

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

**ESTRUTURA E DINÂMICA DA EXPANSÃO FLORESTAL EM MOSAICO
NATURAL DE FLORESTA-SAVANA NO MORRO SANTANA, PORTO ALEGRE,
RS, BRASIL:
DA ECOLOGIA DE COMUNIDADES DE ESPÉCIES LENHOSAS À ECOLOGIA DE
POPULAÇÃO DE PLÂNTULAS DE *Myrcia palustris* DC. (MYRTACEAE)**

Eduardo Dias Forneck

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como um dos pré-requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências – ênfase em Ecologia

Orientadora: Profa. Dra. Maria Luiza Porto

Porto Alegre, abril de 2007

**ESTRUTURA E DINÂMICA DA EXPANSÃO FLORESTAL EM MOSAICO
NATURAL DE FLORESTA-SAVANA NO MORRO SANTANA, PORTO ALEGRE,
RS, BRASIL:
DA ECOLOGIA DE COMUNIDADES DE ESPÉCIES LENHOSAS À ECOLOGIA DE
POPULAÇÃO DE PLÂNTULAS DE *Myrcia palustris* DC. (MYRTACEAE)**

por

Eduardo Dias Forneck
(Biólogo, Mestre em Ecologia)

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade
Federal do Rio Grande do Sul como um dos pré-requisitos para obtenção do
título de Doutor em Ciências – ênfase em Ecologia

Banca Examinadora:
Prof. Dra. Gislene Ganade – (UNISINOS)
Prof. Dr. João André Jarenkow – (UFRGS)
Prof. Dr. Valério De Patta Pillar – (UFRGS)

Data da defesa pública: 30 de abril de 2007

AGRADECIMENTOS

Os quatro (ou cinco) últimos anos da minha jornada acadêmica foram os mais intensos da minha vida, tanto no sentido do aprendizado, quanto no sentido das dificuldades. Aqueles que contribuíram de maneira significativa para esta jornada ser mais interessante, mais frutífera, menos solitária e menos penosa, serão citados abaixo. Para aqueles que por ventura também fazem parte deste grupo, mas não foram citados, meus sincero agradecimento e meu pedido de desculpa.

À minha orientadora, Maria Luiza Porto, que me ensinou a questionar, rever, analisar e entender os princípios básicos de uma investigação científica e suas conseqüências. Também agradeço pela atenção, carinho, paciência e compreensão a mim destinados. Não poderia deixar de agradecer-lá, em especial, pela oportunidade de participar do projeto de cooperação entre Brasil (UFRGS) e Alemanha (TUM), envolvendo estudantes e professores de ambas as universidades que me permitiu ir à Alemanha, qualificando inestimavelmente este tese.

Ao Prof. Jörg Pfadenhauer, pelas idéias que frutificaram nesta tese e pelo acolhimento caloroso na Alemanha, fundamental para o meu desempenho enquanto cientista.

Às colegas e amigas Sandra C. Müller e Cristiane Jurinitz, pelo apoio e ajuda incondicionais durante todo o doutorado. Sem as suas presenças acolhedoras, não seria possível esta tese. Obrigado por nunca deixarem de acreditar no meu potencial.

Aos amigos e colegas Rogério Both, Guilherme Gollin, Omara Lange, Marisa Azzolin, Alessandra Fidelis, Ana Paula, Ricardo Hentschel, César Rodenbusch e Juliane Bortolotti, por toda ajuda de campo, discussões científicas e filosóficas que participaram da minha formação acadêmica e pessoal.

Aos colegas, professores e funcionários do PPG Ecologia que de maneira direta e indireta me auxiliaram a finalizar esta etapa da minha jornada. Um agradecimento especial ao amigo e professor Andreas Kindell por suas contribuições teóricas e metodológicas nesta tese e para amiga Silvana Barzotto da secretaria do Departamento de Ecologia que sempre foi cordial e solicita comigo.

Ao professor Elenar Cassol da Faculdade de Agronomia, por ceder os equipamentos e o laboratório para análise do solo.

À professora Sídia M. Callegari-Jacques pelo auxílio na análise estatística.

A todos os colegas alemães que auxiliaram na execução desta tese, em especial ao Gerhard, Wolfram e Andrea pelo auxílio nos trabalhos de campo, bem como pela recepção na Alemanha. E todos os outros: Anette, Tina, Sebastian, Júlia e Björn meu mito obrigado pelo prazeroso período do convênio.

Aos seguranças da cavalaria da UFRGS, em especial ao Áureo (chefe dos seguranças), que acompanharam as saídas de campo.

Aos professores do PPGBotânica, João A. Jarenkow, Marcos Sobral, Paulo Brack e Jorge Waechter, pelo auxílio na identificação das espécies.

À banca examinadora do exame de qualificação desta tese, professores Jorge Waechter, João André Jarenkow e Valério de Pata Pillar, pelas contribuições iluminadoras. Também agradeço à banca examinadora da defesa de tese, professores Gislene Ganade, João André Jarenkow e Valério de Pata Pillar pelo pronto aceite (de última hora) em participar e pelas sugestões e críticas que virão da defesa.

À CAPES, pela bolsa concedida durante o doutorado e pelo financiamento do projeto.

À minha querida família, Nídia, Gisele, Cristiane, Leonardo, Mariana, Alessandro (Cunha) e Paulo pelo amor, carinho, atenção e paciência a mim destinados. Também não poderia deixar de agradecer aos meu irmãos de vida Daniela, Ane Cláudia, Ivan, Denise, Cristina, Tiago, Andrilson, Marco Aurélio, Katarina por todos os motivos imagináveis.

Em especial, agradeço ao Rodrigo, meu grande parceiro para todos os momentos alegres e tristes da minha, pelo seu amor, carinho, paciência e compreensão.

Por fim, ao povo brasileiro que sustenta e apóia a universidade pública gratuita e de alta qualidade.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	07
LISTA DE TABELAS.....	09
LISTA ANEXOS.....	10
RESUMO.....	11
ABSTRACT.....	13
ORGANIZAÇÃO GERAL DA TESE.....	15
INTRODUÇÃO GERAL.....	16
Por que savana, e não campo ou estepe no morro Santana? Uma breve discussão ecológica.....	16
Comunidades e populações de plantas lenhosas em mosaicos: a influência na dinâmica da vegetação no morro Santana.....	19
Por que <i>Myrcia palustris</i> ?.....	20
Objetivos gerais.....	20
Objetivos específicos.....	21
 CAPÍTULO I: Padrões florísticos e espaciais de ilhas de nucleação florestal em ecótono natural de floresta-savana no sul do Brasil.....	22
Resumo.....	23
Introdução.....	24
Área de Estudo.....	27
Método.....	29
Amostragem da vegetação.....	29
Análise da vegetação.....	30
Análise espacial.....	31
Resultados.....	31
Discussão.....	37
Agradecimentos.....	41
Referências Bibliográficas.....	41
 CAPÍTULO II: Sobrevivência de plântulas de <i>Myrcia palustris</i> DC. (Myrtaceae) sobre a influência de uma seca severa em diferentes habitats de um ecótono natural de floresta-savana no sul do Brasil.....	46
Resumo.....	47
Introdução.....	48
Material e Métodos.....	51

Área de estudo.....	51
Delineamento experimental.....	53
Coleta de dados.....	55
Análise dos dados.....	56
Resultados e Discussão.....	57
Mortalidade média mensal e precipitação.....	57
Análise de sobrevivência.....	59
Causas de morte em plântulas.....	62
Conclusões.....	64
Agradecimentos.....	65
Referências.....	65
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	74
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS (Introdução geral).....	77
ANEXOS.....	83

LISTA DE FIGURAS

(CAPÍTULO I)

- FIGURA 1. Localização do município de Porto Alegre em relação à América do Sul, ao Brasil e ao do Rio Grande do Sul.....28
- FIGURA 2. Fotografia aérea de 1991 em escala original 1:8000 mostrando a localização das ilhas de nucleação florestal (*sn*, *tn* e *nn*) e as bordas de florestas amostradas em cada ambiente geomorfológico (esquerda). Os círculos retângulos representam apenas a localização das unidades amostrais. Modelo tridimensional do morro Santana produzido no *software* IDRISI com as setas indicando os três ambientes geomorfológicos avaliados (direita).....30
- FIGURA 3. Diagrama de dispersão dos dois primeiros eixos (36,8% da explicação) obtidos na análise de coordenadas principais (PCoA). Oa letras s (sul), t (topo) e n (norte) indicam a localização das unidades amostrais (UAs) segundo o ambiente geomorfológico e a letra b as UAs da borda. O formato das letras de cada unidade amostral (32 UAs) indica o grupo formado na análise de agrupamento (soma dos quadrados - variância mínima): g1 (itálico), g2 (negrito) e g3 (sublinhado). A medida de semelhança utilizada foi a distância de corda entre as unidades amostrais calculada a partir da abundância das espécies centralizada e normalizada dentro das unidades amostrais.....35
- FIGURA 4. Relações entre o logaritmo da riqueza de espécies e o logaritmo da área de cobertura das trinta e duas unidades amostrais (a) e sua significância; entre o índice de diversidade de Shannon-Wiener e o logaritmo da área de cobertura das trinta e duas unidades amostrais e sua significância (b) e entre o logaritmo da riqueza de espécies e o logaritmo do número de indivíduos nos três grupos (g1, g2, g3) e suas significâncias (c).....36-37

(CAPÍTULO II)

- FIGURA 1. Fotografia aérea de 1991 em escala original 1:8000 mostrando a localização do experimento nos três habitats: bordas de mata (B), ilhas de nucleação (I) e matriz herbácea (H) avaliadas em cada ambiente geomorfológico (norte, topo e sul). À esquerda, no canto superior, o modelo tridimensional do morro Santana produzido no *software* IDRISI com as setas indicando os três ambientes geomorfológicos avaliados (direita).....54
- FIGURA 2. Desenho esquemático representando as diferentes formas das plântulas (parte aérea e raízes) e suas bandeiras de identificação (Xn) com apenas um par de folhas cotiledonares, conforme sua condição de sobrevivência: (1) viva, (2) herbivoria por invertebrado, (3) herbivoria por vertebrado, (4) seca/doença, (5 e 6) ação física humana e desaparecida, (*) cicatriz com tecido morto. Em cinza os tecidos vivos e em preto os tecidos mortos.....55
- FIGURA 3. Mortalidade acumulada ao final do experimento nos três ambientes geomorfológicos e nos dois controles. (N) norte, (T) topo, (S) sul, (CI) controle-interno e (CE) controle-externo.....58
- FIGURA 4. Taxa de mortalidade média mensal (m_m) para todos os ambientes geomorfológicos juntos ao longo dos meses do experimento. (a) é o período de maior mortalidade e (b) o período de menor mortalidade.....58

FIGURA 5. Precipitação total mensal para toda área de estudo. (a) período de menor precipitação e (b) período de maior precipitação.....59

FIGURA 6. Curva de sobrevivência acumulada no período do experimento em cada ambiente. A curva do controle (am azul) difere ($p < 0,01$) das curva do topo (um violeta), do sul (em amarelo) e do norte (em verde), assim como a do topo difere das curvas do norte e do sul ($p < 0,01$) mas a curva do sul não difere do norte ($p = 0,263$). Os sinais de “+” indicam os indivíduos censurados ao final do experimento, pois estavam vivos.....60

FIGURA 7. Curva de sobrevivência acumulada no período do experimento em cada hábitat. As curvas das bordas de mata, ilhas de nucleação e matriz herbácea mostram diferenças significativas entre si ($p < 0,01$).....61

LISTA DE TABELAS

(CAPÍTULO I)

TABELA 1. Lista das espécies registras nas ilhas de nucleação florestal e nas bordas com o número de indivíduos registrado nestes dois habitats e suas síndromes de dispersão.....	32
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

(CAPÍTULO II)

TABELA 1. Taxas de mortalidade totais acumuladas (<i>M</i>) por habitat, suas significâncias ($p < 0,01$) e seus resíduos ajustados no através distribuição χ^2 e % de contribuição de cada habitat na causa de morte em cada catergoria.....	63
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

LISTA DE ANEXOS

- ANEXO 1. Fotos ilustrativas do mosaico natural de floresta-savana no topo (1), na encosta sul (2) e na encosta norte (3) do morro Santana, Porto Alegre, RS, Brasil.....84
- ANEXO 2. Fotos ilustrativas das ilhas de nucleação florestal mais desenvolvidas unidas no g3 pela análise de agrupamento, junto com as bordas de mata, na encosta norte (1), na encosta sul (2) e no topo (3).....84
- ANEXO 3. Fotos ilustrativas das ilhas de nucleação florestal menos desenvolvidas unidas no g1 pela análise de agrupamento, na encosta norte (1), na encosta sul (2) e no topo (3)....84
- ANEXO 4. Tabela dos parâmetros obtidos para todas as ilhas e bordas de mata do presente estudo. (UA) unidade amostral, (A) área em m², (S) riqueza, (ni) abundância, (H') índice de diversidade de Shannon-Wiener, (J) índice de equidade de Pielou, (% zoo) percentual de espécies (sp) e indivíduos (ind) de dispersão zoocórica, (% anemo) percentual de espécies (sp) e indivíduos (ind) de dispersão anemocórica, (% auto) percentual de espécies (sp) e indivíduos (ind) de dispersão autocórica, (Sn) as ilhas da encosta sul, (Tn) as ilhas do topo, (Nn) as ilhas da encosta norte e (Fnx) as bordas de mata.....85
- ANEXO 5. Fotos ilustrativas das plântulas de *Myrcia palustris* transplantadas para os três habitats: (1) matriz herbácea, (2) ilha de nucleação florestal, (3) borda de mata e (4) controle.....86
- ANEXO 6. Tabela com as taxas de mortalidade médias mensais (m_m) para as ilhas de nucleação florestal (I), bordas de mata (B) e matrizes herbáceas (B), de acordo com a precipitação mensal ao longo dos 15 meses de experimento. Os valores com * significam que não houve mortalidade porque não havia mais sobrevivente.....86

RESUMO

A região dos morros graníticos de Porto Alegre (Estado do Rio Grande do Sul), inserida no sul do Brasil, apresenta uma cobertura vegetal em forma de mosaico natural de florestas e áreas abertas (savanas ou campos). Neste locais, segundo o clima atual, as formações florestais tendem a avançar sobre a matriz herbácea, principalmente de forma agrupada, formando ilhas de nucleação florestal. Este padrão é mantido por forças seletivas como a precipitação, o fogo e a herbivoria (vertebrados e invertebrados), que incidem de maneira mais intensa sobre as fases iniciais das populações de plantas pioneiras da floresta. As forças atuam de maneira distinta nos diversos habitats disponíveis para o estabelecimento de plântulas, criando um arranjo espacial em forma de ilhas.

Esta tese aborda, no primeiro capítulo, os padrões florísticos e espaciais de ilhas de nucleação florestal em ecótono natural de floresta-savana, segundo as diferentes exposições solares (norte, topo e sul) dominantes do morro Santana, comparando-as, floristicamente, com as bordas de mata. No segundo capítulo, é avaliada, experimentalmente, a sobrevivência de plântulas de guamirim (*Myrcia palustris* DC.; Myrtaceae) sob a influência de uma seca severa em diferentes habitats (borda de mata, ilhas de nucleação florestal e matriz herbácea) presentes em três exposições solares (norte, topo e sul).

Em ambos os casos, os estudos foram conduzidos no morro Santana (30°03' S, 51°07' W), cuja altitude máxima é de 311m acima do nível do mar. Para avaliar os padrões florísticos e espaciais, foram selecionadas vinte oito ilhas de nucleação florestal das várias área de cobertura (entre 5,5 a 904m²) em um mosaico natural de floresta-campo e quatro parcelas na borda da mata de dois tamanhos distintos (121,5 e 243m²). As espécies vegetais foram identificadas, classificadas em síndromes de dispersão e a abundância de indivíduos foi registrada. Os padrões florísticos foram observados através de análise multivariada. As relações entre a área de cobertura e diversidade/riqueza e entre o número de indivíduos e a riqueza foram analisadas por regressão linear. Para avaliar a sobrevivência de *M. palustris*, foram analisadas as taxas de sobrevivência e de mortalidade, bem como as causas desta mortalidade para esta espécie arbórea florestal generalista. As sobrevivências e causas de morte foram avaliadas mensalmente, durante os primeiros meses de vida desta espécie, em um período de seca severa em três habitats e dois controles: borda de mata (B), ilhas de nucleação florestal (I) e matriz herbácea (H), além dos controle-interno (CI) e controle-externo (CE) repetidas em três ambientes geomorfológicos (norte, topo e sul). Em cada habitat foram transplantadas plântulas isoladas e agrupadas (2-4), com o objetivo de avaliar a mortalidade densidade-dependente.

Foram registrados 4214 indivíduos (2828 nas ilhas de nucleação e 1386 nas bordas de mata) distribuídos em 38 famílias e 111 espécies. A análise de agrupamento formou três grupos: g1, com ilhas de nucleação florestal mais iniciais dos três ambientes geomorfológicos (predomínio das ilhas do topo); g2, também por ilhas dos três ambientes geomorfológicos (predomínio das ilhas do norte); e g3, com as ilhas mais desenvolvidas dos três ambientes geomorfológicos (predomínio das ilhas do sul) unidas às bordas de mata. A dispersão zocócrica é dominante nas ilhas dos três grupos, ao passo que a dispersão autocócrica apresentou um tendência de aumento de g1 para g3 e a dispersão anemocócrica, o inverso. Nas mais desenvolvidas, houve maior riqueza e abundância de espécies lenhosas florestais tardias do que em ilhas mais iniciais. Os testes de aleatorização entre os três grupos revelaram que as áreas de cobertura de g3 (344,5m²) e g2 (156m²) são significativamente maiores que g1 (40,9m²) (p = 0,001), o que não ocorreu entre g3 e g2 (p = 0,063). Os valores de diversidade foram diferentes (p = 0,001) entre g1 (1,56) e g2 (2,16) ou g3 (2,97) e, levemente diferentes (p = 0,04) entre g2 e g3. Retirando as bordas de mata, as ilhas das três diferentes exposições solares diferiram (p = 0,02) em relação à riqueza e a abundância do norte e do topo, do norte e do sul, mas não entre o sul e o topo (p = 0,06). A análise de congruência obteve valor máximo (0,72) unindo riqueza e abundância; se acrescidos a eles a área de cobertura, a diversidade e a densidade das ilhas, este valor ainda permanece alto (0,7). A área de cobertura foi o único parâmetro especial que se mostrou correlacionado com riqueza (R² = 0,676; p < 0,001) e com a

diversidade ($R^2 = 0,49$; $p < 0,001$). Quanto maior o número de indivíduos, maior a riqueza em g1 ($R^2_{g1} = 0,63$; $p = 0,002$), em g2 ($R^2_{g2} = 0,66$; $p = 0,004$), mas não em e g3 ($R^2_{g3} = 0,6$; $p = 0,07$). A falta de significância na correlação em g3 é resultado do baixo número de unidades amostrais neste grupo (6). com a Os resultados com *M. palustris* revelam que as taxas de sobrevivências médias mensais aumentaram inversamente com a quantidade de precipitação mensal para todos os ambientes ($R^2 = 0,46$; $p = 0,006$). A curva de sobrevivência decaiu mais abruptamente no topo do que nos demais ambientes geomorfológicos ($p < 0,01$), sem diferenças entre norte e sul ($p = 0,263$). Esta mesma curva foi diferente entre todos os habitats ($p < 0,01$), resultando numa maior chance de sobrevivência em B, seguida por I e nula em H. As forças seletivas que causam a morte das plântulas são distintas entre os habitats ($p < 0,01$): a herbivoria por invertebrado é maior em H; por vertebrado, é maior em I e H; a seca/doença é maior em B; e o fogo, maior em I.

A partir destes resultados, são apresentadas as seguintes conclusões:

Os padrões florísticos e espaciais do avanço florestal em ilhas de nucleação refletem os processos de sucessão de um estágio mais inicial e simples para um estágio mais “tardio” e complexo, similar a uma borda de mata. Este processo é limitado pela distribuição de micro-habitats adequados ao estabelecimento das espécies lenhosas florestais de dispersão zoocórica. A sucessão nas ilhas é retroalimentada positivamente, sendo que a chegada e o estabelecimento de novos indivíduos de espécies florestais atrai mais dispersores de sementes, acelerando a sucessão. A composição florística é dependente, também, da localização da ilha em relação às diferentes exposições solares.

Para a sobrevivência de plântulas de *M. palustris*, a precipitação mensal é o parâmetro determinante primário. A distribuição dos habitats afeta a dinâmica do avanço florestal na medida em que varia, entre eles, a taxa de sobrevivência de plântulas. Mesmo em anos de seca severa, ocorre o avanço da floresta em habitats mais sombreados presentes no mosaico.

Por fim, pode-se concluir que o avanço da floresta sobre a matriz herbácea é um fenômeno vinculado à natureza florística das matas adjacentes. Na matriz da paisagem, há diversos habitats potencialmente disponíveis que modificam as chances de sobrevivência de plântulas e, portanto, contribuem, de formas diferentes, para a dinâmica da vegetação de comunidades de populações de espécies lenhosas. Entre os habitats, a matriz herbácea é o habitat mais inóspito para plântulas destas espécies e a borda da mata, o mais adequado. As ilhas apresentam uma condição intermediária entre os dois primeiros habitats, sendo as mais desenvolvidas bastante semelhantes às bordas. Os mecanismos que retardam esta dinâmica são, em ordem de importância, a disponibilidade de água (em todos os habitats), o herbivoria por vertebrado (nas ilhas e matriz herbácea), o fogo (na matriz herbácea) e, por último, a herbivoria por invertebrado (na matriz herbácea).

Palavras-chave

Sucessão; mosaico floresta-savana; floresta; nucleação; espécies lenhosas; sobrevivência de plântulas; *Myrcia palustris*; mosaico floresta-savana; habitats.

ABSTRACT

The region of granitic hills of Porto Alegre (State of Rio Grande do Sul) in southern Brazilian's region is constituted by a mosaic of forest and open areas (savannas or grassland). In these sites, according to the actual climate, the conditions are suitable for forest, which should mean that this vegetation type is in expansion, invading the surrounding herbaceous matrix. This expansion shows, mainly, an aggregation pattern by woody thickets of forest nucleation. The maintenance of the pattern is made by selective forces like precipitation, fire and herbivory (vertebrate and invertebrate) which are stronger in a juvenile phases of tree populations. The selective forces act differently within all habitats available for seedling establishment, creating a spatial arrangement of woody island.

On the first chapter of this study, we analysed the floristic and spatial patterns of thickets island of forest expansion in a natural ecotone of forest-savanna, according to the slope (north, top and south) on Santana hill. It compares the floristic and spatial patterns of thickets and forest edges in this three slopes. On the second chapter, we evaluated monthly, the seedling survivorship of guamirim (*Myrcia palustris* DC.; Myrtaceae) under the influence of a serious drought (2004/2005) within different habitats (forest edge, thickets and herbaceous matrix) of three slopes (north, top and south), during 15 months, by an experimental approach.

In both cases, the study was carried out in Santana hill (30°03' S, 51°07' W), with maximum altitude 311m above sea level. In order to evaluate the floristic and spatial patterns, we selected 28 thickets of many cover areas (between 5,5 to 904m²) and four forest edges of two sizes (121,5 e 243m²). All woody individuals (h ≥ 1m) were registered. The species, their abundance and dispersal modes were registered too. The floristic patterns were analysed by multivariate analyses. The relationship between cover area and diversity/richness or abundance and richness were analysed by linear regression. For survivorship of *M. palustris* seedlings, we analysed the survival/mortality rates and the mortality causes for this generalist tree. The survival and mortality causes were tested within three habitats and two controls: forest edge (B), thickets (I), herbaceous matrix (H), inner-control (CI) and external-control (CE). The habitats were placed in three different slopes (north, top and south). In all traits, we transplanted isolated and group seedlings (1-4), to investigate the density-dependent mortality.

We registered 4214 individuals (2828 in the thickets and 1386 in edge) amongst 38 botanical families and 111 species. The cluster analyses showed three groups: g1 with initial thickets of three slopes (predominance of top thickets), g2 also with thickets of three slopes (predominance of north thickets) and g3 with more development thickets of three slopes (predominance of south thickets) together with four forest edges. The dispersal by animals was dominant in all three groups. The autochoric dispersal showed an increase trend from g1 to g3, while anemochoric dispersal was in opposite way. The randomization tests indicate that g3 cover area (344,4m²) and g2 (156m²) are bigger (p = 0,001) than g1 (40,9m²) and g3 and g2 are not different (p = 0,063). The diversity (H') was almost the same, with g3 (2,97) or g2 (2,16) higher (p = 0,001) than g1 (1,56), but g3 and g2 are slightly different (p = 0,04). Without the forest edges samples, the thickets had different richness and abundance (p = 0,02) from the north to the top or to the south, but no differences (p = 0,06) from the south to the top. The congruence analyses had maximum value (0,72) joining richness and abundance, however with more area cover, diversity and density together, the value keeps high (0,7). Just one single parameter, cover area, could explain the increase of richness (R² = 0,676; p < 0,001) and diversity (R² = 0,49; p < 0,001). With increase number of individuals, increase the richness in g1 (R²_{g1} = 0,63; p = 0,002), in g2 (R²_{g2} = 0,66; p = 0,004), but not in g3 (R²_{g3} = 0,6; p = 0,07). The lack of significance in g3 is related to the few sample units of this group (6). The results with *M. palustris* seedlings showed an inverse relation (R² = 0,46; p = 0,006) between the mean mensal mortality (m_m) and the mensal precipitation for all habitats in all slopes. The survivorship curve decreased more abruptly in the top than north or south (p < 0,01), but not from the south to north (p = 0,263). This curve were also different (p <

0,01) amongst all habitats, which makes the chance of survival be higher in B than I and none in H. The selective forces that cause seedlings death are distinct amongst the habitats ($p < 0,01$): by invertebrate herbivory higher in H, by vertebrate herbivory higher in I and, drought/disease higher in B and by fire higher in H.

Based on this results, we found this conclusions:

The floristic and spatial patterns of forest expansion by woody thickets reflect the successional process that ranges from an initial and simple stage (more pioneer) to an latter and complex stage (less pioneer) similar with the forest edge. This process is limited by micro-habitats distribution which are suitable for forest tree seedlings with dispersal by animals. The successional process within the thickets have a positive feedback, where the arrival and establishment of new individuals from forest species attract more seed dispersors, accelerating the process. The floristic composition depends also from the thicket slope location.

For the survivorship of *M. palustris* seedling, the mensal precipitation was main determinant parameter. The habitat distribution affects the forest expansion dynamics due the different survival rates amongst them. Even with a serious drought, there is forest expansion in the mosaic within more shade habitats.

We concluded that the forest expansion over the herbaceous matrix is a phenomena dependent from the surrounding forest edges. Within the mosaic landscape, there are several potential habitats available which modified the chances of seedling survival and, therefore, had distinct contributions to communities and population dynamics of woody species. Amongst habitats, the herbaceous matrix is the less suitable for seedlings of this specie, while the forest edge is the most one. The thickets has the intermediate conditions, where the most development are very similar to the edges. The mechanisms which delay this dynamic, on the decreased importance order, is the water availability (all habitats), the vertebrate herbivore (thickets and herbaceous matrix), the fire (herbaceous matrix) and the invertebrate herbivory (herbaceous matrix).

Key words

Succession; forest-savanna mosaic; forest; thickets; woody species; seedling survival; *Myrcia palustris*; habitats.

ORGANIZAÇÃO GERAL DA TESE

Esta tese foi organizada sob a forma de dois capítulos, além da introdução geral contendo objetivos gerais e das considerações finais. Os capítulos foram organizados sob a forma de artigos científicos, para viabilizar a submissão destes à revistas internacionais especializadas na área. Em cada capítulo, além do título, são indicados os demais autores do trabalho e a revista para onde se pretende submeter o artigo. A formatação geral dos capítulos segue as orientações de cada revista, exceto pela forma de apresentação das figuras e tabelas, as quais foram inseridas no texto, e o espaçamento entrelinhas dos títulos de figuras e tabelas e das referências bibliográficas.

