância das espécies heliófilas do sub-bosque (Franco et al. 2014).

O estabelecimento e desenvolvimento de populações numerosas no sub-bosque das florestas, decorrente da disponibilidade de condições e recursos favoráveis (nutrientes, água e luz) a um determinado grupo de espécies, seja esta resultante da dinâmica natural de funcionamento da floresta (como neste estudo) ou de ações antrópicas, contribui para reduzir o número de espécies na floresta, uma vez que a presença de determinadas espécies, com maior potencial de se ajustar em uma comunidade antes da saturação do recurso disponível, podem excluir outras espécies de certos locais (Haper 1964).

Assim, esta competição leva a diminuição da diversidade e equabilidade da floresta, como registrado para a floresta semidecidual, na qual há um indicativo que o sucesso de *Raddia stolonifera*, frente as demais espécies da comunidade, foi decorrente da maior incidência de luz nesta floresta, visto que a distribuição desigual de um determinado recurso do meio ambiente ou interações entre indivíduos podem ocasionar desbalanço populacional (Dolédec et al. 2000).

Em contrapartida as espécies da floresta ombrófila apresentaram uma distribuição mais equilibrada dos indivíduos e a *R. stolonifera* não apresentou abundância tão alta quanto a registrada para a semidecidual, o que sugere um nicho espacial mais equitativo. Em nível de comunidade, quando os indivíduos não competem entre si pelas condições ambientais, tende a se estabelecer um alto padrão de heterogeneidade espacial capaz de potencializar a coexistência de espécies, e conseqüentemente tende a aumentar a diversidade de espécies destes locais (Huston 1994).

Dentro do cenário da floresta atlântica destaca-se ser de fato a luminosidade um grande filtro para espécies típicas do sub-bosque dessa floresta, pois como observa Lima et al. (2015)

a perda e fragmentação de habitats, permitiu o estabelecimento de florestas que vão receber uma maior quantidade de luz no seu interior e isto, por sua vez, pode contribuir para o desaparecimento de determinados grupos ecológicos e maior desenvolvimento de outros, a exemplo das espécies exigentes a luz. Entretanto, os resultados dessa pesquisa, além de reforçar sobre as respostas das plantas do sub-bosque a vários fatores, como a luminosidade por exemplo, destaca que as respostas sejam pensadas e compreendidas como algo que também faz parte da dinâmica natural dessas florestas, desde que o gradiente de condições edáficas, climáticas e de estrutura do dossel esteja presente.

De acordo com Sollins (1998), a composição das espécies do sub-bosque, geralmente, pode mudar em função da qualidade do solo, de modo que espécies mais resistentes ocorram em solos mais pobres. Entretanto, as diferenças em composição não foram explicadas pelas variações nas características do solo, apesar de serem solos com características bem diferentes. Demonstrando que outros fatores, restrição hídrica, deciduidade foliar do dossel e incidência de luz direta no solo da floresta podem contribuir para dinâmicas diferenciadas do sub-bosque das florestas em composição e estrutura.

Apesar das variáveis de solo terem um poder explicativo maior na diferenciação entre as florestas do que a abertura do dossel e disponibilidade luminosa, de fato concordamos que todos esses fatores analisados e outras fontes de heterogeneidade (perturbações naturais e antrópicas) interagem dentro de um processo dinâmico de formação de um ambiente bastante variado (Hutchings et al. 2000), no qual a distribuição das espécies do sub-bosque e o crescimento e desenvolvimento dos indivíduos estão relacionados a uma interação complexa destes fatores, resultando em comunidades organizadas nas quais as espécies se relacionam entre si e com o ambiente no qual estão presentes (Kozera et al. 2009).

Em síntese, a análise conjunta dos resultados mostrou que os fatores de abertura do dossel, incidência de luz, tipos de florestas e edáficos podem exercer explicações nas variações em composição florística e abundância nos sub-bosques das florestas tropicais úmidas, mesmo ambas pertencentes ao mesmo domínio morfoclimático, desde que entre estas florestas as variações sejam suficientemente fortes para causar mudanças estruturais nesse estrato da vegetação.

Esses achados reforçam a importância de considerar dentro da floresta atlântica as variações edafo-climáticas e suas influências nas características do dossel presentes em fragmentos pertencentes a mesma paisagem (Região Metropolitana do Recife), com o intuito de compreender como a ação conjunta destes fatores bióticos e abióticos podem refletir na composição e estrutura do sub-bosque destas florestas. Também apontam para a importância da conservação, por meio da criação de Unidades de Conservação, que possam abranger as

diferentes feições da floresta atlântica, como forma de manter o máximo de diversidade do sub-bosque.

### **Considerações finais**

Conclui-se que as plantas do sub-bosque de florestas tropicais úmidas apresentam variações fortemente relacionadas às características edáficas e de estrutura da copa dos indivíduos arbóreos do dossel presente nos fragmentos. Estas respostas fazem parte da dinâmica natural dessas florestas e não podem ser confundidas com as decorrentes de perturbações antrópicas, que as vezes são mais expressivas e mascaram o comportamento natural, que é esperado existir e que tem elevado valor para a conservação de áreas e da diversidade do sub-bosque.

A diferenciação de abertura do dossel e de incidência luminosa entre fragmentos de floresta atlântica criam nichos diferenciados para as espécies do sub-bosque, contribuindo para alterações na diversidade e nas abundâncias das espécies, notadamente das espécies heliófilas, mesmo que sejam comuns e apresentem elevada abundância em ambas as florestas. Que as diferenças nas características dos solos foram fortes determinantes para explicar as variações de abundância do sub-bosque.

A ação conjunta das diferenças do número de meses secos e da distribuição mensal e total da precipitação entre fragmentos de florestas tropicais úmidas representa um fator climático local que exerce efeito no dossel da floresta, conferindo-lhe maior ou menor deciduidade foliar entre os fragmentos e no sub-bosque, por afetar diversidade, reduzir riqueza de espécies e aumentar as abundâncias das espécies heliófilas à medida que aumenta a restrição hídrica. Ressalta-se que 2 a 3 meses secos de diferença entre florestas do domínio atlântico deve ser considerado como fator que explica variações florístico-estruturais no sub-bosque e no entendimento ecológico do mesmo.

Diante do exposto, ressalta-se a importância do conhecimento ecológico, adquirido neste estudo, para melhor avaliar a fitodiversidade destas florestas e colaborar com ações para conservação. Visto que, as respostas da vegetação de sub-bosque frente a heterogeneidade ambiental do ecossistema podem indicar as condições básicas necessárias para o crescimento, desenvolvimento e composição deste componente em determinados locais. E ainda, o sucesso de uma ação de recuperação florestal, na qual decorre o estabelecimento de uma floresta, não pode ser pautado apenas por evidências da diversidade e estrutura arbórea. Posto que, toda floresta independente do seu estágio sucessional é composta por outros estratos e formas de vida vegetais.

## **Agradecimentos**

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), à Universidade Federal Rural de Pernambuco e à Agência Estadual de Meio Ambiente (CPRH), pelo suporte dado no decorrer deste trabalho.

## **Referências**

Almeida AV (2012) Aspectos Históricos da Estação Ecológica do Tapacurá. In A Biodiversidade da Estação Ecológica do Tapacurá: uma proposta de manejo e conservação. Moura, G. J. B.; Azevedo Júnior, S. M.; El-Deir, ACA (eds) Nupeea. 11–31

APAC (2016) Agência Pernambucana de Águas e Clima. Monitoramento Pluviométrico. <http://www.apac.pe.gov.br/meteorologia/monitoramento-pluvio.php?>. Acessado em dezembro de 2016

Bohlman SA, Laurance WF, Laurance SG, Nascimento HEM, Fearnside PM, Andrade A (2008) Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*, 19: 863–874

Botrel RT, Oliveira Filho AT, Rodrigues LA, Curi N (2002) Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingá, MG. *Revista Brasileira de Botânica*, 25: 195–213

Braun-Blanquet TJ (1979) *Fitosociologia: bases para el estudio de las comunidades vegetales*. H. Blume, Madrid.

Brower JE, Zar JH (1984) *Field and laboratory methods for general ecology*. Columbus: McGraw-Hill Higher Education, 240 p.

Byng JW, Chase MW, Christenhusz MJ, Fay MF, Judd WS, Mabberley DJ, Sennikov AN, Soltis DE, Soltis PS, Stevens PF (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181:1–20

Coley PD, Bryant JP, Chapin FS (1985) Resource Availability and Plant Antiherbivore Defenses. *Science*, 230:895–899

Chao A, Hsieh TC, Chazdon RL, Colwell RK, Gotelli NJ (2015) Unveiling the Species-Rank Abundance Distribution by Generalizing Good-Turing Sample Coverage Theory (Running title: Species-Rank Abundance Distribution). *ESA Journal*

Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. 18, 117–143

CPRH (2016) Agência Estadual de Meio Ambiente. Diagnóstico Sócio-ambiental do RVS Matas do Sistema Gurjaú. [http://www.cprh.pe.gov.br/unidades\\_conservacao/Protecao\\_Integral/Resec\\_Gurjau/Estudos/40036%3B55041%3B22370102%3B0%3B0.asp](http://www.cprh.pe.gov.br/unidades_conservacao/Protecao_Integral/Resec_Gurjau/Estudos/40036%3B55041%3B22370102%3B0%3B0.asp). Acessado em dezembro de 2016

- Davidar P, Puyravaud JP, Leigh Junior EG (2005) Changes in rain forest tree diversity, dominance and rarity across a seasonality gradient in the Western Ghats, Índia. *Journal of Biogeography*, Oxford, 32: 493–501
- Dias HCT et al. (2002) Variação temporal de nutrientes na serapilheira de um fragmento de floresta estacional semidecidual Montana em Lavras, MG. *CERNE*, 8:001-017
- Diniz S, Pagano SN, Bini LM (1997) Dinâmica de folheto em Floresta mesófila semidecídua, no município de Araras, SP. II – Fluxo de Nutrientes. *Revista Instituto Florestal*, 9: 37–46
- Dolédec S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81: 2914-2927
- Duarte CC, Galvêncio JD, Corrêa ACB, Araújo MSB (2007) Análise fisiográfica da bacia hidrográfica do rio tapacurá- PE. *Revista de Geografia*. Recife: UFPE – DCG/NAPA, 24:50–64
- Franco BKS, Martins SV, Faria PCL, Ribeiro GA, Neto AM (2014) estrato de regeneração natural de um trecho de floresta estacional semidecidual. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, 38:31-40
- Furtini Neto AE, Rezende AV, Vale RV, Faquin V, Fernandes LA (1999) Acidez do solo, crescimento e nutrição mineral de algumas espécies arbóreas, na fase muda. *Cerne*, 5: 1-12
- Gandolfi S, Joly CA, Leitão Filho HF (2009) Gaps of deciduousness: cyclical gaps in tropical forests. *Sci. Agric.*, 66:280-284
- Gentry AH (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Saint Louis, 75:1–34.
- Grime JP (1979) Plant strategies and vegetation processes. *Biologia Plantarum*, Nova Iorque, 23: 254-254
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST – Palaeontological statistics.
- Harper JL (1964) The individual in the population. *Journal of Animal ecology*, 33:149-158
- Huston M (1980) Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography*, 7:147-157
- Huston MA (1994) *Biological Diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge: Cambridge University Press
- Hutchings MJ, John EA, Stewart AJA (2000) *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. Cambridge University Press, p.433
- Ivanauskas NM, Assis MC (2012) Formações Florestais no Sistema de Classificação da Vegetação Brasileira. In: MARTINS, S. V. *Ecologia de florestas tropicais do Brasil*. UFV: Universidade Federal de Viçosa, pp 107–140

- Joly, CA, Aidar MPM, Klink CA, McGrath DG, Moreira AG, Moutinho P, Nepstad DC, Oliveira AA, Pott A, Rodal MJN, Sampaio EVSB (1999) Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: Implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura*, 51:331-348
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF e Donoghue MJ (2009) *Sistemática vegetal: um enfoque filogenético*. 3ª ed. ArtMed, São Paulo
- Koepfen W (1948) *Climatologia: Con un estudio de los climas de la tierra*. Versión directa de Pedro R. Hendrichs Pérez. Fondo de Cultura Económica. México, Buenos Aires
- Kozera C, Rodrigues RR, Dittrich VAO (2009) Composição florística do sub-bosque de uma floresta ombrófila densa montana, Morretes, PR, Brasil. *Revista Floresta*, 39:323–334
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam. eBook ISBN: 978044538697
- Lemos-Filho JP, Barros CFA, Dantas GPM, Dias LG, Mendes RS (2010) Spatial and temporal variability of canopy cover and understory light in Cerrado of Southern Brazil. *Braz. J. Biol.*, 70:19–24
- Lima PB, Lima LF, Santos BA, Tabarelli M, Zickel CS (2015) Altered herb assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation*, 191:588–595
- Magurran AE (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Cambridge: University, 192 p.
- Martins SV, Rodrigues RR (2002) Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south–eastern Brazil. *Plant Ecology*, 163: 1–12
- Martins SV, Rodrigues RR (1999) Produção da serrapilheira em clareiras de uma Floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 22: 405–412
- McGill BJ et al (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10:995–1015
- Moraes RM, Delitti WBC, Vuono YS (1999) Serrapilheira e conteúdo de nutrientes de serapilheira em duas florestas tropicais brasileiras. *Revista Brasileira de Botânica*, 22: 9–16
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:67–88
- Oliveira NA, Amaral IL (2005) Aspectos florísticos, fitossociológicos e ecológicos de um sub-bosque de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 35:1–16
- Pinto SIC, Martins SV, Barros NF, Dias HCT (2009) Ciclagem de nutrientes em dois trechos de Floresta estacional semidecidual na Reserva Florestal “Mata do Paraíso” em Viçosa, MG, Brasil. *Revista Árvore*, 33: 653–663
- Poggiani F, Monteiro ES (1990) Deposição de folheto e retorno de nutrientes ao solo numa floresta estacional semidecidual, em Piracicaba, SP. In: Congresso Florestal Brasileiro, Campos do Jordão. São Paulo: SBS/SBEF, 3: 596–602

