



INTER-RELAÇÃO ENTRE PAISAGEM, ORGANIZAÇÃO FLORÍSTICO-ESTRUTURAL E DEMOGRAFIA DO COMPONENTE ARBÓREO EM FLORESTA COM ARAUCÁRIAS

INTERRELATIONSHIP AMONG LANDSCAPE, FLORISTIC-STRUCTURAL ORGANIZATION AND DEMOGRAPHY OF THE TREE COMPONENT IN ARAUCARIA FOREST

Aline Pereira Cruz¹ Pedro Higuchi² Ana Carolina da Silva² Ricardo de Vargas Kilca³
Juliana Pizutti Dallabrida⁴ Karine Souza⁴ Carla Luciane Lima⁴ Vanessa Fátima Soboleski⁴
Amanda da Silva Nunes⁴ Rodineli Loebens¹

RESUMO

Objetivou-se verificar as interações entre a configuração espacial da paisagem, a organização florístico-estrutural e as taxas demográficas do componente arbóreo em um sistema de fragmentos e corredores de Floresta com Araucárias em Lages, Santa Catarina. Para isso, foi elaborado um modelo conceitual das possíveis inter-relações, que foi avaliado pela técnica de Modelagem de Equações Estruturais. No ano de 2010, foram obtidos as métricas da paisagem (área, distância do vizinho mais próximo e relação borda e o interior da floresta) e os dados do primeiro inventário florestal. Foram alocadas parcelas permanentes em cinco fragmentos e corredor florestal, onde todos os indivíduos arbóreos com CAP (circunferência a altura do peito, medida a 1,30 do solo) igual ou superior a 15,7 cm foram identificados e mensurados. Em 2014 foi realizado o segundo inventário, com a inclusão de indivíduos recrutados, contagem de mortos e sobreviventes, e foram calculadas as taxas demográficas. Os dados foram analisados por meio da Análise de Componentes Principais (PCA), Análise de Coordenadas Principais (PCoA), Modelagem de Equações Estruturais e Modelos Lineares Generalizados (GLM). Os resultados demonstraram que a estrutura da paisagem (PCA 1) exerceu influência apenas sobre a organização florístico-estrutural do componente arbóreo, indicada pela distribuição preferencial de espécies arbóreas em função da intensidade da fragmentação. Por sua vez, as taxas demográficas (taxas de ganho e perda em área basal e de mortalidade) foram influenciadas por aspectos estruturais da vegetação (abundância e área basal). Conclui-se que existem variações florístico-estruturais associadas à configuração espacial dos fragmentos na paisagem e que as taxas demográficas apresentam relação com o estágio sucessional da floresta, sintetizado pelas variáveis estruturais de área basal e abundância.

Palavras-chave: modelagem de equações estruturais; fragmentação florestal; Floresta Ombrófila Mista.

ABSTRACT

The aim of this study was to investigate the interactions among the landscape spatial configuration, the floristic-structural organization and demographic rates of the tree component of a system of araucaria forest fragments, in Lages, Santa Catarina state. To do so, we developed a conceptual model of inter-relationship that was evaluated by Structural Equation Modeling. In 2010, the landscape metrics (area, distance from the nearest neighbor and edge-core ratio) and first vegetation inventory data were obtained. Permanent plots

1 Biólogo, MSc., Departamento de Engenharia Florestal, Universidade do Estado de Santa Catarina, Av. Luiz de Camões, 2090, CEP 88520-000, Lages (SC), Brasil. a.line_cruz@yahoo.com.br / rhodineli@hotmail.com

2 Engenheiro Florestal, Dr., Professor do Departamento de Engenharia Florestal, Universidade do Estado de Santa Catarina, Av. Luiz de Camões, 2090, CEP 88520-000, Lages (SC), Brasil. higuchip@gmail.com / carol_sil4@yahoo.com.br

3 Biólogo, Dr., Pós-Doutorando do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, Universidade do Estado de Santa Catarina, Av. Luiz de Camões, 2090, CEP 88520-000, Lages (SC), Brasil. ricardokilca@yahoo.com.br

4 Engenheiro Florestal, MSc., Departamento de Engenharia Florestal, Universidade do Estado de Santa Catarina, Av. Luiz de Camões, 2090, CEP 88520-000, Lages (SC), Brasil. juli_ajuri@hotmail.com / karisouza@hotmail.com / carla_engflorestal@yahoo.com.br / vanessasoboleski@hotmail.com / amandaeng.f@gmail.com

were allocated in five forest fragments and forest corridor, where all tree individuals with cbh (circumference at breast height, measured at 1.30 ground) greater than or equal to 15.7 cm were identified and measured. In 2014, the second inventory was conducted, with the inclusion of recruits and counting dead and survivor's individuals, followed by the determination of demographic rates. The data were analyzed through Principal Component Analysis (PCA), Principal Coordinates Analysis (PCoA), Structural Equation Modelling, and Generalized Linear Models (GLM). The results showed that the landscape structure (PCA 1) had a significant influence only on the floristic-structural organization of the tree component, indicated by the preferential distribution of tree species in response to fragmentation intensity. In turn, the demographic rates (basal area gain and loss rates, and mortality rate) were influenced by structural aspects of vegetation (abundance and basal area). We conclude that there was floristic-structural variation associated to the spatial configuration of fragments in the landscape and that the demographics rates presented relation with forest successional stage, synthesized by structural variables of basal area and abundance.

Keywords: structural equation modelling; forest fragmentation; araucaria forest.

INTRODUÇÃO

A presença humana tem imprimido elevada transformação nos ecossistemas florestais, de forma que o período atual foi denominado Antropoceno (STEFFEN et al., 2011). Nestas circunstâncias, a influência antrópica, direta ou indireta, se tornou universal e os sistemas naturais encontram-se em uma condição de constante transformação (WU; LOUCKS, 1995). Assim, entender o funcionamento de florestas neste contexto é essencial, pois apenas desta forma pode-se definir estratégias de conservação e manejo que sejam coerentes com esta realidade.

