

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

**Dinâmica da sucessão liquênica: padrões estruturais e funcionais
como indicadores de regeneração florestal**

Dissertação de Mestrado

Natália Mossmann Koch

Porto Alegre, fevereiro de 2012

Dinâmica da sucessão liquênica: padrões estruturais e funcionais como indicadores de regeneração florestal

Natália Mossmann Koch

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

Orientadora: Profa. Dra. Sandra Cristina Müller

Co-orientadora: Profa. Dra. Suzana Maria de Azevedo Martins

Comissão Examinadora:

Profa. Dra. Marcela E. S. Cáceres

Profa. Dra. Márcia Isabel Käffer

Prof. Dr. Leandro da Silva Duarte

Porto Alegre, fevereiro de 2012

“Where there is love there is life”

Mahatma Gandhi

Dedico essa dissertação às pessoas queridas que sempre estiveram ao meu lado, sem o amor delas, nada seria possível.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer em primeiro lugar, às minhas orientadoras, Sandra Müller e Suzana Martins, que me apoiaram na construção dessa dissertação. Sem os conselhos e as contribuições delas não teria sido possível realizar esse trabalho. Sandra, obrigada por ter aceito entrar no mundo dos líquens para me orientar! Não tenho palavras para agradecer toda a tua dedicação! Suzana, serei eternamente tua “cria”, foi tu que me ensinou grande parte do que hoje sei sobre líquens, e agradeço, de coração, por ter sempre me dado todo o apoio!

À Fabiane Lucheta, minha super companheira de campo, que além de ser uma amiga muito especial, ainda foi uma ajudante de campo super eficiente! Obrigada amiga pela força, pelo incentivo e pelas horas (e horas!) de conversa. Sem a tua ajuda nada disso teria sido possível!

Agradeço também a outra amiga, e também companheira de campo, Laura Capelatti, que igualmente foi uma super ajudante, além de uma ótima botânica!

A Iporã Haeser, que esteve sempre à disposição de nos levar de um canto a outro de Maquiné, mesmo tendo o seu trabalho para fazer por lá também. Obrigada querido, vou ser eternamente grata por toda ajuda e pelo companheirismo de sempre!

Aos meus colegas de laboratório Kátia Zanini, Rafael Machado, Betânia Azambuja e Grasiela Casas, pelas sugestões, pela amizade e pelos muitos ensinamentos ecológicos e estatísticos! E em especial à Adriane Muelbert que além de me dar muitas dicas estatísticas, ainda se tornou uma super amiga! Obrigada!

Um grande obrigada a Rodrigo Bergamin pela identificação das plantas!

Aos meus colegas de mestrado, em especial à Anne Gomes Sacco, por estar sempre solícita a uma troca de ideias, fossem elas ecológicas ou não. Além de colega, se tornou uma grande amiga!

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e à Universidade Federal do Rio Grande do Sul por todo o auxílio logístico e financeiro e por permitir que este trabalho fosse desenvolvido.

Ao CNPq por parte do apoio dispendido a esta pesquisa através do projeto “Padrões

funcionais de organização em comunidades” (CNPq 479083/2008-8).

À CAPES pela concessão da bolsa.

À Fundação Zoobotânica, por permitir que a identificação do material pudesse ser realizada em suas dependências.

Um agradecimento especial a Cleodir Mansan, que me levou a inúmeras áreas em Maquiné, sempre muito prestativo. Cléo, muito obrigada!

Aos membros da comissão de avaliação, por terem aceito o convite de avaliar e contribuir com esse trabalho.

À Fepagro Litoral Norte, que através do Rodrigo Favreto, permitiu que parte do trabalho fosse realizado dentro da area da Estação Experimental de Maquiné.

Aos agricultores de Maquiné que me permitiram trabalhar em suas propriedades e aprender um pouco mais sobre a vida de pessoas tão guerreiras. Ao seu Mathias e a dona Leonira pela agradável hospedagem e companhia, ao seu Nelson pelas muitas risadas e por me ensinar como se faz vinho com os pés (!) e especialmente ao seu Hélio e à dona Darci, pelas horas de conversa agradável e por aquele café da tarde tão especial!

E por fim, mas não menos importante, um obrigada mais que especial para a minha família! Pai, mãe, obrigada por permitirem que todos os meus sonhos se realizassem, vocês são os pais mais especiais que alguém poderia ter! Amo vocês demais! Rodrigo, meu amor, obrigada pela paciência e por me ouvir falar tantas vezes em liquens, sucessão, dissertação e nem ao menos reclamar! Te amo muito!

RESUMO

A estrutura e a dinâmica da vegetação de uma floresta refletem a complexa interação entre eventos de distúrbios e processos de regeneração que atuam em múltiplas escalas temporais e espaciais. Compreender como esses processos ocorrem é de extrema importância para a conservação e o manejo das florestas. Os líquens são organismos sensíveis às mudanças ambientais, e constituem boas alternativas para o entendimento das alterações que ocorrem na floresta durante o processo de sucessão. O acesso a essas alterações pode ser feito tanto a partir da composição e riqueza de espécies dos líquens, como de atributos funcionais comuns entre diferentes espécies, abordagem que permite comparar comunidades com biogeografias distintas. Frente a isso, esta dissertação tem como objetivos principais (i) determinar os padrões estruturais da sucessão líquênica, quanto a composição, cobertura e riqueza de espécies, ao longo do gradiente de sucessão florestal, (ii) verificar a influência do ambiente e do espaço na variação das comunidades de líquens e as relações entre características ambientais dos estágios sucessionais com a composição e a taxa de substituição de espécies, (iii) determinar os padrões de organização funcional das comunidades de líquens durante a regeneração da floresta, (iv) verificar a diversidade funcional dessas comunidades e (v) verificar a possibilidade da utilização de atributos funcionais de líquens como indicadores dos estágios de sucessão florestal. Um total de 188 táxons de líquens foram amostrados em 24 unidades amostrais, divididas em três estágios de sucessão (6-10; 12-20; e 40-60 anos de regeneração após o abandono). Os resultados corroboram a hipótese principal de que as comunidades de líquens se modificam tanto estrutural quanto funcionalmente, conforme a estrutura da floresta se altera ao longo do gradiente de sucessão. Há mudanças na composição, riqueza de espécies e quanto aos atributos funcionais, estes últimos relacionados ao tipo morfológico e a algumas estruturas reprodutivas. Além disso, os resultados indicam menor *turnover* de espécies dentro das unidades amostrais dos estágios avançados, uma taxa maior de diversidade beta entre unidades mais distintas ao longo do gradiente de sucessão florestal e maior explicação do ambiente na variação da composição. Comunidades de líquens em florestas tropicais respondem, portanto, às modificações resultantes da sucessão ecológica, e podem servir como uma ferramenta na caracterização de áreas em estágios de regeneração e/ou conservação distintos. Esses resultados reforçam a importância dos líquens como bioindicadores das condições florestais.

Palavras-chave: florestas tropicais, indicadores biológicos, atributos funcionais, diversidade beta, diversidade funcional.

ABSTRACT

Vegetation structure and dynamics in a forest reflect the complex interaction between disturbance events and regeneration processes which may act in several scales, such as temporal and spatial. In order to improve forest conservation and management, it is extremely important to comprehend how these processes occur in nature. Lichens, which are sensitive to environmental changes, are good alternatives for the understanding of forest changes due to forest succession. These changes may be accessed from lichen composition and lichen species richness, as well as from lichen functional traits, which makes possible to compare communities with distinct biogeography. Therefore, this Master's Thesis has as main objectives to (i) determine structural patterns of lichen succession, based on composition, cover and species richness along the forest succession gradient, (ii) verify environmental and spatial influence in lichen community variation and the relation among successional stages environmental characteristics with composition and species turnover rate, (iii) determine patterns of functional organization of lichen communities during forest regeneration, (iv) verify the functional diversity of these communities and (v) verify the possibility of using lichens functional traits as indicators of forest succession stages. A total of 188 lichen taxa were sampled in 24 sampling sites, which were split into three succession stages (from 6-10; 12-20; and 40-60 years of regeneration after being abandoned). Results confirm the main hypothesis that lichen communities change as forest structure changes along the successional gradient, regarding their structure and also functionally. There are changes in composition, species richness and functional traits, these traits related to lichen growing forms and to some reproductive structures. Besides, results also indicate less species turnover in older sampling sites, a greater beta diversity rate among more distinct sampling sites along forest succession gradient and a higher environmental explanation in composition variation. Lichen communities in tropical forests are therefore showing changes due to forest succession and may be used as another tool in characterizing areas in distinct stages of regeneration and/or conservation. These results also reinforce the importance of using lichens as bioindicators of forest conditions.

Keywords: tropical forests, biological indicators, functional traits, beta diversity, functional diversity.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	2
RESUMO.....	4
ABSTRACT.....	5
LISTA DE FIGURAS.....	8
LISTA DE TABELAS.....	10
INTRODUÇÃO GERAL.....	11
Referências Bibliográficas.....	15
CAPÍTULO 1. Padrões estruturais das comunidades de líquens ao longo de um gradiente de sucessão florestal na Mata Atlântica.....	19
Resumo.....	19
Abstract.....	20
Introdução.....	20
Material e métodos.....	23
Área de estudo.....	23
Desenho amostral.....	23
Características ambientais e estruturais da floresta.....	26
Análise de dados.....	26
Resultados.....	28
Composição e estrutura da comunidade de líquens.....	28
Diversidade alfa – Riqueza de espécies.....	29
Estrutura da comunidade x descritores ambientais.....	30
Diversidade beta – Turnover.....	31
Diversidade beta – Variação na composição.....	33
Discussão.....	34
Composição e riqueza de espécies.....	34
Estrutura da comunidade x descritores ambientais.....	36
Diversidade beta – Turnover e Variação.....	36
Conclusões.....	37
Agradecimentos.....	38
Referências Bibliográficas.....	38
Apêndices.....	45
Apêndice 1.....	45
Apêndice 2.....	54
Apêndice 3.....	55

CAPÍTULO 2. Padrões de organização funcional de líquens como indicadores do estágio sucessional de uma floresta tropical úmida.....	56
Resumo.....	56
Abstract.....	57
Introdução.....	57
Material e métodos.....	60
<i>Área de estudo</i>	60
<i>Desenho amostral</i>	61
<i>Atributos funcionais</i>	61
<i>Variáveis ambientais e estruturais da floresta</i>	62
<i>Análise de dados</i>	62
Resultados.....	63
<i>Padrões de organização funcional no gradiente de sucessão</i>	64
<i>Atributos indicadores de estágios sucessionais</i>	67
Discussão.....	67
<i>Padrões de organização funcional no gradiente de sucessão</i>	67
<i>Atributos indicadores de estágios sucessionais</i>	69
Conclusões.....	70
Agradecimentos.....	70
Referências Bibliográficas.....	70
Apêndices.....	76
Apêndice 1.....	76
Apêndice 2.....	82
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	83

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1 – (a) Localização do município de Maquiné e (b) Localização das áreas amostradas. De cima para baixo: F = Vale do Rio Forqueta, E = Vale do Rio da Encantada, G = Localidade da Gruta, P = Área da Fepagro (Fundação de Pesquisa Agropecuária) Litoral Norte. 25

Figura 2 – (a) Boxplot da ANOVA ($F = 15,57$; $gl = 2$; $P = 0,0002$) da riqueza de líquens nos estágios de sucessão da floresta e (b) boxplot da ANOVA ($F = 1,97$; $gl = 2$; $P = 0,159$) dos resíduos obtidos a partir da regressão da riqueza pela cobertura de líquens nos estágios. As linhas dentro das caixas representam as médias e as barras os desvios padrão. Abreviações: Ini = inicial, Inter = intermediário, Ava = avançado. 30

Figura 3 – Diagrama de dispersão da análise de redundância canônica (RDA) das espécies pelas UAs descritas pela cobertura e pelos descritores ambientais ($F = 2,0$; $P = 0,002$). Abreviações: AD = média da abertura de dossel dentro da UA, N = número de indivíduos arbóreos com $CAP \geq 18$ cm em um raio de 5 m do centro da UA, AB = área basal média, ALT = altura da vegetação na UA; Ini = inicial, Inter = intermediário, Ava = avançado; ccar = *Canoparmelia caroliniana*, ccrn = *Canoparmelia carneopruinata*, grli = *Graphis* cf. *librata*, gli = *Glyphis cicatricosa*, por = *Porina* sp. 4, phpa = *Phyllopsora parvifolia* e poco = *Porina* aff. *conspersa*. 31

Figura 4 – Boxplot da ANOVA ($F = 7,70$; $gl = 2$; $P = 0,0009$) da diversidade beta (*turnover*) dentro dos estágios de sucessão. As linhas dentro das caixas representam as médias e as barras os desvios padrão. Abreviações: Ini = inicial, Inter = intermediário, Ava = avançado. 32

Figura 5 – Diagrama da regressão exponencial entre a diversidade beta (taxa de *turnover* de espécies entre os estágios, expressa pelo índice de similaridade de Sørensen) e a matriz de distância euclidiana obtida a partir da matriz E (sucessão da floresta). 32

CAPÍTULO 2

Figura 1 – Gráficos das regressões lineares entre os atributos e o gradiente de sucessão da floresta (escores da matriz E). Somente as regressões com resultados significativos estão sendo representadas: (a) líquens crostosos ($R^2 = 0,20$; $F = 5,48$; $P = 0,03$), (b) líquens foliosos ($R^2 = 0,47$; $F = 19,21$; $P = 0,0004$), (c) líquens fruticosos ($R^2 = 0,36$; $F = 12,63$; $P = 0,002$), (d) peritécios ($R^2 = 0,59$; $F = 31,68$; $P < 0,0001$) e (e) lirelas ($R^2 = 0,52$; $F = 23,54$; $P = 0,0002$). 65

Figura 2 – Diagrama de ordenação da matriz X (UAs descritas pelas espécies ponderadas pelos atributos). Os losangos representam as UAs iniciais, os quadrados as intermediárias e os triângulos as avançadas. Abreviações: CR = crostosos, FO = foliosos, FR = 66

fruticosos, ES = esquamulosos, CL = cloroficea, DI = direta; AP = apotécios, IS = isídios, PE = peritécios, LI = lirelas, SO = sorédios, phcn = *Phyllopsora* cf. *confusa*, psro = *Physcia* cf. *rolfii*, paly = *Parmotrema* *lyngaei*, diap = *Dirinaria* *applanata*, hefl = *Heterodermia* *flavosquamosa*, heob = *Heterodermia* *obscurata*, caca = *Canoparmelia* *carneopruinata*, pacl = *Parmotrema* *clavuliferum*, pyda = *Pyxine* *daedalea*, paps = *Parmotrema* cf. *pseudoreticulatum*, psat = *Physcia* *atrostriata*, pasu = *Parmotrema* *subsumptum*, psso = *Physcia* cf. *sorediosa*.

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1 – Espécies indicadoras de líquens que apresentaram relação significativa ($P \leq 0,05$), de acordo com os estágios de sucessão da floresta onde foram mais representativas. VI = valor de indicação; DP = desvio padrão. 28

Tabela 2 – Resultado da RDA parcial para partição da diversidade, com a composição como variável dependente e o ambiente e o espaço como variáveis explanatórias. a = ambiente, b = intersecção entre ambiente e espaço, c = espaço, d = resíduos não explicados pelos dados. * = representa os resultados significativos. 33

CAPÍTULO 2

Tabela 1 – Atributos funcionais de líquens indicadores de estágios de sucessão florestal. VI = valor de indicação; * = valores significativos ($P \leq 0,05$). 67

INTRODUÇÃO GERAL

De acordo com evidências históricas, é possível afirmar que os processos evolutivos levariam milhões de anos para substituir uma espécie extinta. O que fizermos (ou não fizermos) nas próximas décadas irá determinar o futuro de uma ferramenta vital da biosfera, sua abundância e diversidade de espécies (Myers *et al.* 2000). É essa diversidade que mantém toda a vida no planeta e fornece inúmeros serviços para todos os organismos, principalmente para o homem (Millennium Ecosystem Assessment 2005). No entanto, a perda de diversidade aumenta de forma quase incontrolável e compromete a provisão de uma série de serviços ecossistêmicos (Balvanera *et al.* 2006).

As florestas tropicais, que comportam grande parte da diversidade do planeta (Myers *et al.* 2000), são responsáveis por proverem um grande número destes serviços ecossistêmicos (Guariguata & Ostertag 2001). Entretanto, cerca de 60% das florestas tropicais remanescentes no mundo estão degradadas ou são florestas secundárias (FAO 2005). Compreender como estas florestas se recuperam é de extrema importância para a proposição de ações que facilitem essa recuperação, bem como o manejo dessas florestas (Alves & Metzger 2006), além de minimizar o impacto na biodiversidade. Segundo Chazdon (2003), a estrutura e a dinâmica da vegetação de uma floresta refletem a complexa interação entre eventos de distúrbios e processos de regeneração, que atuam em múltiplas escalas temporais e espaciais.

Na escala temporal, a compreensão dos processos e mecanismos que atuam na sucessão florestal tem sido foco de estudos ecológicos há bastante tempo, dentre os quais destacamos os pioneiros Clements (1916) e Gleason (1926). Para Clements (1916), a trajetória sucessional seria totalmente previsível, convergiria para um tipo florestal clímax. Por outro lado, Gleason (1926) defende que a sucessão vegetal seria resultado de processos estocásticos dependentes da ação individualista das espécies, da capacidade individual dos organismos em colonizar e se estabelecer localmente. As “comunidades” seriam meros acasos de conjuntos de espécies com requerimentos semelhantes. Neste sentido, não haveria previsibilidade na sucessão.

Estudos que buscam compreender como as florestas se recuperam após um distúrbio indicam uma série de mecanismos relacionados à sucessão, tanto previsíveis quanto estocásticos (Finegan 1996, Holl 1999, Guariguata & Ostertag 2001, Lugo 2009). Numa síntese sobre sucessão em florestas tropicais são apresentadas três principais linhas conceituais (Chazdon 2008). A primeira considera o papel de fatores determinísticos, definidos como mudanças previsíveis na abundância de espécies determinadas pelo clima, solo e a história de vida das

espécies *versus* processos estocásticos, influenciados por eventos aleatórios não previsíveis (Chazdon 2008). A segunda linha conceitual é baseada no tempo de colonização das espécies durante a sucessão, contrastando o modelo de composição florística inicial, onde todas as espécies estariam presentes desde o início (Egler 1954), com modelos de mudanças florísticas. Estes modelos indicam a colonização por espécies tardias depois das iniciais, por exemplo, enquanto o modelo de composição florística inicial se aplica quando as espécies de todos os estágios colonizam (ou estão presentes) logo após o distúrbio, mas alcançam o pico de abundância em diferentes momentos, de acordo com suas taxas de crescimento e longevidade (Bazzaz & Pickett 1980, Finegan 1996). A terceira linha conceitual foca na importância relativa dos atributos de história de vida das espécies, nas interações e no equilíbrio entre mecanismos de tolerância, inibição e facilitação durante a sucessão (Connell & Slatyer 1977, Rees *et al.* 2001).

Além das variações nas comunidades florestais relacionadas ao tempo de sucessão após um distúrbio, a organização das espécies também se dá no espaço, sendo fortemente influenciada por fatores ambientais (Whittaker 1956, Bray & Curtis 1957), relações intra- e interespecíficas (Southwood 1987) ou simplesmente pela distância espacial (Hubbell 2005). A variação determinada apenas pelo espaço segue os preceitos da teoria neutra (Hubbell 2001), para a qual a organização das espécies no espaço seria simplesmente devido à limitação na dispersão. Segundo essa teoria, comunidades mais próximas seriam mais semelhantes entre si do que comunidades mais distantes, uma vez que todas as espécies são consideradas equivalentes funcionais, cujas abundâncias flutuam aleatoriamente devido a eventos aleatórios e estocásticos de mortalidade e natalidade (Hubbell 2005, Tuomisto & Ruokolainen 2006). Uma ferramenta para o entendimento destes padrões de variação na composição de espécies é a avaliação da diversidade beta (Whittaker 1960, 1972), que permite verificar a variação na composição de espécies entre diferentes locais dentro de uma região de interesse (Anderson *et al.* 2011), bem como particionar os efeitos de diferentes fatores (ambiente, espaço e ambiente estruturado no espaço) sobre as comunidades (Borcard *et al.* 1992, Legendre *et al.* 2005, 2008, Legendre 2008). O conceito atual de diversidade beta inclui tanto o *turnover* de espécies, medida das alterações na estrutura da comunidade de um local para outro ao longo de um gradiente, quanto o de variação na estrutura da comunidade entre um conjunto de unidades amostrais dentro de uma dada extensão espacial ou temporal (Anderson *et al.* 2011).

Os organismos que se relacionam com esta floresta também vão responder às condições temporais e espaciais ao longo do processo sucessional. No entanto, praticamente todo o

conhecimento a respeito da sucessão ecológica em florestas tropicais se concentra nos padrões de espécies arbóreas e arbustivas (Finegan 1996, Guariguata & Ostertag 2001, Chazdon 2003, 2008, Letcher & Chazdon 2009) e pouco se sabe sobre como os processos de sucessão ocorrem em relação a outros organismos (Chazdon 2008). Os líquens, organismos presentes em praticamente todos os ecossistemas do planeta (Valencia & Ceballos 2002), acompanham as mudanças temporais das árvores, seu substrato, e da estrutura florestal como um todo, indicadora das condições climáticas locais que atuam diretamente sobre esses organismos (Kantvilas 1990). Compreender como as comunidades de líquens se organizam e respondem à sucessão da floresta pode permitir uma avaliação mais ampla do processo de regeneração florestal e das relações com outros organismos não arbóreos.

Além disso, a fim de que se possa mensurar a biodiversidade, monitorar sua conservação e as respostas às modificações ambientais, são necessários métodos de monitoramento confiáveis e precisamente relacionados com o gradiente em questão (Niemi & McDonald 2004, de Bello *et al.* 2010). Uma ferramenta para acessar essas informações é o uso de indicadores biológicos, que permitem a obtenção de uma série de informações sobre o ambiente, de forma mais barata e simplificada (Landres *et al.* 1988, Duelli & Obrist 2003). Os líquens epifíticos, assim como outros indicadores biológicos, são organismos sensíveis a diferentes alterações ambientais, como poluição atmosférica (Conti & Cecchetti 2001, Loppi *et al.* 2002, Giordani 2007), mudanças nas condições climáticas (Jovan & McCune 2004, Geiser & Neitlich 2007, Giordani & Incerti 2008) e alterações estruturais das florestas (Kuusinen 1996, Selva 1996, Hedenas & Ericson 2000, McCune 2000, Will-Wolf *et al.* 2006, Johansson *et al.* 2007, Nascimbene *et al.* 2010, Li *et al.* 2011).

Os líquens são organismos encontrados em diferentes substratos nas florestas tropicais, mas mais frequentemente encontrados sobre o córtex de árvores (líquens corticícolas) e na superfície de folhas (líquens foliícolas) (Lakatos *et al.* 2006). De modo geral, são organismos pioneiros, de ampla dispersão geográfica (Valencia & Ceballos 2002), que acompanham as alterações temporais da vegetação (Kuusinen 1996; Boudreault *et al.* 2000; Radies & Coxson 2004; Gauslaa *et al.* 2007) e são também importantes para a sucessão de epífitos no tronco, influenciando no estabelecimento de outros organismos (Callaway *et al.* 2001).

O conhecimento ecológico sobre líquens de florestas tropicais é escasso (Cáceres *et al.* 2007, 2008). A maioria dos estudos de ecologia de líquens se restringe a Europa e Estados Unidos (Will-Wolf *et al.* 2006). Um dos motivos para a falta de estudos pode ser a aparente baixa diversidade de líquens nessas florestas e o fato de que a maioria das espécies de florestas

tropicais é de líquens crostosos, muitas vezes difíceis de se distinguir dos troncos (Sipman & Harris 1989). A influência das condições ambientais nos atributos funcionais de líquens também é pouco documentada (Ellis & Coppins 2006, Giordani *et al.* 2012, Marini *et al.* 2011) e pouco se sabe sobre o comportamento destes atributos em florestas tropicais (Cáceres *et al.* 2007, 2008). Além disso, novas pesquisas são necessárias para melhor elucidar a aplicação dos atributos de líquens como bioindicadores (Giordani *et al.* 2012).