- Poulsen AD (1996) Species richness and density of ground herbs within a plot of lowland rain forest in north-west Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 12:177–190
- Rodrigues LA, Carvalho DA, Oliveira Filho AT, Curi N (2007) Efeitos de solos e topografia sobre a distribuição de espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual, em luminárias, MG. *Revista Árvore*, 31: 25–35
- Rotta E, Beltrani LCC, Zonta M (2008) Manual de prática de coleta e herborização de material botânico. Colombo: Embrapa Floresta. <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/315636/1/Doc173.pdf>. Acessado em março de 2015
- Ruokolainen K, Vormisto J (2000) The most widespread Amazonian palms tend to be tall and habitat generalists. *Basic Appl. Ecol.*, 1: 97–108
- Ruokolainen K, Tuomisto H, Vormisto J, Pitman N (2002) Two biases in estimating range sizes of Amazonian plant species. *J. Trop. Ecol.*, 18: 935–942
- Sánchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, Stoner KE, Castillo A et al. (2005) Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37: 477–485
- Sansonowicz C, Smyth TJ (1995) Effects of hydrogen on soybean root growth in a subsurface solution. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 30: 255–261
- Scheer MB, Mocoichinski AY (2009) Floristic composition of four tropical upper montane rain forests in Southern Brazil. *Biota Neotropica*, 9: 51–69
- Schaefer CEGR, Mendonça BAF, Ferreira JRWG, Valente EL, Corrêa GR (2012) Relações solo-vegetação em alguns ambientes brasileiros: Fatores edáficos e florística. In: Martins SV, *Ecologia de Florestas Tropicais do Brasil*. 2.ed. Viçosa: UFV, p. 252–293
- Schlittler FHM, Marinis G, César O (1993) Produção de serapilheira na floresta do Morro do Diabo, Pontal de Paranapanema, São Paulo. *Naturalia*, 18: 135–147
- Sollins P (1998) Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, 79: 23–30
- Souza LC, Marques R (2010) Fluxo de nutrientes em floresta ombrófila densa das terras baixas no litoral do Paraná. *Floresta*, 40: 125–136
- Tropicos (2010) <http://www.tropicos.org/>. Acessado em janeiro de 2016
- Turner IM, Tan HTW, Chua KS (1996) Relationships between herb layer and canopy composition in a tropical rain forest successional mosaic in Singapore. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 843–851
- Wright JS (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130: 1–14
- Whittaker RH (1975) *Communities and Ecosystems*. 2 ed Macmillan, New York

Van Den Berg E, Oliveira-Filho AT (1999) Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. *Flora*, 194:249–266

Veblen TT, Veblen AT, Schlegel FM (1979) Understory patterns in mixed evergreen deciduous *Nothofagus* forests in Chile. *Journal of Ecology*, 67: 809–823

Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) *Classificação da Vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE

Yanhong T, Naoki KA (1997) measuring system for characterizing spatial and temporal variation of photon flux density within plant canopies. *Forest Ecology and Management*, 97: 85–90

Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ

Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1:3–14

Tabela 1. Valores mínimos (Mín), médios (Méd.) e máximos (Máx.) das características dos solos por parcela em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.

Elementos Químicos <sup>1</sup>	Floresta Ombrófila			Floresta Semidecidual		
	Mín.	Méd.	Máx.	Mín.	Méd.	Máx.
<b>Ca (cmolc.dm<sup>-3</sup>)</b>	0,3	0,47	0,55	0,55	1	1,5
<b>Mg (cmolc.dm<sup>-3</sup>)</b>	0,1	0,34	0,75	1,2	1,65	2,2
<b>Al (cmolc.dm<sup>-3</sup>)</b>	1,6	2,20	2,55	0,05	0,33	0,55
<b>Na (cmolc.dm<sup>-3</sup>)</b>	0,07	0,10	0,13	0,1	0,12	0,14
<b>K (cmolc.dm<sup>-3</sup>)</b>	0,03	0,05	0,09	0,14	0,17	0,24
<b>P (mg.dm<sup>-3</sup>)</b>	0	0,41	2	0	1	2
<b>C.O. (g.kg<sup>-1</sup>)</b>	26,15	66,20	99,69	53,92	67,12	99,43
<b>M.O. (g.kg<sup>-1</sup>)</b>	45,09	114,11	171,87	92,96	115,72	171,41
<b>pH (1:2,5)</b>	3,3	3,61	3,8	4,4	4,79	5,2
<b>H+Al (cmolc.dm<sup>-3</sup>)</b>	6,73	8,84	10,06	4,19	5,17	6,73

<sup>1</sup> Ca: cálcio; Na: sódio; P: fósforo; K: potássio; Al: alumínio; Mg: magnésio; pH: potencial hidrogeniônico; M.O.: matéria orgânica; C.O.: carbono orgânico; H+Al: acidez potencial

Tabela 2. Resultado da Análise de Covariância (ANCOVA) considerando o efeito do tipo de floresta e das características do solo sobre a diversidade do sub-bosque em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.

ANCOVA	TIPO DE FLORESTA Ombrófila/Semidecidual	SOLO <sup>1</sup>		
		Ca	Na	P
SUB- BOSQUE				
MS	1.96562	0.01036	0.58161	0.07960
Df	1	1	1	1
F value	6.4559	0.0340	1.9102	0.2614
Pr(>F)	0.01458 *	0.85445	0.17376	0.6116

*P*- valor significativos ( $\leq 0,01$ ) com asterisco

MS: média dos quadrados; Df: graus de liberdade; F value: valor do teste estatístico;

Pr(>F): significância; <sup>1</sup> Ca: cálcio; Na: sódio; P: fósforo

Tabela 3. Resultado da Análise de Covariância (ANCOVA) considerando o efeito do tipo de floresta e das características do solo sobre as abundâncias do sub-bosque em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.

ANCOVA	TIPO DE FLORESTA Ombrófila/Semidecidual	SOLO <sup>1</sup>		
		Ca	Na	P
<b>SUB-BOSQUE</b>				
MS	46.768	12.592	7.539	16.894
Df	1	1	1	1
F value	6.7149	1.8080	1.0825	2.4257
Pr(>F)	0.01284 *	0.18549	0.30370	0.12637

*P*- valor significativos ( $\leq 0,01$ ) com asterisco

MS: média dos quadrados; Df: graus de liberdade; F value: valor do teste estatístico;

Pr(>F): significância; <sup>1</sup> Ca: cálcio; Na: sódio; P: fósforo

Tabela 4. Valores mínimos (Mín), médios (Méd.) e máximos (Máx.) de abertura do dossel e da incidência luminosa por parcela em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.

<b>Características/Tipo de floresta</b>	<b>Floresta Ombrófila</b>			<b>Floresta Semidecidual</b>		
	Mín.	Méd.	Máx.	Mín.	Méd.	Máx
<b>Abertura do dossel (%)</b>	5,2	10,8	16,2	8,79	22,4	48,2
<b>Incidência de luz (Mols m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>)</b>	3,7	11,9	20,8	8,4	24,9	57,3

Tabela 5. “Tabela de Loadings”, obtidas através da Análise de Componente Principal (PCA) a partir de uma matriz quantitativa de variáveis do solo em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.

<b>Variáveis do solo</b>	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>
pH (1:2,5)	-0.384	-0.028
Ca (cmol <sub>c</sub> .dm <sup>-3</sup> )	-0.348	0.008
Mg (cmol <sub>c</sub> .dm <sup>-3</sup> )	-0.386	-0.006
Al (cmol <sub>c</sub> .dm <sup>-3</sup> )	0.382	0.010
Na (cmol <sub>c</sub> .dm <sup>-3</sup> )	-0.309	0.072
K (cmol <sub>c</sub> .dm <sup>-3</sup> )	-0.390	0.054
P (mg.dm <sup>-3</sup> )	-0.221	-0.142
CO (g.kg <sup>-1</sup> )	-0.004	0.697
MO (g.kg <sup>-1</sup> )	-0.004	0.697
H+Al (cmol <sub>c</sub> .dm <sup>-3</sup> )	0.375	0.011

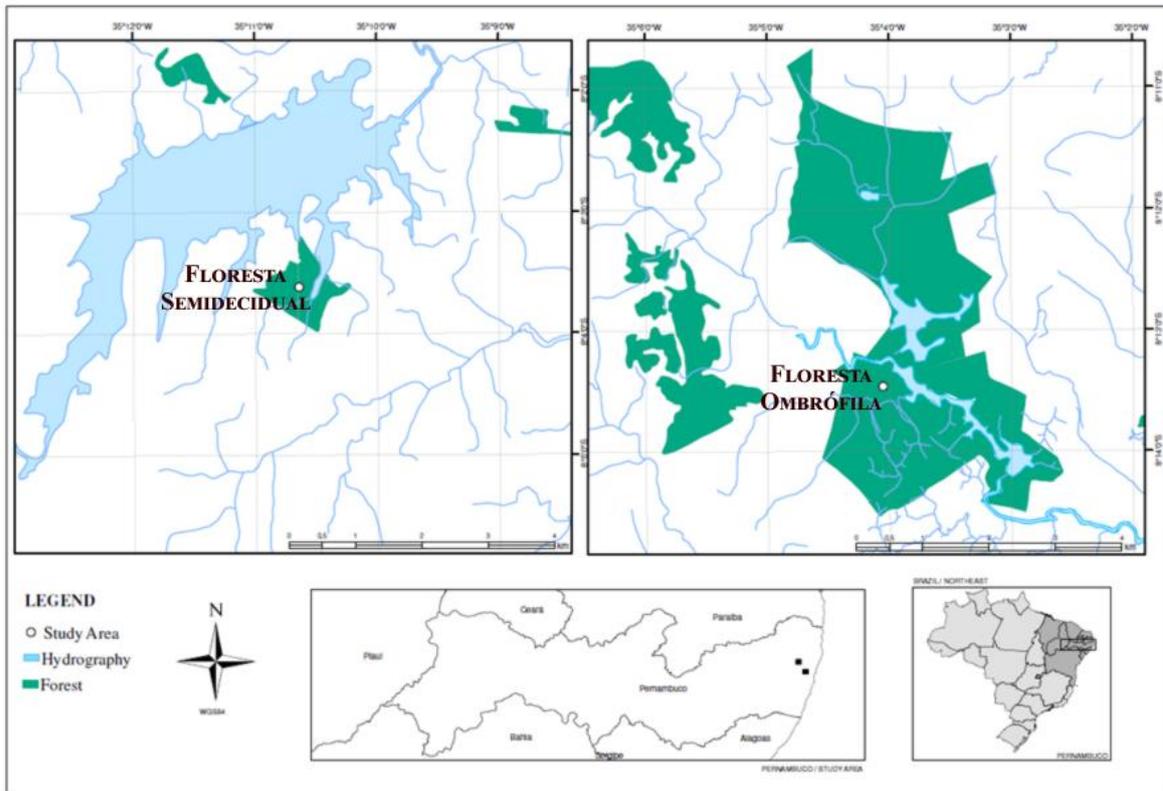


Figura 1. Mapa de localização do fragmento de Floresta Semidecidual no Refúgio de Vida Silvestre Mata do Toró e da Floresta Ombrófila no Refúgio de Vida Silvestre Matas do Sistema Gurjaú, Pernambuco.

