

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado

**Padrões de diversidade da vegetação lenhosa da região do Alto
Camaquã, Rio Grande do Sul, Brasil**

Letícia Piccinini Dadalt

Porto Alegre, abril de 2010

Padrões de diversidade da vegetação lenhosa da região do Alto Camaquã, Rio Grande do Sul, Brasil

Autor: Leticia Piccinini Dadalt

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia em Ciências com ênfase em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Sandra Müller

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Paulo Inácio de Knecht López de Prado
Prof. Dr. José Pedro Pereira Trindade
Prof. Dr. Fernando Gertum Becker

Agradecimentos

Muitas pessoas construíram comigo este trabalho. Há muito a agradecer. Começo agradecendo à minha família, pelo carinho e apoio.

Agradeço muito à minha orientadora Sandra Muller pelos ensinamentos, paciência e, acima de tudo, pela parceria. E falando em parceria, agradeço a todos os colegas do Laboratório de Ecologia Quantitativa e ao Prof. Valério Pillar pelo excelente convívio.

Zé, Ziza, Carol, Kátia, Adri, Camilix, Cissa, Andrezito, Fabi e Ale é uma alegria tê-los como colegas. Valeu! Agradeço em especial ao Eduardo Vélez e ao Rodrigo Bergamin. Obrigada pela super parceria, pelas ricas discussões e pela participação inestimável na construção deste trabalho. Sem palavras!

A todos que me ajudaram em campo: José Pedro, Marcos Borba, Sandra, Hary, Lidiane, Manski, Zé, Adri, Berga, Marcos (Bicu), Iporã, Martina, Marcos Carlucci, Pablo, Caroline, Lucilene e Gisele. Valeu mesmo!

À Embrapa Pecuária Sul, que financiou e forneceu apoio logístico a este trabalho, em especial ao José Pedro Trindade e ao Marcos Borba pela atenção e ajuda.

Ao Márcio Neske por disponibilizar seus dados do zoneamento agroecológico do Alto Camaquã.

A todos os produtores que gentilmente me deixaram trabalhar em suas propriedades, em especial à Dona Irene e ao Seu Decinho pela acolhida e ajuda em campo.

Ao Laboratório de Geoprocessamento, ao Prof. Hasenack, Eduardo Vélez, Piérre Gautreau, Ana Luiza Matte e Fernando Becker pela ajuda com SIG.

À Fabiana Schneck pelas discussões e ajuda estatística.

Aos botânicos Martin Grings, João André Jarenkow, Ângelo Schneider, Rodrigo Bergamin e Seu Decinho pelo auxílio na identificação das espécies.

À CAPES, pela bolsa concedida.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia, em especial à Silvana, sempre solícita.

Muito obrigada!

Resumo

A diversidade beta pode ser definida como a mudança na composição de espécies entre locais em uma determinada área geográfica. Quantificar a contribuição relativa dos diferentes fatores que a afetam é essencial para entender como é mantida a diversidade das comunidades. Nosso estudo tem foco na vegetação lenhosa da região do Alto Camaquã, sul do Brasil (ca. 30-31° S, 52-54° W), que está inserida no bioma Pampa e é caracterizada por ampla heterogeneidade ambiental com mosaicos de floresta e campo naturais. Com o objetivo de responder quais fatores tem mais influência na estruturação da comunidade de plantas lenhosas dessa região, distribuímos sistematicamente 60 unidades amostrais onde foram levantadas todas as espécies de plantas lenhosas. Primeiramente particionamos a diversidade beta através de RDA parcial e verificamos que as variáveis ambientais – que incluem variáveis climáticas, topográficas e edáficas – explicaram 28,4% da variação na composição de espécies, a distância geográfica explicou 16,6%, 14,7% foi compartilhado entre os dois componentes e 40,3% permaneceu não explicado. Com isso ficou claro que fatores determinísticos são mais importantes na estruturação das comunidades lenhosas. Em uma posterior análise de árvore de regressão multivariada, as variáveis climáticas foram selecionadas como as mais influentes. Além disso, a região de estudo é uma das mais bem conservadas do Estado. Portanto, em um segundo momento, investigamos a influência de fatores adicionais na diversidade beta das comunidades lenhosas, considerando o histórico de 300 anos de presença de manejo com pecuária familiar do Alto Camaquã. A partir de dados de um zoneamento agroecológico, exploramos a influência das diferentes tipologias de pecuária sobre dois estratos das comunidades de plantas lenhosas, plântulas e adultos, controlando o efeito da variação climática através de correlações matriciais. Encontramos que o manejo não está relacionado com o *turnover* de espécies de plântulas, contudo explica 12% da variação da diversidade beta de arbóreas. Concluímos, portanto, que a heterogeneidade climática da região gera heterogeneidade ambiental, sendo esta a principal determinante da diversidade das comunidades, apesar de processos neutros também influenciarem, em menor proporção. A presença do manejo não afeta de forma equitativa a comunidade de plantas lenhosas, contribuindo para a heterogeneidade florística da região.

Palavras-chave: diversidade beta, vegetação lenhosa, transição ecológica, partição de variação, manejo tradicional.

Abstract

Beta diversity can be defined as the shift in species composition among sites in a geographical area of interest. Quantifying the relative contributions of different processes that affect beta diversity is essential for understanding how diversity is maintained in communities. Our study focuses on the woody vegetation of the Alto Camaquã region, southernmost Brazil (c. 30-31° S, 52-54° W), which is within the domain of the Pampa biome and presents wide environmental heterogeneity showing natural forest-grassland patches. Aiming to answer which factors are most influential in the structuring of the woody plant communities, we systematically placed 60 sampling plots throughout the study area for vegetation survey. We partitioned beta diversity through partial RDA and verified that the environmental variables - which include climatic, topographic and edaphic variables - explained 28.4% of the variation in species composition, geographic distance accounted for 16.6%, 14.7% was shared between the two components and 40.3% of the variation remained unexplained. The deterministic processes are clearly the most important in structuring the woody communities. Further analysis using multivariate regression tree selected the climatic variables as the most influential. The study region shows a well conserved physiognomy, regardless of its 300-years history of land use for family cattle-raising; hence in a second moment we investigated additional factors affecting diversity patterns of the plant communities surveyed, starting from available agroecological zoning data for land management. We explored the effect of the different typologies of family cattle-raising over two strata of the woody vegetation community, seedling and adult plants, controlling the effect of climate heterogeneity using matrix correlations (partial Mantel tests). We found that land management is not correlated with the species turnover of seedlings, yet explains 12% of the variation in the adult plants beta diversity. We concluded, hence, that climatic heterogeneity creates habitat heterogeneity, being the main determinant of community diversity, although neutral processes are also influent. Land management does not affect the woody plant community evenly, thus contributing to the floristic heterogeneity of the region.

Key-words: beta diversity, woody vegetation, ecological transition zone, variation partitioning, traditional land management, heterogeneity.

Sumário

Lista de Figuras.....	02
Lista de Tabelas.....	04
Introdução geral.....	05
Capítulo 1	
Determinants of woody vegetation diversity in an ecological transition zone in southernmost Brazil.....	12
Introdução.....	13
Material e Métodos.....	16
Resultados.....	21
Discussão.....	29
Referências Bibliográficas.....	34
Capítulo 2	
Diversidade de plantas lenhosas e manejo: 300 anos de pecuária no território do Alto Camaquã.....	38
Introdução.....	39
Material e Métodos.....	41
Resultados.....	45
Discussão.....	48
Referências Bibliográficas.....	50
Considerações finais.....	54
Referências Bibliográficas.....	55
Anexos.....	56

Lista de Figuras

Introdução

Figura 1. Mapa de localização do Alto Camaquã no Brasil.	06
Figura 2. Mapa de precipitação anual do Alto Camaquã. Dados extraídos da base <i>Worldclim</i> (Hijmans <i>et al.</i> , 2005).	07
Figura 3. Mapa de amplitude térmica anual (TAR= <i>temperature annual range</i>). Dados extraídos da base <i>Worldclim</i> (Hijmans <i>et al.</i> , 2005).	07
Figura 4. Modelo digital de elevação da região do Alto Camaquã com dados do radar Aste (<i>Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection Radiometer</i>), mostrando a variação altitudinal.	08
Figura 5. Fotografia aérea da região de estudo mostrando a heterogeneidade do relevo e da distribuição da vegetação lenhosa. (Foto: Eduardo Vélez).	09
Figura 6. Mapa de uso e cobertura do solo da região do Alto Camaquã em 1:250000. Adaptado de Hasenack <i>et al.</i> (2007).	10

Capítulo 1

Figura 1. [a] Map of the South American biomes in the left (adapted from (IBGE 2004). In the right below, the Alto Camaquã territory and the 60 study plots and above an aerial photograph of the Alto Camaquã region showing the natural patchy landscape. (Photo: Eduardo Vélez).	17
Figura 2. Additive partitioning of observed (Obs.) and expected (Exp.) diversity expressed in percentage of total species richness of the study area. α_1 is the mean richness per plot, β_1 is beta diversity between the 60 plots (distant at least 300 m from each other) and β_2 is beta diversity between the 10 sites (distant at least 4 km from each other). Expected values were generated in a null model with 10,000 permutations.	25
Figura 3. Variation partitioning results. Each panel containing a Venn diagram represents the total variation of (1) species composition and (2) species richness, partitioned between the two sets of explanatory variables. [a] is the fraction explained by the environmental variables, [b] is the fraction explained by the polynomials of the geographic distance, [c] is the explanation shared by environmental and spatial variables and [d] is the unexplained variation.	26
Figura 4. Multivariate regression tree (MRT) for the species composition dataset (presence-absence). The size of the tree was picked after 100 cross-validations. The	27

cross-validated error was 0.22. The tree shows six groups of sampling units. PDQ is the precipitation of the driest quarter, AP is annual precipitation, both expressed in mm and TAR is the temperature annual range in °C. “n” is the number of sampling units in each group.....

Figura 5. Map of the study area divided into 6 habitat types, according to the multivariate regression tree analysis. The black points represent the 60 sampling units..... 28

Capítulo 2

Figura 1. Mapa demonstrando a localização das zonas agroecológicas no Alto Camaquã, Rio Grande do Sul, Brasil..... 43

Figura 2. Diagrama de ordenação com as duas PCoA e as distâncias ao centróide de cada estrato. inf= centróide do estrato inferior e sup= centróide do estrato superior..... 46

Figura 3. Boxplot dos valores médios de distância ao centróide de cada estrato (1= inferior; 2= superior), com os respectivos desvios padrão..... 47

Lista de Tabelas

Capítulo 1

Table 1. List of families, species and their respective relative frequencies considering the whole study area, Alto Camaquã region, Rio Grande do Sul state, Brazil. 28

Table 2. Significant indicator species for the six habitat types, with its respective indicator value and p value. 28

Capítulo 2

Tabela 1. Síntese das características dos 6 tipos de manejo, adaptado de Neske (2009) e de PDDUA-Cidade de Bagé (2006). O número entre parênteses ao lado da zona indica o número de unidades amostrais da vegetação correspondente à zona. 41

Tabela 2. Resultados do teste de Mantel parcial para cada estrato..... 42

Introdução Geral

A diversidade beta

Diversidade tem sido um tema central em estudos ecológicos desde o princípio. Whittaker (1960) foi um dos pioneiros em relacionar a diversidade de espécies com a estrutura espacial, ao observar o grau de diferenciação da composição da comunidade ao longo de um gradiente ambiental complexo. Assim, foi introduzido o termo **diversidade beta**, que atualmente pode ser entendido como a mudança na composição de espécies (*turnover*) entre locais em uma determinada área geográfica. Outros dois componentes de diversidade foram definidos: diversidade alfa, ou seja, a diversidade dentro de cada sítio, e a diversidade gama, ou diversidade regional. Os três componentes são relacionados e dinâmicos, uma vez que variam junto com a escala de amostragem (Whittaker 1972, Crist et al. 2003). A identificação de padrões espaciais na distribuição das espécies é crucial porque eles refletem processos que ocorreram e/ou ainda ocorrem (Legendre et al., 2009). A heterogeneidade ambiental pode ser manifestada na forma de variação espacial das condições climáticas locais, por exemplo, o que pode afetar a distribuição das espécies e, por consequência, a diversidade beta. A escala do “local” pode ir de algumas dezenas de quilômetros até uma escala continental (Veech and Crist, 2007).

Existem duas teorias centrais e contrastantes para a explicação da origem e manutenção da diversidade beta: teoria de nicho e teoria neutra. A teoria de nicho (Hutchinson, 1959; MacArthur and Levins, 1967; Silvertown, 2004) enfatiza o papel das interações entre as espécies e as variáveis ambientais, ou seja, **controle ambiental**. A teoria neutra (Hubbell, 2001) afirma que todas as espécies são demograficamente e competitivamente iguais, sendo as diferenças de distribuição fruto de **limitação de dispersão** no espaço. O que percebemos nos trabalhos que testam essas hipóteses é que na

maioria das vezes a diversidade beta está sendo explicada por uma combinação de ambos os processos, determinísticos e estocásticos, em diferentes proporções.

O Alto Camaquã

O Alto Camaquã (ca. 30-31° S, 52-54° W) (Figura 1) se refere ao terço superior da bacia do rio Camaquã, localizado na região fisiográfica da Serra do Sudeste, Rio Grande do Sul, Brasil, estando inserido no domínio do **bioma Pampa**. Esta região é possuidora de grande heterogeneidade ambiental. Compreende duas faixas climáticas, Cfa e Cfb na classificação de Köppen (Nimer, 1990), com precipitação anual variando de 1338 a 1451 mm (Figura 2) e amplitude térmica anual de 3,08°C a 3,74°C (Figura 2) (Moreno, 1961). A altitude varia de 100 a 500 m acima do nível do mar e o relevo é ondulado a forte ondulado (Figuras 4 e 5).



Figura 1. Mapa de localização do Alto Camaquã no Brasil.

