

DIFERENCIAÇÃO ESPACIAL DE COMUNIDADES HERBÁCEO-ARBUSTIVAS EM FLORESTAS COSTEIRAS DO PARQUE NACIONAL DA LAGOA DO PEIXE, RIO GRANDE DO SUL¹

Renato Aquino Záchia²
Jorge Luiz Waechter³

Abstract

(Spatial differentiation of herb-shrub assemblages from coastal forests of Lagoa do Peixe National Park, Rio Grande do Sul). Edaphic and topographic variables play an important role on floristic composition and structure of forest herb and shrub layers. Dune and Peat forests are typical environments of Restinga. In the National Park, three environments have been studied, terrace and slope in dune forests and depression in peat forest. We sampled 120 m² (30 quadrats, 2 × 2 m) for each one of these three environments. We compared cover, height, frequency for each species found within a quadrat. We sampled 42 herb and 16 shrub species. The highest richness was found in slope, followed by terrace and depression. Diversity values were statistically different among slope (3.223), terrace (2.960) and depression (1.594). Differences on floristic composition were related to soil features, especially water saturation. Peat forests seem to be more restrictive than dune forests.

Key words: herb-shrub layer, restinga, synusia, understory, peat forest, lowland forest, dune forest.

Resumo

Variáveis edáficas e topográficas têm forte influência sobre a composição florística e estrutura dos componentes herbáceos e arbustivos florestais. As florestas costeiras de restinga diferenciam-se em floresta de cordão arenoso e floresta inundada, sendo que a floresta de cordão arenoso cobre um terraço e uma encosta, divisando com uma floresta inundada que cobre uma baixada. Foram amostrados 120 m² (30 parcelas de 2 × 2 m) para cada um desses três ambientes. Foram obtidas as coberturas, as frequências e alturas para cada espécie encontrada em cada parcela. Foram amostradas 42 espécies herbáceas e 16 arbustivas. A encosta apresentou a maior riqueza, seguida pelo terraço e a baixada. Os índices de diversidade foram estatisticamente diferentes entre a encosta (3,223), o terraço (2,960) e a baixada (1,594). As diferenças na composição florística correspondem aos diferentes graus de

¹Parte da tese de doutorado do primeiro autor (Programa de pós-graduação em botânica – Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil).

²Departamento de Biologia – Universidade Federal de Santa Maria (UFSM). Av. Roraima 1000, Camobi - Santa Maria, RS, Brasil 97105-900 (e-mail: renato.zachia@gmail.com).

³Departamento de Botânica – Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Av. Bento Gonçalves 9500, Agronomia - Porto Alegre, RS, Brasil 91501-970 (e-mail: jorgew@brturbo.com.br).

saturação hídrica do solo. A floresta inundada mostrou ser um ambiente mais restritivo do que a floresta de cordão arenoso.

Palavras chave: estrato herbáceo-arbustivo, restinga, sinúsias, sub-bosque, floresta arenosa, floresta de cordão arenoso, floresta turfosa, floresta paludosa, floresta inundada.

Introdução

A distribuição das plantas nas restingas resulta em diferentes tipos vegetacionais, podendo ser influenciada por características geomorfológicas, pedológicas ou pela continentalidade (Araújo, 1992; Araújo & Henriques, 1984). No sul do Brasil, a flora da restinga apresenta alta diversidade e grande complexidade estrutural, que diminuem do sudeste em direção ao sul (Pereira & Araújo, 2000; Sugiyama & Soares, 2000; Waechter, 1985; 1990; Dillenburg *et al.*, 1992).

Na planície costeira do Rio Grande do Sul, os sistemas deposicionais formaram no quaternário, um mosaico de lagoas distribuídas em uma área de 84000 Km² (Schwarzbold & Schäfer, 1984; Tomazelli & Villwock, 2000). A vegetação pioneira influenciada por diferentes padrões de salinidade, drenagem, fertilidade e umidade do solo, diferenciou-se em formações halófilas, limnófilas, psamófilas e litófilas. Formaram-se tipos vegetacionais complexos. As florestas diferenciaram-se em bem drenadas, com lençol freático profundo (florestas de duna ou arenosas) e mal drenadas, com lençol freático superficial (turfosas ou paludosas) (Waechter, 1985, 1990; Waechter & Jarenkow, 1998; Waechter *et al.*, 2000; Dillenburg *et al.*, 1992; Müller & Waechter, 2001; Dorneles & Waechter, 2004 a, b; Athayde-Filho & Windisch, 2006). Menezes & Araújo (2005) propuseram a padronização da nomenclatura para floresta de cordão arenoso (arenosas) e floresta inundada (paludosas ou turfosas).

Espécies não arbóreas, constituindo sinúsias, também contribuíram significativamente para o aumento da riqueza de espécies nas formações pioneiras, através da imigração dos componentes da floresta pluvial (Rambo, 1950; 1951; 1961). As sinúsias são consideradas excelentes indicadores da estrutura da floresta e de sua dinâmica ecológica (Gentry & Dodson, 1987). Em especial, as herbáceas terrícolas são ótimos indicadores ambientais, porque suas raízes não penetram profundamente no solo, sendo mais sensíveis à dessecação (Poulsen, 1996a). As diferentes formas biológicas encontradas no sub-bosque respondem à riqueza de ambientes existentes no interior da floresta (Kozera *et al.*, 2009). A sinúsia herbáceo-arbustiva é altamente influenciada pela topografia, sombreamento, estádios sucessionais, breves estiagens, fertilidade e drenagem do solo. Mudanças na estrutura e zonação do sub-bosque podem ser bons preditores de alguns destes fatores ambientais (Turner *et al.*, 1996; Laska, 1997; Lyon & Sagers, 1998; Siebel & Bowma, 1998; Zoete, 2001; Duque *et al.*, 2002).

O estrato arbóreo do terraço e da baixada foi estudado no mesmo local por Dorneles & Waechter (2004 a; b). Na presente investigação, interessa saber se as diferenças edáficas e topográficas estariam influenciando a

estrutura do sub-bosque em três ambientes distintos em uma floresta de restinga. Pergunta-se também, quais parâmetros fitossociológicos seriam os mais influenciados por estes fatores, e qual seria a influência dos mesmos, na riqueza das espécies e na diversidade.

Material e métodos

O Parque Nacional, situado entre Mostardas e Tavares (RS), foi criado para conservar a biota associada à laguna “Lagoa do Peixe”. A floresta de restinga situa-se na parte oeste da laguna (Schwarzbold & Schäfer, 1984; Danilevicz, 1989), em uma topografia sequencial oeste-leste ordenada em terraço, encosta e baixada. O terraço está 8-15 m acima da baixada. A encosta é intermediária e delimita o cordão arenoso gerado pelo terceiro sistema deposicional lagoa/barreira, do Pleistoceno Superior (120 Ka). A baixada formou-se num pico transgressivo ocorrido no Holoceno (5 Ka); gerada pelo espaço de uma retrobarreira, preenchido por depósitos turfosos de sítios paludosos, durante a progressiva colmatação de antigos corpos lacustres (Villwock *et al.*, 1986; Tomazelli & Villwock, 2000).

O sítio escolhido para estudo situou-se em uma fazenda denominada Nadir Brum, entre as coordenadas 31°13'00" - 31°13'15" S, 50°57'40" - 50°57'55" W. O gado foi removido da área desde 1990. O clima da região é subtropical, úmido (Moreno, 1961). A temperatura média anual é 18,8 °C, e a máxima absoluta é 40,9 °C (IPAGRO, 1979). As normais mensais de precipitação são de 60 a 160 mm. Os ventos predominantes são de nordeste, podendo ocorrer geadas de maio a setembro (Machado, 1950). Os solos são do tipo Neossolo Quartzarênico Órtico (Psamments) no cordão arenoso (terraço, encosta), e Organossolo Mésico Hêmico (Hemists) na baixada (Soil Survey Staff, 1998, EMBRAPA, 1999, Streck *et al.*, 2002).

Foram amostradas, entre os anos de 2003 e 2004, todas as ervas e arbustos presentes nas parcelas de 2 x 2 m, distantes 10 m umas das outras. Trinta parcelas foram instaladas, em grupos de dez para cada uma das três linhas paralelas, na direção NE-SO (terraço: T1, T2, T3; encosta: E1, E2, E3; baixada: B1, B2, B3). Esse módulo repetiu-se nos três ambientes estudados, 120 m² em cada um deles, totalizando 360 m² de área total amostrada. O cálculo da área amostral mínima para estimar a riqueza específica foi dado pela curva espécies-área ($S = a + b \cdot \log A$, onde S = número de espécies, A = área amostral) (Cain, 1938; Rice & Kelting, 1955; Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974; Waechter *et al.*, 2000). No mesmo local foram realizados estudos florísticos incluindo também as espécies presentes fora das parcelas e estudos comparativos com áreas submetidas a pastejo e pisoteio bovino, que serão publicados separadamente.

A classificação das formas de vida seguiu Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) e Athayde-Filho & Windisch (2006), com adaptações. Arbustos e subarbustos foram caracterizados conforme Gentry & Dodson (1987). Dados adicionais sobre o hábito das espécies foram obtidos a partir da literatura. Seguiu-se o sistema de classificação de Smith *et al.* (2006) para monilófitas (Pryer *et al.*, 2004) e APG III (2009) para angiospermas. A identificação das

espécies foi baseada em literatura especializada, comparação com material dos herbários (ICN, PACA, HAS) e confirmação de especialistas para algumas espécies. A grafia correta dos binômios científicos, a forma adequada de citação dos autores e as sinonímias foram conferidas em consulta ao banco de dados Tropicos (2011). O material testemunho foi coletado e herborizado dentro do procedimento padrão (Fidalgo & Bononi, 1989; Windisch, 1992). Posteriormente foi depositado no herbário ICN, excetuando-se exemplares que não foram encontrados férteis durante o trabalho.

Foi estimada a cobertura para todas as espécies amostradas, lâmina de água, troncos eretos, troncos caídos, serapilheira, solo desnudo e plântulas de *Geonoma schottiana* Mart. (Arecaceae) até 30 cm de altura. Foi estimada a cobertura das espécies conforme a escala de Causton (1988), e calculadas a frequência e o índice de valor de importância (Curtis & McIntosh, 1951; Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). As amostras de solo foram coletadas de 0-20 cm e 20-40 cm de profundidade, em 45 perfurações com trado holandês, 15 em cada um dos três ambientes. Cada uma das 15 subamostras foi homogeneizada gerando uma amostra única composta para cada área. Estas foram submetidas a análises químicas no Laboratório de Solos da UFRGS.

As alturas foram medidas do solo até as folhas, escapos florais ou ramos mais altos, ou do solo até a altura máxima das frondes, para as monilófitas subarborescentes. Para estas, usualmente mede-se a altura do cáudice (Schmitt & Windisch, 2005, 2007, 2010; Fraga *et al.*, 2008; Franz & Schmitt, 2005; Windisch *et al.*, 2008). Contudo, se fosse utilizado o comprimento do cáudice para medir a altura daquelas espécies, o ponto de referência apical seriam os báculos, logo as hemicriptófitas e geófitas seriam subestimadas em suas alturas. A frequência das alturas máximas foi utilizada para avaliar-se a estratificação. A altura máxima foi registrada para cada espécie em cada parcela nas classes C1: 0–10 cm, C2: 11–20 cm, C3: 21–40 cm, C4: 41–80 cm, C5: 81–160 cm, C6: 161–320 cm, criadas a partir de uma análise preliminar da estatura da vegetação do local de estudo. Schmitt & Windisch (2005, 2007) propuseram uma escala bastante apropriada para monilófitas; entretanto, concentraria um grande número de angiospermas herbáceas em uma classe C1 muito ampla, de 0-80 cm. As classes C4 até C7 desse sistema (3,2 – 5,6 m) não abrangeriam nenhum espécime dentro da área de estudo.