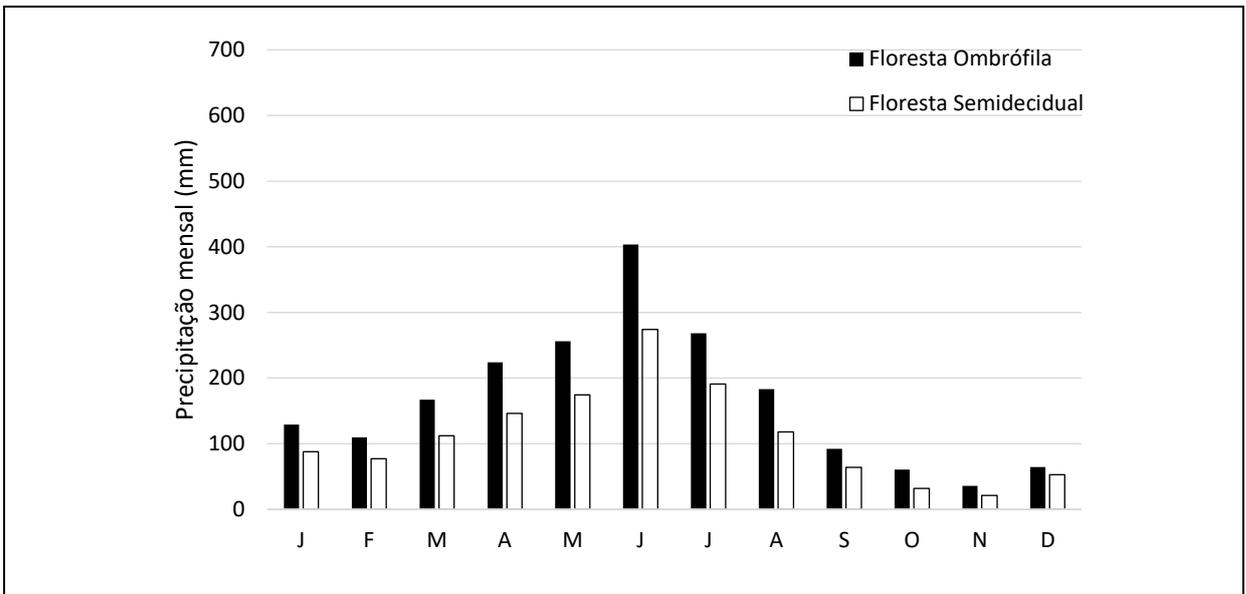


Figura 2. Distribuição mensal da média de precipitação (série histórica 2000/2016) nas Florestas Ombrófila (Posto: Cabo-Barragem de Gurjaú; Cód. do Posto:490) e Semidecidual (Posto: São Lourenço da Mata-Tapacurá; Cód. do Posto:267) estudadas. Fonte: Agência Pernambucana de Águas e Clima (APAC 2016).

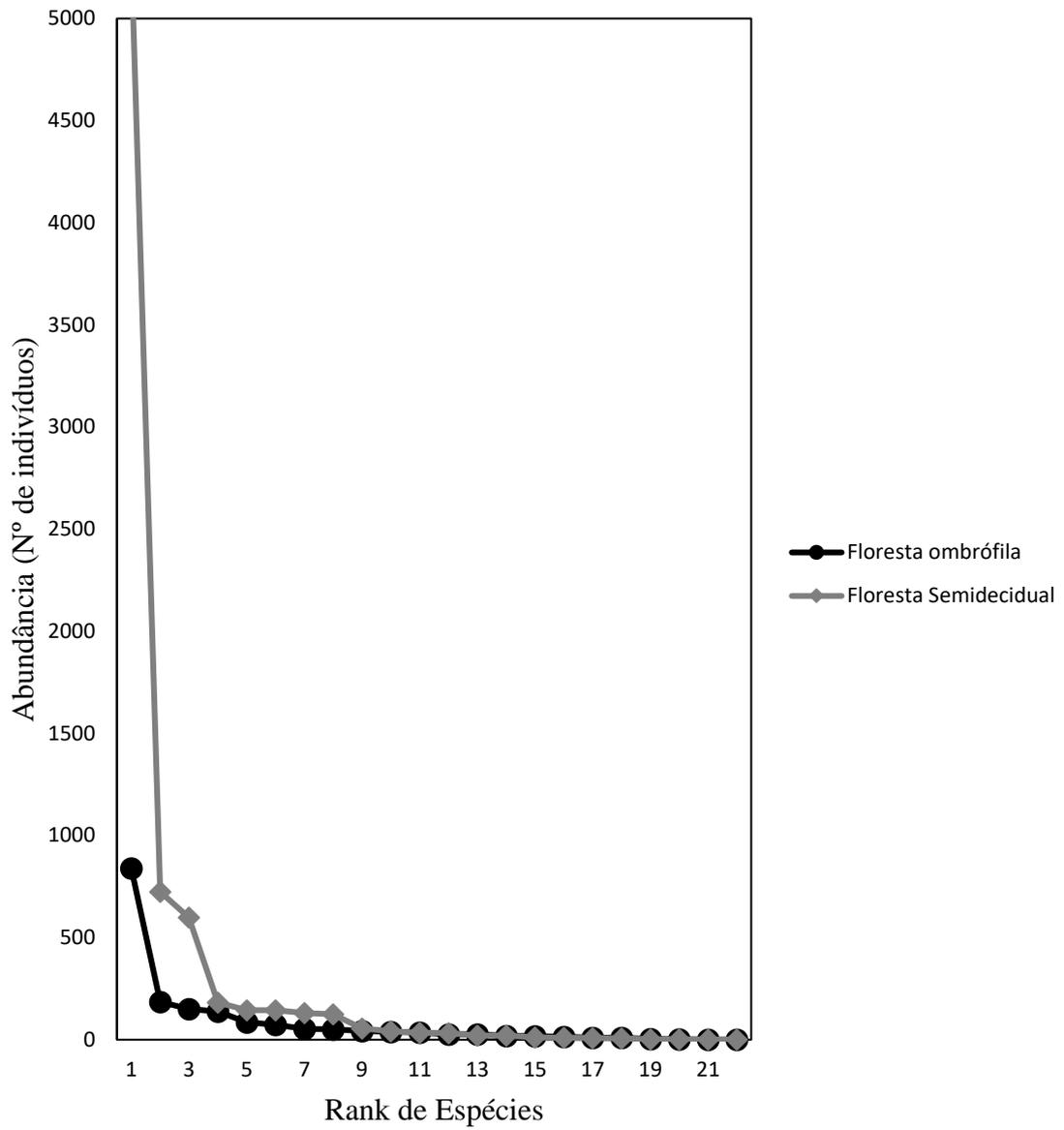


Figura 3. Rank Abundance Distribution (RAD) da abundância das espécies da Floresta Ombrófila e da Floresta Semidecidual estudadas, Pernambuco, Nordeste, Brasil.

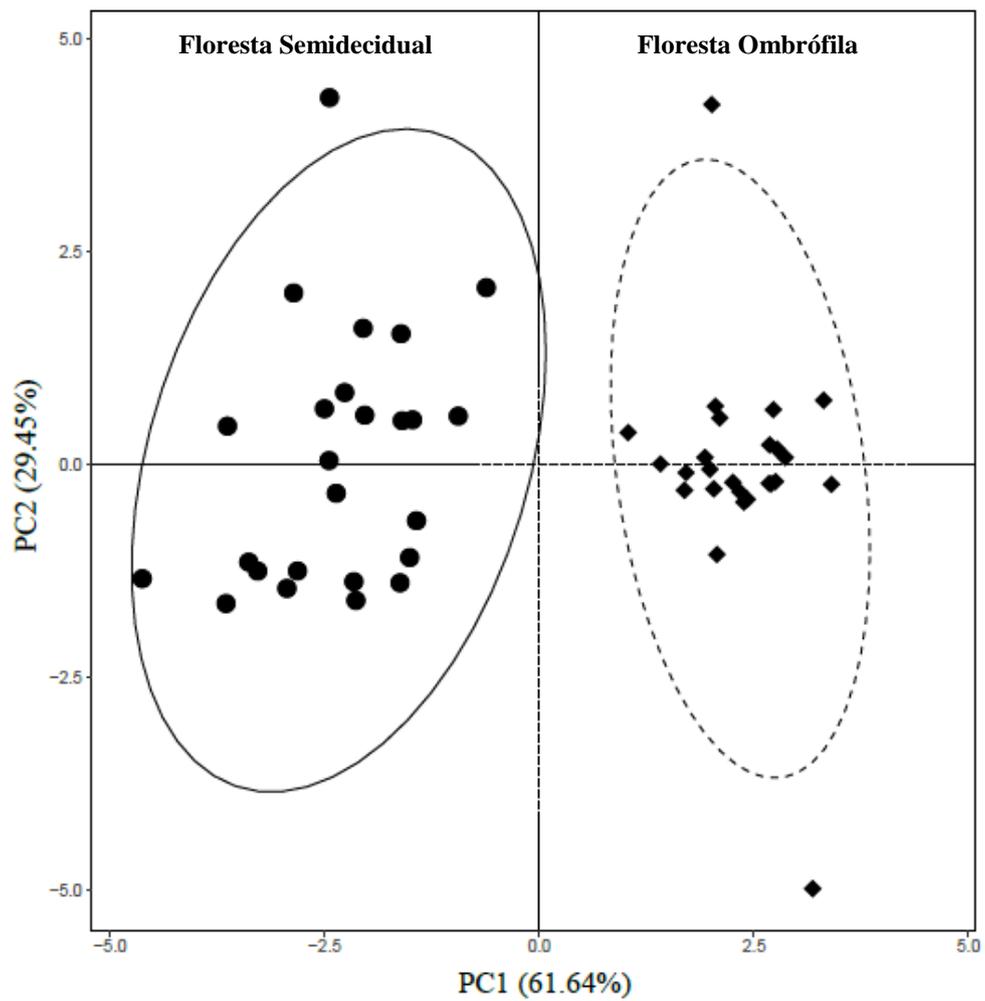


Figura 4. Escores das amostras, obtidas através da Análise de Componente Principal (PCA) a partir de uma matriz quantitativa de variáveis do solo por parcela em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.

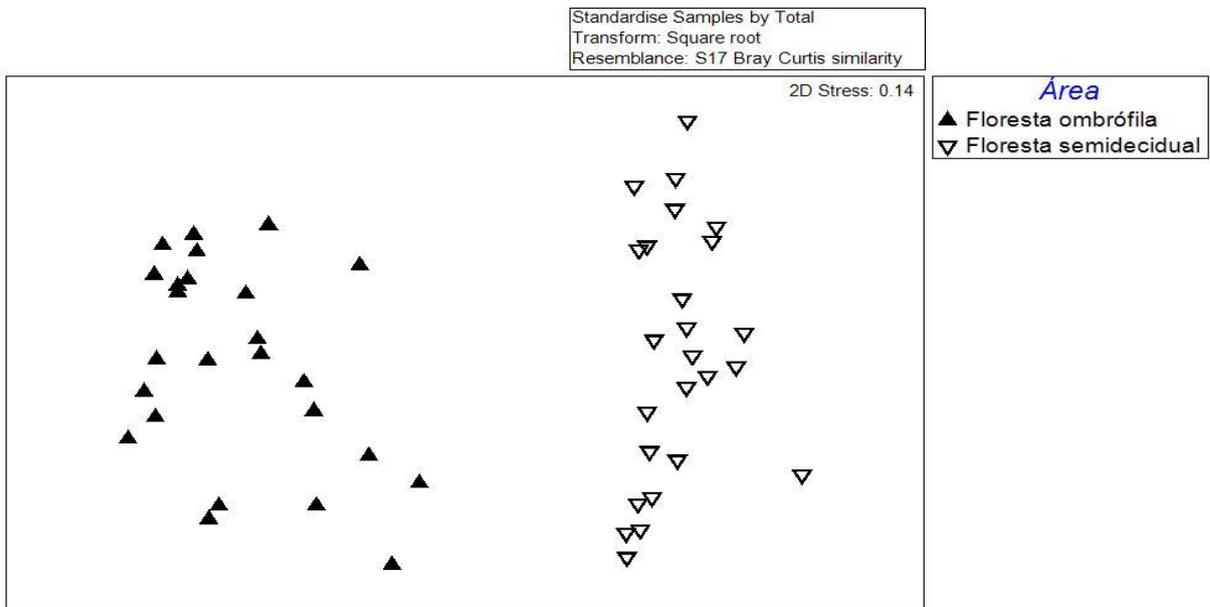


Figura 5. Escalonamento multidimensional não métrico baseado no coeficiente de similaridade de espécies Bray-Curtis (entre floresta ombrófila e floresta semidecidual) na floresta atlântica, Recife, PE.