INTRODUÇÃO GERAL

Por que savana, e não campo ou estepe, no morro Santana? Uma breve discussão ecológica

Segundo Bourlière & Hadley (1970), savanas são uma formação tropical com um estrato de gramíneas contínuo, ocasionalmente interrompido por árvores e arbustos, onde o fogo é freqüente e os padrões de crescimento estão intimamente associados com a alternância de estações úmidas e secas. Fisionomicamente, as savanas são biomas caracterizados por formações vegetais que apresentam uma co-dominância entre espécies herbáceas e lenhosas (Higgins, *et al.*, 2000). A co-dominância destes dois componentes florísticos distintos está relacionada a padrões climáticos, geológicos, geomorfológicos, edáficos, biológicos e antrópicos, tanto do passado quanto do presente, que acabam por determinar a dinâmica entre herbáceas e lenhosas (Noy-Meir, 1982; Walker & Noy-Meier, 1982; Cole, 1982; Tinley, 1982; Bell, 1982; Cumming, 1982; Trollope, 1982; Nix, 1983; Boutton *et al.*, 1998; Higgins, *et al.*, 2000). Apesar desta intensa dinâmica, existem mecanismos ecológicos, mais evidentes nas áreas de contato deste bioma com florestas, que mantêm a co-existência entre árvores e gramíneas (Hopkins, 1983; Scholes & Archer, 1997; Jeltsch *et al.*, 2000). Este complexo bioma induz à formulação de diversas definições para savana, como no caso de Cole (1982), que afirma que este bioma inclui muitas formações como parques e *woodlands*, e até mesmo campos com ou sem árvores baixas e arbustos.

Contudo, é possível identificar alguns padrões recorrentes nas savanas. Estas formações encontram-se distribuídas, preferencialmente, ao longo dos trópicos, como a maioria das savanas africanas, asiáticas e sul-americanas, e com menor expressão nos sub-trópicos, como as savanas australianas, norte-americanas e algumas sul-americanas. Além disto, localizam-se em regiões continentais com pluviosidades médias anuais entre 1000 e 15000mm e temperatura média anual do mês mais frio igual ou superior a 18°C (Montgomery, R.F., & Askew, J.P. 1983; Nix, 1983). No entanto, este clima também é favorável às formações florestais. Tal configuração climática faz com que, em muito lugares, exista um contato íntimo entre estas duas formações vegetais (Blasco, 1983; Puyravaud *et al.*, 2003). A co-existência destas duas formações é mantida, principalmente, pelo clima, pelo fogo e pelos solos (Coutinho, 1982; Bond *et al.*, 2003).

Recentemente, as mudanças climáticas vêm ocasionando um aumento da temperatura média anual e da pluviosidade como tendências globais (Watson *et al.*, 1997). Este fenômeno provoca o aumento das chances de espécies lenhosas se estabelecerem nas savanas ao redor do mundo, sejam tais espécies típicas de ambientes abertos ou florestais. Este processo parece manifestar-se, preferencialmente, sob a forma de agrupamentos (ilhas) de espécies lenhosas florestais inseridas na

matriz herbácea (Blasco, 1983; Archer, 1990; Archer, 1995; Thiery *et al.*, 1995; Porembsky *et al.*, 1996; Roques *et al.*, 2001; Silva *et al.*, 2001; Forneck *et al.*, 2003).

Na América do Sul, algumas formações vegetais são identificadas como savanas neotropicais: o Cerrado, a Caatinga, o Chaco, os *Ilanos* da Colômbia e Venezuela e as Savanas Amazônicas (Cabrera & Willink, 1980; Sarmiento, 1983; Furley, 1999). Segundo Eiten (1982), podem ainda ser incluídos na categoria “savana” os Pampas e os Campos de Cima da Serra, devido à presença rara ou freqüente de arbustos e pequenas árvores. Entre todas estas, o Chaco é a única formação estranha ao Brasil, ainda que Frizzo (2004) tenha identificado a flora de Serra do Sudeste como sendo aparentada, fitogeograficamente, com esta formação.

No Brasil, a formação de savana mais estudada, quanto a todos os processos e padrões que definem as várias fitofisionomias, é o Cerrado (Oliveira & Marquis, 2002). Esta formação é constituída tanto por formações predominantemente herbáceas, quanto por formações predominantemente lenhosas (Oliveira-Filho & Ratter, 2002; Filgueiras, 2002).

A denominação “campos” (equivalente ao inglês *grassland* e *prairie*) é utilizada para descrever comunidades vegetais com dominância de gramíneas e/ou herbáceas, cujo componente lenhoso não é determinante na dinâmica do sistema (Rabinowitz & Rapp, 1980; Austin *et al.*, 1981; Freeman & Hulbert, 1985; Poiani & Johnson, 1993). Os campos podem ser definidos como comunidades vegetais que destacam-se pela presença de gramíneas que constituem uma cobertura quase sempre contínua com raros arbustos (Porto, 1990; Romariz, 1996). O que determina a presença desta formação é a profundidade do lençol d’água, condições topográficas, edáficas, antrópicas (como o fogo e o pastejo), muito mais do que as condições climáticas (Boldrini & Miotto, 1987; Porto, 1990; Marchiori, 1990; Boldrini & Eggers, 1996). Todavia, a distinção entre campos e savanas, ou até mesmo entre campos e estepes ou campos e pradarias, não é clara – ainda que seja possível reconhecer a estepe como uma formação herbácea típica de zonas temperadas com baixa disponibilidade de água (Marchiori, 1990). Na América do Sul, são considerados campos os Pampas que se estendem da Argentina até o Uruguai e o sul do Brasil e as estepes da Patagônia (Cabrera & Willink, 1980).

Além disso, em muitas publicações, a formação de campo (*grassland*) é descrita como uma face da savana, a saber, aquela dominada por espécies de gramíneas ou de outras plantas herbáceas. Nestes locais, o aquecimento global também vem provocando o avanço gradual de espécies lenhosas, de modo semelhante ao anteriormente descrito em relação às savanas. A diferença é que estes campos inseridos na savana têm sido invadidos por espécies lenhosas de áreas abertas, e não por espécies florestais (Archer, *et al.*, 1988; Hubbard & McPherson, 1999; Jurena & Archer, 2003; Cabral, 2003).

O enquadramento das formações herbáceas do sul do Brasil é uma tarefa bastante complicada e vem causando diversas discussões entre botânicos e ecólogos, como a ocorrida no 57º Congresso Nacional de Botânica no em 2007 (Gramado, RS, Brasil). Tal discussão justifica-se tanto pela complexidade destas formações, quanto pela escassez de estudos sobre dinâmica de comunidades e de populações das espécies envolvidas neste cenário. Contudo, alguns estudos mais recentes têm avaliado a influência de certos fatores como o fogo e o pastejo na dinâmica de comunidades vegetais (Boldrini & Eggers, 1996; Overbeck *et al.*, 2006). Estes estudos classificam a vegetação estudada como campos – ainda que, em alguns casos, a presença de espécies lenhosas florestais na matriz herbácea pudesse indicar um ecossistema savânico (Müller, 2005; Forneck *et al.*, 2003). É importante lembrar que Rambo (1994) e Lindman (1906) já alertavam para o fato de que é praticamente impossível encontrar 1 ha de campo sem a presença de arbustos ou árvores no sul do Brasil.

Mais especificamente, a área do morro Santana apresenta uma cobertura vegetal em forma de mosaico entre formações abertas e florestais (Porto, 1998). Assim como em outros morros da região metropolitana, existe um predomínio de formações florestais nas encostas sul e de formações herbáceas nas encostas norte (Mohr, 1995; Brack *et al.*, 1998). Estas formações herbáceas são identificadas como campos por vários autores (Mohr, 1995; Brack *et al.*, 1998, Porto, 1998, Boldrini *et al.*, 1998, Bortolotti, 2005; Overbeck *et al.*, 2006). Em muitas porções destas formações, há o adensamento de espécies lenhosas bastante evidente, tanto das florestas adjacentes, quanto de espécies “campestres” (Brack *et al.*, 1998; Müller, 2005; Forneck *et al.*, inéd.). Este cenário atual é resultado da influência das diferentes épocas geológicas, quando campo/savana e florestas alcançaram os morros de Porto Alegre (Porto, 1998). Esta mistura de floras de diferentes exigências ecológicas cria uma área de tensão ecológica (ecótono) entre as formações pioneiras e savanas (Teixeira *et al.*, 1986) ou Floresta Estacional Semidecidual e transições (Pillar & Quadros, 1997). Mais recentemente, o IBGE (2004) alterou a definição das savanas da região sul, classificando-as como estepes. Tal redefinição abrange as formações herbáceas do morro Santana. Entretanto, esta denominação parece inadequada, pois o clima no morro Santana não é temperado nem apresenta baixa disponibilidade hídrica (Marchiori, 1990).

Há uma certa fragilidade na distinção entre savana ou campo (ou estepe), pois há um gradiente descrito na literatura científica que vai, desde formações herbáceas com presença marcante de árvores e/ou arbustos (mais savânicas), até formações abertas com raros arbustos ou árvores (mais campestres). Com base nos estudos sobre a dinâmica das savanas, bem como nos estudos mais recentes no morro Santana, afigura-se pertinente a escolha do termo “savana” para descrever a área do presente estudo.

Comunidades e populações de plantas lenhosas em mosaicos: a influência na dinâmica da vegetação no morro Santana

Recentemente, vêm sendo realizados estudos, em várias escalas, sobre a dinâmica da vegetação. Em escalas mais amplas, as variações dos padrões da vegetação na paisagem revelam a estrutura e dinâmica das manchas vegetais ou ecótopos (unidades da paisagem) (Zonneveld; 1995). Onde esta paisagem apresenta-se constituída por formações abertas e florestas, há um avanço gradual das comunidades de espécies lenhosas sobre as herbáceas (Oliveira & Pillar, 2004; Behling *et al.*, 2004). Este mesmo padrão de avanço pode ser avaliado em escalas locais (Duarte *et al.*, 2006), onde é possível acessar a composição florística da comunidade.

Como visto anteriormente, a vegetação do morro Santana é formada por comunidades de diferentes origens fitogeográficas (Porto, 1998) que formam um mosaico natural de florestas e savanas. Com intuito de entender a dinâmica deste mosaico, alguns estudos em nível de comunidades fornecem informações ecológicas valiosas, como a influência do fogo ou da estrutura da borda na estabilidade da vegetação (Overbeck *et al.*, 2006; Müller, 2005). Identificar as comunidades de espécies lenhosas protagonistas do avanço florestal, bem como identificar os padrões deste fenômeno, são questões fundamentais para o planejamento de estratégias de conservação da natureza e de seus processos naturais (Forneck *et al.*, 2003). Também é urgente investigar, em nível de população, os processos seletivos que norteiam a dinâmica das espécies lenhosas. Porém, ainda não existem estudos em nível de população que forneçam informações mais detalhadas sobre esta dinâmica no morro Santana.

Em outros locais, estudos sobre a ecologia de populações de espécies lenhosas em mosaicos de vegetação floresta-campo ou floresta-savana mostram que, em última escala, é este o nível de organização ecológica mais adequado para investigar os fenômenos responsáveis pela dinâmica do avanço de espécies lenhosas (Li & Wilson, 1998; Germino *et al.*, 2002; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; Felfili *et al.*, 2005; Bunker & Carson, 2005; Sankey *et al.*, 2006).

Entre as diferentes fases de uma população, as fases iniciais são aquelas que sofrem mortalidade mais intensa – o que justifica conferir a elas um papel de destaque nas investigações sobre a ecologia de populações (Swaine, 1996). Segundo Malanson (1997), os padrões da paisagem (lenhosas vs. herbáceas) são, em parte, determinados pela dinâmica de plântulas, que cria arranjos agrupados de espécies lenhosas em habitats adequados ao seu estabelecimento. Da mesma forma, o sucesso de estabelecimento de plântulas afeta a dinâmica da vegetação na paisagem, principalmente em áreas com evidente gradiente ambiental (Gworek *et al.* 2007). Portanto, plântulas são um importante componente dos ecossistemas, uma vez que a comunidade adulta é resultado da sobrevivência de plântulas nos diferentes habitats (Jings *et al.*, 2006; Smit *et al.*, 2006).

Se estes fenômenos foram registrados em vários mosaicos de vegetação floresta-campo ou floresta-savana, é bastante razoável supor que, no morro Santana, a ecologia de plântulas também é fundamental para a compreensão da dinâmica da vegetação lenhosa. No entanto, sabe-se muito pouco sobre a os padrões e os processos que determinam a forma e a intensidade de avanço destas espécies na matriz herbácea (Forneck *et al.*, 2003; Müller, 2005). E mais: não há nenhuma investigação em nível de populações de espécies lenhosas. Por estes motivos, é bastante difícil criar estratégias de conservação e planos de manejo no morro Santana. Isto é bastante grave, na medida em que tal tarefa é urgente: esta área de 1000ha possui um porção (321ha da UFRGS) destinada à implantação de uma Unidade de Conservação (Refúgio da Vida Silvestre).

Por que *Myrcia palustris*?

O guamirim (*Myrcia palustris* DC.; sinonímia botânica *Gomidesia palustris* (DC.) Kausel) parece ser uma espécie bastante adequada para estudos de populações em locais de mosaico floresta-campo, já que esta espécie de árvore florestal é considerada um espécie pioneira generalista que ocorre em praticamente todas as formações vegetais, tanto florestais, quanto herbáceas, do Rio Grande do Sul (Backes & Irgang; 2002; Sobral, 2003). Esta característica deve ser determinada pela grande plasticidade ecológica ou genética desta espécie.

A presença constante de indivíduos adultos nas várias formações vegetais (Mohr, 1995; Forneck, 2001; Budke *et al.*, 2004; Müller, 2005; Scherer *et al.*, 2005) parece indicar uma alta taxa de sobrevivência desta espécie nas fases mais jovens. É razoável, portanto, supor que esta espécie apresenta uma variedade de habitats adequados ao seu estabelecimento na fase de plântula. Entre estes habitats, deve haver aqueles com condições mais favoráveis e aqueles com condições mais favoráveis, determinadas por forças seletivas diversas.

Objetivos gerais

O objetivo geral do estudo é identificar os parâmetros que determinam os padrões florísticos expansão florestal em forma de ilhas de nucleação florestal e avaliar a qualidade dos habitats disponíveis no mosaico de floresta-savana para a sobrevivência de plântulas de *Myrcia palustris*.

Objetivos específicos

(1) caracterizar a composição florística de ilhas de nucleação florestal posicionadas em diferentes ambientes geomorfológicos;

(2) avaliar as variáveis espaciais da paisagem determinantes desta composição florística

(3) comparar as ilhas de nucleação florestal com as bordas das florestas adjacentes a elas;

(4) avaliar a sobrevivência de *M. palustris* nas bordas de mata, ilhas de nucleação e matrizes herbáceas;

(5) identificar as diferentes forças seletivas que interferem na sobrevivência de plântulas desta espécie em cada hábitat e na área como um todo.

Com base nestes objetivos, são geradas as seguintes hipóteses:

(1) a composição florística das ilhas difere entre os três ambientes geomorfológicos;

(2) a distância da fonte (borda de mata), o grau de isolamento e a área de cobertura determinam a composição florística das ilhas;

(3) as ilhas mais desenvolvidas tendem a ser similares às bordas de mata;

(4) a sobrevivência de *Myrcia palustris* é maior nas bordas de mata do que nas matrizes herbáceas. As ilhas devem apresentar taxas de sobrevivência intermediárias a estes dois hábitats;

(5) os diferentes hábitats devem apresentar forças seletivas de intensidade distintas. Entre estas forças, o fogo, a herbivoria e a seca devem ser as forças seletivas predominantes.

CAPÍTULO I

Padrões florísticos e espaciais de ilhas de nucleação florestal em ecótono natural de floresta-savana no sul do Brasil.*

Desenvolvido em conjunto com:

Sandra Cristina Müller, Maria Luiza Porto e Jörg Pfadenhuer

* Este capítulo encontra-se formatado de acordo com as normas da revista científica *Journal of Biogeography*, para onde será submetido posteriormente.

Padrões florísticos e espaciais de ilhas de nucleação florestal em ecótono natural de floresta-savana no sul do Brasil.

Eduardo Dias Forneck (1), Sandra Cristina Müller (2), Maria Luiza Porto (2) & Jörg Pfadenhauer (3)

(1) Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande Sul, Brasil; (2) Departamento de Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande Sul, Brasil; (3) Vegetation Ecology of Technische Universität München, Freising-Weihenstephan, Germany.

RESUMO

Objetivo

Identificar os padrões florísticos da expansão florestal, protagonizados pela nucleação de espécies lenhosas dispostas em ilhas inseridas na matriz campestre e relacioná-los com os padrões espaciais da paisagem.

Localização

Região dos morros graníticos de Porto Alegre (Estado do Rio Grande do Sul) inseridos no sul do Brasil.

Método

Foram selecionadas vinte oito ilhas de nucleação florestal da várias área de cobertura (entre 5,5 a 904m²) em um mosaico natural de floresta-campo. A área de cada ilha foi amostrada em campo, ou por imagem de satélite de alta resolução. As espécies vegetais foram identificadas, classificadas em síndromes de dispersão e a abundância de indivíduos registrada. Também foram levantadas quatro parcelas na borda da mata de dois tamanhos distintos (121,5 e 243m²). Os padrões florísticos foram observados através de análise multivariada. As relações entre a área de cobertura e diversidade/riqueza e entre o número de indivíduos e a riqueza foram analisadas por regressão linear.

Resultados

Foram registrados 4214 indivíduos (2828 nas ilhas de nucleação e 1386 nas bordas de mata) distribuídos em 38 famílias e 111 espécies. A dispersão zoocórica é dominante, tanto nas ilhas mais iniciais, quanto nas ilhas mais desenvolvidas. Nas mais desenvolvidas, houve maior riqueza e abundância de espécies lenhosas florestais tardias do que em ilhas mais iniciais. Este fato é determinado pelo aumento da riqueza e da diversidade das ilhas conforme o aumento da área de cobertura e o do número de indivíduos. O fogo altera a estrutura das ilhas, retardando o processo de sucessão e seleciona as espécies florestais rebrotadoras.

Principais conclusões

Os padrões florísticos e espaciais do avanço florestal em ilhas de nucleação refletem os processos de sucessão de um estágio mais inicial e simples, para um estágio mais “tardio” e complexo similar a uma borda de mata. Este processo é limitado pela distribuição de micro-habitats adequados ao estabelecimento das espécies lenhosas florestais de dispersão zoocórica. A sucessão nas ilhas é retroalimentada positivamente, onde a chegada e o estabelecimento de novos indivíduos de espécies florestais, atrai mais dispersores de sementes, acelerando a sucessão. A composição florística é dependente também da localização da ilha em relação às diferentes exposições solares.

Palavras-chave

Sucessão, mosaico floresta-savana, floresta, nucleação, espécies lenhosas.

INTRODUÇÃO

O avanço de espécies lenhosas sobre formações herbáceas é um evento ecológico em escala global. Este fenômeno parece ser mais pronunciado em regiões tropicais e subtropicais, especialmente em biomas de Savana. Estudos realizados nas savanas da África (Thiery *et al.*, 1995; Porembsky *et al.*, 1996; Roques *et al.*, 2001), da América do Norte (Archer *et al.*, 1988; Archer, 1990), da América do Sul (Archer, 1995; Silva *et al.*, 2001; Cabral, 2003) e da Ásia (Blasco, 1983; Puyravaud *et al.*, 2003) revelaram um comportamento agrupado de árvores ou arbustos estabelecidos na matriz herbácea. A mesma configuração de avanço ocorre em ambientes bastante similares às savanas, como nos campos subtropicais do Brasil (Forneck *et al.*, 2003; Oliveira & Pillar, 2004; Duarte *et al.*, 2006). Este tipo de estrutura agrupada é descrita como a fase discreta inserida na fase contínua (herbácea) (Scholes & Archer, 1997) da paisagem. Ainda que campos e savanas sejam classificações ecológicas distintas, a presença expressiva de agrupamentos lenhosos e árvores/arbustos isolados nos campos parece constituir um cenário de dinâmica sucessional bastante similar à savana, devido à competição entre espécies lenhosas e herbáceas.

Os mecanismos envolvidos na persistência da co-dominância em longo prazo destes grupos de espécies distintos (árvores-arbustos-ervas) são analisados sob diferentes perspectivas. Estes mecanismos variam entre a precipitação média anual (Jeltsch, 2000, Bond *et al.*, 2003), a variabilidade de micro-habitats (Barras & Kellman, 1998; Oliveira-Filho & Ratter, 2002), o fogo ou pastejo (Cabral, 2003), a dispersão de sementes (Duncan & Duncan, 2000) e relações paleoclimáticas (Behling *et al.*, 2004).

A interferência conjunta destes fatores cria uma complexa rede de fenômenos que influencia o balanço entre espécies lenhosas e herbáceas (Higgins *et al.*, 2000). A co-existência destes dois componentes florísticos funcionalmente distintos pode ser explicada por mecanismos de competição

e exclusão causada pela limitação de água (variedade de nichos), ou por mecanismos demográficos, influenciados pelo fogo, pela herbivoria e pela variação da pluviosidade que interferem nos vários estádios de desenvolvimento de árvores (Sankaran *et al.*, 2004). Ainda que este cenário seja formado pela sobreposição de diferentes fenômenos ecológicos, é possível eleger, dependendo da escala, a maior importância de alguns fatores na determinação dos padrões e processos relacionados à dinâmica entre árvores-arbustos e ervas. Segundo Montgomery & Askew (1983), em escalas globais e continentais, a radiação solar é bastante importante na determinação dos padrões de variação sazonal em ambientes de savana. As formações savânicas recebem irradiações intermediárias quando comparadas com as zonas tropicais úmidas que estão sobre a “sombra” das nuvens formadas pela alta evaporação, e com as zonas semi-áridas que recebem insolação máxima devido à ausência de nuvens. Em escalas regionais, ou mesoescala, parâmetros climáticos como a umidade e temperatura, tanto no presente quanto no passado, assumem importância fundamental na constituição de um cenário mais adequado, ora para formações lenhosas, ora para formações campestres (Behling *et al.*, 2004; Ledru, 2002; Bond *et al.*, 2003). Em geral, quanto maior a pluviosidade média anual, maior o sucesso no estabelecimento de espécies lenhosas (Scholes & Archer, 1997). As savanas tropicais ocorrem entre os valores de pluviosidade média anual de 1000 a 1500mm e com temperatura média anual do mês mais frio igual ou superior a 18°C (Montgomery & Askew; 1983; Nix, 1983). Neste mesma escala, o fogo desempenha função fundamental na manutenção das formações campestres sob climas úmidos (Bond *et al.*, 2003; Silva *et al.*, 2001). Em escalas locais, a heterogeneidade ambiental causada pela modificação na estrutura de micro-habitats (Siemann & Rogers, 2003; Jurena & Archer, 2003), as relações entre a flora e seus dispersores (Guevara & Laborde, 1993; Hubbard & McPherson 1999) e a predominância de espécies tolerantes ao estresse (Higgins *et al.*, 2000), são fatores cruciais na determinação do arranjo espacial entre árvores/arbustos e ervas.

A composição florística das espécies lenhosas responsáveis por esta dinâmica de avanço sobre as formações herbáceas é bastante variável. Em alguns locais, a colonização de espécies lenhosas sobre a matriz herbácea é protagonizada, preferencialmente, por espécies de campo e savana (Archer, 1990; Cabral, 2003). Em outros, é possível encontrar tanto o avanço de espécies campestres, quanto de florestais (Oliveira & Pillar, 2004). Há ainda um terceiro tipo, onde, ocorre a predominância de espécies florestais (Puyravaud *et al.*, 2003). Em relação ao componente lenhoso de savanas, Furley (1999) propõe a divisão das Américas em quatro províncias fitogeográficas, sendo três delas ocorrentes no Brasil. Este contingente florístico, altamente heterogêneo, constitui um importante cenário para estudos que busquem entender a dinâmica da vegetação na paisagem.

Seja qual for a origem fitogeográfica do componente lenhoso, a estabelecimento inicial de uma espécie lenhosa sobre a matriz herbácea desempenha um papel facilitador para outras espécies

lenhosas se estabelecerem (Uhl, 1987; Weiltzin & McPherson, 1999), criando um processo de nucleação (Guevara *et al.*, 1992). Após estabelecido, este núcleo acaba atraindo espécies animais dispersores de sementes que desempenham papel fundamental na dinâmica florestal.

As paisagens nativas do extremo sul do Brasil constituem um importante campo de investigações sobre tais processos. Isto porque são constituídas de formações vegetais florestais e abertas intimamente relacionadas (Lindman 1906; Rambo, 1994). Esta conformação em mosaico pode ser observada tanto em escala regional (Pillar & Quadros, 1997), quanto em escala local (Porto, 1998; Machado, 2004; Müller *et al.*, no prelo; Overbeck *et al.*, 2006; Duarte *et al.*, 2006). Em linhas gerais, há um predomínio de formações campestres na metade sul e um mosaico de florestas e de campos na metade norte (Pillar & Quadros, 1997). Assim como em escala global, a pluviosidade e temperatura são os parâmetros regionais mais importantes na determinação desta configuração, sendo o fogo um agente crucial na perpetuação destes padrões. Localmente, alguns atributos aumentam a heterogeneidade espacial como a presença de matações na superfície (Forneck *et al.*, 2003) favorecendo o estabelecimento de espécies lenhosas florestais. Uma vez estabelecidas, elas alteram o micro-habitat abaixo de suas copas facilitando a chegada de novas espécies do mesmo grupo funcional e atraindo mais dispersores de sementes, criando um circuito de retroalimentação positivo (Li & Wilson, 1998).

A região dos morros de Porto Alegre apresenta uma cobertura vegetal natural em forma de mosaicos: no topo e nas encostas norte e nordeste predominam as savanas, ao passo que nas encostas sul predominam as maiores extensões florestais (Porto *et al.*, 1998). Neste mosaico, encontram-se diversos tipos de formações florestais entremeadas por formações vegetais mais abertas como vassourais, capoeiras, butiazais e campos pedregosos (Brack *et al.*, 1998). Assim como em outras regiões de savana, as formações de butiazais podem ser classificadas como comunidades savânicas, pois aí predominam espécies lenhosas de áreas abertas, além da matriz herbácea dominante. Ainda segundo este mesmo autor, as formações herbáceas de morros e colinas, que ocupam as porções mais altas, ocorrem agrupamentos de espécies lenhosas arbustivo-arbóreas no meio da matriz herbácea - campos pedregosos. Nestes locais, as espécies lenhosas se estabelecem, preferencialmente, em micro-habitats específicos, com a presença de matações graníticos aflorando sobre a superfície. Entre as espécies que participam deste processo, estão componentes lenhosos da flora campestre e da flora florestal, sendo o segundo originário das florestas adjacentes ao campo. O contato entre estas diferentes comunidades vegetais gera um cenário de tensão ecológica (Teixeira *et al.*, 1986), onde os processos de sucessão, seja na retração, seja na expansão de uma comunidade sobre a outra, aparecem de forma bastante evidente. Além disso, assim como nas savanas tropicais, estas formações estão sobre constante ação do fogo

(Overbeck *et al.*, 2006), o que implica numa constante alternância entre as espécies lenhosas e as herbáceas.

As espécies arbóreo-arbustivas originárias da floresta capazes de colonizar a matriz herbácea devem apresentar características ecológicas específicas, como comportamento pioneiro, tolerância ao fogo e/ou capacidade de rebrote (Müller *et al.*, no prelo). Paradoxalmente, nos períodos mais chuvosos de zonas de contato entre savana e floresta, o fogo parece favorecer a expansão florestal através da redução da competição entre os indivíduos juvenis de árvores florestais e a vegetação não florestal (Grau & Veblen, 2000). Esta expansão foi registrada na análise temporal de fotografias aéreas entre as décadas de 60 e 90 no mosaico vegetacional do morro Santana da região de Porto Alegre (Adelmann, inéd.), principalmente junto aos matacões graníticos com a colonização de árvores e arbustos da floresta adjacente.