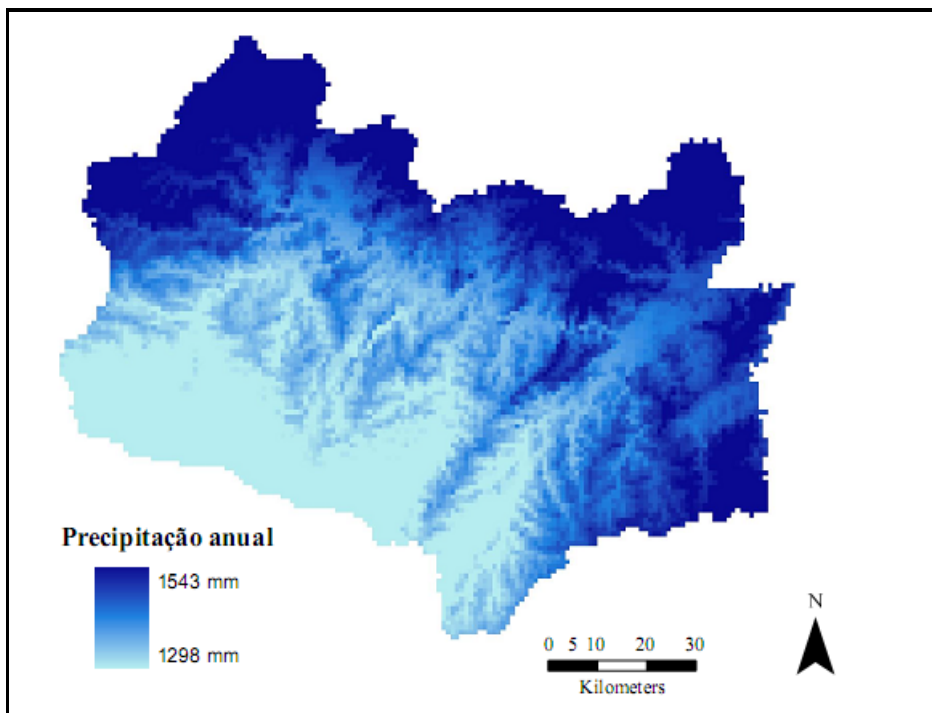


Figura 2. Mapa de precipitação anual do Alto Camaquã. Dados extraídos da base *Worldclim* (Hijmans et al., 2005).

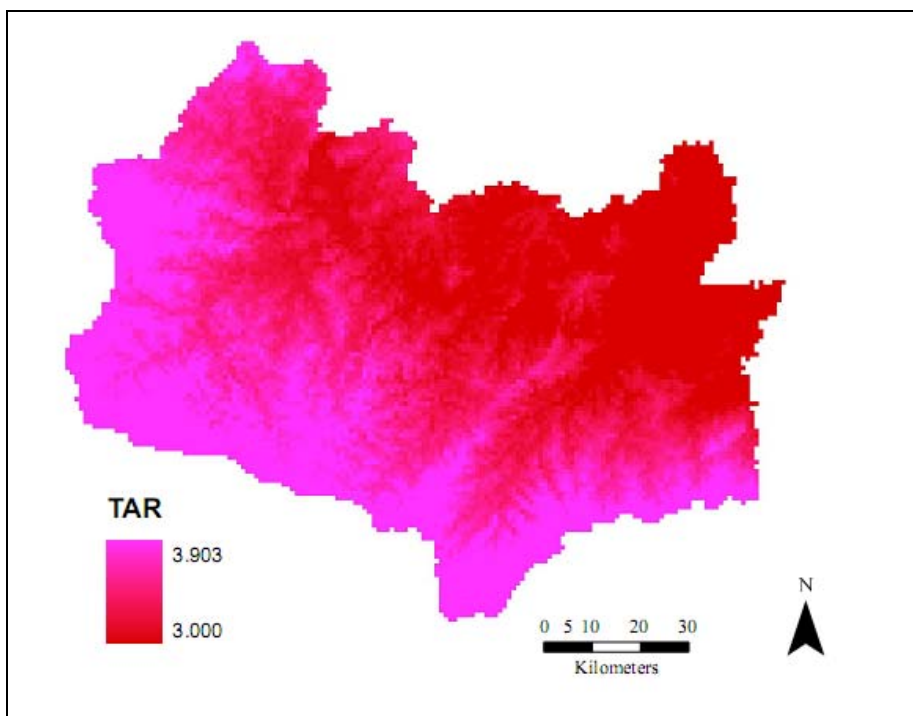


Figura 3. Mapa de amplitude térmica anual (TAR= *temperature annual range*). Dados extraídos da base *Worldclim* (Hijmans et al., 2005).

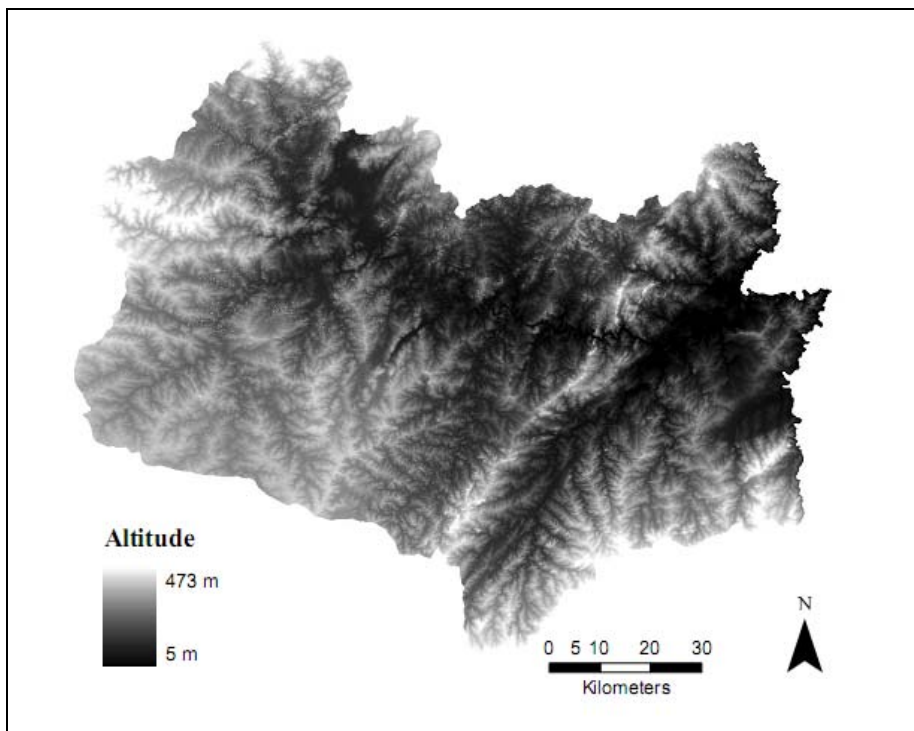


Figura 4. Modelo digital de elevação da região do Alto Camaquã com dados do radar Aste (*Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection Radiometer*), mostrando a variação altitudinal.



Figura 5. Fotografia aérea da região de estudo mostrando a heterogeneidade do relevo e da distribuição da vegetação lenhosa. (Foto: Eduardo Vélez).

A vegetação é também bastante heterogênea, classificada, inclusive, como **zona de transição ecológica** (Hasenack et al., 2007; IBGE, 2004; Weber, 2006), apresentando mosaicos de floresta e campo naturais. As áreas de campo variam desde formações predominantemente abertas (campos limpos) até áreas conhecidas como vassourais de *Baccharis* spp. e *Dodonaea viscosa* e “matinhas subarborescentes” (Rambo, 1956). As florestas são classificadas com estacionais semidecíduais e encontram-se predominantemente nas encostas meridionais e ao longo dos rios (Teixeira et al., 1986) (Figura 6).

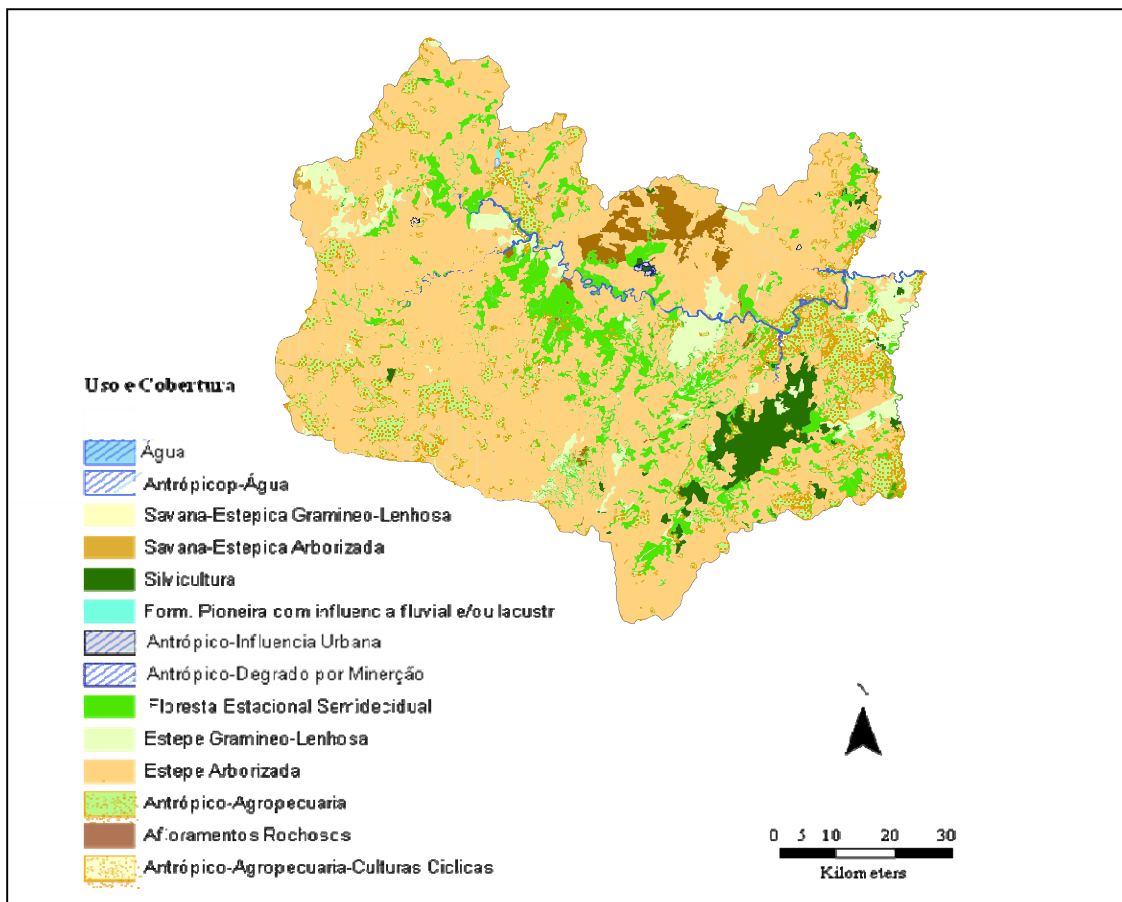


Figura 6. Mapa de uso e cobertura do solo da região do Alto Camaquã em 1:250000. Adaptado de Hasenack *et al.* (2007).

O Alto Camaquã apresenta uma combinação de características culturais (cultura “ganadeira”), socioeconômicas (pecuária como principal estratégia socioeconômica, pequena escala, reduzida capitalização), juntamente com as ambientais aqui apresentadas, que têm atuado como barreira à modernização tecnológico-produtiva do território. Com isso, a paisagem mantém-se com poucas áreas fortemente antropizadas, especialmente se considerarmos conversão de habitats. Contudo, é uma das regiões menos conhecidas do Estado, tornando-a muito interessante para estudos ecológicos.

Esta dissertação está dividida em dois artigos. O primeiro tem como objetivo verificar as contribuições relativas de processos determinísticos e estocásticos para a diversidade beta da região, enquanto o segundo artigo tem enfoque no papel do manejo na estruturação do estrato inferior e superior da vegetação lenhosa. O objetivo geral deste trabalho consiste em entender a diversidade da vegetação lenhosa na região do Alto Camaquã, levando em conta suas peculiaridades ambientais, históricas e sociais, imprimindo um caráter pioneiro a este estudo.

CAPÍTULO 1

Determinants of woody vegetation diversity in an ecological transition zone in southernmost Brazil

Abstract

Beta diversity was defined by Whittaker (1972) as the changes in species composition along sites in a geographic area. This concept is central to understanding the functioning of ecosystems and therefore for management conservation of biodiversity. Beta diversity can be explained by two contrasting theories. The environmental control model assumes that species distribution is determined by the different niche conditions found in the area, whereas the neutral control model says that species are limited by dispersal and this way, the more distance sites are from each other, more dissimilar its communities are. Variation partitioning provides us the statistical means to evaluate the relative roles played by environmental heterogeneity and spatial structure. We decomposed the variation of woody species composition and richness of the Alto Camaquã territory (southernmost Brazil), an ecological transitional zone, into pure environmental effect, spatially structured variation, pure spatial structure and unexplained variation, using partial-RDA. Our environment set included climatic, terrain and soil variables. We then conducted a multivariate regression tree analysis (MRT) to define habitat types and after that, an indicator species analysis based on these. The environmental variables explained 28.4% and 44.2% of the variation in species composition and richness respectively. Spatially structured environmental variables explained 14.7% and 11.7%, whereas geographic distance accounted for 16.6% and

17.2%. The unexplained portion was 40.3% and 27%, respectively. The MRT revealed six habitat types that were defined based on three climatic variables and four had indicator species associated to them. We found that the niche-control model mostly explains the woody species composition and richness, although dispersal limitation is also present. We conclude that climate heterogeneity implies in habitat heterogeneity and has substantial effect on beta diversity of the Alto Camaquã region.

Key-words: *beta diversity, variation partitioning, ecological transition zone, Pampa biome, woody vegetation.*

Introduction

Beta diversity was first defined by (Whittaker 1960, 1972) as the shift in species composition among sites in a geographic area. Diversity can thus be decomposed in three components: alpha, beta and gamma, where alpha diversity refers to the diversity in species at individual sites (local diversity), beta diversity expresses the turnover of species among sites and gamma is the total diversity in the region of interest (regional diversity). The last is usually accomplished through pooling the diversity of all sites, since it is rare to know the entire species pool. An additive relationship between diversity components ($\text{gamma} = \text{alpha} + \text{beta}$), revisited by Lande (1996), makes it possible to calculate the relative contributions of alpha and beta diversity to overall diversity across a range of spatial scales and is a useful approach to know at which scale the species turnover is more pronounced (Crist et al. 2003).

