

ARQUITETURA E ESTRUTURA VERTICAL DA COMUNIDADE ARBÓREA DE UMA FLORESTA ESTACIONAL SUBTROPICAL

ARCHITECTURE AND VERTICAL STRUCTURE OF THE TREE COMMUNITY IN A SUBTROPICAL SEASONAL FOREST

Malcon do Prado Costa¹ Solon Jonas Longhi² Alessandro Abreu Fávero³

RESUMO

Arquitetura de uma árvore é a expressão do equilíbrio entre os processos de crescimento endógeno e as forças externas exercidas pelo ambiente. Objetivou-se delimitar e caracterizar os estratos verticais, observando a regularidade da distribuição de abundância de espécies no gradiente hipsométrico de árvores, em uma comunidade arbórea na Floresta Estacional Subtropical. A amostragem foi realizada usando catorze parcelas (20 m x 100 m), distribuídas sistematicamente, registrando os táxons e a altura total das árvores com circunferência a altura do peito ≥ 30 cm. Os estratos verticais foram delimitados a partir da análise de agrupamento (Bray-Curtis; ligação completa). Foram analisados a abundância de espécies e os modelos arquitetônicos. Realizou-se uma análise de redundância (RDA), da distribuição de abundância das espécies com os modelos arquitetônicos, nos estratos verticais delimitados. Para avaliar a distribuição de abundância nas classes de altura usou-se a análise de correspondência destendenciada (DCA). Constatou-se que a comunidade arbórea está formada por quatro estratos verticais. Ocorreu uma relação entre as espécies dos modelos arquitetônicos com a estrutura vertical da comunidade arbórea, observando, assim, a existência de estratégias de ocupação do dossel entre as espécies de acordo com o modelo arquitetural analisado. Os modelos arquitetônicos com ocupação preferencial por determinados estratos foram os de Aubréville para o sub-bosque e o de Prevost para os estratos emergentes. Outras espécies apresentaram ampla distribuição nos estratos verticais na comunidade arbórea, não possuindo distribuição preferencial na estrutura vertical. Sendo os modelos de arquitetura - Massart, Rauh, Roux, Champagnat e Troll, primordiais para a conformação arquitetural da comunidade arbórea local situada na floresta subtropical.

Palavras-chave: ecologia funcional, ecologia vegetal; fitossociologia; silvologia, traço funcional.

ABSTRACT

This study proposed stipulate the limits and characterize the vertical strata, observing the regularity of the distribution of species abundance, on height gradient of the trees in forest. Data were obtained from fourteen plots (20m x 100m) distributed systematically, registering the species and the total height of the trees with circumference at breast height (CBH) ≥ 30 cm. The strata were defined from the cluster analysis. We conducted a redundancy analysis (RDA) between species abundance and architectural models, in the vertical strata. For the species distribution in vertical strata was used detrended correspondence analysis (DCA). The community is comprised of four vertical strata. According to the study there was a relationship between the species of the architectural models with the vertical structure of the forest, thus observing that there are strategies of canopy occupation among species according to the architectural model studied. The architectural models with preferential occupancy by certain strata were those of Aubréville for the

- 1 Engenheiro Florestal, Dr., Professor do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Escola Agrícola de Jundiaí, Unidade Acadêmica Especializada em Ciências Agrárias, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, RN 160 - Km 03, Jundiaí, CEP 59280-000, Macaíba (RN), Brasil. malconfloresta@gmail.com
- 2 Engenheiro Florestal, Dr., Professor Titular do Departamento de Ciências Florestais, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima, 1000, CEP 97105-900, Santa Maria (RS), Brasil. longhi.solon@gmail.com
- 3 Biólogo/Engenheiro Florestal, MSc., Doutorando do Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Paulo Gama, 110, CEP 90040-060, Porto Alegre (RS), Brasil. abreufaveroalessandro@gmail.com

Recebido para publicação em 15/04/2014 e aceito em 15/02/2018

understorey and the one of Prévost for the emergent strata. Other species presented a wide distribution in the vertical strata of the forest, having no preferential distribution in the vertical structure. Being the models of Massart, Rauh, Roux, Champagnat and Troll, essentials for conformation of the forest architecture.

Keywords: functional ecology, plant ecology; fitossociology; silvology, functional trait.

INTRODUÇÃO

As pesquisas da estrutura espacial de comunidades arbóreas são caracterizadas pela distribuição das árvores em determinada área e são representadas por modelos de estrutura espacial horizontal, vertical e paramétrica (HOSOKAWA et al., 2008). Os modelos de estrutura espacial vertical compreendem a distribuição de árvores no gradiente de altura, sendo essencial a aplicação de métodos para delimitar os estratos (ou camadas folhosas), os quais são difíceis de detectar devido à mescla das copas das árvores (LAMPRECHT, 1964) e à falta de técnicas que estabeleçam limites precisos (VEGA, 1966).