O estudo aqui apresentado pretende identificar os padrões florísticos resultantes da expansão florestal, protagonizado pela nucleação por espécies lenhosas dispostas em ilhas inseridas na matriz herbácea e relacioná-los com os padrões espaciais da paisagem. Para tal, nossos objetivos são (1) caracterizar a composição florística de ilhas de nucleação florestal posicionadas em diferentes ambientes geomorfológicos, (2) avaliar as variáveis espaciais da paisagem determinantes desta composição florística e (3) comparar as ilhas de nucleação florestal com as bordas das florestas adjacentes a elas.

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na região sul do Brasil, na área do município de Porto Alegre (Fig. 1). A região corresponde aos morros graníticos de Porto Alegre no paralelo 30° S. Estes morros são o limite nordeste da formação granítica da Serra do Sudeste com suaves elevações que variam desde a planície circundante até a elevação máxima de 311m acima do nível do mar. O estudo foi conduzido na Unidade de Conservação (UC) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) que situa-se no morro Santana (30°03' S, 51°07' W), o morro mais elevado entre os morros do município. Este morro tem cerca de 1000 ha, dos quais 321 constituem a UC nas áreas mais conservadas.

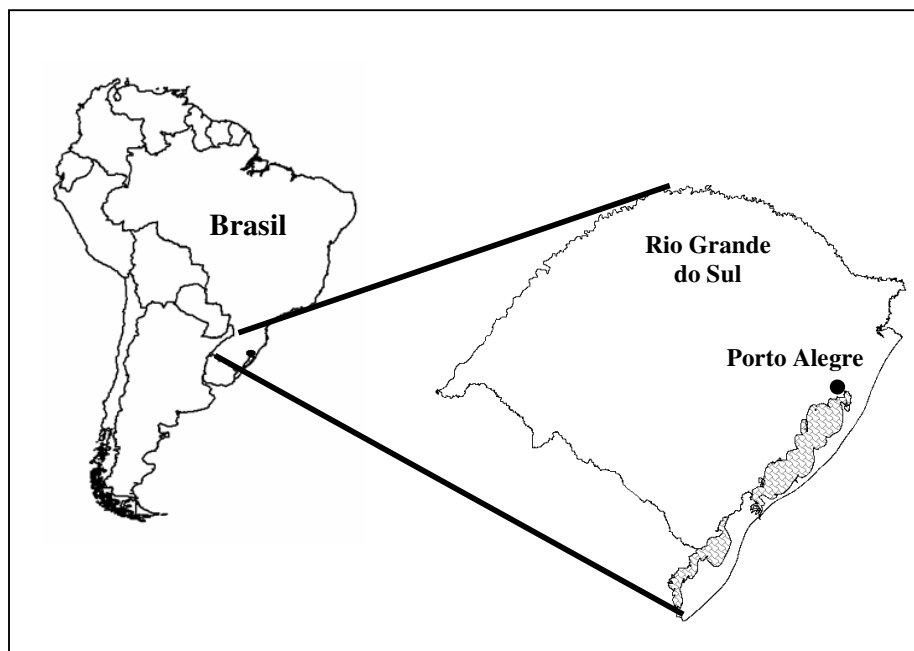


Figura 1 - Localização do município de Porto Alegre em relação à América do Sul, ao Brasil e ao do Rio Grande do Sul.

O clima é, segundo Köppen, do tipo Cfa e tem as seguintes temperaturas médias: mensal mínima de 10°C no mês mais frio (julho) e temperatura média mensal máxima de 24,5°C nos meses mais quentes (janeiro e fevereiro) (Livi, 1998). As chuvas são bem distribuídas ao longo do ano e a precipitação média anual em Porto Alegre é de 1.348mm (Nimer, 1990). O período entre os meses de abril e setembro (com exceção do mês de julho) corresponde ao de maior precipitação (Rocha, 1977). A geomorfologia do morro Santana apresenta suaves ondulações com poucas áreas declivosas acima de 30°. A forma em “cela” deste morro cria três ambientes geomorfológicos distintos: (1) a encosta voltada para o norte, (2) a encosta voltada para sul e (3) o topo. Os solos são, em geral, dos tipos litólico ou litólico associado com podzólico vermelho-amarelo pouco desenvolvidos, resultantes do intemperismo da rocha granítica (Moura & Rueda, 1998). Este tipo de solo raso é mais evidente nas porções superiores do morro, acima das 200m de altitude, onde foi conduzido o estudo.

A cobertura vegetal forma um mosaico natural com formações florestais em contato íntimo com formações abertas (campos/savanas) mais ou menos adensadas com espécies lenhosas campestres e florestais (Porto *et al.*; 1998; Brack *et al.*, 1998). Na encosta sul predominam florestas higrófilas constituídas por dois elementos fitogeográficos distintos: as espécies dominantes originárias da vertente leste Atlântica (*stricto sensu*) como *Pachystroma longifolium* e *Guapira opposita*, e as espécies originárias da vertente oeste das bacias hidrográficas dos rios Paraná-Uruguai como Fabaceae e *Patagonula americana* (Mohr, 1995; Müller *et al.*, no prelo). A

classificação da vegetação florestal desta região ainda não é consensual, já que alguns autores apresentam-na como pertencente à Mata Atlântica (Porto *et al.*; 1998), outros à Floresta Estacional Semidecidual (Pillar & Quadros, 1997). Ainda que a área de estudo esteja na abrangência da Mata Atlântica (*lato sensu*) (Oliveira-Filho & Fontes 2000), as florestas do morro Santana formam um ecótono entre estas duas vertentes. Também ocorrem manchas florestais na encosta noroeste restritas aos corpos d'água (matas ciliares) e no topo do morro. Nestas duas porções, assim como na porção superior da encosta sul, ocorrem junto às matas, savanas nativas constituídas por uma camada herbácea dominante caracterizada por Poaceae e Asterceae (Overbeck *et al.*, 2006). A vegetação herbácea destas savanas é considerada relictual, uma vez que o clima atual favorece as formações florestais (Rambo, 1994; Porto *et al.*, 1998). As espécies herbáceas, são originárias de duas vertentes do continente sul-americano: (1) elementos do Pampa (Poaceae spp. e Asteraceae spp., p. ex.) e (2) elementos chaquenhos (*Butia capitata* e Anacardiaceae spp., p. ex.). É importante acrescentar a estes elementos, as espécies lenhosas da floresta adjacente que também participam da dinâmica da vegetação campestre. Por todos esses motivos, IBGE (2004) inclui a vegetação em mosaico dos morros graníticos de Porto Alegre como uma Área de Tensão Ecológica entre as formações pioneiras e a estepe.

Esta área de tensão ecológica está constantemente submetida a perturbações de origem antrópica, desde o corte seletivo ilegal de árvores da mata, até o fogo nas formações herbáceas. Praticamente todas as manchas de savana estão submetidas à ação do fogo antrópico regular (com intervalos entre 1 a 5 anos), sendo que as manchas localizadas na encosta norte sofrem queimadas mais freqüentes do que aquelas da encosta sul e topo. Em linhas gerais, o fogo acaba selecionando as espécies lenhosas capazes de se estabelecer na matriz herbácea (Müller *et al.*, 2007).

MÉTODO

Amostragem da vegetação

A vegetação lenhosa estabelecida sobre a matriz herbácea foi amostrada em 28 ilhas de diferentes tamanhos e em 12 áreas de borda da mata, nas três porções superiores do morro (acima de 200 m de altitude) da encosta voltada para o norte, da encosta voltada para o sul e do topo. Entre as ilhas, 10 situam-se na encosta norte, 10 no topo e oito na encosta sul (Fig. 2). Foi considerada “ilha”, todo agrupamento vegetal lenhoso com, no mínimo, duas copas em contato. Esta estrutura cria uma fisionomia distinta da matriz herbácea circunvizinha e apresenta um arranjo espacial, mais ou menos circular. Nas amostragens, foram realizados censos dos indivíduos lenhosos maiores que 1m de altura, exceto lianas. Os indivíduos registrados na borda da mata foram obtidos em doze trios de parcelas contíguas de 4,5 x 4,5m, com duas parcelas floresta adentro (40,5m²) mais uma parcela no campo adjacente à borda da mata (20,25m²), perfazendo uma área de 60,75m². Para efeito de

comparação, os quatro trios da encosta sul foram agrupados pela proximidade, assim como os quatro do topo, formando dois grupos de parcelas com área total de 243m² cada. Já os quatro trios da encosta norte foram agrupados dois a dois (121,5m² cada) por estarem relativamente distantes entre si (Figura 2).

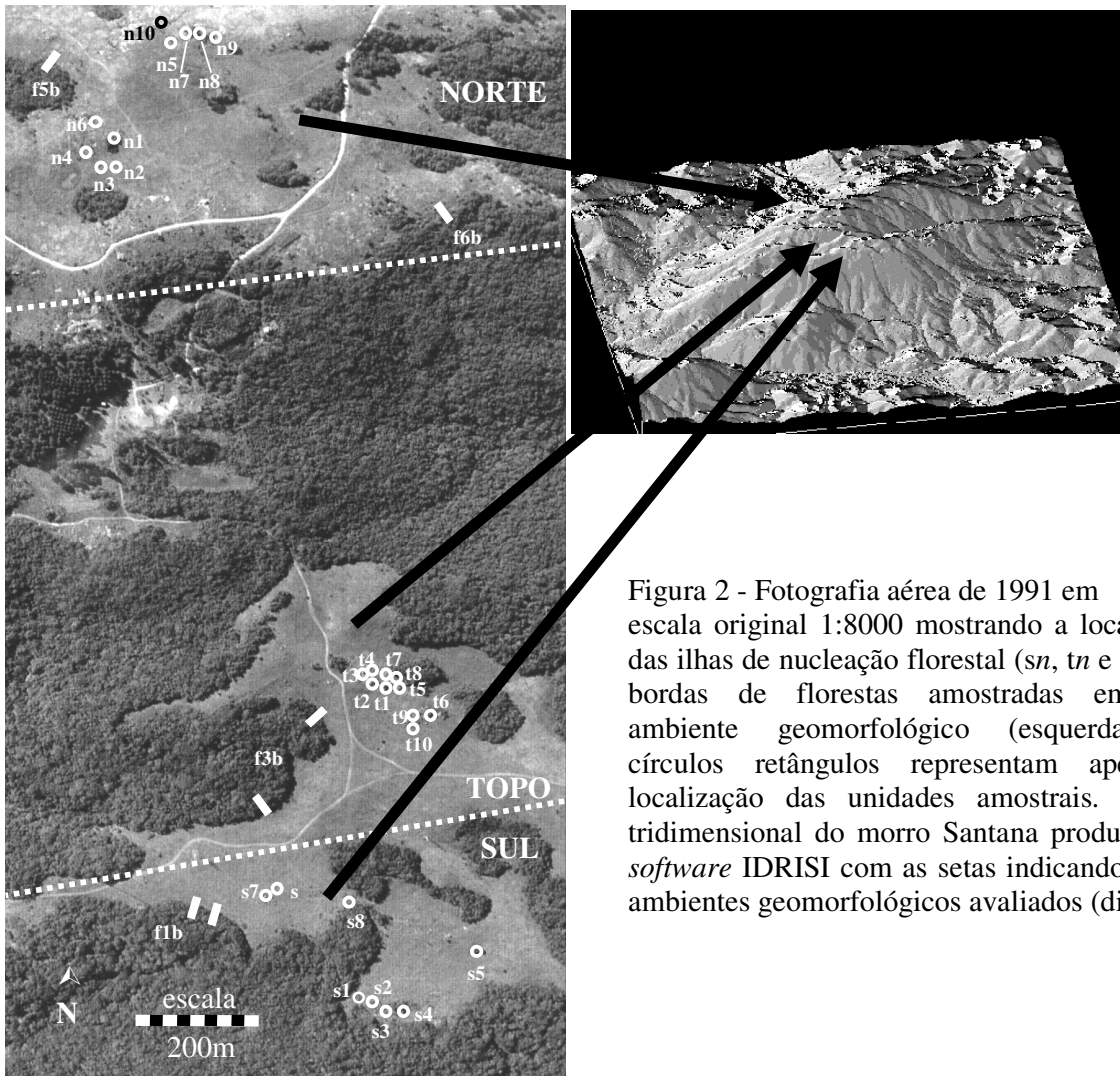


Figura 2 - Fotografia aérea de 1991 em escala original 1:8000 mostrando a localização das ilhas de nucleação florestal (*sn*, *tn* e *nn*) e as bordas de florestas amostradas em cada ambiente geomorfológico (esquerda). Os círculos retângulos representam apenas a localização das unidades amostrais. Modelo tridimensional do morro Santana produzido no *software* IDRISI com as setas indicando os três ambientes geomorfológicos avaliados (direita).

Análise da vegetação

Os padrões florísticos da vegetação amostrada nas ilhas e nas bordas de florestas foram explorados através de análise estatística multivariada (Multiv - Pillar, 2004a). Esta análise foi conduzida com base na abundância das espécies que foram comparadas entre as unidades amostrais (28 ilhas e 4 bordas - 32 unidades amostrais). A abundância das espécies foi centralizada e normalizada. Os dados transformados foram comparados a partir da matriz da semelhança construída pela distância de corda. A análise de agrupamento utilizou a soma dos quadrados como critério e, a ordenação, a análise de coordenadas principais (PCoA). Ainda na ordenação, foram identificadas as espécies mais correlacionadas com dois primeiros eixos. Também foi avaliada, pelo

teste de aleatorização, a diferença entre as ilhas de cada ambiente geomorfológico. Além disso, foi analisada a contribuição de 11 parâmetros (fitossociológicos, florísticos e espaciais) na dispersão das 32 unidades amostrais na ordenação pela análise de congruência (Syncca - Pillar, 2004b). Os parâmetros utilizados foram: riqueza, abundância, área da ilha, densidade na ilha, autocoria (riqueza e abundância), anemocoria (riqueza e abundância), zoocoria (riqueza e abundância) e índice de diversidade Shannon-Wiener, H' (Shannon & Weaver, 1949). A síndrome de dispersão de cada espécie foi determinada a partir das características morfológicas do fruto. Por fim, foram testadas as diferenças entre as médias das áreas das unidades amostrais e dos índices de diversidade de cada grupo formado no teste de agrupamento. Esta rotina foi conduzida através do teste de aleatorização, com 1000 iterações, a partir da matriz de semelhança (distância Euclidiana) entre as unidades amostrais (Pillar & Orlóci, 1996).

Análise espacial

A estrutura espacial das ilhas de nucleação florestal apresenta forma circular mais ou menos regular. A área das ilhas maiores foi calculada a partir da imagem de satélite *Quickbird* 2003, com resolução de 2m, digitalizada no *software* Cartalinx. Em relação às ilhas menores, foi possível calcular suas áreas em campo, medindo o eixo principal e o eixo perpendicular a este, obtendo assim o raio médio. Além da área, parâmetros como distância à borda de floresta contínua mais próxima e isolamento à ilha mais próxima, amostrada ou não, também foram avaliados no Cartalinx conjuntamente com medidas a campo. Estes parâmetros foram testados como fatores causais dos padrões de riqueza, de abundância e de diversidade das ilhas através da regressão linear simples.

RESULTADOS

No total, foram amostrados 4214 indivíduos distribuídos em 38 famílias botânicas e 111 espécies, das quais uma permaneceu não identificada. Destas, 80 espécies foram registradas nas ilhas e 86 registradas nas bordas de mata, sendo 25 delas exclusivas do primeiro hábitat, 31 do segundo e 55 comuns aos dois hábitats. Em relação aos indivíduos, 2828 foram registrados nas ilhas e 1386 nas bordas de mata. As famílias com maior riqueza foram Asteraceae (17 espécies), Myrtaceae (14), Euphorbiaceae (seis), Lauraceae (cinco) e Rubiaceae (cinco) (Tabela 1). Entre as famílias mais abundantes, destacam-se Myrtaceae (22% dos indivíduos), Sapindaceae (19%), Asteraceae (8%), Rubiaceae (6%), Celastraceae (5%) e Styracaceae (4%). As espécies mais abundantes nas ilhas foram *Matayba elaeagnoides* (533 indivíduos), *Myrciaria cuspidata* (383), *Maytenus cassineformis* (218) e *Eugenia hyemalis* (133). Já nas bordas, foram *Myrciaria cuspidata* (142), *Guapira opposita* (135), *Psychotria leiocarpa* (96) e *Mollinedia elegans* (83). A síndrome de dispersão zoocórica foi a mais expressiva, representando setenta e oito espécies (70,3%), enquanto

que a anemocoria e a autocoria foram registradas apenas em vinte e duas (19,8%) e dez espécies (9%), respectivamente. Situação semelhante, porém com aumento da dominância da zoocoria, foi registrada na abundância dos indivíduos em relação às síndromes de dispersão, onde a zoocoria representou 3516 (83,4%), a anemocoria 526 (12,5%) e a autocoria 168 (4%) dos indivíduos amostrados.

Tabela 1 - Lista das espécies registradas nas ilhas de nucleação florestal e nas bordas com o número de indivíduos registrado nestes dois habitats e suas síndromes de dispersão.

Espécie	Família	ni		Síndrome de dispersão
		ilhas	borda	
<i>Agarista eucalyptoides</i> DC.	Ericaceae	58	4	autocoria
<i>Aiouea saligna</i> Meissner	Lauraceae		1	zoocoria
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	Euphorbiaceae	2	1	zoocoria
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil.) Radlk.	Sapindaceae	49	42	zoocoria
<i>Aloysia gratissima</i> (Gillies & Hook.) L.D.Benson	Verbenaceae	13		anemocoria
<i>Baccharidastrum triplinervium</i> (Less.) Cabrera	Asteraceae		2	anemocoria
<i>Baccharis articulata</i> Pers.	Asteraceae	19		anemocoria
<i>Baccharis caprariaefolia</i> DC.	Asteraceae	9		anemocoria
<i>Baccharis cultrata</i> Baker	Asteraceae	6	1	anemocoria
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	Asteraceae	67	1	anemocoria
<i>Baccharis leucopappa</i> DC.	Asteraceae	1		anemocoria
<i>Baccharis mesoneura</i> DC.	Asteraceae	10		anemocoria
<i>Baccharis ochracea</i> Spreng.	Asteraceae	1		anemocoria
<i>Baccharis patens</i> Baker	Asteraceae	32	1	anemocoria
<i>Baccharis sessilifolia</i> (Less.) DC.	Asteraceae	1		anemocoria
<i>Banara parviflora</i> Benth.	Salicaceae		3	zoocoria
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) Berg	Myrtaceae	14	5	zoocoria
<i>Buddleia thyrsoides</i> Lam.	Scrophulariaceae	39		anemocoria
<i>Butia capitata</i> (Mart.) Becc.	Arecaceae	6	3	zoocoria
<i>Cabrlea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	1	6	zoocoria
<i>Calliandra tweendii</i> Benth.	Fabaceae		22	autocoria
<i>Calyptanthus concinna</i> DC.	Myrtaceae		1	zoocoria
<i>Campomanesia aurea</i> O.Berg in Mart.	Myrtaceae		5	zoocoria
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Salicaceae	3	45	zoocoria
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	73	27	zoocoria
<i>Cereus hildmannianus</i> K.Schum.	Cactaceae	7	5	zoocoria
<i>Cestrum corymbosum</i> Schtdl.	Solanaceae	1		zoocoria
<i>Cestrum strigillatum</i> Ruiz & Pav.	Solanaceae	41	5	zoocoria
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Sapotaceae	2	6	zoocoria
<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A.Howard	Icacinaceae	2		zoocoria
<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	Urticaceae		5	zoocoria
<i>Croton nitrariaefolius</i> Baill.	Euphorbiaceae	6		autocoria
<i>Croton thernarum</i> Müll.Arg.	Euphorbiaceae	1		autocoria
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae	10	18	zoocoria
<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	Thymelaeaceae	7	1	zoocoria
<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	Ebenaceae	38	37	zoocoria
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	Sapindaceae	80	30	anemocoria
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Fabaceae	1		autocoria
<i>Erythroxylum argentinum</i> O.E.Schulz	Erythroxylaceae	40	12	zoocoria
<i>Erythroxylum microphyllum</i> A.St.-Hil.	Erythroxylaceae	23		zoocoria
<i>Eugenia hyemalis</i> Cambess.	Myrtaceae	133	13	zoocoria
<i>Eugenia rostrifolia</i> D.Legrand	Myrtaceae		1	zoocoria
<i>Eugenia schuechiana</i> Berg	Myrtaceae		3	zoocoria
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Myrtaceae	68	6	zoocoria

Tabela 1 - continuação

Espécie	Família	ni		Síndrome de dispersão
		ilhas	borda	
<i>Eugenia uruguayensis</i> Cambess.	Myrtaceae	17	28	zoocoria
<i>Eupatorium intermedium</i> DC.	Asteraceae	51	13	anemocoria
<i>Eupatorium ligulaefolium</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	72	6	anemocoria
<i>Eupatorium pedunculatum</i> Hook. & Arn.	Asteraceae	20	5	anemocoria
<i>Ficus luschnathiana</i> Miq.	Moraceae	2		zoocoria
<i>Ficus organensis</i> Miq.	Moraceae		1	zoocoria
<i>Garcinia gardneriana</i> Planch. & Triana	Clusiaceae		2	zoocoria
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae	15	135	zoocoria
<i>Gymnanthes concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.	Euphorbiaceae		2	zoocoria
<i>Heterothalamus psiadioides</i> Less.	Asteraceae	4	2	anemocoria
<i>Ilex dumosa</i> Reiss.	Aquifoliaceae	3	1	zoocoria
<i>Justicia brasiliana</i> Roth	Acanthaceae		5	autocoria
<i>Lantana camara</i> L.	Verbenaceae	1	2	zoocoria
<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	Anacardiaceae	96	21	zoocoria
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Sapindaceae	533	19	zoocoria
<i>Maytenus cassineformis</i> Reiss.	Celastraceae	218	11	zoocoria
<i>Miconia hyemalis</i> A.St.-Hil. & Naudin	Melastomataceae	1		zoocoria
<i>Mimosa parvipinna</i> Benth.	Fabaceae		3	autocoria
<i>Mollinedia elegans</i> Tul.	Monimiaceae	2	83	zoocoria
<i>Myrcia glabra</i> (O.Berg) D.Legrand	Myrtaceae		2	zoocoria
<i>Myrcia palustris</i> DC.	Myrtaceae	85	24	zoocoria
<i>Myrcianthes gigantea</i> D.Legrand	Myrtaceae	1	8	zoocoria
<i>Myrciaria cuspidata</i> O.Berg	Myrtaceae	383	142	zoocoria
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br.	Myrsinaceae	43	17	zoocoria
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Myrsinaceae	50	10	zoocoria
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Myrsinaceae	16	25	zoocoria
<i>Nectandra megapotamica</i> Mez	Lauraceae		1	zoocoria
<i>Ocotea indecora</i> Schott ex Meisn.	Lauraceae		5	zoocoria
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	Lauraceae		7	zoocoria
<i>Ocotea pulchella</i> Mart.	Lauraceae	9	19	zoocoria
<i>Opuntia monacantha</i> Haw.	Cactaceae	35	3	zoocoria
<i>Pachystroma longifolium</i> I.M.Johnst.	Euphorbiaceae		2	zoocoria
<i>Pavonia hastata</i> Cav.	Malvaceae	6	4	autocoria
<i>Piper gaudichaudianum</i> Kunth	Piperaceae		1	zoocoria
<i>Porophyllum lanceolatum</i> DC.	Asteraceae	9	2	anemocoria
<i>Prunus myrtifolia</i> Urb.	Rosaceae	4	7	zoocoria
<i>Psidium cattleyanum</i> Weinw.	Myrtaceae	1	3	zoocoria
<i>Psidium</i> sp.	Myrtaceae		1	zoocoria
<i>Psychotria brachyceras</i> Müll.Arg.	Rubiaceae		28	zoocoria
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	Rubiaceae	56	76	zoocoria
<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schltdl.	Rubiaceae		96	zoocoria
<i>Quillaja brasiliensis</i> Mart.	Quillajaceae	1	5	anemocoria
<i>Randia armata</i> DC.	Rubiaceae	9		zoocoria
<i>Rollinia sylvatica</i> (A.St.-Hil.) Mart.	Annonaceae		3	zoocoria
<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	Protaceae		13	anemocoria
<i>Rudgea parquoides</i> (Cham.) Müll.Arg.	Rubiaceae		5	zoocoria
<i>Schinus molle</i> L.	Anacardiaceae	1	1	zoocoria
<i>Schinus polygamus</i> (Cav.) Cabrera & I.M.Johnst.	Anacardiaceae	11		zoocoria
<i>Schinus weinmannifolius</i> Mart. ex Engl.	Anacardiaceae	17	2	zoocoria
<i>Sebastiania serrata</i> Müll.Arg.	Euphorbiaceae	1	54	autocoria
<i>Senna corymbosa</i> (Lam.) H.S.Irwin & Barneby	Fabaceae	3		autocoria
<i>Solanum mauritianum</i> Scop.	Solanaceae	3		zoocoria
<i>Solanum pseudoquina</i> A.St.-Hil.	Solanaceae		3	zoocoria

Tabela 1 - continuação

Espécie	Família	ni		Síndrome de dispersão
		ilhas	borda	
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & Boer	Moraceae		43	zoocoria
Não identificado	Não identificado	4		não identificado
<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	Loganiaceae		2	zoocoria
<i>Styrax leprosum</i> Hook. & Arn.	Styracaceae	32	20	zoocoria
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Arecaceae	1		zoocoria
<i>Symplocos tetrandra</i> Mart. in Mart. ex Miq.	Styracaceae	35	10	zoocoria
<i>Symplocos uniflora</i> (Pohl) Benth.	Styracaceae	75	14	zoocoria
<i>Trichilia clausenii</i> C.DC.	Meliaceae		20	zoocoria
<i>Trichilia elegans</i> A.Juss.	Meliaceae		14	zoocoria
<i>Trixis praestans</i> Cabrera	Asteraceae	2		anemocoria
<i>Vernonia nudiflora</i> Less.	Asteraceae	8		anemocoria
<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	Lamiaceae	21		zoocoria
<i>Xylosma pseudosalzmannii</i> Sleumer	Salicaceae	4	6	zoocoria
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Rutaceae	3	37	zoocoria
	Sub-total	2828	1386	
	Total	4214		

Ainda em relação à composição florística e à abundância das espécies, a análise de agrupamento formou três grupos: (g1) constituído por ilhas de nucleação florestal mais iniciais (menor área) dos três ambientes geomorfológicos com predomínio das ilhas localizadas no topo; (g2) também por ilhas dos três ambientes geomorfológicos (com áreas intermediárias), mas com o predomínio de ilhas da encosta norte e (g3) constituído pelas quatro bordas e as ilhas mais desenvolvidas (maior área) das três exposições solares, com predomínio de ilhas da encosta sul (Fig. 3). Além das diferenças de composição florística e de abundância das espécies, os três grupos diferiram significativamente, tanto em relação à área média de cobertura, quanto à diversidade média das ilhas e bordas. Esta situação foi encontrada entre as áreas de cobertura do g1 (40,9 m²) e g2 (156 m²) (p = 0,001) e entre g1 e g3 (344,5 m²) (p = 0,001), mas não entre g2 e g3 (p = 0,063). Já a médias das diversidades entre os grupos apresentou valores distintos altamente significativos (p = 0,001) entre g1 (1,56) e g2 (2,16), entre g1 e g3 (2,97) e levemente significativos (p = 0,04) entre os grupos g2 e g3. Ao excluirmos as bordas de mata, a composição florística e a abundância das espécies diferiu conforme a exposição solar. Este foi o caso entre o topo e a encosta norte (p = 0,02) e entre as encostas sul e norte (p = 0,02), mas não entre a encosta sul e o topo (p = 0,06). A zoocoria manteve-se dominante em todos os grupos, com percentual em torno de 70% das espécies. Em relação às demais síndromes de dispersão, há uma tendência de diminuição da riqueza média de espécies anemocóricas entre g1 (25,1%), g2 (22,1%) e g3 (17,1%), e uma tendência inversa na autocoria entre os grupos g1 (2,1%), g2 (4,3%) e g3 (5,6%).