Na análise final, as espécies foram ordenadas em ordem decrescente do índice de valor de importância (Holdridge *et al.*, 1971). A diversidade específica foi estimada através do índice de diversidade de Shannon (Magurran, 1988). A abundância como parâmetro foi dada pela cobertura relativa. A equitabilidade (J') foi calculada conforme Pielou (1975). O teste de Student (t) foi aplicado para comparar estatisticamente os índices de diversidade. Os métodos multivariados utilizados foram análises de agrupamentos e análise de coordenadas principais. As unidades amostrais situaram-se nas linhas e a variável quantitativa das espécies foi representada pelos valores de cobertura. A distância euclidiana foi aplicada nos dados

padronizados. A técnica de agrupamentos utilizada foi a soma de quadrados. O software utilizado foi o Syntax (Podani, 2001).

Resultados

Riqueza e diversidade - Foram amostradas 42 espécies herbáceas e 16 arbustivas em 360 m² (Tabela 1), distribuídas em: 25 herbáceas e 10 arbustivas no terraço; 30 herbáceas e 11 arbustivas na encosta; 14 herbáceas e quatro arbustivas na baixada. Menos do que 30 parcelas (120 m²) seriam suficientes para amostrar a riqueza específica de cada área (Figura 1). O ambiente da encosta apresentou maior riqueza específica do que os demais, maior número de famílias, maior diversidade ($H' = 3,223$, contra 2,960 do terraço e 1,594 da baixada) e maior equitabilidade ($J' = 0,868$, contra 0,813 do terraço e 0,552 da baixada, $P < 0.01$). A encosta também apresentou o maior número de espécies em comum com os outros ambientes (terraço x encosta = 29, encosta x baixada = três, terraço x baixada = zero). A baixada foi o ambiente mais restritivo em relação aos demais, com os valores mais baixos para riqueza, diversidade e equitabilidade, e o mais alto número de espécies exclusivas (11 contra seis do terraço e nove da encosta).

No terraço e na encosta, *Bromelia antiacantha* teve o mais elevado valor de importância. O hábito rosulado e as folhas linear-lanceoladas, com margens espinescentes contribuem para isso. Ela forma aglomerados por rebrotação de estolões, tornando-se secundariamente reptante. As hemicriptófitas reptantes *Oplismenus hirtellus*, *Pseudechinolaena polystachya* e *Carex sellowiana* apresentaram altos valores de importância nos ambientes bem drenados (Tabelas 2 e 3). No ambiente inundado da baixada, *Blechnum brasiliense* atingiu o mais alto valor de importância. Nesse ambiente, as demais espécies apresentaram valores de importância muito mais baixos em relação àquela espécie dominante (Tabela 4). A soma dos valores de importância de todas as monilófitas da encosta (23,30) foi mais alta do que a soma dos valores de importância das monilófitas do terraço (9,33), ou da baixada (1,66), sem considerar *Blechnum brasiliense*. As plântulas de *Geonoma schottiana*, na floresta inundada, alcançaram 100% de frequência, sendo capazes de reduzir drasticamente o espaço para o desenvolvimento das ervas e arbustos.

Espécies de baixa frequência - Nas três áreas amostradas houve espécies encontradas em apenas uma parcela. No terraço foram sete, na encosta, 11 e na baixada, 10. Entre estas, algumas espécies foram encontradas exclusivamente em apenas uma entre as três áreas: *Cyclopogon dusenii*, *Dichondra sericea*, *Parodiophyllochloa ovulifera*, *Annona maritima* (terraço); *Aechmea recurvata*, *Coccocypselum lanceolatum*, *Hypoxis decumbens*, *Talinum paniculatum* (encosta); *Asplenium serra*, *Blechnum serrulatum*, *Leandra australis*, *Malaxis histionantha*, *Psilochilus modestus*, *Scleria aruninacea*, *Voyria aphylla* (baixada). *Lantana montevidensis* ocorreu em apenas uma parcela tanto no terraço como na encosta. Um outro grupo de espécies, apesar de ocorrerem em apenas uma parcela no terraço, tiveram frequência bem mais alta na encosta: *Asplenium sellowianum*, *Blechnum australe* subsp. *auriculatum*, *Daphnopsis racemosa*, *Gibasis geniculata*, *Rivina*

humilis, *Tradescantia fluminensis*. O inverso somente ocorreu com *Cyclopogon elatus*, encontrada em apenas uma parcela na encosta, mas com maior frequência no terraço (Tabelas 2 e 3). Outras espécies, com ocorrência em apenas uma parcela na baixada, elevaram sua frequência ao ocorrerem na encosta: *Campyloneurum nitidum*, *Mesadenella cuspidata* e *Pavonia horrida*. *Neomarica candida*, presente em apenas uma parcela na encosta, teve frequência aumentada na baixada (Tabela 4).

Formas de vida e hábitos - Foram identificadas quatro categorias e nove subcategorias de formas de vida (Tabela 1). Em todos os ambientes, as hemicriptófitas foram as mais importantes, com um percentual de espécies cespitosas, rosuladas e reptantes bem mais elevado no terraço (Figura 2). Secundariamente, as caméfitas arbustivas também foram importantes no terraço e na encosta. Caméfitas rosuladas (*Blechnum brasiliense*) e saprófitas (*Apteris aphylla*, *Voyria aphylla*) somente foram encontradas na baixada. As geófitas rizomatosas, caméfitas subarbustivas e hemicriptófitas escaposas tiveram percentual de espécies bem maior na baixada do que nos demais ambientes. *Oxalis linarantha*, citada como geófita bulbosa (Cestaro *et al.*, 1986), ou geófita rizomatosa (Müller & Waechter, 2001), tem bulbilhos presos ao rizoma (Lourteig 1983), podendo ser aqui sugerida como geófita rizomatoso-bulbosa. *Chiococca alba*, *Lantana montevidensis* e *Annona maritima*, em geral são arbustos eretos, mas podem ocorrer algumas vezes como apoiantes. *Calliandra tweediei* é comumente encontrada como arbusto, mas pode atingir alturas e diâmetros suficientes para ser eventualmente incluída no estrato arbóreo (Dorneles & Waechter, 2004).

Estratificação - Cerca de 58%, do total de espécies amostradas, situaram-se nas classes C3 e C4. As classes mais desenvolvidas foram C2 no terraço, C3 na encosta, e C1, C4 e C5 na baixada (Figura 3). As espécies mais altas dos ambientes bem drenados foram *Daphnopsis racemosa*, *Cestrum strigilatum* e *Triumfetta rhomboidea*, todas com pouco menos de 2 m de altura. A espécie mais alta da baixada foi *Blechnum brasiliense*, com quase 1,5 m de altura (Tabela 1).

Variáveis ambientais - Entre as variáveis ambientais, a serapilheira teve cobertura 58 no terraço, 117 na encosta e 125 na baixada. A cobertura de troncos eretos foi de 15 no terraço, 22 na encosta e 34 na baixada. A cobertura de troncos caídos foi de 22 no terraço, zero na encosta e 34 na baixada. As plântulas de *Geonoma schottiana*, exclusivas da floresta inundada, atingiram cobertura 56. A cobertura de solo desnudo foi 46 na encosta, nove no terraço e zero na baixada. A presença de água nas parcelas só ocorreu na baixada, com cobertura cinco. A soma das coberturas das variáveis ambientais da baixada, 254, foi maior do que a soma das coberturas de ervas e arbustos, 135 (Tabela 5). Nos ambientes bem drenados, a soma das coberturas de ervas e arbustos superou a soma das coberturas das variáveis ambientais.

Topografia e solos - A análise multivariada assinalou uma grande influência dos níveis de drenagem na diferenciação das florestas de cordão arenoso e inundada (Figura 4). Há fortes afinidades entre as unidades das linhas T1 - T3, no terraço; E1 - E3 na encosta, e B2 - B3 na baixada. A análise

de coordenadas principais mostrou um forte poder de explicação para o eixo 1, com 67%, sugerindo-se o fator drenagem como fator determinante para diferenciar a floresta inundada das florestas de cordão arenoso. O eixo 2, com 17%, apontou a topografia como sendo fator determinante na separação de terraço e encosta.

Os solos apresentaram cinco padrões (Tabela 5):

I. Parâmetros mais altos na baixada do que nos ambientes bem drenados: argila (%), P (mg.L^{-1}), Al + H cmolcL^{-1} , CTC sat de Al (%), Al trocável, relação Mg.K^{-1} , CTC cmolcL^{-1} ;

II. Parâmetros mais baixos na baixada do que nos ambientes bem drenados: índice SMP e CTC sat de bases (%);

III. Parâmetros com diferenças gradativas do terraço para a baixada, um aumento progressivo de Mg trocável, e KmgL^{-1} e da matéria orgânica (%); ou uma diminuição da relação Ca.Mg^{-1} e pH (H_2O);

IV. Parâmetros similares entre a encosta e a baixada, exemplificadas pela relação Ca.K^{-1} , mais baixa na encosta e na baixada do que no terraço;

V. Parâmetros com similaridade entre a baixada e o terraço, que destacam a encosta como ambiente diferenciado. É o caso do Ca trocável, mais baixo na encosta do que nos outros ambientes.

Discussão

Riqueza e diversidade - Comparando-se com outras florestas no Rio Grande do Sul, a riqueza e a diversidade no Parque Nacional da Lagoa do Peixe assemelham-se aos valores obtidos em outros estudos que incluíram espécies herbáceas e arbustivas: Müller & Waechter (2001) em floresta de restinga arenosa, encontraram 36 espécies (26 herbáceas e 10 arbustivas). Diesel & Siqueira (1991), em florestas ripárias em diferentes altitudes ao longo do Rio dos Sinos, encontraram 25 espécies em Parobé (6 a 10 m), 36 espécies em Rolante (150 a 200 m) e 41 espécies em Canela (500 a 600 m). Entretanto, há que considerar que na comparação entre diferentes áreas, o efeito da latitude sobre a riqueza do sub-bosque poderá ter maior importância do que os tipos de cobertura arbórea, topografia ou solos (Waechter *et al.*, 1984; Dorneles & Waechter, 2004 a, b). A comparação ideal dos resultados de riqueza e diversidade, mesmo entre áreas similares em termos fitogeográficos, exigiria dados detalhados sobre a topografia e fertilidade dos solos (Costa, 2004). Essas informações faltam na maioria dos trabalhos consultados, o que limita a estruturação de hipóteses. Por outro lado, no caso de Menini Neto *et al.* (2009), há informações sobre a presença de espécies saxícolas e rupícolas, o que possivelmente contribui para elevar a riqueza de espécies, mas dificulta a comparação com ambientes como o de Tavares, onde não há substrato rochoso. De qualquer forma, as variações na topografia e no substrato, exercem um papel fundamental na variação da composição e de riqueza específica do estrato herbáceo (Poulsen & Balslev, 1991; Poulsen, 1996 b).

Se fossem consideradas somente as herbáceas, seriam 42 espécies no todo: 25 no terraço, 30 na encosta, 14 na baixada. Esses valores são comparáveis aos de Citadini-Zanette (1984), 16 e 18 (para duas áreas);

Citadini-Zanette & Baptista (1989), 18; Cestaro *et al.* (1986), 28; Inácio & Jarenkow (2008), 29, e Palma *et al.* (2008), 22. Os valores encontrados por Cestaro *et al.* (1986), Inácio & Jarenkow (2008), e Palma *et al.* (2008) assemelham-se aos encontrados no terraço e na encosta, mas os tipos florestais são muito distintos para uma comparação. Müller & Waechter (2001), ao contrário, encontraram 26 espécies herbáceas, numa floresta comparável ao ambiente do terraço e da encosta. Os valores encontrados por Citadini-Zanette & Baptista (1989) e Citadini-Zanette (1984) assemelham-se aos encontrados na baixada. São relativamente baixos e aparentemente devem estar relacionados com um maior sombreamento existente na floresta ombrófila densa. Diferentemente, a baixa riqueza encontrada na floresta inundada, estaria mais relacionada com o alagamento do solo e com baixos valores de pH.