A arquitetura de uma planta, em um dado momento, é a expressão de um equilíbrio entre os processos de crescimento endógeno e as forças externas exercidas pelo ambiente (BARTHÉLÉMY; CARAGLIO, 2007). O objetivo da análise arquitetônica é identificar os processos endógenos que determinam a forma de uma árvore. Para entender a arquitetura de uma planta, analisa-se a atividade dos meristemas, principalmente os apicais (HALLÉ et al., 1978, TOMLINSON, 2010). A caracterização do eixo principal de uma planta e suas ramificações de primeira ordem forma uma combinação característica para uma espécie, a qual se conhece como modelo arquitetônico. Hallé, Oldeman e Tomlinson (1978) citam a possibilidade de 24 modelos teóricos possíveis, dos quais apenas 23 foram reconhecidos. Esses modelos arquitetônicos, permitem a caracterização tipológica do crescimento das plantas (TOMLINSON, 2010).

A hipótese dos distintos estratos verticais em comunidades arbóreas é a que se refere à diferenciação de crescimento e da adaptação das árvores causado pela existência de nichos ecológicos (HUTCHINSON, 1957) relacionados às seções horizontais de disponibilidade de radiação solar ao longo do perfil vertical (KOHYAMA, 1993). Estes nichos criam condições para a existência de grupos de espécies que apresentam uma funcionalidade similar na comunidade, como no caso de comunidades arbóreas que apresentam um tipo de modelo arquitetônico (VESTER, 1997). Hallé, Oldeman e Tomlinson (1978) sugeriram que existe uma ampla expressão de formas e grande diversidade de padrão de crescimento em plantas lenhosas (arquitetura arbórea) que podem ser estudadas nos neotrópicos. Pesquisas procuraram trabalhar com a relação existente entre a arquitetura arbórea e a ecologia florestal (OLDEMAN, 1990; VESTER; SALDARRIAGA, 1993).

Na estrutura espacial vertical de uma comunidade arbórea, as espécies têm o lugar assegurado quando estão representadas em todos os estratos verticais (FINOL, 1971), ao contrário de espécies que se encontram apenas no estrato superior ou superior e médio que possuem a duvidosa permanência, excetuam-se as espécies típicas do estrato inferior. As espécies com a distribuição regular possuem a mesma abundância de indivíduos ou diminuem gradualmente do estrato inferior para os superiores (HOSOKAWA et al., 2008).

Neste contexto, a pesquisa objetivou relacionar os modelos arquitetônicos encontrados para o remanescente florestal com a estrutura vertical, observando se existem estratégias específicas de ocupação do dossel entre as espécies de cada modelo arquitetural. Pretendeu assim verificar uma hipótese com base na Teoria dos nichos de Hutchinson (1957), testando se as diferenciações no crescimento e adaptações das árvores, expressas pelos modelos arquitetônicos ocorrentes no remanescente são mecanismos de aptidão das espécies quanto à ocupação dos nichos ecológicos existentes na estratificação vertical da floresta.

METODOLOGIA

Caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado em uma comunidade arbórea remanescente na Floresta Estacional Subtropical Decidua localizada no Campo de Instrução do Exército (53°52'O e 29°46'S) pertencente ao Ministério da Defesa, no município de Santa Maria, Rio Grande do Sul (Figura 1). A área do campo de instrução apresenta 5.876 ha e o remanescente de floresta estudado, aproximadamente, 560 ha (SCCOTI et al., 2011).

A formação florestal estudada trata-se de reduto de Floresta Estacional Subtropical Decidual inserido no Bioma Pampa, sendo assim caracterizada por ser uma mancha de vegetação circundada por uma vegetação campestre. Segundo RAMBO (1956), a Floresta Estacional Decidual da Fralda da Serra Geral começa a oeste, próximo ao Rio Itú, afluente maior do Rio Ibicuí na margem nordeste e termina próximo a Osório, atingindo toda a Serra Geral, e somente se alargando ao longo dos rios. Portanto, limita com as pastagens da campanha ao sul e o planalto ao norte.

As principais classes de solo da região pertencem à Unidade de Mapeamento Santa Maria e são denominadas: Argissolo Bruno-acinzentado Alítico úmbrico e Argissolo Amarelo Alítico típico, ambas originadas de siltitos e arenito, e que ocorrem em duas situações de paisagem: uma dominando o relevo suavemente ondulado e, outra, ocupando áreas de coxilhas em cotas intermediárias entre Argissolos Vermelhos (Unidade São Pedro) e em cotas mais altas (STRECK et al., 2008).

O clima da região é do tipo Cfa, conforme classificação de Köppen, com temperatura média de 17,9 a 19,2°C, podendo ocorrer geadas de abril a novembro e precipitação média anual entre 1400 e 1760 mm (MORENO, 1961; HELDWEIN; BURIOL; STRECK, 2009).

Obtenção dos dados

Foi realizado uma amostragem fitossociológica incluindo todos os indivíduos com circunferência a altura do peito (CAP) igual ou superior a 30 cm contidos em cartoze unidades amostrais de 20 x 100 m na área amostrada (Figura 1) - sendo as árvores marcadas para estudos futuros. A classificação das famílias foi realizada conforme *Angiosperm Phylogeny Group* (APG III, 2009).e, para gêneros e espécies, a Lista de Espécies do *The International Plant Names Index* (IPNI, 2012) e a livro especializado (SOBRAL et al., 2013).