O diagrama de ordenação contemplou nos dois primeiros eixos, 36,8% da variação da dispersão (Fig. 3). As unidades amostrais agrupadas em g1 e em g3 distribuíram-se de forma mais coesa do que em g2, o que indica uma composição florística mais homogênea destes dois grupos. As espécies mais correlacionadas com o primeiro eixo foram: *Allophylus edulis* (0,87), *Eugenia*

uruguayensis (0,87), *Myrciaria cuspidata* (0,85), *Ocotea pulchella* (0,84), *Psychotria carthagenensis* (0,83), *Casearia sylvestris* (0,81) e *Daphnopsis racemosa* (0,8). Já em relação ao segundo eixo, as espécies mais correlacionadas foram: *Eugenia uniflora* (0,7), *Eupatorium pedunculatum* (0,68), *Vitex megapotamica* (0,62), *Buddleia thyrsoides* (-0,59), *Agarista eucalyptoides* (-0,54), *Schinus polygamus* (0,51) e *Eupatorium ligulifolium* (-0,46). Assim sendo, g1 apresentou baixa abundância das espécies correlacionadas com o primeiro eixo, ao passo que o g3 registrou alta abundância destas espécies. Algumas unidades amostrais do terceiro grupo, principalmente as ilhas do sul, também apresentaram abundância relativamente alta das espécies correlacionadas negativamente com o segundo eixo. Já o segundo grupo foi influenciado pela alta abundância de espécies correlacionadas positivamente com o segundo eixo.

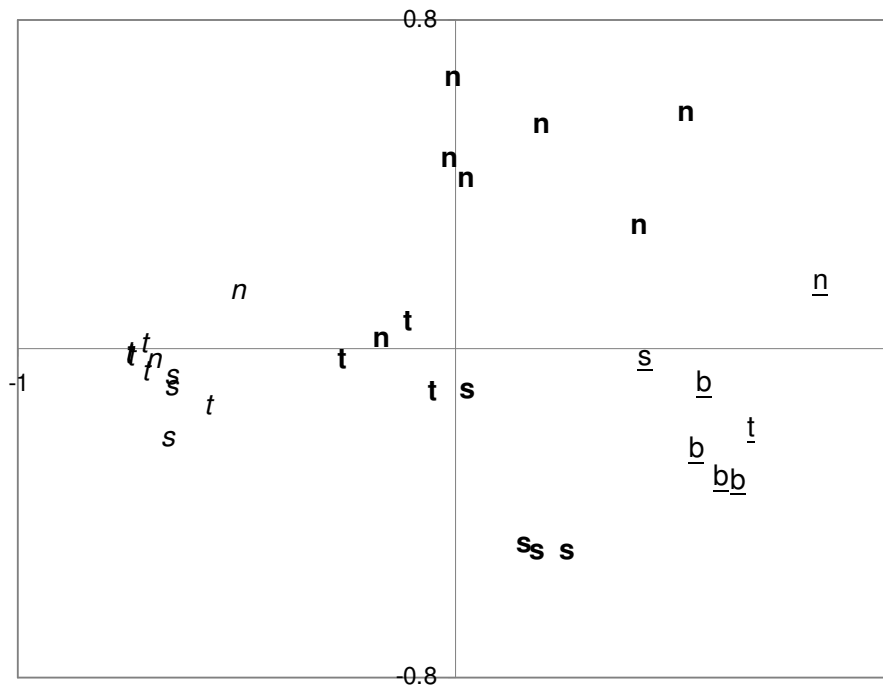
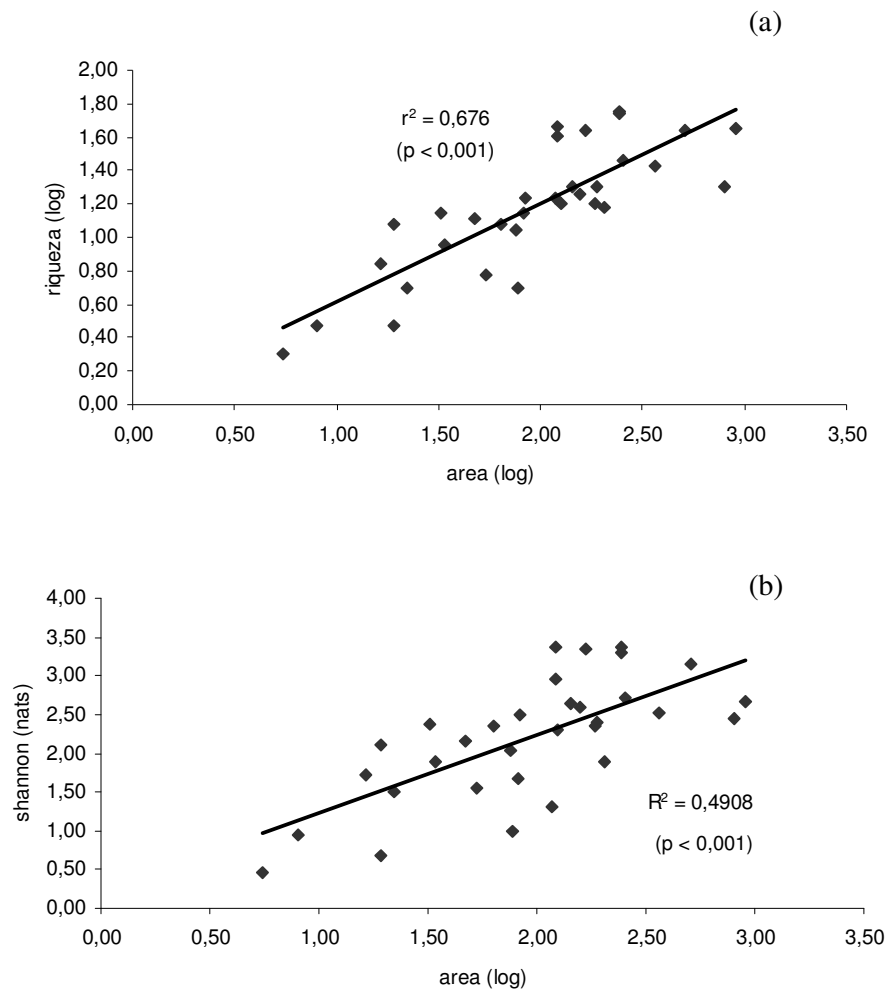


Figura 3 - Diagrama de dispersão dos dois primeiros eixos (36,8% da explicação) obtidos na análise de coordenadas principais (PCoA). Oa letras s (sul), t (topo) e n (norte) indicam a localização das unidades amostrais (UAs) segundo o ambiente geomorfológico e a letra b as UAs da borda. O formato das letras de cada unidade amostral (32 UAs) indica o grupo formado na análise de agrupamento (soma dos quadrados - variância mínima): g1 (itálico), g2 (negrito) e g3 (sublinhado). A medida de semelhança utilizada foi a distância de corda entre as unidades amostrais calculada a partir da abundância das espécies centralizada e normalizada dentro das unidades amostrais.

A análise de congruência dos doze parâmetros analisados obteve o valor máximo de 0,72, ou 72% da variação florística quando unidas duas variáveis (riqueza e abundância). Contudo, se acrescidas com a área e a densidade de indivíduos da ilha, a congruência ainda permanece alta (70%).

Entre as variáveis espaciais analisadas (área de cobertura da ilha de nucleação, distância à borda de floresta contínua mais próxima e isolamento à ilha mais próxima), a área foi a única variável que mostrou-se relacionada com os parâmetros florísticos analisados (Fig. 4). A riqueza de espécies aumenta com o aumento da área de cobertura da ilha ($R^2 = 0,676$; $p < 0,001$) (Fig. 4a). Da mesma forma, o índice de diversidade de Shannon-Wiener aumenta conforme o aumento da área de cobertura da ilha ($R^2 = 0,49$; $p < 0,001$) (Fig. 4b). Tal situação indica que as ilhas maiores tendem a ter maior diversidade e, portanto, maior complexidade, corroborando com a análise de agrupamento. Por outro lado, quanto maior o número de indivíduos, maior a riqueza de espécies em g1 ($R^2_{g1} = 0,63$; $p = 0,002$), g2 ($R^2_{g2} = 0,66$; $p = 0,004$), mas não em g3 ($R^2_{g3} = 0,6$; $p = 0,07$) (Fig. 4c). A falta de significância está relacionada com o baixo número de unidades amostrais (6). Na medida em que novos indivíduos se estabelecem nas ilhas, há uma tendência de aumento da riqueza, pois estes novos indivíduos são de espécies florestais mais exigentes, que só conseguem se estabelecer, após uma mudança substancial na qualidade destas ilhas que ocorre no avanço da sucessão.



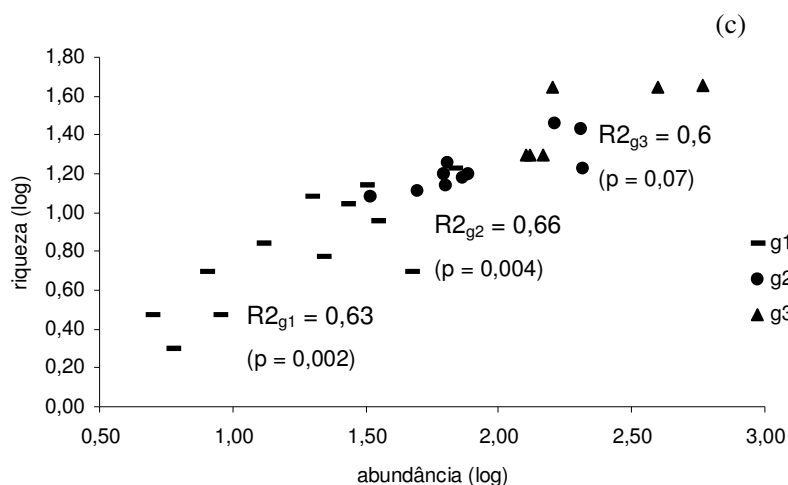


Figura 4 - Relações entre o logaritmo da riqueza de espécies e o logaritmo da área de cobertura das trinta e duas unidades amostrais (a) e sua significância; entre o índice de diversidade de Shannon-Wiener e o logaritmo da área de cobertura das trinta e duas unidades amostrais e sua significância (b) e entre o logaritmo da riqueza de espécies e o logaritmo do número de indivíduos nos três grupos (g1, g2, g3) e suas significâncias (c).

DISCUSSÃO

A colonização de espécies lenhosas sobre a matriz herbácea, seja esta matriz um campo, seja uma savana, apresenta uma grande variabilidade ao longo dos diferentes continentes. Esta variabilidade é causada pela procedência das espécies de árvores e arbustos que colonizam a matriz herbácea. Nas savanas Argentinas e do sudoeste norte-americano, as espécies nucleadoras são, principalmente, do campo (Cabral *et al.*, 2003; Archer, 1990). Em ambos os casos, o início da nucleação é realizado por uma espécie lenhosa do campo do gênero *Prosopis* (Argentina e EUA) ou *Eupatorium* (Argentina). Situação semelhante é encontrada nas savanas africanas, onde as espécies lenhosas estabelecidas na matriz herbácea são distintas daquelas da floresta circunvizinha (Bond *et al.*, 2003). Já nas savanas do oeste da Índia (Puyravaud *et al.*, 2003), a nucleação é protagonizada por espécies florestais, assim como nos campos do sul do Brasil, com a *Araucaria angustifolia* (Duarte *et al.*, 2006), ainda que, no segundo caso, haja também espécies lenhosas do campo participando deste processo (Oliveira & Pillar, 2004). O presente estudo corrobora com os resultados encontrados em Puyravaud *et al.* (2003) e Duarte *et al.* (2006), uma vez que as espécies mais abundantes das ilhas de nucleação florestal, são espécies lenhosas florestais: *Matayba elaeagnoides*, *Myrciaria cuspidata*, *Maytenus cassineformis*, *Eugenia hyemalis*, *Myrcia palustris* e *Symplocos uniflora*. Estes resultados discordam da atual classificação oficial brasileira das formações herbáceas no Rio Grande do Sul recentemente alterada (IBGE, 2004), que denomina a

área do presente estudo como Área de Tensão Ecológica entre a estepe e a Floresta Estacional Semidecidual . É importante lembrar que a escala de mapeamento adotada nesta classificação é muito ampla (1:5.000.000), o que esconde a heterogeneidade florística e estrutural local. Contudo, a vegetação em mosaico do morro Santana parece muito mais com sistemas savânicos, o que leva a refutação da denominação “estepe” e a proposição da denominação savana ou “savanóide”, retomando a antiga classificação de savana (Teixeira, 1986).

O sucesso no estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas depende da distribuição de micro-habitats adequados as suas necessidades (Barras & Kellman, 1998). Esta necessidade é mais extrema em habitats com grande heterogeneidade ambiental, como é caso dos Cerrados (Motta *et al.*, 2002). A fisionomia da vegetação do Cerrado é determinada pela quantidade de água presente no solo, assim como pela sua fertilidade (Furley, 1999; Oliveira-Filho & Ratter, 2002). Apesar de não terem sido avaliados tais parâmetros no presente estudo, é possível inferir que o estabelecimento das espécies lenhosas florestais no presente estudo siga os padrões de distribuição de micro-habitats específicos. Isto porque 26, das 28 ilhas de nucleação amostradas, estavam localizadas junto aos matacões graníticos da matriz herbácea. A presença destas estruturas rochosas cria um micro-habitat sombreado, dificultando o estabelecimento e o crescimento das gramíneas, facilitando a chegada e estabelecimento das sementes das espécies lenhosas florestais. Além disso, o sombreamento provoca um aumento da umidade do solo. Este aumento, concomitante com a diminuição da intensidade de luz, cria um cenário bastante semelhante aquele encontrado na floresta. Por fim, a diminuição da camada de gramíneas diminui a intensidade do fogo, aumentando ainda mais as chances de sobrevivência das espécies florestais (Pillar, 2003).

Em todas as ilhas de nucleação florestal, assim como em Cabral *et al.* (2002) e Puyravaud *et al.*, (2003), a dispersão zoocórica foi a principal estratégia encontrada nas espécies de árvores e arbustos, atestando para o papel fundamental da fauna na dinâmica sucessional (Martinez-Ramos & Soto-Castro, 1993). Para o presente estudo, isto indica que os matacões constituem sítios preferenciais de deposição sementes, uma vez que animais apresentam deslocamento direcionado entre uma árvore e outra da matriz herbácea (Guevara & Laborde, 1993). Estes matacões, livres de árvores ou não, agem como *stepping stones* (Baum *et al.*, 2004) para a fauna que transita entre um fragmento de mata e outro. Além das aves e dos mamíferos, amplamente reconhecidos como importantes dispersores (Howe, 1984), suspeita-se do lagarto teiú (*Tupinambis merianae*) (Castro & Galetti, 2004), já que este é bastante abundante junto aos afloramentos graníticos do morro Santana (Forneck, obs. pes.).

Os padrões observados nas análises de agrupamento e de ordenação permitem afirmar que os três grupos formados refletem conjuntos de ilhas em estádios sucessionais distintos. Este processo inicia-se com o estabelecimento de uma espécie arbórea-arbustiva facilitadora (*nurse plant*) (Uhl,

1987; Callaway & Walker, 1997) junto aos matacões, alterando as características físicas e químicas do micro-habitat logo abaixo (Li & Wilson, 1998). No presente estudo, as principais espécies facilitadoras foram *Maytenus cassineformis*, *Matayba elaeagnoides*, *Symplocos uniflora* e *Myrciaria cuspidata* e *Myrcia palustris*, pois foram as mais abundantes em pelo menos uma ilha de nucleação do primeiro grupo (caracterizado pelas ilhas de menor área), ainda que o número de indivíduos seja baixo em relação aos demais grupos. Por serem todas zoocóricas, estes resultados são bastante semelhantes aos encontrados por Puyravaud *et al.*, (2003), mas diferentes daqueles encontrados por Archer (1990) e Cabral *et al.* (2002), onde as espécies facilitadoras são lenhosas de campo (anemocóricas). Tal cenário pode ser explicado pelo tipo de formação-fonte das espécies presentes nas áreas: puramente savanas em Archer (1990), principalmente savanas em Cabral *et al.* (2002), com maior riqueza de espécies anemocóricas, e principalmente florestas perenes em Puyravaud *et al.*, (2003) e no presente estudo, onde a zoocoria predomina (Snow, 1981).

Na medida em que o processo de sucessão avança, estas ilhas tendem a ficar bastante similares às comunidades vegetais da borda florestal, conforme demonstrou o grupo três, que uniu as ilhas de maior área junto às bordas de mata. Isto ocorreu em função do surgimento e aumento de abundância de espécies mais exigentes de habitats florestais, como *Allophylus edulis*, *Eugenia uruguayensis*, *Guapira opposita*, *Myrciaria cuspidata*, *Ocotea pulchella*, *Psychotria carthagenensis*, *Casearia sylvestris* e *Daphnopsis racemosa*, altamente correlacionadas positivamente com o primeiro eixo da ordenação. Entre elas, apenas *M. cuspidata*, destacou-se em quase todos os grupos, o que indica uma maior amplitude ecológica desta espécie. O grupo dois uniu, basicamente, ilhas com área de cobertura intermediária da encosta norte, onde as espécies mais correlacionadas são típicas de formações savanóides da Serra do Sudeste, como *Eugenia uniflora* e *Schinus polygamus*. A importância destas espécies pode estar relacionada à incidência do fogo e à alta insolação ocasionada pela exposição norte, criando um habitat mais seco, similar à Serra do Sudeste.

O fogo mais freqüente do que no sul e no topo, acaba por diminuir a sua intensidade, aumentando as chances de sobrevivências destas espécies. Ao atingir estas ilhas, o fogo pode provocar a abertura de clareiras possibilitando a invasão de arbustos do campo, alterando o processo de sucessão, ocasionado a heterogeneidade do grupo dois. Ainda que o fogo não tenha sido avaliado, muitos estudos apontam para sua importância no retardamento do processo de sucessão florestal (Coutinho, 1982; Puyravaud *et al.*, 2003; Oliveira & Pillar, 2004). Contudo, assim como em muitas savanas (Higgins *et al.*, 2002), a capacidade de rebrotar da maioria das espécies lenhosas encontradas no presente estudo (Müller *et al.*, no prelo) permite a retomada da sucessão, o que acaba selecionando as espécies lenhosas capazes de se estabelecer na matriz campestre. Sendo assim, parece haver uma tendência de estabelecimento das espécies lenhosas florestais junto a

matacões graníticos que afloram sobre a superfície, sombreando o substrato circundante e alterando a disponibilidade de N (Siemann & Rogers, 2003). Por consequência, há um aumento da umidade e diminuição da cobertura herbácea, o que cria microhabitats ideais ao estabelecimento das espécies florestais, além de reduzir a intensidade do fogo no local pela falta biomassa comburente de gramíneas.

A nucleação em ilhas não apresentou um padrão florístico dependente apenas do estágio da sucessão. As diferenças significativas da composição florística e da abundância das espécies entre as ilhas da encosta norte em relação aos sul e ao topo, apontam para diferenças entre as florestas-fonte destes ambientes geomorfológicos. Os diferentes levantamentos florestais realizados no morro Santana (Mohr, 1998, Müller, 2005; Bortolotti, 2005) revelaram florestas distintas entre as encostas norte e sul. Além disso, a distância à área-fonte de sementes e diásporos é um fator bastante limitante na colonização de espécies arbóreas (Duncan & Duncan, 2000).

A importância da riqueza e da área de cobertura da ilha na variação florística dos três grupos formados indica a existência de uma relação espécie-área bastante evidente, assim como o encontrado em Puyravaud *et al.*, (2003) e Cabral *et al.* (2002). A importância da abundância de indivíduos e da densidade destes por ilha, aponta para uma dependência do processo de sucessão vegetacional ao recrutamento de novos indivíduos em cada sítio.

Por último, a riqueza e diversidade de espécies aumenta com a área da ilha de nucleação. Desta forma, é possível afirmar que este aumento potencializa a chegada de novas espécies florestais, principalmente daquelas mais exigentes que ocorreram preferencialmente no grupo três. Quanto maior riqueza, mais atrativa a ilha se torna à fauna dispersora, uma vez que a maioria das espécies é dispersa por animais, incrementando a chuva de sementes. Por outro lado, o aumento de indivíduos registrados também aumenta a riqueza de espécies, o que indica uma grande heterogeneidade florística, ou uma complexificação da sucessão com o estabelecimento de novos indivíduos. Neste cenário, o fogo acaba selecionando as espécies lenhosas aptas (rebrotadoras) ao estabelecimento, além de retardar o processo de sucessão, na medida em que altera a estrutura das ilhas já desenvolvidas. Assim, a sucessão vegetacional do presente estudo mostra uma tendência de estabelecimento de espécies lenhosas florestais facilitadoras junto a micro-habitats específicos e posterior desenvolvimento de um núcleo florestal semelhante à borda de mata.

AGRADECIMENTOS

Este estudo é parte integrante do projeto PROBRAL 135/01 apoiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e pelo Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD), ligado ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Universidade Federal do Rio Grande de Sul (UFRGS). Os autores agradecem à Segurança do Campus do Vale de UFRGS que sempre acompanhou as atividades de campo. Agradecimentos especiais aos professores Marcos Sobral, João André Jarenkow e Nelson Matzenbacher, pela identificação das espécies vegetais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Archer, S., Scifres, C. & Bassham, C.R. (1988) Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs*, **58**(2), 111-127.
- Archer, S. (1990) Development and stability of grass/woody mosaic in a subtropical savanna parkland, Texas, U.S.A. *Journal of biogeography*, **17**, 453-462.
- Archer, S. (1995) Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience*, **2**, 83-98.
- Barras, N. & Kellman M. (1998) The supply of regeneration micro-sites and segregation of tree species in a hardwood/boreal forest transition zone. *Journal of Biogeography*, **25**(5), 871-882.
- Baum, K.A., Haynes, K.J., Dilleuth, F.P & Cronin, J.T. (2004) The matrix enhance the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology*, **85**(10), 2671-2676.
- Behling, H., Pillar, V.D., Orlóci, L & Bauermann, S.G. (2004) Late quaternary *Araucaria* forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **203**, 207-297.
- Blasco, F. (1983) The transition from open forest to savanna in continental southeast Asia. *Tropical Savannas* (ed. Bourlière, F.), pp. 167-181. Elsevier, Amsterdam. 730 p.
- Bond, W.J.; Midgley, G.F. & Woodward, F.L. (2003) What controls South African Vegetation - climate or fire? *South African Journal of Botany*, **69**(1), 1-13.
- Bortolotti, J.da S. (2005) *Caracterização das Unidades de Manejo (biótopos) da Futura Unidade de Conservação Ambiental da UFRGS, POA, RS*. Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS. Brasil.
- Brack, P., Rodrigues, R.S., Sobral, M. & Leite, S.L.C. (1998) Árvores e arbustos na vegetação natural de Porto Alegre, no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*, sér. bot. **51**(2), 137-166.
- Cabral, A.C., De Miguel, J.M., Rescia, A.J., Schimitz, M.F. & Pineda, F.D. (2003) Shrub encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 145-152.

- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**(7), 1958-1965.
- Castro, E.R., Galetti, M. (2004) Frugivoria e dispersão de sementes pelo lagarto teiú (*Tupinambis merianae* (Reptilia: Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, **44**(6), 91-97.
- Coutinho, L.M. (1982) Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. *Ecological Studies* (42) - *Ecology of tropical savannas* (ed. B.J. Huntley e B.H. Wlaker), pp. 273-291. Springer-Verlag, Berlin.
- Duarte, L., Santos, M.D., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. (2006) Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology*, **5**, 520-528.
- Duncan, R.S. & Duncan, V.E. (2000) Forest succession and distance from forest edge in an afro-tropical grassland. *Biotropica*, **32**(1), 33-41.
- Forneck, E.D., Müller, S.C., Porto, M.L. & Pfadenhauer, J. (2003). Composição, distribuição e estratégias de dispersão das espécies lenhosas em manchas insulares florestais nos campos do morro Santana, Porto Alegre, RS. Brasil. *VI Congresso de Ecologia do Brasil - Anais de trabalhos* (ed. V. Claudino-Sales, I.M. Tonini e E.W.C. Dantas), pp. 101-103. Editora da Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil.
- Furley, P.A. (1999) The nature and density of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography*, **8**, 223-241.
- Grau, H.R. & Veblen, T.T. (2000). Rainfall variability, fire and vegetation dynamics in neotropical montane ecosystems in north-western Argentina. *Journal of Biogeography*, **27**(5), 1107-1122.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P. & Laborde, J. (1992) Floristic Composition and Structure of Vegetation under Isolated Trees in Neotropical Pastures. *Journal of Vegetation Science*, **3**(5), 655-664.
- Guevara, S. & Laborde, J. (1993) Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects* (ed. T.H. Fleming e A. Estrada), pp. 319-338. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Higgins, S. I., Bond, W.J. & Trollope, W.S.W. (2000). Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of ecology*, **88**, 213-229.
- Howe, H.F. (1984) Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation*, **30**, 261-281.
- Hubbard, J.A. & McPherson, G.R. (1999) Do seed predation and dispersal limit downslope movement of a semi-desert grassland/oak woodland transition? *Journal of Vegetation Science*, **10**(5), 739-744.

- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) (2004) *Mapa da Vegetação*. <http://www.ibge.gov.br/> (acessado em novembro de 2006).
- Jeltsch, F., Weber, G.E. & Grimm, V. (2000). Ecological buffering mechanism in savannas: A unifying theory of long-term tree-grass coexistence. *Plant Ecology*, **161**, 161-171.
- Jurena, P.N. & Archer, S. (2003). Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grassland. *Ecology*, **84**(4), 907-919.
- Ledru, M.-P. (2002) Late quaternary history and evolution of the Cerrados as revealed by palynological records. *The Cerrados of Brazil - ecology and natural history of a neotropical savanna* (ed. P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 33-50. Columbia University Press, New York.
- Li, X. & Wilson, S.D. (1998) Facilitation among woody plants establishing in an old field. *Ecology*, **79**(8), 2694-2705.
- Lindman, C.A.M. (1906) *A vegetação no Rio Grande do Sul*. 1a Edição. Editora Universal, Porto Alegre, RS, Brasil. 377p.
- Livi, F.P. (1998) Elementos do clima: o contraste de tempos frios e quentes. *Atlas Ambiental de Porto Alegre* (ed. R. Menegat, M.L. Porto, C.C. Carraro e L.A.D. Fernandes). Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Prefeitura Municipal de Porto Alegre e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Porto Alegre, RS, Brasil.
- Machado, R. (2004) *Padrões vegetacionais em capões de Floresta com Araucária no Planalto Nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil*. Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Martinez-Ramos, M. & Soto-Castro, A. (1993) Seed rein and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects* (ed. T.H. Fleming e A. Estrada), pp. 299-318. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Mohr, F.V. (1995) *Zoneamento da vegetação da Reserva Ecológica do Morro Santana - Porto Alegre, RS. Aplicabilidade de geoprocessamento e bases fitossociológicas*. Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Montgomery, R.F., & Askew, J.P. (1983) Soils of tropical savannas. *Tropical Savannas* (ed. Bourlière, F.), pp. 63-78. Elsevier, Amsterdam. 730 p.
- Motta, P.E.F., Curi, N. & Franzmeier, D.P. (2002) Relation of soils and geomorphic surfaces in the brazilian Cerrado. *The Cerrados of Brazil - ecology and natural history of a neotropical savanna* (ed. P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 13-32. Columbia University Press, New York.
- Moura, S.; Rueda, J.R.J. (1998) Solos: a fina camada que sustenta a vida. In: *Atlas Ambiental de Porto Alegre* (ed. R. Menegat, M.L. Porto, C.C. Carraro e L.A.D. Fernandes), pp. 43-46. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Prefeitura Municipal de Porto Alegre e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Porto Alegre, RS, Brasil.