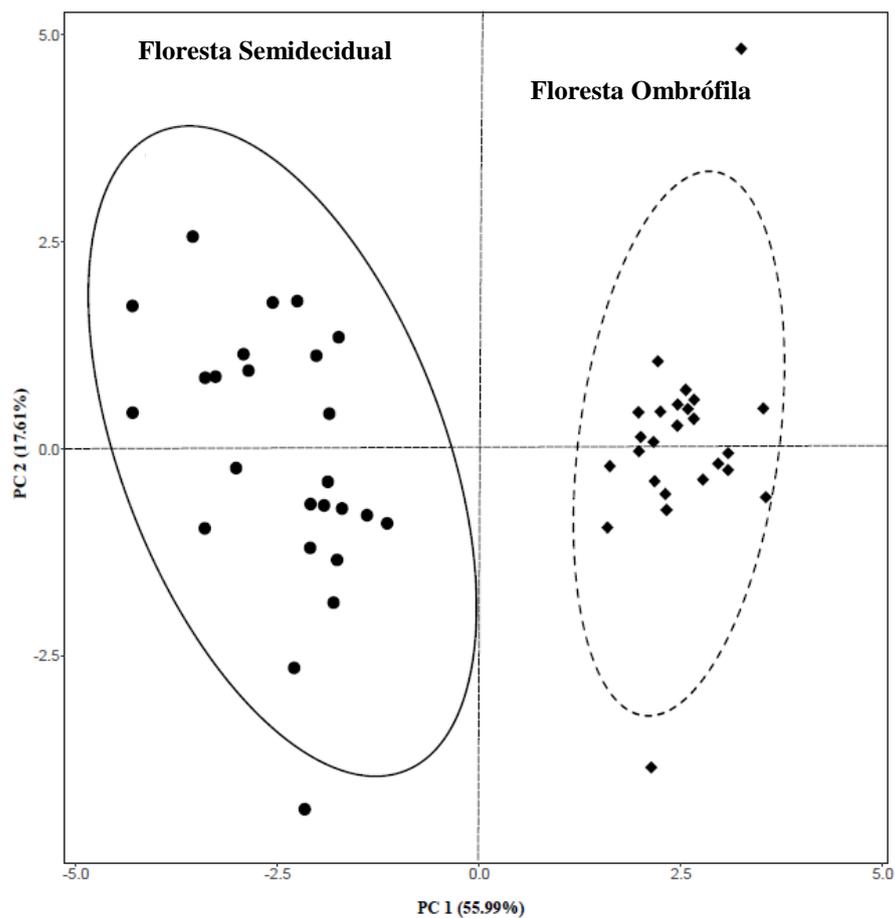


Figura 6. Escores das amostras, obtidas através da Análise de Componente Principal (PCA) a partir de uma matriz quantitativa de variáveis do solo, abertura do dossel e incidência luminosa, por parcela em fragmentos de Floresta Ombrófila e Semidecidual de Pernambuco, Nordeste, Brasil.

## 5. CAPÍTULO II

### RESPOSTAS DAS ESPÉCIES HERBÁCEAS ÀS VARIÁVEIS AMBIENTAIS EM FLORESTAS TROPICAIS ÚMIDAS

Manuscrito a ser enviado para revista *Journal of Ecology*

Respostas das espécies herbáceas às variáveis ambientais em florestas tropicais úmidas

Ana Maria da SILVA\*

Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manuel de Medeiros, Recife, Brasil

E-mail: anamsnet@hotmail.com

Elba Maria Nogueira FERRAZ

Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Pernambuco, Avenida Professor Luiz Freire, 500, Recife, Brasil

E-mail: elbanogueira08@gmail.com

Elcida Lima ARAÚJO

Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manuel de Medeiros, Recife, Brasil

E-mail: elcida.db@ufrpe.br

\*Autor correspondente: anamsnet@hotmail.com

## Resumo

**Antecedentes:** estudos anteriores indicam que as espécies herbáceas apresentam alta diversidade e desempenham importantes papéis dentro das florestas tropicais. Dentro deste contexto, é essencial estudos que avaliem as respostas destas espécies a heterogeneidade ambiental presente nessas florestas.

**Objetivos:** ampliar o conhecimento e melhorar a compreensão dos fatores ambientais que afetam a diversidade e abundância de herbáceas dentro de habitats definidos pela variabilidade dos teores de nutrientes do solo e de disponibilidade de luz, bem como verificar associações de espécies herbáceas com o habitat de floresta ombrófila e semidecidual.

**Métodos:** registramos em 2ha o número de táxons e indivíduos das espécies herbáceas, coletamos amostras de solo e registramos a luminosidade em dois remanescentes de floresta tropical úmida, pertencentes à paisagem do domínio atlântico. Submetemos os dados a medida de Hill number, a análise de espécies indicadoras e a análise de escalonamento multidimensional não métrico em conjunto com a análise envfit. Todas as análises foram implementadas no programa estatístico R 3.3.2.

**Resultados:** a diversidade de herbáceas entre as florestas não apresentou diferença significativa. Para cada floresta (ombrófila e semidecidual) formou-se um grupo de espécies indicadoras que se relacionaram com tipo florestal. Em ambas as florestas, a riqueza de espécies herbáceas e abundância foram significativamente relacionadas aos fatores edáficos, e estes podem determinar a ocorrência destas espécies.

**Conclusões:** as espécies herbáceas estão respondendo fortemente a determinadas variáveis do solo e indiretamente as variações de luz. E parte da distribuição das espécies herbáceas, em especial da floresta ombrófila, é explicada por outros fatores determinantes e ou estocásticos que não foram incluídos e ou analisados neste estudo

**Palavras-chave:** ervas, florística, riqueza, diversidade, heterogeneidade ambiental

## **Introdução**

Ervas são particularmente diversas em florestas tropicais e desempenham importantes papéis dentro destas, contribuindo na ciclagem dos nutrientes do solo e no estabelecimento e desenvolvimento de outras formas de vida vegetal (Oliveira et al., 2001; Gilliam, 2007). As ervas têm gerado considerável interesse nos últimos tempos, em reconhecimento da sua importância para os ecossistemas florestais, vários estudos têm buscado avaliar os fatores ambientais que afetam sua diversidade e estrutura dentro de ambientes naturais (Kluge, 2011; Koyama et al., 2014; Golodets et al., 2015; Carrasco et al., 2015; Kooyers, 2015).

O papel que a heterogeneidade espacial exerce sobre a dinâmica das espécies herbáceas numa escala de fragmentos de florestas tropicais úmidas é pouco conhecido. Em geral, sabe-se que o sucesso das ervas pode está relacionado, principalmente, a disponibilidade de luz (Chazdon et al., 2007; Lima & Gandolfi 2009; Maraschin-Silva et al., 2009; Souza et al., 2009; Viana & Barbosa, 2013; Lima et al., 2015) e ou de nutrientes do solo (Poulsen, 1996; Costa, 2004; Kooch et al., 2012; Mendes et al., 2012; Pallavicini et al., 2015) e que estes podem ter efeito significativo sobre a diversidade, abundância e composição de herbáceas.

Há diversos estudos buscando entender a associação de espécies vegetais com fatores ambientais, em ecossistemas florestais (Webb & Peart, 2000; Jonh et al., 2007; Zhang et al., 2011; Dalling et al., 2012; Hollunder et al., 2014) visando elucidar quais fatores são responsáveis pela manutenção da diversidade destes ecossistemas. Dentro deste contexto, as plantas herbáceas representam um dos componentes das florestas mais indicados para avaliar como se dá essas associações e como ocorre a ocupação da vegetação nos espaços florestais, uma vez que se trata de plantas mais sensíveis a variações ambientais, mesmo em florestas sem perturbações antrópicas (Small, 2006; Citadini-Zanette et al., 2011), demonstrando existir uma forte relação entre os fatores ambientais e as espécies desse estrato.

Tendo em vista a significativa contribuição das herbáceas para a diversidade e estrutura da floresta tropical, o conhecimento dos fatores que causam variação na diversidade e abundância de herbáceas dentro de florestas tropicais úmidas, mas que apresentam diferenças entre os regimes pluviométricos e números de meses secos, é essencial para a conservação e manejo dos remanescentes florestais. Além disso, é importante saber se essas espécies demonstram especialização com variáveis ambientais específicas que diferem entre e dentro das florestas. Essa informação contribui para determinar se a diversidade e abundância de espécies herbáceas é mantida por alguma especialização em relação as variáveis apresentadas pelo ambiente, bem como compreender como comunidades de ervas tropicais se organizam no espaço.

Considerando que as plantas herbáceas de florestas, em respostas às condições ambientais em que vivem, apresentam adaptações estruturais e fisiológicas de sobrevivência (Richards 1996), as quais proporcionam variações na abundância das espécies e na riqueza e diversidade das comunidades que ocupam esse estrato florestal (Veblen et al., 1979; Poulsen, 1996; Turner et al., 1996), foram levantadas as seguintes hipóteses: que variações na disponibilidade de luz e de nutrientes do solo, em escalas de interior de fragmentos florestais, tende a contribuir para o aumento da abundância, riqueza e diversidade de espécies herbáceas; e que a partição do gradiente edáfico e de luz, mesmo quando a amplitude do gradiente é curta, pode determinar a ocorrência exclusiva de espécies herbáceas ou de associação de espécies.

Assim, buscou-se determinar a abundância e diversidade de ervas dentro de dois fragmentos de floresta tropical úmida (ombrófila e semidecidual), identificar as principais espécies herbáceas indicadoras destas duas formações florestais e distinguir as associações de ervas com fatores ambientais (solo e luminosidade), e responder às questões seguintes: 1. existe distinção de diversidade de ervas entre floresta ombrófila e semidecidual?: 2. as ervas são associadas a fatores ambientais específicos? Se sim, quais?: 3. existem espécies indicadoras da formação florestal na qual ocorrem? Se sim, quais?

## **Materiais e métodos**

O estudo foi realizado em dois remanescentes de floresta tropical, classificados como floresta ombrófila e floresta estacional semidecidual de terras baixas, com cerca de 80 Km de distância entre eles. Apresentam clima e temperatura bastante semelhantes, mas florístico-estruturalmente a vegetação das florestas apresentam respostas diferenciadas à sazonalidade climática, onde na floresta semidecidual parte de suas espécies arbóreas responde ao período de maior restrição hídrica com a perda das folhas (Andrade-Lima, 2007).

A Floresta Ombrófila está inserida no Refúgio de vida silvestre matas do sistema gurjaú (RVS Gurjaú), PE, Brasil, nas coordenadas 8°14'0"S e 35°4'0"W (Figura 1), cuja área compreende 1.077,1 ha. O clima da região, de acordo com a classificação de Köppen (1948), é As', com chuvas bem distribuídas ao longo do ano e com três meses apresentando precipitação inferior a 100 mm, os quais são considerados meses secos (Sánchez-Azofeifa et al., 2005). O total pluviométrico anual médio, para uma série temporal de 2000/2016, é de 2.623 mm. Quanto aos tipos de solo, predominam o Latossolo Vermelho-Amarelo Distrófico, com Podzólico Vermelho-Amarelo Latossólico e Podzólico Vermelho-Amarelo Orto (CPRH, 2016).

A floresta estacional semidecidual, tratada por floresta semidecidual neste estudo, está localizada no Refúgio de vida silvestre mata do toró, PE, Brasil, nas coordenadas 8°4'0"S e 35°11'0"W (Figura 1). Pela classificação climática de Köppen (1948), o clima é do tipo As',

com um total pluviométrico anual médio de 1.839 mm considerando a série temporal de 2000/2016, apresentando cerca de seis meses secos. O solo predominante do fragmento é do tipo Argissolo Vermelho-Amarelo, Argissolo Amarelo e Latossolo Amarelo (Duarte et al., 2007).

Para a amostragem da assembleia de herbáceas foram instaladas em cada fragmento 25 parcelas de 20x20 m (1ha), e registrados todos os indivíduos herbáceos presentes no interior das parcelas. As parcelas foram distribuídas em cinco transectos adjacentes, cada um com cinco parcelas. Parcelas do mesmo transecto foram interespaçadas em 25 metros e as de transectos diferentes em 50 metros. Foi considerada como herbácea toda planta de caule não lignificado e de cor verde, incluindo as de hábito trepador e as plantas que ao nível do solo tinham o sistema aéreo representado diretamente pelas folhas (Silva et al., 2009). As samambaias também foram incluídas no grupo das herbáceas por ocupar espaço semelhante na comunidade e poder desempenhar funções semelhantes às ervas (Denslow, 1996). O levantamento florístico foi realizado no ano de 2015 entre os meses de março e agosto (período chuvoso), se estendendo as coletas botânicas por mais um ano do estudo.

A análise florística das herbáceas foi realizada com base no sistema de classificação Angiosperm Phylogeny Group IV (Byng et al., 2016) e para as Samambaias, baseou-se na delimitação de Judd et al. (2009). O reconhecimento das espécies foi realizado por meio de comparação com coleções dos Herbários Professor Vasconcelos Sobrinho - PEUFR da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Geraldo Mariz – UFP da Universidade Federal de Pernambuco e Dárdano de Andrade Lima do Instituto Agrônomo de Pernambuco, com o auxílio de chaves taxonômicas e literatura específica. Os nomes científicos e respectivos autores foram atualizados pelo banco de dados do Missouri Botanical Garden (Tropicos, 2016). Apesar de ser um estudo estático, realizaram-se durante os anos de 2015 e 2016 coletas de material botânico fértil e visita às parcelas para verificar o aparecimento de novas espécies. Neste último caso, não teve novos registros.