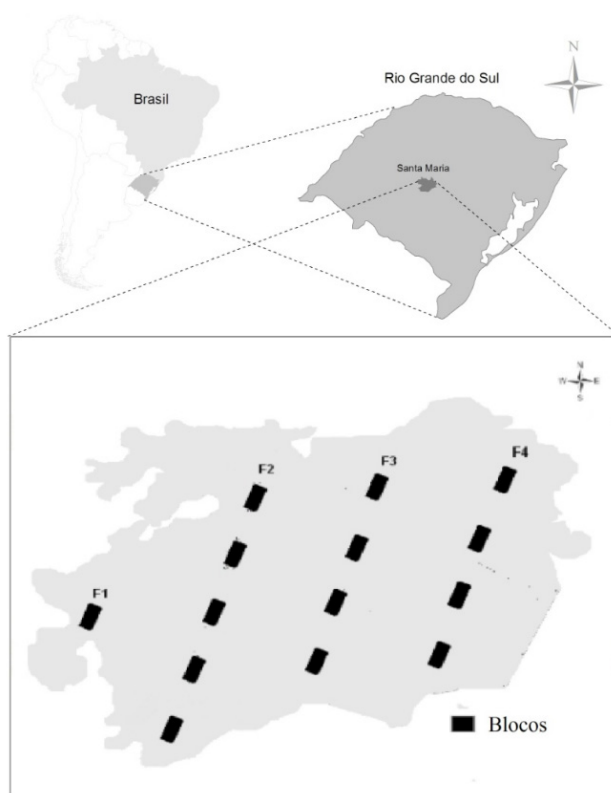


FIGURA 1: Distribuição das unidades amostrais na área localizada no Campo de Instrução do Exército, 53°52'O e 29°46'S, em Santa Maria, Rio Grande do Sul (Mapa adaptado de Scctoti et al., 2011).

FIGURA1: Distribution of plots in the area (53°52'W e 29°46'S), city of Santa Maria, RS (Thematic map adapted of Scctoti et al., 2011).

Análise dos dados

Para delimitar os estratos verticais na comunidade arbórea local: (1) formaram-se as classes de alturas das árvores, em intervalos de um metro, denominadas como as camadas do gradiente vertical; (2) efetuou-se a análise de agrupamento de *Cluster*, a partir da matriz de distância de dissimilaridade de Bray-Curtis pelo Método por Ligações Completas.

Na análise das espécies arbóreas nas classes de alturas usou-se a ordenação de análise de correspondência destendenciada (DCA) com base na matriz de abundância padronizada pela função de Chi-Quadrado (LEGENDRE; GALLAGHER, 2001).

Nas análises de agrupamento de *Cluster* e ordenação, foram as classes de altura da extremidade inferior da distribuição no intervalo de $1,50 \text{ m} < \text{HT} \leq 4,5 \text{ m}$ e as do intervalo superior, $\text{HT} \geq 26,5 \text{ m}$, excluídas devido ao diminuto número de indivíduos.

A classificação das espécies arbóreas de acordo com seus modelos arquitetônicos foi realizada com o uso de caracteres morfológicos e arquiteturais e inserção dos mesmos em chave dicotômica (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978). As 52 espécies avaliadas foram classificadas em 13 modelos arquitetônicos que se seguem: Corner (modelo sem ramificação), Leeuwenberg (modelo com ramificação e sem diferenciação entre os eixos de troncos e ramos), Attim, Aubréville, Massart, Nozeran, Koriba, Prevost, Rauh, Roux e Scarrone (modelo com ramificação e diferenciação entre os eixos de troncos e ramos), Champagnat e Troll (modelos com eixos mistos de troncos e ramos).

Objetivando verificar se existem associações na distribuição dos indivíduos entre os diferentes modelos arquiteturais nos estratos verticais da vegetação, foi criada uma tabela de contingência, comparando os valores esperados e os observados ($p \leq 0,05$), com o teste de associação não-paramétrico de qui-quadrado.

A associação da distribuição de abundâncias das espécies com os modelos arquitetônicos nos estratos verticais foi avaliada pela ordenação canônica entre uma matriz de abundância das espécies por classe de altura e outra matriz com a abundância dos modelos arquitetônicos (ambas transformadas a partir do método de distâncias de Hellinger). Foi realizada a análise de redundância (RDA – *Redundancy Analysis*) entre as duas matrizes seguindo o protocolo apresentado por Borcard, Gillet e Legendre (2011).

Os dados foram processados no *software* R (R Development Core Team, 2012), o pacote usado foi o VEGAN - *Community Ecology Package* (OKSANEN et al., 2011).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A altura máxima na comunidade arbórea local foi de 26 m, representada por uma espécie de hemiepífita primária, *Ficus luschnathiana* (Miq.) Miq., típica do dossel segundo Leite e Klein (1990), deste modo, para estabelecer a altura da comunidade arbórea considerou-se a classe de 24,5 m na qual houve a concentração das árvores emergentes.