- Müller, S.C., Overbeck, G., Pfadenhauer, J. & Pillar, V.D. (in press) Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. *Plant Ecology*.
- Nimmer, E. (1990) Clima. In: *Geografia do Brasil: Região Sul* (ed. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística), pp. 151-187. Volume 2. IBGE. Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Nix, H.A. (1983) Climate of tropical savannas. *Tropical Savannas* (ed. Bourlière, F.), pp. 37-62. Elsevier, Amsterdam. 730 p.
- Oliveira, J.M. & Pillar, V.D. (2004) Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Aruacaria forest between 1974 and 1999 in southern Brazil. *Community Ecology*, **5**(2), 197-202.
- Oliveira-Filho, A.T., & M. A. L. Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forest in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, **32**, 793-810.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of Cerrado biome. *The Cerrados of Brazil - ecology and natural history of a neotropical savanna* (ed. P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 91-120. Columbia University Press, New York.
- Overbeck, G., Müller, S.C., Pillar, V.D. & Pfadenhauer, J. (2006) Floristic composition, environmental variation and species distribution patterns in burned grassland in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **66**(4), 1073-1090.
- Pillar, V.D. & Orłóci, L. (1996) On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 582-592.
- Pillar, V.D. & Quadros, F.L.F de (1997) Grassland-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses*, **12**(2-3), 119-126.
- Pillar, V.D. (2003) Dinâmica de expansão florestal em mosaicos de floresta e campo no sul do Brasil. *Ecosistemas brasileiros: manejo e conservação*. (ed. V. Claudino-Sales), pp 209-215. Expressão Gráfica e Editora, Fortaleza, CE, Brasil.
- Pillar, V.D. (2004a) *MULTIV software para análise multivariada, testes de aleatorização e autoreamostragem "bootstrap"*, v. 2.3.9. Departamento de Ecologia, UFRGS, Porto Alegre.
- Pillar, V.D. (2004b) *SYNCOSA software for character-based community analysis*, v. 2.2.4. Departamento de Ecologia, UFRGS, Porto Alegre.
- Porembsky, S., Szarzynski, J., Mund, J.-P. & Barthlott, W. (1996) Biodiversity and vegetation of small-sized inselbergs in a West African rain forest (Tal, Ivory Coast). *Journal of Biogeography*, **23**(1), 47-55
- Porto, M. L. (1998) As formações vegetais: evolução e dinâmica da conquista. In: *Atlas Ambiental de Porto Alegre* (ed. R. Menegat, M.L. Porto, C.C. Carraro e L.A.D. Fernandes), pp. 47-58. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Prefeitura Municipal de Porto Alegre e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Porto Alegre, RS, Brasil.

- Puyravaud, J.-P., Dufour, C. & Subramanian A. (2003) Rain forest expansion mediated by successional processes in vegetation thickets in the Western Ghats of India. *Journal of Biogeography*, **30**, 1067-1080.
- Rambo, B. (1994) *A fisionomia do Rio Grande do Sul*. 3ª edição. Editora da Universidade do Vale do Rio dos Sinos. São Leopoldo, RS, Brasil. 481p.
- Rocha, G.L. (1977) *O clima do Parque Delta do Jacuí*. Relatório técnico final. Porto Alegre. PLANDEL. 311p.
- Roques, K.G., O'Connor, T.G. & Watkinson, A.R. (2001) Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 268-280.
- Sankaran, M, Ratnam, J & Hanan, N.P. (2004) Tree-grass coexistence in savannas revisited – insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters*, **7**(6), 480-490.
- Scholes, R.J. & Archer, S.R. (1997) Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review Ecology and Systematics*, **28**, 517-544.
- Shannon, E.C. & Weaver, W. (1949) *Mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana, IL, US.
- Silva, J.F., Zambrano, A. & Fariñas, M. (2001) Increase in woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography*, **28**, 977-983.
- Siemann E. & Rogers, W.E. (2003) Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology*, **91**, 923-931.
- Snow, D.W. (1981) Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, **13**(1), 1-14.
- Teixeira, M.B., Neto, A.B.C., Pastore, U. & Filho, A.L.R.R. (1986) Vegetação. *Levantamento dos recursos naturais - volume 33* (ed. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) pp. 541 - 632. Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Thiery, J.M., D'Herbes J.-M. & Valentin C. (1996) A Model Simulating the Genesis of Banded Vegetation Patterns in Niger. *Journal of Ecology*, **83**(3), 497-507.
- Uhl, C. (1987). Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* **75**(2), 377-407.
- Weiltzin, J.F. & McPherson, G.R. (1999) Facilitation of conspecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. *Ecological Monographs*, **69**, 513-534.

CAPÍTULO II

Sobrevivência de plântulas de *Myrcia palustris* DC. (Myrtaceae) sobre a influência de uma seca severa em diferentes habitats de um ecótono natural de floresta-savana no sul do Brasil.*

Desenvolvido em conjunto com:
Guilherme Gollin e Maria Luiza Porto

* Este capítulo encontra-se formatado de acordo com as normas da revista científica *Journal of Vegetation Science*, para onde será submetido posteriormente.

Sobrevivência de plântulas de *Myrcia palustris* DC. (Myrtaceae) sobre a influência de uma seca severa em diferentes habitats de um ecótono natural de floresta-savana no sul do Brasil.

Eduardo Dias Forneck (1), Guilherme Gollin (2) & Maria Luiza Porto (3)

(1) Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul;

(2) Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Rio Grande do Sul;

(3) Departamento de Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

RESUMO

Muitas formações de savana do sul do Brasil que estão em contato estreito com a floresta, o que gera uma grande variedade de habitats para o estabelecimento de plântulas. A distribuição destes habitats determina a sobrevivência de populações de plântulas e sua influência na dinâmica de avanço florestal em ecótono natural de floresta-savana. Foram avaliadas, através de um experimento, as taxas de sobrevivência e de mortalidade, bem como as causas desta mortalidade para o guamirim (*Myrcia palustris* DC.; Myrtaceae), uma espécie arbórea florestal generalista. As sobrevivências e causas de morte foram avaliadas mensalmente, durante os primeiros meses de vida desta espécie em um período de seca severa em três habitats e dois controles: borda de mata (B), ilhas de nucleação florestal (I) e matriz herbácea (H), além dos controle-interno (CI) e controle-externo (CE), todos repetidos em três ambientes geomorfológicos (norte, topo e sul). Em cada habitat foram transplantadas plântulas isoladas e agrupadas (2-4). As taxas de sobrevivências médias mensais aumentaram inversamente com a quantidade de precipitação mensal para todos os ambientes ($R^2 = 0,46$; $p = 0,006$). A curva de sobrevivência decaiu mais abruptamente no topo do que nos demais ambientes geomorfológicos ($p < 0,01$), sem diferenças entre norte e sul ($p = 0,263$). Esta mesma curva foi diferente entre todos os habitats ($p < 0,01$), resultando numa maior chance de sobrevivência em B, seguida por I e nenhuma em H. As forças seletivas que causam a morte das plântulas são distintas entre os habitats ($p < 0,01$): herbivoria por vertebrado maior em H, por vertebrado maior em I e H, seca/doença maior em B e fogo maior em I. Estes resultados indicam que a distribuição dos habitats afeta a dinâmica do avanço florestal, na medida em que interfere diferencialmente na sobrevivência das plântulas de cada habitat. Mesmo em anos de seca severa, ocorre o avanço da floresta nos habitats mais sombreados do mosaico.

Palavras-chave: sobrevivência de plântulas; mortalidade de plântulas; *Myrcia palustris*; mosaico floresta-savana; habitats.

INTRODUÇÃO

Entre as diferentes fases de vida de uma planta, as iniciais são aquelas que apresentam maior vulnerabilidade às restrições causadas pelo ambiente, sejam agentes físicos, químicos ou biológicos. Estes agentes causam altas taxas de mortalidade em plântulas e, desta forma, atuam na seleção natural das plântulas mais intensamente do que em outra fase qualquer (Lieberman, 1996; Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos, 1992). Na medida em que as plântulas crescem, a mortalidade tende a diminuir progressivamente nos estádios posteriores (Brown & Withmore, 1992). Sendo assim, a comunidade adulta ou a quantidade de indivíduos adultos reprodutivos em uma população é precocemente determinado pelas probabilidades de sobrevivência de plântulas.

Dentro das comunidades vegetais tropicais, os processos de regeneração são fundamentais para o entendimento da ecologia de florestas (Lieberman, 1996, Mantovani, 2003). Neste sentido, as clareiras em florestas proporcionam um nicho fértil para estudos sobre comunidades de plântulas, uma vez que a regeneração nestes sítios é bastante rápida e evidente. Por este motivo, muitos estudos com plântulas de árvores tropicais concentram-se na dinâmica de clareiras (*gap-phase dynamics*) e, principalmente, na distinção entre espécies pioneiras e climácicas (Clark *et al.*, 1993; Withmore, 1996). Contudo, a separação da floresta em clareiras e dossel fechado não é adequada, pois em termos de micro-hábitat, há um contínuo entre a borda física e a clareira em relação à temperatura e à umidade relativa. Este gradiente torna-se mais complexo devido à inter-relação entre dois fatores como, por exemplo, a capacidade fotossintética em relação à luminosidade e à disponibilidade de água (Press *et al.*, 1996), a capacidade de resistir ao déficit hídrico a partir da quantidade de luz (Ashton *et al.*, 2006) ou a sobrevivência de plântulas em resposta à estrutura do hábitat (Bunker & Carson, 2005; Massey *et al.*, 2006). Como resultado deste complexo cenário, em alguns casos, a comunidade de plântulas não corresponde à comunidade adulta no mesmo hábitat (Houle, 1991).

Em habitats florestais, as taxas de colonização de recrutamento de plântulas de algumas espécies parecem estar relacionadas com os mecanismos de dispersão de sementes, uma vez que as chances de predação (Janzen, 1970), de propagação de doenças (Augspurger, 1984) ou de competição inter-específica (Connell, 1971) próximo à planta-mãe são maiores. Para outras espécies, a disponibilidade de sítios adequados (fatores abióticos) para a germinação e o estabelecimento parecem melhor predizer a colonização de plântulas (Stevenson, *in press.*). Tais fenômenos mostram que uma generalização para toda a comunidade de plântulas é bastante complicada, o que deve ser evitado através de estudos específicos em nível de população e as variações dos fatores bióticos e abióticos que determinam a qualidade de hábitat para este estágio.

Muitos fenômenos que interferem na sobrevivência de árvores são investigados em nível de população, principalmente em relação aos estádios iniciais dos indivíduos (Lieberman, 1996). O

estabelecimento de plântulas na população é um processo relacionado a muitos fatores (Turner, 1990). Entre eles, é possível distinguir dois fatores: (1) a variabilidade genética dos indivíduos (Ouborg *et al.*, 1999; Gaiotto *et al.*, 2003; Sáenz-Romero *et al.*, 2006) e (2) a pressão seletiva exercida por agentes externos. Neste sentido, cada indivíduo geneticamente distinto responde de forma diferente às pressões seletivas do hábitat (Nakazono *et al.*, 2001; Paquette *et al.*, 2007). Sendo assim, a capacidade de sobrevivência de cada indivíduo nas fases iniciais de uma determinada população (real ou artificial) está diretamente relacionada a fatores físico-químicos, como disponibilidade de água (Jones & Sharitz, 1998; Gilbert *et al.*, 2001; Horton & Clark, 2001), nutrientes (Illenseer & Paulilo, 2002; Vargas-Rodriguez *et al.*, 2005), disponibilidade de luz (Augspurger, 1984; Marcos & Matos, 2003), reserva de carboidratos (Myers & Kitajima, 2007) e fogo (Ne'eman *et al.*, 1999); ou a fatores biológicos, como densidade de indivíduos e/ou proximidade da planta-mãe (Clark & Clark, 1984; Matos & Watkinson, 1998; Stevenson, in press.), tamanho da semente (Moles & Westoby, 1992; Baraloto *et al.*, 2005); ou à interações inter-específicas facilitadoras como associações com micorrizas (Hood *et al.*, 2004; Onguene & Kuyper, 2005; Tennakkon *et al.*, 2005), dispersão da semente (Duncan & Duncan, 2000; Dalling *et al.*, 2002; Pizo, 2003) e *nurse plant* (planta facilitadora) (Uhl, 1987; Weiltzin & McPherson, 1999); ou excludentes, como herbivoria (Tiver & Kiermeier, 2006; Poorter *et al.*, 2004), doenças em raízes (DeLong *et al.*, 2005) e competição com outras espécies vegetais (George & Bazzaz, 1999; Peltzer & Köchy, 2001). É evidente que são as associações entre dois ou mais fatores que causarão a permanência ou a exclusão de um indivíduo jovem da população (Osunkoya *et al.*, 1993; Walters & Reich, 2000; Giardina & Rhoades, 2001; Pulido, 2002; Land & Rieske, 2006; Climent *et al.*, 2006).

A diversidade (qualidade e intensidade) destas associações determina as probabilidades de sobrevivência de plântulas em paisagens em mosaico, isto é, naquelas constituídas por mais de uma cobertura vegetal dominante. Nestes casos, há uma variedade de diferentes hábitats para o estabelecimento de plântulas, incluindo seus ecótonos, onde os mais adequados apresentam associações entre variáveis abióticas e bióticas que criam sistemas de retroalimentação positiva que modificam a paisagem (Malanson, 1997; Li & Wilson, 1998). Neste hábitat e seus ecótonos, a herbivoria por vertebrados (Ida & Nakagoshi, 1996; Sato, 2000; Carter & Fredericksen, in press.) ou invertebrados (Land & Rieske, 2006), a facilitação de plântulas por arbustos/árvores adultas (Holl, 2002), as condições abióticas (Felfili *et al.*, 1999; Bunker & Carson, 2005) e as interações bióticas influenciadas pelas mudanças climáticas (Gworek, *et al.*, 2007) ou pela estrutura de hábitats (Smit *et al.*, 2006), determinam as espécies de plântulas capazes de colonizar cada um dos hábitats. Além disso, as variações climáticas anuais, ou em longo prazo, alteram a configuração espaço-temporal da matriz de nichos disponíveis (Malanson, 1997; Germino *et al.*, 2002; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005).

Em savanas, as interações entre espécies lenhosas e herbáceas, bem como suas relações com os herbívoros, criam mecanismos positivos e negativos que alteram os habitats disponíveis para plântulas, tanto no tempo, quanto no espaço (Scholes & Archer, 1997; Sankey *et al.*, 2006). Além destas interações bióticas específicas destes ecossistemas, o fogo e o clima estão diretamente relacionados com o sucesso de estabelecimento de árvores (Bond *et al.*, 2003; Medeiros & Miranda, 2005). Desta forma, a conjunção destes fatores (bióticos e abióticos) parecem criar sítios adequados para germinação, recrutamento e posterior desenvolvimento (Howe & Smallwood, 1982). De fato, o avanço de espécies lenhosas sobre a matriz campestre de forma agrupada (Blasco, 1983; Archer *et al.*, 1988; Archer, 1990; Archer, 1995; Cabral, 2003; Puyravaud *et al.*, 2003; Forneck *et al.*, 2003) parece corroborar com esta hipótese.

No extremo sul do Brasil, são encontradas paisagens nativas com formações vegetais florestais e herbáceas intimamente relacionadas (Lindman 1906; Rambo, 1994). Nas formações abertas, classificadas como estepe (IBGE, 2004), muitas vezes encontram-se espécies de árvores e arbustos, tanto florestais, quanto campestres, o que confere a elas uma configuração de savana, seja por intermédio de indivíduos lenhosos isolados ou em forma de ilhas de nucleação florestal (Forneck *et al.*, 2003). O avanço das espécies lenhosas sobre a vegetação herbácea, é um fenômeno observado em várias áreas de sul do Brasil (Pillar & Quadros, 1997; Pillar, 2003; Oliveira & Pillar, 2004; Duarte *et al.*, 2006; Müller *et al.*, in press). Regionalmente, a pluviosidade e temperatura são os parâmetros determinantes na dinâmica herbáceo-lenhosa e, localmente, o fogo é crucial na perpetuação dos padrões de cobertura vegetal (Overbeck *et al.*, 2006). Além do fogo, a heterogeneidade espacial em escala local, tal como a presença de matacões na superfície também determina o sucesso no estabelecimento de espécies lenhosas florestais (Forneck *et al.*, 2003; Pillar, 2003) protegendo, principalmente, os indivíduos mais jovens menos resistentes ao fogo.

Desta forma, nas formações de savana do sul do Brasil em contato estreito com a floresta, há um grande variedade de habitats para o estabelecimento de plântulas. Esta situação é bastante evidente na região dos morros de Porto Alegre, onde a cobertura vegetal natural é formada por florestas predominantemente nas encostas sul e campos/savanas nas encostas norte e nordeste (Porto *et al.*, 1998). Neste mosaico, ocorrem diversos tipos de formações abertas com maior influência de espécies lenhosas campestres (vassourais, capoeiras, butiazais e campos pedregosos) ou formações florestais (Brack *et al.*, 1998).

Entre as espécies que participam deste processo, estão componentes lenhosos da flora campestre e da flora florestal locais. Em relação à flora florestal, as espécies capazes de colonizar a matriz herbácea devem apresentar características ecológicas específicas, como comportamento pioneiro, tolerância ao fogo e/ou capacidade de rebrote (Müller *et al.*, in press). Em geral, estas árvores estão presentes nas bordas de mata ou isoladas sobre a matriz campestre, mas são mais

abundantes na ilhas de nucleação florestal, como as Myrtaceae *Eugenia hyemalis* Cambess., *Myrcia palustris* DC. e *Myrciaria cuspidata* O.Berg, a Anacardiaceae *Litharea brasiliensis* Marchand, a Sapindaceae *Matayba elaeagnoides* Radlk., a Celastraceae *Maytenus cassineformis* Reiss. e a Styracaceae *Symplocos uniflora* (Pohl) Benth., entre outras (Forneck *et al.*, inéd).

Entre elas, o guamirim (*Myrcia palustris* DC.; sinonímia botânica *Gomidesia palustris* (DC.) Kausel) destaca-se por ser uma espécie comum em quase todas as formações vegetais do sul do Brasil (Sobral, 2003), tanto em florestas, como em ambientes abertos. Trata-se, portanto, de uma espécie generalista arbórea que atinge 7m de altura (arvoreta). Além do Brasil, esta espécie também se estende até o Paraguai, a Argentina e o Uruguai. Segundo Backes & Irgang (2002), o guamirim é uma espécie pioneira que cresce nos limites dos campos com as florestas, preparando o ambiente para o estabelecimento de outras espécies florestais. Sua rusticidade natural aliada à ampla dispersão dos seus frutos por aves, confere a ela um sucesso evidente na colonização de ambientes impactados (Backes & Irgang, 2002). Desta forma, esta espécie pode ser descrita como uma planta facilitadora do avanço florestal através do processo da nucleação (Guevara *et al.*, 1992).

A partir da ecologia de populações de plântulas e suas implicações nos processos de avanço florestal em ecótono natural de floresta-savana no sul do Brasil, é possível identificar, experimentalmente, os habitats preferenciais de estabelecimento desta espécie pioneira e quais as restrições físicas e biológicas que impedem a sobrevivência destas plântulas e retardam o avanço florestal. Para tal, o foco deste artigo é: (1) avaliar a sobrevivência de plântulas de *Myrcia palustris* em três diferentes habitats presentes na matriz da paisagem em três diferentes exposições solares e (2) identificar os fatores físicos e biológicos determinantes da mortalidade desta espécie em cada um dos habitats avaliados.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O experimento foi realizado no sul do Brasil, na área do município de Porto Alegre junto ao paralelo 30° S e meridiano 51° W. A região é formada por morros graníticos que configuram o limite nordeste da formação granítica da Serra do Sudeste com suaves elevações, até a elevação máxima de 311m acima do nível do mar. O experimento em campo foi conduzido na Unidade de Conservação (UC) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Refúgio da vida Silvestre (RVS) que situa-se no morro Santana (30°03' S, 51°07' W), o morro mais elevado entre os morros do município. Este morro tem cerca de 1000 ha, dos quais 321 constituem a UC nas áreas mais conservadas.

O clima é subtropical úmido com a temperaturas média mensal mínima de 10°C no mês mais frio (julho) e a temperatura média mensal máxima de 24,5°C nos meses mais quentes (janeiro

e fevereiro) (Livi, 1998). As chuvas são bem distribuídas ao longo do ano com precipitação média anual em Porto Alegre é de 1.348mm (Nimer, 1990), sendo o outono e inverno ligeiramente mais chuvoso (entre os meses de abril à setembro).

A geomorfologia do morro Santana em forma de cela, determina algumas diferenças entre as encostas e o topo: (1) a encosta voltada para o norte com maior insolação e, portanto, menor umidade (2) a encosta voltada para sul mais úmida e (3) o topo em situação intermediária. Nesta configuração espacial, os solos são, em geral, dos tipos litólico ou litólico associado com podzólico vermelho-amarelo pouco desenvolvidos, resultantes do intemperismo da rocha granítica (Moura & Rueda, 1998). Cabe ressaltar ainda a presença freqüente das matacões graníticos aflorando sobre a superfície.

A cobertura vegetal forma um mosaico natural com formações florestais e formações abertas (campo/savanas) mais ou menos adensadas com espécies lenhosas campestres e florestais (Porto *et al.*; 1998; Brack *et al.*, 1998). Na encosta sul há o predomínio de florestas higrófilas constituídas por dois elementos fitogeográficos distintos: as espécies dominantes ao longo das encostas originárias da vertente leste Atlântica (*stricto sensu*) e as espécies originárias da vertente oeste das bacias hidrográficas dos rios Paraná-Uruguaí nos fundos de vale e matas ciliares (Mohr, 1995). Alguns autores identificam as florestas deste região como Mata Atlântica (Porto *et al.*; 1998) e outros como Floresta Estacional Semidecidual (Pillar & Quadros, 1997). Também ocorrem manchas florestais na encosta noroeste restritas aos corpos d'água (matas ciliares) e no topo do morro. Nestas duas porções, assim como na porção superior da encosta sul, ocorrem junto às matas, formações abertas nativas constituídos por uma camada herbácea de gramíneas dominantes (Overbeck *et al.*, 2006). A vegetação herbácea é considerada relictual, uma vez que o clima atual favorece as formações florestais (Rambo, 1994; Porto *et al.*, 1998). As espécies herbáceas, são originárias de duas vertentes do continente sul-americano: (1) elementos do Pampa (Poaceae spp. e Asteraceae spp., p. ex.) e (2) elementos chaquenhos lenhosos (*Butia capitata* e Anacardiaceae spp., p. ex.). É importante acrescentar a estes elementos, as espécies lenhosas da floresta, o que levou IBGE (2004) a incluir a vegetação em mosaico dos morros graníticos de Porto Alegre como uma Área de Tensão Ecológica entre as formações pioneiras e a estepe. Regionalmente, Pillar & Quadros (1997) classificam a vegetação da área onde está inserido o morro Santana, como Floresta Estacional Semidecidual e transições.

Além da dinâmica natural, a vegetação deste morro está constantemente submetida a perturbações de origem antrópica: corte seletivo ilegal de árvores da mata e o fogo nas formações abertas. Praticamente toda vegetação herbácea sofre ação do fogo antrópico regular (com intervalos entre 1 a 5 anos), sendo que as manchas localizadas na encosta norte sofrem queimadas mais freqüentes do que aquelas da encosta sul e topo devido à maior proximidade com as habitações.

Desta forma, o fogo acaba selecionando as espécies lenhosas capazes de se estabelecer na matriz herbácea (Müller *et al.*, in press).

Delineamento experimental

O experimento foi conduzido a partir de três matrizes do guamirim (*Myrcia palustris*) presentes na área do estudo: duas matrizes da encosta norte e outra da encosta sul. Cada uma delas floresceu e frutificou em meses diferentes, o que resultou em três blocos de experimentos de tempos diferentes. Em cada bloco, as sementes do guamirim, após sua depolpação, foram acondicionadas em copos de Becker de 50ml e levadas ao refrigerador ($\pm 4^{\circ}\text{C}$), levemente umedecidas. À primeira evidência de brotamento, as sementes foram transferidas para recipientes plásticos com as seguintes dimensões: diâmetro do bordo superior 5cm, diâmetro do bordo inferior 3,3cm, altura 3,3cm e volume 50ml. Cada recipiente foi preenchido por 1/2 de areia e 1/2 terra preta. Em cada um deles, foram introduzidas de 1 a 4 sementes, formando quatro níveis de densidade. Após o brotamento, as plântulas permaneceram em casa de vegetação até a abertura do primeiro par de folhas cotiledonares.

A partir da emergência das folhas cotiledonares, os recipientes contendo as plântulas foram levados a campo para experimento. Para tal, foram escolhidos três ambientes (norte, topo e sul) com três habitats distintos cada: borda da mata (M), ilha de nucleação florestal (I) e matriz herbácea (H), constituindo nove combinações possíveis: norte-borda (N-B), norte-ilha (N-I), norte-herbácea (N-H), topo-borda (T-B), topo-ilha (T-I), topo-herbácea (T-H), sul-borda (S-B), sul-ilha (S-I) e sul-herbácea (S-H). Além destas, foram mantidos dois controles para o experimento, um mantido na casa de vegetação (controle-interno; C-I) e outro em sombrite 50% de sombreamento (controle-externo; C-E). O C-I foi regado na medida da necessidade das plântulas e o C-E mantido apenas com a água da chuva. Em cada uma dos nove tratamentos em campo, mais os dois controles, foram incluídos os três blocos. Todos os procedimentos de transplantes, quando as plântulas foram retiradas dos recipientes e realocadas ao local do experimento, foram conduzidos exatamente nas nove situações e nos dois controles. No segundo caso, as plântulas foram realocadas em vasos com diâmetro do bordo superior de 14,5cm, diâmetro do bordo inferior de 9,5cm e altura de 11,5cm contendo 1/2 de areia e 1/2 terra preta. Cada um dos nove locais de experimento está identificado na figura 1.

