



VARIAÇÃO DO TIPO DE HÁBITO NA COMUNIDADE DE SAMAMBAIAS E LICÓFITAS AO LONGO DO GRADIENTE ALTITUDINAL DA SERRA DO MAR PARANAENSE. PARANÁ, BRASIL.

Paciencia, Mateus Luís Barradas

Labiak, Paulo Henrique; Prado, Jefferson

Herbário UNIP - Universidade Paulista, Av. Paulista, 900 1o. andar, CEP 01310 - 100, Bela Vista, São Paulo, SP. (matinas@unip.br); Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Centro Politécnico - Caixa Postal 19031 CEP 81531 - 990, Curitiba, PR; Instituto de Botânica de São Paulo, Divisão de Fitotaxonomia - Caixa - Postal 3005 CEP 04301 - 902, São Paulo, SP.

INTRODUÇÃO

Estima-se que existam pouco mais de 11.000 espécies de samambaias e licófitas em todo o mundo, distribuídas em pelo menos 400 gêneros (Kenrick & Crane 1997; Smith *et al.*, 2006). Tais grupos, conhecidos conjuntamente há até pouco tempo como “pteridófitas”, em seu senso mais abrangente e parafilético, chegam a constituir cerca de 5% da riqueza específica das florestas neotropicais (Poulsen & Nielsen 1995), podendo chegar a quase 15% em algumas localidades (Paciencia 2008a).

São plantas que ocorrem em uma ampla gama de ambientes, distribuindo-se do Equador aos Pólos, desde regiões semidesérticas até próximo à linha de costa (incluindo - se manguezais e costões rochosos da zona de maré), tanto em baixas como em altas altitudes (Tryon & Tryon 1982).

É de se esperar, portanto, que estes grupos apresentem uma gama também ampla de formas estruturais de vida, que representariam adaptações em potencial das espécies para a sobrevivência em uma grande variedade de ambientes. Somente se for considerado o aspecto, ou hábito, das plantas podem ser observadas formas terrestres, trepadeiras, epífitas, hemiepífitas, rupícolas, xerófitas, pumicícolas, halófitas, aquáticas, flutuantes e arborescentes (Page 1979; Tryon 1989).

Até mesmo dentro de uma única espécie é possível observar-se a presença de um ou mais tipos estruturais de esporófito e de hábito, dependendo do ambiente em que ela vive (Moran 1987; Watkins *et al.*, 2006). Isto é freqüentemente interpretado como uma maneira de maximizar o aproveitamento dos recursos na maior amplitude de ocorrência o possível (Wang *et al.*, 2002; Watkins *et al.*, 2006). De certo modo, essa plasticidade morfológica deve permitir ao grupo desempenhar um importante papel ecológico na vegetação local e regional, contribuindo para o incremento da diversidade (Paciencia 2008a).

Os tipos de hábito (ou “formas de vida”) das samambaias e licófitas variam em abundância e riqueza ao longo de gradientes ambientais, principalmente em sistemas altitudinais (Watkins *et al.*, 2006). Esse fenômeno já é conhecido há pelo menos quarenta anos para as pteridófitas, quando Tryon (1964) propôs uma classificação de fitocenoses baseada na proporção das diferentes formas de vida dessas plantas, em função do aumento da altitude em zonas montanhosas e das variações microclimáticas em escala vertical na floresta. Desde então, vários trabalhos já consideraram as relações entre a altitude e a ocorrência de diferentes formas de vida das samambaias e licófitas em sistemas florestais (Lieberman *et al.*, 1996; Hemp 2001; Kessler 2001; Wang *et al.*, 2002; Watkins *et al.*, 2006), mas até o momento poucos estudos foram feitos no Brasil, a este sentido (vide revisão em Paciencia 2008a).

Dessa forma, o presente estudo visa verificar como variam a abundância e a riqueza das formas de vida e a especificidade de hábito, na assembléia de samambaias e licófitas florestais existente ao longo do gradiente altitudinal da vertente leste da Serra do Mar paranaense, para que se possa estabelecer ou não a presença de um padrão associado.

OBJETIVOS

O presente trabalho visa verificar como variam as guildas de tipo de hábito (ou “formas de vida”) das samambaias e licófitas ao longo de um gradiente de altitude, na Serra do Mar do estado do Paraná, Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram amostradas todas as samambaias e licófitas (i.e., pteridófitas) existentes a até 2 m de altura em relação ao chão, em 30 parcelas de 10x60 m², distribuídas em três

montanhas da Serra do Mar paranaense: Serra da Graciosa (altitude máx. 1.507 m.s.n.m.), Maciço Marumbi (1.539 m.s.n.m.) e Serra da Prata (1.497 m.s.n.m.).