A relativização na interpretação dos dados de riqueza e diversidade dá-se em função da coexistência de diferentes escalas, que são interdependentes em termos da composição das espécies (Crawley & Harral, 2001). Os resultados de riqueza específica encontrados por Kozera & Rodrigues (2005), em uma floresta ombrófila densa, no Paraná, apresentaram valores muito superiores aos encontrados em cada um dos três ambientes do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, separadamente. Entretanto, quando comparada aos três em conjunto, a riqueza total é similar a de Kozera & Rodrigues (2005), a despeito das diferenças topográficas e edáficas existentes. A utilização dos dados para comparação das florestas de Tavares, separadamente ou somadas, é uma questão de escala, dentro dos conceitos de diversidade gama ou beta (Whittaker, 1972). Paradoxalmente a área amostral total de Tavares, de 0,036 ha é menor do que a área estudada na Ilha do Mel, no Paraná, de 0,048 ha. Além disso, a latitude em Tavares é bem maior do que a da Ilha do Mel.

Os índices de diversidade mais altos podem estar associados com a longevidade e a estabilidade das condições ecológicas da área estudada (Ross, 1972). Com efeito, os ambientes bem drenados do terraço e da encosta são mais antigos (120 Ka – Pleistoceno Superior) e têm maior diversidade do que o ambiente da baixada turfosa (5 Ka – Holoceno). Os índices de Shannon encontrados, 3,223 na encosta, 2,960 no terraço, e 1,594 na baixada, são estatisticamente diferentes entre si. A comparação com diferentes comunidades, apenas a partir do índice de diversidade, deve ser vista com cautela, pois as relações entre espécies ou indivíduos nem sempre são similares (Peet, 1974). Em outras palavras, essa comparação não traria argumentos capazes de permitir a compreensão dos fatores ambientais relacionados a essas diferenças. Por exemplo, nos casos de Müller & Waechter (2001), $H' = 2,976$, e Diesel & Siqueira (1991), $H' = 3,322$; 3,165; 2,785, não há informação a respeito da drenagem e da topografia. Nos casos de Cestaro *et al.* (1986), $H' = 2,688$ e Inácio & Jarenkow (2008), $H' = 2,771$ (verão); 2,731 (inverno), a comparação torna-se ainda mais difícil devido à exclusão dos arbustos na amostragem. Na restrita área florestal onde foi feito este trabalho, encontramos três índices de diversidade diferentes, mais altos, ou mais baixos

do que os apresentados por Müller & Waechter (2001), por exemplo. Entretanto, o conhecimento de variáveis ambientais como a topografia e a drenagem do solo, permite que os três ambientes possam ser comparados entre si quanto à riqueza e à diversidade. Na baixada, o índice encontrado, por ser o mais baixo entre os já mencionados, sugere que a floresta inundada da Lagoa do Peixe seja a de mais baixa diversidade já encontrada entre as sinúsias herbáceo-arbustivas do sul do Brasil.

Os valores de riqueza isoladamente passam a ser bastante informativos dos determinantes ambientais no caso da ocorrência de monilófitas em diferentes substratos (Poulsen & Nielsen, 1995; Whitmore *et al.*, 1985; Müller & Waechter, 2001; Inácio & Jarenkow, 2008). Embora encosta e baixada tenham apresentado seis espécies de monilófitas cada uma; na encosta, elas têm maior cobertura em detrimento às áreas planas da baixada e do terraço (Tabelas 2, 3 e 4). *Adiantum raddianum* é exclusiva da encosta. Sua cobertura é trinta vezes mais alta do que *Asplenium serra* ou *Blechnum serrulatum*; quinze vezes mais alta do que *Pecluma paradiseae* (estas três, exclusivas da baixada). Duas espécies só ocorrem na encosta e na baixada: *Campyloneurum nitidum* e *Rumohra adiantiformis*. As únicas três espécies encontradas no terraço, também ocorrem na encosta: *Asplenium sellowianum*, *Doryopteris pedata* e *Blechnum australe* subsp. *auriculatum*.

Há um determinismo edáfico na distribuição das monilófitas (Poulsen & Tuomisto, 1996). Espécies exclusivas da encosta, ou exclusivas da baixada, refletem esse determinismo. As espécies exclusivas da encosta respondem de forma alternativa aos ambientes extremos, como excesso de umidade ou sombra ao nível do solo (Richards, 1936). Na Amazônia, foi verificado que entre as herbáceas terrícolas, somente as monilófitas eram fortemente afetadas pelas variações edáficas e topográficas simultaneamente (Costa *et al.*, 2005). A encosta parece ser um ambiente especial para as monilófitas. A topografia inclinada simula uma árvore em termos de distribuição vertical, fornecendo melhores condições de luminosidade, possibilitando escape aos ambientes extremamente secos ou úmidos. As ervas, com suas raízes superficiais, tendem a ter maior abundância e diversidade na base das encostas. Isto se deve à sua susceptibilidade ao ressecamento em áreas de topo (ex. terraço), onde elas estariam mais expostas (Poulsen & Pendry, 1995; Poulsen, 1996b).

No terraço e na encosta o declínio do valor de importância é gradual. Entretanto na baixada, *Blechnum brasiliense* atinge um valor de importância de 47,33, sendo que a soma dos valores de importância das 17 espécies restantes foi de 51,63. Essa disparidade, entre o valor de importância desta espécie e das demais, está diretamente relacionada com a baixa equitabilidade da floresta inundada. Entende-se porque a encosta tem maior diversidade que a baixada, inclusive considerando-se somente as monilófitas. A baixada tem a menor equitabilidade e conseqüentemente baixa diversidade (Tabela 4). As longas frondes em roseta e o pequeno cáudice de *Blechnum brasiliense* contribuem para os valores de cobertura e altura respectivamente. Estando na classe C5 (81-161 cm), num ambiente em que mais de 80% das espécies está

no intervalo entre as classes C1-C4, é compreensível que a altura contribua fortemente em sua dominância.

Blechnum brasiliense foi a única espécie que encontrou condições especiais para expandir-se na floresta inundada, atingindo alto valor de importância. É subarborescente, com cáudice ereto e robusto, com até 60 cm de altura e frondes de até 130 cm de comprimento (Franz *et al.*, 2005). Tem ampla ocorrência na América do Sul (Schwartzburd & Labiak, 2007; Arantes *et al.*, 2008). Habita diversos tipos de ambientes, tendo preferência por lugares úmidos, tendo sido citada como planta aquática emergente (Irgang & Gastal, 1996). Pode ser encontrada no interior da floresta com araucária, próxima a riachos ou nascentes, mas também em campos (Schwartzburd & Labiak, 2007); fazendo parte da vegetação dominante em margens de turfeiras topotróficas (Costa *et al.*, 2003); nas baixadas susceptíveis à inundação (Figueiredo & Salino, 2003); em solos úmidos, em barrancos da margem ribeirinha, interior de matas de galeria, veredas (Arantes *et al.*, 2008); em locais paludosos, próximo a riachos, em solos arenosos (Santiago *et al.*, 2004); em solos encharcados (Xavier & Barros, 2005). A alta frequência de *Blechnum brasiliense* na floresta inundada parece estar associada à sua grande tolerância ao alagamento do substrato. Paralelamente a isto, a sobrevivência das demais espécies herbáceas e arbustivas florestais, poderia estar sendo limitada pela saturação hídrica e baixo pH.

Espécies de baixa frequência - A existência, nos três ambientes, de um grande número de espécies, que ocorrem em apenas uma parcela, pode ter diferentes interpretações, conforme as espécies e o contexto ambiental. Existe um aumento gradativo dos percentuais de espécies ocorrentes em apenas uma parcela, 20% no terraço, 27% na encosta, 55,5% na baixada. As florestas de restinga são formações pioneiras, estabelecendo-se em terrenos muito mais recentes do que aqueles onde estão as florestas ombrófilas e estacionais. Esperam-se populações menos abundantes naquelas primeiras do que nestas últimas. Ainda dentro desse raciocínio, a floresta de cordão arenoso que está sobre terrenos pleistocênicos, estaria bem melhor estabelecida do que a floresta inundada, que está sobre terrenos holocênicos. Além disso, o solo com pH baixo e permanentemente alagado da floresta inundada, limitaria a ocorrência de diversas espécies. Considerando-se estas questões, as sete espécies presentes em apenas uma parcela, exclusivas da baixada, poderiam ser menos frequentes por serem mais seletivas em termos de habitat, ocupando nichos especializados. Entretanto, estas espécies têm perfis distintos, são típicas de florestas de restinga, podendo ser pouco comuns (*Psilochilus modestus*, *Asplenium serra*), ou podem ser mais frequentes (*Malaxis histionantha*, *Blechnum serrulatum*), comuns em grande parte do Brasil ou em toda a Região Neotropical (*Leandra australis*, *Voyria phylla*), ou indiferentes aos tipos de habitat, podendo tanto ocorrer no interior das florestas sombrias, como em clareiras ou bordas (*Scleria latifolia*) (Koyama, 1984; Camelbeke & Goetghebeum, 2002; Maas-van de Kamer & Maas, 2005; Athayde & Windisch, 2006; Rocha & Waechter, 2006; Camargo *et al.*, 2009). No contexto local são de fato espécies seletivas, explorando exclusivamente

sítios restritos no interior úmido e sombrio da floresta inundada. Merecem proteção em programas de conservação, pois poderão entrar em risco de extinção devido a essa seletividade de habitat.

Os motivos da ocorrência de espécies em apenas uma parcela nas florestas de cordão arenoso, não parecem ser os mesmos com relação às espécies da floresta inundada. *Lantana montevidensis* é pouco frequente no interior das florestas da encosta e do terraço, mas é bastante comum nas margens entre a floresta e o campo. O mesmo ocorre com *Annona maritima*, amostrada apenas no terraço. Entre as espécies exclusivas no terraço, ou na encosta, muitas são citadas para o interior de florestas úmidas e sombrias, mas também são referidas para bordas de florestas (*Coccocypselum lanceolatum*), locais abertos, formações campestres (*Dichondra sericea*) e inclusive algumas como invasivas em terrenos de cultivo, com ampla ocorrência no Brasil, ou na Região Neotropical (*Triumfetta abutiloides*, *Lantana montevidensis*, *Hypoxis decumbens* e *Talinum paniculatum*) (Aranha *et al.*, 1987; Kissmann & Groth, 1995; Costa & Mamede, 2002; Rodrigues & Furlan, 2002; Dutilh, 2005; Pereira *et al.*, 2006; Favreto *et al.*, 2007). Estas espécies poderiam ser consideradas eventuais, cuja presença ocasional, no interior da floresta, poderia estar relacionada, em alguns casos, com prováveis atividades antrópicas (trilhas, animais domésticos), sendo muito mais frequentes em bordas de florestas ou às vezes até em áreas degradadas. *Parodiophylochloa ovulifera* apresentou baixa frequência, mas sua ampla distribuição, em interiores de florestas neotropicais (Longhi-Wagner, 2001), sugere que sua frequência possa ser distinta em outras tipologias florestais. *Pseudechinolaena polystachya* e *Oplismenus hirtellus* apresentaram altos valores de importância, embora tenham hábito e habitats similares a *P. ovulifera* e distribuição igualmente ampla. *Cyclopogon dusenii* no terraço e *Psilochilus modestus* na baixada, apresentaram cada uma, apenas um indivíduo em toda a amostragem, aparentemente demonstrando serem espécies, cujas baixas densidades seriam características intrínsecas às suas populações. *Aechmea recurvata*, epífita habitual, ocorre apenas acidentalmente como terrícola na encosta, o que explica sua ocorrência em apenas uma parcela.

