

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

Dissertação de Mestrado

**Diversidade e abundância de hemiepífitos em um gradiente altitudinal  
na Floresta Atlântica no sul do Brasil**

**Mestrando:** Rodrigo Leonel Lozano Orihuela

**Orientador:** Prof. Dr. Jorge Luiz Waechter

Porto Alegre, fevereiro de 2010

**DIVERSIDADE E ABUNDÂNCIA DE HEMIEPÍFITOS EM UM  
GRADIENTE ALTITUDINAL NA FLORESTA ATLÂNTICA NO  
SUL DO BRASIL**

**RODRIGO LEONEL LOZANO ORIHUELA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como um dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Botânica

Orientador: Prof. Dr. Jorge Luiz Waechter (UFRGS)

## **Agradecimentos**

Primeiramente, gostaria de agradecer a minha família, em especial aos meus pais, por todo o carinho e por terem sempre me apoiado em todas as minhas decisões e pela confiança que sempre tiveram em mim. Em especial a quando me apoiaram na decisão de vir morar em Porto Alegre, a 1200 quilômetros da cidade natal, lá se vão oito anos.

Gostaria de agradecer ao meu orientador Jorge L. Waechter pela orientação que se estende desde a graduação, muito obrigado por todos os ensinamentos e pela confiança depositada em mim para conduzir este trabalho.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Botânica pelos ensinamentos e incentivo, em especial ao Prof. Dr. João André Jarenkow pelo apoio às idéias e eventos propostos pelos alunos do laboratório.

Ao CNPq pela bolsa de mestrado e pelos recursos disponibilizados via projeto 470361/2008-5 aprovado no edital Universal, sem os quais, este trabalho não poderia ter sido realizado.

Ao meu colega, de quase todos os campos deste trabalho, Martin Molz, por ter proposto a idéia de trabalhar com gradiente altitudinal e ter agilizado as nossas saídas seja combinando o lugar para ficarmos, organizando os mantimentos necessários ou por ter cozinhado com muita qualidade os jantares (apesar do cardápio sempre vegetariano hehehe).

Gostaria de finalizar agradecendo a todos os amigos e colegas dos Laboratórios de Fitoecologia e Fitogeografia, que são muito importantes nesta minha jornada acadêmica: Ernestino Guarino, Eduardo Giehl, Guilherme Ceolin, Jaqueline Durigon, Jair Kray, Fernando Rocha, Guilherme Seger, Pedro Vieira, Greta Detke, Fernanda Bresciani e Stephanie Weege. Em especial aos amigos Ernesto Guarino e Eduardo Giehl que foram muito importantes para mim na construção de uma visão mais crítica e atual da Ecologia e da ciência que produzimos.

## **Organização Geral**

Esta dissertação está no formato de um artigo, cujo título dá nome a dissertação, que após tradução, será submetido à publicação em revista de circulação internacional. Está formatado seguindo o padrão do periódico britânico *Journal of Ecology*.

## Sumário

Resumo.....	1
Abstract.....	2
Introdução.....	3
Métodos.....	5
Área de estudos.....	5
Sinúrias analisadas.....	6
Coleta de dados.....	7
Análise dos dados.....	9
Resultados.....	10
Discussão.....	13
Referências.....	18
Tabelas.....	24
Figuras.....	28

## Resumo

O objetivo principal deste trabalho foi identificar os principais fatores abióticos e bióticos correlacionados com a distribuição da abundância e riqueza de hemiepífitos primários, secundários e lianas rizo-escandentes, sinúsias que carecem de estudos, em um gradiente altitudinal na Floresta Atlântica sul-brasileira. Alocamos 15 unidades amostrais no total (de 400 m<sup>2</sup> cada), distribuídas nas porções inferior (200 - 250 m a.n.m.), média (380 - 430 m) e superior (670 - 720 m) de um gradiente altitudinal no nordeste do Rio Grande do Sul. Amostramos em cada parcela a abundância de cada espécie, a porcentagem de árvores colonizadas por cada sinúsia e as seguintes variáveis explanatórias: abertura do dossel, composição do solo e densidade de árvores com DAP  $\geq 5$  e 20 cm; e para cada cota altitudinal, a temperatura e precipitação média anual. Utilizamos modelos lineares generalizados para analisar a influência das variáveis na abundância das sinúsias. Encontramos que as variáveis climáticas (precipitação e temperatura) foram as principais variáveis explanatórias relacionadas com variação na abundância e riqueza das três sinúsias analisadas. As distintas formas de vida apresentaram diferenças na intensidade da resposta às variáveis. Foi registrado um aumento de quatro vezes na abundância de hemiepífitos secundários e de praticamente duas vezes para lianas rizo-escandentes, entre a porção inferior e a superior do gradiente, correlacionando-se positivamente com o aumento da precipitação e umidade. A riqueza total de espécies apresentou um decréscimo na porção superior do gradiente, que foi correlacionado ao decréscimo da temperatura. Os resultados encontrados corroboram trabalhos anteriores, com outros grupos vegetais e animais, que afirmam que as variáveis climáticas são as preditoras de primeira ordem da distribuição das espécies e reforçam a necessidade de se analisar distintas formas de vida, pois estas tendem a responder de modo distinto aos fatores ambientais.