O dendrograma de *Cluster* (Figura 2) das classes de altura das árvores delimita a existência de quatro grupos homogêneos (menor variabilidade intragrupo) e distintos (maior variabilidade intergrupo), confirmando a ocorrência da estratificação vertical na comunidade arbórea, de acordo com os estudos da floresta estacional no sul do Brasil (HUECK, 1972; KLEIN, 1984; LEITE; KLEIN, 1990; GIEHL et al., 2007).

Delimitaram-se quatro estratos verticais: sub-bosque abaixo de 9,5 m de altura, subdossel de 10,5 m a 14,5 m, dossel acima de 15,5 m a 22,5 m e o emergente acima de 23,5 m de altura. O subdossel e dossel possuem os maiores números de camadas vegetais no gradiente de altura, dificultando a passagem de luz para o sub-bosque.

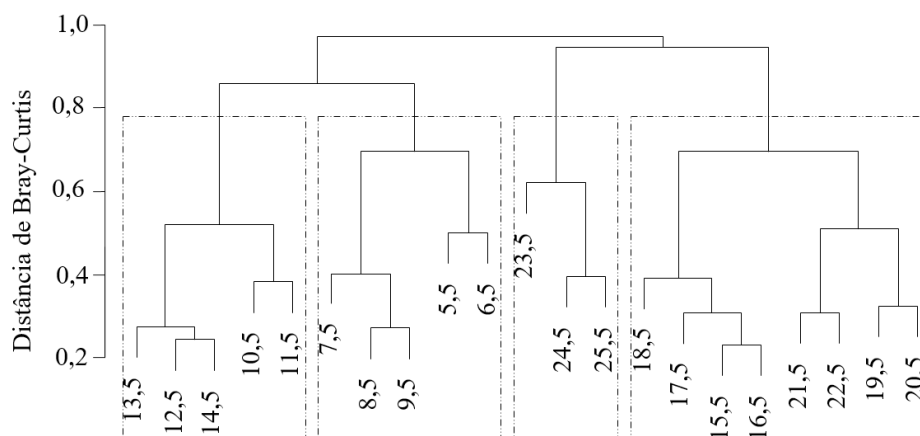


FIGURA 2: Dendrograma da análise de agrupamento (Bray-Curtis, ligação completa) das classes de altura das árvores para a delimitação dos estratos verticais, em uma comunidade arbórea local, na Floresta Estacional Subtropical, município de Santa Maria, Rio Grande do Sul.

FIGURE 2: Dendrogram of Cluster analysis of the height class for defining the vertical strata, of the Subtropical Seasonal Forest, city of Santa Maria, Rio Grande do Sul State.

Foram registrados 1393 indivíduos, distribuídos em 53 espécies, 45 gêneros e 28 famílias botânicas. Observou-se que 10 espécies ocorrem em todos os estratos verticais. As espécies com maior abundância dos indivíduos no sub-bosque e subdossel foram *Trichilia claussoni*, *Actinostemon concolor*, *Casearia sylvestris*, *Eugenia ramboi*, *Plinia rivularis* e *Gymnanthes klotzschiana*. As espécies com maior abundância no dossel e como emergentes foram *Chrysophyllum marginatum*, *Cordia americana*, *Cupania vernalis*, *Luehea divaricata*, *Myrcianthes pungens*, *Nectandra megapota mica*.

TABELA 1: Distribuição das espécies, dos indivíduos nos estratos verticais: sub-bosque (SB), Subdossel (SD), dossel (D) e emergentes (E); Ni = total dos indivíduos da espécie i; modelo arquitetônico das espécies arbóreas de uma comunidade arbórea situada na Floresta Estacional Subtropical, município de Santa Maria, Rio Grande do Sul.

TABLE 1: Species distribution of individuals per strata, being that: understory (SB), subcanopy (SD), canopy (D) and emergent (E); Ni = Total of individuals; and architectural model of arboreal species of the Subtropical Seasonal Forest, city of Santa Maria, Rio Grande do Sul State.

Famílias / Espécies	Estratos				Ni	Modelo Arquitetônico
	SB	SD	D	E		
ANNONACEAE						
<i>Annona neosalicifolia</i> H.Rainer	3	9	12		24	Troll
ARALIACEAE						
<i>Schefflera calva</i> (Cham.) Fordin & Fiaschi		2			2	Leeuwenberg
ARECACEAE						
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	3	2	3	16	24	Corner
ASTERACEAE						
<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho		1	1		2	Attim
BIGNONIACEAE						
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Martius) Mattos	7	1	7		15	Koriba

Continuação...

TABELA 1: Continuação...

TABLE 1: Continued...