Tais montanhas distam, no máximo, 40 km entre si (Prata e Graciosa) e, no mínimo, 14 km (Marumbi e Graciosa). Apesar de compartilharem diversos atributos ambientais, como embasamento geológico, clima, composição e complexidade da paisagem, os três complexos montanhosos acabam diferindo quanto a algumas características locais, entre as quais a textura e a química do solo. Por exemplo, enquanto a Serra da Prata é detentora de solos mais siltíticos e mais ricos em areia fina do que as outras duas montanhas estudadas (segundo uma análise de amplitude de variação efetuada para os três complexos montanhosos; $p = 0,026$ e $p = 0,016$), a Graciosa e o Marumbi apresentam maiores teores de areia grossa, principalmente nas cotas mais altas ($p = 0,002$).

Em cada montanha foram estabelecidas 10 parcelas, a cada 200 metros em altitude, aproximadamente, conferindo um gradiente de cerca de 1.500 m.s.n.m. As classes de altitude usadas nas amostragens, ao longo de cada montanha, podem ser assim definidas: 0 - 10; 10 - 200; 200 - 400; 400 - 600; 600 - 800; 800 - 1.000; 1.000 - 1.200; 1.200 - 1.400; 1.400 - 1.500-m.s.n.m. Apenas para a primeira classe de altitude, de 0 a 10m.s.n.m., estabeleceu-se duas parcelas em cada montanha, referentes aos dois tipos fisionômicos presentes na área: restinga arbustiva, ou restinga baixa (próximo à linha de costa) e restinga arbórea, ou restinga alta (afastado até 17 km da linha de costa).

As samambaias e as licófitas foram classificadas em seis guildas de “formas de vida” (i.e., tipo de hábito), correspondendo aos tipos encontrados na área de estudo: epífitas de sub-bosque, hemiepífitas, ervas terrestres, ervas rupícolas, arborescentes e escandentes. Espécies que crescem com mais de um tipo de hábito foram incluídas em todas as categorias observadas para as mesmas.

Análises de regressão livre foram usadas para verificar a variação da riqueza específica, segundo ajustes das curvas a modelos pré-estabelecidos (SPSS).

Já modelos de regressão linear foram utilizados para verificar a variação da abundância de cada guilda, em escala regional (todas as montanhas em conjunto) e em escala local (cada montanha separadamente). Para tanto, testou-se inicialmente a presença de normalidade nos dados e a dispersão dos resíduos, baseando-se no fator *sigma* (Statística 6.0). Assim, foram desconsideradas as parcelas que representassem discrepâncias extremas no conjunto de dados (“*outliers*”), podendo levar a conclusões errôneas (Zar 1999). Os *outliers* foram excluídos após uma análise dos resíduos da regressão com todas as parcelas ($n = 30$), para cada forma de vida. Tal análise se baseou no valor de *sigma*, ou o desvio-padrão dos resíduos totais; todos os valores de resíduos padronizados que eram, em módulo, duas vezes maiores que o limite de *sigma* (\pm), foram considerados *outliers* (Zar 1999) e, assim, retirados da análise.

RESULTADOS

Ao todo, foram inventariados 20.663 indivíduos de pteridófitas, pertencentes a 166 espécies (61 gêneros e 21

famílias; *sensu* Smith *et al.*, 2006). As famílias mais ricas foram Polypodiaceae (31 espécies, sendo 12 “gramitidóides”), seguida por Dryopteridaceae (26 spp.), Hymenophyllaceae (22 spp.), Aspleniaceae (17 spp.) e Pteridaceae (15 spp.). Todas as outras apresentaram um número inferior a 10 espécies, destacando-se Anemiaceae, Tectariaceae, Lygodiaceae, Saccolomataceae e Osmundaceae, com apenas uma espécie presente na área de estudo.

Três das cinco famílias mais ricas também foram aquelas que apresentaram maior abundância na área de estudo: Hymenophyllaceae, com 5.666 indivíduos (27,5% do total); Dryopteridaceae, com 5.218 (25,3%) e Polypodiaceae, com 4.576 (22,2%). De todas as famílias representadas por menos de 10 espécies, nenhuma figurou entre as mais abundantes da comunidade como um todo, denotando que a mesma é altamente diversa.