Aspectos ecológicos sobre a organização funcional de comunidades de líquens também são pouco conhecidos. No entanto, estudos recentes tem demonstrado que alguns atributos funcionais de líquens podem ser bons indicativos das condições ambientais das florestas (Lewis & Ellis 2010, Marini *et al.* 2011, Giordani *et al.* 2012). Surge, portanto, a necessidade de novos estudos sobre a relação funcional desses organismos com o ambiente, para que possamos compreender melhor e assim poder embasar o uso de atributos funcionais de líquens como bioindicadores ambientais (Ellis & Coppins 2006, Marini *et al.* 2011, Giordani *et al.* 2012).

Frente a isso, esta dissertação tem como objetivos principais (i) determinar os padrões estruturais da sucessão líquênica, quanto a composição, cobertura e riqueza de espécies, ao longo do gradiente de sucessão florestal, (ii) verificar a influência do ambiente e do espaço na variação das comunidades de líquens e as relações entre características ambientais dos estágios com a composição e a taxa de substituição de espécies, (iii) determinar os padrões de organização funcional das comunidades de líquens durante a regeneração da floresta, (iv) verificar a diversidade funcional dessas comunidades e (v) verificar a possibilidade da utilização de atributos funcionais de líquens como indicadores dos estágios de sucessão florestal.

O primeiro capítulo dessa dissertação abordará a organização estrutural das comunidades de líquens ao longo do gradiente de regeneração florestal e as respostas às modificações estruturais da floresta na composição e riqueza de espécies de líquens. O segundo capítulo fará uma abordagem funcional dessa comunidade, enfatizando o uso de atributos funcionais como bioindicadores de sucessão florestal.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves, L.F. & Metzger, J.P. 2006. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotropica* 6: 1-26.
- Anderson, M.J.; Crist, T.O.; Chase, J.M.; Vellend, M.; Inouye, B.D.; Freestone, A.L., Sanders, N.J.; Cornell, H.V.; Comita, L.S.; Davies, K.F.; Harrison, S.P.; Kraft, N.J.B.; Stegen, J.C. & Swenson, N.G. 2011. Navigating the multiple meanings of β -diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.
- Balvanera, P.; Pfisterer, A.B.; Buchmann, N.; He, J.S.; Nakashizuka, T.; Raffaelli, D. & Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146-1156.
- Bazzaz, F.A. & Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 11: 287-310.
- Borcard, D.; Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Boudreault, C.; Gauthier, S. & Bergeron, Y. 2000. Epiphyte lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the Southwestern Boreal Forest of Québec, Canada. *The Bryologist* 103: 725-738.
- Bray, J.R. & Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Cáceres, M.E.S; Lücking, R. & Rambold, G. 2008. Corticolous microlichens in northeastern Brazil: habitat differentiation between coastal Mata Atlântica, Caatinga and Brejos de Altitude. *The Bryologist* 111: 98-117.
- Callaway, R.M.; Reinhart, K.O. Tucker, S.C. & Pennings, S.C. 2001. Effects of epiphytic lichens on host preference of the vascular epiphyte *Tillandsia usneoides*. *Oikos* 94: 433-441.
- Chazdon, R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology* 6:51-71.
- Chazdon, R.L. 2008. Chance and determinism in Tropical Forest Succession, In: Carson, W.P. & Schnitzer, S.A. (ed.). 2008. *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell, West Sussex. XII+491p.
- Clements, F.E. 1916. *Plant Succession – An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution, Washington. XIII+512p.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Conti, M.E. & Cecchetti, G. 2001. Biological monitoring: lichens as bioindicators of air pollution assessment – a review. *Environmental Pollution* 114: 471-492.

- de Bello, F.; Lavorel, S.; Gerhold, P.; Reier, U. & Pärtel, M. 2010. A biodiversity monitoring framework for practical conservation of grasslands and shrublands. *Biological Conservation* 143: 9-17.
- Duelli, P. & Obrist, M.K. 2003. Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98: 87-98.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Plant Ecology* 4: 412-417.
- Ellis, C.J. & Coppins, B.J. 2006. Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession. *Journal of Biogeography* 33: 1643-1656.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2005. *Global forest resources assesment 2005: progress towards sustainable forest management*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 11:119-124.
- Gauslaa, Y.; Palmqvist, K.; Solhaug, K.A.; Holien, H.; Hilmo, O.; Nybakken, L.; Myhre, L.C. & Ohlson, M. 2007. Growth of epiphytic old forest lichens across climatic and successional gradients. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 1832-1845.
- Geiser, L.H. & Neitlich, P.N. 2007. Air pollution and climate gradients in western Oregon and Washington indicated by epiphytic macrolichens. *Environmental Pollution* 145: 203-218.
- Giordani, P. 2007. Is the diversity of epiphytic lichens a reliable indicator of air pollution? A case study from Italy. *Environmental Pollution* 146: 317-323.
- Giordani, P. & Incerti, G. 2008. The influence of climate on the distribution of lichens: a case study in a borderline area (Liguria, NW Italy). *Plant Ecology* 195: 257-272.
- Giordani, P.; Brunialti, G.; Bacaro, G. & Nascimbene, J. 2012. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators* 18: 413-420.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Hedenas, H. & Ericson, L. 2000. Epiphytic macrolichens as conservation indicators: successional sequence in *Populus tremula* stands. *Biological Conservation* 93: 43-53.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forests regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229-242.
- Hubbell S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 448p.

- Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166-172.
- Johansson, P.; Rydin, H. & Thor, G. 2007. Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden. *Ecoscience* 14: 81-91.
- Jovan, S. & McCune, B. 2004. Regional variation in epiphytic macrolichen communities in Northern and Central California forests. *The Bryologist* 107: 328-339.
- Kantvilas, G. 1990. Succession in rainforest lichens. *Tasforests* 2: 167-171.
- Kuusinen, M. 1996. Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicators of forest continuity in Finland. *Biological Conservation* 75: 43-49.
- Lakatos, M.; Rascher, U. & Büdel, B. 2006. Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *New Phytologist* 172: 679-695.
- Landres, P.B.; Verner, J. & Thomas, J.W. 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conservation Biology* 2: 316-328.
- Legendre, P. 2008. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology* 1: 3-8.
- Legendre, P.; Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- Legendre, P.; Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology* 89: 3238-3244.
- Letcher, S.G. & Chazdon, R.L. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41: 608-617.
- Lewis, J.E.J. & Ellis, C.J. 2010. Taxon-compared with trait-based analysis of epiphytes, and the role of tree species and tree age in community composition. *Plant Ecology and Diversity* 3: 203-210.
- Li, S.; Liu, W.; Wang, L.; Ma, W. & Song, L. 2011. Biomass, diversity and composition of epiphytic macrolichens in primary and secondary forests in the subtropical Ailao Mountains, SW China. *Forest Ecology and Management* 261: 1760-1770.
- Loppi, S.; Ivanov, R. & Boccardi, R. 2002. Biodiversity of epiphytic lichens and air pollution in the town of Siena (Central Italy). *Environmental Pollution* 166: 123-128.
- Lugo, A.E. 2009. The emerging era of novel tropical forests. *Biotropica* 41: 589-591.
- Marini, L.; Nascimbene, J. & Nimis, P.L. 2011. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Science of the Total Environment* 409: 4381-4386.
- McCune, B. 2000. Lichen communities and indicators of forest health. *The Bryologist* 103: 353-356.

- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystem and human well-being: biodiversity synthesis*. World Resources Institute. Washington, DC.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 854-858.
- Nascimbene, J.; Marini, L. & Nimis, P.L. 2010. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in Alpine spruce forests. *Forest Ecology and Management* 260: 603-609.
- Niemi, G.J. & McDonald, M.E. 2004. Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 89-111.
- Radies, D.N. & Coxson, D.S. 2004. Macrolichen colonization on 120–140 year old *Tsuga heterophylla* in wet temperate rainforests of central-interior British Columbia: a comparison of lichen response to even-aged versus old-growth stand structures. *The Lichenologist* 36: 235-247.
- Rees, M.; Condit, R.; Crawley, M.; Pacala, S. & Tilman, D. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293: 650-655.
- Selva, S.B. 1996. Using lichens to assess ecological continuity in Northeastern forests. In: Davis, M. B. (ed.) 1996. *Eastern Old-Growth Forests: prospects for rediscovery and recovery*. Island Press, Washington DC.
- Sipman, H.J.M. & Harris, R.C. 1989. *Lichens*. In: Lieth, H. & Werger, M.J.A. (eds.). 1989. *Tropical Rain Forest Ecosystems*. Elsevier, Amsterdam. XVII + 713p.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology* 87: 2697-2708.
- Valencia, M.C. & J.A. Ceballos. 2002. *Hongos liquenizados*. Bogotá, Universidad Nacional de Colombia. 220p.
- Will-Wolff, S.; McCune, B. & Esseen, P.A. 2006. Contributions of lichen ecology to understanding and managing ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 17: 123-124.
- Whittaker, R.H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26: 1-80.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.

Capítulo 1

Padrões estruturais das comunidades de líquens ao longo de um gradiente de sucessão florestal na Mata Atlântica

Resumo

A estrutura e a dinâmica da vegetação de uma floresta refletem a complexa interação entre eventos de distúrbios e processos de regeneração que atuam em múltiplas escalas temporais e espaciais. Estudos que buscam compreender como as florestas se recuperam após um distúrbio indicam uma série de mecanismos relacionados à sucessão, tanto previsíveis quanto estocásticos. Para líquens, no entanto, muito pouco se sabe sobre estes mecanismos, como ocorrem e como podem ser explicados. O presente estudo tem, portanto, como objetivos determinar os padrões estruturais da sucessão liquênica ao longo do tempo de regeneração da floresta, verificar a influência do ambiente e do espaço na variação da diversidade beta nas comunidades de líquens e as relações entre as características dos estágios com a composição e a substituição de espécies (*turnover*) no gradiente sucessional. Um total de 188 táxons de líquens foram amostrados em 24 unidades amostrais, divididas em três estágios de sucessão (6-10; 12-20; e 40-60 anos de regeneração após o abandono). Os resultados corroboram a hipótese principal de que as comunidades de líquens se modificam conforme se altera a estrutura da floresta ao longo da sucessão, com mudanças na composição e na riqueza de espécies. Além disso, quanto à diversidade beta, os resultados indicam menor *turnover* de espécies dentro das UAs dos estágios avançados, uma taxa maior de diversidade beta entre unidades mais distintas ao longo do gradiente de sucessão florestal e maior explicação do ambiente na variação da composição. Comunidades de líquens em áreas do limite sul de distribuição de Mata Atlântica *strictu sensu* respondem, portanto, às modificações resultantes da sucessão da floresta, podendo servir como mais uma ferramenta na caracterização de áreas em estágios de regeneração e/ou conservação distintos.

Palavras-chave: Regeneração florestal, florestas tropicais, indicadores biológicos, fungos liquenizados, diversidade beta.

Abstract

Vegetation structure and dynamics of a forest reflect the complex interaction between disturbance events and regeneration processes acting in many scales, such as time and space. Studies regarding forest recover after a disturbance event show several mechanisms related to succession such as previsible and stochastic ones. Considering lichen communities, however, not much is already known about these mechanisms, how they happen and how they may be explained. Therefore, the present study has as main objectives to determine lichen succession patterns along forest recover, to verify the influence of environment and space in lichen communities variation (beta diversity) and the relation between succession stages' characteristics with composition and species turnover during successional gradient. A total of 188 lichen taxa were sampled in 24 sample sites, which were split in three succession stages (6-10; 12-20; and 40-60 years of recovering). The results corroborate the main hypothesis that lichen communities change as the forest structure changes with succession, with differences in composition and species richness. Besides, results on beta diversity show less species turnover in sample sites of older stages, a greater beta diversity rate among more distinct sample sites during forest succession and a greater explanation of the environment in composition variation. Lichen communities in the southern limit of the Atlantic rain forest are able to clearly show changes as a result of forest succession and may be used as a tool to characterize areas in different regeneration and/or conservation stages.

Keywords: Forest regeneration, rainforest, biological indicators, lichenized fungi, beta diversity.

Introdução

A estrutura e a dinâmica da vegetação de uma floresta refletem a complexa interação entre eventos de distúrbios e processos de regeneração, os quais atuam em múltiplas escalas temporais e espaciais (Chazdon 2003). Na escala temporal, a compreensão dos processos e mecanismos que atuam na sucessão florestal tem sido foco de estudos ecológicos há bastante tempo, como os pioneiros Clements (1916) e Gleason (1926). Além de mudanças relacionadas ao tempo de sucessão após um distúrbio, há muito se sabe que a organização das espécies também se dá no espaço, sendo fortemente influenciada por fatores ambientais (Whittaker 1956, Bray & Curtis 1957), relações intra- e interespecíficas (Southwood 1987) ou simplesmente pela distância espacial (Hubbell 2005).

Praticamente todo o conhecimento a respeito da sucessão em florestas tropicais se concentra nos padrões temporais e espaciais de espécies arbóreas e arbustivas (Finegan 1996, Guariguata & Ostertag 2001, Chazdon 2003, 2008, Letcher & Chazdon 2009), e muito pouco se conhece a cerca das mudanças que ocorrem com outros organismos dessas florestas (Chazdon 2008). Para comunidades de líquens, pouquíssimos trabalhos foram realizados com alguma abordagem sucessional em florestas tropicais (Cáceres *et al.* 2007, Rivas-Plata *et al.* 2008, Morley & Gibson 2010). A sucessão líquênica é extremamente complexa e envolve não apenas as mudanças temporais da própria comunidade de líquens, mas também das árvores que servem como substrato, e da estrutura florestal como um todo que serve como indicadora das condições climáticas locais que atuam diretamente sobre os líquens (Kantvilas 1990). Compreender como comunidades de líquens se organizam e respondem à sucessão da floresta pode permitir uma avaliação mais ampla do processo de regeneração florestal e das relações com outros organismos não arbóreos.

Os líquens são organismos que podem ser encontrados em diferentes substratos nas florestas tropicais, mas são mais frequentemente encontrados cobrindo o córtex de árvores, lianas e plantas jovens (líquens corticícolas) e a superfície de folhas (líquens foliícolas) (Lakatos *et al.* 2006). De modo geral, são organismos pioneiros, de ampla dispersão geográfica (Valencia & Ceballos 2002), que acompanham as alterações temporais da vegetação (Kuusinen 1996; Boudreault *et al.* 2000; Radies & Coxson 2004; Gauslaa *et al.* 2007; Morley & Gibson 2010) e são também importantes para a sucessão de epífitos no tronco, influenciando o estabelecimento de outros organismos (Callaway *et al.* 2001). Com a passagem do tempo, diferentes espécies de líquens são encobertas por outros líquens, que por sua vez podem dar lugar a outros epífitos como briófitas, pteridófitas e bromélias (Seaward 2008).

A partir destas ideias, a primeira hipótese, quanto à dinâmica das comunidades de líquens ao longo de um processo de sucessão florestal é que os estágios de sucessão da floresta diferem quanto à composição da comunidade de líquens. Segundo Kantvilas (1990), os líquens respondem às alterações temporais do substrato e do ambiente, sendo cada estágio de sucessão caracterizado por um grupo diferente de espécies. Algumas famílias de líquens de florestas tropicais, como Porinaceae e Thelotremataceae, estão presentes somente em florestas de estágios mais avançados, em locais com pouca ou nenhuma intervenção antrópica (Rivas-Plata *et al.* 2008). É justamente esta habilidade em responder às alterações da floresta que caracteriza esses organismos como bons indicadores biológicos da qualidade das florestas (Kuusinen 1996, Selva 1996, McCune *et al.* 2000, Will-Wolf *et al.* 2006a, Li *et al.* 2011).

A segunda hipótese propõe que a riqueza de espécies (diversidade alfa) seria maior nos estágios intermediários de sucessão, seguindo a hipótese do distúrbio intermediário (Connell 1978). Assim, tanto espécies de estágios iniciais quanto avançados poderiam co-ocorrer em áreas intermediárias de sucessão florestal. Esta nossa hipótese difere do que se sabe para florestas temperadas, onde a riqueza de espécies de líquens aumenta com a idade da floresta (Hyvärinen *et al.* 1992, Kuusinen 1996, Selva 1996, Boudreault *et al.* 2000, Johansson *et al.* 2007, Nascimbene *et al.* 2010). Esperamos isso, pois as florestas avançadas de áreas tropicais tendem a ser mais fechadas, com um interior sombreado que acaba limitando o desenvolvimento de líquens, ao contrário de florestas avançadas temperadas, cuja radiação fotossinteticamente ativa no interior da floresta tende a ser muito maior (Canham *et al.* 1990).

A terceira hipótese se refere aos fatores que estão explicando as mudanças (variação) das comunidades de líquens, bem como o *turnover* de espécies no gradiente sucessional. Acredita-se que a abertura de dossel e a estrutura da vegetação da floresta expliquem melhor os padrões de variação do que o espaço ou o tipo de espécie do forófito, pois os líquens tem sua distribuição influenciada, principalmente, por fatores como luz e umidade (Marcelli 1992). Da mesma forma, também se espera uma substituição de espécies ao longo do gradiente de sucessão, assim como diferenças na taxa de *turnover* dentro dos estágios. Cáceres *et al.* (2008) encontraram valores altos de beta diversidade nas comunidades de líquens entre fragmentos de Mata Atlântica no nordeste do Brasil, devido aos efeitos da fragmentação nas áreas amostradas.

O conhecimento ecológico sobre líquens de florestas tropicais é escasso (Cáceres *et al.* 2008). A maioria dos estudos de ecologia de líquens se restringem a Europa e Estados Unidos, faltam estudos especialmente na América do Sul, África e Ásia (Will-Wolf *et al.* 2006a). Um dos motivos pode ser a aparente baixa diversidade de líquens nessas florestas, quando, na verdade, grande parte das espécies é restrita às copas das árvores (Gradstein *et al.* 1990). Soma-se a isso o fato de que a maioria das espécies de líquens em florestas tropicais é de líquens crostosos, espécies pouco conspícuas e muitas vezes difíceis de se distinguir dos troncos (Sipman & Harris 1989). No Brasil a situação não é diferente, são poucos os estudos sobre ecologia de comunidades líquênicas. Dentre eles podemos citar os trabalhos de Marcelli (1992), Martins (2006), Käffer *et al.* (2007; 2009; 2010; 2011), Cáceres *et al.* (2007; 2008), Fleig & Gruninger (2008). Assim, o presente estudo tem como objetivos: i) determinar os padrões da sucessão líquênica ao longo do tempo de regeneração da floresta, ii) verificar a influência do ambiente e do espaço na variação das comunidades de líquens (diversidade beta) e iii) as

relações entre as características dos estágios com a composição e a substituição de espécies (*turnover*) no gradiente sucessional.

Material e Métodos

Área de estudo

A área de estudo localiza-se no Município de Maquiné, na região nordeste do Rio Grande do Sul, fazendo parte da bacia hidrográfica do rio Maquiné, sistema hidrográfico do rio Tramandaí (Becker *et al.* 2004). O clima da região está classificado como subtropical úmido, tipo Cfa conforme a classificação de Köppen (Moreno 1961), com temperatura média anual superior a 18°C. Não há um período característico de seca climática e os índices pluviométricos anuais são elevados (1400-1800 mm), com alta frequência de dias de chuva ao longo do ano (Hasenack & Ferraro 1989)

A região é composta principalmente por Floresta Ombrófila Densa, mas há áreas de Floresta Estacional Semidecidual (vertente sul da Serra Geral) e alguns elementos de Floresta Ombrófila Mista, por estar numa zona de ecótono (Sevegnani & Baptista 1996). Esta região corresponde ao limite sul de distribuição da Mata Atlântica *stricto sensu*.

As florestas tropicais, apesar de sustentarem elevado número de espécies e um grande número de endemismos, encontram-se entre os ecossistemas mais ameaçados do mundo (Myers *et al.* 2000). A Mata Atlântica, que cobria cerca de 150 milhões de hectares, está reduzida a menos de 16% da cobertura original (Ribeiro *et al.* 2009), mas ainda é um dos ecossistemas de maior diversidade do Brasil (Myers *et al.* 2000).

A região nordeste do Rio Grande do Sul, que teve suas formações florestais originais amplamente substituídas por diferentes tipos de uso na metade do século vinte, passa hoje por processos de sucessão da vegetação (Becker *et al.* 2004), oferecendo condições ideais para estudos de dinâmica de regeneração natural da Mata Atlântica. Todas as áreas selecionadas para estes estudo foram pequenas roças de subsistência no passado, normalmente cultivadas através de um sistema de coivara, que consiste de corte e queima da floresta, seguindo por plantio consorciado de espécies durante alguns anos e posterior abandono da terra para descanso (Perotto 2009). Entre as décadas de 60 e 90 ocorreu uma diminuição considerável na utilização direta das áreas e dos recursos naturais em toda a região, possibilitando a regeneração florestal e a atual ocorrência de áreas em diferentes estágios de sucessão (Becker *et al.* 2004).

Desenho amostral

Para a amostragem das comunidades de líquens foram selecionadas quatro áreas (blocos), cada qual apresentando três estágios sucessionais distintos: entre 6 e 10 anos de sucessão após o abandono de uso (estágio inicial), entre 12 e 20 anos (intermediário) e entre 40 e 60 anos (avançado). Em cada estágio (dentro de cada bloco), foram dispostas duas unidades amostrais (UAs), cada qual composta por três forófitos selecionados aleatoriamente dentro de um raio de aproximadamente 5 m. Como critérios para a seleção dos forófitos, foram considerados indivíduos arbóreos com CAP > 18 cm (CAP: circunferência a altura do peito – 1,30 m do solo), tronco ereto, sem ramificações até 1,50 m, cuja casca (ritidoma) não fosse lisa nem descamante. Assim, o estudo contempla 24 UAs distribuídas em quatro áreas nos vales de Maquiné (Fig. 1).

Em cada forófito fez-se a amostragem dos líquens, considerando a porção do tronco entre 30 e 150 cm do solo, em intervalos regulares de 10 cm, conforme o método do elástico (Marcelli 1992). Este método consiste em posicionar um elástico de 1 cm de largura ao redor do tronco, subdividido igualmente 20 vezes, totalizando 100 pontos. O comprimento varia conforme o diâmetro do tronco, mas todos têm 20 divisões equidistantes que perfazem 100%. Assim, a cobertura de uma espécie de líquen é estimada com base no número de pontos (divisões) cobertos por ela ao longo do elástico, sendo correspondente a um percentual. A cobertura final da espécie na UA considera a soma do percentual de pontos tocados por ela, tendo em vista os três forófitos e os 13 níveis de altura (intervalos de 10 cm dentro da porção de tronco entre 30 e 150 cm de altura do solo) amostrados em cada um.

Os líquens foram amostrados em 19 espécies de árvores, pertencentes a 14 famílias. As espécies de forófitos mais frequentes foram *Myrsine coriacea* (Sw.) R.Br. (18 indivíduos), *Cabranea canjerana* (Vell.) Mart. (12), *Ocotea puberula* (Rich.) Nees (5) e *Matayba* cf. *elaegnoides* Radlk. (5).