No caso das espécies não exclusivas, há grupos que ocorrem em apenas uma parcela no terraço, ou na baixada, mas que aumentam muito sua frequência quando passam a ocorrer na encosta. São espécies preferenciais de ambientes onde, devido à inclinação do terreno, obtêm melhores condições de captação de luminosidade, em solos nem tão secos como no terraço, nem tão úmidos como na baixada. Em alguns casos são epífitas facultativas (*Campyloneurum nitidum*). Poderiam ser denominadas espécies preferenciais da encosta: *Mesadenella cuspidata*, *Pavonia horrida*, *Asplenium sellowianum*, *Blechnum australe* subsp. *auriculatum*, *Daphnopsis racemosa*, *Gibasis geniculata*, *Rivina humilis*. *Tradescantia fluminensis* é referida como espécie invasora (Aranha, 1987), apesar de ser também citada para ambientes úmidos, áreas alagadas de matas ciliares e várzeas de rios (Barreto, 2005). O aumento de frequência na encosta sugere que essas espécies seriam mais comuns ali e que teriam dificuldade de ocupar os ambientes vizinhos. *Cyclopogon elatus* foi

encontrada em apenas uma parcela na encosta, tendo aumentado sua frequência no terraço. Esta espécie também foi visualizada apenas uma vez como epífita acidental no terraço. Sua maior frequência no terraço sugere que a espécie tenha preferência por ambientes mais sombrios e mais bem drenados.

Habitats facultativos ou acidentais - *Peperomia caulibarbis*, *P. pereskiiifolia* e *Aechmea recurvata* foram amostradas como ervas terrícolas, mas podem ocorrer como epifíticas (Müller & Waechter, 2001). Espécies herbáceas terrícolas das florestas de cordão arenoso podem eventualmente ocorrer como epifitas na floresta inundada (Citadini-Zanette, 1984). Essa versatilidade parece ser uma estratégia para escapar de condições extremas. Espécies que preferem solos bem drenados em florestas menos sombrias, poderão colonizar florestas úmidas e mais sombrias, compensando estes fatores ao migrarem para a copa das árvores. A mudança de hábitat de algumas espécies epifíticas habituais como *Aechmea recurvata*, que eventualmente crescem no solo (terrícola acidental), poderia estar relacionada com a inviabilidade das sementes ou falta de agentes dispersores (Araújo *et al.*, 2003). Em Tavares a floresta tem baixa estatura e é uniestratificada, com um máximo de 15 m no terraço e 18 m na baixada. Florestas mais baixas permitem maior entrada de luz no seu interior, permitindo que algumas epifitas cresçam como terrícolas (Poulsen & Balslev, 1991; Poulsen & Nielsen, 1995).

Das 10 espécies de monilófitas terrícolas encontradas, algumas foram citadas como epifitas facultativas ou acidentais por diversos autores. Todas as seis espécies da floresta inundada foram encontradas por Athayde-Filho & Windisch (2006) em uma floresta de restinga em Xangrilá, no Rio Grande do Sul. Entre elas, aqueles autores referem-se a *Rumohra adiantiformis*, *Campylonerum nitidum* e *Pecluma paradiseae* como hemicriptófitas reptantes terrícolas/corticólicas. *Rumohra adiantiformis* foi citada como sendo uma espécie hemicriptófita reptante, terrícola ou epífita facultativa (Schmitt *et al.*, 2005, 2006; Schmitt & Windisch, 2005, 2010; Lehn *et al.*, 2009; Fraga *et al.*, 2008), ou geófita rizomatosa (Müller & Waechter, 2001; Steffens & Windisch, 2007). *Campylonerum nitidum* foi referida como epífita reptante, corticícola (Schmitt *et al.* 2006; Lehn *et al.*, 2009), epífita facultativa (Schmitt & Windisch, 2005, 2010), epífita habitual (Buzatto *et al.*, 2008; Fraga *et al.*, 2008), terrícola/rupícola ou saxícola (Mynssen & Windisch, 2004; Steffens & Windisch, 2007), ou epífita/rupícola (Melo & Salino, 2007). Aparentemente, as características de *R. adiantiformis* e *C. nitidum* como hemicriptófitas reptantes e epifitas facultativas, estariam relacionadas à ocorrência simultânea das mesmas na baixada e na encosta. Sugere-se o mesmo para espécies como *Doryopteris pedata*, *Asplenium sellowianum* e *Adiantum raddianum*, que foram citadas como epifitas acidentais (Buzatto *et al.*, 2008; Schmitt & Windisch, 2010), sendo que as duas primeiras espécies foram amostradas no terraço e na encosta, e a última somente na encosta. *Blechnum australe* subsp. *auriculatum* é outra espécie que ocorre no terraço e na encosta. Tem sido citada apenas como terrícola (Müller & Waechter, 2001; Steffens & Windisch,

2007; Schwartsburd & Labiak, 2007; Lehn *et al.*, 2009). *Blechnum brasiliense* foi referida como epífita accidental por Figueiredo e Salino (2005).

Formas de vida - Hemicriptófitas, principalmente as reptantes e rosuladas, têm sido relatadas como sendo as formas de vida com maior riqueza específica em vários ambientes no Rio Grande do Sul e em outras regiões do Brasil (Citadini-Zanette, 1984; Cestaro *et al.*, 1986; Citadini-Zanette & Baptista, 1989; Müller & Waechter, 2001). Considerando-se apenas as monilófitas, essa proporção mantém-se, mesmo quando estão incluídas epífitas nos levantamentos (Athayde & Windisch, 2006; Steffens & Windisch, 2007; Santos & Windisch, 2008; Lehn *et al.*, 2009; Blume *et al.*, 2010; Schmitt & Goetz, 2010). A abundância de hemicriptófitas reptantes ou rosuladas no terraço e na encosta, em parte também poderia ser potencializada, como um efeito retardado de distúrbios já ocorridos nesses ambientes. Este é o caso de gramíneas estoloníferas como *Oplismenus hirtellus* e *Pseudechinolaena polystachya* (hemicriptófitas reptantes), cujas altas frequências têm sido atribuídas a uma seleção feita por ação do gado (Cestaro *et al.*, 1986, Müller & Waechter, 2001). O gado foi excluído da área desde 1990 e não existem outros herbívoros de grande porte na área. Entretanto, os efeitos pretéritos do pastejo sobre a regeneração arbórea poderão ter aumentado a incidência de raios solares num dossel já mais aberto, facilitando o desenvolvimento dessas espécies. No caso da floresta inundada, o gado não penetra devido ao tipo de terreno alagadiço; entretanto, lá também ocorre um alto número de hemicriptófitas reptantes. Estas são orquídeas e monilófitas, cuja dispersão não está associada à presença de gado.

As espécies arbustivas, devido a sua estrutura bastante lignificada e seu porte mais robusto, desenvolvem-se melhor em ambientes mais bem drenados. Talvez por isso sejam muito baixos os percentuais de ocorrência de caméfitas arbustivas na baixada. Por outro lado, o número de hemicriptófitas rosuladas e cespitosas é bem maior nas florestas de cordão arenoso do que na floresta inundada, provavelmente devido à dificuldade de recrutamento na floresta inundada. A única exceção é *Blechnum brasiliense*, espécie dominante, que é típica destes ambientes alagados (Irgang & Gastal, 1996; Costa *et al.*, 2003; Santiago *et al.*, 2004). No caso das hemicriptófitas reptantes, seus rizomas superficiais permitem que ocupem os espaços horizontais, utilizando estratégias diferenciadas em relação às espécies rosuladas e cespitosas. Da mesma forma, as reptantes competem de forma eficiente com relação às plântulas de *Geonoma schottiana*. As saprófitas só foram encontradas na floresta inundada, na qual existem altos níveis de matéria orgânica e o solo têm uma combinação de características inexistentes nas áreas bem drenadas (Tabela 5). É comum encontrar espécies saprófitas em ambientes úmidos e sombrios, sendo ótimos indicadores ambientais (Poulsen, 1996a). Por esse motivo, é aconselhável incluí-los nos estudos de sinúsias herbáceas.

Estratificação - As espécies mais altas dos ambientes bem drenados são lenhosas, mas têm baixos valores de importância, ao passo que a espécie mais alta da floresta inundada não é lenhosa, mas é a de maior valor de importância naquele ambiente (Tabela 4). As classes C3 e C4 abrangem em

grande parte espécies herbáceas; sendo hemicriptófitas, 76,5% em C3 e 68,75% em C4. As espécies herbáceas contribuem em maior parte para esse padrão de estratificação. Na baixada, 49,4% do valor de importância é concentrado em *Blechnum brasiliense* (CRO) e *Pavonia fruticosa* (CSA), o que explica a valorização da classe C5 nesse ambiente. A classe C1 é destacada em função do alto valor de importância de *Apteria aphylla* (SAP), ao passo que C4 é bastante influenciada pelos valores de importância de *Neomarica candida* (GRI), *Pecluma paradiseae* (HRE) e *Campyloneurum nitidum* (HRE). As espécies *B. brasiliense* e *A. aphylla* têm mecanismos diferenciados de competição não encontrados fora da floresta inundada, pois suas formas de vida (CRO e SAP) não ocorrem no terraço e na encosta, o que explica também a maior importância das classes C1 e C5 na baixada. As espécies da classe C4 são as únicas herbáceas capazes de ocupar maiores espaços diante da dominância de *B. brasiliense*. As 10 espécies com maiores valores de importância na baixada concentraram 60,6% do valor de importância (VI), sendo que 30% delas são hemicriptófitas. Entre aquelas do terraço, as dez primeiras somam 70,14% do VI e 60% são hemicriptófitas. As 10 mais importantes da encosta somam 60,63% do VI, das quais 80% são hemicriptófitas. Observa-se que há um aumento da proporção de hemicriptófitas no sentido do aumento de riqueza e diversidade das espécies, isto é, da baixada para a encosta. Sua ocorrência nos três ambientes diferencia-se em categorias específicas, enquanto as hemicriptófitas da baixada atingem a classe C4, aquelas da encosta estão na classe C2 e as do terraço ocupam a classe C3. São formas diferenciadas de explorar os três ambientes, na competição por espaços com as espécies dominantes.

Respostas diferenciadas com relação às variáveis ambientais, topografia e solos - A maioria das espécies arbustivas está excluída da floresta inundada devido ao alagamento do substrato. Na baixada, a cobertura relativa de monilófitas + monocotiledôneas é de 72%, superando a da encosta, 51%, e do terraço, também 51%. Altos percentuais das monocotiledôneas e monilófitas, parecem estar associados à hostilidade maior de certos fatores ambientais (Granville, 1984), o que fundamenta a presença de espécies exclusivas da baixada como *Asplenium serra*, *Blechnum brasiliense*, *B. serrulatum*, *Pecluma paradiseae*, *Voyria aphylla*, *Apteria aphylla*, *Scleria latifolia*, *Malaxis histionantha* e *Psilochilus modestus*. Por outro lado, algumas espécies parecem preferir um ambiente não tão úmido e sombrio, sendo então exclusivas da encosta, como é o caso de *Adiantum raddianum*.