Dentre os aspectos mais evidentes das transformações de origem antrópica, observa-se a fragmentação florestal, que ocorre quando existe a redução de áreas florestais contínuas em manchas ou fragmentos sujeitos a diferentes níveis de isolamento. Como este é um processo que ocorre de forma preferencial em áreas de maior potencial de utilização econômica, muitas espécies, exigentes em habitats específicos, podem se extinguir localmente (CHHABRA; GEIST, 2006). Além disso, a alteração da área e formato de áreas florestais resulta em várias mudanças abióticas (NASCIMENTO; LAURANCE, 2006), com reflexo no meio biótico (MURCIA, 1995; YOUNG; BOYLE; BROWN, 1996). Por isso, o processo de fragmentação florestal é uma das maiores ameaças para a biodiversidade, visto que reduz a área disponível de habitat para populações biológicas aumentando o risco de extinção local (SHAFFER, 1981), reduz os fluxos biológicos (YOUNG; BOYLE; BROWN, 1996), aumenta a influência do ambiente externo sobre o interior da floresta – efeito de borda (MURCIA, 1995) - e reduz a área de interior necessária para o avanço do estágio sucessional (OHMAN; ERIKSSON, 1998).

O entendimento de como o componente arbóreo encontra-se organizado em paisagens fragmentadas é um grande desafio em pesquisas da ecologia florestal, uma vez que a distribuição espaço-temporal das espécies é o resultado de uma complexa interação de fatores determinísticos e estocásticos. No Brasil, estudos sobre a fragmentação florestal estão concentrados, principalmente, na Floresta Amazônica (LAURANCE et al., 2000; NASCIMENTO; LAURANCE, 2006; LAURANCE; VASCONCELOS, 2009) e em formações tropicais da Floresta Atlântica (TABARELLI; MANTOVANI; PERES, 1999; BERNACCI et al., 2006; METZGER et al., 2009; MAGNAGO et al., 2015). Porém, para florestas de altitude do Sul do Brasil, como a Floresta Ombrófila Mista (FOM), apenas recentemente o tema tem sido abordado (ORIHUELA et al., 2015; PSCHIEDT et al., 2015; SCHAADT; VIBRANS, 2015; FERREIRA et al., 2016), o que justifica pesquisas com este enfoque nesta região, considerando a elevada fragmentação. Destaca-se que as florestas altomontanas do Sul do Brasil fazem parte da Floresta Atlântica *lato sensu*, que é um dos *hotspots* mundiais de conservação mundial, o que reforça a necessidade de estudos ecológicos nestas regiões.

Desta forma, o presente estudo teve o objetivo de investigar a inter-relação entre a estrutura espacial da paisagem com a organização florístico-estrutural e a dinâmica do componente arbóreo, em um sistema de fragmentos de Floresta com Araucárias, no Planalto Sul Catarinense. Como hipótese, partiu-se de um modelo conceitual onde a organização florístico-estrutural e as taxas demográficas do componente arbóreo são interdependentes e, ao mesmo tempo, influenciadas pela estrutura espacial da paisagem, que foi testado por meio da técnica de Modelagem de Equações Estruturais.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado em um sistema de fragmentos florestais (Figura 1) no município de Lages, SC, nas coordenadas 27°47'53,62"S/50°15'32,52"O e 27°49'37,64"S/50°12'57,24"O, com altitude média de 955 m, na bacia hidrográfica do Rio Caveiras. O clima é classificado como Cfb de acordo com o sistema de Köppen (ALVARES et al., 2014), com precipitação anual entre 1.300 e 1.500 mm, sendo que as chuvas são bem distribuídas ao longo do ano. A temperatura média anual está entre 15 e 16°C, sendo a mínima 10°C e a máxima 22°C (PANDOLFO et al., 2002). A vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Mista Montana (IBGE, 2012) e os solos predominantes na região são Cambissolo Húmico Distrófico, Neossolo Litólico Húmico e Cambissolo Háplico Distrófico com argila de atividade baixa (IBGE, 2001).

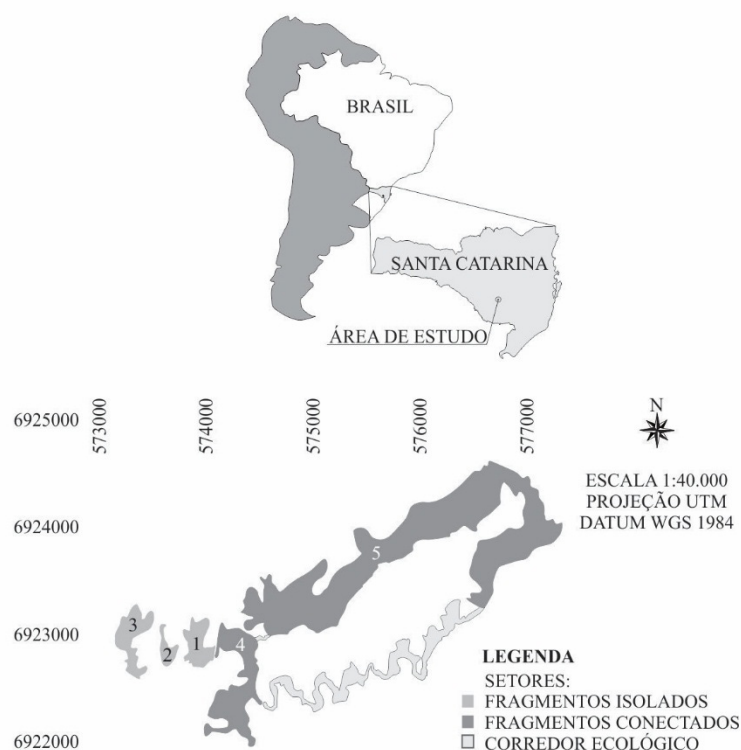


FIGURA 1: Sistema de fragmentos de Floresta com Araucárias no Planalto Sul Catarinense.
FIGURE 1: System of Araucaria Forest fragments in “Planalto Sul Catarinense” region.

O sistema era composto por cinco fragmentos e dois corredores florestais, que tiveram sua configuração espacial e composição florístico-estrutural determinada por Higuchi et al. (no prelo) em 2010. Para fins práticos na análise de dados, os autores consideraram como corredores as áreas de florestas naturais lineares que conectavam dois fragmentos e que possuíam largura igual ou inferior a 60 m, tendo toda sua área sob influência de borda, que foi considerada como os 30 m marginais de cada fragmento. Pequenos fragmentos conectados por corredores, cujas áreas de interior foram menores do que 1,6 ha, foram considerados como parte dos corredores. Destaca-se que, em estudos de ecologia da paisagem, corredores ecológicos podem ser considerados como elementos lineares, distintos da matriz dominante, que conectam fragmentos florestais (METZGER, 2001).