Hypotheses about the origin and maintenance of beta diversity have been pointed out by many authors (Lande 1996, Hubbell 2001, Tilman 2004, Legendre 2005), as well as possible approaches to test them (Nekola and White 1999, Legendre 2005, Veech 2005, Tuomisto 2006). They range from local determinism – niche based theories – (MacArthur 1964, Tilman 2004) to stochastic mechanisms like dispersal limitation (Hubbell 2001) and can be accessed by the partitioning of diversity among environmental and spatial components. If species composition is uniform over large areas, one may be looking at a community dominated by a restrict pool of competitively superior species, controlled by biological interactions, *i.e.* where beta diversity is low. Species composition can also vary through sites with different environmental conditions, pointing to the importance of niche related processes, *i.e.* beta diversity could be high or low. Finally, changes in species composition may be random but autocorrelated, determined by neutral processes such as dispersal limitation (beta diversity should be high as well). Indeed, greater attention has been given to the issues concerning beta diversity since Hubbell challenged the widespread view that the occurrence of species at a determined site is due to its environmental and ecological-niche properties. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography postulates that all species have equal chances of colonization and are only limited by dispersion, so that with increasing site distance more dissimilar is its floristic composition (Hubbell 2001).

Recent papers have showed that species turnover is determined by both processes in different proportions depending on the region, scale and set of environmental variables considered (Tuomisto et al. 2003a, Chust et al. 2006). Further, studies carried out in tropical and subtropical forests (Andersen et al. 2006, Duivenvoorden 2002, Tuomisto et al. 2003a, Legendre et al. 2009) usually take in a large proportion of unexplained variation that

can be due to unevaluated environmental variables, historical and stochastic issues. Variation partitioning provides statistical means to quantify the effects of different sets of explanatory variables on the response variable of interest. Borcard et al.(1992b) and Legendre et al. (2005) proposed canonical ordination techniques, CCA (canonical correspondence analysis(ter Braak 1986), and RDA (canonical redundancy analysis, Rao 1964) as methods for displaying the main trends of variation of the biotic dataset. Partial canonical analysis returns the amount of variation in the community structure explained by each fraction: pure environmental, spatially structured environmental variation, pure spatial and unexplained variation.

Most of studies addressing to species turnover in forest vegetation have been carried out in the tropics (Condit et al. 2002, Tuomisto et al. 2003b, Svenning et al. 2004), where species richness (alpha diversity) is known to be very high over large areas of continuous forests. On the other hand, little is known about the ongoing of beta diversity in other woody formations, where alpha diversity is allegedly lower and the landscape is more heterogeneous, like woody savannas and subtropical thicket vegetation. Therefore, the aim of this study is to answer: (i) What is more important in determining beta diversity in ecological transition zones, such as subtropical thicket vegetation? (ii) Are the patterns from the tropical forests observable in such region? Our main expectation is to have the environmental variables explaining a greater portion of the variation in community composition and thus niche related processes being the main determinant of beta diversity in south Brazilian thicket vegetation, in relation to the patchy nature of the region (thickets inside grasslands), which may be providing specific sites for colonization of woody species.

Material and Methods

Study site

The study was carried out in the high portion of the Camaquã river basin, called Alto Camaquã (c. 30-31° S, 52-54° W). The Alto Camaquã territory is located in the Pampa biome region, in southernmost Brazil (Overbeck et al. 2007). Its 8.350 km² area is part of the Sul-Rio-Grandense Shield domain, an old granitic formation, encompassing environmental gradients in climate, topography and geology. Climate is defined as Cfa and Cfb according to Köppen classification. Annual mean temperature is 17 °C and annual mean precipitation is 1300 mm with well distributed rainfalls over the year (Moreno 1961). Elevation varies from 100 to 500 m above sea level and terrain is classified as rolling. Two major types of soils are found in the region: Neosoils and Claysoils, both shallow and poorly developed soils (Streck et al. 2008).

The vegetation is characterized as a forest-grassland mosaic (Fig. 1b), where the grasslands are predominant yet heterogeneous, ranging from open formations to dense shrublands with scattered thickets of tree species (Rambo 1956, Boldrini 1997). Forests are classified as seasonal semideciduous forests (Teixeira et al. 1986) and occur mainly as patches of riparian forests and at southeastern slopes. The region is referred to as a transitional zone (IBGE 2004, Hasenack et al. 2007) and the forests are usually short and dense, presenting floristic elements from several phytogeographical origins (Dadalt 2007). Furthermore, the Alto Camaquã is characterized by family cattle raising, holding a unique combination of social-economic, cultural and environmental characteristics, which have been holding back the technological development of the region, maintaining its physiognomy closer to natural (Borba e Trindade 2009).

[a]

[b]

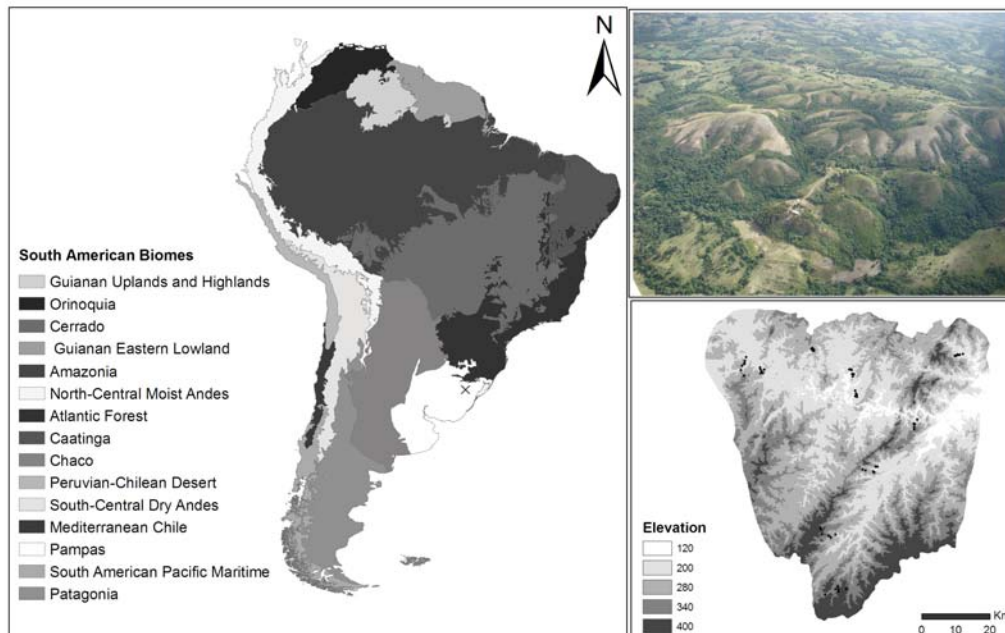


Figure 1. [a] Map of the South American biomes (adapted from {NatureServe, 2003}) [b] Below, the Alto Camaquã territory and the 60 study plots and above an aerial photograph of the Alto Camaquã region showing the natural patchy landscape. (Photo: Eduardo Vélez).

Vegetation sampling

We sampled 60 plots of 600 m² each (30x20 m). The sampling design was nested, from the region to sites, to plots. Each six plots were grouped in 10 sites, with at least 4 km of distance from each other. It resulted in plots varying in distance from at least 300 m (among plots at the same site) to 70 km (among plots of different sites). In each site, two plots were placed in north slopes, two in south slopes and two in plains, which was defined in situ with

compass. There are indications that the vegetation changes with orientation of the slope (Lee 1963, Ralph 1994), therefore our sampling was designed to include this heterogeneity. All shrubs and trees within the plot, which were higher than 10 cm, were identified and registered by presence or absence. The species family classification follows the APG-III (APWeb 2008).

The sites were distributed throughout the area aiming to represent its environmental heterogeneity. In order to represent that, we previously prospected the area using GIS (geographical information system) tools to analyze digital elevation models (from ASTER - *Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection Radiometer* -, land cover, climate and soil maps. We also interviewed the local landowners to be sure that the area was managed only with livestock, without previous removal of the natural vegetation cover. Based on those information we selected areas to place the sites. At each site we then systematically established the six plots, as already explained before.

Environmental variables

Nineteen environmental variables were determined for each plot. Five attributes were extracted from a digital elevation model (ASTER) with 30 m resolution: altitude (which ranged from 127 m to 358 m), slope (with values from 1.07° to 16.7°) and terrain convexity (-2.33 m to 2.33 m). Altitude and slope were extracted from the digital elevation model to the central coordinate of the plots using bilinear interpolation, where the value is the mean of the four adjacent cells. Convexity is the elevation of the cell of interest minus the mean elevation of eight surrounding cells. Altitude, slope and convexity were used to build third degree polynomial equations, for a total of nine monomials (*trend surface analysis*) (Legendre and Legendre 1998). This allows the modeling of nonlinear relationships

between the topographic predictors and the response variable (in our case, the species composition). In order to accomplish for the influence of slope orientation (aspect) on the vegetation we estimated the incoming solar radiation for each plot using *Solar Analyst* (Fu 2000), an extension of *ArcMap* (ESRI Inc., USA). The calculations include latitude of the site, variation in elevation, surface orientation and the shadows cast by topographic features (1375421 WH/m² to 1590953 WH/m²).

Additionally, three bioclimatic variables were taken from *WorldClim* – a database of climatic variables derived from the monthly temperature and rainfall values averaged for the 1960-2000 period at a spatial resolution of 1 km (Hijmans et al. 2005). We used values of annual precipitation (AP), which varied from 1338 mm to 1451 mm; precipitation of the driest quarter (PDQ; 283 mm to 325 mm); temperature annual range (TAR; the maximum temperature of warmest month divided by the minimum temperature of the coldest month; 3.08 to 3.74). The influence of water availability was also accessed through the plots distance to rivers using a hydrographic map (Weber 2006).

Finally, composed soil samples (twelve per plot, at 0-20 cm depth) were taken and analyzed in expertise laboratory for soil composition (pH value, content of organic matter (O.M.), SMP value, available phosphorus (P), available potassium (K), exchangeable aluminum (Al), calcium (Ca), magnesium (Mg)) and texture (fractions of sand, clay and silt). A statistical method of variable selection was used to select the best dataset of soil predictors for the response variable (*Bioenv*; (Clarke 1993), reducing the soil variables to be included in the model to four: K, Al, clay and silt. *Bioenv* was computed using the ‘vegan’ library (Oksanen 2007) of the R statistical language (R Development Core Team 2007). Thus, we ended up with 19 environmental predictors. The spatial variables were determined by building third-degree polynomials from the XY coordinates of each plot, as suggested

by Legendre and Legendre (1998), to properly model broad-scale spatial trends ecological datasets.

Statistical analysis

Our aim was to model the variation of species composition in terms of environmental heterogeneity and spatial structure. We used the Sorensen index as a measure of beta diversity (Koleff 2003). Sorensen index is a measure of similarity, varying from zero (maximum turnover) to one (maximum similarity). We first performed an additive partition of diversity in two hierarchical levels, the 60 plots and the 10 sites (composed by 6 plots each) to determine if the species turnover varied over different scales. This analysis was run in software *Partition 3.0* (Veech 2009) and the individual-based randomization was chosen to test the significance of the observed data and to obtain expected values of each diversity component (10,000 permutations) in both scales (plots and sites).

Furthermore we partitioned the species richness and the community composition data variation between environmental and spatial components using partial canonical redundancy analysis (RDA, Rao 1964), following (Borcard et al. 1992b). Partial-RDA uses three matrices: one of the community composition data (presence-absence or abundances), another of environmental variables and a third of spatial structure (*e.g.* geographic coordinates). By making two canonical ordinations, each of them constrained by one of the sets of explanatory variables (environmental and spatial), one gets [a] the effect of environmental conditions alone, [b] the pure effect of spatial structure, [c] the joint effect of environment and space, *i.e.* the spatially structured environmental variation, and [d] the unexplained portion of variation (Borcard et al. 1992a). Significance of the fractions [a] and [c] were tested through permutation tests (9999 iterations) (Legendre and Legendre 1998,

Anderson and Legendre 1999, Legendre 2008). We then computed a multivariate regression tree (MRT, De'ath 2002) to delineate habitat types based on the similarity of environmental conditions and species composition. The MRT is a complementary technique to canonical analysis used for exploration, description and prediction of the relations between biotic dataset and environmental variables (De'ath 2002). After that, an indicator species analysis (Duf'rêne and Legendre 1997) was conducted based on the groups of sampling units (habitat types) formed by the multivariate regression tree to identify species that were statistically significant indicators of each habitat type (Legendre et al. 2009).

The canonical analyses, variation partitioning, and tests of significance of the fractions were computed using the "vegan" library (Oksanen 2007) of the R statistical language (R Development Core Team 2007). The multivariate regression tree was computed using the "mvpart" library (De'ath 2006), whereas indicator species analysis was computed using the "labdsv" library (Roberts 2006).

Results

A total of 93 woody species, comprising 39 botanical families were recorded in the 60 sites (Table 1). Myrtaceae was the family with more species (16 species), followed by Salicaceae (8), Anacardiaceae (5) and Asteraceae (5). *Daphnopsis racemosa*(Timelaceae) was the only species present in all plots. The other species with high frequencies were *Blepharocalyx salicifolius*(Myrtaceae) (96.7%), *Scutia buxifolia*(Rhamnaceae) (91.7%), *Alophyllus edulis*(Sapindaceae) (86.7%), *Xylosma tweediana*(Salicaceae) (83.3%), *Eugenia*

uniflora(Myrtaceae) (81.7%), *Lithraea brasiliensis* (Anacardiaceae) (73.3%) and *Myrcia palustris*(Myrtaceae) (71.1%).

Table 1. List of families, species and their respective relative frequencies considering the whole study area, Alto Camaquã region, Rio Grande do Sul state, Brazil.