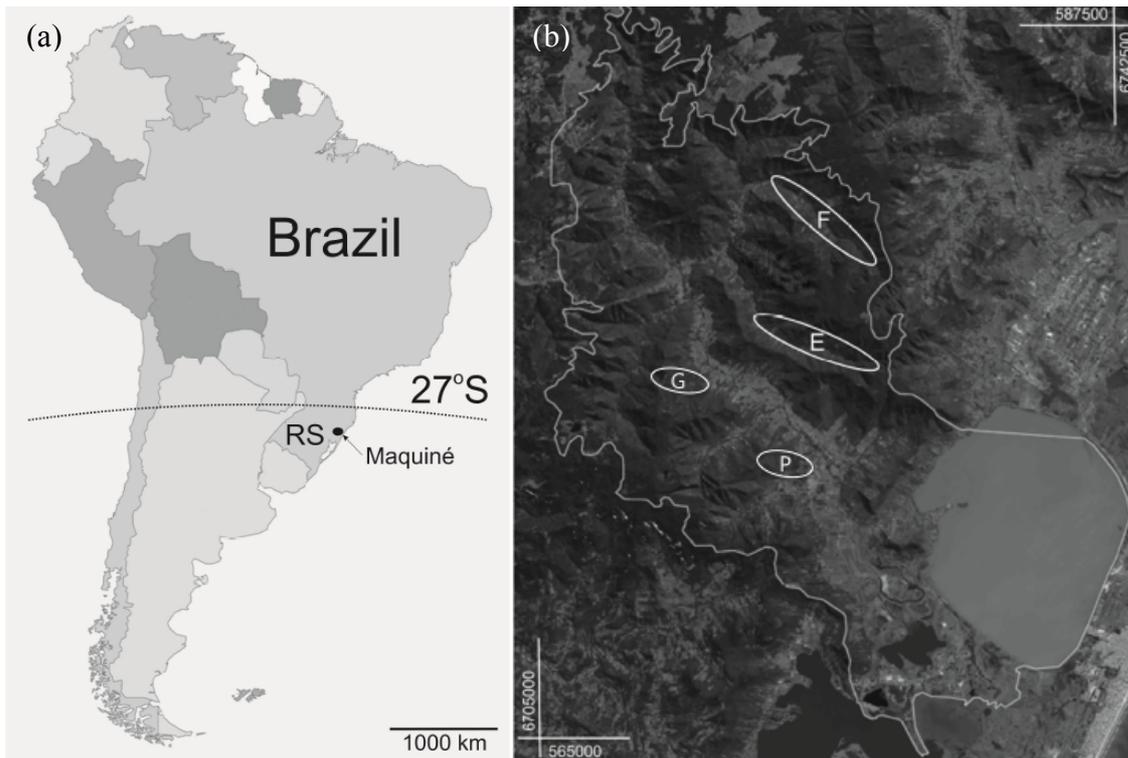


Figura 1. (a) Localização do município de Maquiné e (b) localização das áreas amostradas. De cima para baixo: F = Vale do Rio Forqueta, E = Vale do Rio da Encantada, G = Localidade da Gruta, P = Área da Fepagro (Fundação de Pesquisa Agropecuária) Litoral Norte.

Os espécimes de líquens foram identificados no local ou coletados para identificação posterior em laboratório. Caracteres externos importantes para a identificação de líquens foram analisados através de microscópio estereoscópico, e secções anatômicas dos talos e das frutificações foram analisadas com o auxílio de microscópio óptico. A identificação das espécies foi feita com o uso de bibliografia taxonômica especializada como Benatti & Marcelli (2008), Brako (1991), Cáceres (2007), Canêz (2005; 2009), Cunha (2007), Dal-Forno (2009), Galloway (1998), Jungbluth (2006, 2009), Lücking *et al.* (2009), Martins (2007), Spielmann (2009), Spielmann & Marcelli (2008a, 2008b, 2009), Swinscow & Krog (1988). Além disso, foram feitos testes de coloração com hidróxido de potássio 20% (KOH), hipoclorito de sódio comercial (NaClO) e parafenilendiamina, dissolvida em álcool etílico comercial (C₆H₄(NH₂)₂), que contribuem para determinar a presença de substâncias no córtex e na medula do talo líquênico (Hale 1979). O material herborizado está depositado no Herbário Prof. Dr. R.H. Alarich Schultz (HAS) do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul.

Características ambientais e estruturais da floresta

Em cada UA foi estimada a abertura do dossel e caracterizada a estrutura da vegetação arbórea circundante, considerando um raio de 5 m. A avaliação da abertura do dossel (AD) foi feita através de fotografias hemisféricas (média de quatro fotografias tomadas junto aos forófitos e no centro da UA), com lente olho-de-peixe acoplada à máquina fotográfica digital, posicionada a 1 m do solo. As fotos foram posteriormente analisadas através do *software Gap Light Analyzer* (Frazer *et al.* 1999). A caracterização da estrutura da vegetação circundante foi feita através da estimativa da área basal média (AB), do número de indivíduos arbóreos (N) e da altura do dossel (ALT) da UA, considerando todas as árvores presentes com CAP \geq 18 cm. A idade (I) das UAs foi obtida a partir de informações dada por cada agricultor.

Análise de dados

Para a análise de dados, todas as informações relativas às 24 UAs foram organizadas em quatro matrizes principais: matriz **W** – UAs descritas pela cobertura das espécies de líquens presentes, matriz **E** - UAs descritas pelas variáveis ambientais e estruturais, matriz **S** - UAs descritas por suas coordenadas geográficas (em UTM) e matriz **F** - UAs descritas pelas espécies de forófitos onde os líquens foram amostrados.

Inicialmente, considerando a matriz **W**, fez-se uma análise de variância multivariada (MANOVA) com base em 1000 permutações a partir da matriz de distância de corda como medida de semelhança entre as UAs (Pillar & Orłóci 1996), para avaliar a influência do fator estágio de desenvolvimento da floresta (inicial, intermediário e avançado) na variação da composição de espécies de líquens. Depois, fez-se uma análise de espécies indicadoras (Dufrêne & Legendre 1997) dos três estágios sucessionais da floresta a partir da matriz **W**, com o teste de aleatorização de Monte-Carlo (McCune *et al.* 2002), para avaliar quais espécies estavam mais diretamente relacionadas a qual estágio, a ponto de serem indicadoras de um determinado estágio de sucessão florestal no sul da Mata Atlântica. Esta análise foi feita através do programa PC-ORD (McCune & Mefford 2011).

Para avaliar a diversidade alfa nos estágios de sucessão, fez-se inicialmente uma análise de variância univariada (ANOVA) dos valores de riqueza de espécies entre os três estágios. Entretanto, a fim de excluir uma possível influência da cobertura sobre a riqueza (considerando o mesmo pressuposto que se tem para a densidade (Gotelli & Colwell 2001), ou seja, que áreas com maior cobertura de líquens teriam por si só maior riqueza), fez-se uma análise de regressão entre a riqueza (y) e a cobertura (x) de líquens nas UAs e, com os resíduos dela analisou-se

novamente a influência dos estágios sobre a variância da riqueza de espécies. Além disso, para verificar se a classificação *a priori* das áreas em estágios de sucessão poderia estar mascarando os padrões de diversidade alfa no ambiente amostrado, foram realizadas novas análises de regressão dos resíduos da regressão mencionada acima pela idade sucessional das áreas, bem como pelos parâmetros descritores da estrutura da floresta.

A relação entre a comunidade e a variação ambiental e estrutural das áreas amostradas foi verificada a partir de uma análise de redundância canônica (RDA, Rao 1964), realizada com as matrizes **W** (resposta) e **E** (explanatória), através do programa CANOCO (Ter Braak & Smilauer 2002). A RDA é uma extensão da regressão múltipla para a modelagem de dados com resposta multivariada (Legendre & Legendre 1998) e demonstra os principais eixos que explicam simultaneamente a máxima variação da matriz resposta, relacionando as unidades amostrais e as espécies com as variáveis ambientais (Ter Braak 1986). Somente as espécies com correlação $\geq 60\%$ foram incluídas no diagrama de ordenação.

O *turnover* de espécies, medida de diversidade beta, dentro dos estágios foi avaliado conforme Anderson *et al.* (2011). Primeiramente, para testar a diferença de *turnover* de cada estágio entre os demais, foi calculada a dissimilaridade entre cada par de UA ($1-\Delta y$), sendo Δy obtido a partir de uma matriz de similaridade da matriz **W**, transformada em presença e ausência, utilizando-se Sørensen como medida de semelhança. Os valores de dissimilaridade dos estágios foram então analisados através de uma ANOVA. Além disso, fez-se a análise da taxa de *turnover* de espécies, a partir da similaridade entre as UAs (Δy) ao longo do gradiente ambiental de sucessão (Δx) (*distance decay*). Para esta análise fez-se a regressão entre a matriz de similaridade de Sørensen obtida da matriz **W** e a matriz de distância Euclidiana obtida da matriz **E**, previamente normalizada e centralizada. Para testar a significância estatística desta relação fez-se um teste de Mantel entre as matrizes mencionadas acima, com base em 1000 permutações (Legendre & Legendre 1998, Anderson *et al.* 2011). O teste de *distance decay* da similaridade consiste em um descritor simples para o entendimento de como a diversidade biológica está distribuída ao longo de um gradiente (Nekola & White 1999). As matrizes de similaridade e as análises de ANOVA e MANOVA foram realizadas com o *software* MULTIV 2.8b (por V. Pillar, disponível em <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br/software>).

Para determinar se há maior influência do ambiente (matriz **E**), do espaço (matriz **S**) ou das espécies de forófitos (matriz **F**) na variação da composição da comunidade entre os estágios, fez-se duas análises de redundância canônica parcial (RDA parcial), conforme proposto por Borcard *et al.* (1992), uma com o ambiente e o espaço, e outra com o ambiente e as espécies de

forófitos Antes da análise, as matrizes **E** e **S** foram correlacionadas com a matriz **W** (*forward selection* na rotina do BIO-ENV), para que fossem usadas apenas o sub-conjunto de variáveis com maior valor de correlação com a composição (Clarke & Ainsworth 1993). Além disso, a matriz **E** foi construída a partir dos escores positivos de uma análise de coordenadas principais de matrizes vizinhas (PCNM) das coordenadas geográficas, um método que cria um conjunto de variáveis espaciais explanatórias com estrutura em todas as escalas abordadas pela matriz de dados (Borcard & Legendre 2002, Borcard *et al.* 2004), e não considera apenas as relações lineares de um espaço plano. Todas as análises relativas à RDA parcial foram realizadas com o pacote *vegan* 2.0 (Oksanen *et al.* 2011) no *software* R (R Development Core Team 2011).

Resultados

Composição e estrutura da comunidade de líquens

Foi amostrado um total de 188 táxons, pertencentes a 43 gêneros e 20 famílias (Apêndice 1). Quanto à morfologia, 65,7% destes táxons são considerados líquens crostosos, 27,4% foliosos, 5,1% esquamulosos e 1,7% fruticosos. Os táxons com maior cobertura foram *Porina* sp. 4 (2,98%, relativo ao total de área amostrada), *Graphis* cf. *librata* (2,39%), *Porina* aff. *conspersa* (2,39%), *Leptogium cyanescens* (2,11%) e *Porina* cf. *curtula* (2,08%) (Apêndice 1). Juntas, essas espécies representam 19% de cobertura relativa entre as espécies amostradas.

A MANOVA da composição entre os estágios de sucessão revelou que de fato todos os estágios diferem entre si quanto à composição de espécies (SQ = 3,76; P = 0,0001). A análise de espécies indicadoras revelou 17 táxons com correlações significativas ($P \leq 0,05$) com um dos três estágios (Tab. 1.). Os táxons com maior valor de indicação (VI) foram *Canoparmelia caroliniana* (inicial), *Canoparmelia carneopruiata* (inicial), *Glyphis cicatricosa* (inicial), *Porina* sp. 4 (avançado) e *Phyllopsora parvifolia* (avançado). Apenas uma espécie teve relação significativa com o estágio intermediário, que foi *Porina* aff. *conspersa*.

Tabela 1. Táxons de líquens que apresentaram relação significativa ($P \leq 0,05$) na análise de espécies indicadoras, de acordo com os estágios de sucessão da floresta onde foram mais representativas. VI = valor de indicação; DP = desvio padrão.

Táxon	Estágio	VI	DP	P
<i>Canoparmelia caroliniana</i>	Inicial	97,80	9,69	0,001
<i>Canoparmelia carneopruiata</i>	Inicial	87,50	9,44	0,001
<i>Glyphis cicatricosa</i>	Inicial	75,00	9,88	0,002
<i>Heterodermia obscurata</i>	Inicial	62,50	9,24	0,002

<i>Physcia atrostriata</i>	Inicial	51,00	9,49	0,013
<i>Graphis</i> sp. 2	Inicial	50,00	9,30	0,018
<i>Graphis</i> cf. <i>librata</i>	Inicial	50,00	9,35	0,019
<i>Graphis</i> cf. <i>dupaxana</i>	Inicial	50,00	9,10	0,020
<i>Pertusaria</i> sp. 1	Inicial	50,00	9,05	0,021
<i>Phaeographis</i> cf. <i>scalpturata</i>	Inicial	50,00	8,89	0,023
<i>Pseudocyphellaria clathrata</i>	Inicial	49,80	10,45	0,021
<i>Anisomeridium tamarindii</i>	Inicial	48,40	10,56	0,025
<i>Porina</i> aff. <i>conspersa</i>	Intermediário	60,70	10,99	0,035
<i>Porina</i> sp. 4	Avançado	75,00	10,94	0,002
<i>Phyllopsora parvifolia</i>	Avançado	69,80	12,68	0,009
<i>Malcolmiella</i> cf. <i>fuscella</i>	Avançado	62,50	9,86	0,005
<i>Letrouitia domingensis</i>	Avançado	53,40	10,83	0,032

Diversidade alfa – Riqueza de espécies

Uma primeira análise da riqueza de espécies, considerando o número de espécies por UA, demonstrou uma diferença significativa entre os estágios ($F = 15,57$; $gl = 2$; $P = 0,0002$), sendo o estágio inicial significativamente mais rico em espécies de líquens que os estágios intermediário e avançado, os quais não diferiram em riqueza (Fig. 2a).

No entanto, foi observada uma significativa relação entre a riqueza de espécies e a cobertura total dos líquens nas UAs ($y = 3,59x + 9,69$; $R^2 = 0,37$; $P = 0,002$), ou seja, locais com maior cobertura de líquens têm também maior riqueza. O resultado da ANOVA realizada com os resíduos da regressão entre a riqueza e a cobertura dos líquens nas UAs revelou que não há diferença real da riqueza de espécies entre os estágios de sucessão florestal ($F = 1,97$; $gl = 2$; $P = 0,159$) (Fig. 2b). Por outro lado, quando consideramos os resultados das regressões lineares destes resíduos com os descritores ambientais das UAs, verificou-se a existência de relações significativas entre algumas variáveis ambientais e os padrões de riqueza de espécies (independente do efeito da cobertura) observados ao longo do gradiente de sucessão florestal, como altura do dossel ($y = 0,49x - 6,99$; $R^2 = 0,236$; $P = 0,012$), a área basal ($-0,04x + 3,78$; $R^2 = 0,168$; $P = 0,041$) e a idade ($y = -0,11x + 3,03$; $R^2 = 0,179$; $P = 0,035$). Os valores de inclinação da reta (b) indicam que a riqueza diminui com o aumento da altura do dossel, da área basal e com o tempo de abandono (idade da floresta).

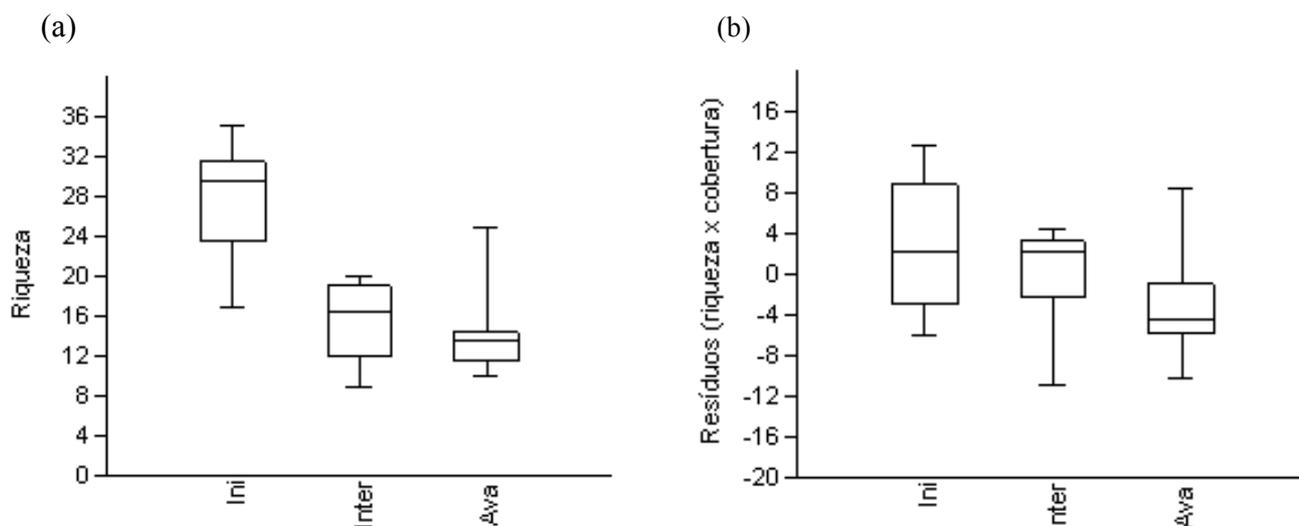


Figura 2. (a) Boxplot da ANOVA ($F = 15,57$; $gl = 2$; $P = 0,0002$) da riqueza de líquens nos estágios de sucessão da floresta e (b) boxplot da ANOVA ($F = 1,97$; $gl = 2$; $P = 0,159$) dos resíduos obtidos a partir da regressão da riqueza pela cobertura de líquens nos estágios. As linhas dentro das caixas representam as médias e as barras os desvios padrão. Ini = inicial, Inter = intermediário, Ava = avançado.

Estrutura da comunidade x descritores ambientais

O resultado da ordenação da RDA feita entre as comunidades de líquens e os descritores ambientais ($P = 0,001$) demonstra uma forte correlação destes descritores com a organização da comunidade (Fig. 3), corroborando o resultado da MANOVA. A abertura de dossel (AD) teve uma forte correlação com as áreas iniciais, que estão à direita do diagrama de ordenação, enquanto a altura da vegetação (ALT) e a área basal (AB) se correlacionaram mais com as áreas avançadas (na parte superior esquerda do diagrama) e o número de indivíduos arbóreos (N) teve uma menor correlação com as UAs, ficando um pouco mais próximo das áreas intermediárias (na parte inferior esquerda do diagrama). O primeiro eixo da ordenação (17,1%) separou as unidades amostrais dos estágios iniciais dos demais estágios, enquanto o segundo eixo (5,4%) separa a maioria das unidades dos estágios avançados das UAs dos estágios intermediários.

As espécies que mais se correlacionaram com os eixos de ordenação foram *Canoparmelia caroliniana* (ccar), *Canoparmelia carneopruinata* (ccrn), *Glyphis cicatricosa* (glci), *Graphis cf. librata* (grli) e *Lobaria erosa* (loer), posicionadas mais à direita no gráfico de ordenação, ou seja, relacionadas às áreas iniciais, além de *Porina* sp. 4 (po4) e *Phyllopsora parvifolia* (phpa) posicionadas na parte superior esquerda, e portanto relacionadas às áreas avançadas. *Porina* aff. *consersa* (poco), posicionada também à esquerda, mas mais abaixo no diagrama de ordenação, está mais relacionada às áreas intermediárias.

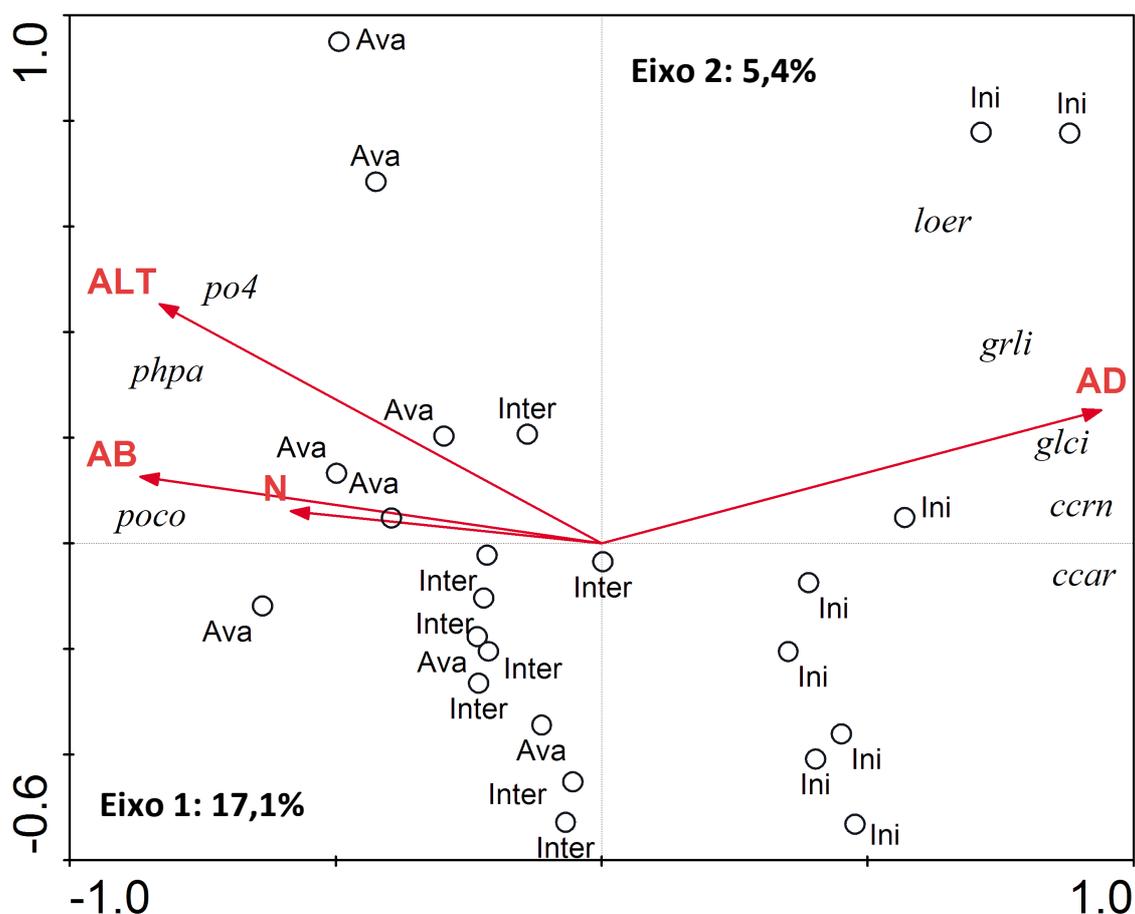


Figura 3. Diagrama de dispersão da análise de redundância canônica (RDA) das espécies pelas UAs descritas pela cobertura e pelos descritores ambientais ($F = 2,0$; $P = 0,002$). Abreviações: AD = média da abertura de dossel dentro da UA, N = número de indivíduos arbóreos com CAP ≥ 18 cm em um raio de 5 m do centro da UA, AB = área basal média, ALT = altura da vegetação na UA; Ini = inicial, Inter = intermediário, Ava = avançado; *ccar* = *Canoparmelia caroliniana*, *ccrn* = *Canoparmelia carneopruinata*, *grli* = *Graphis cf. librata*, *glci* = *Glyphis cicatricosa*, *por* = *Porina* sp. 4, *phpa* = *Phyllopsora parvifolia* e *poco* = *Porina* aff. *conspersa*.

Diversidade beta – Turnover

O resultado da ANOVA da diversidade beta dentro dos estágios ($F = 7,70$; $gl = 2$; $P = 0,0009$) demonstrou que a proporção de substituição de espécies é diferente entre os estágios iniciais e avançados ($P = 0,002$) e entre os estágios intermediários e avançados ($P = 0,005$), não havendo diferenças entre os estágios iniciais e intermediários (Fig. 4). Além disso, a taxa de *turnover* de espécies se altera ao longo do gradiente ambiental ($P = 0,001$) e aumenta conforme a distância (sucessão da floresta) ($R^2 = 0,34$) (Fig. 5).

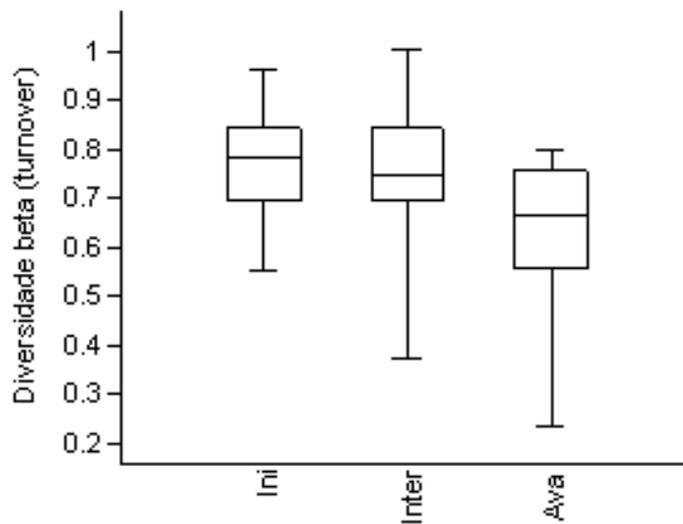


Figura 4. Boxplot da ANOVA ($F = 7,70$; $gl = 2$; $P = 0,0009$) da diversidade beta (*turnover*) dentro dos estágios de sucessão. As linhas dentro das caixas representam as médias e as barras os desvios padrão. Abreviações: Ini = inicial, Inter = intermediário, Ava = avançado.