Famílias / Espécies	Estratos				Ni	Modelo Arquitetônico
	SB	SD	D	E		
BORAGINACEAE						
<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & J.J.Mill.	5	14	15	21	55	Prevost
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. Ex Steud.			4	12	16	Prevost
CARDIOPTERIDACEAE						
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard		3			3	Nozeran
EBENACEAE						
<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	1	2			3	Massart
ERYTHROXYLACEAE						
<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.			1		1	Rauh
EUPHORBIACEAE						
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.	52	7			59	Rauh
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	3	10			13	Rauh
<i>Gymnanthes klotzschiana</i> Müll.Arg.	11	45	2		58	Rauh
FABACEAE						
<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	1			3	4	Troll
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong			5	2	7	Troll
<i>Inga vera</i> Willd.		1			1	Troll
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	4	2	15	7	28	Troll
LAMIACEAE						
<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	2	1			3	Rauh
LAURACEAE						
<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	4	4	5		13	Rauh
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	3	14	42	1	60	Roux
MALVACEAE						
<i>Luehea divaricata</i> Mart. &Zucc.	6	16	15	15	52	Troll
MELIACEAE						
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.			2		2	Scarrone
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.		1	1	1	3	Scarrone
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss	4	35	2		41	Rauh
<i>Trichilia clausenii</i> C.DC.	25	110	12		147	Rauh
<i>Trichilia elegans</i> A.Juss.	7	11	1		19	Rauh
MORACEAE						
<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	1	1	5	7	14	Rauh
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) Don exSteud.			1		1	Rauh
MYRTACEAE						
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg	4	14	13	2	33	Troll
<i>Eugenia involucrata</i> DC.	2	2	12		16	Massart
<i>Eugenia ramboi</i> D. Legrand	11	38	3		52	Massart
<i>Eugenia uniflora</i> L.	2	3	1		6	Rauh

Continuação...

TABELA 1: Continuação...

TABLE 1: Continued...

Famílias / Espécies	Estratos				Ni	Modelo Arquitetônico
	SB	SD	D	E		
<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. legrand	3	19	46	1	69	Massart
NYCTAGINACEAE						
<i>Pisonia ambigua</i> Heimerl	1	3			4	Leeuwenberg
PHYTOLACCACEAE						
<i>Phytolacca dioica</i> L.		1	5	5	11	Koriba
POLYGONACEAE						
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.		2	4		6	Troll
PRIMULACEAE						
<i>Myrsine loefgrenii</i> (Mez) Imkhan.	2	2	3		7	Roux
RUBIACEAE						
<i>Randia ferox</i> (Cham. & Schltdl.) DC.		1			1	Scarrone
RUTACEAE						
<i>Helietta apiculata</i> Benth.		6	5	1	12	Rauh
<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lem.		7	2		9	Scarrone
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.		4	1		5	Scarrone
SALICACEAE						
<i>Banara tomentosa</i> Clos	10	32			42	Troll
<i>Casearia decandra</i> Jacq.		1	1		2	Roux
<i>Casearia sylvestris</i> SW.	20	31			51	Roux
SAPINDACEAE						
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	5	22			27	Champagnat
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	11	14	110	8	143	Champagnat
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	1	5	16	9	31	Champagnat
SAPOTACEAE						
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	6	7	2		15	Troll
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	5	18	43		66	Troll
SOLANACEAE						
<i>Solanum sanctaecatharinae</i> Dunal	5	5			10	Aubréville
URTICACEAE						
<i>Boehmeria caudata</i> Sw.	2				2	Aubréville
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich.	15				15	Aubréville

De acordo com o teste de associação de qui-quadrado ($\chi^2 = 618.1685$; $p = 2,2 \times 10^{-16}$), a frequência de indivíduos dos modelos arquitetônicos observadas nos estratos verticais são diferentes das esperadas (Tabela 2), portanto existe associação entre os modelos arquitetônicos e os estratos verticais do remanescente florestal.

Entre os modelos arquitetônicos (Tabela 2), o mais representativo no sub-bosque foi o de Aubréville. No subdossel os modelos de maior presença foram o de Leeuwenberg, Nozeran e Rauh. No dossel, os modelos em destaque foram os de Champagnat, Koriba e Troll. Enquanto no estrato emergente predominaram indivíduos do modelo arquitetônico de Prevost (Boraginaceae) e Corner.

Apesar da predominância de indivíduos de espécies do modelo arquitetônico Rauh, a distribuição dos mesmos entre os setores não ocorreu de forma uniforme (Tabela 2). No estratos verticais inferiores (sub-

bosque e sub-dossel), foram observados mais indivíduos do modelo arquitetônico Rauh do que o esperado para uma distribuição uniforme. Isso pode estar relacionado à menor quantidade de luz no sub-bosque e sub-dossel, onde há abundância de indivíduos de *Actinostemon concolor*, que são predominantes nos estratos inferiores do remanescente. Da mesma forma, a ocorrência de indivíduos com modelo arquitetônico de Prévost e Corner como plantas emergentes do dossel foi bem maior do que o esperado para uma distribuição uniforme. Este padrão se deu pelo fato de duas das espécies deste estrato, ocorreram com elevada densidade - *Cordia americana* e *Syagrus romanzoffiana*.

TABELA 2: Número de indivíduos de cada modelo arquitetônico nos estratos verticais da floresta estacional subtropical, município de Santa Maria, Rio Grande do Sul.

TABLE 2: Number of individuals of each architectural model in the vertical strata of the Subtropical Seasonal Forest, city of Santa Maria, Rio Grande do Sul State.