A incidência de luz no interior das florestas estudadas, foram avaliadas através de fotografias hemisféricas tiradas, durante o período seco (momento no qual parte das espécies arbóreas apresenta perda de folhas, resultando em maior variação e entrada de luz no sub-bosque das florestas), com uma câmera digital (Nikon D610, 24.3 Mega pixel de resolução), acoplada a uma lente hemisférica “olho de peixe”, a aproximadamente 1,5 m de altura do solo e no centro de cada parcela. Com o intuito de evitar focus de luz nas fotografias, decorrentes da incidência direta de iluminação na parcela, as mesmas foram realizadas na parte da manhã.

Em cada uma das 25 parcelas plotadas nas duas florestas, coletaram-se cinco amostras de solo, na camada superficial de 0-20 cm, uma no centro da parcela e uma em cada ângulo (90°)

da mesma. As amostras de cada parcela foram homogeneizadas resultando em uma única amostra, contendo um volume aproximado de 250 cm<sup>3</sup>. No Laboratório de Química Ambiental dos Solos do Departamento de Agronomia, da Universidade Federal Rural de Pernambuco, foram feitas as análises químicas do teor de: Ca = cálcio, Na = sódio, P = fósforo, K = potássio, Al = alumínio, Mg = magnésio, pH = potencial hidrogeniônico, MO = matéria orgânica, CO = carbono orgânico e H+Al = acidez potencial.

### *Análise de dados*

Para avaliar se o esforço amostral entre as duas florestas foi suficiente utilizou-se o estimador de cobertura *Sample coverage* (Chao & Shen, 2010). A cobertura das áreas foi alta (>0.9), indicando que ambas as florestas foram bem amostradas, não apresentando diferenças de amostragem ( $t = -1.38$ , d.f. = 47.98,  $p = 0.17$ ), o que poderia prejudicar a fidelidade das estimativas de diversidade (Chao & Jost, 2012; Chao et al., 2014).

A diversidade entre as florestas foi avaliada pela medida de Hill Numbers ( ${}^qD$ ). Este incorpora a riqueza de espécies e as abundâncias relativas das espécies em uma série de medidas de diversidade, definidas como:  $q=0$  - considera apenas a riqueza de espécies, independentemente de sua abundância relativa e fornece maior peso as espécies raras;  $q=1$  - denominado diversidade de Shannon, dá maior peso as espécies em função da proporção às suas abundâncias e pode ser interpretada como número efetivo de espécies comuns na comunidade;  $q=2$  - refere-se à diversidade de Simpson, considera as espécies abundantes e pode ser interpretada como número efetivo de espécies abundantes na comunidade (Chao & Jost, 2012; Chao et al., 2014). As diferenças dos valores de  $q$  (diversidade) entre as duas florestas foram verificadas pelo test  $t$ , considerando 95% como intervalo de confiança.

A ocorrência de espécies de herbáceas que habitam tipo de florestas específicas, foi utilizada a análise de espécies indicadoras (INDVAL). O método INDVAL permite identificar espécies representativas que podem caracterizar grupos de amostras (Dufrene & Legendre, 1997). No caso deste estudo, formadas a partir da combinação do grau de especificidade de uma determinada espécie para o tipo de habitat (floresta) e sua fidelidade dentro deste. Esta análise atribui um valor de 0 a 100%, onde 0% equivale a nenhuma indicação da espécie para um determinado habitat e 100% equivale a um máximo poder indicativo da espécie ser característica de um habitat particular. A significância da análise foi obtida através de um teste de permutação. De acordo com Dufrene e Legendre (1997), valores acima de 25% representa a contribuição da espécie para a especificidade do grupo e sua presença pode ser prevista em todas as amostras do grupo, e abaixo de 25% a espécie contribui para especificidade do grupo, porém não pode ser prevista em todas as amostras.

A relação da abundância e riqueza de espécies por parcela foi avaliada em cada fragmento com a luminosidade e variáveis do solo pela análise de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS). No NMDS a ordenação dos dados foi realizada em duas dimensões e utilizada a distância de dissimilaridade de Bray Curtis. Posteriormente, foi realizada a análise Envfit de Clarke e Ainsworth (1993). Esta análise permite a comparação de matrizes de distância da similaridade entre dois conjuntos de dados (variáveis abióticas e bióticas). A configuração típica é a exploração de variáveis ambientais que se correlaciona melhor com as similaridades da amostra da comunidade biológica. Assim, é calculado um coeficiente de correlação entre as duas matrizes e o melhor subconjunto de variáveis ambientais é identificado e submetido a um teste de permutação para determinar a significância.

Todas as análises estatísticas foram implementadas no programa R 3.3.2 (R Development Core Team, 2016) com os pacotes *vegan* (Oksanen et al., 2011) e *entropart* para R (Marcon et al., 2014).

Os percentuais de abertura do dossel e os valores de incidência da luminosidade por parcela de cada floresta foram obtidos por meio de fotografias hemisféricas. As quais foram analisadas utilizando o programa GLA© 2.0 (Gap Light Analyzer), obtido gratuitamente, através do site: [http://www.rem.sfu.ca/forestry/downloads/gap\\_light\\_analyzer.htm](http://www.rem.sfu.ca/forestry/downloads/gap_light_analyzer.htm) da *School of Resource Environmental Management*.

## Resultados

Foram registrados um total de 12.413 indivíduos de herbáceas, deste total 3.657 indivíduos pertenceram a floresta ombrófila e 8.756 a semidecidual, onde a floresta ombrófila apresentou abundância menor que a semidecidual ( $t = -2.85$ ,  $df = 44.02$ ,  $p\text{-value} = 0.01$ ). O simple coverage mostrou que a cobertura das duas florestas estudadas foi bem alta ( $>0.9$ ), e não houve diferença de cobertura entre as duas florestas ( $t = -1.38$ ,  $df = 47.92$ ,  $p\text{-value} = 0.17$ ), indicando que todas as parcelas foram bem amostradas.

Na avaliação geral do comportamento da diversidade (H), riqueza de espécies (RE) e abundância (Abund.) de plantas herbáceas nas 25 parcelas amostradas em cada floresta (ombrófila e semidecidual), constatou-se existir variações para os valores mínimos e máximos dos três parâmetros: H= 0,5 a 2,0 nats.ind; RE= 3 a 16 e Abund.= 11 a 478 (floresta ombrófila) e H= 0,2 a 2,6 nats.ind; RE= 3 a 20 e Abund.= 41 a 1.341 (floresta semidecidual).

A diversidade entre as florestas não apresentou diferenças significativas em nenhuma das medidas  $q = 0$  ( $t = -1.66$ ,  $d.f. = 47.68$ ,  $p = 0.10$ ),  $q = 1$  ( $t = 0.25$ ,  $d.f. = 42.67$ ,  $p = 0.79$ ) e  $q = 2$  ( $t = 0.34$ ,  $d.f. = 43.56$ ,  $p = 0.73$ ) (Figura 4).

Do total de espécies herbáceas registradas nas duas florestas (42 na floresta ombrófila e 39 na semidecidual), cerca de 35% caracterizaram-se por ocorrer exclusivamente na floresta ombrófila e 29% estiveram presentes apenas na semidecidual. A maior parte destas espécies apresentou ocorrência rara, com reduzida abundância.

A Análise de espécies indicadoras apontou dois conjuntos de espécies relacionadas ao tipo de floresta: I) o das espécies herbáceas indicadoras da floresta ombrófila (*Poaceae* 1, *Philodendron* sp.2, *Geophila repens*, *Centrosema sagittatum*, *Commelina rufipes*, *Monstera adansonii*, *Smilax elastica*, *Heliconia bihai*) (Tabela 1); e II) o das espécies herbáceas indicadoras da floresta semidecidual (*Raddia stolonifera*, *Philodendron* sp.1, *Anthurium pentaphyllum*, *Smilax elastica*, *Stromanthe tonckat*, *Dichorisandra hexandra*, *Streptochaeta angustifolia*, *Philodendron blanchetianum*, *Psychotria ipecacuanha*, *Oeceoclades maculata*, *Vanilla planifolia*, *Maranta zingiberina*) (Tabela 1). Os resultados sobre a relação de herbáceas com tipo de floresta mostram que, com exceção de *Smilax elastica*, as espécies relacionaram-se a apenas um tipo de floresta. Além disso, em geral as espécies mais abundantes de cada floresta foram as que apresentaram maior valor do índice de espécies indicadoras.

Todas as espécies que formaram cada conjunto, foram consideradas suficientemente indicativas da floresta (ombrófila e semidecidual) na qual apresentaram relação. Simultaneamente, as espécies ausentes nos conjuntos foram consideradas suficientemente pouco característica da formação florestal, a qual não apresentou relação. Nos dois conjuntos as três primeiras espécies potenciais de detecção do tipo de floresta apresentaram alta especificidade e fidelidade, com o Índval acima de 80%.

O Escalonamento multidimensional não métrico em conjunto com a análise de ligação de dados ambientais a dados bióticos (NMDS + envfit) permitiu distinguir as variáveis responsáveis na identificação dos grupos, formados de acordo com a associação das espécies com as variáveis ambientais, e ordenação dos dados. Sendo assim, a NMDS + envfit mostrou que as variáveis pH, Na e K, da floresta ombrófila, foram significativamente correlacionadas com a abundância e riqueza de espécies (Figura 2). Enquanto para a floresta semidecidual as variáveis significativas foram Mg, pH, H+Al, Al, MO e CO (Figura 3). Para ambos os fragmentos avaliados, a distribuição das espécies não esteve, significativamente, relacionada às variáveis de luminosidade.

Na floresta semidecidual as parcelas que não apresentaram relações das variáveis de solo com a vegetação demonstraram menor riqueza, variando de nove a vinte espécies e as que foram relacionadas aos nutrientes do solo variaram de três a 15. Entretanto, na floresta ombrófila ocorreu o inverso, onde parcelas não relacionadas variáveis de solo apresentaram maior riqueza, variando de seis a 16 espécies, e as que se relacionaram variaram de sete a 12.

Na floresta ombrófila, o grupo 1 foi relacionado aos valores de pH, sendo representado pelas espécies *Raddia stolonifera* e *Olyra latifolia*. Os grupos 2 e 4 não apresentaram correlação com as variáveis ambientais, sendo o grupo 2 representado por *Philodendron* sp.3, *Heliconia bihai*, *Oeceoclades maculata*, *Psychotria ipecacuanha* e *Ichnanthus nemoralis*, e o 4 por *Geophila* sp., *Cayaponia* sp., *Heliconia psittacorum*, *Philodendron barrosoanum* e *Pharus latifolius*. O grupo 3 apresentou correlação com os valores de Na e K, sendo representantes desse grupo as espécies Poaceae 1., *Philodendron* sp.2, *Pycreus polystachyos*, *Commelina rufipes*, *Centrosema sagittatum*, *Dorstenia brasiliensis*, *Anthurium pentaphyllum*, *Adiantum argutum*, *Philodendron blanchetianum* e *Dichorisandra paranaensis* (Figura 2).

Na floresta semidecidual o grupo 1 apresentou correlação com Mg, estando representado por *Dorstenia brasiliensis*, *Dichorisandra paranaensis*, *Stromanthe tonckat*. O grupo 2 foi o maior e se relacionou com H+Al, Al, MO e CO, sendo constituído por cerca de 17 espécies (Figura 3).

## Discussão

Os resultados desse estudo confirmam a hipótese de que variações na disponibilidade de nutrientes do solo contribui para o aumento da abundância, riqueza e diversidade de herbáceas e que, principalmente, a partição do gradiente edáfico pode determinar a ocorrência destas espécies. A hipótese de que o fator luz contribui com o aumento dos parâmetros ecológicos analisados não pode ser confirmada, uma vez que estatisticamente as variáveis de luminosidade não apresentaram relação com estes parâmetros. Entretanto, vale destacar que a análise NMDS + Envfit mostra-se pouco sensível para influência de fatores secundários (Clarke & Ainsworth, 1993), o que permite sugerir que o fator luz pode representar um fator secundário que contribui para o aumento dos parâmetros ecológicos avaliados neste estudo, porém não foi destacado pela análise.

Os resultados sobre a relação de herbáceas com tipo de floresta mostram que, com exceção de *Smilax elastica*, as espécies relacionaram-se a apenas um tipo de floresta. Além disso, em geral as espécies mais abundantes de cada floresta foram as que apresentaram maior valor de associação. Estes achados demonstram que dificilmente essas espécies apresentarão mudanças nos seus requisitos para ocorrerem em outros habitats, mesmo em condições variáveis dentro da floresta de sua especificidade.

A heterogeneidade ambiental pode criar diferenças na distribuição e abundância de espécies entre habitats, e as respostas individuais das herbáceas aos fatores bióticos e abióticos aumenta a imprevisibilidade da dinâmica da comunidade (Sproll, 2015). Entretanto, as

associações observadas apontam no sentido de especialização de habitat, permitindo inferir a ocorrência de determinadas espécies de ervas em tipos florestais específicos.