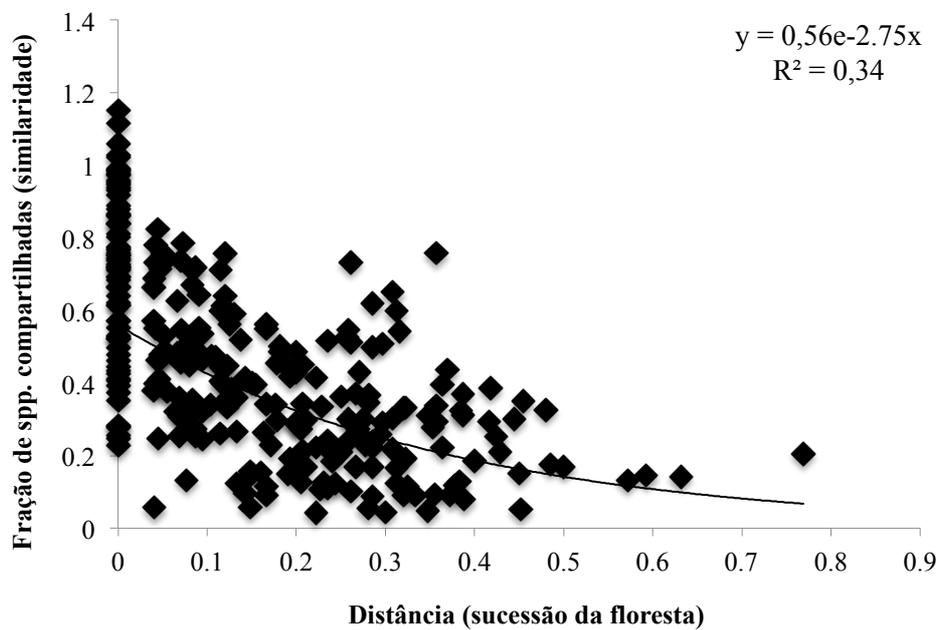


Figura 5. Diagrama da regressão exponencial entre a diversidade beta (taxa de *turnover* de espécies entre os estágios, expressa pelo índice de similaridade de Sørensen) e a matriz de distância euclidiana obtida a partir da matriz **E** (sucessão da floresta).

Diversidade beta – Variação na composição

A matriz ambiental utilizada para a RDA parcial, após seleção do conjunto de variáveis que maximizaram a correlação com a matriz de composição, foi composta por três variáveis: altura do dossel, área basal e abertura de dossel ($R^2 = 0,63$). A análise de PCNM resultou em 11 vetores positivos (*eigenvectors*) e destes dois foram selecionados por terem o maior valor de correlação com a comunidade (PCNM4 e PCNM7; $R^2 = 0,23$). Como os vetores são ordenados em ordem espacial decrescente (Borcard & Legendre 2002), as variáveis espaciais selecionadas representam uma escala intermediária (PCNM4) e uma escala fina (PCNM7) em relação à amplitude geográfica do desenho amostral deste estudo.

A partir do resultado obtido na RDA parcial entre o ambiente e o espaço pode-se afirmar que, o ambiente tem maior explicação nessa variação (23%) do que o espaço (9%), permanecendo ainda uma grande parte não explicada (88%), o que pode ser resultado de processos estocásticos ou de variáveis não mensuradas neste estudo (Tab. 2, Fig. 6). Cabe salientar que a análise indica que somente o ambiente puro (independente do espaço – [a]) foi significativo, ou seja, que o espaço não explica uma parcela significativa da variação dos dados. Na RDA parcial que utilizou a matriz de espécies de forófitos em vez do espaço, particionando a explicação na variação entre o ambiente e as espécies de forófitos, foi obtida uma maior explicação para os forófitos ($R^2_{aj} = 0,25$; $F = 0,74$), no entanto este resultado não foi significativo ($P = 0,83$), enquanto o ambiente continuou sendo significativo ($R^2_{aj} = 0,11$; $F = 1,96$; $P = 0,004$).

Tabela 2. Resultado da RDA parcial para partição da diversidade, com a composição como variável dependente e o ambiente e o espaço como variáveis explanatórias. a = ambiente, b = intersecção entre ambiente e espaço, c = espaço, d = resíduos não explicados pelos dados.

Frações de variação	R^2 ajustado	F	P
[a+b] Ambiental	0,23	1,96	0,002*
[b+c] Espacial	0,09	0,99	0,430
[a+b+c]	0,31	1,63	0,005*
[a] Somente ambiental	0,12	1,97	0,003*
[b] Ambiente espacialmente estruturado	-0,01		
[c] Somente espacial	0,01	1,11	0,286
[d] Resíduos	0,88		

* = representa os resultados significativos.

Discussão

Os resultados deste estudo corroboram a hipótese principal de que as comunidades de líquens acompanham as alterações estruturais observadas com a sucessão de uma floresta tropical, com mudanças na composição e na riqueza de espécies. Alguns autores já haviam demonstrado mudanças na comunidade de líquens acompanhando a idade da floresta (Hyvarinen *et al.* 1992, Boudreault *et al.* 2000, Johansson *et al.* 2007, Rogers *et al.* 2009, Nascimbene *et al.* 2010, Li *et al.* 2011), mas todos em florestas temperadas, nenhum deles em florestas tropicais ou subtropicais. No entanto, há na literatura alguns indícios de que estas mudanças fossem esperadas também para florestas tropicais, pois algumas famílias de líquens apresentam maior abundância em florestas que sofreram pouco ou nenhum distúrbio (Rivas-Plata *et al.* 2008).

Composição e riqueza de espécies

O grande número de espécies de líquens reportada neste estudo denota a importância destes organismos para os ecossistemas, pois representam uma porção bastante diversa da Floresta Atlântica. Existem poucos estudos sobre a diversidade de líquens em florestas tropicais e subtropicais, e menos ainda incluindo líquens crostosos, o que dificulta a comparação dos resultados (Cáceres *et al.* 2008). Além disso, a metodologia aqui aplicada não teve como objetivo a coleta exaustiva de amostras de líquens, mas sim responder às questões ecológicas sobre a sucessão destas florestas, ou seja, a diversidade poderia ser ainda maior. Quanto à cobertura, ressaltamos que dos cinco táxons com maior cobertura, considerando todos os estágios amostrados, quatro são líquens crostosos, salientando então a importância de se incluir este grupo de líquens nos estudos ecológicos, apesar de sua difícil identificação. Segundo Sipman & Harris (1989), os líquens de talo crostoso são as formas predominantes nas florestas tropicais.

A diferença encontrada entre os estágios de sucessão da floresta demonstram que de fato os líquens são sensíveis às alterações estruturais da vegetação e que as espécies de líquens vão sofrendo a ação desse filtro ambiental ao longo do gradiente, como já havia sido demonstrado em florestas temperadas (Boudreault *et al.* 2000, Johansson *et al.* 2007, Rogers *et al.* 2009). Desta forma, parece que as comunidades de líquens estão sob influência de processos semelhantes aos da regeneração florestal descrita por espécies arbóreas, cujos estágios iniciais estão relacionados à colonização e à chegada de muitas espécies ao mesmo tempo, e os estágios mais tardios estão relacionados à habilidade de competição e tolerância às condições ambientais mais restritivas (Guariguata & Ostertag 2001).

É possível afirmar que algumas espécies de líquens podem ser utilizadas como boas indicadoras do estágio de sucessão de áreas do limite sul de distribuição de Mata Atlântica *strictu sensu*, pois se correlacionaram de forma bastante forte e significativa com os estágios. Especialmente *Canoparmelia caroliniana*, *Canoparmelia carneopruiata* (Parmeliaceae) e *Glyphis cicatricosa* (Graphidaceae), que apresentaram valores altos como espécies indicadoras de estágios iniciais de sucessão da floresta, *Porina* aff. *conspersa* (Porinaceae) como indicadora de estágio intermediário e os táxons *Porina* sp. 4 (Porinaceae) e *Phyllopsora parvifolia* (Ramalinaceae), indicadores de estágios avançados. A família Porinaceae já havia sido relatada como característica de estágios mais avançados de sucessão em florestas tropicais (Rivas-Plata *et al.* 2008), reforçando o resultado encontrado. A resposta das comunidades de líquens ao gradiente de sucessão da floresta reforça a importância destes organismos como indicadores de regeneração florestal, como já relatado em outros estudos (Kuusinen 1996, Selva 1996, Saipunkaew *et al.* 2005, Rivas-Plata *et al.* 2008, Nascimbene *et al.* 2009, 2010).

Inicialmente, a riqueza de líquens parecia significativamente diferente entre os estágios, sendo maior no estágio inicial. No entanto, isso se refletia na maior cobertura observada neste estágio, já que após a eliminação da influência da cobertura, não houve mais diferença de riqueza entre os estágios. Por outro lado, quando deixamos de lado a classificação categórica de estágios sucessionais e consideramos os descritores ambientais do processo de sucessão como um todo, se observou que há uma relação linear significativa da riqueza com alguns descritores ambientais. Estudos com sucessão de comunidade de líquens em áreas de floresta temperadas encontraram, na maioria das vezes, maior riqueza em áreas avançadas, devido a modificação da estrutura da floresta e aumento no diâmetro dos forófitos (Selva 1996, Boudreault *et al.* 2000, Nascimbene *et al.* 2010). Aparentemente, para líquens de floresta tropicais a riqueza responde à estrutura de vegetação, diminuindo conforme aumenta a altura média do dossel, a área basal por área de floresta e a idade da floresta, ou seja, conforme a floresta vai se tornando mais madura, mais alta e com maior porte, menor tende a ser a riqueza de líquens. Os resultados encontrados neste estudo são completamente opostos aos padrões encontrados durante a regeneração de florestas temperadas, devido, principalmente, às diferentes características de luminosidade no interior dessas florestas em relação às florestas tropicais (Canham *et al.* 1990).

A hipótese de que a riqueza seguiria a teoria do distúrbio intermediário (Connell 1978) portanto, não foi confirmada. A relação de um número maior de espécies em áreas florestais estruturalmente mais jovens (menor altura de dossel e menor cobertura basal/área)

pode ser explicada pela ausência de fortes filtros ambientais, tal como a menor luminosidade e a maior umidade, possibilitando que diversas espécies ocupem o mesmo local. Nas áreas mais sombreadas, com dossel mais alto e mais tempo de abandono, estes filtros parecem limitar o número de espécies capazes de resistir e se estabelecer sob tais condições (Green *et al.* 2008). Somente algumas espécies, praticamente todos líquens crostosos, toleram bem estas condições do sub-dossel das florestas tropicais, pois possuem estratégias funcionais para evitar a limitação fotossintética por supersaturação hídrica e uma boa habilidade em explorar baixas intensidades de luz (Lakatos *et al.* 2006).

Estrutura da comunidade x descritores ambientais

A partir do resultado da ordenação da RDA, pode-se afirmar que as variáveis ambientais da estrutura da floresta estão realmente determinando o padrão de organização da comunidade de líquens, corroborando com a hipótese de que tanto a abertura de dossel quanto a estrutura da vegetação, como descritores do processo de sucessão da floresta, estão relacionados à dinâmica de organização das comunidades de líquens. Tal padrão corrobora a hipótese de que líquens são sensíveis a variações de luminosidade e umidade (Johansson *et al.* 2007, Gauslaa *et al.* 2007, Nash III 2008), respondendo de forma significativa às alterações presentes nas diferentes áreas sucessionais da floresta.

Diversidade beta – Turnover e Variação

O menor *turnover* de espécies registrado entre as unidades amostrais do estágio avançado indica que estes estágios são mais homogêneos em termos de composição de líquens do que os estágios sucessionais anteriores (inicial e intermediário). Podemos inferir que nos estágios mais iniciais, muitas espécies estão chegando e ocorrendo juntas, competindo e sendo substituídas, enquanto nos estágios mais avançados, o filtro ambiental acaba restringindo a ocorrência de várias espécies, havendo menos competição e menor variação entre as unidades amostrais deste ambiente.

A relação significativa da taxa de *turnover* com o gradiente de sucessão demonstra que quando comparamos todas as possibilidades de pares de unidades amostrais entre os estágios também há diferenças ao longo do gradiente, com o decaimento da similaridade entre os pares a medida que aumentam suas diferenças em termos ambientais, ou seja, a diversidade beta é maior entre unidades mais distintas na sucessão florestal. Alguns estudos em florestas temperadas também demonstraram que ao longo do desenvolvimento da floresta

as espécies de líquens mais pioneiras vão sendo substituídas por outras (Boudreault *et al.* 2000).

A hipótese de que o ambiente teria um maior percentual de explicação na variação da composição ao longo do gradiente de sucessão da floresta foi corroborada. Tanto o espaço puro quanto as espécies de forófitos não tiveram relação significativa com esta variação.

Em escalas maiores o espaço poderia sim explicar as diferenças de composição (Giordani 2006), no entanto, a dispersão das espécies de líquens pode acontecer em curtas ou longas distâncias, dependendo do tipo de estrutura reprodutiva (Sillett *et al.* 2000), e, portanto, para uma escala como a deste estudo, as alterações espaciais não foram grandes o suficiente para demonstrar qualquer limitação de dispersão. Para florestas temperadas, Will-Wolff *et al.* (2006b) apontam que variáveis relativas a estrutura da vegetação assim como a idade da floresta e as espécies de forófitos, se tornam mais importantes para explicar variações de composição em escalas menores, enquanto variáveis espaciais são mais importantes em escalas maiores. Assim, a ausência de influência do espaço na explicação das comunidades de líquens indica que estes organismos não têm limitação de dispersão, mas sim preferências ambientais. Variáveis de nicho tendem a ser, portanto, determinantes na estruturação de comunidades liquênicas ao longo de um gradiente sucessional na Floresta Atlântica do sul do Brasil.

Os forófitos também poderiam explicar parte da variação dos líquens (Sipman & Harris 1989, Cáceres *et al.* 2007), mas por ser um gradiente pronunciado, já se esperava que alterações ambientais (luminosidade e estrutura da floresta) fossem mais importantes (Holz & Gradstein 2005, Rivas-Plata *et al.* 2008). A não relação com as espécies de forófitos também pode ser um padrão para florestas tropicais (Cáceres *et al.* 2007). Segundo a mesma autora, a falta de especificidade forofítica permite que as espécies de líquens tenham um estabelecimento mais eficiente, uma vez que grande parte da dispersão dos diásporos se dá de forma estocástica. Além disso, a padronização dos forófitos feita *a priori*, quanto ao tipo de casca e o pH, certamente amenizou a influência das espécies dos forófitos na comunidade.

Conclusões

Comunidades de líquens em áreas do limite sul de distribuição de Mata Atlântica *stricto sensu* respondem às modificações resultantes da sucessão da floresta, podendo servir como mais uma ferramenta na caracterização de áreas em estágios de regeneração e/ou conservação distintos. Os resultados nos permitiram concluir que diferentes estágios de sucessão da floresta conservam diferentes espécies de líquens, sendo que o todo mantém a

maior diversidade de espécies (maior diversidade beta entre locais ambientalmente mais distintos, ou seja, entre os extremos do gradiente sucessional), embora as áreas mais avançadas abriguem grande quantidade de espécies de líquens restritas a estes ambientes. Pode-se afirmar também que áreas florestais estruturalmente mais jovens abrigam maior riqueza de espécies e que o ambiente é responsável por um percentual maior na explicação da variação da comunidade de líquens, sendo o nicho mais importante do que a teoria neutra para os líquens, considerando esta escala de estudo.

Agradecimentos

Agradeço ao PPG Ecologia por toda a assistência prestada no decorrer deste trabalho, a CAPES pela bolsa de estudo, a Fundação Zoobotânica do RS, por permitir que as atividades de triagem e identificação do material fossem realizados em suas dependências, a Fepagro e aos agricultores de Maquiné, que permitiram a realização das atividades de campo em suas propriedades. Agradeço também as minhas amigas e ajudantes de campo Laura Capellati e Fabiane Lucheta, pela ajuda física e mental, a Iporã Haeser por nos levar a campo e a Rodrigo Bergamin pela identificação das espécies de plantas.

Referências Bibliográficas

- Anderson, M.J.; Crist, T.O.; Chase, J.M.; Vellend, M.; Inouye, B.D.; Freestone, A.L., Sanders, N.J.; Cornell, H.V.; Comita, L.S.; Davies, K.F.; Harrison, S.P.; Kraft, N.J.B.; Stegen, J.C. & Swenson, N.G. 2011. Navigating the multiple meanings of β -diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.
- Becker, F.G.; Irgang, G.V., Hasenack, H., Vilella, F.S. & Vernani, N.F. 2004. Land cover and conservation state of a region in the Southern limit of the Atlantic Forest (River Maquiné Basin, Rio Grande do Sul, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 64: 569-582.
- Benatti, M.N. & Marcelli, M.P. 2008. Espécies de *Parmotrema* (Parmeliaceae, Ascomycetes liquenizados) com máculas reticulares do litoral centro-sul do Estado de São Paulo, Brasil. *Hoehnea* 35: 75-90.
- Borcard, D.; Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Borcard, D. & Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbor matrices. *Ecological Modelling* 153: 51-68.
- Borcard, D.; Legendre, P.; Avois-Jacquet, C. & Tuomisto, H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85:1826-1832.

- Boudreault, C.; Gauthier, S. & Bergeron, Y. 2000. Epiphyte lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the Southwestern Boreal Forest of Québec, Canada. *The Bryologist* 103: 725-738.
- Brako, L. 1991. *Phyllopsora* (Bacidiaceae). *Flora Neotropica* 55: 1-66.
- Bray, J.R. & Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Cáceres, M.E.S. 2007. *Corticolous crustose and microfoliose lichens of northeastern Brazil*. Libri Botanici, v. 22. Verlag, München. 168p.
- Cáceres, M.E.S.; Lücking, R. & Rambold, G. 2007. Phorophyte specificity and environmental parameters versus stochasticity as determinants for species composition of corticolous crustose lichen communities in the Atlantic rain forest of northeastern Brazil. *Mycological Progress* 6: 117-136.
- Cáceres, M.E.S.; Lücking, R.; Rambold, G. 2008. Corticolous microlichens in northeastern Brazil: habitat differentiation between coastal Mata Atlântica, Caatinga and Brejos de Altitude. *The Bryologist* 111: 98-117.
- Callaway, R.M.; Reinhart, K.O. Tucker, S.C. & Pennings, S.C. 2001. Effects of epiphytic lichens on host preference of the vascular epiphyte *Tillandsia usneoides*. *Oikos* 94: 433-441.
- Canêz, L.S. 2005. *A família Parmeliaceae na localidade de Fazenda da Estrela, município de Vacaria, Rio Grande do Sul, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo.
- Canêz, L.S. 2009. *Estudos taxonômicos em Punctelia (Parmeliaceae, Ascomycetes Liquezados)*. Tese de Doutorado. Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo.
- Canham, C.D.; Denslow, J.S.; Platt, W.J.; Runkle, J.R., Spies, T.A. & White, P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 620-631.
- Chazdon, R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology* 6:51-71.
- Chazdon, R.L. 2008. Chance and determinism in Tropical Forest Succession, In: Carson, W.P. & Schnitzer, S.A. (ed.). 2008. *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell, West Sussex. XII+491p.
- Clarke, K.R. & Ainsworth, M. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 92: 205-219.
- Clements, F.E. 1916. *Plant Succession – An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution, Washington. XIII+512p.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199: 1302-1310.

- Cunha, I.P.R. 2007. *Fugos liquenizados do gênero Leptogium (Ascomycetes) no litoral sul do Estado de São Paulo*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista. Botucatu.
- Dal-Forno, M. 2009. *A família Graphidaceae (Ascomycota liquenizados) em restinga em Pontal do Sul, Pontal do Paraná, Paraná*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná. 157p.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution* 11:119-124.
- Fleig, M. & Grüniger, W. 2008. *Líquens da Floresta com Araucária no Rio Grande do Sul. Pró-Mata: Guia de Campo no. 3*. Germany, University of Tübingen. 217p.
- Frazer, G.W.; Canham, C.D. & Lertzman, K.P. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure*.
<[http://www.rem.sfu.ca/forestry/downloads/Files/GLAV2 UsersManual.pdf](http://www.rem.sfu.ca/forestry/downloads/Files/GLAV2%20UsersManual.pdf)>.
- Galloway, D.J. 1998. Studies on the lichen genus *Sticta* (Schreber) Ach.: V*. Australian species. *Tropical Bryology* 15: 117-160.
- Gauslaa, Y.; Palmqvist, K.; Solhaug, K.A.; Holien, H.; Hilmo, O.; Nybakken, L.; Myhre, L.C. & Ohlson, M. 2007. Growth of epiphytic old forest lichens across climatic and successional gradients. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 1832-1845.
- Giordani, P. 2006. Variables influencing the distribution of epiphytic lichens in heterogeneous areas: a case study for Liguria, NW Italy. *Journal of Vegetation Science* 17: 195-206.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Gradstein, S.R.; Montfoort, D. & Cornelissen, J.H.C. 1990. Species richness and phytogeography of the bryophyte flora of the Guianas, with special reference to the lowland rain forest. *Tropical Bryology* 2: 117-126.
- Green, T.G.A.; Nash III, T.H. & Lange, O.L. 2008. Physiological ecology of carbon dioxide exchange. In: Nash III, T.H. (ed.) 2008. *Lichen Biology*. 2nd edition. Cambridge university Press, Cambridge. 496p.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Hale, M.E. 1979. *How to know the lichens*. 2nd edition. Brown Company Publishers, Dubuque. 246p.

- Hasenack, H. & Ferraro, L.W. 1989. Considerações sobre o clima da região de Tramandaí – RS. *Pesquisas* 22: 53-70.
- Holz, I. & Gradstein, S.R. 2005. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica – species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology* 178: 89-109.
- Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166-172.
- Hyvärinen, M.; Halonen, P. & Kauppi, M. 1992. Influence of stand age and structure on the epiphytic lichen vegetation in the Middle-Boreal forests of Finland. *The Lichenologist* 24: 165-180.
- Johansson, P.; Rydin, H. & Thor, G. 2007. Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden. *Ecoscience* 14: 81-91.
- Jungbluth, P. 2006. *A família Parmeliaceae (fungos liquenizados) em fragmentos de cerrados do Estado de São Paulo*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo.
- Jungbluth, P. 2009. *Estudos taxonômicos em Physcia (Schreber) Michaux e Pyxine Fries (Physciaceae, Ascomycota)*. Tese de Doutorado. Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo.
- Käffer, M.I.; Ganade, G. & Marcelli, M.P. 2007. Interação entre líquens e forófitos em quatro ambientes na FLONA de São Francisco de Paula. *Revista Brasileira de Biociências* 5: 216-218.
- Käffer, M.I.; Ganade, G. & Marcelli, M.P. 2009. Lichen diversity and composition in Araucaria forests and tree monocultures in southern Brazil. *Biodiversity and Conservation* 18: 3543-3561.
- Käffer, M.I.; Marcelli, M.P. & Ganade, G. 2010. Distribution and composition of the lichenized mycota in a landscape mosaic of southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 24: 790-802.
- Käffer, M.I.; Alves, C.; Cáceres, M.E.S.; Martins, S.M.A. & Vargas, V.M.F. 2011. Caracterização da comunidade líquênica corticícola de Porto Alegre e áreas adjacentes, RS, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 25: 832-844.
- Kantvilas, G. 1990. Succession in rainforest lichens. *Tasforests* 2: 167-171.
- Kuusinen, M. 1996. Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicators of forest continuity in Finland. *Biological Conservation* 75: 43-49.
- Lakatos, M.; Rascher, U. & Büdel, B. 2006. Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *New Phytologist* 172: 679-695.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd edition. Elsevier Science, Amsterdam. 853p.