Todas as áreas avaliadas encontram-se inseridas em uma matriz caracterizada por atividades agropecuárias. Além disso, os fragmentos apresentam elevada heterogeneidade ambiental, com trechos apresentando influência de cursos de água e diferentes condições de drenagem e de relevo. Os fragmentos 1 e 4, distantes 12,55 m entre si, eram separados por uma rodovia. Estes fragmentos e corredores foram amostrados por meio de 70 parcelas permanentes de 10 x 20 m, distribuídas de forma sistemática estratificada, onde todos os indivíduos arbóreos com circunferência a altura do peito (CAP, medido a 1,30 m do solo) igual ou superior a 15,7 cm foram inventariados. A forma de distribuição das parcelas se deu com o propósito de

contemplar variações ambientais existentes nas áreas, como, por exemplo, aquelas relacionadas à distância da borda dos fragmentos, às posições topográficas e os diferentes estágios sucessionais. Indivíduos com troncos múltiplos foram incorporados quando a raiz da soma dos quadrados atingia o CAP de 15,7 cm. Estes receberam identificação e foram obtidas as circunferência e identidade botânica.

O inventário florestal foi reavaliado em 2014, no qual foram mensurados os indivíduos sobreviventes e registrados os mortos. Os novos indivíduos que atingiram o CAP de 15,7 cm foram recrutados. Não foram localizadas sete parcelas das 70 alocadas, sendo que nos locais foram observadas evidências de supressão da vegetação, além do relato de moradores sobre a ocorrência de cortes. Entre os locais que tiveram supressão da vegetação está o trecho do Fragmento 4 amostrado, não sendo localizado nenhuma parcela desse fragmento. Assim, o presente estudo foi realizado com as 63 parcelas restantes, distribuídas em quatro fragmentos (Fragmento 1: 15 parcelas, Fragmento 2: 10 parcelas; Fragmento 3: 10 parcelas e Fragmento 5: 19 parcelas) e no corredor florestal de maior dimensão (nove parcelas), que totalizaram 1,26 ha amostrados.

As taxas demográficas (todas em $\% \cdot \text{ano}^{-1}$) de mortalidade, recrutamento, mudança líquida e rotatividade em número de indivíduos, ganho em área basal, perda em área basal, mudança líquida e rotatividade em área basal foram calculadas a partir das fórmulas baseadas em Korning e Balslev (1994), Sheil, Jennings e Savill (2000) e Oliveira Filho et al. (2007).

Como representação da estrutura da paisagem, foi realizada a ordenação dos fragmentos, por meio da Análise de Componentes Principais (PCA), a partir das métricas da paisagem determinadas por Higuchi et al. (no prelo), de área (Fragmento 1: 8,39 ha; Fragmento 2: 2,92 ha; Fragmento 3: 11,35 ha; Fragmento 5: 132,15 ha; e Corredor: 31,73 ha), distância do vizinho mais próximo (Fragmento 1: 12,55 m; Fragmento 2: 63,60 m; Fragmento 3: 63,60 m; Fragmento 5: 0 m; e Corredor: 0 m) e relação entre borda e interior (Fragmento 1: 1,17; Fragmento 2: 12,27; Fragmento 3: 1,39; Fragmento 5: 0,52; e Corredor: 4,26). Para a determinação das métricas da paisagem, os autores usaram cenas do sensor TM/Landsat7 de 2007 para a produção dos mapas de cobertura do solo, que foram classificadas por meio do programa ArcGis® (versão 9.3), pelo método de classificação supervisionada por máxima verossimilhança e aferida pela verdade de campo. Os pixels das imagens foram re-amostrados, sendo convertidos de 10×10 m para 3×3 m. As análises das métricas dos fragmentos foram conduzidas no programa FRAGSTATS (versão 3.3) (MCGARIGAL et al., 2002). Os eixos da PCA que explicaram uma proporção significativa da variação total, avaliados por meio da análise de *Scree Plot*, foram utilizados como variáveis sintéticas da estrutura da paisagem.

Para representar a organização florístico-estrutural do componente arbóreo, utilizou-se o conjunto de dados do ano de 2010, de onde foram extraídas a composição de espécies, a abundância e a área basal por parcela. Além disso, a partir de uma matriz de abundância de espécies por parcela, foi realizada uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), a qual produziu um conjunto de eixos ortogonais com a importância mensurada por autovalores, sendo que a proximidade dos objetos (parcelas) representa a similaridade no sentido da medida de associação utilizada (BORCARD; GILLET; LEGENDRE, 2011). Os scores das parcelas nos eixos 1 e 2 da ordenação produzida foram utilizados como variáveis sintéticas da organização do componente arbóreo. Para esta ordenação, a matriz vegetacional passou por uma transformação de *Hellinger*, com o propósito de reduzir a assimetria entre as espécies mais abundantes e raras (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012), que posteriormente foi transformada em uma matriz de dissimilaridade, por meio do índice de *Bray-Curtis*. Para verificar as espécies significativamente associadas ($p < 0,05$) aos gradientes florístico-estruturais sintetizados pelos eixos 1 e 2 da PCoA, foram ajustados modelos lineares generalizados (GLM), de acordo com a metodologia proposta por Wang et al. (2012), considerando a distribuição binomial negativa, tendo como variáveis dependentes as abundâncias das espécies nas parcelas. A qualidade dos ajustes foi verificada pela análise gráfica de resíduos.

Com o propósito de testar a hipótese da influência da estrutura da paisagem e da organização florístico-estrutural - avaliadas por Higuchi et al. (no prelo) - assim como suas interações sobre as taxas demográficas do componente arbóreo, foi proposto um modelo conceitual (Figura 2), que foi avaliado por meio do método de Modelagem de Equações Estruturais, desenvolvido a partir do trabalho pioneiro de Wright (1921), em uma abordagem de análise causal com aplicação da teoria de grafos (GRACE et al., 2012). Após a remoção das variáveis não significativas ($p < 0,05$), a qualidade do ajuste foi verificada por meio da estatística de qui-quadrado, com correção de *Satorra-Bentler*, uma vez que a maior parte das variáveis não apresentam distribuição normal (SATORRA; BENTLER, 2001).