Family	Species	Frequency(%)
ANACARDIACEAE	<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	73.3
	<i>Lithraea molleoides</i> Engl.	38.3
	<i>Schinus lentiscifolius</i> Marchand	40.0
	<i>Schinus molle</i> L.	6.7
	<i>Schinus polygamus</i> (Cav.) Cabrera & I.M.Johnst.	65.0
ANNONACEAE	<i>Annona neosalicifolia</i> H.Rainer	1.7
ARAUCARIACEAE	<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze	5.0
ARECACEAE	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	18.3
	<i>Trithrinax brasiliensis</i> Mart.	1.7
ASTERACEAE	<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	16.7
	<i>Baccharis tridentata</i> Vahl	28.3
	<i>Dasyphyllum spinescens</i> (Less.) Cabrera	16.7
	<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	13.3
	<i>Trixis praestans</i> (Vell.) Cabrera	25.0
BERBERIDACEAE	<i>Berberis laurina</i> Thunb.	63.3
BORAGINACEAE	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & J.S.Mill.	8.3
CACTACEAE	<i>Cereus hildmannianus</i> K. Schum.	16.7
	<i>Opuntia monacantha</i> Haw.	11.7
CANNABACEAE	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg	43.3
CARDIOPTERIDACEAE	<i>Citronela paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard	3.3
CARICACEAE	<i>Vasconcella quercifolia</i> A.St. Hil.	1.7
CELASTRACEAE	<i>Maytenus cassineformis</i> Reissek	6.7
	<i>Maytenus muelleri</i> Schawacke	51.7
EBENACEAE	<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	18.3
ERYTHROXYLACEAE	<i>Erythroxylum myrsinites</i> Mart. Abh.	31.7
EUPHORBIACEAE	<i>Sapium glandulosum</i> L. Morong	1.7
	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	15.0
	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baillon) L.B.Sm. & R.J.Downs	38.3
FABACEAE	<i>Calliandra tweediei</i> Benth.	1.7
	<i>Senna corymbosa</i> (Lam.) H. S. Irwin & Barneby	6.7
LAMIACEAE	<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	18.3
LAURACEAE	<i>Nectandra megapotamica</i> Mez Bull.	1.7
	<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees) Mez	15.0
	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees) Mez	61.7
MELASTOMATACEAE	<i>Miconia hiemalis</i> A. St.-Hil. & Naudin ex Naudin	11.7

MELIACEAE	<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	5.0
MORACEAE	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	3.3
	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W. C. Burger, Lanjouw & Boer	1.7
MYRTACEAE	<i>Acca sellowiana</i> (O. Berg) Burret	26.7
	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	96.7
	<i>Eugenia</i> cf. <i>hiemalis</i> Cambess.	1.7
	<i>Eugenia uniflora</i> L.	81.7
	<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	23.3
	<i>Myrceugenia glaucescens</i> (Cambess. ex St-Hil.) D.Legrand & Kausel	3.3
	<i>Myrcia glabra</i> O. Berg D. Legrand	1.7
	<i>Myrcia palustris</i> DC.	71.7
	<i>Myrcia selloi</i> (Spreng.) N. Silveira	25.0
	<i>Myrcianthes cisplatensis</i> O.Berg	10.0
	<i>Myrcianthes gigantea</i> D.Legrand	3.3
	<i>Myrcianthes pungens</i> (O.Berg) D.Legrand	10.0
	<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O. Berg	10.0
	<i>Myrrhinium atropurpureum</i> Schott	65.0
	Myrtaceae sp1	3.3
	<i>Psidium incanum</i> (O.Berg ex Mart.) Burret Notizbl.	1.7
PODOCARPACEAE	<i>Podocarpus lambertii</i> Klotzsch ex Endl.	33.3
PRIMULACEAE	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br.	65.0
	<i>Myrsine</i> sp. L.	11.7
QUILLAJACEAE	<i>Quillaja brasiliensis</i> (A. St.-Hil. & Tul) Mart.	38.3
RHAMNACEAE	<i>Condalia buxifolia</i> Reissek	8.3
	<i>Discaria americana</i> Gill. & Hook.	5.0
	<i>Scutia buxifolia</i> Reissek	5.0
ROSACEAE	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	11.7
RUBIACEAE	<i>Chomelia obtusa</i> Cham. & Schltdl.	3.3
	<i>Guettarda uruguayensis</i> Cham. & Schltdl.	40.0
	<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	6.7
	<i>Rudgea parquioides</i> (Cham.) Müll. Arg.	3.3
RUTACEAE	<i>Zanthoxylum fagara</i> Sarg.	28.3
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	50.0
SALICACEAE	<i>Azara uruguayensis</i> (Speg.) Sleumer	1.7
	<i>Banara tomentosa</i> Clos.	15.0
	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	6.7
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	43.3
	<i>Xylosma prockia</i> (Turcz.) Turcz.	1.7
	<i>Xylosma pseudosalzmannii</i> Sleumer	6.7
	<i>Xylosma schroederi</i> Sleumer ex Herter	40.0
	<i>Xylosma tweediana</i> (Clos) Eichler	83.3
SANTALACEAE	<i>Acanthosyris spinescens</i> (Mart & Eichler) Griseb.	1.7
SAPINDACEAE	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	86.7

	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	16.7
	<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	31.7
	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	8.3
SAPOTACEAE	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	36.7
SOLANACEAE	<i>Cestrum strigilatum</i> Ruiz & Pav.	18.3
	<i>Solanum pseudocapsicum</i> L.	15.0
	<i>Vassobia breviflora</i> (Sendtn.) Hunz.	5.0
STYRACACEAE	<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	61.7
SYMPLOCACEAE	<i>Symplocos uniflora</i> (Pohl) Benth.	25.0
THYMELACEAE	<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	100.0
TILIACEAE	<i>Luehea divaricata</i> Mart.	11.7
VERBENACEAE	<i>Aloysia chamaedryfolia</i> Cham.	28.3
	<i>Aloysia gratissima</i> (Gillies & Hook.) L.D.Benson	20.0
	<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	1.7
	<i>Citharexylum montevidense</i> (Spreng.) Moldenke	21.7

The analysis of the scale effect on the species turnover indicates some differences at partitioning diversity into alpha and beta components at two scales (Fig. 2). The mean value of alpha diversity per plot was 23.8, higher than expected by chance ($p < 0.001$). Beta 1 (first level = between plots) was smaller than expected by chance ($p < 0.001$) indicating a uniform distribution of species at this scale. Beta diversity between sites (Beta 2) was higher than expected at random ($p < 0.001$).

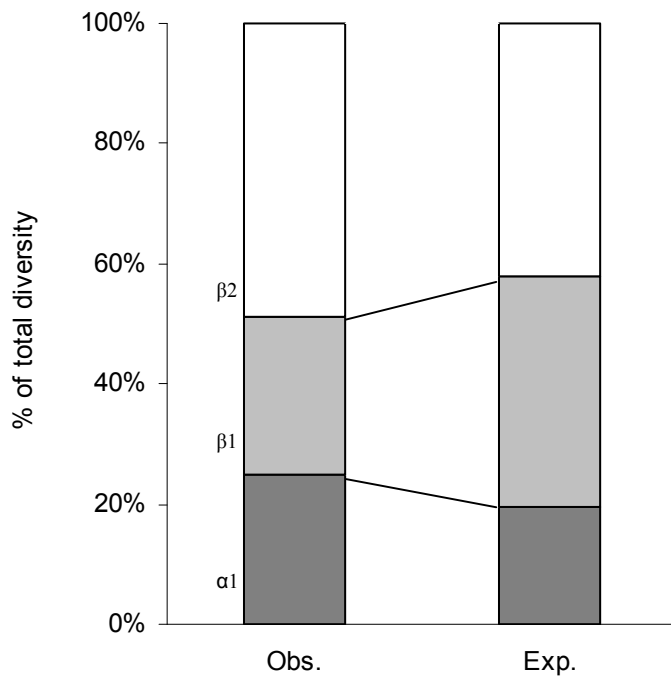


Figure 2. Additive partitioning of observed (Obs.) and expected (Exp.) diversity expressed in percentage of total species richness of the study area. α_1 is the mean richness per plot, β_1 is beta diversity between the 60 plots (distant at least 300 m from each other) and β_2 is beta diversity between the 10 sites (distant at least 4 km from each other). Expected values were generated in a null model with 10,000 permutations.

The results of the variation partitioning of community composition data and of species richness are shown in Figure 3. The environmental variables [a] explained alone 28.4% of the variation, while the spatial variables [c] explained 16.6%. The spatially structured environmental variables [b] accounted for 14.7% of the total variation of the data and 40.3% remained unexplained [d] by the data set of variables evaluated in this study.

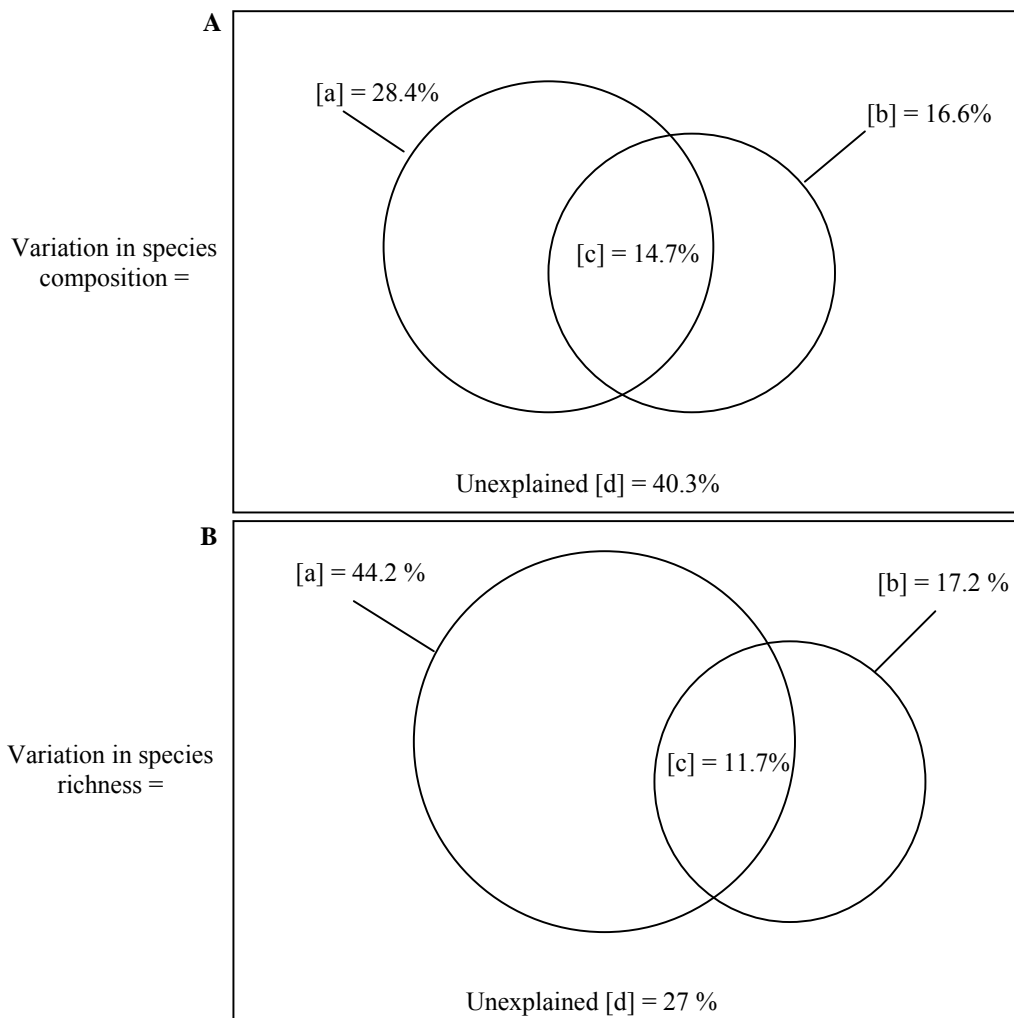


Figure 3. Variation partitioning results. Each panel containing a Venn diagram represents the total variation of (A) species composition and (B) species richness, partitioned between the two sets of explanatory variables. [a] is the fraction explained by the environmental variables, [b] is the fraction explained by the geographic distance, [c] is the explanation shared by environmental and spatial variables and [d] is the unexplained variation.

Multivariate regression tree analysis (MRT) produced six groups (Figure 4). The aim of building a MRT was to determine which of the environmental variables, that together explained 28.4% of the total variance of the species composition data table (Figure

3A), were more important in defining habitat types. Interestingly, all six groups (habitat types) were separated by climatic variables. Groups 1 and 2 were separated from groups 3 to 6 by the PDQ breakpoint of 304 mm. Group 1 is drier ($AP < 1372$ mm) than group 2. Group 3 is separated from groups 4, 5 and 6 by TAR (breakpoint = 3.184). Annual precipitation (AP) again divided group 4 from 5 and 6 (breakpoint at 1413 mm of rainfall) and the temperature annual range (TAR) breakpoint of 3.223 was responsible for the last split of the tree between groups 5 and 6. The results can be better visualized in Figure 5, where the six habitat types were plotted in a map.

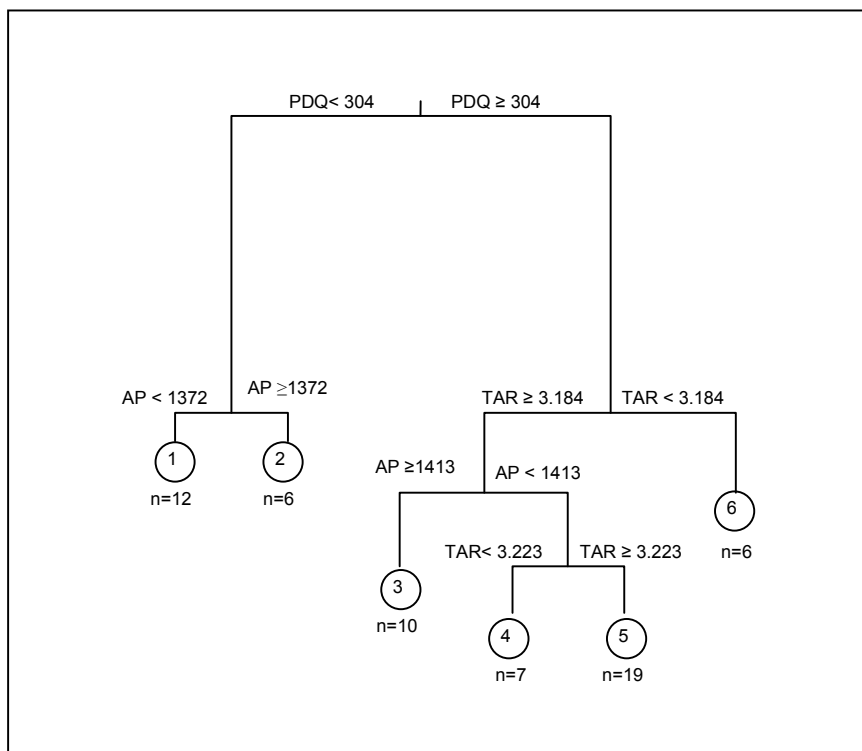


Figure 4. Multivariate regression tree (MRT) for the species composition dataset (presence-absence). The size of the tree was picked after 100 cross-validations. The cross-validated error was 0.22. The tree shows six groups of sampling units. PDQ is the precipitation of the driest quarter, AP is annual precipitation, both expressed in mm and TAR is the temperature annual range. “n” is the number of sampling units in each group.