Com relação ao tipo de hábito (ou, “formas de vida”), a guilda das epífitas foi a mais abundante e mais rica em espécies (10.195 indivíduos, ou 49,4% do total; 101 espécies), seguindo-se das ervas terrestres (8.066 - 39,09%; 98 spp.), rupícolas (1.365 - 6,62%; 55 spp.), arborescentes (498 - 2,41%; 7 spp.), hemiepífitas (492 - 2,38%; 5 spp.) e escandentes (17 - <0,1%; 2 spp.). Epífitas e ervas terrestres foram as únicas guildas a ocorrer ao longo de todo o gradiente, em pelo menos uma das três montanhas estudadas. Tal situação reflete a capacidade que representantes dessa guilda têm em ocupar os mais heterogêneos sistemas, em diversas localidades e paisagens do globo, assim como já fora verificado por outros autores (Kessler 2001, Wang *et al.*, 2002, Watkins *et al.*, 2006).

A abundância das samambaias e licófitas variou de maneira distinta para cada guilda, ao longo do gradiente de altitude. Considerando-se uma escala regional (as três serras em conjunto), nas cotas mais elevadas da Serra do Mar paranaense existe um maior número absoluto de pteridófitas florestais epífitas ($R = 0,52$; $R^2 = 0,27$; $p < 0,005$), enquanto que, concomitantemente, há um menor número de herbáceas terrestres ($R = -0,47$; $R^2 = 0,22$; $p < 0,01$), de arborescentes ($R = -0,42$; $R^2 = 0,17$; $p < 0,05$) e de hemiepífitas ($R = -0,39$; $R^2 = 0,15$; $p < 0,05$).

Infere-se aqui, que estas diferenças de padrões de abundância podem estar associadas ao modo e à eficiência de dispersão. Espécies epífitas tendem a ocorrer em maior abundância em ambientes mais extremos, fazendo com que este grupo seja potencialmente mais flexível em suas habilidades de sobreviver em ambientes submetidos a variações mais amplas (Moran *et al.*, 2003). Conseqüentemente, são espécies capazes de utilizar uma gama ampla de habitats e, assim, podem apresentar maior amplitude de distribuição (Watkins *et al.*, 2006).

A abundância de rupícolas, por sua vez, não se mostrou diferente ao longo do gradiente ($R^2 = 0,07$; $p = 0,18$). Para espécies escandentes não se efetuou análise, devido à baixa riqueza e abundância verificada (apenas duas espécies e 17 indivíduos no total).

Já em escala local, ao se tratar as três serras separadamente, os resultados divergiram quanto à análise em escala regional. A abundância de epífitas esteve positivamente correlacionada com o gradiente de altitude na Serra da Graciosa ($R = 0,67$; $R^2 = 0,45$; $p < 0,05$) e na Serra da Prata (R

= 0,68; $R2 = 0,46$; $p < 0,05$), mas não no Maciço Marumbi ($R2 = 0,02$; $p > 0,70$). Por outro lado, a abundância de ervas terrestres diminuiu com o aumento da altitude no Marumbi ($R = - 0,67$; $R2 = 0,45$; $p < 0,05$) e na Prata ($R = - 0,68$; $R2 = 0,46$; $p < 0,05$), mas não na Graciosa ($R2 = 0,19$; $p > 0,20$). Por fim, a abundância de rupícolas esteve correlacionada positivamente com a altitude somente no Marumbi ($R = 0,67$; $R2 = 0,45$; $p < 0,05$). A abundância de outras formas de vida não mostrou variação ao longo do gradiente de nenhuma das montanhas estudadas, separadamente.

Tais resultados indicam que deva existir um efeito da heterogeneidade regional sobre a comunidade de pteridófitas, além do próprio efeito da altitude e, dependendo do local amostrado, diferentes formas de vida podem ser predominantes na assembléia de espécies.

Com relação ao número de espécies, também se verificou um padrão de variação distinto ao longo do gradiente, de acordo com a guilda considerada. Epífitas e ervas terrestres apresentaram um padrão unimodal parabólico de variação da riqueza específica, atingindo picos de riqueza entre as cotas de altitude 800 - 1.000 m.s.n.m. Tal padrão fora o mesmo descrito para toda a assembléia independentemente da guilda (Paciencia 2008b), o que possivelmente esteja refletindo um efeito de domínio central-MDE, com um maior número de espécies concentrado em porções intermediárias do gradiente, a aproximadamente 800 m.s.n.m.

O padrão unimodal também foi observado para hemiepífitas e para samambaias arborescentes, mas com tendência de picos de riqueza a cotas inferiores do gradiente (400 - 600 m.s.n.m. e 50 - 200 m.s.n.m., respectivamente). Nenhum padrão foi identificado para a guilda das escandentes, uma vez que o número de espécies foi muito baixo. Por fim, rupícolas apresentaram um padrão bimodal, com picos de riqueza entre 800 - 1.000 m.s.n.m. e entre 1.400 - 1.500 m.s.n.m., o que deve estar associado ao relevo mais acidentado a estas cotas de altitude, nas três montanhas.