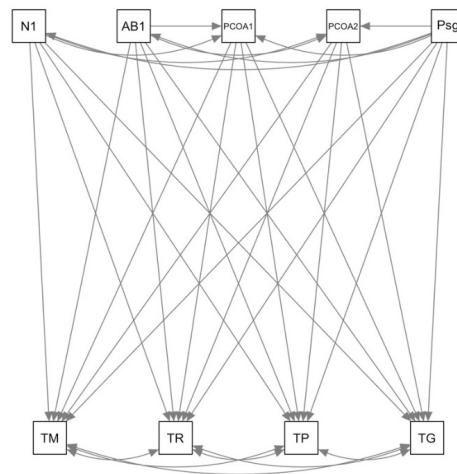


FIGURA 2: Modelo conceitual da influência da estrutura da paisagem (Psg = variável sintética produzida a partir da Análise de Componentes Principais) e padrão florístico estrutural do componente arbóreo (PCOA1 = eixo 1 da ordenação PCoA; PCOA2 = eixo 2 da ordenação PCoA; N1 = número de árvores em 2010; AB1 = área basal em 2010), assim como suas interações, sobre as taxas demográficas do componente arbóreo (TM = taxa de mortalidade; TR = taxa de recrutamento; TP = taxa de perda em área basal; e TG = taxa de ganho em área basal) de um sistema de fragmentos de Floresta com Araucárias no Planalto Sul Catarinense. Setas direcionais representam relações de causa e efeito. Setas bidirecionais representam correlação dos resíduos.

FIGURE 2: Conceptual model of the influence of landscape structure (Psg = synthetic variable produced by the Principal Component Analysis) and of structural and floristic pattern of the tree component (PCOA1 = Axis 1 of PCoA ordination; PCOA2 = Axis 2 of PCoA ordination; N1 = number of trees in 2010; AB1 = basal area in 2010), as well as their interactions, on demographic rates of the tree component (TM = mortality rate; TR = recruitment rate; TP = basal area loss rate, and TG = basal area gain rate) of a system of Araucaria Forest fragment in “Planalto Sul Catarinense” region. Directional arrows represent the relations of cause and effect. Bidirectional arrows represent correlation of residuals.

Todas as análises foram realizadas no ambiente de programação estatística R (R CORE TEAM, 2015), junto com os pacotes vegan (OKSANEN et al., 2015), para a PCA e PCoA, mvabund (WANG et al., 2012), para os modelos lineares generalizados das espécies, e lavaan (ROSSEEL, 2012), para a Modelagem de Equações Estruturais.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As taxas de dinâmica para o sistema de fragmentos (Tabela 1) indicaram recrutamento (1,44%.ano⁻¹) superior à mortalidade (1,23%.ano⁻¹), com mudança líquida positiva no número de indivíduos de 0,21%.ano⁻¹, sendo que no primeiro levantamento, nas 63 parcelas consideradas, foram inventariadas 2.089 árvores adultas (1.657,94 ind.ha⁻¹), e no segundo, 2.107 indivíduos (1.672,22 ind.ha⁻¹). Acompanhando esse incremento, a taxa de ganho em área basal (3,20%.ano⁻¹) foi superior a de perda (1,39%.ano⁻¹), aumentando de 28,44 m².ha⁻¹ para 30,62 m².ha⁻¹, representando uma mudança líquida positiva de 1,87%.ano⁻¹. Assim, as taxas de rotatividade (velocidade com que as mudanças ocorrem) foram de 1,34%.ano⁻¹ para o número de indivíduos e 2,30%.ano⁻¹ para a área basal.

TABELA 1: Número de indivíduos, área basal (m²) e taxas demográficas (%.ano⁻¹) do componente arbóreo amostrado em um sistema de fragmentos de Floresta com Araucárias no Planalto Sul Catarinense.TABLE 1: Number of individuals, basal area (m²) and demographics rates (%.year⁻¹) of the tree component sampled in a system of Araucaria Forest fragments in "Planalto Sul Catarinense" region.

	Total	Média por parcela	DP
Número de indivíduos em 2010	2089 (1.657,94 ind./ha)	33,08	12,30
Número de indivíduos em 2014	2107 (1.672,22 ind./ha)	33,44	12,77
Taxa de mortalidade	1,23	1,65	2,61
Taxa de recrutamento	1,44	1,47	1,35
Taxa de mudança líquida em número de indivíduos	0,21	-0,17	2,97
Taxa de rotatividade em número de indivíduos	1,34	1,56	1,46
Área basal em 2010	35,83 (28,44 m ² /ha)	0,57	0,18
Área basal em 2014	38,58 (30,62 m ² /ha)	0,61	0,20
Taxa de ganho em área basal	3,20	3,21	1,08
Taxa de perda em área basal	1,39	1,65	2,21
Taxa de mudança líquida em área basal	1,87	1,63	2,69
Taxa de rotatividade em área basal	2,30	2,43	1,15

Em que: DP = desvio padrão.

Esses resultados indicam que, de forma geral, o sistema de fragmentos encontra-se em estágio de construção silvigenética (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978; MACHADO; OLIVEIRA FILHO, 2010), sendo o aumento em número de indivíduos e em área basal característico da primeira fase de recuperação pós-distúrbios (MACHADO; OLIVEIRAFILHO, 2010), padrão frequentemente observado em remanescentes de FOM (FORMENTO; SCHORN; RAMOS, 2004; SCHAAF et al., 2006; SALAMI et al., 2014). Porém, ao se analisar os valores de média e desvio padrão, ou seja, as variações das taxas demográficas entre as parcelas, observa-se que as mesmas não ocorrem de forma homogênea no espaço, demonstrando que a dinâmica florestal ocorre na forma de mosaico, com manchas em fases distintas do ciclo silvigenético (LEITE; RODRIGUES, 2008). A heterogeneidade espacial da dinâmica do componente arbóreo também foi observada por Salami et al. (2014) em uma floresta na mesma bacia hidrográfica, sendo que a abertura do dossel e a fertilidade do solo foram fatores determinantes em seu estudo.