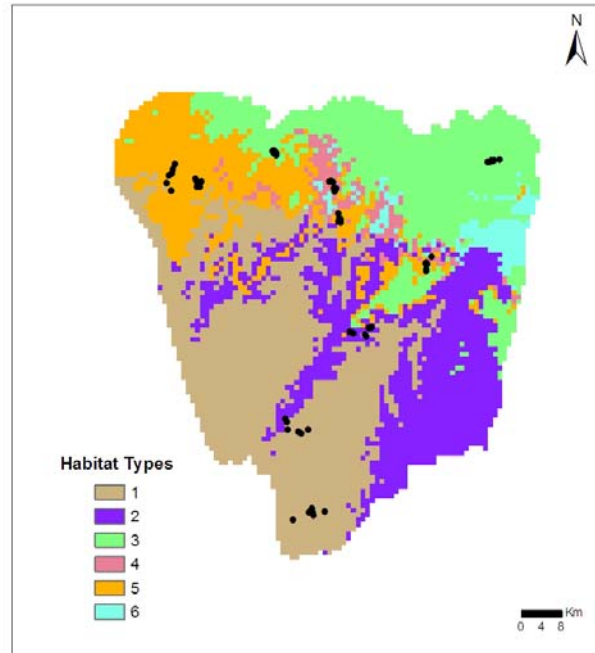


Figure 5. Map of the study area divided into six habitat types, according to the multivariate regression tree analysis (Figure 4). The black points represent the 60 sampling units.

The groups produced in the MRT were used in the indicator species analysis as habitat types. The species that are indicators of habitat types 2, 3, 5 and 6 are listed in Table 2. No statistically significant indicator species were found for habitat types 1 and 4.

Table 2. Significant indicator species for the six habitat types, with its respective indicator value and *p* value.

Habitat type	Indicator species	Indicator value	<i>p</i> -value
1	---	---	---
2	<i>Podocarpus lambertii</i>	0.354	0.004
3	<i>Diospyrus inconstans</i>	0.267	0.026
	<i>Guettarda uruguensis</i>	0.276	0.038
	<i>Citronela paniculata</i>	0.200	0.042
4	---	---	---
5	<i>Myrcia selloi</i>	0.376	0.008
	<i>Schinus lenticifolius</i>	0.300	0.015
6	<i>Araucaria angustifolia</i>	0.500	0.001
	<i>Banara tomentosa</i>	0.272	0.039
	<i>Cordia americana</i>	0.226	0.040
	<i>Miconia hiemalis</i>	0.250	0.049

Discussion

The overall aspect of the regional flora of the Alto Camaquã territory is still poorly studied, alike many other open ecosystems such as the savannas (Furley 1999). The region is inserted in the Pampa biome domain and yet is characterized by the presence of woody vegetation forming natural patches (tickets) within grasslands (Dadalt 2007), dense shrublands and forests (Rambo 1956, Teixeira et al. 1986, Guadagnin 2000). It is then a patchy landscape representing a transitional zone with floristic elements coming from the northern forests (Mata Atlântica biome; IBGE 2004) and from the southern Pampa grasslands as well as the Chaco region (Waechter 2002).

Thereby, the woody plant assemblage surveyed in the present study presents a diverse pool of species that have different flora origins. Frequently recorded genera like *Schinus* and *Lithraea* are characteristic from the Argentinean Chaco (Waechter 2002)

whereas *Allophylus*, *Chrysophyllum*, *Eugenia*, *Erythroxylum* and *Scutia* are pantropical (widespread). We also found species like *Araucaria angustifolia*, which is typical in the plateau Araucaria forest at the northern portion of the Rio Grande do Sul state, reaching its south distribution limit in the studied region. Beta diversity among sites had a large range of variation in part because of the presence of both widespread species and rare ones. The outcomes from the additive partitioning of diversity in three components (α_1 , β_1 and β_2) support the above statement. Beta diversity was smaller than expected within sites and greater than expected by chance at the largest scale (among sites), *i.e.* varied fairly.

Numerous mechanisms can act in the maintenance and variation of beta diversity of a community. The aim of this study was to relate the shifts in species composition throughout the Alto Camaquã territory to niche and/or neutral control by partitioning beta diversity between environmental and spatial explanations. The environmental variables explained a large proportion (28.4%) of the total variation in species composition against the 16.6% explained by the spatial variables. This points out to a greater influence of niche differentiation indicating that the distribution of species is patchy according to the local differences in environmental conditions (MacArthur 1964, Silvertown 2004). On the other hand, neutral processes such as dispersal limitation are also shaping the community (Hubbell 2005, Chust et al. 2006). Again, the result of the additive partitioning showed greater values of beta diversity between the ten sites (at least 4 km distant from each other), supporting this finding. The portion of variation shared by geographic distance and environmental conditions (14.7%) is related to variables that show obvious spatial patterns, like terrain variables (slope, incoming solar radiation and convexity) and climatic variables; there is a north-south gradient in the temperature annual range and in the rainfall of the driest trimester, as well as a northeast-southwest gradient in annual rainfall in the Alto

Camaquã region. The amount of beta diversity explained by environmental variables can also be related to the fact that we included variables that are expressed in different scales. Soil chemistry and texture, for instance, may act in a fine scale (meters) whilst climatic variables vary in larger scales (kilometers).

The amount of 40.3% of the species turnover still remained unexplained, which is common in most studies in forests (Condit et al. 2002, Duivenvoorden 2002, Chust et al. 2006, Legendre et al. 2009), so the pattern on the study area was similar to tropical forests. There are quite many plausible explanations for that undisclosed variation. We can be missing other deterministic factors like the effects of biological interactions (competition) and unmeasured environmental variables. Historical factors like past disturbance regimes and land use were either not included. Fire regimes were (and sparsely they still are) part of the land management of some farms as well as selective pruning of woody plants in order to control encroachment at grasslands that are used for cattle and sheep production (Girardi-Deiro 2002). Information on the intensity and frequency of those disturbance events is lacking, so there is a possible delayed response in the vegetation that we are missing. Furthermore, the unexplained variation can still be related to stochastic processes.

The partitioning of species richness revealed a greater environmental control, but the portions of explanation were quite different from that of species composition. The environmental variables explained alone 44.2% of the species richness, against the 28.4% explanation for variation in species composition. This means that the environmental filters are acting more on the number of species that co-occur than on the selection of the species themselves. The drastic increase in the control of deterministic niche related processes could be thought of as the role played by the quite rough environmental conditions at some sites in the study area. Shallow soils, outcrops, droughts and steep hills can be preventing

species with more specific demands from colonizing certain areas and either making them weak competitors.

The multivariate regression tree analysis revealed six habitat types and surprisingly they were all related to climatic variables: annual precipitation, precipitation of the driest quarter and temperature annual range. Group one was the driest and had no statistically significant indicator species. Under rough conditions, widespread species have more chances of occurrence (Crawley 1997). Pillar and Quadros (1997) have already observed that the region is subjected to rainfall oscillations and drought (water deficit), especially during the summer period. This can be acting as a filter for the establishment of species not adapted to drought. Group two ($AP \geq 1372$ mm) was indicated by *Podocarpus lambertii*, a conifer well adapted to drained soils, but more demanding on rainfall rates, and tolerant to frost events (Ledru et al. 2007), which is common in the region (Moreno, 1961; Nimer, 1990). Group three ($AP \geq 1413$ mm) was indicated by the presence of *Guettarda uruguensis*, *Diospyrus inconstans* and *Citronela paniculata*. *D. inconstans* comes from the Basins of Paraná and Uruguai rivers (Atlantic biome) and the other two species are widespread through the southern Brazil formations (Bergamin 2010). Group four had no statistically significant indicator species either and group five, the one containing more plots ($n = 19$, $AP < 1413$ mm and $TAR \geq 3.223$), was indicated by a widespread Myrtaceae (*Myrcia selloi*) and by *Schinus molle*, which is representative of open formations like the Argentinean Chaco. Finally, group six had four indicator species, among them *Araucaria angustifolia* (the Brazilian pine reaches its south limit of distribution) and *Miconia himmalis* (typical understory shrub). This group has the smallest temperature variation along the year, what seems to be favoring the occurrence of species from the northern plateau forests of the state.

From these results we can conclude that climate heterogeneity implies in habitat heterogeneity and has substantial effect on beta diversity of the woody flora in the Alto Camaquã region. Climate heterogeneity was proven important for beta diversity at different spatial scales as well (Qian 2005, Veech and Crist 2007, Speziale et al. 2010). We were surprised not to find edaphic conditions as being definitive for the splits of the tree once many studies carried out in forests (Andersen et al. , Tuomisto et al. 2003a, Svenning et al. 2004) found soil chemistry and texture very important to beta diversity of plants. Perhaps the overall rough edaphic features of Alto Camaquã (shallow, poorly developed soils) are affecting evenly the patterns of the communities.

A joint effect of deterministic and stochastic processes is determining beta diversity in the Alto Camaquã. Climate seems to be playing a major role in controlling woody plant community structure in the region. In the Subantartic-Patagonian transition zone, Speziale *et al.* (2010) found climatic variables very important to plant species richness in their study as well. The South American open formations, like other savannas throughout the world, have been experiencing shrub encroachment over the past decades related to changes in management regimes and increasing levels of atmospheric CO², for instance (Archer et al. 1988, Bond and Midgley 2000, Cabral et al. 2003). Historical surveys on the Uruguayan vegetation also showed evidences of shrubland expansion over grasslands (Gautreau, 2010). Besides, the climate and vegetation dynamic relationships have been evidenced by palinological surveys on southern Brazil (Behling *et al.* 2005) that have already shown that forests started expanding over grasslands since 3000 years, when climate became wetter, and are only being held back by human land management. Our findings contribute to the understanding of ecological communities from transitional zones, as in thicket vegetation outside the tropics, where men are mostly present using goods and services provided by

nature without habitat conversion(Borba and Trindade 2009) and thus knowledge is needed to proper management and conservation of biodiversity.

Literature Cited

- Andersen, K. M., B. L. Turner, and J. W. Dalling. Soil-based habitat partitioning in understory palms in lower montane tropical forests. *Journal of Biogeography* **37**:278-292.
- Anderson, M. J. and P. Legendre. 1999. AN EMPIRICAL COMPARISON OF PERMUTATION METHODS FOR TESTS OF PARTIAL REGRESSION COEFFICIENTS. *Journal of Statistical Computation & Simulation* **62**:271.
- APWeb. 2008. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008. Stevens, P.F. (2001 onwards), <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APWeb>.
- Archer, S., C. J. Scifres, C. R. Bassham, and R. Maggio. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* **58**:111-127.
- Behling, H., V. D. Pillar, L. Orlóci, and S. G. Bauermann. 2005. Late Quaternary grassland (Campos), gallery forest, fire and climate dynamics, studied by pollen, charcoal and multivariate analysis of the São Francisco de Assis core in western Rio Grande do Sul (southern Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology* **133**:235-248.
- Bergamin, R. 2010. Porto Alegre.
- Boldrini, I. I. 1997. Campos do Rio Grande do Sul: Caracterização Fisionômica e Problemática Ocupacional. *Boletim do Instituto de Biociências* **56**:1-39.
- Bond, W. J. and G. F. Midgley. 2000. A proposed CO₂-controlled mechanism of woody plant invasion in grassland and savannas. *Global Change Biology* **6**:865-869.
- Borba, M. and J. P. P. Trindade. 2009. Desafios para conservação e a valorização da pecuária sustentável. Pages 391-403 in V. D. Pillar, S. C. Müller, Z. M. S. Castilhos, and A. V. A. Jacques, editors. *Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Borcard, D., P. Legendre, and P. Drapeau. 1992a. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* **73**:1045-1055.
- Borcard, D., P. Legendre, and P. Drapeau. 1992b. Partialling out the spatial components of ecological variations. *Ecology* **73**:1045-1055.
- Cabral, A. C., J. M. De Miguel, A. J. Rescia, M. F. Schmitz, and F. D. Pineda. 2003. Shrub encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science* **14**:145-152.
- Chust, G., J. Chave, R. Condit, S. Aguilar, S. Lao, and R. Pérez. 2006. Determinants and spatial modeling of tree β -diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of Vegetation Science* **17**:83-92.
- Clarke, K. R. A., M. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*:205–219.
- Condit, R., N. Pitman, E. G. Leigh Jr., J. Chave, J. Terborgh, R. B. Foster, P. Núñez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H. C. Muller-Landau, E. Losos, and S. P. Hubbell. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *SCIENCE* **295**:666-669.
- Crawley, M. J., editor. 1997. *Plant Ecology*. 2 edition. Blackwell Science, Oxford.