Modelo Arquitetônico	Sub-Bosque	Subdossel	Dossel	Emergente
Corner	3(4,65)	2(9,73)	3(7,7)	16(1,91)
Leeuwenberg	1(1,16)	5(2,43)	0(1,93)	0(0,478)
Koriba	7(5,04)	2(10,54)	12(8,34)	5(2,07)
Attim	0(0,39)	1(0,81)	1(0,64)	0(0,159)
Massart	17(27,13)	61(56,78)	61(44,92)	1(11,15)
Nozeran	0(0,58)	3(1,22)	0(0,96)	0(0,24)
Prevost	5(13,76)	14(28,79)	19(22,78)	33(5,66)
Rauh	111(75,01)	233(156,97)	35(124,18)	8(30,83)
Roux	25(23,25)	48(48,67)	46(38,5)	1(9,56)
Scarrone	0(3,88)	13(8,11)	6(6,42)	1(1,59)
Aubréville	22(5,23)	5(10,95)	0(8,66)	0(2,15)
Champagnat	17(38,95)	41(81,52)	126(64,49)	17(16,01)
Troll	62(70,94)	137(148,45)	138(117,45)	29(29,16)

Valores entre parênteses são os esperados de acordo com o teste de qui-quadrado ($p \leq 0,05$).

A distribuição de todas as espécies arbóreas registradas em diferentes classes de altura permitiu constatar que a intensa competição por espaço e radiação solar interfere no crescimento e na distribuição de alguns indivíduos aos estratos verticais superiores. A DCA produziu autovalores de ordenação de 0,6274 para o eixo 1 e de 0,3006 para o eixo 2 implicando gradiente bem mais forte no eixo 1 (Figura 3), relacionado com a estratificação vertical da comunidade.

O eixo 1 da DCA ordena a relação da distribuição das espécies com a estrutura vertical da floresta. As espécies com maior número de indivíduos de maior porte (*Cordia trichotoma*, *Phitolacca dioica*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Ficus luschnathiana*) encontram-se no lado esquerdo do plot, as espécies com indivíduos mais abundantes no sub-bosque estão posicionadas no lado direito do plot (*Actinostemon concolor*, *Banara tomentosa*, *Trichilia catigua*, *Trichilia clausenii*, *Trichilia elegans*, *Eugenia uniflora*).

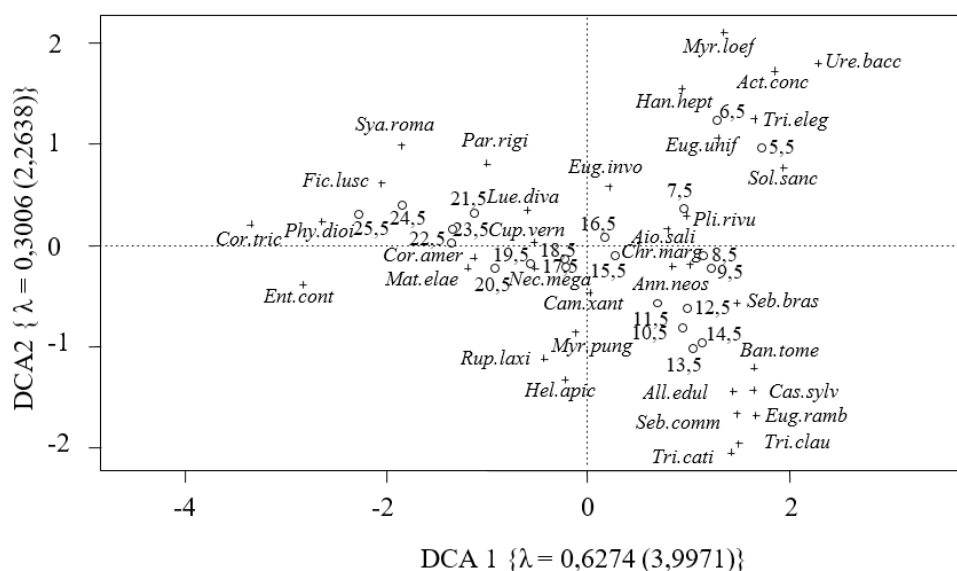


FIGURA 3: Diagrama de ordenação da análise de correspondência distendenciada (DCA), para todas as espécies arbóreas amostradas nas diferentes classes de altura (camadas) na comunidade arbórea. Onde: λ = autovalores e () = Comprimento dos eixos da DCA.

FIGURE 3: Biplot of axis 1 and 2 from a Detrended Correspondence Analysis (DCA), for every tree species sampled in different height class (layers) of the plant community. λ = Eigenvalues and () = Axis lengths of DCA.

Existe relação entre a distribuição de abundância das espécies com a distribuição dos modelos arquitetônicos, expressa pela análise de redundância. A variabilidade explicada pela ordenação canônica foi de 88,32% de uma inércia total de 0,5121 com uma variância não explicada de 11,68% e o coeficiente de regressão ajustado foi de 0,67.