Observou-se, de forma geral, elevada heterogeneidade tanto em relação às configurações espaciais na paisagem (Figura 3a), quanto no que se refere a organização da comunidade de espécies arbóreas (Figura 3b). No entanto, a estrutura da paisagem e a organização da comunidade de espécies arbóreas foram utilizadas apenas como parte do modelo teórico sobre a influência direta e indireta destes fatores sobre as taxas demográficas (ver Material e Métodos). Na PCA realizada com as métricas da paisagem (Figura 3a), apenas o eixo 1 explicou uma proporção significativa da inércia total (67,88%). Desta forma, apenas este eixo foi utilizado no modelo conceitual a ser testado. Este eixo sintetizou um gradiente de fragmentação, de forma que da esquerda para a direita na ordenação observou-se uma mudança de fragmentos de menor área, com maior isolamento estrutural e com maior proporção de bordas, para fragmentos de maiores tamanhos, mais conectados e com menor proporção de bordas. A ordenação florístico-estrutural do componente arbóreo por meio da PCoA, com uma qualidade no ajuste (*goodness of fit*) de 90,38%, indicou que o componente arbóreo também apresentou heterogeneidade florístico-estrutural. Os autovalores dos eixos 1 e 2, respectivamente, de 1,77 (12,0% de variação explica) e 1,68 (11,40% de variação explica), indicaram uma baixa substituição florística na área, de forma que a heterogeneidade existente se deu em função de variações nas abundâncias das espécies entre as parcelas, principalmente daquelas indicadas na Tabela 2.

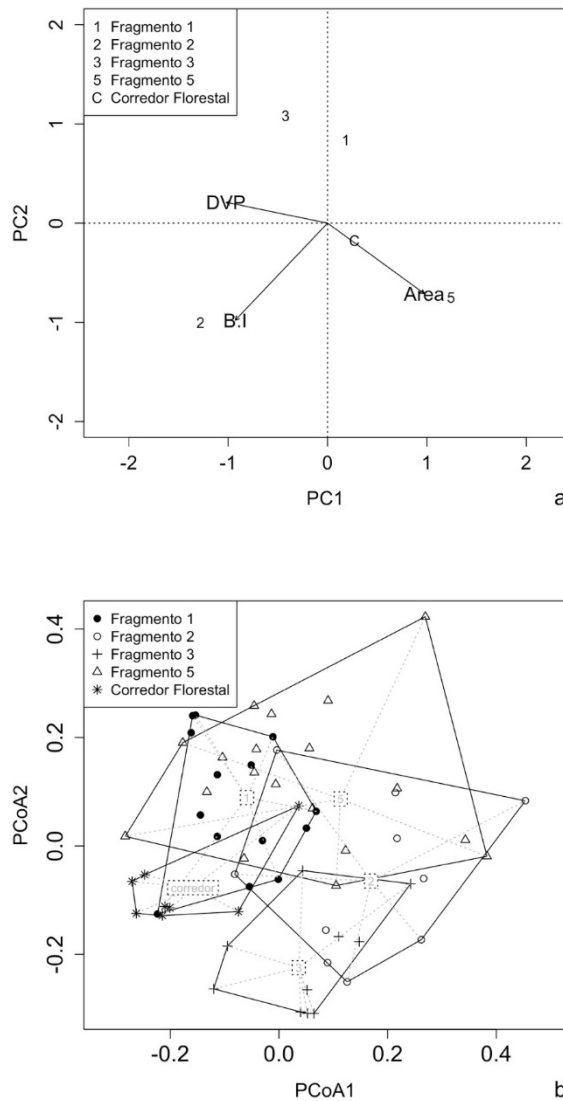


FIGURA 3: Ordenação, por meio de uma Análise de Componentes Principais (PCA), dos fragmentos (1 = Fragmento 1; 2 = Fragmento 2; 3 = Fragmento 3; 5 = Fragmento 5; C = Corredor) a partir das métricas de paisagem (área, DVP = distância do vizinho mais próximo e B:I = relação borda interior) (a) e ordenação, por meio de uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), das parcelas a partir de uma matriz de dissimilaridade florístico-estrutural determinada por *Bray-Curtis* (b), para um sistema de fragmentos de Floresta com Araucárias no Planalto Sul Catarinense.

FIGURE 3: Ordination of fragments (1 = Fragment 1; 2 = Fragment 2; 3 = Fragment 3; 5 = Fragment 5; C = Corridor), by Principal Components Analysis (PCA), using landscape metrics (area, DVP = distance from nearest neighbor and B:I = edge interior ratio) (a) and ordination of plots, by Principal Coordinates Analysis (PCoA), using a floristic-structural dissimilarity matrix determined by *Bray-Curtis* (b), to a system of *Araucaria* Forest fragment, in “Planalto Sul Catarinense” region.

TABELA 2: Espécies com associações significativas com os eixos 1 e 2 da Análise de Coordenadas Principais (PCoA), de acordo com modelos lineares generalizados, com a família binomial negativa, para um sistema de fragmentos de Floresta com Araucárias no Planalto Sul Catarinense.

TABLE 2: Species with significant association with axis 1 and 2 of Principal Coordinates Analysis (PCoA), according to generalized linear models, with negative binomial family, for a system of Araucaria Forest fragments, in "Planalto Sul Catarinense" region.

PCoA1	Coefficiente	<i>p</i>
<i>Allophylus edulis</i> (A. St-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk.	5,80	0,018
<i>Calyptanthes concinna</i> DC.	-6,40	0,001
<i>Eugenia pluriflora</i> DC.	-4,13	0,024
<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	-5,11	0,018
<i>Myrceugenia euosma</i> (O.Berg) D.Legrand	-10,32	0,024
<i>Myrcia selloi</i> (Spreng.) N.Silveira	-4,90	0,012
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B.Sm. & Downs	4,33	0,018
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	-3,78	0,025
PCoA2	Coefficiente	<i>p</i>
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	-5,03	0,063
<i>Cinnamodendron dinisii</i> Schwanke	-5,49	0,006
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	4,62	0,063
<i>Podocarpus lambertii</i> Klotzsch ex Endl.	-6,41	0,001
<i>Scutia buxifolia</i> Reissek	-5,06	0,001
<i>Zanthoxylum kleinii</i> (R.S.Cowan) P.G.Waterman	-5,94	0,034
<i>Vernonanthura discolor</i> (Spreng.) H.Rob.	8,23	0,001

Em que: *p* = significância da relação entre a abundância das espécies e os *scores* das parcelas nos eixos 1 e 2 da ordenação PCoA, de acordo com os modelos lineares generalizados (GLM) ajustados.