- Crist, T. O., Veech, J. A., Gering, J. C., Summerville, K. S. 2003. Partitioning Species Diversity across Landscapes and Regions: A Hierarchical Analysis of \hat{H} , \hat{H}^2 , and \hat{H}^3 Diversity. *The American Naturalist* **162**:734-743.
- Dadalt, L. P. 2007. Composição e riqueza de espécies em manchas de vegetação lenhosas na Serra do Sudeste, RS, Brasil. Monografia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- De'ath, G. 2002. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology* **83**:1105-1117.
- De'ath, G. 2006. mvpart: multivariate partitioning. Pages R package version 1.2-4 (<http://cran.r-project.org/>)
- Dufrêne, M. and P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**:345-366.
- Duivenvoorden, J. F., Svenning, J.-C., Wright, S. J. . 2002. Beta Diversity in Tropical Forests. *Science* **295**:636-637.
- Fu, P. R., P. M. 2000. Solar Analyst Manual. Helios Environmental Modeling Institute, LLC.
- Furley, P. A. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography Letters* **8**:223-241.
- Gautreau, P. 2010. Rethinking the dynamics of woody vegetation in Uruguayan campos, 1800-2000. *Journal of Historical Geography* **In Press, Corrected Proof**.
- Girardi-Deiro, A. M. 2002. Efeito do corte e queima de plantas lenhosas sobre um campo natural na Serra do Sudeste. Circular Técnica 29, Circular Técnica, 29, EMBRAPA, Bagé, RS.
- Guadagnin, D. L., Larocca, J. and Sobral, M. 2000. Flora Vascular de interesse para a conservação na Bacia do Arroio João Dias: avaliação ecológica rápida Pages 71-84 *in* E. Unisinos, editor. Minas do Camaquã - um estudo multidisciplinar, São Leopoldo, RS, Brasil.
- Hasenack, H., J. L. P. Cordeiro, and B. S. C. Costa. 2007. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul Pages 15-22 *in* Sustentabilidade produtiva no Bioma Pampa. II Simpósio de Forrageiras e Produção Animal. Departamento de Forrageiras e Agrometeorologia - UFRGS, Porto Alegre.
- Hijmans, R. J., A. C. Cameron, and et al. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**:1965-1978.
- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbell, S. P. 2005. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* **87**:1387-1398.
- IBGE. 2004. Mapa da vegetação do Brasil e Mapa de biomas do Brasil. IBGE.
- IPCC. 2002. Climate change and biodiversity. *in* T. P. V., editor.
- Koleff, P., Gaston, K. J., Lennon, J. J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* **72**:367-382.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* **76**:5-13.
- Ledru, M.-P., M. L. F. Salatino, G. Ceccantini, A. Salatino, F. Pinheiro, and J.-C. Pintaud. 2007. Regional assessment of the impact of climatic change on the distribution of a

- tropical conifer in the lowlands of South America. *Diversity and Distributions* **13**:761-771.
- Lee, R. 1963. Evaluation of Solar Beam Irradiation as a Climatic Parameter of Mountain Watersheds., Colorado State University, Fort Collins, Colorado.
- Legendre, P. 2008. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology-Uk* **1**:3-8.
- Legendre, P., Borcard, D., Peres-Neto, P. R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* **75**:435-450.
- Legendre, P. and L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd edition. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre, P., X. Mi, H. Ren, K. Ma, M. Yu, I. F. Sun, and F. He. 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology* **90**:663-674.
- MacArthur, R. H. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *The American Naturalist* **98**:387-397.
- Moreno, J. A. 1961. *Clima do Rio Grande do Sul*. Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- NatureServe (2003). *Terrestrial Ecological Systems of Latin America and the Caribbean. International Ecological Classification Standard*. NatureServe. Arlington, VA., Natural Heritage Central Databases.
- Nekola, J. C. and P. S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* **26**:867-878.
- Oksanen, J., R. Kindt, P. Legendre, and R. B. O'Hara. 2007. *vegan: community ecology package*.
- Overbeck, G. E., S. C. Muller, A. Fidelis, J. Pfadenhauer, V. D. Pillar, C. C. Blanco, Boldrini, II, R. Both, and E. D. Forneck. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **9**:101-116.
- Patricia Koleff, K. J. G., Jack J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* **72**:367-382.
- Pillar, V. D. and F. L. F. Quadros. 1997. Grassland-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses* **12**:119-126.
- Qian, H., Ricklefs, R. E., White, P. S. . 2005. Beta diversity of angiosperms in temperate floras eastern Asia and North America. *Ecology Letters* **8**:15-22.
- Ralph, C. D. 1994. Modeling a solar radiation topoclimatology for the Rio Grande River Basin. *Journal of Vegetation Science* **5**:627-640.
- Rambo, B. 1956. *A fisionomia do Rio Grande do Sul*. Selbach, Porto Alegre.
- Rao, C. R. 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhyaá, Series A* **Series A 26**: 329–358.
- Roberts, D. W. 2006. *labdsv: Laboratory for Dynamic Synthetic Vegephenomenology*.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* **19**:605-611.
- Speziale, K. L., A. Ruggiero, and C. Ezcurra. 2010. Plant species richness-environment relationships across the Subantarctic-Patagonian transition zone. *Journal of Biogeography* **37**:449-464.

- Streck, E. V., N. Kämpf, R. S. D. Dalmolin, E. Klamt, P. C. Nascimento, P. Schneider, E. Giasson, and L. F. S. Pinto. 2008. Solos do Rio Grande do Sul. 2 edition. EMATER/RS - ASCAR, Porto Alegre.
- Svenning, J. C., D. A. Kinner, R. F. Stallard, B. M. J. Engelbrecht, and S. J. Wright. 2004. Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology* **85**:2526-2538.
- Teixeira, M. B., A. B. Coura-Neto, U. Pastore, and A. L. R. Rangel Filho. 1986. Vegetação. Pages 541-632 in IBGE, editor. Levantamento de recursos naturais (Folha SH.22 Porto Alegre e parte das Folhas SH.21 Uruguaiana e SI.22 Lagoa Mirim. IBGE, Rio de Janeiro.
- ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: an eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**:1167-1179.
- The R Development Core Team. 2009. R: a language and environment for statistical computing. in R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS* **101**:10854-10861.
- Tuomisto, H., A. D. Poulsen, K. Ruokolainen, R. C. Moran, C. Quintana, J. Celi, and G. CanĀfas. 2003a. Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in ecuadorian amazonia. *Ecological Applications* **13**:352-371.
- Tuomisto, H., K. Ruokolainen, M. Aguilar, and A. Sarmiento. 2003b. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* **91**:743.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology* **87**:2697-2708.
- Veech, J. A. 2005. Analyzing patterns of species diversity as departures from random expectations. *Oikos* **108**:149-155.
- Veech, J. A., Crist T.O. 2009. Partition 3.0.
- Veech, J. A. and T. O. Crist. 2007. Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. *Global Ecology & Biogeography* **16**:650-656.
- Waechter, J. L. 2002. Padrões geográficos na flora atual do Rio Grande do Sul. *Ciencia & Ambiente* **24**:93-108.
- Weber, E. J. H., H. . 2006. Base cartografica digital do Rio Grande do Sul escala 1:250.000. Porto Alegre.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* **30**:279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**:213-251.

CAPÍTULO 2

Diversidade de plantas lenhosas e manejo: 300 anos de pecuária no território do Alto Camaquã

Resumo

A região do Alto Camaquã está inserida no bioma Pampa e apresenta ampla heterogeneidade ambiental com mosaicos de floresta e campo naturais. Esta paisagem vem se mantendo através de uma combinação de características culturais, socioeconômicas e ambientais. Formações abertas, como esta, estão sujeitas a processos de adensamento de lenhosas e expansão florestal em decorrência de mudanças nas condições climáticas globais e mudanças nos regimes de distúrbio e manejo, o que provoca alterações na estrutura das comunidades vegetais com conseqüências para as atividades humanas associadas a estes ecossistemas. Entender a dinâmica da vegetação e sua relação com as atividades humanas, neste caso a pecuária familiar, torna-se fundamental para a conservação da biodiversidade e o uso sustentável desses ecossistemas. Nós abordamos a questão através da diversidade beta, que se refere à mudança na composição de espécies em uma área geográfica e exploramos sua relação com diferentes tipos de manejo, em dois estratos – plântulas e arbóreas – através de correlações matriciais. Encontramos que o manejo não está relacionado com o *turnover* de espécies de plântulas, ao passo que explica 12% da variação da diversidade beta de arbóreas. Com isso entendemos que a pecuária familiar não está impedindo a dinâmica de estabelecimento das plantas lenhosas, mas parcialmente controla seu avanço e não o faz de maneira totalmente uniforme. Portanto, o manejo explica parte da diversidade beta da vegetação lenhosa adulta, contribuindo para a manutenção da heterogeneidade florística do território do Alto Camaquã.

Palavras-chave: Alto Camaquã, pecuária familiar, vegetação lenhosa, ecossistemas abertos, bioma Pampa, adensamento de arbustos.

Introdução

A região do Alto Camaquã está inserida no bioma Pampa e constitui uma zona de transição ecológica (Hasenack and Cordeiro 2006), apresentando características tanto das florestas do norte quanto dos campos do sul, sendo caracterizada por ampla heterogeneidade ambiental com mosaicos de floresta e campo naturais cuja descrição data da chegada dos primeiros naturalistas ao estado do Rio Grande do Sul (Lindman 1906, Rambo 1956). Esta paisagem vem se mantendo através de uma combinação de características culturais e socioeconômicas –principalmente pela atividade pastoril marcada pela alta dependência de recursos naturais renováveis, baixa dependência de insumos externos, cujas técnicas são passadas através das gerações (Borba and Trindade 2009) - e ambientais (terrenos declivosos, solos rasos), que têm atuado como barreira à modernização tecnológico-productiva do território. Paisagens como esta, onde as características ambientais, a dinâmica e a heterogeneidade se mantêm apesar do uso, fornecem diversos serviços ambientais.

Formações vegetais marcadas pela co-dominância de gramíneas e lenhosas, onde se destacam as savanas (Higgins et al. 2000), estão sofrendo aumento na densidade de lenhosas (*shrub encroachment*) atribuído a diferentes causas, globais ou locais (Wigley et al. , Archer et al. 1988, Bond et al. 2003, Cabral et al. 2003, Favier et al. 2004). Entre as primeiras pode-se destacar o aumento na quantidade de CO₂ atmosférico (Bond and Midgley 2000) e as mudanças climáticas globais (IPCC 2002), enquanto localmente se destacam as mudanças na forma de uso e manejo da terra (diferenças nos regimes de pastoreio e queimadas, por exemplo) (Müller et al. 2007). Independente das causas, o aumento na densidade das lenhosas provoca alterações na estrutura, riqueza e diversidade das comunidades vegetais, com conseqüências para as atividades socioeconômicas

associadas a estes ecossistemas, que por sua vez estão associados ao homem (Scholes and Archer 1997). Esta interação histórica certamente influenciou e ainda influencia a estrutura dos mesmos (Gautreau 2010). Entender a dinâmica da vegetação lenhosa em savanas e mosaicos de floresta e campo e sua relação com as atividades humanas locais torna-se, portanto, fundamental para que se possam elaborar estratégias de manejo que incorporem a conservação da biodiversidade e o uso sustentável desses ecossistemas.

A diversidade beta, que expressa a substituição (*turnover*) de espécies em determinada área geográfica (Whittaker 1972), pode ser usada para entender como variações entre comunidades locais contribuem para a diversidade regional (Ricklefs 1993). Logo, entender os fatores que geram e mantêm a diversidade beta é imprescindível para a realização de manejos adequados de ecossistemas (Legendre 2005). A substituição de espécies dá uma idéia de complementaridade, enfatizando o importante papel das dinâmicas entre locais (Reyers 2000), sendo esta abordagem bastante útil para a compreensão dos padrões de diversidade de formações heterogêneas, especialmente em zonas de transição ecológica (Speziale et al. 2010), como é o caso do Alto Camaquã. Na região do Alto Camaquã, estudos pontuais de comunidades vegetais de espécies lenhosas indicam altos níveis de heterogeneidade na distribuição espacial das espécies, sugerindo elevada diversidade beta (Dadalt 2007).

Nosso estudo visa avaliar a relação da diversidade beta de espécies lenhosas, considerando plântulas e adultos, com os diferentes tipos de manejo empregados na região do Alto Camaquã. Para tanto, partimos de um zoneamento agroecológico realizado no âmbito de um projeto interdisciplinar intitulado *Ecologização da Pecuária Familiar*, coordenado pela Embrapa Pecuária Sul, que realizou levantamentos sócio-ambientais e entrevistas com os produtores do Alto Camaquã (Neske 2010), e ainda de dados do Plano

Diretor de Desenvolvimento Rural e Ambiental da cidade de Bagé, para definir categorias de manejo. Diante disso, a fim de melhor compreender o papel das relações homem-ambiente na diversidade de plantas lenhosas no território do Alto Camaquã, relacionamos dados de diversidade beta das plantas lenhosas com os dados de manejo.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no terço superior da bacia do Rio Camaquã, denominado Alto Camaquã (30°-31° S, 52°-54° W), localizada na Serra do Sudeste do Rio Grande do Sul. Esta região compreende os municípios de Lavras do Sul, Caçapava do Sul, Bagé, Pinheiro Machado, Piratini e Santana da Boa Vista, abrangendo uma área total de 8.300 km². A vegetação da Serra do Sudeste se caracteriza por mosaicos de floresta-campo. Os campos predominam e variam desde formações abertas (“campo limpo” – estrato baixo e contínuo de gramíneas e herbáceas; “campo sujo” – diferencia-se do anterior pela presença de arbustos (Boldrini 1997) até áreas conhecidas como vassourais de *Baccharis* spp. e *Dodonaea viscosa*, ou áreas mistas de campos e manchas insulares de “matinhas subarborescentes” (Rambo 1956). Segundo as classificações brasileiras, a vegetação da região corresponde a Savanas (Teixeira et al. 1986) ou a Estepes (Leite and Klein 1990, Leite 2002), sendo que florestas ocorrem predominantemente nas encostas orientais, como formação Estacional Semidecidual, ou ao longo dos rios e arroios, como matas ciliares. A região apresenta duas classes de clima, Cfa e Cfb segundo a classificação de Köppen (Nimer 1990). A temperatura média anual é de 17°C, sendo a média do mês mais quente

(janeiro) de 24°C e a do mês mais frio (junho) de 12,5°C. A precipitação média anual é de 1350 mm (Moreno 1961).

Amostragem da vegetação

Os levantamentos foram feitos em 52 unidades amostrais de 20 x 30 metros cada. A vegetação foi dividida em dois estratos: inferior, ou estrato regenerante, para o qual foram alocadas 12 subparcelas (1 x 1 m) aleatoriamente em cada unidade amostral, para identificação de todos os indivíduos lenhosos com altura superior a 10 cm e inferior a 1 m (presença/ausência); e superior, onde foram contadas todas as árvores e arbustos superiores a 3 m de altura. Indivíduos pertencentes a espécies de ocorrência exclusivamente campestre não foram considerados neste estudo. A classificação das espécies vegetais está de acordo com a APG III (APWeb 2008).