Os modelos arquitetônicos de Corner (*Syagrus romanzoffiana*), Prevost (*Cordia americana* e *Cordia trichotoma*), Koriba (*Handroanthus heptaphyllus*, *Phytolacca dioica*), Champagnat (*Allophylus edulis*, *Cupania vernalis*, *Matayba elaeagnoides*) retrataram as espécies em que grande parte de seus indivíduos encontravam-se no dossel e como emergentes no remanescente florestal, o que pode ser observado nos vetores presentes no diagrama da RDA. Sendo que nos estratos inferiores destacou-se o modelo de Aubréville, das espécies *Solanum sanctaecatharinae* (Solanáceas) *Boehmeria caudata* e *Urera baccifera* (Urticáceas), típicas espécies colonizadoras de ambientes com elevada incidência luminosa. Enquanto nos estratos superiores do remanescente, os modelos destacados foram o de Corner, devido à presença de palmeiras de grande porte da espécie *Syagrus romanzoffiana* em áreas com pouca estruturação vertical da floresta. E o modelo de Prevost, das Boragináceas *Cordia americana* e *Cordia trichotoma*, por possuírem indivíduos de grande porte nas porções mais maduras do remanescente florestal. (Figura 4).

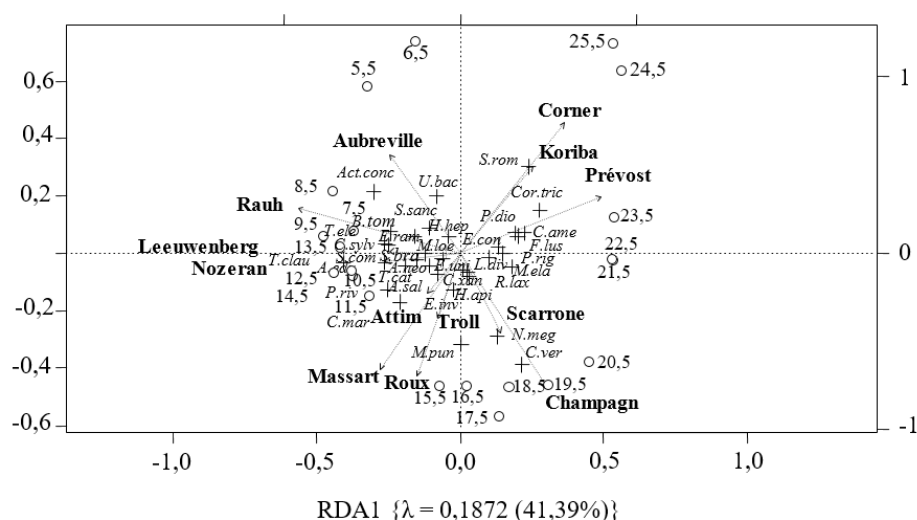


FIGURA 4: Diagrama da ordenação canônica pela análise de redundância (RDA), para a relação entre as espécies arbóreas e seus modelos arquitetônicos, nas diferentes classes de altura (camadas) da comunidade arbórea. Onde: λ = autovalores e (%) = Porcentagem da variância explicada por cada eixo da RDA.

FIGURE 4: Biplot of axis 1 and 2 from a Redundancy Analysis (RDA), for the relation between trees species and your architectural models, sampled in different height class (layers) of the plant community. Where: λ = Eigenvalues and (%) = Percent of variance explained by each RDA axis.

Outras espécies apresentaram ampla distribuição nos estratos verticais da comunidade arbórea, não possuindo distribuição preferencial na estrutura vertical, devido à elevada frequência dos seus indivíduos. Os modelos de Massart (*Eugenia ramboi*, *Eugenia involucrata*, *Myrcianthes pungens*), Rauh (*Trichilia* sp.), Roux (*Nectandra megapotamica*), Champagnat (Sapindáceas) e Troll (Fabáceas, *Chrysophyllum* sp., etc.) possuíram distribuições regulares no estrato vertical, sendo estes os modelos das espécies responsáveis pela conformação da arquitetura da floresta.

CONCLUSÃO

De acordo com o estudo houve uma relação entre as espécies dos modelos arquitetônicos com a estrutura vertical da comunidade arbórea local, observando assim ocorrência de estratégias da ocupação do dossel entre as espécies arbóreas de acordo com o modelo arquitetural estudado.

Algumas espécies possuem como característica a ocupação preferencial de determinado estrato vertical na comunidade arbórea, confirmando que existe relação entre a ocupação do dossel com os modelos arquiteturais das espécies. Ocorreu um aumento na complexidade da arquitetura da comunidade arbórea de acordo com o desenvolvimento dos estratos verticais no dossel.

A competição pela luz influencia a distribuição da comunidade arbórea em relação à ocupação do nicho efetivo das espécies florestais do remanescente. Uma porção elevada de espécies têm distribuição preferencial nas camadas do estrato vertical de acordo com seus modelos arquitetônicos específicos. Entretanto existem alguns modelos arquitetônicos de espécies com distribuição indiferente ao longo dos estratos verticais do remanescente. Esta plasticidade se evidencia nos modelos de eixos mistos de troncos e ramos de Troll e Champagnat. Os modelos arquitetônicos são estruturados pelo comportamento da forma de crescimento dos meristemas e funcionam como mecanismos morfológicos e evolutivos de aptidão das espécies quanto à ocupação dos nichos ecológicos existentes na estratificação vertical da floresta.