- Letcher, S.G. & Chazdon, R.L. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41: 608-617.
- Li, S.; Liu, W.; Wang, L.; Ma, W. & Song, L. 2011. Biomass, diversity and composition of epiphytic macrolichens in primary and secondary forests in the subtropical Ailao Mountains, SW China. *Forest Ecology and Management* 261: 1760-1770.
- Lücking, R.; Archer, A.W. & Aptroot, A. 2009. A world-wide key to the genus *Graphis* (Ostropales: Graphidaceae). *The Lichenologist* 41: 363-452.
- Marcelli M.P. 1992. Ecologia líquênica nos manguezais do sul-sudeste brasileiro. *Bibliotheca Lichenologica* 47: 1-310.
- Martins, S.M.A. 2006. *Estudo da comunidade liquenizada epífita em Dodonaea viscosa L. na restinga do Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS*. Tese de Doutorado. Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo.
- Martins, M.F.N. 2007. *O gênero Heterodermia (Physciaceae, Ascomycota liquenizados) no Estado de São Paulo, Brasil*. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências. Botucatu.
- McCune, B.; Rosentreter, R.; Ponzetti, J.M. & Shaw, D.C. 2000. Epiphyte habitats in an old conifer forest in Western Washington, U.S.A. *The Bryologist* 103: 417-427.
- McCune, B.; Grace, J.B. & Urban, D.L. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- McCune, B. & Mefford, J. 2011. *PC-ORD – Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 6. MjM software, Gleneden Beach, Oregon.
- Moreno, J. A. 1961. *Clima do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura – Div. Terras e Colonização. 42p.
- Morley, S.E. & Gibson, M. 2010. Successional changes in epiphytic rainforest lichens: implications for the management of rainforest communities. *The Lichenologist* 42: 311-321.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 854-858.
- Nascimbene, J.; Marini, L.; Motta, R. & Nimis, P.L. 2009. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodiversity and Conservation* 18: 1509-1522.
- Nascimbene, J.; Marini, L. & Nimis, P.L. 2010. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in Alpine spruce forests. *Forest Ecology and Management* 260: 603-609.
- Nash III, T. H (ed.). 2008. *Lichen Biology*. Cambridge, Cambridge University Press. 496p.
- Nekola, J.C. & White, P.S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867-878.

- Oksanen, J.; Blanchet G.F.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.R., O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.M.; Stevens, H.H. & Wagner, H. 2011. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-2.
<<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>
- Perotto, M.A. 2009. Legislação ambiental, ficalização, atividade econômicas e mudanças na paisagem rural do Vale do Maquiné. In: Castro, D. (org.). *História Natural e Cultural de Maquiné – de tempos muito antigos até o século XXI*. Via Sapiens, Porto Alegre. 79p.
- Pillar, V.D. & Orlóci, L. 1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science* 7: 585-592.
- R Development Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN: 3-900051-07-0, URL <<http://www.R-project.org/>>
- Radies, D.N. & Coxson, D.S. 2004. Macrolichen colonization on 120–140 year old *Tsuga heterophylla* in wet temperate rainforests of central-interior British Columbia: a comparison of lichen response to even-aged versus old-growth stand structures. *The Lichenologist* 36: 235-247.
- Rao, C.R. 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhyá, Series A* 26: 329-358.
- Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.
- Rivas-Plata, E.; Lücking, R. & Lumbsch, H.T. 2008. When family matters: an analysis of Thelotremaaceae (Lichenized Ascomycota: Ostropales) as bioindicators of ecological continuity in tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 17: 1319-1351.
- Rogers, P.C.; Moore, K.D. & Ryel, R.J. 2009. Aspen succession and nitrogen loading: a case for epiphytic lichens as bioindicators in the Rocky Mountains, USA. *Journal of Vegetation Science* 20: 498-510.
- Saipunkaew, W.; Wolseley, P. & Chimonides, P.J. 2005. Epiphytic lichens as indicators of environmental health in the vicinity of Chiang Mai city, Thailand. *The Lichenologist* 37: 345-356.
- Seaward, M.R.D. 2008. Environmental role of lichens. In: Nash III, T.H. (ed.). 2008. *Lichen Biology*. Cambridge, Cambridge University Press. 496p.
- Selva, S.B. 1996. Using lichens to assess ecological continuity in Northeastern forests. In: Davis, M. B. (ed.) 1996. *Eastern Old-Growth Forests: prospects for rediscovery and recovery*. Island Press, Washington DC.
- Sevegnani, L. & Baptista, L.M.R. 1996. Composição florística de uma floresta secundária no âmbito da Floresta Atlântica, Maquiné, RS. *Sellowia* 45-48:47-71.

- Sillett, S.C.; McCune, B.; Peck, J.E.; Rambo, T.R. & Ruchty, A. 2000. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological Applications* 10: 789-799.
- Sipman, H.J.M. & Harris, R.C. 1989. *Lichens*. In: Lieth, H. & Werger, M.J.A. (eds.). 1989. Tropical Rain Forest Ecosystems. Elsevier, Amsterdam. XVII + 713p.
- Southwood, T.R.E. 1987. *The concept and nature of the community*. In: Gee, J.H.R. & Giller, P.S. (eds.). 1987. Organization of communities: past and present. Blackwell Sci. Publ., Oxford. 588p.
- Spielmann, A.A. 2009. *Estudos taxonômicos em Parmotrema s.l. (Parmeliaceae, Ascomycota liquenizados) com ácido salazínico*. Tese (Doutorado). Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo.
- Spielmann, A.A. & Marcelli, M.P. 2008a. Parmeliaceae (Ascomycota liquenizados) nos barrancos e peraus da encosta da Serra Geral, Vale do rio Pardo, Rio Grande do Sul, Brasil. I. Introdução e chave para os gêneros. *Iheringia Série Botânica* 63: 159-169.
- Spielmann, A.A. & Marcelli, M.P. 2008b. *Parmeliaceae* (Ascomycota liquenizados) nos barrancos e peraus da encosta da Serra Geral, Vale do Rio Pardo, Rio Grande do Sul, Brasil. II. Gêneros *Canoparmelia*, *Hypotrachyna*, *Myelochroa*, *Parmelinopsis* e *Relicina*. *Iheringia Série Botânica* 63: 193-212.
- Spielmann, A.A. & Marcelli, M.P. 2009. *Parmotrema s.l.* (Parmeliaceae, lichenized Ascomycota) from Serra Geral slopes in central Rio Grande do Sul State, Brazil. *Hoehnea* 36: 551-595.
- Swinscow, T.D.V. & Krog, H. 1988. *Macrolichens of East Africa*. British Museum, London. 390p.
- Ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- Ter Braak, C.J.F. & P. Smilauer. 2002. *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca.
- Valencia, M.C. & J.A. Ceballos. 2002. *Hongos liquenizados*. Bogotá, Universidad Nacional de Colombia. 220p.
- Whittaker, R.H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26: 1-80.
- Will-Wolff, S.; McCune, B. & Esseen, P.A. 2006a. Contributions of lichen ecology to understanding and managing ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 17: 123-124.
- Will-Wolff, S.; Geiser, L.H.; Neitlich, P. & Reis, A.H. 2006b. Forest lichen communities and environment – How consistent are relationships across scales? *Journal of Vegetation Science* 17: 171-184.

Apêndices

Apêndice 1. Lista de táxons amostrados e suas coberturas, total e valores para cada estágio, em todas as UAs amostradas.

Família	Táxon	Inicial	Intermediário	Avançado	Total
Arthoniaceae					
	<i>Herpothallon</i> spec. B	–	–	0.173	0.173
	<i>Herpothallon</i> spec. C	–	–	0.382	0.382
	<i>Herpothallon</i> spec. F	–	0.619	–	0.619
	<i>Herpothallon rubrocinctum</i> (Ehrenb.) Aptroot & Lücking	0.036	0.057	0.042	0.135
	<i>Herpothallon</i> sp. 1	–	–	0.035	0.035
Arthopyreniaceae					
	<i>Mycomicrothelia</i> sp. 1	0.505	–	–	0.505
Brigantiaceae					
	<i>Brigantiaea leucoxantha</i> (Spreng.) R. Sant. & Haf.	0.167	0.123	–	0.290
Coccocarpiaceae					
	<i>Coccocarpia palmicola</i> (Spreng.) Arvidss. & D. Gall.	0.548	–	–	0.548
Coenogoniaceae					
	<i>Coenogonium</i> aff. <i>linkii</i> Ehrenb.	–	0.739	0.138	0.876
	<i>Coenogonium</i> cf. <i>zonatum</i> (Müll. Arg.) Kalb & Lücking	–	0.078	0.108	0.186
	<i>Coenogonium</i> sp. 1	–	0.024	0.161	0.185
	<i>Coenogonium strigosum</i> Rivas Plata, Lücking & Chaves	–	0.191	0.189	0.380
Collemataceae					
	<i>Leptogium azureum</i> (Sw.) Mont.	0.274	0.380	–	0.654
	<i>Leptogium cyanescens</i> (Rabenh.) Körber	1.021	1.062	0.030	2.114
	<i>Leptogium diaphanum</i> (Mont.) Nyl.	0.064	0.577	–	0.641
	<i>Leptogium isidiosellum</i> (Riddle) Sierk	0.540	–	–	0.540
	<i>Leptogium phyllocarpum</i> (Pers.) Mont.	0.010	–	–	0.010

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Família	Táxon	Inicial	Intermediário	Avançado	Total
	<i>Leptogium</i> sp. 1	0.010	–	–	0.010
	<i>Leptogium</i> sp. 2	0.077	–	–	0.077
	<i>Leptogium</i> sp. 3	–	–	0.018	0.018
Graphidaceae					
	<i>Carbacanthographis</i> sp. 1	–	0.058	–	0.058
	<i>Carbacanthographis</i> sp. 2	0.055	–	–	0.055
	<i>Chapsa leprieurii</i> (Mont.) A. Frisch	0.629	–	–	0.629
	<i>Chapsa</i> sp. 1	0.055	0.309	0.010	0.374
	<i>Chapsa</i> sp. 2	0.110	0.019	–	0.129
	<i>Chapsa</i> sp. 3	0.462	–	–	0.462
	<i>Fissurina instabilis</i> (Nyl.) Nyl.	0.300	–	–	0.300
	<i>Fissurina</i> sp. 1	0.033	–	–	0.033
	<i>Glyphis cicatricosa</i> Ach.	1.314	–	–	1.314
	Graphidaceae sp. 1	–	0.013	–	0.013
	Graphidaceae sp. 2	0.165	–	–	0.165
	Graphidaceae sp. 3	0.037	–	–	0.037
	Graphidaceae sp. 4	–	0.056	–	0.056
	Graphidaceae sp. 5	0.061	–	–	0.061
	Graphidaceae sp. 6	0.012	0.084	–	0.096
	<i>Graphis</i> aff. <i>inversa</i> R. C. Harris	0.024	–	–	0.024
	<i>Graphis</i> cf. <i>chondroplaca</i> (Redinger) Lücking	0.345	–	–	0.345
	<i>Graphis</i> cf. <i>dupaxana</i> Vain.	0.740	–	–	0.740
	<i>Graphis</i> cf. <i>duplicata</i> Ach.	0.192	–	–	0.192
	<i>Graphis</i> cf. <i>duplicatoinspersa</i> Lücking	–	0.080	–	0.080
	<i>Graphis</i> cf. <i>elongata</i> Zenker	0.046	–	–	0.046

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Família	Táxon	Inicial	Intermediário	Avançado	Total
	<i>Graphis</i> cf. <i>furcata</i> Fée	0.231	–	–	0.231
	<i>Graphis</i> cf. <i>leptoclada</i> Müll. Arg.	0.051	–	–	0.051
	<i>Graphis</i> cf. <i>librata</i> C. Knight	2.395	–	–	2.395
	<i>Graphis</i> cf. <i>litoralis</i> Lücking, Sipman & Chaves	0.055	–	–	0.055
	<i>Graphis</i> cf. <i>pseudocinerea</i> Lücking & Umaña	0.058	–	–	0.058
	<i>Graphis striatula</i> (Ach.) Spreng.	0.689	–	–	0.689
	<i>Graphis</i> sp. 1	1.805	–	–	1.805
	<i>Graphis</i> sp. 2	0.590	–	–	0.590
	<i>Graphis</i> sp. 3	0.288	–	–	0.288
	<i>Graphis</i> sp. 4	0.017	–	–	0.017
	<i>Graphis</i> sp. 5	0.154	–	–	0.154
	<i>Graphis</i> sp. 6	0.102	–	–	0.102
	<i>Graphis</i> sp. 7	0.300	0.032	–	0.332
	<i>Graphis</i> sp. 8	0.250	0.007	–	0.258
	<i>Graphis</i> sp. 9	0.188	–	–	0.188
	<i>Graphis</i> sp. 10	–	0.069	–	0.069
	<i>Graphis</i> sp. 11	0.294	–	–	0.294
	<i>Graphis</i> sp. 12	0.313	–	–	0.313
	<i>Graphis</i> sp. 13	0.294	–	–	0.294
	<i>Graphis</i> sp. 14	0.021	–	–	0.021
	<i>Phaeographis</i> cf. <i>crispata</i> Kalb & Mathes-Leicht	0.168	–	–	0.168
	<i>Phaeographis</i> cf. <i>scalpturata</i> (Ach.) Staiger	1.295	–	–	1.295
	<i>Phaeographis dendritica</i> (Ach.) Müll. Arg.	0.253	–	–	0.253
	<i>Platygramme caesiopruinosa</i> (Fée) Fée	0.079	–	–	0.079
	<i>Platygramme</i> sp. 1	0.052	–	–	0.052

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Família	Táxon	Inicial	Intermediário	Avançado	Total
Lecanoraceae					
	<i>Lecanora</i> cf. <i>achroa</i> Nyl.	0.350	–	–	0.350
	<i>Lecanora</i> sp. 1	0.032	–	–	0.032
	<i>Lecanora</i> sp. 2	0.048	–	–	0.048
	<i>Ramboldia</i> sp. 1	0.012	–	–	0.012
Letrouitiaceae					
	<i>Letrouitia domingensis</i> (Pers.) Haf. & Bellem.	–	0.301	0.746	1.047
Lobariaceae					
	<i>Lobaria erosa</i> (Eschw.) Nyl.	0.279	–	–	0.279
	<i>Lobaria patinifera</i> (Taylor) Hue	0.051	–	–	0.051
	<i>Pseudocyphellaria aurata</i> (Ach.) Vain.	0.617	–	–	0.617
	<i>Pseudocyphellaria clathrata</i> (De Not.) Malme	1.612	0.005	–	1.617
	<i>Sticta</i> sp. 1	–	0.034	–	0.034
	<i>Sticta</i> sp. 3	0.015	–	–	0.015
	<i>Sticta weigelli</i> (Ach.) Vain.	0.098	0.026	–	0.124
Monoblastiaceae					
	<i>Anisomeridium tamarindii</i> (Fée) R. C. Harris	1.058	0.023	0.011	1.093
Pannariaceae					
	<i>Parmeliella</i> cf. <i>nigrocincta</i> (Mont.) Müll. Arg.	–	0.040	–	0.040
Parmeliaceae					
	<i>Canoparmelia carneopruinata</i> (Zahlbr.) Elix & Hale	0.542	–	–	0.542
	<i>Canoparmelia caroliniana</i> (Nyl.) Elix & Hale	1.492	0.033	–	1.525
	<i>Hypotrachyna livida</i> (Taylor) Hale	0.137	–	–	0.137
	<i>Parmotrema</i> aff. <i>subcaperatum</i> (Kremp.) Hale	0.119	–	–	0.119
	<i>Parmotrema cetratum</i> (Ach.) Hale	0.166	–	–	0.166
	<i>Parmotrema</i> cf. <i>pseudoreticulatum</i> (Tav.) Hale	0.057	–	–	0.057

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Família	Táxon	Inicial	Intermediário	Avançado	Total
	<i>Parmotrema</i> cf. <i>sancti-angeli</i> (Lyngé) Hale	0.208	–	–	0.208
	<i>Parmotrema clavuliferum</i> (Räs.) Streim.	0.705	–	–	0.705
	<i>Parmotrema fumarprotocetraricum</i> Marcelli & Hale	0.152	–	–	0.152
	<i>Parmotrema lyngéi</i> Marcelli & Canêz	0.385	–	–	0.385
	<i>Parmotrema permutatum</i> (Stirt.) Hale	0.086	–	–	0.086
	<i>Parmotrema subsumptum</i> (Nyl.) Hale	0.061	–	–	0.061
	<i>Parmotrema</i> sp. 1	0.023	–	–	0.023
	<i>Parmotrema</i> sp. 2	0.040	–	–	0.040
	<i>Punctelia osorioi</i> Canêz & Marcelli	0.055	–	–	0.055
	<i>Punctelia</i> sp. 1	0.023	–	–	0.023
	<i>Usnea</i> sp.1	0.156	–	–	0.156
	<i>Usnea</i> sp.2	0.128	–	–	0.128
Pertusariaceae					
	<i>Ochrolechia pallens</i> Müll. Arg.	0.108	–	–	0.108
	<i>Pertusaria</i> sp. 1	0.350	–	–	0.350
	<i>Pertusaria</i> sp. 2	0.051	–	–	0.051
Physciaceae					
	<i>Dirinaria applanata</i> (Fée) D. D. Awasthi	0.266	–	–	0.266
	<i>Heterodermia casarettiana</i> (A. Massal.) Trev.	0.225	0.012	–	0.237
	<i>Heterodermia</i> cf. <i>endochrysea</i> Martins & Marcelli	0.022	–	–	0.022
	<i>Heterodermia flavosquamosa</i> Aptroot & Sipman	0.057	–	–	0.057
	<i>Heterodermia japonica</i> var. 2 (Sato) Sw. & Krog	–	0.004	–	0.004
	<i>Heterodermia japonica</i> var. 4 (Sato) Sw. & Krog	–	0.013	–	0.013

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Família	Táxon	Inicial	Intermediário	Avançado	Total
	<i>Heterodermia obscurata</i> (Nyl.) Trev.	0.742	–	–	0.742
	<i>Heterodermia</i> sp. 1	0.020	–	–	0.020
	<i>Heterodermia</i> sp. 2	0.015	–	–	0.015
	<i>Heterodermia speciosa</i> (Wulf.) Trev.	0.174	–	–	0.174
	<i>Physcia</i> aff. <i>alba</i> (Fée) Müll. Arg.	0.021	–	–	0.021
	<i>Physcia aipolia</i> (Humb.) Fürnr.	0.055	–	–	0.055
	<i>Physcia atrostriata</i> Moberg	0.417	0.094	–	0.511
	<i>Physcia</i> cf. <i>erupems</i> Moberg	0.136	–	–	0.136
	<i>Physcia</i> cf. <i>rolfi</i> Moberg	0.038	–	–	0.038
	<i>Physcia</i> cf. <i>sorediosa</i> (Vain.) Lyng	0.235	–	–	0.235
	<i>Physcia</i> cf. <i>tribacoides</i> Nyl.	0.077	–	–	0.077
	<i>Physcia krogiae</i> Moberg	–	0.011	–	0.011
	<i>Physcia</i> sp. 1	–	0.020	–	0.020
	<i>Pyxine albovirens</i> (Mey.) Aptroot	0.080	–	–	0.080
	<i>Pyxine daedalea</i> Krog & Sant.	0.035	–	–	0.035
Pilocarpaceae					
	<i>Byssoloma chlorinum</i> (Vain.) Zahlbr.	0.496	–	–	0.496
	<i>Calopadia</i> cf. <i>subcoerulescens</i> (Zahlbr.) Vezda	0.092	–	–	0.092
	<i>Malcolmiella</i> cf. <i>fuscella</i> (Müll. Arg.) Cáceres & Lücking	–	–	0.859	0.859
	<i>Malcolmiella</i> cf. <i>gyalectoides</i> (Vain.) Cáceres & Lücking	–	0.104	0.145	0.249
	<i>Malcolmiella</i> cf. <i>piperis</i> (Spreng.) Kalb & Lücking	–	0.337	0.022	0.359
	<i>Malcolmiella</i> cf. <i>vinosa</i> (Eschw.) Kalb & Lücking	–	0.046	0.146	0.192
	<i>Malcolmiella</i> sp. 1	–	0.152	0.358	0.510
	<i>Malcolmiella</i> sp. 2	–	–	0.103	0.103

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Família	Táxon	Inicial	Intermediário	Avançado	Total
Porinaceae					
	<i>Porina</i> aff. <i>bellendenica</i> Müll.Arg.	–	–	0.417	0.417
	<i>Porina</i> aff. <i>conspersa</i> Malme	–	1.662	0.732	2.393
	<i>Porina</i> cf. <i>africana</i> Müll. Arg.	–	0.124	0.057	0.181
	<i>Porina</i> cf. <i>curtula</i> Malme	–	0.409	1.674	2.084
	<i>Porina</i> cf. <i>guaranitica</i> Malme	–	–	0.338	0.338
	<i>Porina</i> cf. <i>nucula</i> Ach.	–	0.168	–	0.168
	<i>Porina</i> cf. <i>simulans</i> Müll. Arg.	–	0.351	1.095	1.446
	<i>Porina</i> cf. <i>tetracerae</i> (Afz. in Ach.) Müll. Arg.	–	0.214	1.569	1.783
	<i>Porina</i> sp. 1	–	0.128	–	0.128
	<i>Porina</i> sp. 2	0.048	0.107	–	0.155
	<i>Porina</i> sp. 3	–	–	0.030	0.030
	<i>Porina</i> sp. 4	–	–	2.988	2.988
	<i>Porina</i> sp. 5	–	0.378	–	0.378
	<i>Porina</i> sp. 6	–	–	0.071	0.071
	<i>Porina</i> sp. 7	0.021	–	–	0.021
Pyrenulaceae					
	<i>Anthracotheceum</i> cf. <i>prasinum</i> (Eschw.) R. C. Harris	0.026	–	–	0.026
	<i>Pyrenula</i> aff. <i>quassiaecola</i> Fée	–	–	0.023	0.023
	<i>Pyrenula</i> cf. <i>pyrenuloides</i> (Mont.) R. C. Harris	0.128	–	–	0.128
	<i>Pyrenula</i> sp. 1	–	–	0.005	0.005
Ramalinaceae					
	<i>Bacidia</i> aff. <i>medialis</i> (Tuck.) Zahlbr.	–	–	0.006	0.006
	<i>Bacidia</i> cf. <i>russeola</i> (Kremp.) Zahlbr.	0.010	–	–	0.010

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Família	Táxon	Inicial	Intermediário	Avançado	Total
	<i>Bacidia</i> sp. 1	0.058	0.031	–	0.089
	<i>Bacidia</i> sp. 2	–	–	0.036	0.036
	<i>Bacidia</i> sp. 3	–	–	0.074	0.074
	<i>Bacidia</i> sp. 4	–	0.152	–	0.152
	<i>Bacidiospora</i> sp. 1	–	0.154	–	0.154
	<i>Phyllopsora breviuscula</i> (Nyl.) Müll. Arg.	–	0.045	0.139	0.184
	<i>Phyllopsora buetnerii</i> var. <i>glauca</i> (Müll. Arg.) Zahlbr.	–	0.084	0.005	0.088
	<i>Phyllopsora</i> cf. <i>confusa</i> Sw. & Krog	–	0.147	0.009	0.156
	<i>Phyllopsora corallina</i> (Eschw.) Müll. Arg.	–	0.428	0.237	0.666
	<i>Phyllopsora</i> cf. <i>furfuracea</i> (Pers.) Zahlbr. In Egler & Prantl	–	0.191	0.364	0.555
	<i>Phyllopsora parvifolia</i> (Pers.) Müll. Arg.	–	0.303	1.200	1.503
	<i>Phyllopsora</i> sp.1	–	0.365	0.617	0.981
	<i>Ramalina peruviana</i> Ach.	0.025	–	–	0.025
Stereocaulaceae					
	<i>Lepraria</i> sp. 1	–	–	0.125	0.125
	<i>Lepraria</i> sp. 2	0.305	–	–	0.305
	<i>Lepraria</i> sp. 3	–	0.460	–	0.460
	N.I. Crostoso 1	0.021	–	–	0.904
	N.I. Crostoso 2	0.236	0.668	–	0.048
	N.I. Crostoso 3	0.048	–	–	0.490
	N.I. Crostoso 4	–	–	0.490	0.021
	N.I. Filamentoso 1	–	0.225	–	0.225
	N.I.1	–	–	0.069	0.069
	N.I.2	–	0.048	0.316	0.364
	N.I.3	–	0.091	0.057	0.147