A análise multivariada apontou grandes diferenças de riqueza específica e diversidade entre as florestas inundada e de cordão arenoso. Elas diferem quanto à similaridade, estratificação, cobertura e frequências. A floresta da encosta, um ambiente intermediário, adquiriu condições especiais capazes de promover aumento dos seus valores de abundância e diversidade. A floresta inundada é um ambiente restritivo em termos de diversidade. Foi demonstrado através da análise multivariada que a sua baixa cobertura de ervas e arbustos é limitada por certas características do solo, incluindo a saturação hídrica e o pH bastante baixo. O caráter restritivo do ambiente turfoso da baixada é

reafirmado pelo alto valor de cobertura da soma das variáveis ambientais que supera a soma cobertura de ervas e arbustos, ao inverso do que ocorre nos ambientes bem drenados. O substrato encharcado da baixada explica porque a soma das coberturas das plântulas de *Geonoma schottiana* mais a área coberta por serapilheira (181) superam a soma das coberturas de todas as demais espécies de ervas e arbustos da floresta inundada (135). As plântulas de *G.schottiana* têm vantagens competitivas nesse ambiente, em relação às ervas e arbustos. Em contrapartida, quando adultas, elas atingem uma altura média de 4,35 m e ficam em 14º lugar em termos de valor de importância entre as arbóreas (Dorneles & Waechter, 2004 b).

Os diferentes padrões dos solos parecem influenciar a frequência e cobertura das espécies. Os padrões de solos, I e II, sugerem fatores limitantes que poderiam estar relacionados com ocorrências exclusivas em um ou outro ambiente, como *Bromelia antiacantha* e *Oxalis linarantha* no terraço e encosta, ou *Blechnum brasiliense*, *Voyria aphylla* e *Apteris aphylla* na baixada. O padrão III sugere fatores determinantes sobre espécies, que podem ocorrer tanto na floresta de cordão arenoso como na inundada, diferenciadas por apresentar uma maior ou menor abundância para algumas espécies. O padrão IV sugere fatores limitantes relacionados com espécies exclusivas simultaneamente na encosta e baixada, mas ausentes no terraço, como *Rumohra adiantiformis*, *Neomarica candida* e *Campyloneurum nitidum*. O padrão V sugere fatores limitantes relacionados com espécies exclusivas da encosta como *Adiantum raddianum*, *Justicia brasiliana*, *Triumfetta abutiloides*, *Aechmea recurvata*, *Hypoxis decumbens*, entre outras. Poderiam atuar talvez como fatores determinantes no caso de espécies com maior abundância na encosta do que no terraço, como *Doryopteris pedata*, *Asplenium sellowianum* e *Blechnum australe* subsp. *auriculatum*; ou com maior abundância na encosta do que na baixada, como *Campyloneurum nitidum* e *Rumohra adiantiformis*. A influência dos solos na diferenciação, entretanto, não poderá ser considerada isoladamente sem considerarmos o papel dominante da drenagem do substrato, aliada à topografia e às relações entre as espécies.

A suspeita inicial de que a vegetação herbáceo-arbustiva do sub-bosque estaria respondendo às variações ambientais de topografia e solo, em três diferentes ambientes de uma floresta de restinga, foi satisfatoriamente e positivamente respondida pela investigação realizada. Concluiu-se que as espécies do sub-bosque estão respondendo fortemente a estes fatores, em especial às variações na saturação hídrica do solo promovidas pela maior ou menor profundidade do lençol freático. As monilófitas confirmaram-se como indicadores importantes dessas variações ambientais. Constatou-se que parâmetros como frequência, cobertura e altura, influenciados pela diferenciação topográfica e pedológica, afetaram diretamente a riqueza específica e a diversidade das espécies herbáceas e arbustivas do sub-bosque.

Agradecimentos

À CAPES/CNPq e à UFSM pela bolsa PICDT. Também agradecemos às seguintes pessoas cujo auxílio foi decisivo: Cláudio Mondin, Paulo G. Windisch, Maria A. Kieling-Rubio, Rosana Senna, Cleonice Kazmirczac, Olinda L. Bueno, Fernando Rocha, Daniel Ruschel e Rafael Trevisan, pelo auxílio na confirmação de algumas identificações (Asteraceae, Monilófitas, Malvaceae, Orchidaceae, Piperaceae, Cyperaceae, Poaceae), Jose Tomazelli (Geociências-UFRGS), Alberto Inda Jr. (Depto. de Solos-UFRGS), Axel Poulsen (Dinamarca), Luísa Lopes, Edair Corteletti, Fabiano de Souza, André Coutinho, Leonardo Mohr e Maria Tereza Queiroz Melo (IBAMA), Lúcia Dorneles (PPGBOT-UFRGS), Jean Carlos Budke (URI-Erechim), João Dotto (FEPAM).

Referências bibliográficas

- APGIII. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- ARANTES, A.A.; PRADO, J. & RANAL, M.A. 2008. Blechnaceae da Estação Ecológica do panga, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. *Hoehnea* 35(3): 351-357.
- ARANHA, C.; LEITÃO-FILHO, H. & YAHN, C.A. 1987. Sistemática de plantas invasoras. Campinas, ICEA.
- ARAÚJO, D.S.D. 1992. Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. In: SEELIGER, U. (ed.). *Coastal plant communities of Latin America*. New York, Academic Press. p.337-347.
- ARAÚJO, D.S.D. & HENRIQUES, R.P.B. 1984. Análise florística das restingas do Estado do Rio de Janeiro. In: LACERDA, L.D.; ARAÚJO, D.S.D.; CERQUEIRA, R.; TURCQ, B. (coords.). *Restingas, origem, estrutura, processos*. Niterói, CEUFF. p. 159-193.
- ARAÚJO, T.F.; SAMPAIO, M.C. & SCARANO, F.R. 2003. Por que uma planta tipicamente epífita na mata atlântica é preferencialmente terrestre na restinga? In: *VI Congresso de Ecologia do Brasil*. Fortaleza, SEB/UFC, v.1, n.1. p. 473-474.
- ATHAYDE-FILHO, F.P. & WINDISCH, P.G. 2006. Florística e aspectos ecológicos das pteridófitas em uma floresta de restinga no estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 61(1-2): 63-71.
- BARRETO, R.C. 2005. Commelinaceae. In: WANDERLEY, M.G.L.; SHEPHERD, G.J.; MELHEM, T.S. & GIULIETTI, A.M. (Coords.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. São Paulo, FAPESP/RIMA, v. 4. p. 195-210.
- BLUME, M.; FLECK, R. & SCHMITT, J.L. 2010. Riqueza e composição de filicíneas e licófitas em um hectare de Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 8(4): 336-341.
- BUZATTO, C.R.; SEVERO, B.A. & WAECHTER, J.L. 2008. Composição florística e distribuição ecológica de epífitos vasculares na Floresta Nacional de Passo Fundo, Rio Grande do sul. *Iheringia, Série Botânica* 63(2): 231-239.
- CAIN, S.A. 1938. The species-area curve. *American Midland Naturalist* 19: 573-581.
- CAMARGO, E.A.; SANTOS, C.A.; CADDAG, M.K. & GOLDENBERG, R. 2009. O gênero *Leandra*, seções *Carassanae*, *Chaetodon*, *Niangae*, *Oxymeris* e *Secundiflorae* (Melastomataceae) no estado do Paraná. *Rodriguésia* 60(3): 595-631.
- CAMELBEKE, K. & GOETGHEBEUM, P. 2002. The genus *Scleria* (Cyperaceae) in Colombia. An updated checklist. *Caldasia* 24(2): 259-268.
- CAUSTON, D.R. 1988. *Introduction to vegetation analysis*. London, Unwin Hyman.
- CESTARO, L.A.; WAECHTER, J.L. & BAPTISTA, L.R.M. 1986. Fitossociologia do estrato herbáceo da mata de araucária da Estação Ecológica de Aracuri, Esmeralda, RS. *Hoehnea* 13: 59-72.

- CITADINI-ZANETTE, V. 1984. Composição florística e fitossociologia da vegetação herbácea terrícola de uma mata de Torres, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 32: 23-62.
- CITADINI-ZANETTE, V. & BAPTISTA, L.R.M. 1989. Vegetação herbácea terrícola de uma comunidade florestal em Limoeiro, município de Torres, Rio Grande do Sul, Brasil. *Boletim do Instituto de Biociências* 45: 1-87.
- COSTA, C.B. & MAMEDE, M.C.H. 2002. Sinopse do gênero *Coccocypselum* P. Browne (Rubiaceae) no estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 2(1): 1-14.
- COSTA, C.S.B.; IRGANG, B. E.; PEIXOTO, A.R. & MARANGONI, J.C. 2003. Composição florística das formações vegetais sobre uma turfeira topotrófica da planície costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 17(2): 203-212.
- COSTA, F.R.C. 2004. Structure and composition of the ground-herb community in a terra-firme Central Amazonian forest. *Acta Amazonica* 34(1): 53-59.
- COSTA, F.R.C.; MAGNUSSON, W.E. & LUIZÃO, R.C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology* 93: 863-878.
- CRAWLEY, M.J. & HARRAL, J.E. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science* 291: 864-868.
- CURTIS, J.T. & MCINTOSH, R.P. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32(3): 476-496.
- DANILEVICZ, E. 1989. Flora e vegetação de restinga na barra da Laguna do Peixe, Tavares, Rio Grande do Sul: levantamento preliminar. *Iheringia, Série Botânica* 39: 69-79.
- DIESEL, S. & SIQUEIRA, J.C. 1991. Estudo fitossociológico herbáceo/arbustivo da mata ripária da Bacia Hidrográfica do Rio dos Sinos, RS. *Pesquisas, Botânica* 42: 205-257.
- DILLENBURG, L.R.; WAECHTER, J.L. & PORTO, M.L. 1992. Species composition and structure of a sandy coastal plains forest in northern Rio Grande do Sul, Brazil. In: SEELIGER, U. (ed.). *Coastal Plant Communities of Latin America*. New York, Academic Press. p. 349-366.
- DORNELES, L.P.P. & WAECHTER, J.L. 2004a. Estrutura do componente arbóreo da floresta arenosa de restinga do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul. *Hoehnea* 31(1): 61-71.
- DORNELES, L.P.P. & WAECHTER, J.L. 2004b. Fitossociologia do componente arbóreo na floresta turfosa do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18(4): 815-824.
- DUQUE, A.; SÁNCHEZ, M.; CAVELIER, J. & DUIVENVOORDEN, J.F. 2002. Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 18: 499-525.
- DUTILH, J.H.A. 2005. Hypoxidaceae. In: WANDERLEY, M.G.L.; SHEPHERD, G.J.; MELHEM, T.S. & GIULIETTI, A.M. (Coords.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. São Paulo, FAPESP/RIMA, v.4. p. 258.
- EMBRAPA (CENTRO NACIONAL DE PESQUISA DE SOLOS). 1999. *Sistema brasileiro de classificação de solos*. Brasília/Rio de Janeiro, Embrapa.
- FAVRETO, R.; MEDEIROS, R.B.; LEVIEN, R. & PILLAR, V.P. 2007. Vegetação espontânea em lavoura sob diferentes manejos estabelecida sobre natural. *Iheringia, Série Botânica* 62(1/2): 5-17.
- FIDALGO, O. & BONONI, V.L.P. 1989. *Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico*. São Paulo, Instituto de Botânica.
- FIGUEIREDO, J. B. & SALINO, A. 2005. Pteridófitas de quatro reservas particulares do patrimônio natural ao sul da região metropolitana de Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. *Lundiana* 6(2): 83-94.
- FRAGA, L.L.; SILVA, L.B., SCHMITT, J.L. 2008. Composição e distribuição vertical de pteridófitas epífitas sobre *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae), em floresta ombrófila mista no sul do Brasil. *Biota Neotropica* 8(4): 123-129.