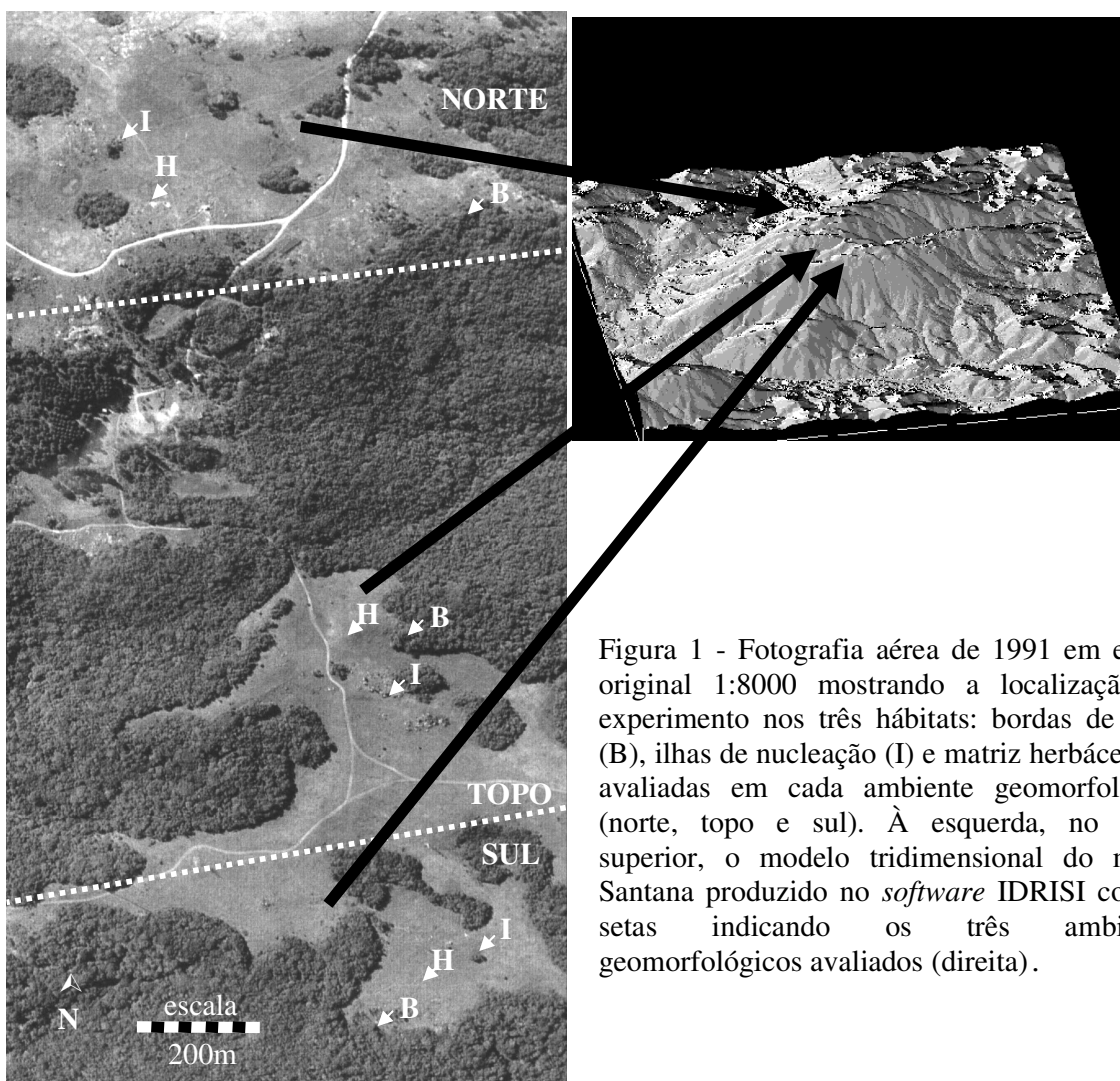


Figura 1 - Fotografia aérea de 1991 em escala original 1:8000 mostrando a localização do experimento nos três habitats: bordas de mata (B), ilhas de nucleação (I) e matriz herbácea (H) avaliadas em cada ambiente geomorfológico (norte, topo e sul). À esquerda, no canto superior, o modelo tridimensional do morro Santana produzido no *software* IDRISI com as setas indicando os três ambientes geomorfológicos avaliados (direita).

Os plantios foram realizados em três momentos (blocos): um iniciou em julho, outro em agosto e o terceiro em setembro, de acordo com a germinação das sementes de cada planta-mãe. Em cada momento, as plântulas foram transplantadas para o experimento de campo, cuidadosamente, abrindo-se os recipientes e conservando o substrato envolta das raízes. Este conjunto foi delicadamente acomodado em pequenas cavidades em cada um dos três habitats dos três ambientes. No caso da borda da mata e nas ilhas, onde havia um camada de serapilheira e muitas raízes, procurou-se evitar raízes de grande diâmetro, bem como recobrir o conjunto com o folhiço após o transplante. Cada indivíduo foi devidamente identificado com um letra (A-D) e por um número (1-54) escritos em uma bandeira confeccionada a partir de fita crepe e fixada na porção distal em um palito de madeira de 50cm de comprimento. Foram acrescentados ainda, indivíduos da regeneração natural encontrados ao longo do plantio, identificados com a letra N e um número. Esta situação só ocorreu nas bordas de mata e ilhas de nucleação florestal.

Em cada hábitat, as plântulas foram transplantadas em densidades distribuídas uniformemente entre os três blocos experimentais e alinhadas com espaçamento médio de 50cm entre cada indivíduo ou conjunto de indivíduos. Nas bordas de mata as linhas de experimento foram colocadas cerca de 5m borda adentro e nas ilhas de nucleação florestal, na parte central. Quando não foi possível estabelecer uma única linha nas ilhas, seja pelo tamanho reduzido, seja pela presença de matações, as linhas foram subdivididas em duas ou mais linhas paralelas distantes 1m entre si.

Coleta dos dados

O acompanhamento das plântulas foi feito mensalmente, por catorze meses, entre agosto de 2004 e setembro 2005, durante o primeiro ano de vida das plântulas. Neste período, ocorreu uma seca severa atípica (entre dezembro de 2004 e fevereiro 2005). Apesar destes eventos serem cíclicos nos anos de *La ninã*, este não foi o caso. Durante este período, foi avaliada a sobrevivência de cada plântula e sua provável causa de morte. Apesar de não ter sido estabelecidos métodos de exclusão para os prováveis herbívoros, foi possível identificar as seguintes causas das mortes: por herbivoria de invertebrado, por herbivoria de vertebrado, por seca ou doença, por fogo, por ação física humana e desaparecida (figura 2). A morte por herbivoria de invertebrado só foi incluída nesta categoria se, após ter sofrido a injúria parcial de suas folhas (ou folhas cotiledonares), houve a morte deste indivíduo no primeiro ou segundo mês após o evento. A morte por herbivoria de vertebrado foi registrada quando o indivíduo ainda tinha o hipocótilo verde e apresentava um cicatriz com tecido morto na porção apical do mesmo. A seca ou doença uniu estas duas causas por não ser possível distinguí-las quando da morte da plântula como um todo, caracterizada pela coloração parda-escura. O fogo foi a causa da morte quando a matriz do hábitat circundante sofreu ação deste agente. A ação física humana causou a morte quando havia marcas de pisoteio. E, por último, o indivíduo foi considerado “desaparecido” quando havia apenas a bandeira de identificação.

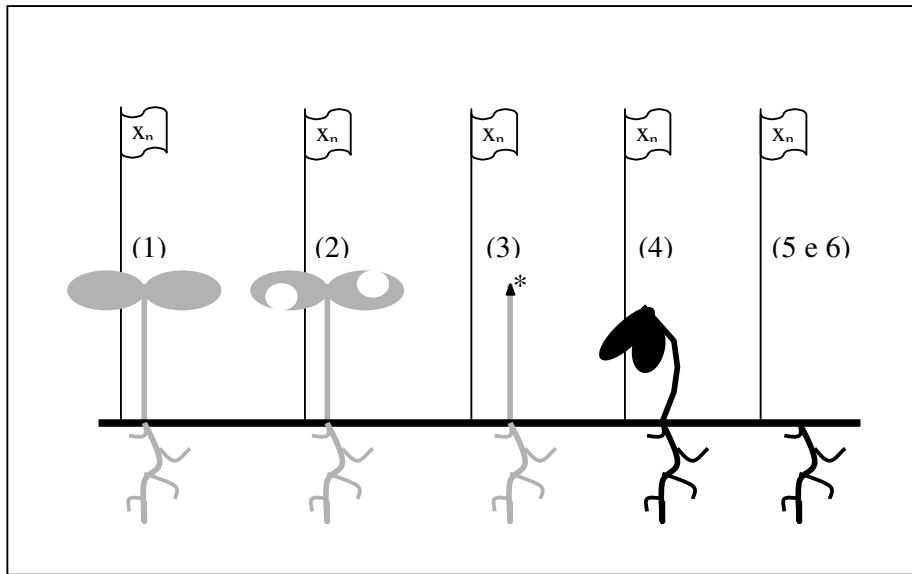


Figura 2 - Desenho esquemático representando as diferentes formas das plântulas (parte aérea e raízes) e suas bandeiras de identificação (X_n) com apenas um par de folhas cotiledonares, conforme sua condição de sobrevivência: (1) viva, (2) herbivoria por invertebrado, (3) herbivoria por vertebrado, (4) seca/doença, (5 e 6) ação física humana e desaparecida, (*) cicatriz com tecido morto. Em cinza os tecidos vivos e em preto os tecidos mortos.

Análise dos dados

Os dados de sobrevivência de plântulas foram analisados em duas escalas diferentes: (1) taxas de mortalidade média mensais entre todos os ambientes e (2) sobrevivência/mortalidade por tratamento: ambiente geomorfológico (N, T e S), por hábitat (B, I e H) e por densidade (1-4). No primeiro caso, a taxa de mortalidade média mensal (m_m) entre os três ambientes geomorfológicos foi comparada com a precipitação total mensal. A fórmula para calcular m_m foi:

$$m_m = \{N[(n_t/n_{(t-1)})-1] + T[(n_t/n_{(t-1)})-1] + S[(n_t/n_{(t-1)})-1]\}/3, \text{ onde:}$$

m_m = taxa de mortalidade média no tempo t ;
 N = ambiente geomorfológico Norte
 T = ambiente geomorfológico Topo
 S = ambiente geomorfológico Sul
 n = número de indivíduos sobreviventes no tempo t .

No segundo caso, as diferenças entre os tratamentos (ambientes, habitats e densidades), incluindo os dois controles, foram analisadas a partir da *Análise de Sobrevivência*. Esta análise é feita através de Kaplan-Meier e regressão de Cox. Os dados foram analisados no *software* SPSS v14.0 e adotou-se uma significância de 5%.

Por fim, a causa das mortes foi comparada apenas entre os três habitats (B, I e H). Neste caso, foram unidos os três ambientes geomorfológicos de acordo com o habitat e medidas as taxas de mortalidade totais acumuladas (M), i.é, no final do experimento, segundo cada uma das causas das mortes. Estas taxas foram comparadas através do χ^2 e resíduos ajustados padronizados (SPSS v14.0). A fórmula utilizada para calcular M de cada causa de morte nos habitats foi:

$$M = (N_{mx}/N_i), \text{ onde:}$$

M = taxa de mortalidade total acumulada por x (herbivoria invertebrado ou vertebrado, seca/doença, ação física humana e desaparecida) no tempo final;

N_{mx} = número total de indivíduos mortos no tempo final por x ;

N_i = número total de indivíduos plantados em cada hábitat no tempo inicial.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

No total, foram incluídas no experimento, 1481 plântulas de *Myrcia palustris* distribuídas entre os diferentes hábitats nos três ambientes geomorfológicos (1216) e controles (265). O norte (N) recebeu 402 indivíduos que foram distribuídos entre a B (139), I (136) e H (127). O topo (T) recebeu 406 indivíduos distribuídos entre a B (139), I (139) e H (128), ao passo que o sul recebeu 408 indivíduos distribuídos entre a B (146), I (136) e H (131). Entre todos eles, apenas as B-N (5 plântulas), B-T (4) e B-S (5), assim como as N-I (6), T-I (11) e S-I (6) tiveram plântulas da regeneração natural acrescidas às plantadas. Já os controles eram formados por 125 indivíduos no C-I e 140 no C-E.

Mortalidade média mensal e precipitação

Ao final do experimento (setembro de 2005), havia apenas 138 plântulas vivas entre todos os ambientes geomorfológicos e controles (9,31%), ou seja, 90,69% morreram. Considerando cada ambiente geomorfológico e controles separadamente, tem-se a seguinte escala decrescente de mortalidade: T, S, N, C-E e C-I (Figura 3). Considerando o C-I como o mais próximo da situação típica de precipitação (sem seca), pode-se dizer que, em anos de condições de precipitação favoráveis, cerca de 50% das plântulas de *Myrcia palustris* sobreviveriam após o primeiro ano de vida, aumentando consideravelmente as chances de recrutamento para o estágio posterior (juvenil). Ao passo que em anos de seca, esta chance diminui para menos de 10%. As sobrevivências encontradas no N, T e S são bastante baixas, quando comparados com outros estudos (Auken *et al.*, 2004; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005), onde as condições climáticas (precipitação e temperatura) estavam dentro da normalidade. Por outro lado, Gilbert *et al.* (2001), assim como Bunker & Carson (2005), encontraram sobrevivências bastante similares em um período atípico de seca severa (*El niño*). Em todos os casos, a maior disponibilidade de água, seja pela precipitação normal, seja pela irrigação artificial, aumentaram as taxas de sobrevivência das plântulas. Situação semelhante aos dois estudos descritos acima foi encontrada no presente estudo, onde m_m (figura 4) comportou-se inversamente proporcional à quantidade de precipitação mensal ($R^2 = 0,46$; $p = 0,006$) (figura 5).

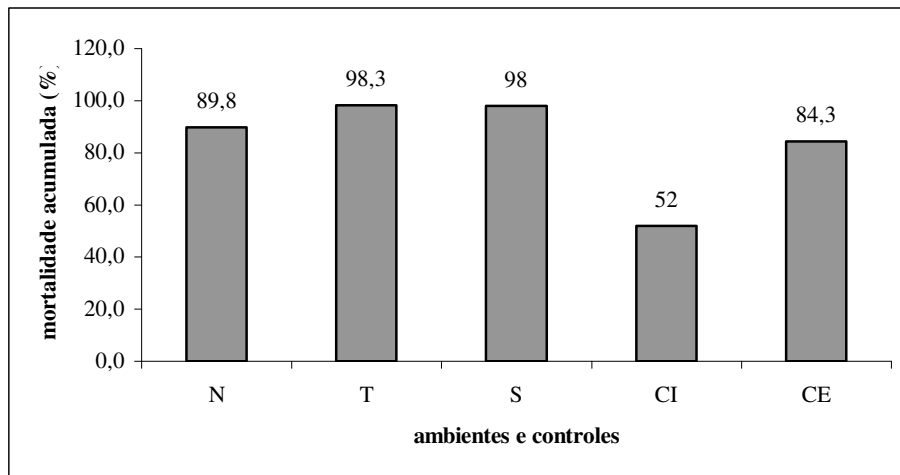


Figura 3 - Mortalidade acumulada ao final do experimento nos três ambientes geomorfológicos e nos dois controles. (N) norte, (T) topo, (S) sul, (CI) controle-interno e (CE) controle-externo.

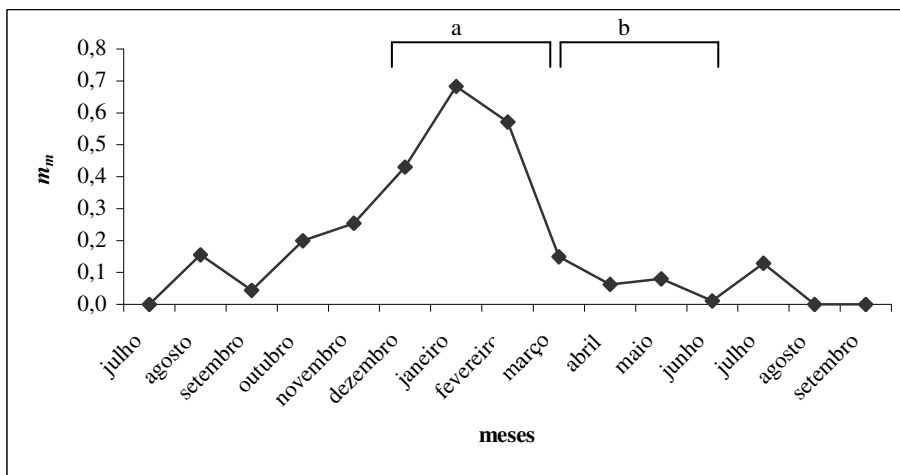


Figura 4 - Taxa de mortalidade média mensal (m_m) para todos os ambientes geomorfológicos juntos ao longo dos meses do experimento. (a) é o período de maior mortalidade e (b) o período de menor mortalidade.

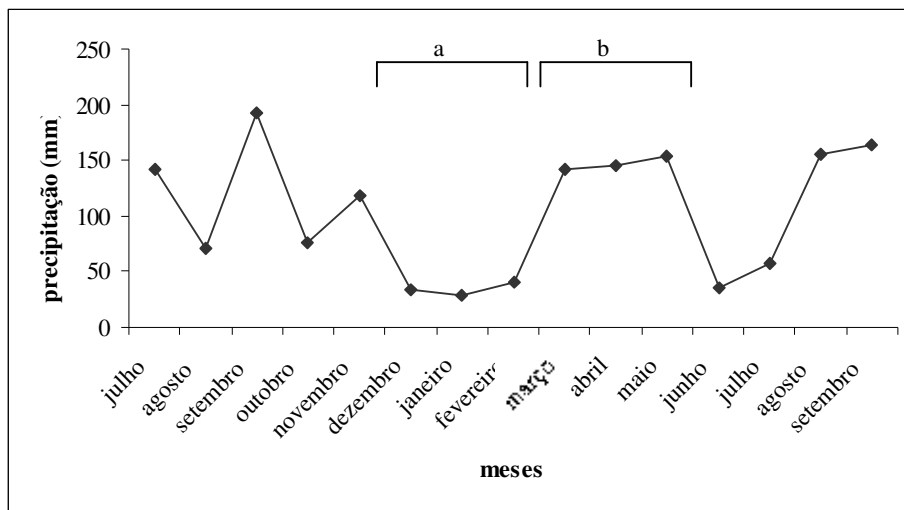


Figura 5 - Precipitação total mensal para toda área de estudo. (a) período de menor precipitação e (b) período de maior precipitação.

A comparação entre a m_m e a precipitação mensal mostra que há uma relação inversa entre a mortalidade e a disponibilidade de água. Isto quer dizer que, de uma forma geral, a capacidade das plântulas de *Myrcia palustis* sobreviverem em qualquer ambiente geomorfológico e, portanto, em qualquer hábitat, depende da disponibilidade de água. Sendo assim, a pluviosidade pode ser identificada como um parâmetro primário para mortalidade ou sobrevivência de plântulas desta espécie, assim como encontrado em outros estudos (Gilbert *et al.*, 2001; Auken *et al.*, 2004; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; Bunker & Carson, 2005; League & Weblen, 2006).

Análise de sobrevivência

A curva de sobrevivência dos controles (CE + CI), diferiu significativamente ($p < 0,01$) em relação aos três ambientes geomorfológicos, decrescendo de forma mais suave (Figura 6). Ao comparar o comportamento das curvas de sobrevivência entre os ambientes, tem-se o seguinte cenário: o T difere ($p < 0,01$) do S e do N, porém, não foi encontrada diferença ($p = 0,263$) entre o S e o N (Figura 6). Isto quer dizer que a sobrevivência das plântulas decaiu mais intensamente no T do que no S e no N ao decorrer do experimento, apesar das diferenças de sobrevivência finais serem maiores no N do que no S (Figura 3). A maior intensidade de queda da sobrevivência no T, em relação aos demais ambientes geomorfológicos, está relacionada com a morte por herbivoria de vertebrados e de invertebrados, que foi maior neste ambiente geomorfológico. A herbivoria foi muito intensa em I (vertebrado) e em H (invertebrado), ambas do topo. Esta causa pode ser a provável razão pela qual são encontrados menos indivíduos jovens e adultos de *Myrcia palustris* neste ambiente geomorfológico, tanto nas bordas de mata, quanto nas ilhas de nucleação florestal, quando comparados à exposições norte e sul (Forneck *et al.*, 2003; Müller *et al.*, in press). Por outro lado, a maior sobrevivência das plântulas no norte do que nos demais ambientes geomorfológicos,

assim como o maior número de indivíduos jovens e adultos desta espécie no norte (Forneck *et al.*, 2003; Müller *et al.*, in press) apontam para a confirmação desta espécie como uma árvore generalista (Backes e Irgang, 2002) caracterizada pela alta capacidade de resistência ao *déficit* hídrico. Outra possibilidade para a maior sobrevivência no N que merece maiores estudos, é o fato de que cerca de 2/3 das plântulas do experimento foram obtidas de matrizes do norte, o que poderia indicar uma formação de ecótipos para esta espécie.

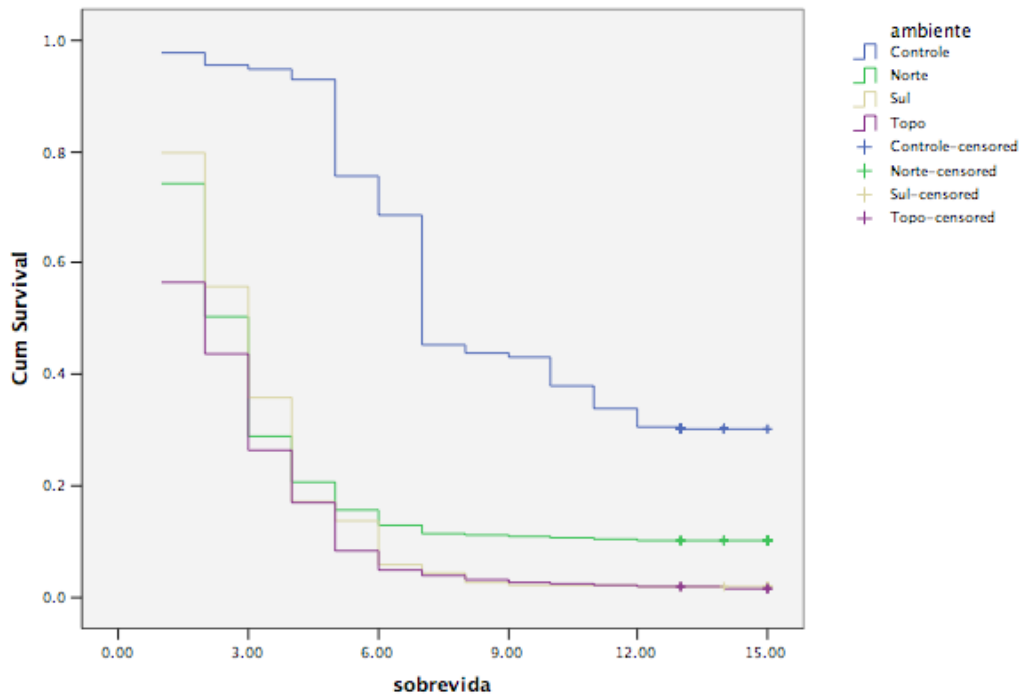


Figura 6 - Curva de sobrevivência acumulada no período do experimento em cada ambiente. A curva do controle (am azul) difere ($p < 0,01$) das curva do topo (um violeta), do sul (em amarelo) e do norte (em verde), assim como a do topo difere das curvas do norte e do sul ($p < 0,01$) mas a curva do sul não difere do norte ($p = 0,263$). Os sinais de “+” indicam os indivíduos censurados ao final do experimento, pois estavam vivos.

As curvas de sobrevivência em cada um dos tratamentos de densidade (1 - 4) não mostraram comportamentos diferentes ($p > 0,01$ para todos os tratamentos). Isto significa que o padrão agrupado ou isolado não interfere nas chances de sobrevivência das plântulas de *Myrcia palustris*, ou seja, não há mortalidade densidade-dependente. De maneira semelhante, não foi encontrada uma relação entre a sobrevivência plântulas e a sua densidade para várias espécies (Stevenson 2006), o que pode gerar um padrão agrupado de plântulas (Matos & Watkinson; 1998). Apesar disso, as chances de recrutamento para próxima fase e o crescimento para o palmitreiro podem aumentar com a diminuição da densidade (Matos & Watkinson; 1998). Por outro lado, ao analisar duas espécies de árvores (Myrtaceae), Pizo (2003) encontrou maior sobrevivência de plântulas isoladas de *Marliera*

obscura em comparação com plântulas agrupadas e o inverso para *Gomidesia anacardiifolia*. Segundo o mesmo autor, os dois padrões são gerados naturalmente por dois dispersores de sementes: macaco (agrupado) e aves (isolado). Estes dois grupos de dispersores estão presentes na área de estudo: macaco (*Cebus apella*; mico-prego) e aves (várias espécies), o que significa que os dois padrões de deposição de sementes gerados por tais agentes não interferem na sobrevivência de plântulas de *Myrcia palustris*. Contudo, é importante lembrar que o verão correspondente ao experimento sofreu uma seca bastante severa. Este estresse abiótico pode ter causado uma diminuição da importância da densidade sobre a mortalidade das plântulas (Bunker & Carson, 2005). Novas investigações em anos típicos de precipitação são necessárias para corroborar ou refutar os resultados de densidade de plântulas aqui encontrados.

As plântulas transplantadas para os diferentes habitats (B, I e H) apresentaram curvas de sobrevivência distintas ($p < 0,01$) ao longo do experimento (Figura 7), assim como as suas taxas de sobrevivência finais. Nas bordas de mata, a sobrevivência final foi maior (0,099) do que nas ilhas (0,036) que, por sua vez, foi maior que nas matrizes herbáceas (0) ($p < 0,01$). Isto significa que cada habitat apresenta, ao longo do primeiro ano de vida das plântulas, forças seletivas diferentes entre eles, resultando em uma chance de estabelecimento maior nas B, seguidas por I e nulas em H.

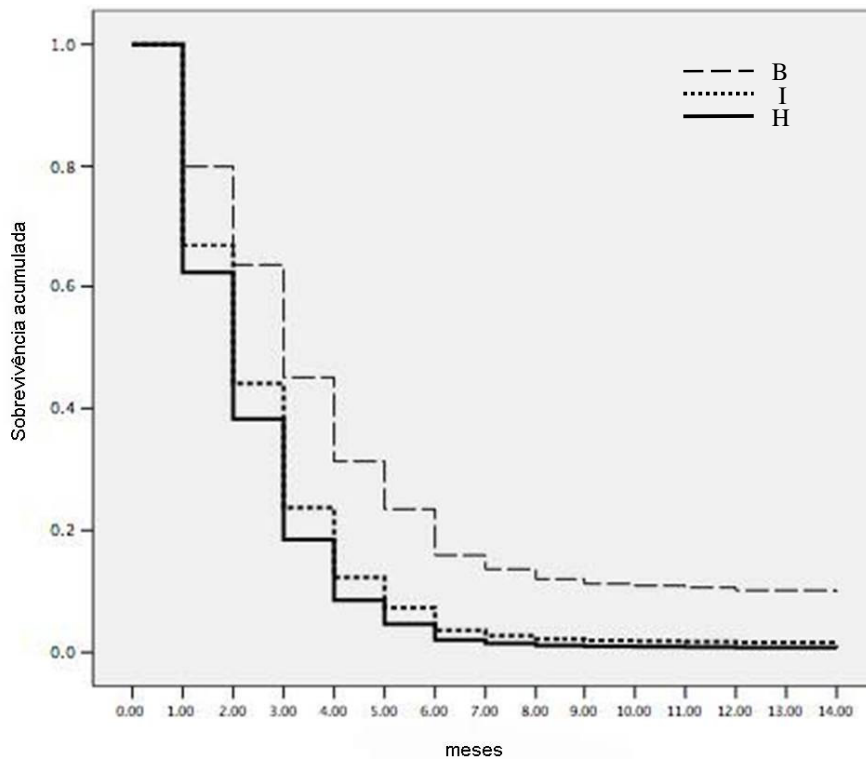


Figura 7 - Curva de sobrevivência acumulada no período do experimento em cada habitat. As curvas das bordas de mata (B), ilhas de nucleação (I) e matrizes herbáceas (H) mostram diferenças significativas entre si ($p < 0,01$).

A borda de mata foi o hábitat com maior sobrevivência final, conforme o esperado, uma vez que *Myrcia palustris* é uma espécie florestal. Ocorre uma tendência geral de maior sobrevivência em habitats de floresta (B), ou embaixo das árvores e arbustos jovens e adultos (I) do que em áreas abertas (H). Esta situação é semelhante aquela encontrada em outros estudos, onde foram avaliadas as diferenças nas taxas de sobrevivências de plântulas de árvores em diferentes habitats presentes em mosaicos de florestas e áreas abertas (Li *et al.*, 1996; Li & Wilson, 2002; Germino *et al.*, 2002; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; Pons & Pausa, 2006). Porém, para outras espécies lenhosas, a sobrevivência pode ser maior em habitats abertos do que florestais (López-Barrera *et al.*, 2006). Em habitats mais sombreados, a disponibilidade de nitrogênio, assim como a taxa de crescimento devem afetar a sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas de forma positiva (Walters & Reich, 2000) ou negativa (Climent *et al.*, 2006). Outro fator crucial, é a presença de plantas facilitadoras, aqui representadas nos habitats I, que facilitam o estabelecimento de plântulas de espécies lenhosas (Uhl, 1987; Weiltzin & McPherson, 1999; Carter & Fredericksen, in press). Também parecem ser determinantes as interações referentes à qualidade da vizinhança (Geroge & Bazzaz, 1999; Massey *et al.*, 2006), já que gramíneas são competidores mais eficazes do que árvores na utilização de nutrientes e água disponíveis no solo (Peltzer & Köchy, 2001). Isto faz com que as quantidades de nitrogênio, carbono e fósforo estejam mais disponíveis no solo logo abaixo das plantas facilitadoras, onde há menor abundância de ervas, do que na matriz gramíneo-herbácea (Weiltzin & McPherson, 1999). Estas diferenças são marcantes entre os habitats sombreados (B e I) e habitats abertos (H), até o limite de não ter havido nenhum sobrevivente em H, bem próximo à situação encontrada por Holl (2002) na matriz de gramíneas desprovida de árvore/arbusto. Já entre os habitats B e I, a maior sobrevivência no primeiro caso, assim como o comportamento da curva de sobrevivência (Figura 7) deste habitat, mostram que I apresenta uma condição intermediária entre B e H em relação aos agentes seletivos. É sempre importante lembrar que as diferenças nas taxas de sobrevivência encontradas entre os habitats do presente estudo estão vinculadas à forte seca do verão 2004-2005.