O território do Alto Camaquã foi dividido em seis zonas agroecológicas, adaptadas do zoneamento proposto por Neske (2009) e pelo PDDUA (Plano diretor de desenvolvimento urbano e ambiental) da cidade de Bagé (2006). Uma síntese das características destas zonas se encontra na Tabela 1 e suas localizações podem ser visualizadas na Figura 1.

Tabela 1. Síntese das características dos 6 tipos de manejo, adaptado de Neske (2009) e de PDDUA-Cidade de Bagé (2006). O número entre parênteses ao lado da zona indica o número de unidades amostrais da vegetação correspondente à zona.

Zona	Tamanho das propriedades	Atividades produtivas	Características gerais do rebanho	Agricultura subsistência	Observações
1 (5)	Médio-grande, algumas pequenas	Pecuária de corte de grande escala	Bovinos de raças mistas e puras, e ovinos de raças de lã e carne	Somente nas pequenas	Densidade demográfica baixo-média
2 (6)	Pequeno-médio	Principalmente pecuária de corte.	Bovinos de raças mistas e sistema de	Somente nas	---

		Presença de rendas não agrícolas via venda de mão-de-obra temporária.	criação de ciclo completo; ovinos de raças de lã e carne.	pequenas	
3 (5)	Pequeno-médio	Combinam pecuária de corte e produção de lã.	Bovinos de corte com raças indefinidas e ovinos de raças de lã.	Somente nas pequenas	Presença grandes plantios de eucalipto pelas empresas.
4 (24)	Pequeno-médio	Pecuária de corte e produção de lã.	Bovinos de raças mistas, ovinos de raça de lã, e caprinos em algumas propriedades.	Somente nas pequenas	Densidade demográfica médio-alta. A prática de queimada é usual
5 (6)	Pequenas	Bovinos de corte, produção de lã de ovinos, e caprinos. Marcadas pelo uso da tração animal.	Bovinos de raças mestiças, caprinos e ovinos de raças de lã.	Sim	Densidade demográfica alta
6 (6)	Pequenas	Pecuária de corte e produção para auto-consumo, principalmente ovinos e caprinos.	Bovinos de raças mestiças, presença de rebanhos de ovelha-crioula	Sim	Área habitada por famílias remanescentes de quilombolas.

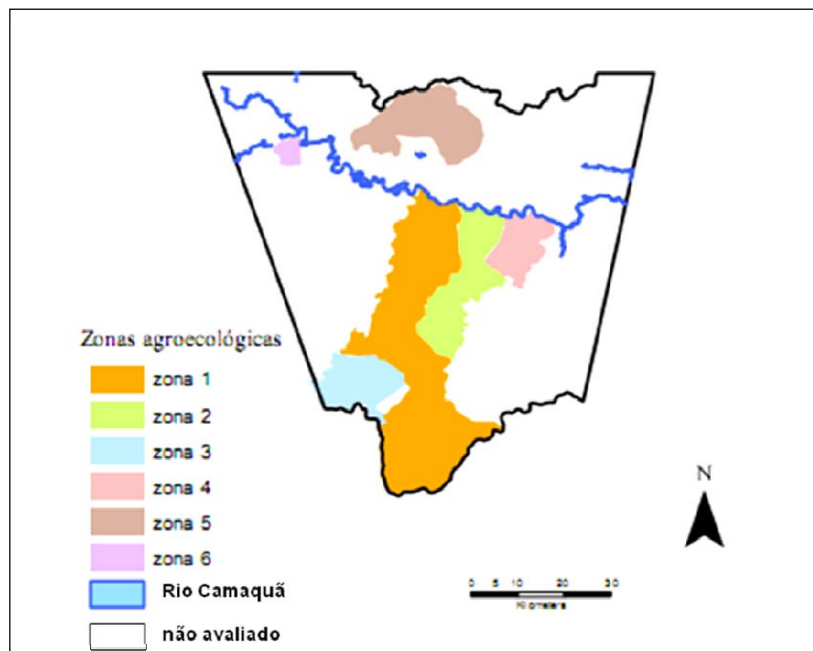


Figura 1. Mapa demonstrando a localização das zonas agroecológicas no Alto Camaquã, baseado em Neske (2010) e PDDUA-Cidade de Bagé (2006).

Além disso, três variáveis climáticas foram extraídas da base de dados *Worldclim* (Hijmans et al. 2005) -precipitação anual, precipitação do trimestre mais seco e amplitude térmica anual - para cada unidade amostral, a fim de avaliar a influência do manejo conforme as zonas independentemente da variação climática entre estes locais. Estudos prévios mostraram que a heterogeneidade climática é importante na estruturação da vegetação lenhosa do Alto Camaquã (Dadalt 2010).

Análise estatística

Nosso interesse inicial foi verificar se a diversidade beta das plântulas (estrato inferior) diferia das adultas (estrato superior). Para tanto realizamos um teste de homogeneidade de dispersão multivariada baseado em distâncias (*Betadisper*, Anderson 2006). O teste realiza uma análise de coordenadas principais (Gower 1975) e depois calcula a distância média dos pontos em relação ao centróide de cada grupo (no nosso caso plântulas e adultas) da ordenação. Essa média de dispersão dos pontos indica a variação na composição de espécies, ou seja, pode ser utilizada como uma medida de diversidade beta. Por fim, as duas médias são comparadas através de análise de variância (ANOVA) e sua significância estatística é avaliada através de um teste de permutação (9999 iterações). Realizamos também uma ANOVA comparando a riqueza (diversidade alfa) entre os estratos.

Após esta etapa inicial, realizamos testes de Mantel parciais (Legendre and Legendre 1998) para determinar a influência do manejo, acessada através do zoneamento agroecológico, na diversidade das plantas lenhosas de ambos os estratos (separadamente), controlando o efeito da heterogeneidade climática. O teste de Mantel parcial testa a correlação entre duas matrizes enquanto controla o efeito de uma terceira. Para as matrizes

bióticas utilizamos similaridade de Sorensen (plântulas, dados de presença e ausência) e de Bray-Curtis (adultas, dados de abundância). Para os dados climáticos, utilizamos a distância euclidiana e, para os dados de manejo (qualitativos), o índice de Gower. A significância dos testes foi avaliada através de auto-reamostragem (Pillar, 1999 #5492), com 10000 permutações. Adotamos a abordagem baseada na correlação de matrizes de distâncias, pois nosso interesse foi avaliar as diferenças na substituição de espécies, sem foco na particularidade de qual espécie em si ocorre em um local e não em outro. Por último, fizemos uma análise de variância (ANOVA) para verificar se a riqueza de espécies do estrato superior diferiu entre os manejos. A fim de evitar um efeito indesejado da abundância sobre os padrões de riqueza, esta ANOVA foi realizada com os resíduos de uma regressão linear entre riqueza e abundância (Gotteli 2001). A significância estatística desta análise foi avaliada através de teste de permutação. Todos os testes estatísticos foram realizados utilizando o pacote *vegan* (Oksanen 2007), dentro do ambiente estatístico R (The R Development Core Team, 2007),

Resultados

Registramos um total de 88 espécies, pertencentes a 36 famílias botânicas, no estrato inferior e 70 espécies, pertencentes a 37 famílias botânicas, no estrato superior. No último foram amostrados 3209 indivíduos. A análise *Betadisper* revelou que existe diferença entre a diversidade beta de plântulas e adultas ($F= 33,739$; $p < 0,001$) como pode ser melhor visualizado nas Figuras 2 e 3. A análise de variância referente à diversidade alfa mostrou que existe diferença entre os estratos também na riqueza de espécies ($F= 38,008$; $p < 0,001$).

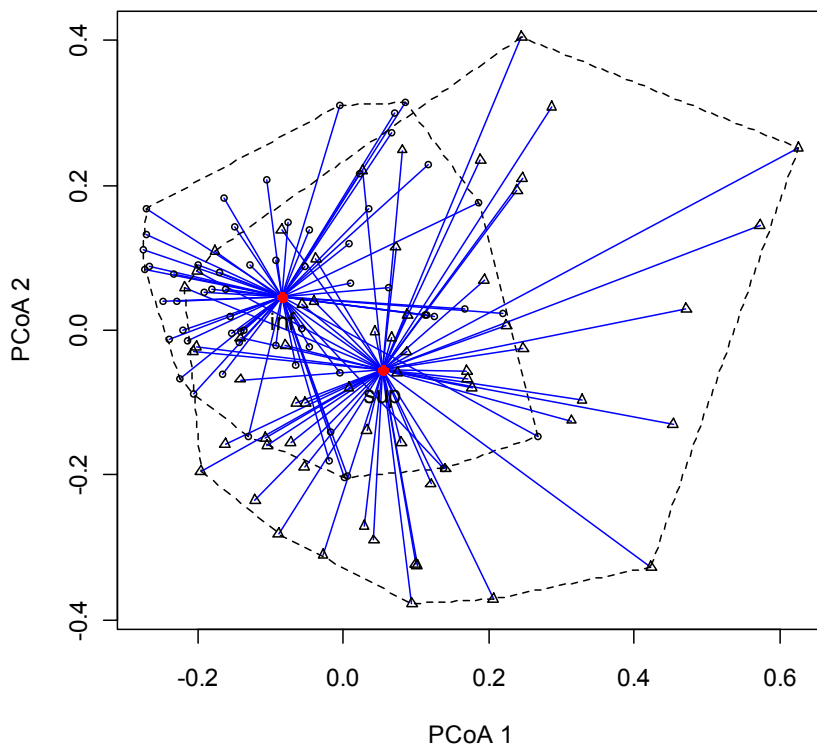


Figura 2. Diagrama de ordenação com as duas PCoA e as distâncias ao centróide de cada estrato. inf= centróide do estrato inferior e sup= centróide do estrato superior.

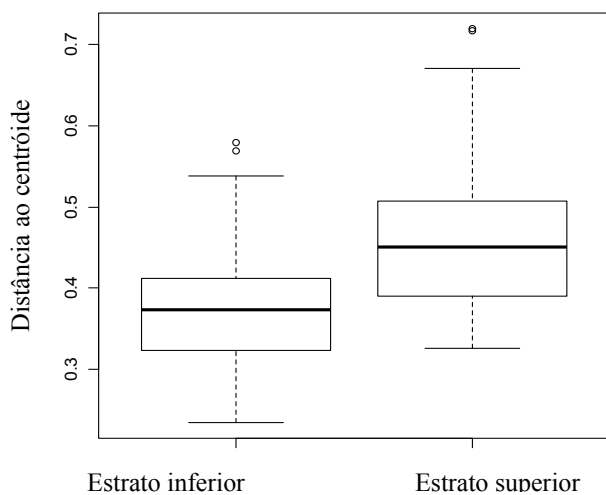


Figura 3. *Boxplot* dos valores médios de distância ao centróide de cada com os respectivos desvios padrão.

Os testes de Mantel parciais revelaram que somente a composição de espécies do estrato superior (plantas adultas) apresenta correlação estatisticamente significativa com o tipo de manejo (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados do teste de Mantel parcial para cada estrato.

	Coefficiente de Pearson	Significância
Estrato inferior	$r = 0,09$	$p = 0,10$
Estrato superior	$r = 0,12$	$p = \mathbf{0,03}$

Segundo a ANOVA que avaliou os resíduos da riqueza de espécies do estrato superior ajustada ao número de indivíduos, não houve diferença estatisticamente significativa da riqueza de espécies quanto ao tipo de manejo das áreas.

Discussão

A comparação da diversidade beta entre os estratos inferior e superior mostrou que o estrato das plântulas é mais uniforme entre as unidades amostrais do que o estrato arbóreo. Essa relação indica que os filtros ambientais, incluindo o manejo, não atuam igualmente sobre os estratos das comunidades de espécies lenhosas da região do Alto Camaquã, podendo influenciar as plantas de maneiras diferentes dependendo do estágio de desenvolvimento delas. O estrato inferior apresenta maior riqueza de espécies (diversidade alfa), sendo estas de plântulas de espécies arbóreas em sua maioria, e menor diversidade beta, o que indica uma distribuição mais equitativa das espécies entre as unidades amostrais, ou seja, existe

um *turnover* menor de espécies de um sítio a outro, indicando que os propágulos estão chegando e se estabelecendo de maneira relativamente uniforme. Porém, nem todos os indivíduos estão chegando à fase adulta. A menor diversidade alfa e maior diversidade beta encontradas para o estrato arbóreo indicam que existem filtros diferentes daqueles pelos quais as plântulas passaram que estão determinando que algumas plantas ocorram na fase adulta em um sítio e não em outro ou ainda, que estes padrões podem estar relacionadas a fatores estocásticos.

A correlação entre a matriz de composição de espécies do estrato inferior com a matriz de tipos de manejo não retornou resultados estatisticamente significativos, indicando que não existe associação entre as diferenças na composição de plântulas com as diferenças no manejo. Este resultado reforça o que foi relatado acima, uma vez que ajuda a explicar a maior uniformidade na distribuição das espécies do estrato regenerante. Isto indica que o manejo com pecuária familiar adotado na região do estudo não está correlacionado com a mudança na composição de espécies do estrato regenerante. Porém, quando correlacionamos a mudança na diversidade beta de plantas do estrato arbóreo com as diferenças no manejo, encontramos que 12% da variação na substituição de espécies lenhosas adultas se dão devido às diferentes formas de manejo. O ruído da variação ambiental, no âmbito das variações climáticas, foi em boa parte controlado durante a análise, indicando que dentro desses 12% predominam efeitos locais e não o que poderia ser considerado efeitos ambientais globais (Wigley et al. 2009). Ainda assim, é uma correlação baixa, indicando que as zonas de manejo mapeadas para a região de estudo têm influência na manutenção da diversidade beta dos indivíduos adultos da comunidade de plantas lenhosas, mas o manejo adotado não é o principal responsável, confirmando nossas expectativas. Estudos prévios (Girardi-Deiro 2002) e observações locais mostram que o

controle das lenhosas no território do Alto Camaquã é feito por alguns produtores através de desbaste dos arbustos e árvores, com posterior queima da galhada para manter mais “limpas” as áreas de campo utilizadas para pastejo. O rebanho, sendo ele bovino, ovino ou caprino, certamente exerce pressão sobre as lenhosas (Derner 2009), uma vez que os animais também se alimentam de plântulas e folhas de árvores ou mesmo cascas, especialmente quando consideramos caprinos. Entretanto, não há evidências de seletividade por parte dos animais, uma vez que o *turnover* de espécies de plântulas não teve associação com o manejo.