**Palavras-chave:** comunidades vegetais, dossel, floresta pluvial, lianas rizo-escandentes, riqueza de espécies, sub-bosque

## **Abstract**

The main aim of this study was to analyze the major abiotic and biotic factors correlated with distribution, abundance and richness of primary and secondary hemiepiphytes and root-climbing lianas along an altitudinal gradient of the South Brazilian Atlantic Forest. Fifteen 400-m<sup>2</sup> square sample plots within three altitudinal levels at the slope of Serra Geral in north-eastern Rio Grande do Sul were defined. Abundance of all species, the percentage of host trees colonized by each synusia, and explanatory variables canopy openness, soil composition and tree density with DBH  $\geq 5$  and  $\geq 20$  cm were recorded for each sample plot. Mean annual air temperature and rainfall were recorded for each altitudinal level. Climatic variables (precipitation and temperature) were the main explanatory variables related with the variation in abundance and richness in the three synusiae studied. The three life forms showed different intensities in their response to these variables. The abundance of secondary hemiepiphytes increased up to four times from the lower to upper altitudinal levels, while root-climbing lianas increased almost twice in the same direction, following an increase in precipitation and humidity. Total species richness decreased toward the upper level of the gradient correlated with lower temperatures and colder winter months. Our results corroborate previous studies on other taxonomic groups, which indicate that climatic variables are first-order predictors for species distribution and reinforce the importance to study different life forms, because these may respond in distinct ways to environment factors.

**Key words:** canopy, plant communities, rain forests, root-climbing lianas, species richness, understory

## Introdução

Um dos objetivos fundamentais da Ecologia é determinar quais fatores influenciam a biodiversidade. O aumento latitudinal na riqueza de espécies em direção ao equador tem sido repetidamente utilizado na tentativa de descobrir mecanismos importantes (Rohde 1992; Hawkins *et al.* 2003). Estudos ao longo de gradientes de elevação também podem ser reveladores, particularmente, porque ocorrem em escalas espaciais menores tornando as amostragens de campo mais viáveis (McCain 2007). Contudo os mecanismos causais responsáveis ainda são um assunto de debate.

O decréscimo na riqueza de espécies com a elevação da altitude era tido como um padrão geral até pouco mais de uma década atrás (Rahbek 1995), na medida em que freqüentemente se afirmava que o gradiente altitudinal espelha o gradiente latitudinal, onde a riqueza de espécies decresce monotonicamente com o acréscimo na altitude (*e.g.* Brown & Gibson 1983; Begon *et al.* 1990; Stevens 1992). Contudo Rahbek (1995 e 2005), em uma abrangente análise quantitativa de mais de 160 artigos compreendendo vários táxons, mostrou que embora o declínio na riqueza de espécies com a elevação seja a tendência geral, distribuições com picos intermediários de riqueza são mais freqüentes do que declínios monotônicos – padrão que independe da região, escala e táxon. Este autor também ressalta que em vários dos trabalhos anteriores, sobre gradientes altitudinais, os autores não padronizaram as amostragens e as análises em relação a distintos esforços e tamanhos amostrais em cada altitude, o que tem implicações diretas para os resultados e as conclusões obtidas.

Um crescente número de trabalhos empíricos tem reforçado esse padrão de não haver um declínio monotônico da riqueza de espécies ao longo do gradiente altitudinal completo, mas sim, na maioria dos estudos, platôs ou picos intermediários na densidade

de espécies (Lomolino 2001; Nogues-Bravo *et al.* 2008). Embora numerosas hipóteses tenham sido propostas para explicar estas distribuições, como: limites rígidos (*hard boundaries*), área do *pool* de espécies, efeito do domínio central e efeito de resgate (Grytnes 2003, para uma revisão), entre outras, o clima é amplamente reportado como sendo intimamente correlacionado com a riqueza de espécies, e vários autores sugerem o clima como o preditor de primeira ordem para a riqueza de espécies (O'Brien 1993, 2006; Francis & Currie, 2003; Hawkins *et al.* 2003; Vetaas & Ferrer-Castan 2008; Wang *et al.* 2009). Lomolino (2001) ressalta que a zona onde ocorre o pico na riqueza de espécies pode corresponder à região onde os fatores ambientais, individualmente considerados, podem ser inferiores ao ótimo, contudo o efeito combinado desses fatores e os processos e interações associadas promovem a co-ocorrência de muitas espécies.