Enquanto a heterogeneidade da estrutura na paisagem pode ser interpretada como sendo o resultado de um processo de histórico de fragmentação da FOM, de forma que atualmente restam apenas de 3 a 5% da cobertura original (BRASIL, 2010), as variações florístico-estruturais podem refletir gradientes ambientais, como das condições edáficas (HIGUCHI et al., 2012; MARCON et al., 2014; SALAMI et al., 2014; MANFREDI et al., 2015) e topográficas (HIGUCHI et al., 2012; MARCON et al., 2014; SOUZA et al., 2015), do histórico de perturbação (NEGRINI et al., 2014) e de diferenças nos estágios sucessionais (LONGHI et al., 2006; SALAMI et al., 2014), além da própria configuração espacial dos fragmentos, como já observado por Higuchi et al. (no prelo) na mesma área, ao considerar o isolamento estrutural dos remanescentes florestais.

A partir do ajuste do modelo conceitual inicial sobre a influência da estrutura da paisagem (Eixo 1 da PCA) e da organização do componente arbóreo (Eixos 1 e 2 do PCoA, abundância e área basal), chegou-se no modelo final (Figura 4). Esse apresentou um bom ajuste (qui-quadrado = 11,77; *p* = 0,70) e indicou que as taxas demográficas de mortalidade (TM), ganho (TG) e perda (TP) em área basal foram influenciadas de forma direta e significativa apenas por aspectos estruturais da floresta (N1 e AB1), que refletem o mosaico sucessional existente nas áreas avaliadas (estágios médios e avançados de sucessão). Por sua vez, a estrutura da paisagem (Psg) influenciou, juntamente com o número de árvores (N1), apenas a organização florístico-estrutural do componente arbóreo (PCoA 1 e PCoA 2), sem reflexo indireto nas taxas demográficas. Schaadt e Vibrans (2015) avaliaram a influência da estrutura da paisagem sobre a estrutura e florística das FOMs em Santa Catarina. Os autores observaram maior participação de espécies pioneiras em áreas com menor cobertura florestal, com fragmentos de tamanhos menores, mais isolados e com maior quantidade de bordas.

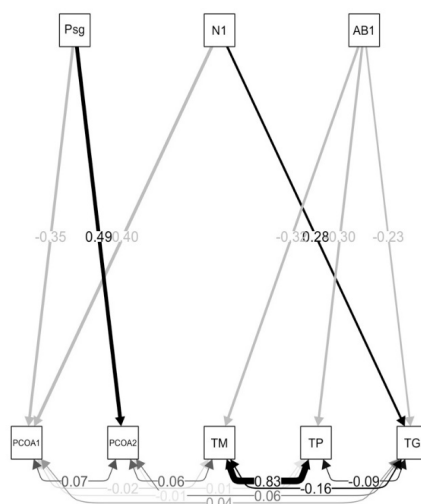


FIGURA 4: Modelo final indicando as relações existentes entre a estrutura da paisagem (Psg), os aspectos estruturais da floresta (N1 = número de indivíduos; AB1 = área basal), os gradientes florístico-estruturais (PCoA1 e PCoA2) e as taxas demográficas (TM = taxa de mortalidade; TP = taxa de perda em área basal; TG = taxa de ganho em área basal) do componente arbóreo, em um sistema de fragmentos de Floresta com Araucárias no Planalto Sul Catarinense. Setas direcionais representam relações diretas. Setas bi-direcionais representam correlação dos resíduos. Setas cinzas indicam relação negativa e setas pretas relações positivas. Valores nas setas indicam estimativas padronizadas dos parâmetros do modelo.

FIGURE 4: Final model indicating the relationship among the landscape structure (Psg), the structural aspects of forest (N1 = number of individuals; AB1 = basal area), the floristic-structural gradients (PCoA1 and PCoA2) and demographic rates (TM = mortality rate; TP = basal area loss rate; TG = basal area gain rate) of the tree component in a system of araucaria forest fragments in “Planalto Sul Catarinense” region. Directional arrows represent direct relationships. Bi-directional arrows represent residuals correlations. Gray arrows indicate negative relationship and black arrows indicate positive relations. Values on arrows indicate standardized estimates of the model parameters.

O eixo 1 da PCA das métricas de paisagem (Psg) apresentou correlação negativa (-0,35; $p = 0,002$) com PCoA 1 e positiva (0,49; $p < 0,001$) com PCoA 2. Desta forma, observa-se, na Tabela 2, que *Allophylus edulis* (A. St-Hil., Cambess. & A. Juss.) Radlk., *Sebastiania commersoniana* (Baill.) L.B.Sm. & Downs, *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O.Berg, *Cinnamodendron dinisii* Schwanke, *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl., *Scutia buxifolia* Reissek e *Zanthoxylum kleinii* (R.S.Cowan) P.G.Waterman estiveram associados aos menores fragmentos, mais isolados e com maior efeito de borda, indicando que as mesmas são tolerantes a estas condições na paisagem. Por outro lado, *Calyptrothos concinna* DC., *Eugenia pluriflora* DC., *Ilex theezans* Mart. ex Reissek, *Myrceugenia euosma* (O.Berg) D.Legrand, *Myrcia selloi* (Spreng.) N.Silveira, *Zanthoxylum rhoifolium* Lam., *Matayba elaeagnoides* Radlk. e *Vernonanthura discolor* (Spreng.) H.Rob. apresentaram associação com os fragmentos maiores, mais conectados e com menor efeito de borda. Essas espécies são frequentemente observadas em fragmentos florestais na região (HIGUCHI et al., 2012; SILVA et al., 2012; MANFREDI et al., 2015). Por isso, infere-se que as mesmas apresentem elevada plasticidade ecológica quanto às condições ambientais. Orihuela et al. (2015) consideraram que as espécies da FOM são intrinsicamente mais resilientes a vários distúrbios de origem antrópica, em função do histórico e do contexto evolutivo que as mesmas estão inseridas, relacionados ao processo de colonização florestal sobre áreas campestres. Assim, o resultado referente à distribuição das espécies na paisagem deve ser interpretado tendo em vista a influência da complexa interação entre vários fatores de ordem estocástica (e.g. eventos de mortalidade, dispersão de propágulos, etc.) e determinísticos (e.g. histórico de perturbação e heterogeneidade ambiental).

Além disso, segundo Metzger et al. (2009), a alta longevidade de árvores junto ao retardo na respos-

ta (*time-lag*) que populações apresentam frente às mudanças de configuração da paisagem, tornam difícil perceber a influência da estrutura do presente sobre os aspectos ecológicos.