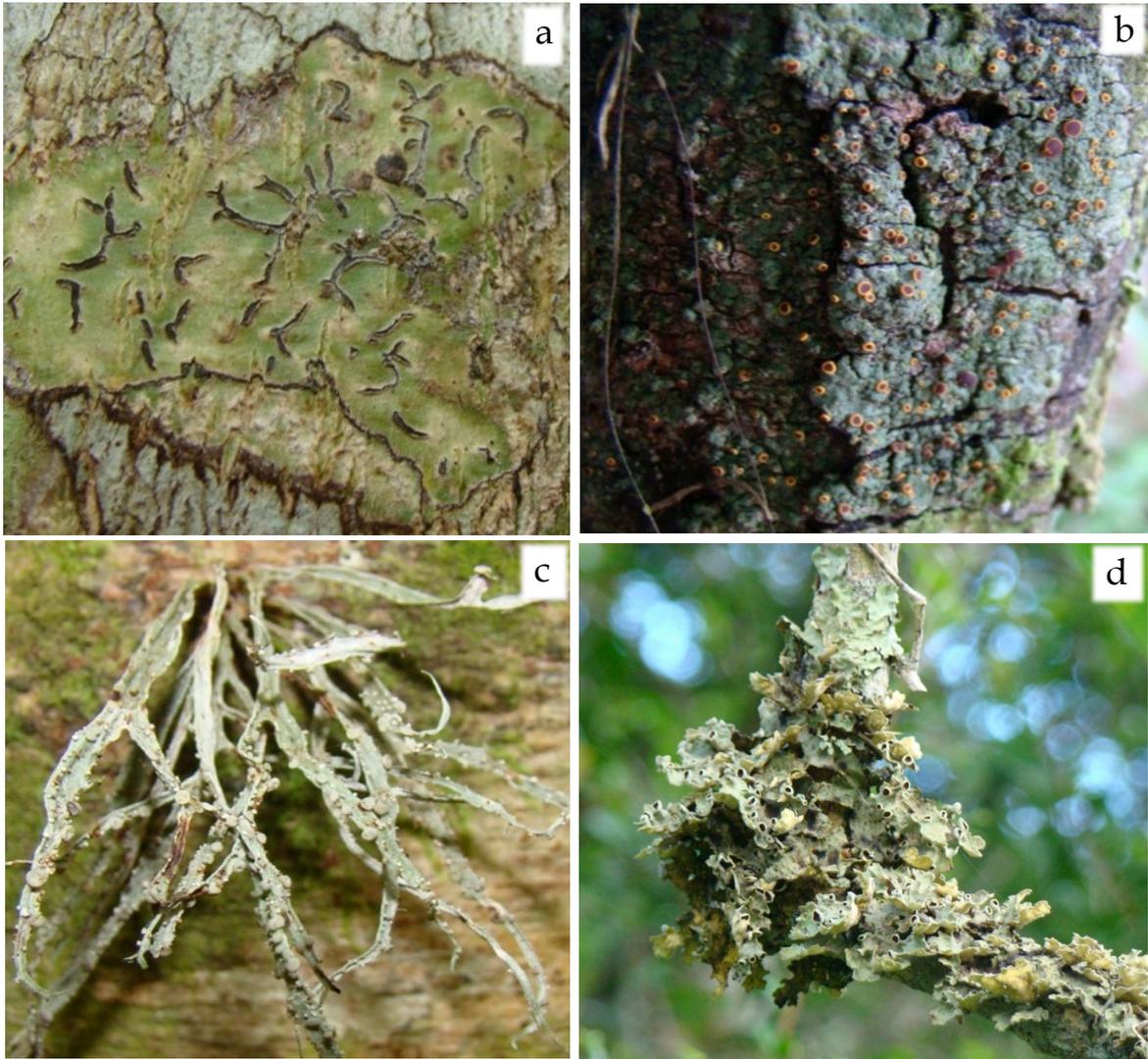
(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Família	Táxon	Inicial	Intermediário	Avançado	Total
	N.I.4	0.012	–	–	0.012
	N.I.5	0.207	–	0.018	0.225
	N.I.6	0.038	–	–	0.038
	N.I.7	–	0.373	0.140	0.512
	N.I.8	–	0.252	–	0.252
	N.I.9	0.094	–	0.029	0.123
	N.I.10	0.160	0.028	0.000	0.189
	N.I.11	–	–	0.122	0.122
	N.I.12	0.366	–	–	0.366
	N.I.13	0.878	–	0.011	0.889
	N.I.14	0.057	–	–	0.057
	N.I.15	0.061	–	–	0.061
	N.I.16	0.061	–	–	0.061



Apêndice 2. Método do elástico. (a) Esquema geral da amostragem: porções do tronco amostradas a cada 10 cm, a partir de 30 cm de altura do solo até 150 cm. (b) Elástico utilizado para a amostragem, dividido em partes relativas ao percentual de cobertura.



Apêndice 3. Algumas espécies amostradas. (a) *Phaeographis* cf. *sculpturata*, (b) *Letrouitia domingensis*, (c) *Ramalina peruviana* e (d) *Pseudocyphellaria clathrata*.

Capítulo 2

Padrões de organização funcional de líquens como indicadores do estágio sucessional de uma floresta tropical úmida

Resumo

A compreensão dos padrões de organização das comunidades a partir de atributos funcionais comuns entre diferentes espécies permite comparar comunidades com biogeografias totalmente distintas, possibilitando uma maior generalização dos resultados. Além disso, a inclusão de uma abordagem funcional pode facilitar a compreensão das relações entre mudanças bióticas e funções ecossistêmicas de florestas tropicais. Considerando a falta de informações sobre a influência de condições ambientais em atributos funcionais de líquens, os padrões destes atributos em florestas tropicais e o potencial do uso desta abordagem para a bioindicação, este trabalho tem como objetivos (i) determinar a estrutura e a diversidade funcional das comunidades de líquens ao longo do gradiente de sucessão florestal e (ii) verificar se é possível utilizar atributos funcionais de líquens como indicadores dos estágios de sucessão de uma floresta tropical úmida. Os líquens foram amostrados em 24 áreas, pertencentes a três estágios de sucessão (6-10; 12-20; e 40-60 anos de regeneração após o abandono). Os resultados deste estudo corroboram nossa hipótese inicial de que a estrutura funcional das comunidades de líquens responde às alterações estruturais da floresta ao longo de um gradiente de regeneração florestal. Alguns atributos responderam de forma bastante pronunciada a esse gradiente, conforme já havia sido demonstrado em outros estudos. Os atributos lirelas, fruticosos e foliosos estiveram mais relacionados aos estágios iniciais, já o atributo isídios foi mais relacionado aos estágios intermediários, enquanto peritécios e crostosos estiveram mais relacionados aos estágios avançados. Desta forma, o tipo morfológico (folioso, fruticoso ou crostoso), assim como alguns atributos reprodutivos (lirelas e peritécios), representam os atributos mais apropriados para o uso como indicadores de sucessão no limite sul da Mata Atlântica. É possível afirmar, portanto, que alguns atributos funcionais de líquens podem ser utilizados como indicadores do estágio de sucessão de áreas de floresta tropical, pois se correlacionaram de forma bastante forte e significativa com os estágios, reforçando a importância dos líquens como bioindicadores das condições florestais.

Palavras-chave: atributos funcionais, diversidade funcional, fungos liquenizados, sucessão florestal

Abstract

Understanding community assembly patterns from functional traits, which are common to different species, allow us to compare communities with completely different biogeography, making it possible to generalize the results. Besides, a functional approach may facilitate the comprehension of the relation between biotic changes and ecosystem function in tropical forests. Considering the lack of information on the influence of environmental conditions on lichen functional traits, on lichen functional patterns in tropical forests and the potencial usage of this approach in bioindication studies, this paper has as main objectives (i) to determine the structure and functional diversity of lichen communities along a forest succession gradient and (ii) to verify if it is possible to use lichen functional traits as indicators of succession stages in an umid tropical forest. Lichens were sampled in 24 areas of three succession stages (6-10; 12-20; and 40-60 years of recovering). The results corroborate our main hypothesis that functional structure of lichen communities respond to the forest structural changes along a forest regeneration gradient, as already shown in other studies. The traits lirella, fruticose and foliose were more related to earlier sucessional stages, isidia was more related to intermediate stages, while the trait perithecia and crustose were more related to older stages. So, the growing form (foliose, fruticose and crustose) as well as some reproductive traits (lirella and perithecia) are the most suitable traits to be used as indicators of forest succession in the southern edge of Atlantic rain forest. It is also possible to affirm that lichens may be used as indicators of succession stages in areas of tropical forests, since they were strongly correlated with the stages, reinforcing even more their importance as bioindicators of forest conditions.

Keywords: functional traits, functional diversity, lichenized fungi, forest succession

Introdução

Entender as respostas das comunidades às modificações do ambiente pode ser bastante complexo em comunidades ricas em espécies (Lewis & Ellis 2010). Neste contexto, o uso de “regras de montagem” (*assembly rules*) torna-se útil para a compreensão dos padrões de organização das comunidades, uma vez que permite combinar a resposta de

espécies que co-ocorrem em um conjunto de regras simplificadas (Keddy 1992). Algumas regras podem se basear em características (atributos) funcionais comuns entre diferentes espécies, uma perspectiva que, ao contrário da perspectiva exclusivamente taxônomica, permite comparar comunidades com biogeografias totalmente distintas (Garnier *et al.* 2007), bem como possibilita uma maior generalização dos resultados (Giordani *et al.* 2012). De Bello *et al.* (2010) definem um atributo funcional como uma característica de um organismo, que tem ligação com suas funções e reflete as adaptações às variações no ambiente físico e biótico e os *trade-offs* (ecofisiológicos e/ou evolutivos) entre funções diferentes dentro de um organismo.

A caracterização funcional de comunidades a partir de atributos também consiste em uma alternativa para responder perguntas complexas quanto às alterações sofridas pelos ecossistemas, como, por exemplo, prever consequências das mudanças globais do clima em comunidades vegetais (Grime *et al.* 2000, Pillar & Sosinski 2003, Harrison *et al.* 2010). As florestas tropicais são extremamente importantes por proverem uma série de serviços ecossistêmicos (Guariguata & Ostertag 2001), além de constituírem os *hotspots* de diversidade mais ameaçados do planeta (Myers *et al.* 2000), ou seja, são sistemas de difícil compreensão que necessitam estudos relacionados à sua caracterização funcional e previsibilidade de mudanças. Cerca de 60% das florestas tropicais remanescentes no mundo estão degradadas ou são florestas secundárias (FAO 2005). Compreender como estas florestas se recuperam após um distúrbio é de extrema importância para propor ações de recuperação e manejo (Alves & Metzger 2006). Para tanto, é necessário entender até que ponto as florestas podem se recuperar (Chazdon 2003, Chazdon *et al.* 2007), uma vez que a floresta que cresce após um distúrbio tende a ser qualitativa e quantitativamente diferente da original (Lechter & Chazdon 2009). A inclusão de uma abordagem funcional na avaliação destas florestas pode facilitar a compreensão das relações entre mudanças bióticas e funções ecossistêmicas.

Paralelamente à abordagem de atributos funcionais, muitas informações sobre mudanças ambientais são obtidas a partir do uso de indicadores biológicos (Landres *et al.* 1988, Duelli & Obrist 2003). Os líquens epifíticos, assim como outros indicadores biológicos, são organismos sensíveis a diferentes alterações ambientais, tais como poluição atmosférica (Conti & Cecchetti 2001, Loppi *et al.* 2002, Giordani 2007, Käßler *et al.* 2011), mudanças nas condições climáticas (Jovan & McCune 2004, Geiser & Neitlich 2007, Giordani & Incerti 2008) e alterações estruturais das florestas (Kuusinen 1996, Selva 1996, Hedenas & Ericson 2000, McCune 2000, Will-Wolf *et al.* 2006, Johansson *et al.* 2007, Nascimbene *et al.* 2010, Li *et al.* 2011). Recentemente, tem-se observado que não é somente

a composição de espécies de líquens que responde às mudanças das florestas, mas alguns atributos funcionais de líquens também respondem e podem ser bons indicativos das condições ambientais destas florestas (Lewis & Ellis 2010, Marini *et al.* 2011, Giordani *et al.* 2012).

Considera-se que os atributos funcionais estão diretamente ligados a fatores abióticos e bióticos, independentemente da riqueza e da composição de espécies (Webb *et al.* 2010). Diversos estudos documentam a associação entre atributos funcionais de plantas e condições climáticas ao longo de um gradiente ambiental, demonstrando portanto, um efeito de filtro destes fatores nas funções das plantas e a existência de regras de montagem (Díaz *et al.* 1998). Ao mesmo tempo, cabe salientar a presença de padrões de divergência de atributos em certas comunidades, ou seja, além do efeito de um filtro ambiental na seleção de atributos convergentes, ocorrem pressões de competição local que tendem à seleção de atributos divergentes (Pillar *et al.* 2009). Para líquens o conhecimento ainda é escasso (Giordani *et al.* 2012), no entanto alguns trabalhos relacionam atributos funcionais, como o tipo de alga e o tipo morfológico do líquen, às alterações estruturais da floresta (Johansson *et al.* 2007, Lewis & Ellis 2010; Giordani *et al.* 2012). Como diferentes espécies de líquens possuem uma ampla gama de condições ótimas no que diz respeito a umidade, temperatura, qualidade e estabilidade do substrato, e necessidade de nutrientes, é esperado que determinados atributos estejam associados a diferentes fatores ambientais (Marini *et al.* 2011). Com relação às condições de variação ambiental num gradiente de sucessão florestal, nossa hipótese é que atributos que conferem tolerância à seca e à luminosidade (por exemplo, o tipo de alga e o número de células do ascósporo) tenderão a desaparecer nos estágios avançados, e atributos que favorecem a dispersão serão mais importantes em estágios iniciais.

O uso de líquens como indicadores da idade e conservação da floresta é amplamente difundido em florestas de regiões temperadas (Kuusinen 1996, Selva 1996, McCune *et al.* 2000, Will-Wolf *et al.* 2006). Para florestas tropicais não existem muitos estudos relacionando líquens e a idade das florestas. Rivas-Plata *et al.* (2008) demonstraram que é possível utilizar estes organismos como indicadores de conservação da floresta, pois algumas famílias de líquens ocorrem apenas em florestas primárias, mais preservadas. Esses autores propuseram um índice, considerando grupos taxonômicos, como alternativa a outros índices de conservação florestal (Rose 1993), os quais têm sido criticados devido a diversas limitações de uso (Nordén & Appelqvist 2001). A abordagem de atributos funcionais para líquens, em vez da puramente taxonômica, talvez possa demonstrar melhor a capacidade destes organismos como indicadores biológicos, uma vez que bioindicadores ótimos devem

permitir fácil amostragem e estar presentes em diferentes ecossistemas florestais (Rivas-Plata *et al.* 2008). Com isso, outra hipótese que este estudo pretende testar é de que atributos funcionais de líquens possam servir como indicadores do estado de regeneração em florestas tropicais, tendo em vista que o uso desta abordagem parece ser promissora e de ampla aplicação (Ellis & Coppins 2006, Johansson *et al.* 2007, Giordani *et al.* 2012).

Assim, considerando que a influência das condições ambientais nos atributos funcionais de líquens é ainda pouco documentada (Ellis & Coppins 2006, Giordani *et al.* 2012, Marini *et al.* 2011), que pouco se sabe sobre padrões funcionais dos líquens em florestas tropicais (Lakatos *et al.* 2006, Cáceres *et al.* 2008) e o potencial de uso para a bioindicação (Giordani *et al.* 2012), a meta principal deste estudo é avaliar os padrões de organização funcional da comunidade de líquens e como estes estão relacionados a um gradiente de sucessão florestal, numa floresta tropical úmida. Além disso, este trabalho tem como objetivos (i) determinar a estrutura e a diversidade funcional das comunidades de líquens ao longo do gradiente de sucessão florestal e (ii) verificar se é possível utilizar atributos funcionais de líquens como indicadores dos estágios de sucessão de uma floresta tropical úmida.

Material e Métodos

Área de estudo

A área de estudo localiza-se no Município de Maquiné, região nordeste do Rio Grande do Sul, fazendo parte da bacia hidrográfica do rio Maquiné, sistema hidrográfico do rio Tramandaí (Becker *et al.* 2004). O clima da região está classificado como subtropical úmido, tipo Cfa conforme a classificação de Köppen (Moreno 1961), com temperatura média anual superior a 18°C. Não há um período característico de seca e os índices pluviométricos anuais são elevados (1400-1800 mm), com alta frequência de dias de chuva ao longo do ano (Hasenack & Ferraro 1989).

Por estar numa zona de ecótono, a região é formada principalmente por Floresta Ombrófila Densa, mas há áreas de Floresta Estacional Semidecidual e alguns elementos de Floresta Ombrófila Mista (Sevegnani & Baptista 1996). Corresponde ao limite sul de distribuição da Mata Atlântica *stricto sensu*, umas das mais importantes e ricas florestas tropicais do mundo (Myers *et al.* 2000).

Desenho amostral

Para a amostragem das comunidades de líquens foram selecionadas quatro áreas, cada qual apresentando três estágios de sucessão: entre 6 e 10 anos de regeneração natural (estágio inicial), entre 12 e 20 anos (intermediário) e entre 40 e 60 anos (avançado). Em cada estágio foram dispostas duas unidades amostrais (UAs), cada uma composta por três forófitos selecionados aleatoriamente dentro de um raio de aproximadamente de 5 m. Para a seleção dos forófitos, foram considerados indivíduos arbóreos com CAP > 18 cm (CAP: circunferência a altura do peito – 1,30 m do solo), tronco ereto, sem ramificações até 1,50 m, cuja casca (ritidoma) não fosse lisa nem descamante. Assim, o estudo abrange 24 UAs distribuídas em quatro áreas nos vales do município de Maquiné.

Em cada forófito fez-se a amostragem dos líquens, considerando a porção do tronco entre 30 e 150 cm do solo, em intervalos regulares de 10 cm, conforme o método do elástico (Marcelli 1992), método que consiste em posicionar um elástico ao redor do tronco, subdividido igualmente 20 vezes, totalizando 100 pontos. O comprimento dos elásticos varia conforme o diâmetro do tronco, mas todos têm 20 divisões equidistantes que totalizam 100%. Assim, a cobertura das espécies de líquens é estimada com base no número de pontos (divisões) cobertos por ela ao longo do elástico, sendo correspondente a um percentual. A cobertura final da espécie na UA é uma média do percentual de pontos tocados por ela, considerando os três forófitos e os 13 níveis de altura (intervalos de 10 cm dentro da porção de tronco entre 30 e 150 cm de altura do solo) amostrados. Os espécimes de líquens foram identificados no local ou coletados para identificação posterior em laboratório, onde caracteres externos e caracteres anatômicos foram analisados.

Atributos funcionais

Doze atributos foram avaliados para a realização das análises funcionais (Apêndice 1): quanto ao tipo de alga – clorofícea ou não-clorofícea (CL); quanto ao tipo morfológico – crostoso (CR), esquamuloso (ES), folioso (FO) ou fruticoso (FR); quanto ao tipo de reprodução – direta ou não (DI); quanto ao tipo de estrutura reprodutiva – sorédios (SO), isídios (IS), apotécios (AP), peritécios (PE) ou lirelas (LI); e quanto à quantidade de células do ascósporo (CE). Todas as informações destes atributos foram obtidas em literatura taxonômica específica, sendo a maioria classificada em presente ou ausente (dado binário 1/0). Somente o atributo sobre a quantidade de células do ascósporo foi considerado quantitativo, sendo 0 ausência de ascósporo, 1 ascósporo unicelular, 2 ascósporos bicelulares e 3 ascósporos pluricelulares.

A escolha dos atributos foi baseada no uso prévio de alguns destes em outros trabalhos (Johansson *et al.* 2007, Cáceres *et. al.* 2008, Ellis & Coppins 2006, 2007, Giordani *et al.* 2012), bem como na possível relação funcional com o gradiente de interesse, no caso o sucessional. Assim, selecionamos alguns atributos por apresentarem conhecidas relações fisiológicas com alterações de luminosidade e umidade (tipo morfológico e tipo de alga) e outros por estarem relacionados à capacidade de dispersão e ao estabelecimento (tipo de reprodução, tipo de estrutura reprodutiva e número de células dos ascósporos).

Variáveis ambientais e estruturais da floresta

Em cada UA foi estimada a abertura do dossel e caracterizada a estrutura da vegetação arbórea circundante, considerando um raio de 5 m. A avaliação da abertura do dossel foi feita através de fotografias hemisféricas (média de quatro fotografias tomadas junto aos forófitos e no centro da UA), com lente olho-de-peixe acoplada à máquina fotográfica digital, tomadas a 1 m do solo. As fotos foram posteriormente analisadas através do *software Gap Light Analyzer* (Frazer *et al.* 1999). A caracterização da estrutura da vegetação circundante foi feita através da estimativa da área basal média e da altura do dossel da UA.

Análise de dados

Para a análise dos dados, foram organizadas diferentes matrizes conforme os diferentes propósitos. Como base geral, foram três matrizes: matriz **W** – UAs descritas pela cobertura das espécies de líquens presentes, matriz **B** – espécies descritas por seus atributos funcionais, matriz **E** - UAs descritas pelas variáveis ambientais e estruturais.

As análises funcionais seguiram a metodologia proposta por Pillar *et al.* (2009), sendo realizadas a partir do programa SYNCOSA (Pillar 2011). Primeiramente, é realizada uma transferência da informação (*scaling up*) dos atributos do nível de espécies (matriz **B**) para o nível de comunidades. Para fins de análise, cada UA é considerada uma comunidade. Essa transferência se dá a partir da multiplicação das matrizes **B'** e **W**, gerando uma matriz das UAs descritas pelos atributos ponderados pelos valores de cobertura das espécies nas respectivas UAs (matriz **T**). Posteriormente, também a partir da matriz **B**, é gerada uma matriz de espécies por espécies, cujos valores representam o grau de pertencimento entre elas de acordo com seus atributos funcionais. Esta matriz de espécies por espécies, quando multiplicada pela matriz **W**, gera a matriz **X**, das UAs descritas pela cobertura de suas espécies, ponderadas pelos valores de pertencimento em relação aos atributos funcionais. A matriz **T** representa padrões de convergência de atributos (valor médio do atributo na UA),

enquanto a matriz **X** representa tanto convergência quanto divergência de atributos nas comunidades (Pillar *et al.* 2009). Ambas as matrizes **T** e **X** foram utilizadas para acessar as informações funcionais das comunidades de líquens aqui estudadas.

Para melhor expressar os padrões da estrutura funcional das comunidades de líquens, fez-se uma análise de coordenadas principais (PCoA) da matriz **X**, utilizando-se distância euclidiana como medida de semelhança (Legendre & Legendre 1998). No diagrama dos dois primeiros eixos desta ordenação, além das UAs e espécies mais correlacionadas, também expressamos a posição dos atributos no espaço multidimensional, considerando a correlação entre os valores médios dos atributos nas UAs (obtidos da matriz **T**) e os escores dos eixos 1 e 2. Complementar a isso, os dados da matriz **T**, considerando cada atributo, foram relacionados com o gradiente ambiental (gradiente de sucessão florestal) a partir de regressões lineares. Para expressar esse gradiente ambiental e sintetizar a informação das variáveis mensuradas, foi feita uma análise de componentes principais (PCA) com os dados da matriz **E**, a partir da correlação entre variáveis como medida de semelhança (Legendre & Legendre 1998). Os escores do primeiro eixo desta ordenação foram então utilizados para as regressões lineares, de modo que representam a maior variação do gradiente sucessional.

Também através do programa SYNCOSA (Pillar 2011), foi calculada a diversidade funcional, segundo RAO (1982), e avaliou-se a influência da diversidade de espécies neste índice, a partir da subtração da diversidade de espécies das UAs (Gini-Simpson) pela diversidade funcional. Fez-se então uma análise de regressão destes resultados e os escores do primeiro eixo da PCA dos dados da matriz **E**, para testar a variação da diversidade funcional ao longo do gradiente sucessional.

Além disso, como forma de avaliar quais atributos estavam mais diretamente relacionados a qual estágio, a ponto de serem indicadores de um determinado estágio de sucessão de florestas tropicais, fez-se uma análise de atributos indicadores, segundo a mesma lógica de espécies indicadoras (Dufrêne & Legendre 1997). Para tanto, foi utilizada a matriz **T** e, como definição dos grupos de UAs, foi utilizada a categorização *a priori* dos estágios sucessionais das respectivas UAs. O valor dos atributos indicadores foi testado pelo método de aleatorizações de Monte-Carlo (McCune *et al.* 2002), sendo que a análise foi realizada com o programa PC-ORD (McCune & Mefford 2011).