Em todas as análises efetuadas para a compreensão da variação das guildas ao longo do gradiente altitudinal, assumiu - se, *a priori*, que as espécies podiam apresentar mais do que um tipo de hábito, ou forma de vida.

Assim, com relação a esta especificidade, observou - se que 88 espécies (53%) apresentaram um só tipo de hábito, das quais 44 são epífitas, 34 são ervas terrestres, sete são arborescentes, duas rupícolas (*Elaphoglossum didymoglossoides* C.Ch. e *Grammitis fluminensis* Fée) e apenas uma escandente (*Salpichlaena volubilis* J.Sm.)-para acesso à lista completa de espécies, ver Paciencia (2008).

Conforme o esperado, o hábito arborescente foi o único a ocorrer em caráter exclusivo entre as espécies, uma vez que espécies arborescentes dificilmente conseguem atingir o estágio adulto sobre um substrato diferente do chão da floresta (Schmitt & Windisch 2006). Por outro lado, o hábito hemiepífito não fora representado com exclusividade por nenhuma espécie que o apresentou, o que pode ser entendido pelo fato de os esporófitos das espécies hemiepífitas possuírem dois tipos de modo de vida: um fixado ao solo e outro fixado ao forófito. Outras 55 espécies (33%) foram encontradas com dois tipos de hábitos e 22 (13%) com três tipos de hábitos. Apenas *Blechnum binervatum* (Poir)

C.V.Morton & Lellinger fora encontrada com quatro tipos de hábito-epífito, hemiepífito, rupícola e terrestre.

A maior sobreposição de hábitos aconteceu entre epífitas e ervas terrestres (22 spp. - 13,25% do total), seguida pela sobreposição entre epífitas/ervas terrestres/rupícolas (20 spp., 12%), ervas terrestres/rupícolas (17 spp., 10,25%) e epífitas/rupícolas (15 spp., 9%). A recorrente sobreposição de hábitos entre epífitas/ervas terrestres não é um atributo exclusivo da comunidade da Serra do Mar paranaense. Watkins *et al.*, (2006), ao estudarem a distribuição das formas de vida de pteridófitas em um gradiente de altitude na Costa Rica, obtiveram baixos valores gerais de sobreposição de hábitos (cerca de 30% da comunidade), sendo que a sobreposição entre epífitas sub - bosque/ervas terrestres foi de 12%, um valor muito próximo ao encontrado pelo presente trabalho.

A sobreposição de hábitos em espécies de pteridófitas em florestas do Neotrópico é um evento comum e relativamente bem documentado, sendo que diversos autores já reportaram esta característica em seus levantamentos, independentemente do tipo de floresta (Kornas 1977; Tuomisto & Poulsen 1996; Dittrich *et al.*, , 2005; Watkins *et al.*, , 2006).

Contudo, a porcentagem de sobreposição é limitada, seja ela qual for. Em geral, espécies com apenas um tipo de hábito tendem a prevalecer na comunidade (Kornas 1977) e espécies que apresentam mais de um tipo de hábito dificilmente ultrapassam 20 - 30% do montante total. No presente estudo, esta porcentagem chegou a 47%, o que pode ser explicado, provavelmente, por fenômenos relacionados à competição intraespecífica.

CONCLUSÃO

A comunidade de samambaias e licófitas presente na Serra do Mar paranaense mostrou - se uma típica comunidade florestal tropical desses grupos, em que se destacam elementos das famílias Polypodiaceae *s.l.*, Dryopteridaceae *s.l.* e Hymenophyllaceae, tanto em número de espécies quanto em abundância total. No entanto, esta aparente “dominância” ao nível de família não deve ser interpretada como dominância efetiva na comunidade, uma vez que não há espécies verdadeiramente dominantes na assembléia; pelo contrário, há um número equável de indivíduos por espécie na comunidade como um todo.

Entre as guildas de tipo de hábito, destaque para as epífitas e ervas terrestres, que se mostraram amplamente recorrentes por todo o gradiente de altitude, mas apresentando tendências opostas de ocorrência: enquanto epífitas tenderam a ocupar trechos mais elevados do gradiente, ervas terrestres tenderam a ocupar as porções mais baixas.