No que se refere às taxas demográficas, a relação negativa e significativa entre a área basal e as taxas de perda ($p = 0,050$) e de mortalidade ($p = 0,022$), demonstra que locais com maior área basal, supostamente mais bem estruturados, apresentam menor mortalidade e perda em área basal. Para a taxa de ganho em área basal, observou-se a interação entre o número de indivíduos ($p = 0,017$) e a área basal ($p = 0,042$), de forma que os locais com menor área basal e maior número de árvores, apresentaram os maiores valores de ganho.

O valor de área basal é um indicador do estágio sucessional, tanto que a própria legislação federal (BRASIL, 1994) considera este atributo para a categorização de áreas em fases de regeneração natural. Neste sentido, infere-se que as variações nas taxas demográficas do componente arbóreo reflitam justamente este aspecto da vegetação, com as áreas em estágios mais iniciais de sucessão, indicado pela menor área basal, apresentando um processo de dinâmica com maiores valores de taxas de mortalidade, de ganho e de perda em área basal. A influência de áreas em fase inicial de sucessão sobre o processo de dinâmica também foi observada por Salami et al. (2014), que encontraram maior ganho em área basal em locais com o dossel mais aberto, supostamente em início de estágio sucessional. De fato, um dos aspectos amplamente demonstrado na literatura (LIEBERMAN et al., 1985; CONDIT; HUBELL; FOSTER, 1995; RUSSO et al., 2008) é que espécies pioneiras, comuns em áreas mais abertas e em início de estágio sucessional, crescem e morrem mais rapidamente, o que explicaria os resultados encontrados no presente estudo. Este padrão é o resultado das distintas estratégias de vida das espécies, adaptadas a se desenvolverem e a competir em ambientes sob diferentes disponibilidades de recursos (RUSSO et al., 2008; GOODALE et al., 2012), sendo que em áreas em início de sucessão, a luz é o recurso abundante, favorecendo o estabelecimento de espécies iniciais.

CONCLUSÕES

As taxas demográficas do componente arbóreo indicaram que o sistema de fragmentos se encontra, predominantemente, em fase de construção silvigenética. Porém, o padrão de dinâmica observado não ocorreu de forma espacialmente homogênea, com parcelas em fases distintas do processo sucessional. Apesar de terem sido observadas variações florístico-estruturais em função da configuração espacial dos fragmentos florestais avaliados, a estrutura da paisagem não influenciou as taxas demográficas do componente arbóreo. De fato, os resultados sugeriram que as taxas demográficas apresentam relação apenas com o estágio sucessional que se encontrava o trecho de floresta avaliado, refletido por aspectos estruturais relacionados com a área basal e o número de indivíduos. A relação significativa entre o estágio sucessional e a dinâmica florestal demonstra a necessidade de se considerar este aspecto como uma importante fonte de heterogeneidade vegetacional, que deve ser considerada em processos de amostragem em inventários florestais.

AGRADECIMENTOS

À CAPES, pela bolsa de mestrado concedida à primeira autora, e ao CNPq, pelas bolsas de produtividade em pesquisa concedidas ao segundo e terceiro autores.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, Stuttgart, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2014.
- BERNACCI, L. C. et al. O efeito da fragmentação florestal na composição e riqueza de árvores na região da Reserva Morro Grande (Planalto de Ibiúna, SP). **Revista do Instituto Florestal**, Piracicaba, v. 18, p. 121-166, 2006.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. **Numerical ecology with R**. New York: Springer, 2011. 306 p.
- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Mata Atlântica: patrimônio nacional dos brasileiros**. Brasília:

- MMA, 2010. 408 p.
- BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Resolução CONAMA 04/94, de 4 de maio de 1994. **Diário Oficial da União**, Brasília, 17 jun. 1994. Seção 1, p. 8877-8878.
- CHHABRA, A., GEIST, H. Multiple impacts of land-use/cover change. In: LAMBIN, E. F.; GEIST, H. J. (Org.). **Land-use and land-cover change: local processes and global impacts**. New York: Springer Science & Business Media, 2006. p. 71-116.
- CONDIT, R.; HUBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Mortality rates of 205 Neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. **Ecological Monographs**, Washington, v. 65, n. 4, p. 419-439, 1995.
- FERREIRA, T. S. et al. Composição florístico-estrutural ao longo de um gradiente de borda em fragmento de Floresta Ombrófila Mista Alto-Montana em Santa Catarina. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 26, n. 1, p. 123-134, 2016.
- FORMENTO, S.; SCHORN, L. A.; RAMOS, R. A. B. Dinâmica estrutural arbórea de uma Floresta Ombrófila Mista em Campo Belo do Sul. **Cerne**, Lavras, v. 10, n. 2, p. 196-212, 2004.
- GOODALE, U. M. et al. Disturbance and tropical pioneer species: patterns of association across life history stages. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 277, p. 54-66, 2012.
- GRACE, J. B. et al. Guidelines for a graph-theoretic implementation of structural equation modeling. **Ecosphere**, Hoboken, v. 3, n. 8, p. 1-44, 2012.
- HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical trees and forests**. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 483 p.
- HIGUCHI, P. et al. Estrutura da paisagem e organização da comunidade arbórea em um sistema de fragmentos/corredores no Planalto Catarinense. **Ciência Florestal**, Santa Maria, no prelo.
- HIGUCHI, P. et al. Influência de variáveis ambientais sobre o padrão estrutural e florístico do componente arbóreo, em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista Montana em Lages, SC. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 22, n. 1, p. 79-90, 2012.
- IBGE. **Mapa de solos do Brasil**. 2001. Disponível em: <mapas.ibge.gov.br/temáticos/solos> Acesso em: 1 out. 2015.
- IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012. 271 p.
- KORNING, J.; BALSLEV, H. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. **Journal of Vegetation Science**, Hoboken, v. 5, n. 1, p. 77-86, 1994.
- LAURANCE, W. F. et al. Rainforest fragmentation kills big trees. **Nature**, London, v. 404, n. 6780, p. 836-836, 2000.
- LAURANCE, W. F.; VASCONCELOS, H. L. Consequências ecológicas da fragmentação florestal na Amazônia. **Oecologia Brasiliensis**, Rio de Janeiro, v. 13, n. 3, p. 434-451, 2009.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. F. J. **Numerical Ecology**. Amsterdam: Elsevier, 2012. 1006 p.
- LEITE, E. C.; RODRIGUES, R. R. Análise do mosaico silvático em um fragmento de floresta tropical estacional no sudeste do Brasil. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 32, n. 3, p. 443-452, 2008.
- LIEBERMAN, D. et al. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 1, n. 2, p. 97-109, 1985.
- LONGHI, S. J. et al. Classificação e caracterização de estágios sucessionais em remanescentes de Floresta Ombrófila Mista na FLONA de São Francisco de Paula, RS, Brasil. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 16, n. 2, p. 113-125, 2006.
- MCGARIGAL, K. et al. **FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps**. 2002. Disponível em: <<http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>>. Acesso em: 03 maio 2015.
- MACHADO, E. L. M.; OLIVEIRA FILHO, A. T. Spatial patterns of tree community dynamics are detectable in a small (4 ha) and disturbed fragment of the Brazilian Atlantic forest. **Acta Botanica Brasílica**, Belo Horizonte, v. 24, n. 1, p. 250-261, 2010.
- MAGNAGO, L. F. S. et al. Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. **Biodiversity and Conservation**, New York, v. 24, n. 9, p. 2305-2318, 2015.
- MANFREDI, S. et al. Dissimilaridade florística e espécies indicadoras de Floresta Ombrófila Mista e