Em todos os habitats, as curvas de sobrevivência apresentaram um padrão em “J” invertido típico para árvores de florestas (Barbour *et al.*, 1998). Isto quer dizer as chances de sobrevivência decaem exponencialmente com a diminuição da idade, principalmente nos anos de seca severa.

Causas de morte em plântulas

Talvez a melhor maneira de explicar as diferenças nas curvas de sobrevivência entre os habitats B, I e H seja através das taxas de mortalidade acumuladas (*M*) por causa de morte das plântulas. Este cenário mostrou que forças seletivas distintas operam em cada um dos habitats (Tabela 1).

Tabela 1 - Taxas de mortalidade totais acumuladas (M) por hábitat, suas significâncias ($p < 0,01$) e seus resíduos ajustados no através distribuição χ^2 e % de contribuição de cada hábitat na causa de morte em cada categoria.

Hábitats	Invertebrado	Vertebrado	Seca/Doença	Fogo	Humana	Desaparecida
Bordas						
Ni (414)						
M	0,005 ^a	0,021 ^a	0,898 ^a	0 ^a	0,005	0,067
Res. Ajust.	-3,4	-11,2	13	-5	-0,2	1,5
% por causa	5,7	3,8	45,9	0	28,6	41,4
Ilhas						
Ni (416)						
M	0,017 ^a	0,346 ^b	0,541 ^b	0,052 ^a	0,012	0,037
Res. Ajust.	5,2	6,6	-4,5	-5,8	2,1	-1,4
% por causa	20	51,5	29,7	31,8	71,4	25,9
Herbáceas						
Ni (386)						
M	0,067 ^b	0,306 ^b	0,461 ^b	0,117 ^b	0	0,049
Res. Ajust.	-1,8	4,5	-8,4	6,2	-1,9	-0,1
% por causa	74,3	44,7	24,4	68,2	0	32,8

A morte por invertebrado foi baixa em todos os hábitats ($< 7\%$), apesar de ser significativamente maior ($p < 0,01$) nas plântulas em H do que em I e B. Apesar da importância desta força seletiva em outros locais (George & Bazzaz, 1999; Arrieta & Suarez, 2005; Land & Rieske, 2006; Massey *et al.*, 2006), a herbivoria por invertebrado parece não ser determinante no estabelecimento das plântulas no presente estudo. Entre os invertebrados, formigas são os suspeitos mais prováveis (Forneck, com pes.). Talvez esta interação biótica possa ser mais importante na seleção de indivíduos de outro estágio ontogenético (Boeges & Marquis, 2005). Já a herbivoria por vertebrado mostrou-se significativamente maior ($p < 0,01$) nos ambientes mais abertos, como H e I. Tal resultado revela a influência da fauna de vertebrados na sobrevivência de plântulas de árvores em ambientes abertos (recurso mais escasso), alternado os padrões de cobertura vegetal da paisagem (Teich *et al.*, 2005; Tiver & Kiermeier, 2006; Sankey *et al.*, 2006). Por outro lado, a menor mortalidade de plântulas por vertebrado em B, indica a importância da estrutura do hábitat na defesa contra herbívoros (Smit *et al.*, 2006). É provável que a principal espécie de herbívoro causadora desta padrão nos dois hábitats (I e H) seja exclusivo dos hábitats abertos. Um dos principais suspeitos são os roedores gênero *Oligoryzomys*, nativos na área de estudo (Penter, 2004). Ainda que a grande maioria dos estudos com herbivoria de vertebrados seja em relação a grandes e médios mamíferos (Teich *et al.*, 2005; Tiver & Kiermeier, 2006; Sankey *et al.*, 2006; Gutiérrez *et al.*, 2007; Carter & Fredericksen; no prelo), pequenos roedores vêm sendo descritos como agentes importantes na seleção de plântulas (Gutiérrez *et al.*, 1997; Sato, 2000). As mortes causadas por

seca/doença foram mais determinantes para as plântulas em B, do que em I e em H. É muito provável que a maioria destas tenha morrido pela ausência de precipitação entre os meses de dezembro e fevereiro, ainda que a importância das doenças não possa ser ignorada (Augsburger, 1984; DeLong *et al.*, 2005). Este resultado ressalta a importância da seca sobre os indivíduos de ambientes mais sombreados (Brown, 1993; Climent *et al.*, 2006). Nos habitats I e H, que também obtiveram altas taxas de mortalidade por seca/doença, esta causa pode ter sido subestimada pela morte precoce por herbivoria (principalmente vertebrado) e fogo. Por último, o fogo foi mais decisivo na mortalidade em H, do que em I e B. Este resultado já era esperado, pois este agente seletivo é bastante frequente nas formações abertas do morro Santana (Müller *et al.*, in press). Este agente seleciona as plântulas resilientes capazes de se estabelecer na matriz herbácea logo após a ação do fogo (Ne'eman *et al.*, 1999; Gleadow & Narayan, 2007). Tal mecanismo pode ser explicado pela maior probabilidade de espécies lenhosas se estabelecerem nos habitats descobertos após as queimadas (Overbeck *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2005). A exclusão ou diminuição da frequência e intensidade de fogo provocam um aumento no estabelecimento de plântulas de espécies lenhosas (Norman & Taylor, 2005; Gleadow & Narayan, 2007). Contudo, é importante ressaltar que a seca ocorrida causou a falta de floração e frutificação de muitos indivíduos de *M. palustris* no morro Santana (Forneck, com. pes.). Este fenômeno, decorrente da seca, acaba por comprometer o estabelecimento de novas plântulas após as queimadas de verão, interferindo na resiliência do sistema. As demais causas de morte de plântulas (ação física humana e desaparecidas) não apresentaram diferenças entre os habitats conforme o esperado (Goldsmith *et al.*, 2006).

CONCLUSÕES

Após um ano de experimento, os resultados obtidos contribuem para o entendimento da dinâmica do avanço florestal, mediado pela *Myrcia palustris*, no mosaico natural de áreas abertas (savanas) e florestas em períodos de seca. Tal conclusão segue dos seguintes resultados:

1. Mesmo em anos de seca severa, habitats mais sombreados no mosaico permitem a sobrevivência de algumas de plântulas de *M. palustris*, dando continuidade ao processo de avanço florestal em agrupamentos lenhosos, seja em bordas de mata ou ilhas de nucleação florestal.

2. A disponibilidade de água em todos os ambientes geomorfológicos e habitats é o parâmetro mais importante no sucesso de estabelecimento de plântulas de *M. palustris* e, portanto, determinante da intensidade do avanço florestal sobre áreas abertas.

3. Os ambientes geomorfológicos norte e sul apresentam habitats de borda de mata, de ilhas de nucleação florestal e de matriz herbácea mais adequados ao estabelecimento de plântulas de *Myrcia palustris* do que os habitats presentes no topo.

4. A expansão da floresta sobre áreas abertas é mais intensa na borda de mata do que nas ilhas de nucleação florestal no anos de severa seca. A seca, aliada ao fogo, impedem este avanço sobre a matriz herbácea.

5. As causas de morte de plântulas de *Myrcia palustris* diferem significativamente entre os habitats. Morrem mais plântulas por herbivoria de invertebrados na matriz herbácea, por herbivoria de vertebrados na matriz herbácea e ilha de nucleação florestal, por seca/doença nas bordas de mata e por fogo na matriz herbácea.

AGRADECIMENTOS

Este estudo é parte integrante do projeto PROBRAL 135/01 apoiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e pelo Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD), ligado ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Universidade Federal do Rio Grande de Sul (UFRGS). Os autores agradecem à Segurança do Campus do Vale de UFRGS que sempre acompanhou as atividades de campo. Agradecimentos especiais aos professores Elemar Cassol, da Faculdade de Agronomia e à Sídia M. Callegari-Jacques, do Instituto de Biociências, em ambos os casos, pela ajuda na análise e interpretação dos dados, às colegas Marisa Azzolin e Ana Paula pelo auxílio na manutenção dos experimentos.

REFERÊNCIAS

- Alvarez-Buylla, E.R., Martinez-Ramos, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 80: 275-290
- Archer, S., Scifres, C. & Bassham, C.R. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs*, 58: 111-127.
- Archer, S. 1990. Development and stability of grass/woody mosaic in a subtropical savanna parkland, Texas, U.S.A. *Journal of biogeography*, 17: 453-462.
- Archer, S. 1995. Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience*, 2: 83-98.
- Arrieta, S., Suárez, F. 2005. Spatial patterns of seedling emergence and survival as a critical phase in holly (*Ilex aquifolium* L.) woodland recruitment in Central Spain. *Forest Ecology and Management*, 205: 267-282.

- Ashton, M.S., Singhakumara, B.M.P, Gamage, H.K. 2006. Interaction between light and drought affect performance of Asian tropical tree species that have differing topographic affinities. *Forest Ecology and Management*, 221: 42-51.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology*, 65: 1705-17012.
- Auken, O.W., Jackson, J.T., Jurena, P.N. 2004. Survival and growth of *Juniperus* seedlings in *Juniperus* woodlands. *Plant Ecology*, 175: 245–257.
- Backes, P.R.; Irgang, B. 2002. *Árvores do Sul: guia de identificação e interesse ecológico*. Porto Alegre, RS. Clube da Árvore e Instituto Souza Cruz. 1a Edição. 326p.
- Baraloto, C., Forget, P.-M., Goldberg, D.E. 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology*, 93: 1156–1166.
- Barbour, M.G., Burk, J.H., Pitts, W.D., Gilliam, F.S., Schwartz, M.W. 1998. Chapter 4 - Population structure and plant demography. In: *Terrestrial plant ecology* (eds. Barbour, M.G., Burk, J.H., Pitts, W.D., Gilliam, F.S., Schwartz, M.W.). pp. 57-87. Benjamin/Cummings, California. 3rd ed. 649p.
- Blasco, F. 1983. The transition from open forest to savanna in continental southeast Asia. *Tropical Savannas* (ed. Bourlière, F.), pp. 167-181. Elsevier, Amsterdam. 730 p.
- Boege, K., Marquis, R.J. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 441-448.
- Bond, W.J.; Midgley, G.F. & Woodward, F.L. 2003. What controls South African Vegetation - climate or fire? *South African Journal of Botany*, 69: 1-13.
- Brack, P., Rodrigues, R.S., Sobral, M. & Leite, S.L.C. 1998. Árvores e arbustos na vegetação natural de Porto Alegre, no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*, sér. bot., 51: 137-166.
- Brown, N.D., Withmore, T.C. 1993. Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? *Philosophical Transactions Royal Society series B*, 335: 369-378.
- Bunker, D.E, Carson, W.P. 2005. Drought stress and tropical forest woody seedling: effect on community structure and composition. *Journal of Ecology*, 93: 794-806.
- Cabral, A.C., De Miguel, J.M., Rescia, A.J., Schimitz, M.F. & Pineda, F.D. 2003. Schrub encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science*, 14: 145-152.
- Carter, W.K., Fredericksen, T.S. in press. Tree seedling and sapling density and deer browsing incidence on recently logged and mature non-industrial private forestlands in Virginia, USA. *Forest ans Ecology Management*.
- Clarck D. A. & Clark, D. B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist*, 124: 769-788.

- Clark, D.B., Clark, D.A., Rich, P.M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by sapling of nine tree species in neotropical rainforest. *Biotropica*, 24: 397-407.
- Climont, J.M., Aranda, I., Alonso, J., Pardos, J.A., Gil, L. 2006. Developmental constraints limit the response of Canary Island pine seedlings to combined shade and drought. *Forest and Ecology Management*, 231: 164-168.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Boer, P.J. and Gradwell, G. (eds.) *Dynamics of populations*. PUDOC. Wageningen.
- Dalling, J.W., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Hubbell, S.P. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Ecology*, 90: 714-727.
- DeLong, D.L., Simard, S.W., Comeau, P.G., Dykstra, P.R., Mitchell, S.J. 2005. Survival and growth response of seedlings in root disease infected partial cuts in the Interior Cedar Hemlock zone of southeastern British Columbia. *Forest and Ecology Management*, 206: 365-379.
- Duarte, L., Santos, M.D., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2006. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology*, 5: 520-528.
- Duncan, R.S. & Duncan, V.E. 2000. Forest succession and distance from forest edge in an afro-tropical grassland. *Biotropica*, 32: 33-41.
- Felfili, J.M., Hilgert, L.F., Franco, A.C., Sousa-Silva, J.C., Resende, A.V., Nogueira, M.V.P. 1999. Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 22: 297-301.
- Forneck, E.D., Müller, S.C., Porto, M.L. & Pfoadenhauer, J. 2003. Composição, distribuição e estratégias de dispersão das espécies lenhosas em manchas insulares florestais nos campos do morro Santana, Porto Alegre, RS. Brasil. *VI Congresso de Ecologia do Brasil - Anais de trabalhos* (eds. Claudino-Sales, V., Tonini, I.M. e Dantas, E.W.C.), pp. 101-103. Editora da Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil.
- Gaiotto, F.A., Grattapaglia, D., Vencovsky, R. 2003. Genetic Structure, Mating System, and Long-Distance Gene Flow in Heart of Palm (*Euterpe edulis* Mart.). *Journal of Heredity*, 94: 399-406.
- George, L.O., Bazzaz, F.A. 1999. The Fern Understory as an Ecological Filter: Growth and Survival of Canopy-Tree Seedlings. *Ecology*, 80: 846-856.
- Germino, M. J., Smith, W.K., Resor, A.C. 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology*, 162: 157-168.
- Giardina, C.P., Rhoades, C.C. 2001. Clear cutting and burning affect nitrogen supply, phosphorus fractions and seedling growth in soils from a Wyoming lodgepole pine forest. *Forest and Ecology Management*, 140: 19-28.

- Gilbert, G.S., Harms, K.E., Hamill, D.N., Hubbell, S.P. 2001. Effects of seedling size, *El Niño* drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panamá. *Oecologia*, 127: 509-516.
- Gleadow, R.M, Narayan, I. 2007. Temperature thresholds for germination and survival of *Pittosporum undulatum*: implications for management by fire. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8: 131-140.
- Goldsmith, G.R., Comita, L.S., Morefield, L.L., Condit, R., Hubbell, S.P. 2006. Long-term research impacts on seedling community structure and composition in a permanent forest plot. *Forest Ecology and Management*, 234: 34-39.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J.M., Zamora, R. 2005. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology*, 93: 1194–1202.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P. & Laborde, J. 1992. Floristic Composition and Structure of Vegetation under Isolated Trees in Neotropical Pastures. *Journal of Vegetation Science*, 3: 655-664.
- Gutiérrez, J.R., Holmgren, M., Manrique, R., Squeo, F.A. 2007. Reduced herbivore pressure under rainy ENSO conditions could facilitate dryland reforestation. *Journal of Arid Environments*, 68: 322-330.
- Gworek, J.R., Wall, S.B.V., Brussard, P.F. 2007. Changes in biotic interactions and climate determine recruitment of Jeffrey pine along an elevation gradient. *Forest Ecology and Management*, 239: 57-68.
- Holl, K.D. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Ecology*, 90: 179–187.
- Hood, L.A., Swaine, M.D., Mason, P.A. 2004. The influence of spatial patterns of damping-off disease and arbuscular mycorrhizal colonization on tree seedling establishment in Ghanaian tropical forest soil. *Journal of Ecology*, 92: 816–823.
- Horton, J.L., Clark, J.L. 2001. Water table decline alters growth and survival of *Salix gooddingii* and *Tamarix chinensis* seedlings. *Forest Ecology and Management*, 140: 239-247.
- Houle, G. 1991. Regenerative traits of tree species in a deciduous forest of northeastern North America. *Holarct Ecology*, 14: 142-151.
- Howe, H.F., Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- Ida, H., Nakagoshi, N. 1996. Gnawing damage by rodents to the seedlings of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in a temperate Sasa grassland-deciduous forest series in southwestern Japan. *Ecological Research*, 11: 97-103.

- Illenseer, R., Paulilo, M.T.S. 2002. Crescimento e eficiência na utilização de nutrientes em plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. sob dois níveis de irradiância, nitrogênio e fósforo. *Acta Botanica Brasílica*, 16: 385-394.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of trees species in tropical forests. *American Naturalist*, 104: 501-528.
- Jones, R.H. & Sharitz, R.R. 1998. Survival and growth of woody plant seedlings in the understory of foodplain forests in South Carolina. *Journal of Ecology*, 86: 574-587.
- Land, A.D., Rieske, L.K. 2006. Interactions among prescribed fire, herbivore pressure and shortleaf pine (*Pinus echinata*) regeneration following southern pine beetle (*Dendroctonus frontalis*) mortality. *Forest Ecology and Management*, 235: 260-269.
- League, K., Veblen, T. 2006. Climatic variability and episodic *Pinus ponderosa* establishment along the forest-grassland ecotones of Colorado. *Forest Ecology and Management*, 228: 98-107.
- Li, M., Lieberman, M; Lieberman, D. 1996. Seedling demography in undisturbed tropical wet forest in Costa Rica. In: Swaine, M. D. (eds.) *The ecology of tropical forest tree seedlings*, pp. 285-314. UNESCO, Paris & Parthenon Publishing Group, Carnforth-NewYork.
- Li, X., Wilson, S.D. 1998. Facilitation among woody plants establishing in an old field. *Ecology*, 79: 2694-2705.
- Lieberman, D. 1996. Demography of tropical tree seedlings: a review. In: Swaine, M. D. (eds.) *The ecology of tropical forest tree seedlings*, pp. 131-138. UNESCO, Paris & Parthenon Publishing Group, Carnforth-NewYork.
- Lindman, C.A.M. 1906. *A vegetação no Rio Grande do Sul*. 1a Edição. Editora Universal, Porto Alegre, RS, Brasil. 377p.
- Livi, F.P. 1998. Elementos do clima: o contraste de tempos frios e quentes. *Atlas Ambiental de Porto Alegre* (ed. R. Menegat, M.L. Porto, C.C. Carraro e L.A.D. Fernandes). Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Prefeitura Municipal de Porto Alegre e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Porto Alegre, RS, Brasil.
- López-Barrera, F., Mansonb, R.H., González-Espinosa, M., Newtond, A.C. 2006. Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along forest–edge–exterior gradients. *Forest Ecology and Management*, 225: 234-244.
- Malanson, G. P. 1997. Effects of feedback and seed rain on ecotone patterns. *Landscape Ecology*, 12: 27-38.
- Mantovani, W. 2003. Ecologia da Floresta Pluvial Atlântica. In: Claudino-Sales, V. (eds.) *Ecossistemas brasileiros: manejo e conservação*, pp. 254-265. Expressão Gráfica e Editora, Fortaleza, CE, Brasil.

- Marcos, C.S., Matos, D.M.S. 2003. Estrutura de populações de palmitreiro (*Euterpe edulis* Mart.) em áreas com diferentes graus de impactação na floresta da Tijuca, RJ. *Floresta e Ambiente*, 10: 27-37.
- Massey, F.P., Massey, K., Press, .C., Hartley, S.E. 2006. Neighbourhood composition determines growth, architecture and herbivory in tropical rain forest tree seedlings. *Journal of Ecology*, 94: 646-655.
- Matos, D.M.S., Watkinson, A.R. 1998. The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in southeastern Brazil. *Biotropica*, 30: 595-603.
- Medeiros, M.B., Miranda, H.S. 2005. Mortalidade pós-fogo em espécies lenhosas de campo sujo submetido a três queimadas prescritas anuais. *Acta Botanica Brasilica*, 19: 493-500.
- Moles, A.T., Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 92: 372-383.
- Moura, S.; Rueda, J.R.J. 1998. Solos: a fina camada que sustenta a vida. In: *Atlas Ambiental de Porto Alegre* (ed. R. Menegat, M.L. Porto, C.C. Carraro e L.A.D. Fernandes), pp. 43-46. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Prefeitura Municipal de Porto Alegre e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Porto Alegre, RS, Brasil.
- Myers, J.A., Kitajima, K. 2007. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 95: 383-395.
- Nakazono, E.M., Costa, M.C.da, Futatsugi, K., Paulilo, M.T.S. 2001. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. *Revista Brasileira de Botânica*, 24: 173-179.
- Ne'eman, G., Fotheringham, C.J., Keeley, J.E. Patch to landscape patterns in post fire recruitment of a serotinous conifer. *Plant Ecology*, 145: 235-242.
- Nimmer, E. 1990. Clima. In: *Geografia do Brasil: Região Sul* (ed. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística), pp. 151-187. Volume 2. IBGE. Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Norman, S.P., Taylor, A.H. 2005. Pine forest expansion along a forest-meadow ecotone in northeastern California, USA. *Forest Ecology and Management*, 215: 51-68.
- Oliveira, J.M. & Pillar, V.D. 2004. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Aruacaria forest between 1974 and 1999 in southern Brazil. *Community Ecology*, 5(2), 197-202.
- Onguene, N.A, Kuyper, T.W. 2005. Growth response of three native timber species to soils with different arbuscular mycorrhizal inoculum potentials in South Cameroon. . *Forest Ecology and Management*, 210: 283-290.
- Osunkoya, O.O., Ash, J.E., Hopkins, M.S. 1993. Growth of tree seedlings in tropical rain forests of Queensland, Australia. *Ecology*, 9: 1-18.
- Ouborg, N.J., Piquot, Y., Van Groenendael, J. M. 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology*, 87: 551-568.

- Overbeck, G., Müller, S.C., Pillar, V.D. & Pfadenhauer, J. 2006. Floristic composition, environmental variation and species distribution patterns in burned grassland in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66: 1073-1090.
- Paquette, A., Bouchard, A., Cogliastro, A. 2007. Morphological plasticity in seedlings of three deciduous species under shelterwood under-planting management does not correspond to shade tolerance ranks. *Forest Ecology and Management*, 241: 278-287.
- Peltzer, D.A., Köchy, M. 2001. Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology*, 89: 519-527.
- Penter, C. 2004. *Inventariamento rápido da fauna de mamíferos do Morro Santana, Porto Alegre, RS*. Dissertação de Bacharelado, não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Pillar, V.D. & Quadros, F.L.F. 1997. Grassland-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses*, 12: 119-126.
- Pillar, V.D. 2003. Dinâmica de expansão florestal em mosaicos de floresta e campo no sul do Brasil. *Ecossistemas brasileiros: manejo e conservação*. (ed. V. Claudino-Sales), pp 209-215. Expressão Gráfica e Editora, Fortaleza, CE, Brasil.
- Pizo, M.A. 2003. Padrão de deposição de sementes e sobrevivência de sementes e plântulas de duas espécies de Myrtaceae na Mata Atlântica. *Revista Brasileira de Botânica*, 26: 371-377.
- Pons, J., Pausas, J.G. 2006. Oak regeneration in heterogeneous landscapes: The case of fragmented *Quercus suber* forests in the eastern Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 231: 196-204.
- Porto, M. L. 1998. As formações vegetais: evolução e dinâmica da conquista. In: *Atlas Ambiental de Porto Alegre* (ed. R. Menegat, M.L. Porto, C.C. Carraro e L.A.D. Fernandes), pp. 47-58. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Prefeitura Municipal de Porto Alegre e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Porto Alegre, RS, Brasil.
- Poorter, L., van de Plassche, M., Willems, S., Boot, G.A. 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology*, 6: 746-754.
- Press, M.C.; Brown, N.D.; Barker, M.G., Zipperlen, S.W. 1996. Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings. In: Swaine, M. D. (eds.) *The ecology of tropical forest tree seedlings*, pp. 41-58. UNESCO, Paris & Parthenon Publishing Group, Carnforth-New York.
- Pulido, F.J. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 5-15.

- Puyravaud, J.-P., Dufour, C. & Subramanian A. 2003. Rain forest expansion mediated by successional processes in vegetation thickets in the Western Ghats of India. *Journal of Biogeography*, 30: 1067-1080.
- Rambo, B. 1994. *A fisionomia do Rio Grande do Sul*. 3ª edição. Editora da Universidade do Vale do Rio dos Sinos. São Leopoldo, RS, Brasil. 481p.
- Sáenz-Romero, C., Guzmán-Reyna, R.R., Rehfeldt, G.E. 2006. Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 229: 340-350.
- Sankey, T.T., Montagne, C., Graumlich, L., Lawrence, R., Nielsen, J. 2006. Lower forest-grassland ecotones and 20th Century livestock herbivory effects in northern Mongolia. *Forest Ecology and Management*, 233: 36-44.
- Sato, T. 2000. Effects of rodent gnawing on the survival of current-year seedlings of *Quercus crispula*. *Ecological Research*, 15: 335-344.
- Scholes, R.J. & Archer, S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review Ecology and Systematics*, 28: 517-544.
- Smit, C., Gusberti, M., Müller-Schärer, H. 2006. Safe for saplings; safe for seeds? *Forest Ecology and Management*, 237: 471-477.
- Sobral, M. 2003. *A família das Myrtaceae no Rio Grande do Sul*. 1a. Edição. Editora Unisinos. 215p.
- Stevenson, P.R. in press. A test of the escape and colonization hypotheses for zoochorous tree species in a Western Amazonian forest. *Plant Ecology*.
- Teich, I., Cingolani, A.M., Renison, D., Hensen, I., Giorgis, M.A. 2005. Do domestic herbivores retard *Polylepis australis* Bitt. woodland recovery in the mountains of Córdoba, Argentina? *Forest Ecology and Management*, 219: 229-241.
- Tennakkon, T., Heiskanen, J., Korkama, T. 2005. Dynamics of ectomycorrhizal fungi and growth of Norway spruce seedlings after planting on a mounded forest clearcut. *Forest Ecology and Management*, 213: 243-252.
- Tiver, F., Kiermeier, A. 2006. Survivorship of seedlings of false sandalwood (*Myoporum platycarpum*) in the chenopod rangelands grazed by sheep, kangaroos and rabbits at Whyalla, South Australia. *Austral Ecology*, 31: 376-387.
- Turner, I.M. 1990. Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest. *Biotropica*, 22: 146-154.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75: 377-407.

- Vargas-Rodriguez, Y.L., Vázquez-García, J.A., Williamson, G.B. 2005. Environmental correlates of tree and seedling–sapling distributions in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, 180: 134.
- Walters, M.B., Reich, P. 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology*, 81: 1887-1901.
- Wang, G.G., Lear, D.A., Bauerle, W.L. 2005. Effects of prescribed fires on first-year establishment of white oak (*Quercus alba* L.) seedlings in the Upper Piedmont of South Carolina, USA. *Forest Ecology and Management*, 213: 328-337.
- Weiltzin, J.F. & McPherson, G.R. 1999. Facilitation of conspecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. *Ecological Monographs*, 69: 513-534.
- Withmore, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further studies. In: Swaine, M. D. (eds.) *The ecology of tropical forest tree seedlings*, pp. 3-39. UNESCO, Paris & Parthenon Publishing Group, Carnforth-New York.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O avanço florestal sob a forma de ilhas de nucleação florestal no morro Santana é mediado, preferencialmente, por espécies lenhosas florestais. Este padrão agregado, também encontrado em outras savanas, está vinculado às condições abióticas preponderantes nos diferentes ambientes geomorfológicos deste morro.