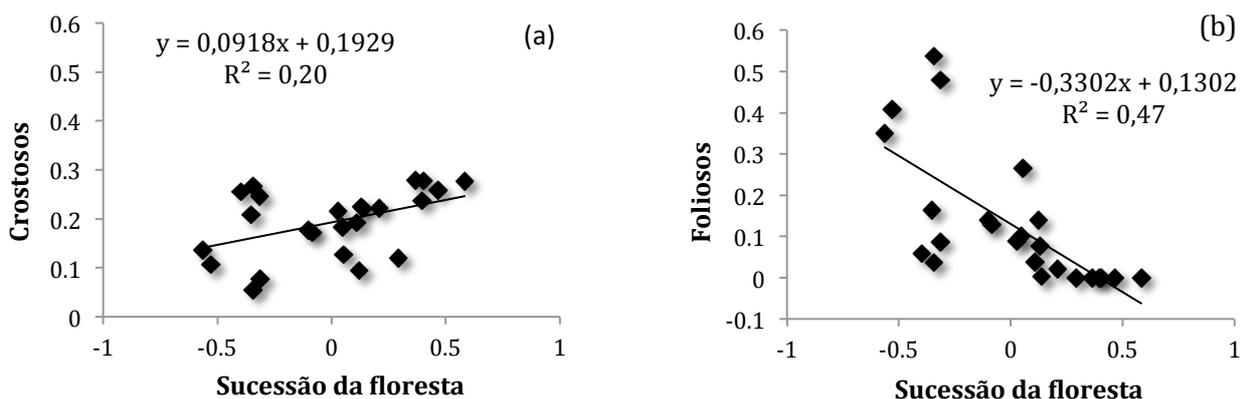
Resultados

Foi amostrado um total de 174 táxons de líquens (Apêndice 1), sendo que cerca de 94% dos táxons possuíam clorofíceas como alga na associação. Quanto à morfologia, 65,1%

foram de líquens crostosos, 27,4% foliosos, 5,1% esquamulosos e 1,7% fruticosos. Quanto à reprodução, 35,4% foram líquens de reprodução direta (assexuada) e 64,6% de reprodução indireta (sexuada). A estrutura reprodutiva mais frequente foi apotécios (32%), assim como a presença de ascóporos pluricelulares foi maior (45%) do que outros tipos de ascóporos.

Padrões de organização funcional no gradiente de sucessão

O resultado da PCA das variáveis ambientais demonstrou a separação das UAs ao longo do eixo 1 (84,6%), ficando as UAs avançadas à direita do diagrama e as UAs iniciais à esquerda (Apêndice 2), sendo portanto utilizado para representar o gradiente sucessional nas demais análises. Com os dados da matriz **T**, verifica-se que alguns atributos apresentaram relação significativa com o gradiente de sucessão da floresta, sendo significativas as regressões lineares dos valores médios destes atributos nas comunidades (Fig. 1). Os atributos CR ($F = 5,48$; $P = 0,03$) e PE ($F = 31,68$; $P < 0,0001$) aumentam com o gradiente, ou seja, comunidades em estágios mais avançados de sucessão tendem a apresentar maior proporção de líquens com este atributo. Enquanto FO ($F = 19,21$; $P = 0,0004$), FR ($F = 12,63$; $P = 0,0021$) e LI ($F = 23,54$; $P = 0,0002$), diminuem com o gradiente, sendo então mais frequentes nos estágios mais iniciais. É interessante notar que os atributos LI e FR tem ampla variação dentro das UAs dos estágios mais iniciais, sendo praticamente ausentes naquelas que tendem ao estágio mais avançado de sucessão (Fig. 1c e 1e).



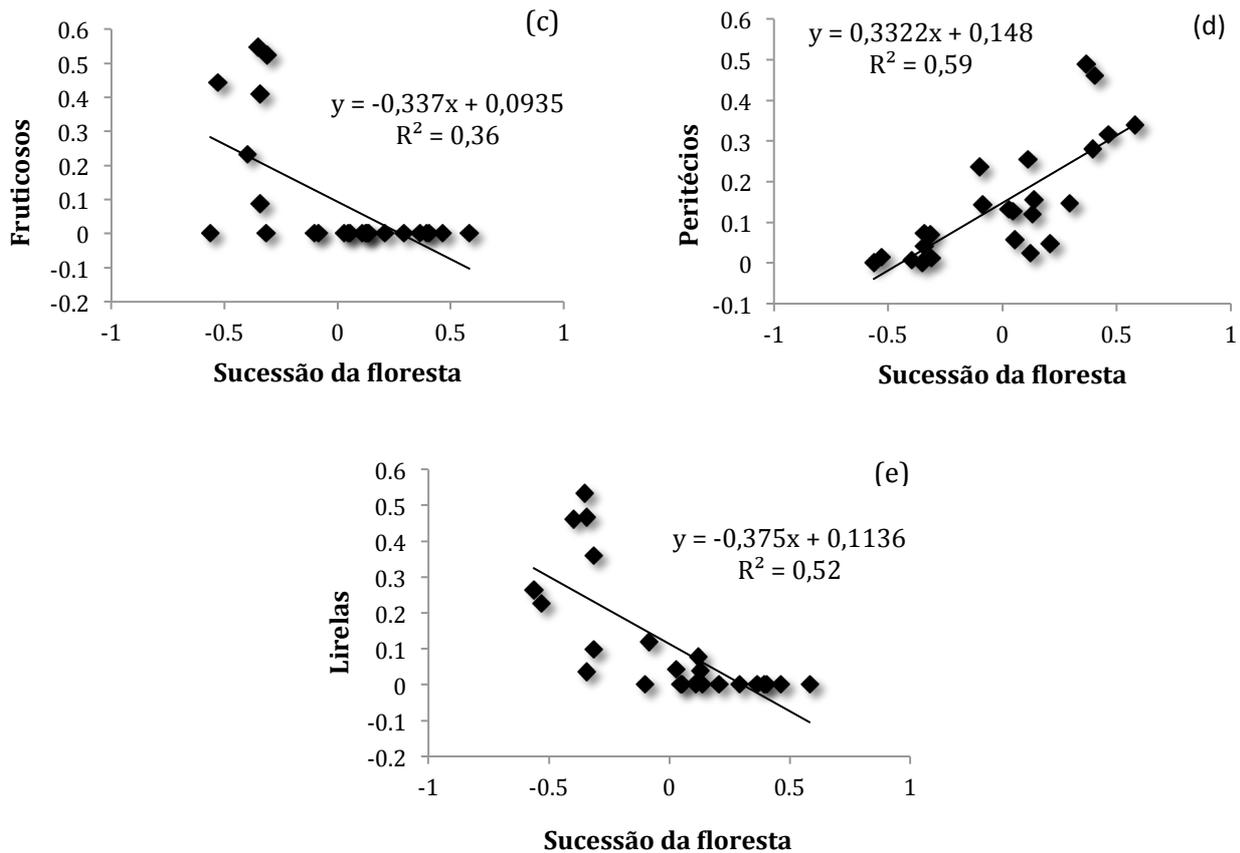


Figura 1. Gráficos das regressões lineares entre os atributos e o gradiente de sucessão da floresta (escores da matriz E). Somente as regressões com resultados significativos estão sendo representadas: (a) líquens crostosos ($R^2 = 0,20$; $F = 5,48$; $P = 0,03$), (b) líquens foliosos ($R^2 = 0,47$; $F = 19,21$; $P = 0,0004$), (c) líquens fruticosos ($R^2 = 0,36$; $F = 12,63$; $P = 0,002$), (d) peritécios ($R^2 = 0,59$; $F = 31,68$; $P < 0,0001$) e (e) lirelas ($R^2 = 0,52$; $F = 23,54$; $P = 0,0002$).

A ordenação da matriz **X** demonstrou uma clara separação das UAs em termos de espécies ponderadas pelas semelhanças de seus atributos funcionais (Fig. 2). O eixo 1 (70,6% de explicação) demonstra a variação evidente ao longo do gradiente sucessional, separando gradualmente áreas iniciais (a esquerda do eixo 1), de intermediárias e avançadas (a direita do eixo 1). O eixo 2 (13,0%) separou as UAs iniciais (abaixo no diagrama) de todas as demais, aparentemente pela ausência de *Phyllospora cf. confusa*, e pela maior proporção de espécies com atributo lirelas (LI) nestas unidades. As correlações dos valores médios dos atributos com os dois eixos da ordenação evidenciam que comunidades mais avançadas apresentam maior proporção de indivíduos com peritécios (PE), associação com clorofícea (CL), maior número de células do ascósporo (CE) e formas crostosas (CR), pois ficaram bem à direita no diagrama. Por outro lado, os atributos fruticosos (FR), sorédios (SO), foliosos (FO) e

reprodução direta (DI) tem maior relação com comunidades em estágios iniciais de sucessão. Os atributos isídios (IS), apotécios (AP) e esquamulosos (ES) ficaram próximos das áreas intermediárias, já na transição com as avançadas. Quanto às espécies, aquelas com maior correlação com os eixos ficam praticamente todas posicionadas a esquerda do diagrama, indicando que são abundantes nas áreas iniciais e ao mesmo tempo ausentes nas avançadas (*Heterodermia flavosquamosa*, *Parmotrema lyngei* e *Physcia cf. rolfii*, por exemplo). Apenas *Phyllopsora cf. confusa* foi fortemente relacionada com o eixo 2, indicando maior presença em algumas áreas intermediárias e ausência nas iniciais posicionadas na porção inferior do diagrama. Com relação à diversidade funcional, a análise demonstrou que não há diferenças ao longo do gradiente de sucessão ($R^2 = 0,06$; $F = 1,62$; $P = 0,21$).

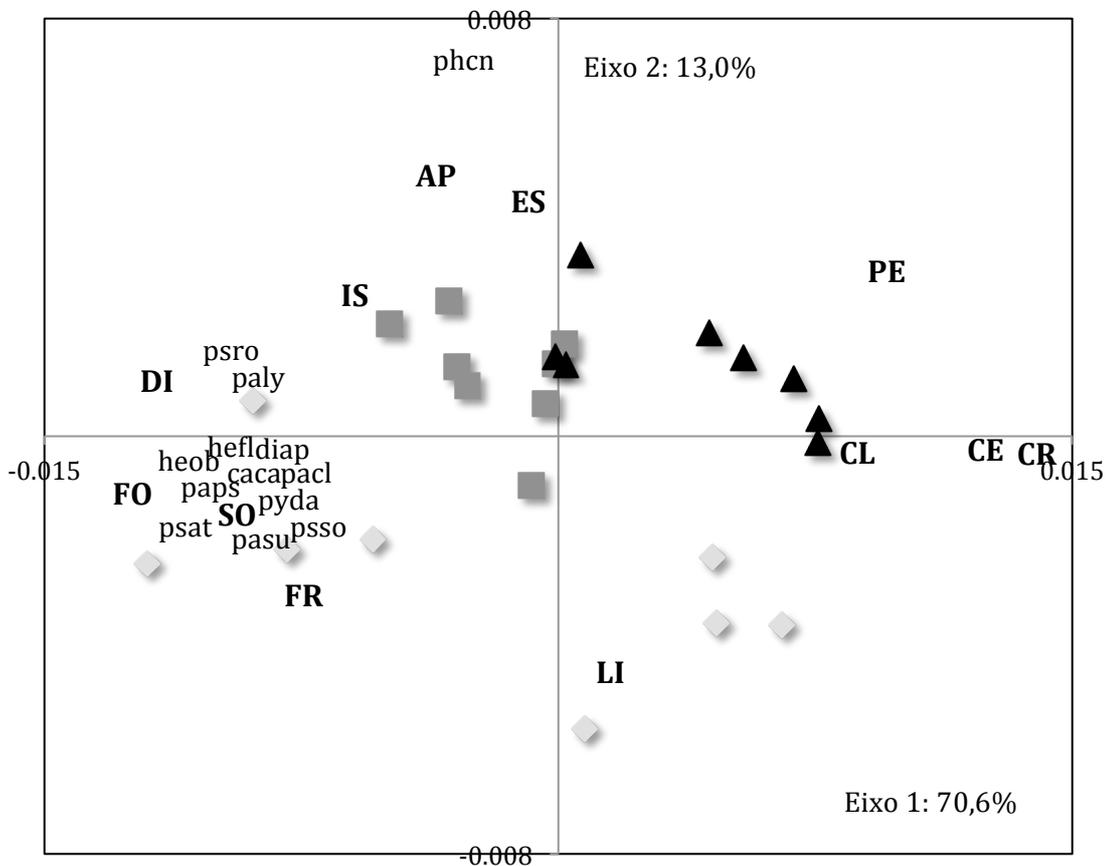


Figura 2. Diagrama de ordenação da matriz X (UAs descritas pelas espécies ponderadas pelos atributos). Os losangos representam as UAs iniciais, os quadrados as intermediárias e os triângulos as avançadas. Abreviações: CR = crostosos, FO = foliosos, FR = fruticosos, ES = esquamulosos, CL = clorofícea, DI = direta; AP = apotécios, IS = isídios, PE = peritécios, LI = lirelas, SO = sorédios, phcn = *Phyllopsora cf. confusa*, psro = *Physcia cf. rolfii*, paly = *Parmotrema lyngei*, diap = *Dirinaria applanata*, hefl = *Heterodermia flavosquamosa*, heob = *Heterodermia obscurata*, caca = *Canoparmelia carneoprunita*, pacl = *Parmotrema clavuliferum*, pyda = *Pyxine daedalea*, paps = *Parmotrema cf. pseudoreticulatum*, psat = *Physcia atrostriata*, pasu = *Parmotrema subsumptum*, pssso = *Physcia cf. sorediosa*.

Atributos indicadores de estágios sucessionais

A análise de atributos indicadores revelou sete atributos com correlações significativas ($P \leq 0,05$) com um dos três estágios (Tab. 1). Os atributos com maior valor de indicação (VI) foram LI (lirelas), FR (fruticosos) e FO (foliosos) para os estágios iniciais, IS (isídios) para os estágios intermediários, PE (peritécios), CR (crostosos) e CL (clorofícea) para os estágios avançados.

Tabela 1. Atributos funcionais de líquens indicadores de estágios de sucessão florestal.

Atributo	Estágio	VI	DP	P
Lirelas (LI)		89,70	9,68	0,001
Fruticoso (FR)	Inicial	75,00	9,35	0,002
Folioso (FO)		67,90	8,68	0,005
Isídios (IS)	Intermediário	53,30	4,54	0,015
Peritécios (PE)		63,00	6,46	0,002
Crostos (CR)	Avançado	40,90	2,17	0,030
Clorofícea (CL)		36,30	1,25	0,005

VI = valor de indicação; * = valores significativos ($P \leq 0,05$).

Discussão

Os resultados deste estudo corroboram nossa hipótese inicial de que a estrutura funcional das comunidades de líquens responde às alterações estruturais da floresta ao longo de um gradiente de regeneração florestal, numa floresta tropical úmida do Sul do Brasil.

Padrões de organização funcional no gradiente de sucessão

A resposta de alguns atributos diretamente ao gradiente de sucessão era esperada, pois já havia sido registrada em outros estudos, como Giordani *et al.* (2012), que também observaram relação inversa para líquens crostosos e foliosos (cada qual relacionado a um extremo do gradiente) e correlação negativa de líquens fruticosos com florestas sombreadas na Itália. Lakatos *et al.* (2006), num estudo sobre a fisiologia de diferentes tipos morfológicos de líquens de florestas tropicais, afirmam que os líquens nessas florestas possuem diferentes adaptações anatômicas e morfológicas, o que permite a melhor exploração da água, possibilitando que cada grupo, através de diferentes estratégias, atinja o balanço hídrico necessário para realizar a fotossíntese.

Nas áreas iniciais a maior ocorrência de líquens foliosos e fruticosos pode estar

relacionada às condições de maior luminosidade e menor umidade nestes locais. Esses grupos de líquens conseguem se reidratar muito rapidamente (assim como também perdem água com semelhante velocidade), pois possuem mais superfície de contato com o ar (rizinas e cílios, por exemplo), ao contrário dos líquens crostosos, que acabam sendo competidores fracos nesses ambientes (Rogers 1990, Ellis & Coppins 2006). Com a diminuição da luminosidade os líquens foliosos e fruticosos se tornam menos frequentes, até desaparecerem nos troncos das árvores de áreas avançadas, migrando para a copa mais iluminada desses forófitos (Wolf 1994). Líquens com lirelas também desaparecem nos estágios avançados. Tais grupos de líquens são mais frequentes em estágios iniciais, talvez porque os lábios (margem das lirelas), geralmente negros e fechados, conferem proteção à luz e ao ressecamento em áreas mais iniciais de sucessão. Alguns autores também relatam que estes líquens precisam estar expostos à luz para produzirem esporos (Robert Lücking, comunicação pessoal). Seaward (2008) relata que a luz não tem efeito aparente na liberação de ascósporos na maioria dos líquens, mas a periodicidade diurna parece importante, com algumas espécies tendendo a aumentar a liberação sob condições de maior luminosidade.

O aumento da frequência de líquens crostosos com o avanço da sucessão da floresta pode ser explicado pela maior tolerância deste grupo de líquens às condições limitantes de baixa luminosidade em áreas mais avançadas, condição muito desfavorável para outros líquens (Lakatos *et al.* 2006). Segundo os mesmos autores, alguns líquens crostosos de florestas tropicais são especialmente adaptados para repelir água, pois possuem uma densa camada de hifas achatadas ou projeções de hifas da medula que criam uma camada hidrofóbica, facilitando a tolerância deste grupo ao excesso de umidade em florestas mais avançadas.

O aumento significativo do atributo peritécios (estrutura reprodutiva sexuada) nas áreas avançadas pode consistir em uma especialização para tal situação, uma vez que a reprodução direta (assexuada), tendo como dispersor o vento, não seria muito eficiente em uma floresta fechada, assim como já reportado para plantas juvenis em estágios mais avançados de florestas tropicais (Chazdon *et al.* 2003). Segundo Nordén & Appelqvist (2001), espécies de plantas que ocorrem em estágios sucessionais mais avançados geralmente tem menor capacidade de dispersão, padrão que parece ser, portanto, aplicado também para os líquens. Além disso, Rivas-Plata *et al.* (2008) relataram que líquens da família Porinaceae (uma das famílias de líquens que apresentam peritécios como estrutura reprodutiva) podem ser considerados característicos de áreas mais avançadas de florestas tropicais da Costa Rica, corroborando o resultado encontrado por este estudo.

No diagrama de ordenação obtido a partir da matriz **X**, na qual está contida toda a variação dos atributos nas UAs, nota-se uma clara separação dos estágios e a relação desses com os atributos. Assim como demonstrado por outros estudos relacionando atributos e gradientes ambientais, a resposta dos atributos funcionais de líquens às condições ambientais sustenta o uso destes organismos como bioindicadores ambientais (Ellis & Coppins 2006, Marini *et al.* 2011, Giordani *et al.* 2012).

A relação da diversidade funcional com o gradiente de sucessão, já desconsiderando o efeito da diversidade de espécies sobre a funcional, não corroborou a hipótese de que este padrão responderia às alterações da floresta. O resultado encontrado para a relação entre a diversidade de espécies e a diversidade funcional demonstra que os atributos incluídos nestes estudo são complementares (Petchey & Gaston 2002) e são também atributos de grande importância para a distinção taxonômica. Vandewalle *et al.* (2010) também encontraram relação entre a diversidade de espécies e a funcional para diferentes grupos de organismos e afirmam que, apesar da relação, cada um dos índices cobre diferentes facetas da diversidade, sugerindo a utilização concomitante dos dois em estudos de monitoramento da biodiversidade. Com relação aos líquens e os atributos avaliados no gradiente sucessional deste estudo, pode-se afirmar que o valor de diversidade funcional não variou conforme as mudanças estruturais da floresta, indicando que o grau de variação dos atributos dentro das comunidades foi idêntico para todos os estágios. Entretanto, como revelado pelas outras análises, os atributos mudam no gradiente, reforçando que uma avaliação baseada apenas num índice pode levar a interpretações parciais sobre a funcionalidade dos ecossistemas.

Atributos indicadores de estágios sucessionais

É possível afirmar que alguns atributos funcionais de líquens, assim como a estrutura da comunidade, podem ser utilizados como indicadores do estágio de sucessão de áreas de floresta tropical, pois se correlacionaram de forma bastante forte e significativa com os estágios. A presença de grande quantidade de líquens com lirelas, líquens fruticosos e foliosos nos troncos das árvores, por exemplo, pode indicar que uma determinada área está em um estágio mais inicial de sucessão, com maior abertura de dossel e vegetação mais baixa. Por outro lado, uma grande quantidade de líquens com isídios pode ser indicativo de um estágio intermediário de sucessão, enquanto a maior quantidade de líquens com peritécios e líquens crostosos pode indicar em estágio mais avançado de sucessão, estruturalmente semelhante às condições originais de uma floresta tropical densa. Sendo a estrutura da vegetação de florestas tropicais secundárias após 30 anos de regeneração muito semelhantes

às florestas mais antigas (Letcher & Chazdon 2009), os atributos funcionais correlacionados aqui com áreas de mais de 40 anos, podem ser bons indicadores de estágios avançados de florestas tropicais.

Conclusões

Os atributos funcionais das comunidades de líquens respondem às alterações estruturais que ocorrem na floresta tropical ao longo de um gradiente de sucessão, reforçando a importância destes organismos como bioindicadores das condições florestais. Apesar de alguns atributos não terem respondido como esperado (como o tipo de alga e o número de células do ascósporo) outros responderam de forma bastante pronunciada, conforme já havia sido demonstrado em outros estudos. O tipo morfológico (folioso, fruticoso ou crostoso), assim como os atributos lirelas e peritécios, são os mais indicados como indicadores de sucessão no limite sul da Mata Atlântica. Além disso, a diversidade funcional apresentou relação com a diversidade de espécies e, excluindo essa relação, não foram observadas alterações significativas ao longo do gradiente de sucessão.

Como sugestão para futuros estudos com uma abordagem funcional de líquens, sugere-se que outros atributos sejam também testados (como tamanho e pigmentação do ascósporo, gênero do ficobionte e química principal dos líquens), para que se permita uma melhor exploração das funções destes organismos em relação a mudanças ambientais.

Agradecimentos

Agradeço ao PPG Ecologia pela assistência prestada no decorrer deste trabalho, à CAPES pela concessão da bolsa de estudo, à Fundação Zoobotânica do RS, por permitir que as atividades de identificação do material fossem realizadas em suas dependências, a Fepagro e aos agricultores de Maquiné, que permitiram a realização das atividades de campo em suas propriedades. Agradeço também as amigas e ajudantes de campo Laura Capellati e Fabiane Lucheta e a Iporã Heaser por sempre nos levar a campo.

Referências Bibliográficas

- Alves, L.F. & Metzger, J.P. 2006. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotropica* 6: 1-26.
- Becker, F.G.; Irgang, G.V., Hasenack, H., Vilella, F.S. & Vernani, N.F. 2004. Land cover and conservation state of a region in the Southern limit of the Atlantic Forest (River

- Maquiné Basin, Rio Grande do Sul, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 64: 569-582.
- Cáceres, M.E.S.; Lücking, R.; Rambold, G. 2008. Corticolous microlichens in northeastern Brazil: habitat differentiation between coastal Mata Atlântica, Caatinga and Brejos de Altitude. *The Bryologist* 111: 98-117.
- Chazdon, R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51-71.
- Chazdon, R.L.; Careaga, S.; Webb, C. & Vargas, O. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs* 73: 331-348.
- Chazdon, R.L.; Letcher, S.G.; van Breugel, M.; Martínez-Ramos, M.; Bongers, F. & Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362: 273-289.
- Conti, M.E. & Cecchetti, G. 2001. Biological monitoring: lichens as bioindicators of air pollution assessment – a review. *Environmental Pollution* 114: 471-492.
- De Bello, F.; Lavorel, S.; Díaz, S.; Harrington, R.; Cornelissen, J.H.C.; Bardgett, R.D.; Berg, M.P.; Cipriotti, P.; Feld, C.K.; Hering, D.; Silva, P.M.; Potts, S.G.; Sandin, L.; Sousa, J.P.; Storkey, J.; Wardle, D.A. & Harrison P.A. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19: 2873-2893.
- Díaz, S.; Cabido, M. & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113-122.
- Duelli, P. & Obrist, M.K. 2003. Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98: 87-98.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Ellis, C.J. & Coppins, B.J. 2006. Contrasting functional traits maintain lichen epiphyte diversity in response to climate and autogenic succession. *Journal of Biogeography* 33: 1643-1656.
- Ellis, C.J. & Coppins, B.J. 2007. Reproductive strategy and the compositional dynamics of crustose lichen communities on aspen (*Populus tremula* L.) in Scotland. *The Lichenologist* 39: 377-391.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2005. *Global forest resources assesment 2005: progress towards sustainable forest management*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Frazer, G.W.; Canham, C.D. & Lertzman, K.P. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure*. <<http://www.rem.sfu.ca/forestry/downloads/Files/GLAV2 UsersManual.pdf>>.