- FRANZ, I. & SCHMITT, J.L. 2005. *Blechnum brasiliense* Desv. (Pteridophyta, Blechnaceae): estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporofítica. *Pesquisas, Botânica* (56): 173-184.
- GENTRY, A.H. & DODSON, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19(2):149-156.
- GRANVILLE, J.J. 1984. Monocotyledons and pteridophytes indicators of environmental constraints in the tropical vegetation. *Candollea* 39(1): 265-269.
- HOLDRIDGE, L.R.; GRENKE, W.C.; HATHEWAY, W.H.; LIANG, T. & TOSI JÚNIOR., J.A. 1971. *Forest environment in tropical life zones: a pilot study*. Oxford, Pergamon.
- INÁCIO, C.D. & JARENKOW, J.A. 2008. Relações entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola e a cobertura do dossel em floresta estacional do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 31(1): 41-51.
- IPAGRO 1979. Observações meteorológicas no Estado do Rio Grande do Sul. *Boletim Técnico do Instituto de Pesquisas Agronômicas* 3: 1-272.
- IRGANG, B.E. & GASTAL, C.V.S., Jr. 1996. *Macrófitas aquáticas da planície costeira do RS*. Porto Alegre, Irgang & Gastal.
- KISSMANN, K.G. & GROTH, D. 1995. *Plantas infestantes e nocivas*. São Paulo, Basf. v.1.
- KOYAMA, T. 1984. Cyperaceae of tropical America: some new or critical species III. *Acta Amazonica* 14(1/2): 105-115. (supl.)
- KOZERA, C. & RODRIGUES, R.R. 2005. Floresta ombrófila densa submontana: florística e estrutura do estrato inferior. In: MARQUES, M.C.M. & BRITZ, R.M. (orgs.). *História natural e conservação da Ilha do Mel*. Curitiba, Ed. UFPR. p. 125-144.
- KOZERA, C.; RODRIGUES, R.R.; DITTRICH, V.A. de O. 2009. Composição florística do sub-bosque de uma floresta ombrófila densa montana, Morretes, PR, Brasil. *Floresta* 39(2): 323-334.
- LASKA, M.S. 1997. Structure of understory shrub assemblages in adjacent secondary and old growth tropical wet forests, Costa Rica. *Biotropica* 29(1): 29-37.
- LEHN, C.R.; LEUCHTENBERGER, C. & HANSEN, M.A.F. 2009. Pteridófitas ocorrentes em dois remanescentes de Floresta Estacional Decidual no Vale do Taquari, Estado do Rio Grande do Sul. *Iheringia, Série Botânica* 64(1): 23-31.
- LOMBARDO, A. 1983. *Flora Montevidensis – Gamopétalas*. Montevideo, Intendencia municipal. v.2.
- LONGHI-WAGNER, H.M. 2001. Tribo Paniceae - Poaceae. In: WANDERLEY, M.G.L.; SHEPHERD, G.J.; & GIULIETTI, A.M. (Coords.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. São Paulo, FAPESP/RIMA, v.1. p. 123-224.
- LOURTEIG, A. 1983. Oxalidáceas. In: REITZ, R. *Flora Ilustrada Catarinense* (coord.). Itajaí, HBR.
- LYON, J. & SAGERS, C.L. 1998. Structure of herbaceous plant assemblages in a forested riparian landscape. *Plant Ecology* 138: 1-16.
- MAAS-VAN DE KAMER, H. & MAAS, P.J.M. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Gentianaceae. *Rodriguésia* 56 (86): 169-173.
- MACHADO, F.P. 1950. *Contribuição ao estudo do clima do Rio Grande do Sul*. Rio de Janeiro, IBGE.
- MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. London, Croom Helm Limited.
- MELO, L.C.N. & SALINO, A. 2007. Pteridófitas em fragmentos florestais da APA Fernão Dias, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 58 (1): 207-220.
- MENINI NETO, L.; MATOZINHOS, C.N.; ABREU, N.L.; VALENTE, A.S.M.; ANTUNES, K.; SOUZA, F.S.; VIANA, P.L. & SALIMENA, F.R.G. 2009. Flora vascular não-arbórea de uma floresta de gruta na Serra da Mantiqueira, Zona da Mata de Minas Gerais, Brasil. *Biota Neotropica* 9(4): 149-161.
- MORENO, J.A. 1961. *Clima do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLLENBERG, H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York, John Wiley & Sons.

- MÜLLER, S.C. & WAECHTER, J.L. 2001. Estrutura sinusal dos componentes herbáceo e arbustivo de uma floresta costeira subtropical. *Revista Brasileira de Botânica* 24(4): 395-406.
- MYNSEN, C.M. & WINDISCH, P.G. 2004. Pteridófitas da Reserva do Rio das Pedras, Mangaratiba, RJ, Brasil. *Rodriguésia* 55(85): 125-156.
- PALMA, C.B.; INÁCIO, C.D. & JARENKOW, J.A. 2008. Florística e estrutura da sinúsia herbácea terrícola de uma floresta estacional de encosta no Parque Estadual de Itapuã, Viamão, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 6(3): 151-158.
- PEET, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 285-307.
- PEREIRA, O.J. & ARAÚJO, D.S.D. 2000. Análise florística das restingas dos Estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro. In: ESTEVES, F.A. & LACERDA, L.D. (eds.). *Ecologia de restingas e lagoas costeiras* Macaé, Rio de Janeiro, NUPEM/UFRJ. p. 25-30.
- PEREIRA, Z.V.; CARVALHO-OKANO, R.M. & GARCIA, F.C.P. 2006. Rubiaceae Juss. da Reserva Florestal Mata do Paraíso, Viçosa, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(1): 207-224.
- PIELOU, E.C. 1975. *Ecological diversity*. New York, John Wiley & Sons.
- PODANI, J. 2001. *SYN-TAX 2000: Computer programs for data analysis in ecology and systematics*. Budapest, Scientia Publishing.
- POULSEN, A.D. 1996a. The herbaceous ground flora of the Batu Apoi Forest Reserve, Brunei Darussalam. In: EDWARDS, D.S.; BOOTH, W.E. & CHOY, S.C. (eds.). *Tropical Rainforest Research – Current Issues Monographiae Botanicae*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, n. 74. p.43-57.
- POULSEN, A.D. 1996b. Species richness and density of ground herbs within a plot of lowland rainforest in northwest Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 12: 177-190.
- POULSEN, A.D. & BALSLEV, H. 1991. Abundance and cover of ground herbs in an Amazonian rainforest. *Journal of Vegetation Science* 2: 315-322.
- POULSEN, A.D. & NIELSEN, I.H. 1995. How many ferns are there in one hectare of tropical rain forest? *American Fern Journal* 85(1): 29-35.
- POULSEN, A.D. & PENDRY, C.A. 1995. Inventories of ground herbs at three altitudes on Bukit Belalong, Brunei, Borneo. *Biodiversity and Conservation* 4: 745-757.
- POULSEN, A.D. & TUOMISTO, H. 1996. Small-scale to continental distribution patterns of neotropical pteridophytes: the role of edaphic preferences. In: CAMUS, J.M.; GIBBY, M. & JOHNS, R.J. (eds.). *Pteridology in Perspective*. Kew, Royal Botanic Gardens. p. 551-561.
- PRYER, K.M.; SCHUETTPELZ, E.; WOLF, P.G.; SCHNEIDER, H.; SMITH, A.R. & CRANFILL, R. 2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany* 91: 1582-1598.
- RAMBO, B. 1950. A "Porta de Torres": estudo fitogeográfico. *Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues* 2(2): 9-20.
- RAMBO, B. 1951. A imigração da selva higrófila no Rio Grande do Sul. *Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues* (3): 55-91.
- RAMBO, B. 1961. Migration routes of the South Brazilian Rainforest. *Pesquisas, Botânica* (12): 5-54.
- RICE, E.L. & KELTING, R.W. 1955. The species-area curve. *Ecology* 36(1): 7-11.
- RICHARDS, P.W. 1936. Ecological observations on the rain forest of Mount Dulit, Sarawak. Part I. *Journal of Ecology* 24: 1-37.
- ROCHA, F. S. & WAECHTER, J.L. 2006. Sinopse das Orchidaceae terrestres ocorrentes no litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(1): 71-86.
- RODRIGUES, M.I. & FURLAN, A. 2002. Portulacaceae. In: WANDERLEY, M.G.L.; SHEPHERD, G.J.; & GIULIETTI, A.M. (Coords.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. São Paulo, FAPESP/RIMA, v.2. p. 261-268.

- ROSS, H.H. 1972. The origin of species diversity in ecological communities. *Taxon* 21(2/3): 253-259.
- ROSSI, L. 2005. Thymelaeaceae. In: WANDERLEY, M.G.L.; SHEPHERD, G.J.; MELHEM, T.S. & GIULIETTI, A.M. (Coords.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. São Paulo, FAPESP/RIMA, v.4, p. 343-349.
- SANTIAGO, A.C.P.; BARROS, I.C.L. & SYLVESTRE, L. S. 2004. Pteridófitas ocorrentes em três fragmentos florestais de um brejo de altitude (Bonito, Pernambuco, Brasil). *Acta Botanica Brasilica* 18(4): 781-792.
- SANTOS, A.C.C. & WINDISCH, P.G. 2008. Análise da pteridoflora da area de proteção ambiental do Morro da Borrússia (Osório-RS). *Pesquisas, Botânica* (59): 237-252.
- SCHMITT, J.L.; BUDKE, J.C. & WINDISCH, P.G. 2005. Aspectos florísticos e ecológicos de pteridófitas epífitas em cáudices de *Dicksonia sellowiana* Hook. (Pteridophyta, Dicksoniaceae), São Francisco de Paula, RS, Brasil. *Pesquisas, Botânica* (56): 161-172.
- SCHMITT, J.L.; FLECK, R.; BURMEISTER, E. L. & KIELING-RUBIO, M.A. 2006. Diversidade e formas biológicas de pteridófitas da Floresta Nacional de Canela, Rio Grande do Sul: contribuições para o plano de manejo. *Pesquisas, Botânica* (57): 275-288.
- SCHMITT, J.L. & GOETZ, M.N.B. 2010. Species richness of fern and lycophytes in a urban park in the Rio dos Sinos basin, Southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 70(4): 1161-1167.
- SCHMITT, J.L. & WINDISCH, P.G. 2005. Aspectos ecológicos de *Alsophila setosa* Kaulf. (Cyatheaceae, Pteridophyta) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(4): 859-865.
- SCHMITT, J.L. & WINDISCH, P.G. 2007. Estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporofítica de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae, Monilophyta) no sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21(3): 731-740.
- SCHMITT, J.L. & WINDISCH, P.G. 2010. Biodiversity and spatial distribution of epiphytic ferns on *Alsophila setosa* Kaulf. (Cyatheaceae) caudices in Rio Grande do Sul. *Brazilian Journal of Biology* 70(3): 521-528.
- SCHWARZBOLD, A. & SCHÄFFER, A. 1984. Gênese e morfologia das lagoas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. *Amazoniana* 9(1): 87-104.
- SCHWARTSBURD, P.B. & LABIAK, P.H. 2007. Pteridófitas do Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. *Hoehnea* 34(2): 159-209.
- SIEBEL, H.N. & BOUWMA, I.M. 1998. The occurrence of herbs and woody juveniles in a hardwood floodplain forest in relation to flooding and light. *Journal of Vegetation Science* 9: 623-630.
- SMITH, A.R.; PRYER, K.M.; SCHUETTPELZ, E.; KORALL, P.; SCHNEIDER, H. & WOLF, P. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55(3): 705-731.
- SOIL SURVEY STAFF. 1998. *Keys to Soil Taxonomy, 8th edition*. Washington, USDA.
- STEFFENS, C. & WINDISCH, P.G. 2007. Diversidade e formas de vida de pteridófitas no Morro da Harmonia em Teutônia-RS, Brasil. *Pesquisas, Botânica* (58): 375-382.
- STRECK, E.V., KÄMPF, N., DALMOLIN, R.S.D., KLAMT, E., NASCIMENTO, P.C., SCHNEIDER, P. 2002. *Solos do Rio Grande do Sul do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, Editora da UFRGS/EMATER-RS.
- SUGIYAMA, M. & SOARES, J.J. 2000. Estrutura de floresta baixa de restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. V *Simpósio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: conservação*. Vitória, ES. ACIESP, v. 109, n.3, p. 113-117.
- TOMAZELLI, L.J. & VILLWOCK, J.A. 2000. O cenozóico no Rio Grande do Sul: geologia da planície costeira. In: HOLZ, M. & DE ROS, L. F. (eds.). *Geologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, CIGO/UFRGS.
- TROPICOS. 2011. *Nomenclatural Database – Missouri Botanical Garden*. Disponível em <http://www.tropicos.org>. Acessado em Janeiro de 2011.
- TURNER, I.M., TAN, H.T.W. & CHUA, K.S. 1996. Relationships between herb layer and canopy composition in a tropical rain forest successional mosaic in Singapore. *Journal of Tropical Ecology* 12: 843-851.