Embora exista um indicativo que a maioria das ervas das florestas tem uma relação positiva com o fator luminosidade, em que o seu crescimento e reprodução aumenta na medida que há uma maior disponibilidade de luz no ambiente (Neufeld & Young, 2003), em ambas as florestas o fator luz não se apresentou como principal fator do aumento da abundância. Entretanto, o fator luz pode estar atuando de forma indireta sobre a abundância dos indivíduos, especialmente na floresta semidecidual, que devido à presença de algumas espécies arbóreas com deciduidade foliar, vai permitir entrada de luz diferenciada no interior da floresta. A maior incidência luminosa, como indicada na literatura, tende a aumentar a abundância de ervas nos ambientes florestais (Maraschin-Silva et al., 2009; Souza et al., 2009).

Por outro lado, o efeito diferenciado das variáveis do solo sobre as espécies, riqueza e abundância em cada floresta, visualizados na análise NMDS+ envfit, mostrou que em ambas as florestas a formação dos grupos foi fortemente relacionada com variáveis do solo. Demonstrando que alguns elementos do solo são importantes para o estabelecimento de um maior número de espécies, elevando a riqueza da área, como ocorreu na floresta semidecidual. Entretanto, na floresta ombrófila ocorreu uma maior riqueza em microhabitats (unidades amostrais) que não apresentaram relação com as variáveis do solo.

Assim, a presença de uma variável espacial, em pequena escala, nos teores de nutrientes do solo, indicou uma maior contribuição para maior abundância e distribuição de ervas. O fato de alguns espaços do solo apresentarem maior disponibilidade de nutrientes, condicionando determinados espaços para a germinação e estabelecimento destas plantas (Uriarte et al., 2010), certamente, influencia a dinâmica da comunidade herbácea no interior das florestas.

De fato, o componente herbáceo tende a apresentar diferentes graus de requisitos para diferentes recursos ambientais (Whigham, 2004; Elliot et al., 2011), podendo estes requisitos específicos determinar a ocupação e sucesso das espécies de ervas no solo das florestas. Assim, a heterogeneidade ambiental dentro das florestas estudadas deve está impulsionando a distribuição do componente herbáceo, uma vez que algumas espécies se destacam pela elevada abundância e outras, apesar de manter-se no ambiente, apresentam uma abundância reduzida. Estas últimas são influenciadas negativamente pelas condições impostas pelo gradiente ambiental, por possuírem menor habilidade competitiva em relação às espécies de maior sucesso, ou pelas demandas fisiológicas e peculiaridades de cada espécie (Begon, 2007).

Como exemplo dessa variação de respostas das espécies as características do solo podemos citar *Raddia stolonifera* e *Stromanthe tonckat* que ocorreram em ambas as florestas, mas se apresentaram mais abundantes na floresta semidecidual e se relacionaram com diferentes

nutrientes. *R. stolonifera* se relacionou com o pH na floresta ombrófila e não teve relação significativa com as variáveis de solo na estacional. *S. tonckat* se relacionou com os teores de Na na floresta ombrófila e com os de Mg na floresta semidecidual. Para Viana e Barbosa (2013) uma mesma espécie pode apresentar comportamento diferenciado de um local para o outro, não sendo indicado generalizar, uma vez que esta pode utilizar estratégias diferentes e interações complexas as quais tornam difícil precisar o seu real comportamento. Além disso, a ocorrência de *R. stolonifera* com expressiva abundância em todos os microhabitats (unidades amostrais) da floresta semidecidual aponta para a presença de propriedades fisiológicas que lhes proporcione uma maior amplitude ecológica, ou simplesmente pode se tratar de uma espécie generalista, que possui maior plasticidade ecológica como uma alternativa de lidar com as adversidades do habitat decorrentes da heterogeneidade ambiental.

Apesar da relação das espécies indicada acima com variáveis do solo, constatou-se que na floresta ombrófila boa parte das espécies não apresentaram relação com as variáveis de solo, demonstrando que existem outros fatores atuando na distribuição destas. Podemos citar a baixa disponibilidade de luz como um fator que pode interferir nessa distribuição, uma vez que em florestas mais densas a luminosidade é considerada um fator limitante da riqueza e abundância de herbáceas nessas formações (Braun-Blanquet, 1979; Grime, 1979). Entretanto, para a escala de 1ha amostrado não se mostrou perceptível e forte o suficiente para mostrar relação com determinada espécie e/ou grupo de espécies.

Outro fato importante é que as espécies da floresta ombrófila foram influenciadas por apenas três variáveis do solo (Na, K e pH), sugerindo que outros nutrientes do solo analisados neste estudo não são fortes preditores da ocupação de herbáceas para esta formação florestal. Isto indica que a distribuição da riqueza de espécies, bem como a abundância dos indivíduos herbáceos estão relacionados a uma interação complexa dos fatores que compõem a heterogeneidade ambiental, resultando em comunidades organizadas nas quais as espécies se relacionam entre si e com o ambiente no qual se encontram presentes (Kozera et al., 2009).

Apesar da diversidade de herbáceas não ter diferido significativamente entre as florestas estudadas, algumas espécies herbáceas apresentaram associações de habitat que são, provavelmente, uma resposta a diferenças de fatores ambientais entre os habitats. No geral, as espécies herbáceas estão respondendo fortemente a determinadas variáveis do solo e indiretamente as variações de luz. E parte da distribuição das espécies herbáceas, em especial da floresta ombrófila, é explicada por outros fatores determinantes e ou estocásticos que não foram incluídos e ou analisados neste estudo.

Diante da complexa dinâmica apresentada pelas comunidades herbáceas deste estudo, sugere-se que os efeitos de solo e luminosidade sobre elas não fornecem uma explicação geral para a

assembleia de ervas de florestas úmidas, uma vez que esta é constituída de espécies que apresentam particularidades distintas que vão levá-las a responder de forma diferenciada as condições favoráveis ou desfavoráveis impostas pela heterogeneidade ambiental. Por consequência, ocorrerá distintas composições de espécies herbáceas entre e dentro dos ecossistemas florestais.

### **Agradecimentos**

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), à Universidade Federal Rural de Pernambuco e à Agência Estadual de Meio Ambiente (CPRH), pelo suporte dado no decorrer deste trabalho.

### **Referências**

Andrade-Lima, D. “*in memoriam*” (2007). Estudos Fitogeográficos de Pernambuco. Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica, Recife, 4:243-274

Begon, M., Townsend, C. R., Harper, J. L. (2007). Ecologia: de indivíduos a ecossistemas. Artmed, Porto Alegre. 740 p

Braun-Blanquet, T. J. (1979). Fitosociologia: bases para el estudio de las comunidades vegetales. H. Blume, Madrid

Byng, J. W., Chase, M. W., Christenhusz, M. J., Fay, M. F., Judd, W. S., Mabberley, D. J., Sennikov, A. N., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Stevens, P. F. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society, 181:1-20

Carrasco, L. C., Lopez-Sanchez, A., San Miguel, A., Roig, S. (2015). The effect of tree cover on the biomass and diversity of the herbaceous layer in a Mediterranean dehesa. Grass and Forage Science, 70:639–650

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. Revista Brasileira de Biociências 9(1): 56-63

Clarke, K. R., Ainsworth, M. (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. Marine Ecology Progress Series 92: 205-219

Chao, A., Shen, T. J. (2010). Program SPADE: Species Prediction And Diversity Estimation. Program and user’s guide. CARE, Hsin-Chu, Taiwan

Chao, A., Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. Ecology 93: 2533-2547

- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol Monogr* 84: 45-67
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Breugel, V. M., Martínez, R. M., Bongers, F., Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 362: 273-289
- Costa, F. R. C. (2004). Structure and composition of the ground-herb community in a terra-firme Central Amazonian forest. *Acta Amaz.* v. 34, n. 1, 53-59
- CPRH (2016). Agência Estadual de Meio Ambiente. Diagnóstico Sócio-ambiental do RVS MatasdoSistemaGurjaú.[http://www.cprh.pe.gov.br/unidades\\_conservacao/Protecao\\_Integral/Resec\\_Gurjau/Estudos/40036%3B55041%3B22370102%3B0%3B0.asp](http://www.cprh.pe.gov.br/unidades_conservacao/Protecao_Integral/Resec_Gurjau/Estudos/40036%3B55041%3B22370102%3B0%3B0.asp). Acessado em dezembro de 2016.
- Dalling, J. W., Schnitzer, S. A., Baldeck, C., Harms, K. E., John, R., Mangan, S. A., Lobo, E., Yavitt, J. B., Hubbell, S. P. (2012). Resourcebased habitat associations in a Neotropical liana community. *Journal of Ecology* 100:1174-1182
- Denslow, J. S. (1996). Functional group diversity and recovery from disturbance. In: Orians GH, Dirzo R, Cushman JH, eds. *Biodiversityand Gap and Seed Bank Ecosystem Processes in Tropical Forests*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 127-152
- Duarte, C. C., Galvêncio, J. D., Corrêa, A. C. B., Araújo, M. S. B. (2007). Análise fisiográfica da bacia hidrográfica do rio tapacurá- PE. *Revista de Geografia*. Recife: UFPE–DCG/NAPA, 24:50-64
- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366
- Elliott, K. J., Harper, C. A., Collins, B. (2011). Herbaceous Response to Type and Severity of Disturbance. In: *Sustaining Young Forest Communities, Managing Forest Ecosystems*. Greenberg C.H. et al. (eds.). 97-119
- Gilliam, F. S. (2007). The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, 57:845-858
- Golodets, C., Sternberg, M., Kigel, J., Boeken, B., Henkin, Z., Seligman No'am, G., Ungar, E. D. (2015). Climate change scenarios of herbaceous production along na aridity gradient: vulnerability increases with aridity. *Oecologia*
- Grime, J. P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Hollunder, R. K., Martins, K. G. G., Luber, J., Ferreira, R. S., Carrijo, T. T., Mendonça, E. S., Garbin, M. L. (2014). Associação entre espécies de sub-bosque e variação topográfica em um fragmento de floresta atlântica no estado do Espírito Santo. *Acta Scientiae & Technicae*, 2:35-41
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S. P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M., et al. (2007). Soil nutrients influence spatial

distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:864–869

Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A., Stevens, P. F., Donoghue, M. J. (2009). *Sistemática vegetal: um enfoque filogenético*. 3ª ed. ArtMed, São Paulo

Koeppen W (1948) *Climatologia: Con un estudio de los climas de la tierra*. Versión directa de Pedro R. Hendrichs Pérez. Fondo de Cultura Economica. México, Buenos Aires

Kooch, Y., Hossein, S. M., Mohammadi, J., Hojjati, S. M. (2012). Effects of uprooting tree on herbaceous species diversity, woody species regeneration status and soil physical characteristics in a temperate mixed forest of Iran. *Journal of Forestry Research* 23: 81-86

Kooyers, N. J. (2015). The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant Science*, pp. 7-8

Koyama, A., Sasaki, T., Jamsran, U., Okuro, T. (2014). Shrub cover regulates population dynamics of herbaceous plants at individual shrub scale on the Mongolian steppe. *Journal of Vegetation Science*, pp.1-11

Kozera, C., Rodrigues, R. R., Dittrich, V. (2009). Composição florística do sub-bosque de uma floresta ombrófila densa montana, Morretes, PR, Brasil. *Revista Floresta*, 39:323-334

Kluge, J. & Kessler, M. (2011). Influence of niche characteristics and forest type on fern species richness, abundance and plant size along an elevational gradient in Costa Rica. *Plant Ecol*, 212:1109-1121

Lima, R. A. F., Gandolfi, S. (2009). Structure of the herb stratum under different light regimes in the submontane Atlantic rain forest. *Brazilian Journal of Biology* 69: 289-296

Lima, P. B., Lima, L. F., Santos, B. A., Tabarelli, M., Zickel, C. S. (2015). Altered herb assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation*, 191:588–595

Maraschin-Silva, F., Scherer, A., Baptista, L. R. M. (2009). Diversidade e estrutura do componente herbáceo-subarbustivo em vegetação secundária de Floresta Atlântica no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, 7: 53-65

Marcon, E., Zhang, Z., Hérault, B. (2014). The decomposition of similarity-based diversity and its bias correction. <hal-00989454v3> <https://hal-agroparistech.archives-ouvertes.fr/hal-00989454v3/document>

Mendes, M. R. A., Munhoz, C. B. R., Silva-Júnior, M. C., Castro, A. J. F. (2012). Vegetation and soil relationship in moist grassland in the National Park of Sete Cidades, Piauí, Brazil *Rodriguésia*, 63: 971-984

Neufeld, H. S., Young, D. R. (2003). Ecophysiology of the herbaceous layer in temperate deciduous forests. See Gilliam & Roberts, pp. 38-90

Oliveira, R. J., Mantovani, W., Melo, M. M. R. F. (2001). Estrutura do componente arbustivo-arbóreo da floresta atlântica de encosta, Peruíbe, SP. *Acta Botânica Brasílica*, 15:391-412