Espécies pertencentes a estas guildas também foram aquelas que se mostraram com mais de um tipo de hábito, evidenciando que a sobreposição de diferentes hábitos em uma mesma espécie parece ser um atributo importante dentro da assembléia regional, a julgar pela sua grande incidência. Entretanto, não se sabe ao certo o quanto da tendência a ocupar apenas um determinado nicho é válido para os casos referentes ao tipo de hábito da planta. O que parece ser verificar para as samambaias e licófitas é uma considerável

porcentagem de sobreposição de tipos de hábito em uma mesma espécie, em dada comunidade. Possivelmente, esta “plasticidade morfológica” é relacionada à grande adaptabilidade de determinadas espécies às variações ambientais, mesmo que em uma pequena escala espacial, o que poderia representar um mecanismo para estabelecer populações em ambientes sob forte pressão de seleção competitiva.

Seja como for, os resultados do presente trabalho, quando comparados a outros obtidos em situações similares, demonstram que ainda não se tem um padrão universal para a variação das guildas de tipo de hábito de samambaias e licófitas em gradientes de altitude. Esta situação pode estar relacionada a eventos determinísticos, mas, no entanto, há também um forte componente estocástico presente, como os fenômenos relacionados ao efeito do domínio central.

REFERÊNCIAS

- Dittrich V.A.O., Waechter J.L., Salino A. Species richness of pteridophytes in a montane Atlantic rain forest plot of Southern Brazil. *Acta Botanica Brasílica*, 19(3): 519 - 525, 2005.
- Hemp, A. Ecology of the Pteridophytes on the Southern Slopes of Mt. Kilimanjaro. Part I: Altitudinal distribution. *Plant Ecology*, 159: 211 - 239, 2001.
- Kenrick, P. & Crane, P.R. *The origin and early diversification of land plants: a cladistic study*. Smithsonian Press, Washington, D.C. EUA, 1997, 441p.
- Kessler, M. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation*, 10: 1897 - 1921, 2001.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. & Hartshorn, G.S. Tropical forest structure and composition on a large - scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 84: 137 - 152, 1996.
- Moran, R.C. Monograph of the Neotropical fern genus *Polybotrya* (Dryopteridaceae). *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 34: 1 - 138, 1987.
- Moran, R.C., Klimas, S., Carlsen, M. Low - trunk epiphytic ferns on tree ferns versus angiosperms in Costa Rica. *Biotropica*, 35(1): 48 - 56, 2003.
- Paciencia, M.L.B. Diversidade de pteridófitas em gradientes de altitude na Mata Atlântica do Estado do Paraná, Brasil. Instituto de Biociências, São Paulo, SP, USP. 2008a, 225p.
- Paciencia, M.L.B. Diversidade de pteridófitas em gradientes ambientais-o exemplo da Serra do Mar do Estado do Paraná. Anais do 59^o Congresso Nacional de Botânica, Natal, RN. 2008b, p.336 - 338.
- Page, C. N. Experimental Aspects of Fern Ecology. In: Dyer, A.F. (ed.). *The Experimental Biology of Ferns*. Academic Press, London, 1979, p.551 - 589.
- Poulsen, A.D. & Nielsen, I.H. How many ferns are there in one hectare of Tropical Rain Forest? *American Fern Journal*, 85(1): 29 - 35, 1995.
- Schmitt, J.L. & Windisch, P.G. Growth rates and age estimates of *Alsophila setosa* Kaulf. in Southern Brazil. *American Fern Journal*, 69: 103 - 111, 2006.
- Smith, A.R., Pryer, K.M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H. & Wolf, P.G. A classification for extant ferns. *Taxon*, 55(3): 705 - 731, 2006.
- Tryon, R. M. Evolution in the leaf of living ferns. *Memoirs of the Torrey Botanical Club*, 21:73-85, 1964.
- Tryon, R.M. & Tryon, A.F. *Ferns and allied plants, with special reference to tropical America*. Springer - Verlag, New York, NY, 1982, 857p.
- Tryon, R.M. Pteridophytes. In: Lieth, H.; Werger, M.J.A. (eds.) *Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies. Ecosystems of the World V.14b*. Elsevier, Amsterdam, 1989, p.327 - 338.
- Tuomisto, H. & Poulsen, A.D. Influence of edaphic specialization on pteridophyte Distribution in Neotropical Rain Forests. *Journal of Biogeography*, 23: 283 - 293, 1996.
- Wang, G., Zhou, G., Yang, L., Li, Z. Distribution, species diversity and life - form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology*, 165: 169 - 181, 2002.
- Watkins Jr., J.E., Cardelús, C., Colwell, R.K., Moran, R.C. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany*, 93(1): 73-83. 2006.
- Zar, J.H. *Biostatistical Analysis*. 4th ed., Prantice - Hall Inc., New Jersey, 1999, 663p.+212ap.