Há evidências que o gado limita consideravelmente a densidade de plântulas em áreas florestais e que dificulta inclusive a regeneração (Green 1995, Chazdon 2003), mas poucos estudos consideram a composição de espécies (Toniato and de Oliveira-Filho 2004). No caso do Alto Camaquã é comum encontrar as plantas lenhosas dispostas em manchas circulares (capões ou *thickets*) de diferentes tamanhos (Dadalt, 2007) formando agrupamentos densos. Muitas dessas plantas lenhosas possuem, ainda, hábito esclerófilo e são comumente dotadas de espinhos e acúleos nos caules e ramos, o que dificulta o acesso do gado ao interior do capão. Isso acaba fazendo do capão um local protegido para as plântulas (*safe sites*; Green, 1983), pois estas em geral ocorrem no interior de áreas já fechadas, sem ou com baixa co-ocorrência de gramíneas no estrato inferior.

Nos ecossistemas campestres por outro lado, os efeitos dos diferentes tipos de manejo são melhor conhecidos. A resposta em geral se ajusta à teoria do distúrbio intermediário (Connell 1978), onde intensidade e/ou frequências intermediárias aumentam a diversidade de espécies (Diaz et al. 1994, Olff and Ritchie 1998, McIntyre et al. 2003, Overbeck et al. 2007). Para formações abertas, onde a co-dominância de gramíneas e lenhosas se dá na forma de mosaicos de áreas abertas e núcleos de espécies florestais, já foi

verificado que o pastejo exerce maior efeito sobre a densidade do que sobre a composição de espécies lenhosas (Lavorel 2003). No caso do Alto Camaquã, onde o manejo ocorre de modo conservativo sendo tradicionalmente passado através de gerações nos últimos 300 anos, se observa a manutenção da diversidade alfa e beta destas espécies, apesar do uso da terra para pecuária com bovinos e ovinos, principalmente. Em estudos no Uruguai, que possui vegetação lenhosa bastante semelhante a da região de estudo (Dadalt 2007), Gautreau (2010) verificou que a vegetação lenhosa vem se expandindo há cerca de 200 anos, apesar do manejo (pecuária extensiva).

Assim, trazemos aqui mais informações sobre a influência das atividades humanas sobre a vegetação, indicando que esta interação homem-ambiente pode acontecer sem a completa transformação das comunidades vegetais. É de extrema importância compreender o papel das práticas de manejo tradicionais, que são frutos de um desenvolvimento endógeno (Borba & Trindade 2009), e trazê-las para o debate sobre conservação e uso sustentável de recursos naturais.

Referências Bibliográficas

- APWeb. 2008. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008. Stevens, P.F. (2001 onwards), <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APWeb>.
- Archer, S., C. J. Scifres, C. R. Bassham, and R. Maggio. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* **58**:111-127.
- Boldrini, I. I. 1997. Campos do Rio Grande do Sul : caracterização fisionômica e problemática ocupacional *Boletim do Instituto de Biociências UFRGS* **56**:1-39.
- Bond, W. J. and G. F. Midgley. 2000. A proposed CO₂-controlled mechanism of woody plant invasion in grassland and savannas. *Global Change Biology* **6**:865-869.
- Bond, W. J., G. F. Midgley, and F. I. Woodward. 2003. What controls South African vegetation - climate or fire? *South African Journal of Botany* **69**:1-13.
- Borba, M. and J. P. P. Trindade. 2009. Desafios para conservação e a valorização da pecuária sustentável. Pages 391-403 *in* V. D. Pillar, S. C. Müller, Z. M. S.

- Castilhos, and A. V. A. Jacques, editors. Campos Sulinos: Conservação e Uso Sustentável da Biodiversidade. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Cabral, A. C., J. M. De Miguel, A. J. Rescia, M. F. Schmitz, and F. D. Pineda. 2003. Shrub encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science* **14**:145-152.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**:51-71.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**:1302-1310.
- Dadalt, L. P. 2007. Composição e riqueza de espécies em manchas de vegetação lenhosas na Serra do Sudeste, RS, Brasil. Monografia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Derner, J. D., Lauenroth, W. K., Stapp, P., Augustine, D. J. 2009. Livestock as Ecosystem Engineers for Grassland Bird Habitat in the Western Great Plains of North America *Rangeland Ecology & Management* **62**:111-118.
- Diaz, S., A. Acosta, and M. Cabido. 1994. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *J. Veg. Sc.* **3**:689-696.
- Favier, C., J. Chave, A. Fabing, D. Schwartz, and M. A. Dubois. 2004. Modelling forest-savanna mosaic dynamics in man-influenced environments: effects of fire, climate and soil heterogeneity. *Ecological Modelling* **171**:85-102.
- Gautreau, P. 2010. Rethinking the dynamics of woody vegetation in Uruguayan campos, 1800-2000. *Journal of Historical Geography* **In Press, Corrected Proof**.
- Girardi-Deiro, A. M. 2002. Efeito do Corte e da Queima de Plantas Lenhosas sobre um Campo Natural na Serra do Sudeste. Embrapa, Bagé.
- Gotteli, N. J., Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**:379-391.
- Gower, J. C. 1975. Generalized procrustes analysis. *Psychometrika* **40**:33-51.
- Green, D. M. K., J. B. 1995. Succession and Livestock Grazing in a Northeastern Oregon Riparian Ecosystem. *Journal of Range Management* **48**:307-313.
- Hasenack, H. and J. L. P. Cordeiro. 2006. Mapeamento da cobertura vegetal do Bioma Pampa. UFRGS, Porto Alegre.
- Higgins, S. I., W. J. Bond, S. Winston, and W. Trollope. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology* **88**:213-229.
- Hijmans, R. J., A. C. Cameron, and et al. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**:1965-1978.
- IPCC. 2002. Climate change and biodiversity. *in* T. P. V., editor.
- Lavorel, S. 2003. Ecological Diversity and Resilience of Mediterranean Vegetation to Disturbance. *Diversity and Distributions* **5**:3-13.
- Legendre, P., Borcard, D., Peres-Neto, P. R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* **75**:435-450.
- Legendre, P. and L. Legendre. 1998. Numerical Ecology. 2nd edition. Elsevier, Amsterdam.
- Leite, P. F. 2002. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do Sul do Brasil. *Ciencia & Ambiente* **24**:51-73.
- Leite, P. F. and R. M. Klein. 1990. Vegetação. Pages 113-150 *in* IBGE, editor. Geografia do Brasil: Região Sul. Instituto Brasileiro de Geografia e estatística, Rio de Janeiro.

- Lindman, C. A. M. 1906. A Vegetação no Rio Grande do Sul. EDUSP/Itatiaia, São Paulo/Belo Horizonte.
- McIntyre, S., K. M. Heard, and T. G. Martin. 2003. The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity? *Journal of Applied Ecology* **40**:445-457.
- Moreno, J. A. 1961. Clima do Rio Grande do Sul. Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Müller, S., G. Overbeck, J. Pfadenhauer, and V. Pillar. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. *Plant Ecology* **189**:1-14.
- Neske, M. Z. 2009. Estilos De agricultura e dinâmicas locais de desenvolvimento rural: o caso da Pecuária Familiar no Território Alto Camaquã do Rio Grande do Sul.
- Nimer, E. 1990. Clima. Pages 151-187 in IBGE, editor. Geografia do Brasil: Região Sul. IBGE, Rio de Janeiro.
- Oksanen, J., R. Kindt, P. Legendre, and R. B. O'Hara. 2007. vegan: community ecology package.
- Olff, H. and M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* **13**:261-265.
- Overbeck, G. E., S. C. Muller, A. Fidelis, J. Pfadenhauer, V. D. Pillar, C. C. Blanco, Boldrini, II, R. Both, and E. D. Forneck. 2007. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **9**:101-116.
- Pillar, V. D. (1999). "The bootstrapped ordination reexamined." *Journal of Vegetation Science* **10**: 895-902.
- Rambo, B. 1956. A fisionomia do Rio Grande do Sul. Selbach, Porto Alegre.
- Reyers, B., van Jaarsveld, A. S., Kruger, M. 2000. Complementarity as a biodiversity indicator strategy. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*. **267**.
- Ricklefs, R. E., and D. Schluter. 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, London, UK.
- Scholes, R. J. and S. R. Archer. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**:517-544.
- Speziale, K. L., A. Ruggiero, and C. Ezcurra. 2010. Plant species richness-environment relationships across the Subantarctic-Patagonian transition zone. *Journal of Biogeography* **37**:449-464.
- Teixeira, M. B., A. B. Coura-Neto, U. Pastore, and A. L. R. Rangel Filho. 1986. Vegetação. Pages 541-632 in IBGE, editor. Levantamento de recursos naturais (Folha SH.22 Porto Alegre e parte das Folhas SH.21 Uruguaiana e SI.22 Lagoa Mirim. IBGE, Rio de Janeiro.
- The R Development Core Team. 2007. R: a language and environment for statistical computing. in R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Toniato, M. T. Z. and A. T. de Oliveira-Filho. 2004. Variations in tree community composition and structure in a fragment of tropical semideciduous forest in southeastern Brazil related to different human disturbance histories. *Forest Ecology and Management* **198**:319-339.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**:213-251.

- Wigley, B. J., W. J. Bond, and M. T. Hoffman. Thicket expansion in a South African savanna under divergent land use: local vs. global drivers? *Global Change Biology* **16**:964-976.
- Wigley, B. J., W. J. Bond, and M. T. Hoffman. 2009. Bush encroachment under three contrasting land-use practices in a mesic South African savanna. *African Journal of Ecology* **47**:62-70.

Considerações finais

A diversidade beta da vegetação lenhosa da região do Alto Camaquã está sendo explicada majoritariamente pelo modelo de controle ambiental, apesar de também ocorrer limitação de dispersão. Concluimos que a heterogeneidade climática implica em heterogeneidade de habitat, exercendo forte efeito na diversidade.

Quanto ao manejo, entendemos que a pecuária familiar não está impedindo a dinâmica de estabelecimento das plantas lenhosas, mas provavelmente controla de forma parcial seu avanço e não o faz de maneira totalmente uniforme, contribuindo para a diversidade beta da vegetação lenhosa adulta. Desta forma, o manejo, que ocorre de modo conservativo e já existe na região há cerca de 300 anos, atua na manutenção da heterogeneidade das fisionomias vegetais da região.

Terminamos reforçando que a interação homem-ambiente pode acontecer de forma harmônica e o Alto Camaquã é exemplo disso. É de extrema importância estudar mais amplamente este fenômeno, visando reconhecer essas práticas, que são frutos de um desenvolvimento endógeno (Borba & Trindade, 2009), e trazê-las para o debate sobre conservação e uso sustentável de recursos naturais.

Referências Bibliográficas

- Hasenack H, Cordeiro JLP, Costa BSC. Cobertura vegetal atual do Rio Grande do Sul In: Sustentabilidade produtiva no Bioma Pampa. II Simpósio de Forrageiras e Produção Animal--Dall'agnol M, Nabinger C, Sant'ana DM, Santos RJ, eds. (2007) Porto Alegre: Departamento de Forrageiras e Agrometeorologia - UFRGS. 15-22.
- Hijmans RJ, Cameron AC, et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* (2005) 25:1965-1978.
- Hubbell SP. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. (2001) Princeton: Princeton University Press.
- Hutchinson GE. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *The American Naturalist* (1959) 93:145.
- IBGE. Mapa da vegetação do Brasil e Mapa de biomas do Brasil (2004): IBGE.
- Legendre P, et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology* (2009) 90:663-674.
- MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* (1967) 101:377-385.
- Moreno JA. *Clima do Rio Grande do Sul*. (1961) Porto Alegre: Secretaria da Agricultura do Rio Grande do Sul.
- Nimer E. *Clima*. In: *Geografia do Brasil: Região Sul--IBGE*, ed. (1990) Rio de Janeiro: IBGE. 151-187.
- Rambo B. *A fisionomia do Rio Grande do Sul*. (1956) Porto Alegre: Selbach.
- Silvertown J. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* (2004) 19:605-611.
- Teixeira MB, Coura-Neto AB, Pastore U, Rangel Filho ALR. *Vegetação*. In: *Levantamento de recursos naturais (Folha SH.22 Porto Alegre e parte das Folhas SH.21 Uruguaiana e SI.22 Lagoa Mirim--IBGE*, ed. (1986) Rio de Janeiro: IBGE. 541-632.
- Veech JA, Crist TO. Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. *Global Ecology & Biogeography* (2007) 16:650-656.
- Weber EJH, H. . *Base cartográfica digital do Rio Grande do Sul escala 1:250.000* (2006) Porto Alegre.
- Whittaker RH. *Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California*. *Ecological Monographs* (1960) 26:1-80.

Anexo 1. Valores médios dos parâmetros edáficos por sítio amostral.

Site	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
pH	4.91	5.01	5.13	5.14	4.88	5.27	5.25	5.20	5.03	5.37
Índice SMP	5.60	5.60	5.93	5.34	5.50	5.80	5.48	5.82	5.77	5.85
P	7.98	6.52	5.28	3.47	5.05	38.38	3.77	21.23	20.45	8.15
K	160.00	174.00	179.17	145.83	94.50	193.67	141.67	138.83	121.17	197.33
M.O.	4.90	2.85	3.60	3.50	3.67	4.22	4.47	2.95	3.53	4.92
Al troc.	0.47	0.59	0.85	0.88	1.25	0.13	1.05	0.48	1.23	0.13
Ca troc	4.27	3.38	4.48	3.88	6.47	9.87	5.65	5.08	4.93	8.35
Mg troc	2.92	1.48	1.93	1.83	0.97	2.53	3.83	1.65	1.55	2.43
Al+H	5.53	3.65	5.08	3.94	7.97	5.53	8.12	5.62	5.75	5.23
Argila	30.09	24.41	26.67	27.10	17.00	19.50	28.67	15.83	23.33	27.17
Silte	30.81	16.35	30.50	32.68	7.50	27.33	35.83	14.17	22.67	31.67
Areia	75.50	41.17	53.17	35.50	68.17	54.00	42.83	39.10	48.08	40.22