REFERÊNCIAS

- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. Angiosperm Phylogeny Group III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 181, n. 1, p. 1-20, 2016.
- BARTHÉLÉMY, D.; CARAGLIO, Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. **Annals of Botany**, London, v. 99, n. 3, p. 375-407, 2007.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, F. **Numerical ecology with R**. New York: Springer, 2011. 306 p.
- FINOL, H. Nuevos parâmetros a considerar-se em el análisis estructural de las sevas virgenes tropicales. **Revista Forestal Venezolana**, Merida, v. 14, n. 21, p. 29-42, 1971.
- GIEHL, E. L. H. et al. Espectro e distribuição vertical das estratégias de dispersão de diásporo do componente arbóreo em uma floresta estacional no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasileira**, Belo Horizonte, v. 21, n. 1, p. 137-145, 2007.
- HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical trees and forests: an architectural analysis**. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 441p.
- HELDWEIN, A. B.; BURIOL, G. A.; STRECK, N. A. O clima de Santa Maria, RS. **Ciência & Ambiente**, Santa Maria, v. 38, p.43-58, 2009.
- HOSOKAWA, R. T.; MOURA, J. B.; CUNHA, U. S. **Introdução ao manejo e economia florestal**. Curitiba: Ed. UFPR, 2008. 164 p.
- HUTCHINSON, G.E. Concluding remarks. Cold Spring Harb. **Symp. Quant. Biol.**, 22, 415-427, 1957.
- HUECK, K. **As Florestas da América do Sul**. São Paulo: Polígono, 1972. 466 p.
- KLEIN, R. M. Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil. **Sellowia**, Itajaí, n. 36, p. 5-54, 1984.
- KOHYAMA, T. Size-structure tree populations in gap-dynamic Forest-the Forest architecture hypothesis for the stable coexistent of species. **Journal of Ecology**, London, v. 81, n. 1, p. 131-143, 1993.
- LAMPRECHT, H. Ensayo sobre la estructura florística del parte sur-oriental del bosque universitario “El Caimital” Estado Baridas. **Revista Forestal Venezolana**, Merida, v. 7, n. 10/11, p. 77-119, 1964.
- LEGENDRE, P.; GALLAGHER, E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia**, Heidelberg, v. 129, n. 2, p. 271-280, oct. 2001.
- LEITE, P. F.; KLEIN, R. M. Vegetação. In: IBGE. **Geografia do Brasil: Região Sul**. Rio de Janeiro: IBGE, 1990. p. 113-150.
- MORENO, J. A. **Clima do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura, 1961. 42p.
- OKSANEN, J. et al. **VEGAN: Community Ecology Package**. R package version 1.17-8. Viena: [s.n.], 2011. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/package=vegan>>. Acesso em: 21 abr. 2011.
- OLDEMAN, R. A. A. **Forests: elements of silvology**. Berlin: Springer-Verlag, 1990. 624 p.
- RAMBO, S. J. B. **A fisionomia do Rio Grande do Sul**: Ensino de monografia natural. 2 ed. Porto Alegre: Livraria Selbach, 1956.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R. Foundation for Statistical Computing, 2012. Disponível em: <<https://www.r-project.org/>>. Acesso em: 07 dez. 2012.
- SCCOTI, M. S. V. et al. Mecanismos de regeneração natural em remanescente de Floresta Estacional Decidual. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 21, n. 3, p. 459-472, 2011.
- SOBRAL, M. et al. Flora Arbórea e Arborescente do Rio Grande do Sul, Brasil. 2.ed. São Carlos: RiMa, 2013. 362 p.
- STRECK, E. V. et al. **Solos do Rio Grande do Sul**. 2. ed. Porto Alegre: EMATER/RS; ASCAR, 2008. 222 p.
- THE INTERNATIONAL PLANT NAMES INDEX (IPNI, 2012). Disponível em: <<http://www.ipni.org/>>. Acesso em: 26 ago. 2012.
- TOMLINSON P. B. **Branching and axis differentiation in tropical trees**. Tropical trees as living systems, 1932, Edited by P. B. Tomlinson and Martin H. Zimmermann, 2010. Cambridge University Press, London – New York – Melbourne. p.187 – 207, 2010.

VEGA, C. L. Observaciones ecologicas sobre los bosques de roble de la Sierra Boyacá, Colombia. **Turrialba**, Turrialba, v. 16, n. 3, p. 286-296, 1966.

VESTER, H. F. M. **The trees and the forest**. The role of tree architecture in canopy development; a case study in secondary forests (Araracuara, Colombia). 1997. 180 f. Tesis (Doctoral) - Universiteit van Amsterdam, Amsterdam, 1997.

VESTER, H. F. M.; SALDARRIAGA, J. Algunas características estructurales, arquitectónicas y florísticas de la sucesión secundaria sobre Terrazas Bajas en la región de Araracuara (Colombia). **Revista de La Facultad Nacional de Agronomía**, Medellín, v. 1, n. 2, p. 15-45, 1993.