- VILLWOCK, J.A., TOMAZELLI, L.J., LOSS, E.L., DEHNHARDT, E.A., HORN FILHO, N.O., BACHI, F.A. & DEHNHARDT, B.A. 1986. Geology of the Rio Grande do Sul Coastal Province. In: RABASSA, J. (ed.). *Quaternary of South America and Antartic Peninsula*. Rotterdam, A.A. Balkema. p.79-87.
- WAECHTER, J.L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Botânica* 33: 49-68.
- WAECHTER, J.L. 1990. Comunidades vegetais das restingas no Rio Grande do Sul. In: *II Simpósio sobre ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: estrutura, função e manejo*, Águas de Lindóia, SP. ACIESP, v. 71, n. 3. p. 228-248.
- WAECHTER, J.L., CESTARO, L.A., MIOTTO, S.T. 1984. Vegetation types in the Ecological Station of Aracuri, Esmeralda, Rio Grande do Sul, Brazil. *Phytocoenologia* 12(2/3): 261-269.
- WAECHTER, J.L., JARENKOW, J.A. 1998. Composição e estrutura do componente arbóreo nas matas turfosas do Taim, Rio Grande do Sul. *Biotemas* 11(1): 45-69.
- WAECHTER, J.L., MÜLLER, S.C., BREIER, T.B. & VENTURI, D. 2000. Estrutura do componente arbóreo em uma floresta subtropical da planície costeira interna. In: *V Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: conservação*, Vitória, ES. ACIESP, v. 109, n. 3. p. 92-112.
- WHITMORE, T.C., PERALTA, R. & BROWN, K. 1985. Total species count in a Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 1: 375-378.
- WHITTAKER, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21(1/2): 213-251.
- WINDISCH, P.G. 1992. *Pteridófitas da região norte-ocidental do estado de São Paulo: guia para estudo e excursões*. 2.ed. São José do Rio Preto, UNESP.
- WINDISCH, P.G., NERVO, M.H., SEIBERT, S. 2008. Crescimento perene em *Dicksonia sellowiana* Hook. (Monilophyta, Dicksoniaceae). *Pesquisas, Botânica* (59): 287-298.
- XAVIER, S.R.S. & BARROS, I.C.L. 2005. Pteridoflora e seus aspectos ecológicos ocorrentes no parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(4): 775-781.
- ZOETE, T. 2001. Variation in the vegetation of *Melaleuca quinquenervia* dominated forested wetlands of the Moreton region. *Plant Ecology* 152:29-57.

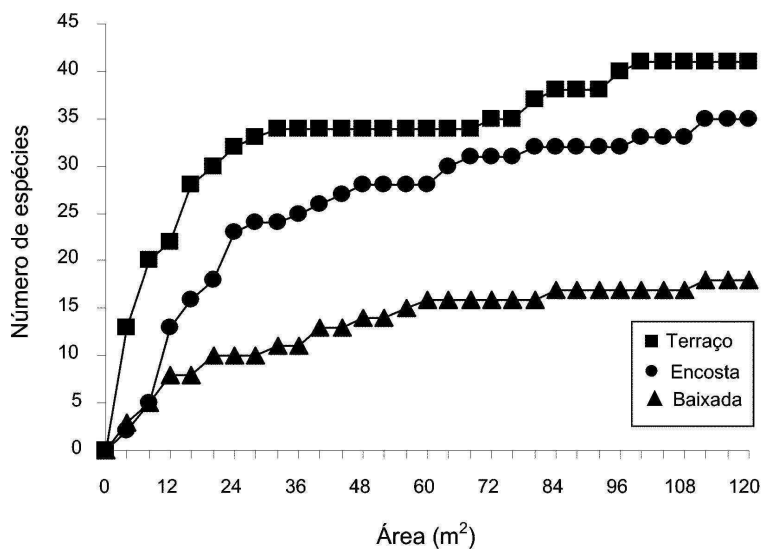


Figura 1: Curva espécies-área para o componente herbáceo-arbustivo nos ambientes estudados no Parque Nacional da Lagoa do Peixe.

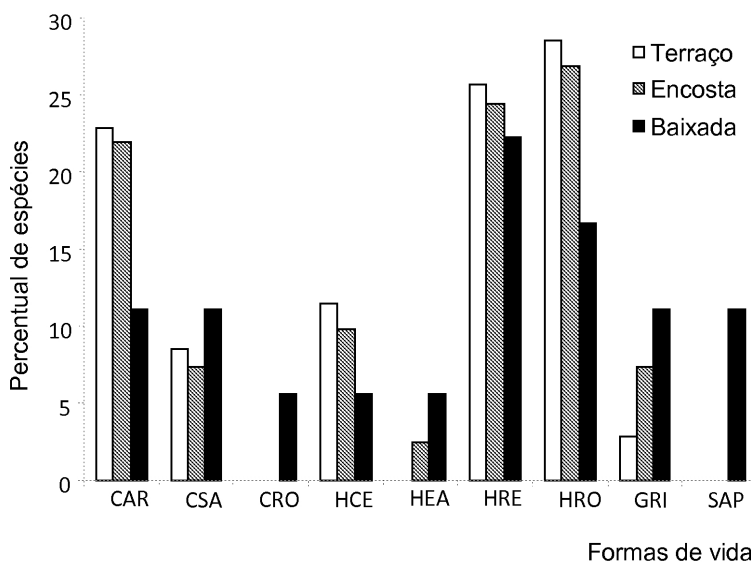


Figura 2: Percentual de espécies para cada forma de vida nos três ambientes estudados no Parque Nacional da Lagoa do Peixe: CAR - caméfitas arbustivas, CSA - caméfitas subarbustivas, CRO - caméfitas rosuladas, HCE - hemiptófitas cespitosas, HEA - hemiptófitas escaposas, HRE - hemiptófitas reptantes, HRO - hemiptófitas rosuladas, GRI - geófitas rizomatosas, SAP - saprófitas.

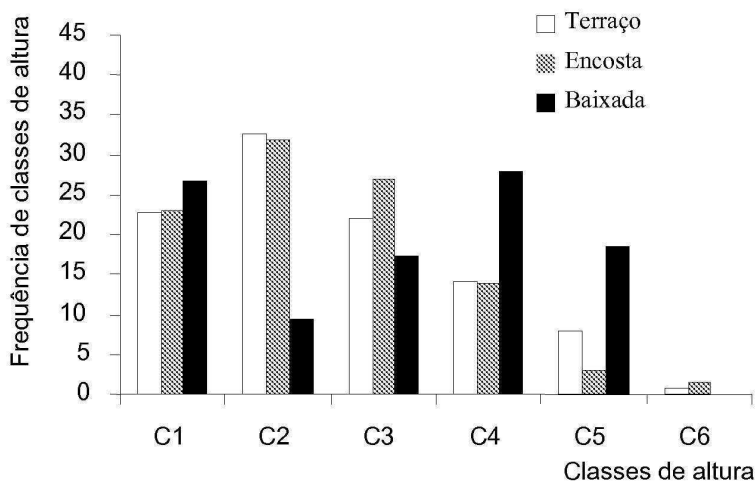


Figura 3: Frequência relativa das classes de alturas de espécies amostradas no Parque Nacional da Lagoa do Peixe: FR - frequência relativa de cada classe, CA - classes de alturas: C1 = 0-10 cm, C2 = 11-20 cm, C3 = 21-40 cm, C4 = 41-80 cm, C5 = 81-160 cm, C6 = 161-320 cm.

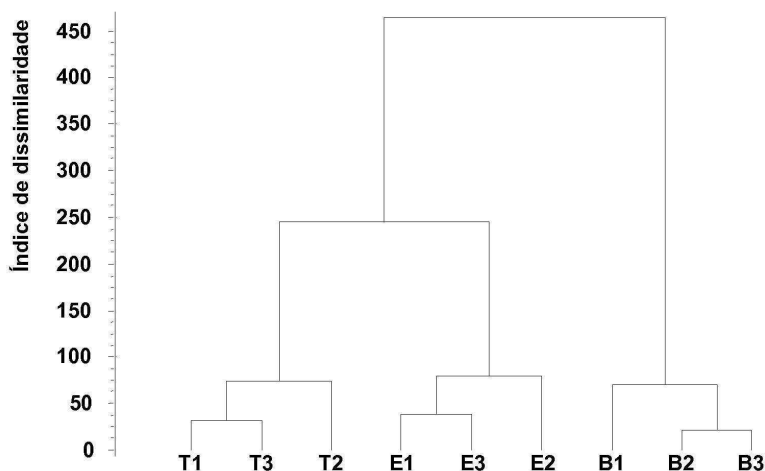


Figura 4: Comparação de nove transectos amostrados nas florestas estudadas no Parque Nacional da Lagoa do Peixe, aplicando distância euclidiana em dados padronizados e a soma de quadrados como técnica de agrupamento. Ambientes: terraço (T), encosta (E) e baixada (B).

Tabela 1. Famílias e espécies amostradas no Parque Nacional da Lagoa do Peixe: formas de vida, altura máxima na amostragem (cm) e número de coleta (R.A.Záchia). CAR: caméfito arbustiva; CSA: caméfito subarbustiva; CRO: caméfito rosulada; HRO: hemi criptófito rosulada; HRE: hemi criptófito reptante; HCE: hemi criptófito cespitosa; HEA: hemi criptófito escaposa; GRI: geófito rizomatosa; SAP: saprófito.