- ecótonos no Planalto Sul Catarinense. **Floresta**, Curitiba, v. 45, n. 3, p. 497-506, 2015.
- MARCON, A. K. et al. Variação florístico-estrutural em resposta à heterogeneidade ambiental em uma floresta nebulosa em Ububici, Planalto Catarinense. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 42, n. 103, p. 439-450, 2014.
- METZGER, J. P. O que é ecologia de paisagens? **Biota Neotropica**, Campinas, v. 1, n. 1-2, p. 1-9, 2001.
- METZGER, J. P. et al. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 142, n. 6, p. 1166-1177, 2009.
- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 10, n. 2, p. 58-62, 1995.
- NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, W. F. Efeitos de área e de borda sobre a estrutura florestal em fragmentos de terra-firme após 13-17 anos de isolamento. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 36, n. 2, p. 183-192, 2006.
- NEGRINI, M. et al. Heterogeneidade florístico-estrutural do componente arbóreo em um sistema de fragmentos florestais no Planalto Sul Catarinense. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 38, n. 5, p. 779-786, 2014.
- OHMAN, K.; ERIKSSON, L. O. The core area concept in forming contiguous areas from long-term forest planning. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 28, n. 7, p. 1032-1039, 1998.
- OKSANEN, J. et al. **Vegan**: community ecology package. [2015]. Disponível em: <<http://cran.r-project.org/package=vegan>>. Acesso em: 15 set. 2015.
- OLIVEIRA FILHO, A. T. et al. Dinâmica da comunidade e populações arbóreas da borda e interior de um remanescente florestal na Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, em um intervalo de cinco anos (1999-2004). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, n. 1, p. 149-161, 2007.
- ORIHUELA, R. L. L. et al. Markedly divergent tree assemblage responses to tropical forest loss and fragmentation across a strong seasonality gradient. **PloSone**, San Francisco, v. 10, n. 8, p. 1-19, 2015.
- PANDOLFO, C. et al. **Atlas climatológico do Estado de Santa Catarina**. Florianópolis: Epagri, 2002. Disponível em: <http://ciram.epagri.sc.gov.br/atlas_climatologico/> Acesso em: 9 set. 2015.
- PSCHIEDT, F. et al. Variações florístico-estruturais da comunidade arbórea associadas à distância da borda em um fragmento florestal no Planalto Sul-Catarinense. **Floresta**, Curitiba, v. 45, n. 2, p. 421-430, 2015.
- R CORE TEAM. **R**: A language and environment for statistical computing. [s. l.]: R Foundation for Statistical Computing, [2015]. Disponível em: <<http://www.r-project.org>>. Acesso em: 15 set. 2015.
- ROSSEEL, Y. Lavaan: an R package for structural equation modeling. **Journal of Statistical Software**, Los Angeles, v. 48, n. 2, p. 1-26, 2012.
- RUSSO, S. E. et al. Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients. **Journal of Ecology**, Hoboken v. 96, n. 1, p. 192-203, 2008.
- SALAMI, B. et al. Influência de variáveis ambientais na dinâmica do componente arbóreo em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista em Lages, SC. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 42, n. 102, p. 197-207, 2014.
- SATORRA, A.; BENTLER, P. M. A scaled difference chi-square test statistic for moment structure analysis. **Psychometrika**, New York, v. 66, n. 4, p. 507-514, 2001.
- SCHAADT, S. S.; VIBRANS, A. C. O uso da terra no entorno de fragmentos florestais influencia a sua composição e estrutura. **Floresta e Ambiente**, Seropédica, v. 22, n. 4, p. 437-445, 2015.
- SCHAAF, L. B. et al. Alteração na estrutura diamétrica de uma floresta ombrófila mista no período entre 1979 e 2000. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 30, n. 2, p. 283-295, 2006.
- SHAFFER, M. L. Minimum population sizes for species conservation. **Bioscience**, Oxford, v. 31, n. 2, p. 131-134, 1981.
- SHEIL, D.; JENNINGS, S.; SAVILL, P. Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 16, n. 6, p. 865-882, 2000.
- SILVA, A. C. et al. Relações florísticas e fitossociologia de uma Floresta Ombrófila Mista Montana Secundária em Lages, Santa Catarina. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 22, n. 1, p. 193-206, 2012.
- SOUZA, K. et al. Estrutura e estratégias de dispersão do componente arbóreo de uma floresta subtropical ao longo de uma toposequência no Alto-Uruguai. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 43, n. 106, p. 321-332, 2015.
- STEFFEN, W. et al. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. **Philosophical Transactions**

of the Royal Society of London a Mathematical, Physical and Engineering Sciences, London, v. 369, n. 1938, p. 842-867, 2011.

TABARELLI, M.; MANTOVANI, W.; PERES, C. A. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 91, n. 2-3, p. 119-127, 1999.

WANG, Y. et al. Mvabund – an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. **Methods in Ecology and Evolution**, London, v. 3, n. 3, p. 471-474, 2012.

WRIGHT, S. Correlation and causation. **Journal of Agricultural Research**, Washington, v. 20, n. 7, p. 557-585, 1921.

WU, J.; LOUCKS, O. L. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. **Quarterly Review of Biology**, Chicago, v. 70, n. 4, p. 439-466, 1995.

YOUNG, A.; BOYLE, T.; BROWN, T. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 11, n. 10, p. 413-418, 1996.