- Oksanen, F. J., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H. (2011). *Vegan: community ecology package*. R package version 1.17-6. Disponível em <<http://cran.rproject.org/package=vegan>>; acesso em 6 out. 2017
- Pallavicini, Y., Alday, J. G., Martínez-Ruiz, C. (2015). Factors affecting herbaceous richness and biomass accumulation patterns of reclaimed coal mines. *Land Degradation & Development*, 26: 211-217
- Poulsen, A. D. (1996). Species richness and density of ground herbs within a plot of lowland rain forest in north-west Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 12:177-190
- Richards, P. W. (1996). *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study*, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- R Development Core Team (2011). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponível em <<http://www.Rproject.org/>>; acesso em 10 outubro 2016.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A. et al. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37: 477-485
- Silva, K. A., Araújo, E. L., Ferraz, E. M. N. (2009). Estudo florístico do componente herbáceo e relação com solos em áreas de caatinga do embasamento cristalino e bacia sedimentar, Petrolândia, PE, Brasil. *Acta botanica brasílica*, 23: 100-110
- Small, C. J. (2006). A comprehensive review of herbaceous layer ecology. *Diversity and Distributions*, 12: 220-227
- Souza, A. C. R., Almeida Jr, E. B., Zickel, C. S. (2009). Riqueza de espécies de sub-bosque em um fragmento florestal urbano, Pernambuco, Brasil. *Biotemas* 22: 57-66
- Sproull, G. J., Quigley, M. F., Sher, A., Gonzalez, E. (2015). Long-term changes in composition, diversity and distribution patterns in four herbaceous plant communities along an elevational gradient. *Journal of Vegetation Science*, pp. 1-12
- Tropicos, (2010) <http://www.tropicos.org/>. Acessado em janeiro de 2016
- Turner, I. M., Tan, H. T. W., Chua, K. S. (1996). Relationships between herb layer and canopy composition in a tropical rain forest successional mosaic in Singapore. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 843-851
- Uriarte, M., Bruna, E. M., Rubim, P., Anciães, M., Jonckheere, I. (2010). Effects of forest fragmentation on the seedling recruitment of a tropical herb: assessing seed vs. safe-site limitation. *Ecology*, 91:1317-1328
- Veblen, T. T., Veblen, A. T., Schlegel, F. M. (1979). Understory patterns in mixed evergreen deciduous Nothofagus forests in Chile. *Journal of Ecology*, 67: 809-823
- Viana, J. L., Barbosa, M. R. V. (2013). Estrutura e composição do estrato herbáceo em um remanescente de Floresta Semidecidual Submontana no Nordeste do Brasil. *Sitientibus, série Ciências Biológicas* 13: 1-30

Webb, C. O., Peart, D. R. (2000). Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, 88:464-478

Whigham, D. F. (2004). Ecology of Woodland Herbs in Temperate Deciduous. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35:583-621

Zhang, L., Mi, X., Shao, H., Ma, K. (2011). Strong plant–soil associations in a heterogeneous subtropical broad-leaved forest. *Plant and Soil* 347:211-220

Tabela 1: Rank do conjunto de espécies indicadoras da floresta ombrófila e semidecidual, Pernambuco, Brasil.

Conjunto I – Indicadoras da Floresta Ombrófila				
Espécie	Especificidade	Fidelidade	Stat	<i>p. value</i>
Poaceae 1	1.0000	0.9600	0.980	0.001 *
<i>Philodendron</i> sp.2	0.9891	0.9600	0.974	0.001 *
<i>Geophila repens</i> (L.) I.M. Johnst.	1.0000	0.6800	0.825	0.001 *
<i>Centrosema sagittatum</i> (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) Brandegee	1.0000	0.3600	0.600	0.002 *
<i>Commelina rufipes</i> var. <i>glabrata</i> (D.R. Hunt) Faden & D.R.Hunt	1.0000	0.3200	0.566	0.004 *
<i>Monstera adansonii</i> Schott	1.0000	0.3200	0.566	0.001 *
<i>Smilax elastica</i> Griseb	0.9000	0.3200	0.537	0.036
<i>Heliconia bihai</i> (L.) L.	0.9789	0.2400	0.485	0.020
Conjunto II – Indicadoras da Floresta Semidecidual				
Espécie	Especificidade	Fidelidade	Stat	<i>p. value</i>
<i>Raddia stolonifera</i> R.P. Oliveira e Longhi-Wagner	0.8626	0.9600	0.910	0.001 *
<i>Philodendron</i> sp.1	0.9336	0.7600	0.842	0.001 *
<i>Anthurium pentaphyllum</i> (Aubl.) G. Don	0.9760	0.6800	0.815	0.001 *
<i>Smilax elastica</i> Griseb	0.9967	0.6400	0.799	0.001 *
<i>Stromanthe tonckat</i> (Aubl.) Eichler	0.9723	0.6400	0.789	0.001 *
<i>Dichorisandra hexandra</i> (Aubl.) Standl	1.0000	0.6000	0.775	0.001 *
<i>Streptochaeta angustifolia</i> Soderstr.	1.0000	0.6000	0.775	0.001 *
<i>Philodendron blanchetianum</i> Schott	0.8841	0.6400	0.752	0.001 *
<i>Psychotria ipecacuanha</i> (Brot.) Stoves	0.7956	0.6000	0.691	0.004 *
<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl.	0.9444	0.4400	0.645	0.006 *
<i>Vanilla planifolia</i> Andrews	0.9286	0.2800	0.510	0.023
<i>Maranta zingiberina</i> L. Anderson	1.0000	0.2400	0.490	0.018 *

*P- value* significativos ( $\leq 0,01$ ) com asterisco  
Stat: valor do índice de espécies indicadoras

Tabela 2 – Legenda dos pseudônimos das espécies herbáceas visualizadas na análise NMDS + envfit da floresta ombrófila, Pernambuco, Brasil.

Família	Espécie	Pseudônimos (NMDS + envfit)
Araceae	<i>Anthurium pentaphyllum</i> (Aubl.) G. Don	anthuphyllum
Araceae	<i>Philodendron blanchetianum</i> Schott	philoblanche
Commelinaceae	<i>Dichorisandra paranaensis</i> Maia, Cervi & Tardivo	dichoriensis
Costaceae	<i>Costus spicatus</i> (Jacq.) Sw.	coscatus
Heliconiaceae	<i>Heliconia psittacorum</i> Sessé & Moc.	helicorum
Marantaceae	<i>Stromanthe tonckat</i> (Aubl.) Eichler	stromankat
Moraceae	<i>Dorstenia brasiliensis</i> Lam.	dorstensis
Araceae	<i>Philodendron</i> sp.2	philodensp2
Poaceae	Poaceae 1	poaceae
Araceae	<i>Philodendron</i> sp.3	philodensp3
Poaceae	<i>Pharus latifolius</i> L.	phafolius
Pteridaceae	<i>Adiantum argutum</i> Splitg	adiangutum
Rubiaceae	<i>Geophila repens</i> (L.) I.M. Johnst.	geophilasp
Smilacaceae	<i>Smilax elastica</i> Griseb	smilastica
Araceae	<i>Monstera adansonii</i> Schott	monssonni
Poaceae	<i>Olyra latifolia</i> L.	olyfolia
Poaceae	<i>Raddia stolonifera</i> R.P. Oliveira e Longhi-Wagner	raddiafera
Orchidaceae	<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl.	oeceolata
Cyperaceae	<i>Pycreus polystachyos</i> (Rottb.) P. Beauv	pycreustachyos
Fabaceae	<i>Centrosema sagittatum</i> (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) Brandegee	centrotatum
Poaceae	<i>Ichnanthus nemoralis</i> (Schrad.) Hitchc. & Chase	ichnanralis
Araceae	<i>Philodendron barrosoanum</i> G.S. Bunting	philobarro
Cucurbitaceae	<i>cayaponia</i> sp.	cayaponiasp
Commelinaceae	<i>Commelina rufipes</i> var. <i>glabrata</i> (D.R. Hunt) Faden & D.R.Hunt	comfipes
Heliconiaceae	<i>Heliconia bihai</i> (L.) L.	helibihai
Rubiaceae	<i>Psychotria ipecacuanha</i> (Brot.) STOVES	psycuanha

Tabela 3 – Legenda dos pseudônimos das espécies herbáceas visualizadas na análise NMDS + envfit da floresta semidecidual, Pernambuco, Brasil.

Família	Espécie	Pseudônimos (NMDS + envfit)
Araceae	<i>Anthurium pentaphyllum</i> (Aubl.) G. Don	anthuphyllum
Araceae	<i>Philodendron blanchetianum</i> Schott	philoblanche
Araceae	<i>Philodendron</i> sp.1	philodensp1
Commelinaceae	<i>Dichorisandra paranaensis</i> Maia, Cervi & Tardivo	dichoriensis
Orchidaceae	<i>Sarcoglottis latifolia</i> Schltr.	sarcofolia
Heliconiaceae	<i>Heliconia psittacorum</i> Sessé & Moc.	helicorum
Marantaceae	<i>Stromanthe tonckat</i> (Aubl.) Eichler	stromankat
Moraceae	<i>Dorstenia brasiliensis</i> Lam.	dorstensis
Commelinaceae	<i>Dichorisandra hexandra</i> (Aubl.) Standl	dichoxandra
Rubiaceae	<i>Psychotria ipecacuanha</i> (Brot.) STOVES	psycuanha
Marantaceae	<i>Maranta zingiberina</i> L. Anderson	maranberina
Poaceae	<i>Pharus latifolius</i> L.	phafolius
Poaceae	<i>Streptochaeta angustifolia</i> Soderstr.	aceae
Rubiaceae	<i>Geophila repens</i> (L.) I.M. Johnst.	geophilasp
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i> L.	comerecta
Araceae	<i>Anthurium gracile</i> (Rudge) Schott	anthucile
Poaceae	<i>Olyra latifolia</i> L.	olyfolia
Poaceae	<i>Raddia stolonifera</i> R.P. Oliveira e Longhi-Wagner	raddiafera
Orchidaceae	<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl.	oeceolata
Cyperaceae	<i>Pycreus polystachyos</i> (Rottb.) P. Beauv	pycreustachyos
Marantaceae	<i>Ctenanthe muelleri</i> Petersen	ctenuelleri
Poaceae	<i>Ichnanthus nemoralis</i> (Schrad.) Hitchc. & Chase	ichnanralis
Araceae	<i>Philodendron barrosoanum</i> G.S. Bunting	philobarro
Orchidaceae	<i>Vanilla planifolia</i> Andrews	vanianifolia
Marantaceae	Marantaceae 2	marantaceae2
Marantaceae	<i>Calathea cylindrica</i> (Roscoe) K. Schum.	marantaceae
Rubiaceae	<i>Psychotria ipecacuanha</i> (Brot.) Stoves	psycuanha
Costaceae	<i>Costus spicatus</i> (Jacq.) Sw.	costatus
Smilacaceae	<i>Smilax elastica</i> Griseb.	smilax

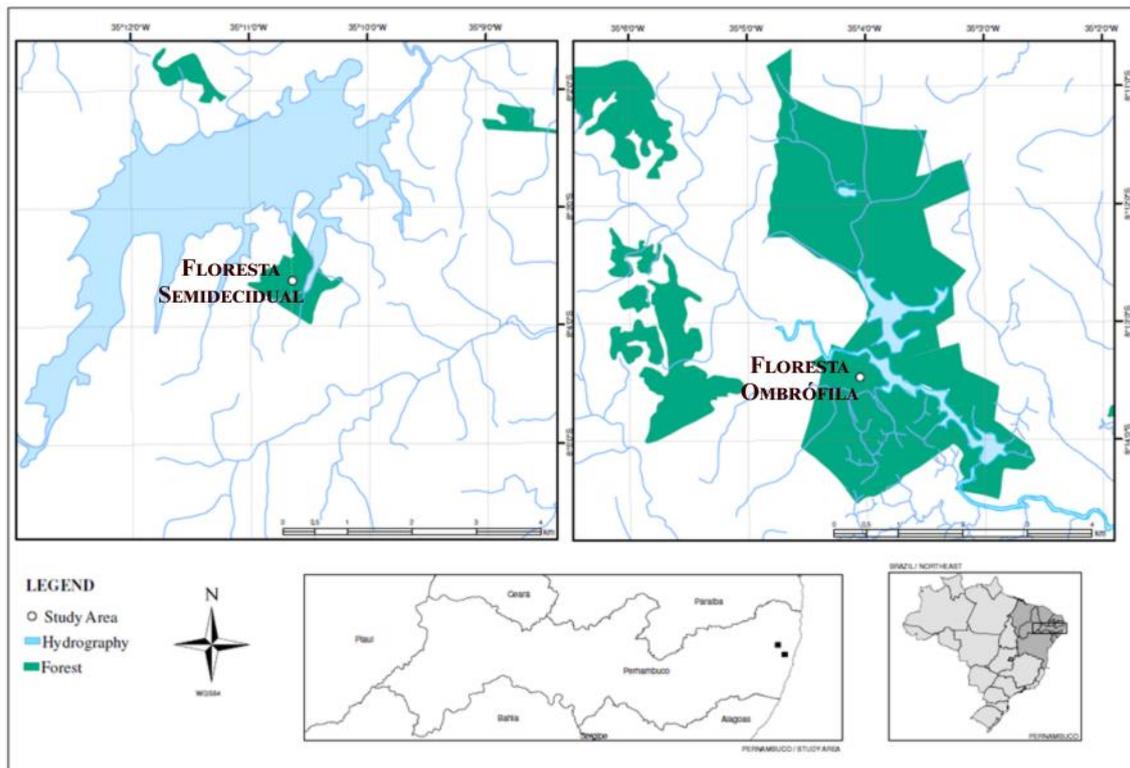


Figura 1. Mapa de localização do fragmento de Floresta Semidecidual no Refúgio de Vida Silvestre Mata do Toró e da Floresta Ombrófila no Refúgio de Vida Silvestre Matas do Sistema Gurjaú, Pernambuco.