Família e espécie	Forma de vida	Altura máxima	Nº de Coleta
Acanthaceae			
<i>Justicia brasiliiana</i> Roth	CAR	170	5491
Annonaceae			
<i>Annona maritima</i> (Záchia) H.Rainer	CAR	25	-
Aspleniaceae			
<i>Asplenium sellowianum</i> C. Presl ex Hieron.	HRO	32	5503
<i>Asplenium serra</i> Langsd. & Fisch.	HRO	20	5604
Asteraceae			
<i>Chaptalia nutans</i> (L.) Pol.	HRO	26	5676
<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	HRO	49	5517
Blechnaceae			
<i>Blechnum australe</i> L. subsp. <i>auriculatum</i> (Cav.) de la Sota	HRO	62	5612
<i>Blechnum brasiliense</i> Desv.	CRO	147	5518
<i>Blechnum serrulatum</i> Rich.	GRI	9	5763
Bromeliaceae			
<i>Aechmea recurvata</i> (Klotzsch) L.B.Sm.	HRO	27	5694
<i>Bromelia antiacantha</i> Bertol.	HRO	180	5613
Burmanniaceae			
<i>Apteria aphylla</i> (Nutt.) Barnhart ex Small	SAP	10	5515
Commelinaceae			
<i>Gibasis geniculata</i> (Jacq.) Rohweder	HRE	65	5667
<i>Tradescantia fluminensis</i> Vell.	HRE	24	5501
Convolvulaceae			
<i>Dichondra sericea</i> Sw.	HRE	6	-
Cyperaceae			
<i>Carex sellowiana</i> Schltldl.	HCE	36	5697
<i>Cyperus tenuis</i> Sw.	HCE	50	5532
<i>Scleria latifolia</i> Sw.	HCE	64	5660
Dryopteridaceae			
<i>Rumohra adiantiformis</i> (G.Forst.) Ching	HRE	67	5722
Fabaceae			
<i>Calliandra tweediei</i> Benth.	CAR	154	5724
Gentianaceae			
<i>Voyria aphylla</i> (Jacq.) Pers.	SAP	10	5522
Hypoxidaceae			
<i>Hypoxis decumbens</i> L.	GRI	15	5762
Iridaceae			
<i>Neomarica candida</i> (Hassl.) Sprague	GRI	54	5668
Malvaceae			
<i>Pavonia fruticosa</i> (Mill.) Fawc. & Rendle	CSA	118	5524
<i>Pavonia horrida</i> Krapov.	CSA	62	5533
<i>Pavonia sepium</i> A.St.-Hil.	CSA	150	5534
<i>Triumfetta abutiloides</i> A.St.-Hil.	CAR	150	5615
<i>Triumfetta rhomboidea</i> Jacq.	CAR	190	5526
Melastomataceae			
<i>Leandra australis</i> (Cham.) Cogn.	CAR	42	-
Orchidaceae			
<i>Cyclopogon elatus</i> (Sw.) Schltr.	HRO	25	5688
<i>Cyclopogon dusenii</i> Schltr.	HRO	8	-
<i>Cyclopogon polyaden</i> (Vell.) F.S.Rocha & Waechter	HRO	38	5689

<i>Malaxis hysteronantha</i> (Link, Klotzsch & Otto) Garay &	HEA	14	5627
<i>Mesadenella cuspidata</i> (Lindl.) Garay	HRO	7	5498
<i>Psilochilus modestus</i> Barb.Rodr.	HRE	9	-
Oxalidaceae			
<i>Oxalis linarantha</i> Lourteig	GRI	28	5666
Phytolaccaceae			
<i>Rivina humilis</i> L.	CSA	30	5702
Piperaceae			
<i>Peperomia caulibarbis</i> Miq.	HRE	19	-
<i>Peperomia pereskifolia</i> (Jacq.) Kunth	HRE	38	5490
Plantaginaceae			
<i>Plantago australis</i> Lam.	HRO	17	5684
Poaceae			
<i>Ichnananthus pallens</i> (Sw.) Munro ex Benth.	HRE	21	5650
<i>Olyra fasciculata</i> Trin.	HCE	83	5663
<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P. Beauv.	HRE	49	5535
<i>Panicum glutinosum</i> Sw.	HCE	58	5648
<i>Parodiophyllochia ovulifera</i> (Trin.) Zuloaga & Morrone	HRE	12	5654
<i>Pseudechinolaena polystachya</i> (Kunth) Stapf	HRE	23	5741
Polypodiaceae			
<i>Campyloneurum nitidum</i> (Kaulf.) C.Presl	HRE	60	5687
<i>Pecluma paradiseae</i> (Langsd. & Fisch.) M.G.Price	HRE	42	5640
Pteridaceae			
<i>Adiantum raddianum</i> C.Presl	HRO	59	5644
<i>Doryopteris pedata</i> (L.) Fée	HRO	39	5530
Rubiaceae			
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.	CAR	50	-
<i>Coccocypselum lanceolatum</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	HRE	21	5744
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	CAR	168	5631
Solanaceae			
<i>Cestrum strigilatum</i> Ruiz & Pav.	CAR	192	5744
Talinaceae			
<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn.	HCE	25	5719
Thymelaeaceae			
<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	CAR	195	5700
Verbenaceae			
<i>Lantana montevidensis</i> (Spreng.) Briq.	CAR	23	5708
<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl	CAR	43	5706

Tabela 2: Parâmetros específicos nas florestas de restinga do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Terraço (T): frequência = Fr, cobertura = Co, índice de valor de importância = IVI. Totais calculados: $\sum FrT = 264$; $\sum CoT = 344$.

Espécies do terraço	FrT	CoT	IVI
<i>Bromelia antiacantha</i>	14	53	10,36
<i>Oxalis linarantha</i>	22	33	8,96
<i>Oplismenus hirtellus</i>	25	26	8,51
<i>Carex sellowiana</i>	23	24	7,84
<i>Panicum glutinosum</i>	15	31	7,35
<i>Pavonia horrida</i>	18	18	6,03
<i>Psychotria carthagenensis</i>	17	17	5,69
<i>Pseudechinolaena polystachya</i>	16	16	5,36
<i>Pavonia sepium</i>	15	15	5,02
<i>Peperomia caulibarbis</i>	15	15	5,02
<i>Calliandra tweediei</i>	10	16	4,22
<i>Chaptalia nutans</i>	12	12	4,02
<i>Peperomia pereskiiifolia</i>	11	11	3,68
<i>Olyra fasciculata</i>	8	11	3,11
<i>Cyclopogon polyaden</i>	5	5	1,67
<i>Chiococca alba</i>	4	4	1,34
<i>Cyclopogon elatus</i>	4	4	1,34
<i>Cyperus tenuis</i>	3	4	1,15
<i>Cestrum strigilatum</i>	3	3	1,00
<i>Doryopteris pedata</i>	3	3	1,00
<i>Ichnanthus pallens</i>	3	3	1,00
<i>Mesadenella cuspidata</i>	3	3	1,00
<i>Triumfetta rhomboidea</i>	2	4	0,96
<i>Elephantopus mollis</i>	2	2	0,67
<i>Asplenium sellowianum</i>	1	1	0,33
<i>Blechnum australe</i> subsp. <i>auriculatum</i>	1	1	0,33
<i>Cyclopogon dusenii</i>	1	1	0,33
<i>Daphnopsis racemosa</i>	1	1	0,33
<i>Dichondra sericea</i>	1	1	0,33
<i>Gibasis geniculata</i>	1	1	0,33
<i>Lantana montevidensis</i>	1	1	0,33
<i>Parodiophyllochloa ovulifera</i>	1	1	0,33
<i>Rivina humilis</i>	1	1	0,33
<i>Annona maritima</i>	1	1	0,33
<i>Tradescantia fluminensis</i>	1	1	0,33

Tabela 3: Parâmetros específicos nas florestas de restinga do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Encosta (E): frequência = Fr, cobertura = Co, índice de valor de importância = IVI. Totais calculados: $\sum FrE = 367$; $\sum CoE = 425$.

Espécies da encosta	FrE	CoE	IVI
<i>Pseudechinolaena polystachya</i>	28	31	7,46
<i>Carex sellowiana</i>	27	27	6,85
<i>Blechnum australe</i> subsp. <i>auriculatum</i>	26	27	6,72
<i>Adiantum raddianum</i>	21	31	6,51
<i>Bromelia antiacantha</i>	14	37	6,26
<i>Peperomia pereskiaifolia</i>	24	24	6,09
<i>Oplismenus hirtellus</i>	21	23	5,57
<i>Chaptalia nutans</i>	21	21	5,33
<i>Psychotria carthagenensis</i>	19	20	4,94
<i>Oxalis linarantha</i>	15	24	4,87
<i>Campyloneurum nitidum</i>	13	20	4,12
<i>Tradescantia fluminensis</i>	16	16	4,06
<i>Gibasis geniculata</i>	15	15	3,81
<i>Panicum glutinosum</i>	14	15	3,67
<i>Peperomia caulibarbis</i>	11	11	2,79
<i>Asplenium sellowianum</i>	10	10	2,54
<i>Doryopteris pedata</i>	9	9	2,28
<i>Pavonia sepium</i>	8	8	2,03
<i>Chiococca alba</i>	6	6	1,52
<i>Ichnanthus pallens</i>	5	5	1,27
<i>Rumohra adiantiformis</i>	4	5	1,13
<i>Cyperus tenuis</i>	3	3	0,76
<i>Daphnopsis racemosa</i>	3	3	0,76
<i>Justicia brasiliana</i>	3	3	0,76
<i>Mesadenella cuspidata</i>	3	3	0,76
<i>Pavonia horrida</i>	3	3	0,76
<i>Rivina humilis</i>	3	3	0,76
<i>Triumfetta rhomboidea</i>	3	3	0,76
<i>Cestrum strigilatum</i>	2	2	0,51
<i>Cyclopogon polyaden</i>	2	2	0,51
<i>Olyra fasciculata</i>	2	2	0,51
<i>Plantago australis</i>	2	2	0,51
<i>Stachytarpheta cayennensis</i>	2	2	0,51
<i>Triumfetta abutiloides</i>	2	2	0,51
<i>Aechmea recurvata</i>	1	1	0,25
<i>Coccocypselum lanceolatum</i>	1	1	0,25
<i>Cyclopogon elatus</i>	1	1	0,25
<i>Hypoxis decumbens</i>	1	1	0,25
<i>Lantana montevidensis</i>	1	1	0,25
<i>Neomarica candida</i>	1	1	0,25
<i>Talinum paniculatum</i>	1	1	0,25

Tabela 4: Parâmetros específicos nas florestas de restinga do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Baixada (B): frequência = Fr, cobertura = Co, índice de valor de importância = IVI). Totais calculados: $\sum FrB = 7$; $\sum CoB = 135$.

Espécies da depressão	FrB	CoB	IVI
<i>Blechnum brasiliense</i>	26	81	47,33
<i>Apteris aphylla</i>	9	13	10,81
<i>Psychotria carthagenensis</i>	9	10	9,70
<i>Cyclopogon polyaden</i>	9	9	9,33
<i>Neomarica candida</i>	6	6	6,22
<i>Pavonia fruticosa</i>	2	2	2,07
<i>Pecluma paradiseae</i>	2	2	2,07
<i>Rumohra adiantiformis</i>	2	2	2,07
<i>Asplenium serra</i>	1	1	1,04
<i>Blechnum serrulatum</i>	1	1	1,04
<i>Campyloneurum nitidum</i>	1	1	1,04
<i>Leandra australis</i>	1	1	1,04
<i>Malaxis histionantha</i>	1	1	1,04
<i>Mesadenella cuspidata</i>	1	1	1,04
<i>Pavonia horrida</i>	1	1	1,04
<i>Psilochilus modestus</i>	1	1	1,04
<i>Scleria latifolia</i>	1	1	1,04
<i>Voyria aphylla</i>	1	1	1,04

Tabela 5: Parâmetros dos solos nos três tipos de florestas do Parque Nacional da Lagoa do Peixe.

	Terraço		Encosta		Baixada	
Profundidade (cm)	0-20	20-40	0-20	20-40	0-20	20-40
argila (%)	8,0	7,0	8,0	8,0	29,0	26,0
pH (H ₂ O)	6,1	6,1	5,9	5,5	4,8	4,8
índice SMP	6,9	7,0	6,7	6,5	4,9	5,1
P (mgL-1)	16,0	21,0	13,0	6,9	35,0	19,0
K (mgL-1)	73,0	76,0	118,0	86,0	172,0	118,0
matéria orgânica (%)	2,5	1,3	3,7	1,9	11,0	77,0
Al trocável (cmolcL-1)	0	0	0	0	1,0	0,7
Ca trocável (cmolcL-1)	4,5	2,3	3,4	2,0	4,7	3,9
Mg trocável (cmolcL-1)	1,0	0,7	1,6	1,2	3,9	3,1
Al + H (cmolcL-1)	1,6	1,4	1,9	2,3	9,6	8,0
CTC (cmolcL-1)	7,3	4,6	7,2	5,7	18,7	15,3
% CTC sat. de bases	78,0	69,0	74,0	60,0	48,0	48,0
% CTC sat. de Al	0	0	0	0	5,4	4,6
balanço Ca/Mg	4,5	3,3	2,1	1,7	1,2	1,3
balanço Ca/K	24,0	12,0	11,0	9,0	11,0	13,0
balanço Mg/K	5,0	3,6	5,0	5,0	9,0	10,0