O padrão florístico encontrado na encosta norte é diferente daquele encontrado no sul e no topo. Estas diferenças são resultantes dos tipos de formações florestais (fonte) existentes no norte em relação aos outros dois ambientes (sul e topo). Tal hipótese justifica-se pelo fato de que as unidades amostrais estabelecidas nas bordas de mata dos três ambientes diferiram da mesma maneira que aquelas estabelecidas nas ilhas de nucleação florestal. Este resultado já era esperado, pois a fonte mais provável de sementes para as ilhas são as bordas de matas. Este resultado também pode ser explicado pela condição de dispersão destas espécies: tanto nas bordas quanto nas ilhas, a maioria das espécies apresentou dispersão zoocórica e tal tipo de dispersão é conhecido por determinar um padrão direcionado das sementes na matriz da paisagem.

Um vez alcançados, através dos dispersores das sementes, os sítios seguros de deposição, as plântulas têm suas chances de sobrevivências aumentadas, quando comparadas a outros habitats da matriz. Este sítios são caracterizados, primeiramente, pela presença de matações que destacam-se sobre a matriz herbácea. Nestes sítios, a sombra provocada pelos matações aumenta e umidade local e diminui a quantidade de luz que incide sobre o solo. Como consequência, há uma diminuição da cobertura de gramíneas e outras ervas – o que diminui a intensidade do fogo, devido à falta de biomassa comburente. A conjunção destes vários fatores aumenta, significativamente, as chances de sobrevivência das plântulas de espécies lenhosas.

Na medida em que novas plântulas alcançam estas ilhas e se desenvolvem, há uma melhora nas qualidades bióticas e abióticas. O aumento destas qualidades permite a chegada de outras espécies mais exigentes da floresta, tornando as ilhas mais desenvolvidas bastante semelhantes às bordas de mata. Este fato é corroborado, em parte, pelas diferenças florísticas encontradas entre as ilhas menos desenvolvidas (menor área de cobertura) e as ilhas mais desenvolvidas (maior área de cobertura). Por outro lado, a similaridade florística entre as bordas de mata e as ilhas mais desenvolvidas também indica a melhora na qualidade do habitat para espécies florestais. Isto quer dizer que o aumento da área de cobertura das ilhas coincide com o aumento da riqueza e diversidade de espécies florestais. Já o aumento do número de indivíduos proporciona um aumento da riqueza. Este padrão parece indicar um sistema de retroalimentação positiva, no qual a chegada de novos indivíduos aumenta as chances de estabelecimento de novas espécies mais exigentes.

A partir das ilhas menos desenvolvidas, é possível elencar as espécies identificadas como facilitadoras deste processo no morro Santana: *Maytenus cassineformis*, *Matayba elaeagnoides*, *Symplocos uniflora* e *Myrciaria cuspidata* e *Myrcia palustris*. Os indivíduos destas espécies qualificam o micro-habitat para a chegada de espécies mais exigentes, como *Allophylus edulis*, *Guapira opposita*, *Eugenia uruguayensis*, *Myrciaria cuspidata*, *Ocotea pulchella*, *Psychotria carthagenensis*, *Casearia sylvestris* e *Daphnopsis racemosa*. O estabelecimento das facilitadoras, além de aumentar a qualidade físicas do ambiente para as espécies mais exigentes, também melhora a qualidade química (disponibilidade de nitrogênio), e biológica, dificultando a entrada herbívoros dos ambientes campestres, como formigas e roedores.

Entre os fatores que determinam a capacidade das plântulas de espécies lenhosas florestais (experimentos com *M. palustris*) de estabelecer-se nos diferentes habitats estão a disponibilidade de água, o fogo e a herbivoria, tanto de vertebrados quanto de invertebrados. Independente da qualidade ou localização dos habitats, a quantidade de chuvas é o parâmetro fundamental nas chances de sobrevivência de plântulas em anos de seca severa. Talvez em anos de condições normais de chuva, os agentes seletivos biótico sejam mais determinantes na sobrevivência.

Em relação aos ambientes geomorfológicos, as diferenças de comportamento nas curvas de sobrevivência das plântulas do norte e do sul, comparadas com a do topo, indicam que a seleção natural sobre as plântulas desta espécie estabelecidas no topo é maior do que nas demais localidades do morro Santana. É provável que esta maior intensidade seletiva no topo esteja relacionada com fatores biológicos, uma vez que a mortalidade de plântulas por herbívoros vertebrados foi superior, tanto na matriz herbácea quanto na ilha de nucleação florestal.

Outra diferença importante é a maior sobrevivência final do experimento no norte do que no topo e no sul. Este resultado difere do esperado, pois a encosta norte sofre maior insolação e, portanto, apresenta maior déficit hídrico, ainda mais no período de seca severa. Uma possível explicação para este fato pode estar na procedência das sementes utilizadas no experimento: duas das três matrizes estavam na encosta norte. Se assim for, estes resultados sugerem a formação de ecótipos entre as populações de *M. palustris* no morro Santana.

No que diz respeito aos habitats, a ausência de sobreviventes na matriz herbácea após o primeiro ano de vida das plântulas foi consequência direta da seca (ou doença), do fogo e da herbivoria, tanto de vertebrados (roedores) quanto de invertebrados (formigas). Neste habitat, com exceção da encosta sul, as plântulas que não haviam sido atacadas por herbívoros e ainda resistiam ao forte déficit hídrico foram eliminadas por dois eventos de fogo: um no final de dezembro e outro no final de janeiro. Contudo, na encosta sul, onde o fogo não alcançou a matriz que continha as plântulas, os últimos sobreviventes foram eliminados pela seca. Desta forma, fica evidente que, em anos de seca severa, não há a colonização de *Myrcia paulistris* na matriz campestre.

Esta situação pode ser alterada em anos de chuva abundante, pois são encontrados indivíduos adultos isolados na matriz campestre da encosta norte. Cabe ressaltar que o fogo é bastante freqüente nas matriz herbácea do morro Santana, o que deve comprometer o estabelecimento das plântulas, mesmo nos anos de precipitação normal. Nestes anos, é razoável supor que o fogo seja menos intenso e menos abrangente do que o registrado no período do experimento, possibilitando a sobrevivência de alguns indivíduos.

Os outros dois hábitats, ilhas de nucleação florestal e bordas de mata, apresentaram maiores chances de sobrevivência das plântulas de *M. palustris*. Entre estes dois, as bordas de mata configuram um hábitat mais seguro do que as ilhas de nucleação florestal. Enquanto a seca e a herbivoria por vertebrados são decisivas nas chances de sobrevivência das plântulas nas ilhas, nas bordas de mata a grande mortalidade foi causada apenas pela seca. É possível que, em anos de precipitação normal, a mortalidade das plântulas diminua mais nas bordas do que nas ilhas, ainda que a severidade da seca possa ter mascarado o efeito da herbivoria neste hábitat.

Por fim, pode-se concluir que o avanço da floresta sobre a matriz herbácea é um fenômeno vinculado à natureza florística das matas adjacentes. Na matriz da paisagem, há diversos hábitats potencialmente disponíveis que modificam as chances de sobrevivência de plântulas e, portanto, contribuem de formas diferentes para a dinâmica de comunidades e populações vegetais de espécies lenhosas. Entre os hábitats, a matriz herbácea é o hábitat mais inóspito para plântulas destas espécies e a borda da mata o mais adequado. As ilhas apresentam uma condição intermediária entre os dois primeiros hábitats, sendo as mais desenvolvidas bastante semelhantes às bordas. Os mecanismos que retardam esta dinâmica são, em ordem de importância, a disponibilidade de água (em todos os hábitats), o herbivoria por vertebrado (nas ilhas e matriz herbácea), o fogo (na matriz herbácea) e, por último, a herbivoria por invertebrado (na matriz herbácea).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS (Introdução geral)

- Archer, S., Scifres, C. & Bassham, C.R. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs*, 58: 111-127.
- Archer, S. 1990. Development and stability of grass/woody mosaic in a subtropical savanna parkland, Texas, U.S.A. *Journal of biogeography*, 17: 453-462.
- Archer, S. 1995. Tree-grass dynamics in a Prosopis-thornscrub savanna parkland: reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience*, 2: 83-98.
- Austin, M.P., Williams, O.B., Belbin, L. Grassland dynamics under sheep grazing in an Australian Mediterranean type climate. *Plant ecology*, 46-47: 201-211.
- Backes, P.R.; Irgang, B. 2002. *Árvores do Sul: guia de identificação e interesse ecológico*. Porto Alegre, RS. Clube da Árvore e Instituto Souza Cruz. 1ª Edição. 326p.
- Behling, H., Pillar, V.D., Orlóci, L. & Bauermann, S.G. 2004. Late quaternary Araucaria forest, grassland (Campos), fire and climate dynamics, studied by high-resolution pollen, charcoal and multivariate analysis of the Cambará do Sul core in southern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203: 207-297.
- Bell, R.H.V. 1982. The effect of soil nutrient availability on community structure in African ecosystems. *Ecological Studies (42) - Ecology of Tropical Savannas* (eds. Huntley, B.J. and Walker, B.H.), pp. 193-216.
- Blasco, F. 1983. The transition from open forest to savanna in continental southeast Asia. *Tropical Savannas* (ed. Bourlière, F.), pp. 167-181. Elsevier, Amsterdam. 730 p.
- Boldrini, I.I., and S. T. S. Miotto. 1987. Levantamento fitossociológico de um campo limpo da Estação Experimental Agrônômica, UFRGS, Guaíba, RS. *Acta Botanica Brasílica*, 1: 49-56.
- Boldrini, I.I., L. Eggers. 1996. Vegetação campestre do sul do Brasil: dinâmica de espécies à exclusão do gado. *Acta Botanica Brasílica*, 10: 37-50.
- Boldrini, I.I., S.T.S. Miotto, H.M. Longhi-Wagner, V.D. Pillar, K. Marzall. 1998. Aspectos florísticos e ecológicos da vegetação campestre do Morro da Polícia, Porto Alegre, RS, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 12: 89-100.
- Bond, W.J.; Midgley, G.F. & Woodward, F.I. 2003. What controls South African Vegetation - climate or fire? *South African Journal of Botany*, 69: 1-13.
- Bortolotti, J.da S. 2005. *Caracterização das Unidades de Manejo (biótopos) da Futura Unidade de Conservação Ambiental da UFRGS, POA, RS*. Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS. Brasil.
- Bourlière, F., Hadley, B.J. 1970. The ecology of tropical savannas. *Annual Review Ecology and Systematics*, 1: 125-152.

- Boutton, T.W, Archer, S.R., Midwood, A.J., Zitzer, S.F., Bol, R. $\delta^{13}\text{C}$ values of soil organic carbon and their use in documentation vegetation change in a subtropical savanna ecosystem. *Geoderma*, 82: 5-41.
- Brack, P., Rodrigues, R.S., Sobral, M. & Leite, S.L.C. 1998. Árvores e arbustos na vegetação natural de Porto Alegre, no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*, sér. bot. 51: 137-166.
- Budke, J.C., Giehl, E.L.H., Athayde, E.A., Eisinger, S.M., Záchia, R.A. 2004. Florística e fitossociologia do componente arbóreo de uma floresta ribeirinha, arroio Passo das Tropas, Santa Maria, RS, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 18: 581-589.
- Cabral, A.C., De Miguel, J.M., Rescia, A.J., Schimitz, M.F. & Pineda, F.D. 2003. Schrub encroachment in Argentinean savannas. *Journal of Vegetation Science*, 14: 145-152.
- Cabrera, A.L. and A. Willink. 1980. *Biogeografia da America Latina*. 2a. Edição. OEA, Washington
- Cole, M.M. 1982. The influence of soils, geomorphology and geology on the distribution of plant communities in savannas ecosystems. *Ecological Studies (42) - Ecology of Tropical Savannas* (eds. Huntley, B.J. and Walker, B.H.), pp.145-174. Springer-Verlag, Berlin. 661 p.
- Coutinho, L.M. 1982. Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. *Ecological Studies (42) - Ecology of tropical savannas* (ed. B.J. Huntley e B.H. Walker), pp. 273-291. Springer-Verlag, Berlin.
- Cumming, D.H.M. 1982. The influence of large herbivores on savanna structure in Africa. *Ecological Studies (42) - Ecology of Tropical Savannas* (eds. Huntley, B.J. and Walker, B.H.), pp. 217-245. Springer-Verlag, Berlin. 661 p.
- Duarte, L., Santos, M.D., Hartz, S.M. & Pillar, V.D. 2006. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology*, 5: 520-528.
- Eiten, G. 1982. Brazilian savannas. *Ecological Studies (42) - Ecology of tropical savannas* (ed. B.J. Huntley e B.H. Walker), pp. 25-47. Springer-Verlag, Berlin. 661 p.
- Filgueiras, T.S. 2002. Herbaceous Plant Communities. *The Cerrados of Brazil - ecology and natural history of a neotropical savanna* (ed. P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 121-139. Columbia University Press, New York.
- Forneck, E.D. 2001. *Biótopos naturais florestais nas nascentes do Arroio Dilúvio (Porto Alegre e Viamão, RS) caracterizados por vegetação e avifauna*. Dissertação de mestrado não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS. Brasil.
- Forneck, E.D., Müller, S.C., Porto, M.L. & Pfadenhauer, J. 2003. Composição, distribuição e estratégias de dispersão das espécies lenhosas em manchas insulares florestais nos campos do morro Santana, Porto Alegre, RS. Brasil. *VI Congresso de Ecologia do Brasil - Anais de*

- trabalhos* (eds. Claudino-Sales, V., Tonini, I.M. e Dantas, E.W.C.), pp. 101-103. Editora da Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil.
- Freeman, C.C., Hulbert, L.C. 1985. An Annotated List of the Vascular Flora of Konza Prairie Research Natural Area, Kansas, *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 88: 84-115.
- Frizzo, T.C.E. 2004. *Zoneamento da vegetação e sua relação com a ocorrência de estruturas mineralizadas na mina Volta Grande, Lavras do Sul, RS, Brasil*. Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Gworek, J.R., Wall, S.B.V., Brussard, P.F. 2007. Changes in biotic interactions and climate determine recruitment of Jeffrey pine along an elevation gradient. *Forest Ecology and Management*, 239: 57-68.
- Higgins, S. I., Bond, W.J. & Trollope, W.S.W. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of ecology*, 88: 213-229.
- Hopkins, B. 1983. Sucessional process. *Tropical Savannas* (ed. Bourlière, F.), pp. 605-615. Elsevier, Amsterdam. 730 p.
- Hubbard, J.A. & McPherson, G.R. 1999. Do seed predation and dispersal limit downslope movement of a semi-desert grassland/oak woodland transition? *Journal of Vegetation Science*, 10: 739-744.
- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) 2004. *Mapa da Vegetação*. <http://www.ibge.gov.br/> (acessado em novembro de 2006).
- Jeltsch, F., Weber, G.E. & Grimm, V. 2000. Ecological buffering mechanism in savannas: A unifying theory of long-term tree-grass coexistence. *Plant Ecology*, 161: 161-171.
- Jurena, P.N. & Archer, S. 2003. Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grassland. *Ecology*, 84: 907-919.
- Lindman, C.A.M. 1906. *A vegetação no Rio Grande do Sul*. 1a Edição. Editora Universal, Porto Alegre, RS, Brasil. 377p.
- Malanson, G. P. 1997. Effects of feedback and seed rain on ecotone patterns. *Landscape Ecology*, 12: 27-38.
- Marchiori, J.N.C. 1990. Considerações terminológicas sobre os campos sulinos. *Ciência e Ambiente*, 1: 139-150.
- Mohr, F.V. 1995. *Zoneamento da vegetação da Reserva Ecológica do Morro Santana - Porto Alegre, RS. Aplicabilidade de geoprocessamento e bases fitossociológicas*. Dissertação de Mestrado não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.
- Montgomery, R.F., & Askew, J.P. 1983. Soils of tropical savannas. *Tropical Savannas* (ed. Bourlière, F.), pp. 63-78. Elsevier, Amsterdam. 730 p.

- Müller, S.C. 2005. *Padrões de espécies e tipos funcionais de plantas lenhosas em bordas de floresta e campo sob a influência do fogo*. Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS. Brasil.
- Nix, H.A. 1983. Climate of tropical savannas. *Tropical Savannas* (ed. Bourlière, F.), pp. 37-62. Elsevier, Amsterdam. 730 p.
- Noy-Meir, I. 1982. Stability of plant-herbivore models and possible applications to savanna. *Ecological Studies (42) - Ecology of Tropical Savannas* (eds. Huntley, B.J. and Walker, B.H.), pp. 591-609. Springer-Verlag, Berlin. 661 p.
- Oliveira-Filho, A.T. & Ratter, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of Cerrado biome. *The Cerrados of Brazil - ecology and natural history of a neotropical savanna* (ed. P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 91-120. Columbia University Press, New York.
- Oliveira, J.M. & Pillar, V.D. 2004. Vegetation dynamics on mosaics of Campos and Aruacaria forest between 1974 and 1999 in southern Brazil. *Community Ecology*, 5: 197-202.
- Oliveira, P.S., Marquis, R.J. 2002. *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York.
- Overbeck, G., Müller, S.C., Pillar, V.D. & Pfadenhauer, J. 2006. Floristic composition, environmental variation and species distribution patterns in burned grassland in southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 66: 1073-1090.
- Pillar, V.D. & Quadros, F.L.F de (1997) Grassland-forest boundaries in southern Brazil. *Coenoses*, 12: 119-126.
- Poiani, K.A., Johnson, W.C. 1993. A Spatial Simulation Model of Hydrology and Vegetation Dynamics in Semi-Permanent Prairie Wetlands. *Ecological Applications*, 3: 279-293.
- Porembsky, S., Szarzynski, J., Mund, J.-P. & Barthlott, W. 1996. Biodiversity and vegetation of small-sized inselbergs in a West African rain forest (Tal, Ivory Coast). *Journal of Biogeography*, 23: 47-55.
- Porto, M.L. 1990. Os campos sulinos: sustentabilidade e manejo. *Ciência e Ambiente*, 1: 119-138.
- Porto, M. L. 1998. As formações vegetais: evolução e dinâmica da conquista. *Atlas Ambiental de Porto Alegre* (eds. Menegat, R., Porto, M.L., Carraro, C.C. e Fernandes, L.A.D.), pp. 47-58. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Prefeitura Municipal de Porto Alegre e Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Porto Alegre, RS, Brasil.
- Puyravaud, J.-P., Dufour, C. & Subramanian A. 2003. Rain forest expansion mediated by successional processes in vegetation thickets in the Western Ghats of India. *Journal of Biogeography*, 30: 1067-1080.
- Rabinowitz D., Rapp, J.K. Seed Rain in a North American Tall Grass Prairie. *The Journal of Applied Ecology*, 17: 793-802.

- Rambo, B. 1994. *A fisionomia do Rio Grande do Sul*. 3^a edição. Editora da Universidade do Vale do Rio dos Sinos. São Leopoldo, RS, Brasil. 481p.
- Romariz, D. de A. 1996. *Aspectos da vegetação do Brasil*. 2a. edição. Livraria Bio-ciência Ltda, São Paulo.
- Roques, K.G., O'Connor, T.G. & Watkinson, A.R. 2001. Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology*, 38: 268-280.
- Sarmiento, G. 1983. The savannas of tropical America. *Tropical Savannas* (ed. Bourlière, F.), pp. 245-288. Elsevier, Amsterdam. 730 p
- Scherer, A., Maraschin-Silva, F., Baptista, L.R. de M. 2005. Florística e estrutura do componente arbóreo de matas de Restinga arenosa no Parque Estadual de Itapuã, RS, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 19: 717-726.
- Scholes, R.J. & Archer, S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review Ecology and Systematics*, 28: 517-544.
- Silva, J.F., Zambrano, A. & Fariñas, M. 2001. Increase in woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography*, 28: 977-983.
- Smit, C., Gusberti, M., Müller-Schärer, H. 2006. Safe for saplings; safe for seeds? *Forest Ecology and Management*, 237: 471-477.
- Sobral, M. 2003. *A família das Myrtaceae no Rio Grande do Sul*. 1a. Edição. Editora Unisinos. 215p.
- Swaine, M.D. 1996. *Man and Biosphere series (17): The ecology of tropical forest seedlings*. UNESCO-Paris and The Parthenon Publishing Group, Carnforth-Nwe York. 333p.
- Teixeira, M.B., Neto, A.B.C., Pastore, U. & Filho, A.L.R.R. 1986. Vegetação. *Levantamento dos recursos naturais - volume 33* (ed. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) pp. 541-632. Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- Thiery, J.M., D'Herbes J.-M. & Valentin C. 1996. A Model Simulating the Genesis of Banded Vegetation Patterns in Niger. *Journal of Ecology*, 83: 497-507.
- Trolope, 1982. Ecological effects of fire in south african savannas. *Ecological Studies (42) - Ecology of Tropical Savannas* (eds. Huntley, B.J. and Walker, B.H.), pp. 292-306.
- Tinley, K.L. The influence of soil moisture balance on ecosystem patterns in south Africa. *Ecological Studies (42) - Ecology of Tropical Savannas* (eds. Huntley, B.J. and Walker, B.H.), pp. 175-192. . Springer-Verlag, Berlin. 661 p.
- Walter, B.H. & Noy-Meier, I. 1982. Aspects of the stability and resilience of savannas ecosystems. *Ecological Studies (42) - Ecology of Tropical Savannas* (eds. Huntley, B.J. and Walker, B.H.), pp. 556-590.

Watson, R.T., Zinyowera, M.C., Moss, R.H. 1997. *The Regional Impacts of Climate Change: An Assessment of Vulnerability*. Cambridge University Press, UK. 517p.

ANEXOS

Anexo 1 – Fotos ilustrativas do mosaico natural de floresta-savana no topo (1), na encosta sul (2) e na encosta norte (3) do morro Santana, Porto Alegre, RS, Brasil.



Anexo 2 – Fotos ilustrativas das ilhas de nucleação florestal mais desenvolvidas unidas no g3 pela análise de agrupamento, junto com as bordas de mata, na encosta norte (1), na encosta sul (2) e no topo (3).



Anexo 3 – Fotos ilustrativas das ilhas de nucleação florestal menos desenvolvidas unidas no g1 pela análise de agrupamento, na encosta norte (1), na encosta sul (2) e no topo (3).



Anexo 4 – Tabela dos parâmetros obtidos para todas as ilhas e bordas de mata do presente estudo. (UA) unidade amostral, (A) área em m², (S) riqueza, (ni) abundância, (H') índice de diversidade de Shannon-Wiener, (J) índice de equidade de Pielou, (% zoo) percentual de espécies (sp) e indivíduos (ind) de dispersão zoocórica, (% anemo) percentual de espécies (sp) e indivíduos (ind) de dispersão anemocórica, (% auto) percentual de espécies (sp) e indivíduos (ind) de dispersão autocórica, (Sn) as ilhas da encosta sul, (Tn) as ilhas do topo, (Nn) as ilhas da encosta norte e (Fnx) as bordas de mata.

UA	A	S	ni	H'	J	densidade	% zoo		% anemo		% auto	
							sp	ind	sp	ind	sp	ind
S1	63,45	12	20	2,35	0,94	0,32	41,7	40	41,7	45	16,7	15
S2	143,07	20	131	2,64	0,88	0,92	65	54,2	25	32,8	10	13
S3	189,81	20	127	2,40	0,80	0,67	55	64,6	35	17,3	10	18,1
S4	800,19	20	146	2,45	0,82	0,18	60	37	25	45,2	15	17,8
S5	167,33	44	159	3,35	0,89	0,95	84,1	91,2	11,4	5,7	2,3	0,6
S6	117,80	17	205	1,30	0,46	1,74	56,3	90,24	25	4,4	18,8	5,4
S7	77,72	5	47	1,00	0,62	0,60	60	93,6	40	6,4	0	0
S8	34,03	9	35	1,90	0,86	1,03	44,4	68,6	55,6	31,4	0	0
T1	47,21	13	49	2,16	0,84	1,04	84,6	81,6	15,4	18,4	0	0
T2	83,28	17	68	2,50	0,88	0,82	82,4	95,6	17,6	4,41	0	0
T3	8,04	3	5	0,95	0,86	0,62	100	100	0	0	0	0
T4	22	5	8	1,49	0,93	0,36	100	100	0	0	0	0
T5	19,23	3	9	0,68	0,62	0,47	100	100	0	0	0	0
T6	904,79	45	584	2,66	0,70	0,65	5,6	87,7	20	11,6	2,4	0,7
T7	53,43	6	22	1,54	0,86	0,41	66,7	86,4	33,3	13,64	0	0
T8	5,51	2	6	0,45	0,65	1,09	100	100	0	0	0	0
T9	82,6	14	63	1,68	0,64	0,76	78,6	95,24	14,3	3,2	7,14	1,6
T10	75,39	11	27	2,04	0,85	0,36	63,6	77,8	27,3	18,5	9,1	3,7
N1	510,45	44	399	3,16	0,84	0,78	77,3	84,9	20,5	14,8	2,3	0,25
N2	19,23	12	33	2,10	0,84	1,72	41,7	36,4	58,3	63,7	0	0
N3	32,15	14	32	2,37	0,90	1,00	57,1	53,1	42,9	46,9	0	0
N4	16,58	7	13	1,73	0,89	0,78	57,1	46,1	42,9	53,8	0	0
N5	124,63	16	62	2,31	0,83	0,50	81,2	83,9	18,7	16,1	0	0
N6	185,21	16	76	2,35	0,85	0,41	75	84,2	18,7	14,5	6,2	1,3
N7	366,25	27	204	2,53	0,77	0,56	63	81,4	29,6	17,6	7,4	1
N8	205,33	15	73	1,90	0,70	0,36	93,3	97,3	6,7	2,7	0	0
N9	254,34	29	161	2,73	0,81	0,63	73,3	92,5	23,3	6,8	3,3	0,6
N10	157,17	18	64	2,59	0,90	0,41	88,9	90,6	11,1	9,4	0	0
F1b	243,00	55	454	3,36	0,84	1,87	90,9	95,6	5,45	2,42	3,6	1,9
F3b	243,00	57	451	3,28	0,81	1,86	93	98,7	5,3	1,1	1,7	0,2
F5b	121,50	40	270	2,97	0,80	2,22	87,5	91,5	10	7,8	2,5	0,7
F6b	121,50	46	272	3,37	0,88	2,24	80,4	80,2	13	9,6	6,5	10,3

Anexo 5 – Fotos ilustrativas das plântulas de *Myrcia palustris* transplantadas para os três habitats: (1) matriz herbácea, (2) ilha de nucleação florestal, (3) borda de mata e (4) controle.



Anexo 6 – Tabela com as taxas de mortalidade médias mensais (m_m) para as ilhas de nucleação florestal (I), bordas de mata (B) e matrizes herbáceas (H), de acordo com a precipitação mensal ao longo dos 15 meses de experimento. Os valores com * significam que não houve mortalidade porque não havia mais sobrevivente

Meses	I	B	H	m_m	P
julho	0,000	0,000	0,000	0,000	141,8
agosto	0,167	0,064	0,236	0,156	71,5
setembro	0,034	0,015	0,081	0,043	193,3
outubro	0,100	0,041	0,459	0,200	76,2
novembro	0,280	0,090	0,392	0,254	117,6
dezembro	0,527	0,235	0,529	0,430	33,7
janeiro	0,646	0,644	0,755	0,682	28,8
fevereiro	0,350	0,362	1,000	0,571	41
março	0,115	0,183	0,000*	0,149	141,3
abril	0,043	0,082	0,000*	0,063	145,8
maio	0,136	0,022	0,000*	0,079	153,7
junho	0,000	0,023	0,000*	0,011	34,7
julho	0,211	0,047	0,000*	0,129	57,7
agosto	0,000	0,000	0,000*	0,000	155,9
setembro	0,000	0,000	0,000*	0,000	164,3