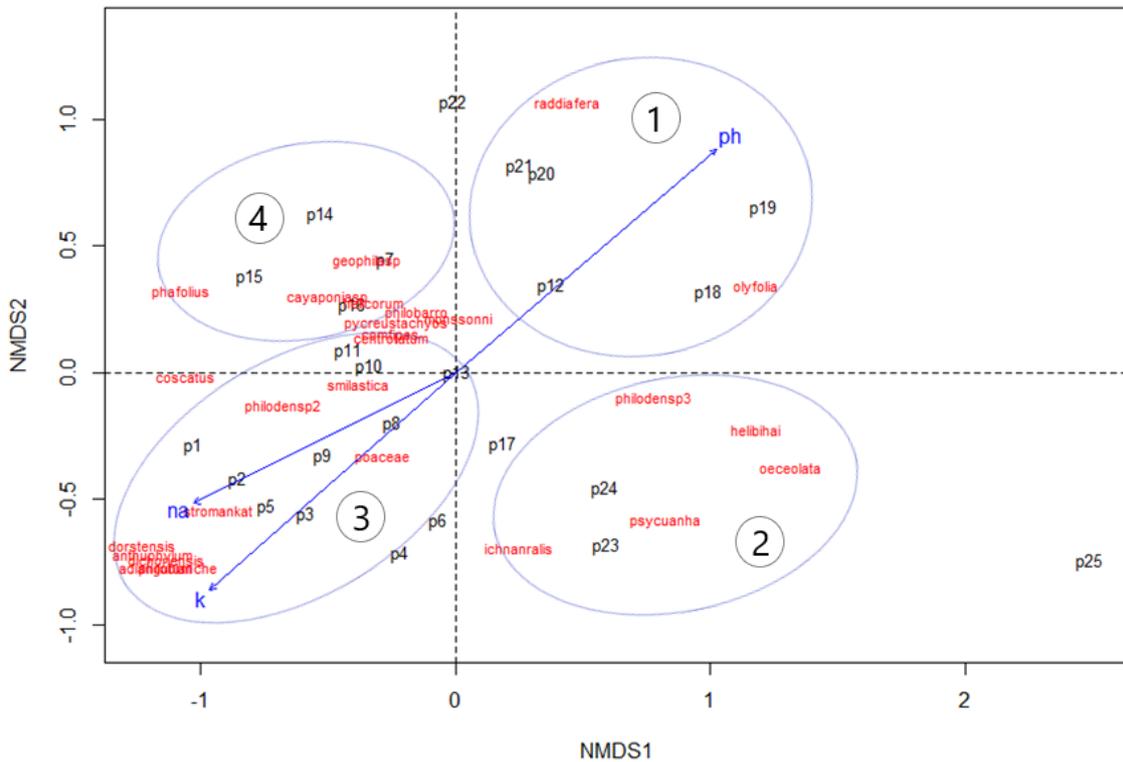


Figura 2: Escalonamento multidimensional não métrico baseado na distância de dissimilaridade de Bray-Curtis para a floresta ombrófila, Pernambuco, Brasil. Linha azul - vetores ambientais ajustados mostraram correlações no plano de ordenação com significância para pH, Na e K ( $p < 0,01$ ). ph = potencial hidrogeniônico; na = sódio; k = potássio; P1, P2...= número das parcelas, 1 = grupo 1; 2 = grupo 2, 3 = grupo 3 e 4 = grupo 4. As espécies são identificadas por pseudônimos, os nomes científicos das espécies encontram-se listados na Tabela 2.

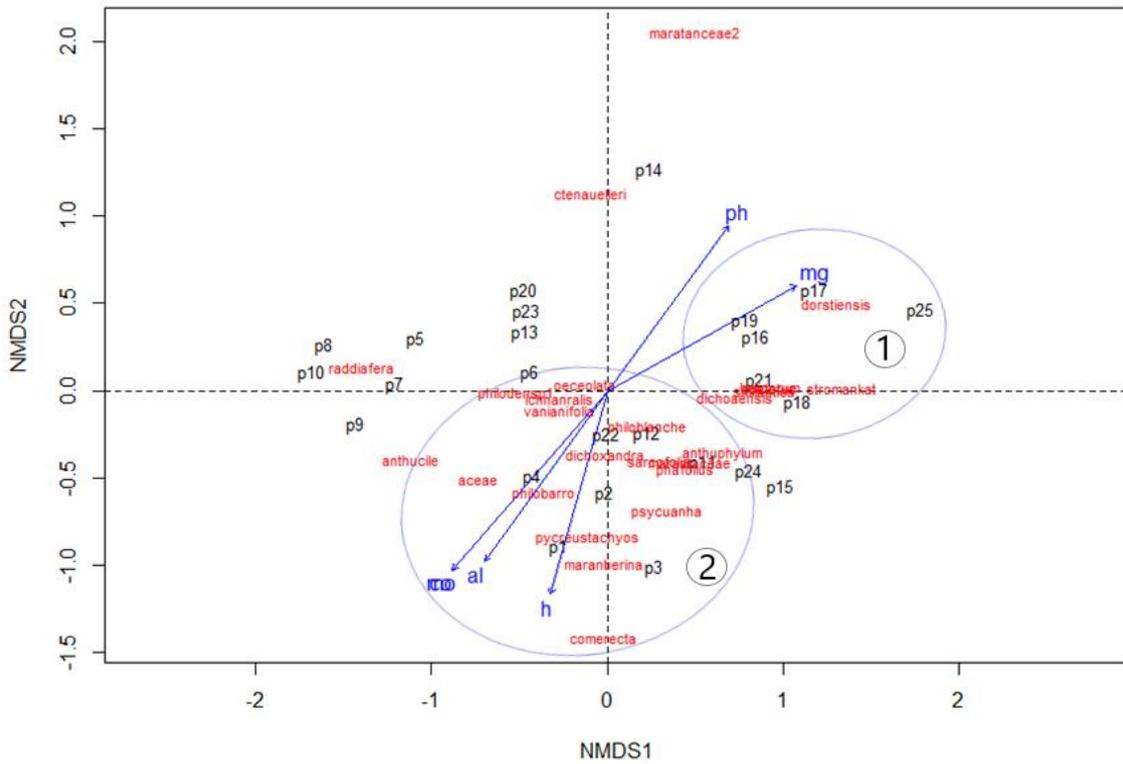


Figura 3: Escalonamento multidimensional não métrico (baseado na distância de dissimilaridade de Bray-Curtis) para floresta semidecidual, Pernambuco, Brasil. Vetores ambientais ajustados mostraram correlações no plano de ordenação com significância para pH, Mg, H+Al, MO e CO ( $p < 0,01$ ). Potencial hidrogeniônico (pH), magnésio (Mg), acidez potencial (H+Al), matéria orgânica (MO) e carbono orgânico (CO). P1, P2...= número das parcelas, 1= grupo 1; 2 = grupo 2. As espécies são identificadas por pseudônimos, os nomes científicos das espécies encontram-se listados na Tabela 3.

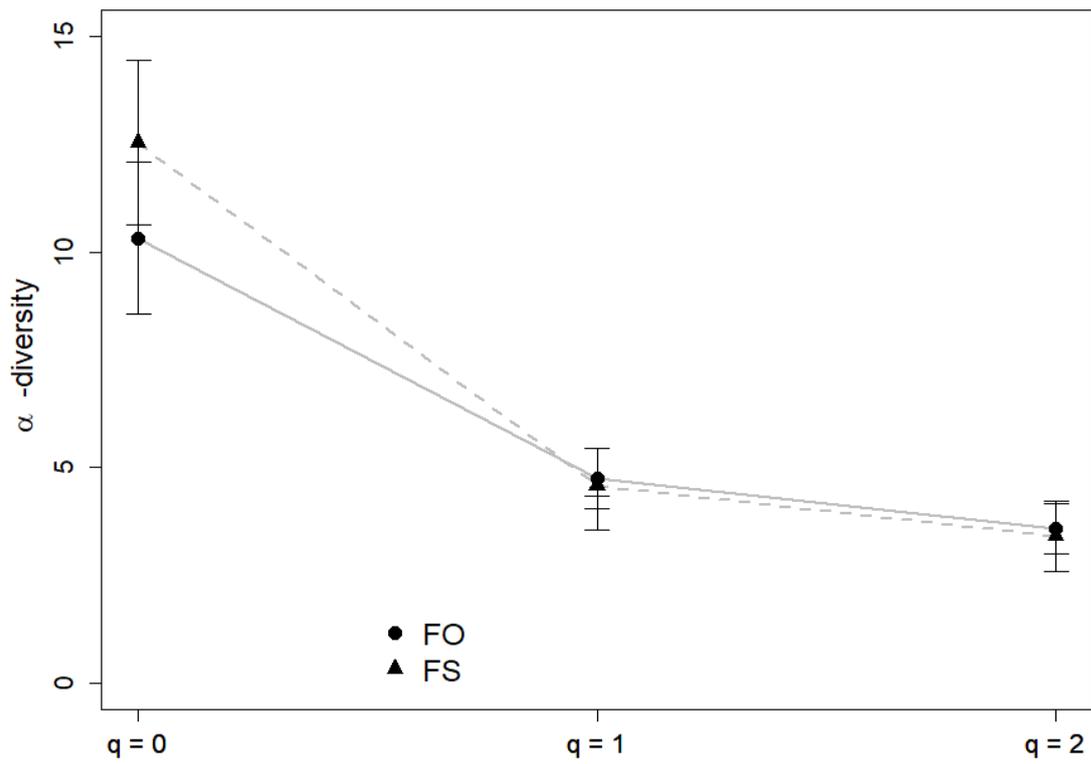


Figura 4: Diversidade de herbáceas na floresta ombrófila (círculo) e semidecidual (triângulo), Pernambuco, Brasil.

## 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O sub-bosque, dos fragmentos florestais estudados, possui uma boa representatividade de ervas e arbustos que contribui para o funcionamento do ecossistema florestal. Ambos os fragmentos mostraram grande heterogeneidade na distribuição da abundância das espécies, notadamente na floresta semidecidual que um grupo de espécies apresentaram maiores tamanhos populacionais.

As variáveis edáficas mostraram-se determinantes na distribuição das espécies do sub-bosque, provavelmente associada à disponibilidade de água e à interferência da luz que se apresentaram como fatores secundários as respostas das espécies. Os resultados indicam que a heterogeneidade ambiental apresenta um papel significativo na constituição da diversidade do sub-bosque destas florestas e que a maior amplitude da sazonalidade climática na floresta semidecidual contribui para formar clareiras de decidualidade, resultando em arranjos florístico-estruturais diferentes entre as florestas semidecíduais e ombrófilas da floresta atlântica.

No geral, este estudo contribuiu para ampliação do conhecimento sobre a dinâmica natural do sub-bosque ao demonstrar como esse estrato da floresta varia em função da heterogeneidade espacial, indicando causas implícitas do seu comportamento. Assim, este conhecimento vem colaborar com a otimização de ações voltadas para a conservação dos fragmentos de florestas tropicais. Visto que, as respostas da vegetação de sub-bosque (ervas e arbustos) frente a heterogeneidade ambiental do ecossistema podem indicar as condições básicas necessárias para o crescimento, desenvolvimento e composição deste componente em determinados locais.

Contudo, defendemos mais esforços de coleta a ser colocado em inventários de plantas do sub-bosque, em remanescentes de florestas ombrófilas e semidecidual, para uma avaliação eficaz da biodiversidade de uma determinada floresta e permitir que o seu plano de manejo, com propostas de conservação, seja bem-sucedido.

## 7. Anexos

I – Normas da revista *Plant Ecology* (Link)

[http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/11258?detailsPage=pltc\\_i\\_1060329](http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/11258?detailsPage=pltc_i_1060329)

II – Normas da revista *Journal of Ecology* (Link)

[http://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2745/author-guidelines.html](http://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/10.1111/(ISSN)1365-2745/author-guidelines.html)