- Garnier, E.; Cortez, J.; Billès, G.; Navas, M.L.; Roumet, C.; Debussche, M.; Laurent, G.; Blanchard, A.; Aubry, D.; Belmann, A.; Neill, C. & Toussaint, J.P. 2007. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630-2637.
- Geiser, L.H. & Neitlich, P.N. 2007. Air pollution and climate gradients in western Oregon and Washington indicated by epiphytic macrolichens. *Environmental Pollution* 145: 203-218.
- Giordani, P. 2007. Is the diversity of epiphytic lichens a reliable indicator of air pollution? A case study from Italy. *Environmental Pollution* 146: 317-323.
- Giordani, P. & Incerti, G. 2008. The influence of climate on the distribution of lichens: a case study in a borderline area (Liguria, NW Italy). *Plant Ecology* 195: 257-272.
- Giordani, P.; Brunialti, G.; Bacaro, G. & Nascimbene, J. 2012. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators* 18: 413-420.
- Grime, J.P.; Brown, V.K.; Thompson, K.; Masters, G.J.; Hillier, S.H.; Clarke, I.P.; Askew, A.P.; Corker, D. & KIELTY, J.P. 2000. The response of two contrasting limestone grasslands to simulated climate change. *Science* 289: 761-765.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Harrison, S.; Damschen, E.I. & Grace, J.B. 2010. Ecological contingency in the effects of climatic warming on forest herb communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 19362-19367.
- Hasenack, H. & Ferraro, L.W. 1989. Considerações sobre o clima da região de Tramandaí – RS. *Pesquisas* 22: 53-70.
- Hedenas, H. & Ericson, L. 2000. Epiphytic macrolichens as conservation indicators: successional sequence in *Populus tremula* stands. *Biological Conservation* 93: 43-53.
- Johansson, P.; Rydin, H. & Thor, G. 2007. Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in Southern Sweden. *Ecoscience* 14: 81-91.
- Jovan, S. & McCune, B. 2004. Regional variation in epiphytic macrolichen communities in Northern and Central California forests. *The Bryologist* 107: 328-339.
- Käffer, M.I.; Martins, S.M.A.; Alves, C.; Pereira, V.C.; Fachel, J. & Vargas, V.M.F. 2011. Corticolous lichens as environmental indicators in urban areas in southern Brazil. *Ecological Indicators* 11: 1319-1332.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.

- Kuusinen, M. 1996. Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicators of forest continuity in Finland. *Biological Conservation* 75: 43-49.
- Lakatos, M.; Rascher, U. & Büdel, B. 2006. Functional characteristics of corticolous lichens in the understory of a tropical lowland rain forest. *New Phytologist* 172: 679-695.
- Landres, P.B.; Verner, J. & Thomas, J.W. 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conservation Biology* 2: 316-328.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd edition. Elsevier Science, Amsterdam. 853p.
- Letcher, S.G. & Chazdon, R.L. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 41: 608-617.
- Lewis, J.E.J. & Ellis, C.J. 2010. Taxon-compared with trait-based analysis of epiphytes, and the role of tree species and tree age in community composition. *Plant Ecology and Diversity* 3: 203-210.
- Li, S; Liu, W.; Wang, L.; Ma, W. & Song, L. 2011. Biomass, diversity and composition of epiphytic macrolichens in primary and secondary forests in the subtropical Ailao Mountains, SW China. *Forest Ecology and Management* 261: 1760-1770.
- Loppi, S.; Ivanov, R. & Boccardi, R. 2002. Biodiversity of epiphytic lichens and air pollution in the town of Siena (Central Italy). *Environmental Pollution* 166: 123-128.
- Lücking, R.; Archer, A.W. & Aptroot, A. 2009. A world-wide key to the genus *Graphis* (*Ostropales: Graphidaceae*). *The Lichenologist* 41: 363-452.
- Marcelli M.P. 1992. Ecologia líquênica nos manguezais do sul-sudeste brasileiro. *Bibliotheca Lichenologica* 47: 1-310.
- Marini, L.; Nascimbene, J. & Nimis, P.L. 2011. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Science of the Total Environment* 409: 4381-4386.
- McCune, B. 2000. Lichen communities and indicators of forest health. *The Bryologist* 103: 353-356.
- McCune, B.; Rosentreter, R.; Ponzetti, J.M. & Shaw, D.C. 2000. Epiphyte habitats in an old conifer forest in Western Washington, U.S.A. *The Bryologist* 103: 417-427.
- McCune, B.; Grace, J.B. & Urban, D.L. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- McCune, B. & Mefford, J. 2011. *PC-ORD – Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 6. MjM software, Gleneden Beach, Oregon.
- Moreno, J. A. 1961. *Clima do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura – Div. Terras e Colonização. 42p.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 854-858.

- Nascimbene, J.; Marini, L. & Nimis, P.L. 2010. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in Alpine spruce forests. *Forest Ecology and Management* 260: 603-609.
- Nordén, B. & Appelqvist, T. 2001. Conceptual problems of ecological continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 10: 779-791.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.
- Pillar, V.D. 2011. *SYNCSA: software intergrado para análise multivariada de comunidades baseada em caracteres, dados de ambiente, avaliação e testes de hipóteses*. Departamento de Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Pillar, V.D.; Duarte, L.S.; Sosinski, E.E. & Joner, Fernando. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20: 334-348.
- Pillar, V.D. & Sosinski, E.E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science* 14: 323-332.
- Rao C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.
- Rivas-Plata, E.; Lücking, R. & Lumbsch, H.T. 2008. When family matters: an analysis of Thelotremaaceae (Lichenized Ascomycota: Ostropales) as bioindicators of ecological continuity in tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 17: 1319-1351.
- Rogers, R.W. 1990. Ecological strategies of lichens. *The Lichenologist* 22: 149-162.
- Rose, F. 1993. Ancient British woodlands and their epiphytes. *British Wildlife* 5: 83-93.
- Seaward, M.R.D. 2008. Environmental role of lichens. In: Nash III, T.H. (ed.). 2008. *Lichen Biology*. Cambridge, Cambridge University Press. 496p.
- Selva, S.B. 1996. Using lichens to assess ecological continuity in Northeastern forests. In: Davis, M. B. (ed.) 1996. *Eastern Old-Growth Forests: prospects for rediscovery and recovery*. Island Press, Washington DC. 400p.
- Sevegnani, L. & Baptista, L.M.R. 1996. Composição florística de uma floresta secundária no âmbito da Floresta Atlântica, Maquiné, RS. *Sellowia* 45-48:47-71.
- Vandewalle, M.; de Bello, F.; Berg, M.P.; Bolger, T.; Dolédec, S.; Dubs, F.; Feld, C.K.; Harrington, R.; Harrison, P.A.; Lavorel, S.; Silva, P.M.; Moretti, M.; Niemelä, J.; Santos, P.; Sattler, T.; Sousa, J.P.; Sykes, M.T.; Vanbergen, A.J. & Woodcock, B.A. 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19: 2921-2947.
- Webb, C.T.; Hoeting, J.A.; Ames, G.M.; Pyne, M.I. & Poff, N.L. 2010. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters* 13: 267-283.

- Will-Wolff, S.; Geiser, L.H.; Neitlich, P. & Reis, A.H. 2006. Forest lichen communities and environment –How consistent are relationships across scales? *Journal of Vegetation Science* 17: 171-184.
- Wolf, J.H.D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio* 112: 15-28.

Apêndices

Apêndice 1. Lista de táxons amostrados e seus atributos funcionais.

Táxon	Alga	Morfologia				Reprodução	Estrutura reprodutiva					CE
	(CL-1; CI-0)	CR	ES	FO	FR	(DI-1; IN-0)	SO	IS	AP	PE	LI	(0;uni-1;bi-2; pl-3)
<i>Anisomeridium tamarindii</i> (Fée) R. C. Harris	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Anthracotheccium</i> cf. <i>prasinum</i> (Eschw.) R. C. Harris	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Bacidia</i> aff. <i>medialis</i> (Tuck.) Zahlbr.	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Bacidia</i> cf. <i>russeola</i> (Kremp.) Zahlbr.	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Bacidia</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Bacidia</i> sp. 2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Bacidia</i> sp. 3	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Bacidia</i> sp. 4	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Bacidiospora</i> sp. 1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Brigantiaea leucoxantha</i> (Spreng.) R. Sant. & Haf.	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Byssoloma chlorinum</i> (Vain.) Zahlbr.	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Calopadia</i> cf. <i>subcoerulescens</i> (Zahlbr.) Vezda	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Canoparmelia carneopruinata</i> (Zahlbr.) Elix & Hale	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Canoparmelia caroliniana</i> (Nyl.) Elix & Hale	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Carbacanthographis</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Carbacanthographis</i> sp. 2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Chapsa leprieurii</i> (Mont.) A. Frisch	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Chapsa</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Chapsa</i> sp. 2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Chapsa</i> sp. 3	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Coccocarpia palmicola</i> (Spreng.) Arvidss. & Gall.	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Coenogonium</i> cf. <i>zonatum</i> (Müll. Arg.) Kalb & Lücking	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Coenogonium strigosum</i> Rivas Plata, Lücking & Chaves	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Dirinaria applanata</i> (Fée) D. D. Awasthi	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Fissurina instabilis</i> (Nyl.) Nyl.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Fissurina</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Glyphis cicatricosa</i> Ach.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
Graphidaceae sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Táxon	Alga (CL-1; CI-0)	Morfologia				Reprodução (DI-1; IN-0)	Estrutura reprodutiva					CE (0;uni-1;bi-2; pl-3)
		CR	ES	FO	FR		SO	IS	AP	PE	LI	
Graphidaceae sp. 2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
Graphidaceae sp. 3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
Graphidaceae sp. 4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
Graphidaceae sp. 5	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
Graphidaceae sp. 6	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> aff. <i>inversa</i> R. C. Harris	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> cf. <i>chondroplaca</i> (Redinger) Lücking	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> cf. <i>dupaxana</i> Vain.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> cf. <i>duplicata</i> Ach.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> cf. <i>duplicatoinspersa</i> Lücking	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> cf. <i>elongata</i> Zenker	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> cf. <i>furcata</i> Fée	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> cf. <i>leptoclada</i> Müll. Arg.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> cf. <i>librata</i> C. Knight	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> cf. <i>litoralis</i> Lücking, Sipman & Chaves	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> cf. <i>pseudocinerea</i> Lücking & Umaña	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 5	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 6	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 8	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 9	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 10	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 11	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 12	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis</i> sp. 13	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Táxon	Alga (CL-1; CI-0)	Morfologia				Reprodução (DI-1; IN-0)	Estrutura reprodutiva					CE (0;uni-1;bi-2; pl-3)
		CR	ES	FO	FR		SO	IS	AP	PE	LI	
<i>Graphis</i> sp. 14	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Graphis striatula</i> (Ach.) Spreng.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Herpothallon</i> spec. C	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Herpothallon</i> spec. F	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Herpothallon rubrocinctum</i> (Ehrenb.) Aptroot & Lücking	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Herpothallon</i> sp. 1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Herpothallon</i> spec. B	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Heterodermia casarettiana</i> (A. Massal.) Trev.	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Heterodermia</i> cf. <i>endochrysea</i> Martins & M.P. Marcelli	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Heterodermia flavosquamosa</i> Aptroot & Sipman	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Heterodermia japonica</i> var.2 (Sato) Sw. & Krog	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Heterodermia japonica</i> var.4 (Sato) Sw. & Krog	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Heterodermia obscurata</i> (Nyl.) Trev.	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Heterodermia</i> sp. 1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Heterodermia speciosa</i> (Wulf.) Trev.	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Hypotrachyna livida</i> (Taylor) Hale	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Lecanora</i> cf. <i>achroa</i> Nyl.	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Lecanora</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Lecanora</i> sp. 2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Lepraria</i> sp. 1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Lepraria</i> sp. 2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Lepraria</i> sp. 3	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Leptogium azureum</i> (Swartz) Mont.	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Leptogium cyanescens</i> (Rabenh.) Körber	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Leptogium diaphanum</i> (Mont.) Nyl.	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Leptogium isidiosellum</i> (Riddle) Sierk	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Leptogium phyllocarpum</i> (Pers.) Mont.	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Letrouitia domingensis</i> (Pers.) Haf. & Bellem.	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Lobaria erosa</i> (Eschw.) Nyl.	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Táxon	Alga (CL-1; CI-0)	Morfologia				Reprodução (DI-1; IN-0)	Estrutura reprodutiva					CE (0;uni-1;bi-2; pl-3)
		CR	ES	FO	FR		SO	IS	AP	PE	LI	
<i>Lobaria patinifera</i> (Taylor) Hue	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Malcolmiella</i> cf. <i>fuscella</i> (Müll. Arg.) Cáceres & Lücking	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Malcolmiella</i> cf. <i>gyalectoides</i> (Vain.) Cáceres & Lücking	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Malcolmiella</i> cf. <i>piperis</i> (Spreng.) Kalb & Lücking	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Malcolmiella</i> cf. <i>vinosa</i> (Eschw.) Kalb & Lücking	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Mycomicrothelia</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
N.I. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-999
N.I. 2	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
N.I. 3	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
N.I. 4	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
N.I. 5	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
N.I. 6	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
N.I. 7	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
N.I. 8	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
N.I. 9	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
N.I. 10	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
N.I. 11	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
N.I. 12	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-999
N.I. 13	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-999
N.I. 14	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
N.I. 15	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-999
N.I. 16	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-999
<i>Ochrolechia pallens</i> Müll. Arg.	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Parmeliella</i> cf. <i>nigrocincta</i> (Mont.) Müll. Arg.	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Parmotrema</i> aff. <i>subcaperatum</i> (Kremp.) Hale	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Parmotrema cetratum</i> (Ach.) Hale	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Parmotrema</i> cf. <i>pseudoreticulatum</i> (Tavares) Hale	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Parmotrema</i> cf. <i>sancti-angeli</i> (Lynge) Hale	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Parmotrema clavuliferum</i> (Räs.) Streim.	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

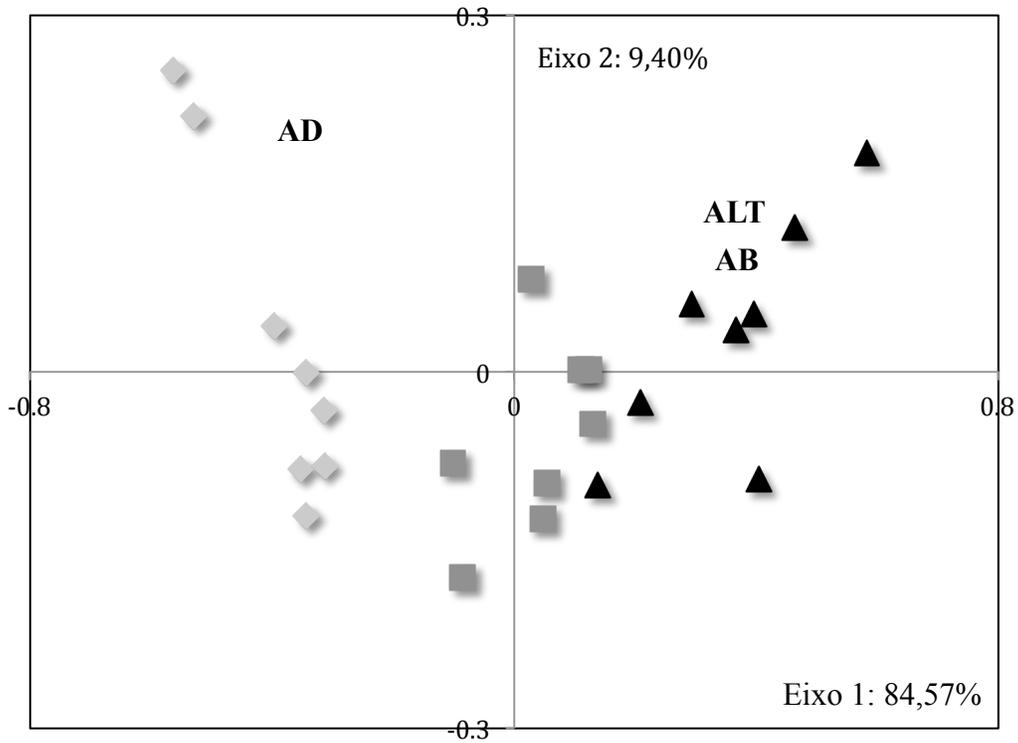
Táxon	Alga (CL-1; CI-0)	Morfologia				Reprodução (DI-1; IN-0)	Estrutura reprodutiva					CE (0;uni-1;bi-2; pl-3)
		CR	ES	FO	FR		SO	IS	AP	PE	LI	
<i>Parmotrema fumarprotocetraricum</i> Marcelli & Hale	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Parmotrema lyngei</i> Marcelli & Canêz	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Parmotrema permutatum</i> (Stirton) Hale	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Parmotrema</i> sp. 1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Parmotrema</i> sp. 2	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Parmotrema subsumptum</i> (Nyl.) Hale	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Pertusaria</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Pertusaria</i> sp. 2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Phaeographis</i> cf. <i>crispata</i> Kalb & Mathes-Leicht	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Phaeographis</i> cf. <i>scalpturata</i> (Ach.) Staiger	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Phaeographis dendritica</i> (Ach.) Müll. Arg.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Phyllopsora breviscula</i> (Nyl.) Müll. Arg.	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Phyllopsora buetnerii</i> var. <i>glauca</i> (Müll. Arg.) Zahlbr.	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Phyllopsora</i> cf. <i>confusa</i> Sw. & Krog	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Phyllopsora</i> cf. <i>furfuracea</i> (Pers.) Zahlbr.	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Phyllopsora corallina</i> (Eschw.) Müll. Arg.	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Phyllopsora parvifolia</i> (Pers.) Müll. Arg.	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Phyllopsora</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Physcia</i> aff. <i>alba</i> (Fée) Müll. Arg.	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Physcia aipolia</i> (Humb.) Fürnr.	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Physcia atrostriata</i> Moberg	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Physcia</i> cf. <i>erupens</i> Moberg	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Physcia</i> cf. <i>rolfii</i> Moberg	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	2
<i>Physcia</i> cf. <i>sorediosa</i> (Vain.) Lyngø	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Physcia</i> cf. <i>tribacoides</i> Nyl.	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Physcia krogiae</i> Moberg	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Platygramme caesiopruinosa</i> (Fée) Fée	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Platygramme</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Porina</i> aff. <i>bellendenica</i> Müll.Arg.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3

(continua na próxima página)

Apêndice 1. Continuação.

Táxon	Alga	Morfologia				Reprodução	Estrutura reprodutiva					CE
	(CL-1;CI-0)	CR	ES	FO	FR	(DI-1; IN-0)	SO	IS	AP	PE	LI	(0;uni-1;bi-2;pl-3)
<i>Porina</i> aff. <i>conspersa</i> Malme	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	3
<i>Porina</i> cf. <i>africana</i> Müll. Arg.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> cf. <i>curtula</i> Malme	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> cf. <i>guaranitica</i> Malme	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> cf. <i>nucula</i> Ach.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> cf. <i>simulans</i> Müll. Arg.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> cf. <i>tetracerae</i> (Afz. in Ach.) Müll. Arg.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> sp. 2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> sp. 3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> sp. 4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> sp. 5	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> sp. 6	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Porina</i> sp. 7	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Pseudocyphellaria aurata</i> (Ach.) Vain.	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Pseudocyphellaria clathrata</i> (De Not.) Malme	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Punctelia</i> sp. 1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Punctelia osorioi</i> Canêz & Marcelli	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Pyrenula</i> aff. <i>quassiaecola</i> Fée	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Pyrenula</i> cf. <i>pyrenuloides</i> (Mont.) R. C. Harris	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Pyrenula</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3
<i>Pyxine albovirens</i> (G. Mey.) Aptroot	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Pyxine daedalea</i> Krog & R. Santesson	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ramalina peruviana</i> Ach.	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ramboldia</i> sp. 1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Sticta</i> sp. 1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Sticta</i> sp. 3	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Sticta weigelli</i> (Ach.) Vain.	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Usnea</i> sp. 1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Usnea</i> sp. 2	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0

Abreviações: CL = clorofícea, CI = cianofícea; CR = crostoso, ES = esquamuloso, FO = folioso, FR = fruticoso; DI = direta, IN = indireta; SO = sorédios, IS = isídios, AP = apotécios, PE = peritécios, LI = lirelas, CE = número de células do ascósporo, uni = unicelular, bi = bicelular, pl = pluricelular. Para dados faltantes utilizamos -999, para que o programa desconsiderasse a célula.



Apêndice 2. Diagrama de ordenação da matriz E (UAs descritas pelas variáveis ambientais e estruturais). Os losangos representam as UAs iniciais (à esquerda no diagrama), os quadrados as intermediárias (no centro) e os triângulos as avançadas (à direita). Abreviações: AB = área basal média, ALT = altura dossel, AD = abertura dossel.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Comunidades de líquens em áreas do limite sul de distribuição de Mata Atlântica *stricto sensu* respondem às modificações resultantes da sucessão da floresta, tanto estruturalmente quanto funcionalmente, podendo servir como mais uma ferramenta na caracterização de áreas em estágios de regeneração e/ou conservação distintos. A partir dessa ferramenta, é possível avaliar a situação estrutural das florestas de forma mais rápida e simplificada, possibilitando a pesquisadores e gestores uma avaliação completa da sucessão da floresta, não apenas sob o ponto de vista de organismos arbóreos.

Os resultados deste estudo nos permitiram concluir que diferentes estágios de sucessão da floresta conservam diferentes espécies de líquens, sendo que o todo mantém a maior diversidade de espécies (maior diversidade beta entre locais mais distintos ambientalmente, ou seja, entre os extremos do gradiente sucessional), embora as áreas mais avançadas abriguem grande quantidade de espécies de líquens restritas a estes ambientes. Além disso, apesar de alguns atributos não terem respondido como esperado (como o tipo de alga e o número de células do ascósporo) outros responderam de forma bastante pronunciada, conforme já havia sido demonstrado em outros estudos, sendo então o tipo morfológico (foliozo, fruticoso ou crostoso), assim como os atributos lirelas e peritécios, os mais apropriados para o uso como indicadores de sucessão no limite sul da Mata Atlântica. Pode-se afirmar também que áreas florestais estruturalmente mais jovens abrigam maior riqueza de espécies e que o ambiente é responsável por um percentual maior na explicação da variação da comunidade de líquens, sendo o nicho mais importante do que a teoria neutra para os líquens, nesta escala de estudo.

Considerando que algumas espécies, bem como alguns atributos de líquens, estão fortemente relacionados a áreas avançadas desta floresta tropical, a conservação da floresta é de extrema importância para que os líquens também sejam conservados. Atualmente não existem esforços quanto à conservação desses organismos, uma vez que nem ao menos todas as espécies são conhecidas. Um passo para o conhecimento dessas espécies também foi dado com os resultados deste trabalho e, possivelmente, após revisão de especialistas, novas citações e talvez novas espécies possam ser identificadas. Sabendo que algumas são exclusivas de áreas avançadas, pode-se inclusive propor que estas espécies sejam categorizadas em uma lista de

espécies ameaçadas de extinção (ainda inexistente para líquens), uma vez que precisam de condições ambientais tão específicas.

Para concluir, sugerimos que novos estudos sejam desenvolvidos com o uso de atributos funcionais de líquens, para que seja possível compreender melhor a relação das funções destes organismos com as florestas ou mesmo outros sistemas. Além disso, outros atributos de líquens podem ser testados (como tamanho do ascósporo, gênero do ficobionte e química principal dos líquens), para aprimorar o uso dessa abordagem em estudos de ecologia de líquens.