A importância relativa de determinados fatores climáticos pode variar geograficamente. A temperatura, por exemplo, geralmente explica a maior parte da variação em regiões frias, enquanto a disponibilidade hídrica costuma ser o fator mais importante nas regiões com maior entrada de energia (Hawkins *et al.* 2003; Kreft & Jetz 2007). Certos padrões de distribuição de espécies podem ser consequência de um regime particular de clima ou de uma contingência histórica, ou podem ser representados apenas por determinados grupos taxonômicos regidos por suas limitações ecológicas. Se tais padrões previsíveis existirem dentro dos táxons e entre climas diferentes eles poderão revelar os fatores determinantes da riqueza de espécies (Brown 2001; Lomolino 2001; McCain 2005, 2007). Contudo é necessário continuar avaliando criticamente a generalidade dos padrões encontrados em uma diversidade de grupos de espécies e regiões biogeográficas e rigorosamente analisar sua explicação multifatorial, em diferentes escalas, para se obter uma compreensão mais abrangente dos padrões de diversidade (Lomolino 2001; Korner 2007; Wang *et al.* 2009).



Apesar de análises em macroescala conseguirem explicar uma porcentagem significativa da variação nos dados em diversos casos, a heterogeneidade espacial de vários fatores pode ser apenas amostrada e analisada em uma escala menor (Wang *et al.* 2009). A diversidade em microescala (parcelas) é afetada por uma variedade de fatores na escala local (como abertura do dossel, estrutura da floresta e composição do solo) (Pausas 1994; Austin *et al.* 1996; Wang *et al.* 2009). Contudo a importância relativa desses fatores raramente foi quantificada nas análises de gradientes altitudinais.

O objetivo central deste trabalho é analisar a importância relativa de diferentes variáveis ambientais sobre a distribuição da abundância e da riqueza de espécies de três formas de vida que possuem escassos estudos (hemiepífitos primários, hemiepífitos secundários e lianas rizo-escandentes), em um gradiente altitudinal na floresta atlântica no sul do Brasil. Nossa hipótese é que por serem os hemiepífitos uma sinússia tipicamente tropical, esperamos encontrar uma diminuição na riqueza e abundância com o aumento da altitude, devido às restrições fisiológicas decorrentes do decréscimo da temperatura, sobretudo por invernos mais rigorosos.

## **Métodos**

### ***Área de estudo***

O estudo foi conduzido no nordeste do Rio Grande do Sul, próximo à divisa dos municípios de Maquiné e Terra de Areia, em uma área limítrofe à Reserva Biológica Estadual da Serra Geral (RBSG). A encosta amostrada apresenta altitudes desde 16 m acima do nível do mar, na sua base próxima à lagoa dos Quadros, até 800 m a.n.m. no topo da elevação (Figura 1). A área foi escolhida após extensa análise de imagens de

satélite e visitas às áreas onde procuramos um gradiente altitudinal relativamente longo e com pequena variação no aspecto da floresta ao longo de sua extensão.

Na região as terras baixas apresentam um clima temperado úmido com verão quente (Cfa), enquanto nas regiões de altitudes mais elevadas o clima é temperado úmido com verão temperado (Cfb) (Moreno 1961). As elevações costeiras da costa atlântica funcionam como um agente ascensional das massas de ar carregadas de umidade, que se condensam e precipitam em chuvas abundantes e mantém, geralmente, elevadas a umidade relativa do ar durante todo o ano (Leite & Klein 1990). O volume médio de precipitação anual se situa entre 1500 e 2000 mm, de distribuição relativamente uniforme ao longo do ano (Nimer 1990). A vegetação da região se caracteriza por árvores com altura entre 25 e 30 m, predominantemente perenifólias, pertencentes à formação Floresta Ombrófila Densa (Leite & Klein 1990). Estas florestas, nas maiores altitudes, ocorrem sobre solos rasos e pedregosos formados pelo intemperismo das rochas provenientes dos derrames vulcânicos ocorridos nos períodos Jurássico e Cretáceo (Formação Serra Geral), enquanto abaixo de 400 metros de altitude o relevo apresenta inclinações mais suaves, com solos mais profundos e de textura mais argilosa, formados a partir de depósitos de coluvião (Moser 1990).

### ***Sinúsias analisadas***

Hemiepífitos são componentes conspícuos de florestas de terras baixas até montanas nos trópicos e subtropicais, ocorrendo também em florestas temperadas superúmidas na Nova Zelândia e na América do Sul (Patagônia). Habitam principalmente as florestas tropicais úmidas, do nível do mar a 2500 m de altitude e são abundantes nas florestas nebulares, contudo os registros são na grande maioria qualitativos (Putz & Holbrook 1986; Prósperi *et al.* 2001). Lianas rizo-escandentes são

similares aos hemiepífitos secundários em vários atributos, incluindo a adesão por raízes adventícias, a capacidade de colonizar forófitos de diferentes diâmetros (Putz 1984b) e pela colonização geralmente restrita a apenas um forófito, diferindo principalmente dos hemiepífitos pela retenção do contato caulinar com o solo (Orihuela & Waechter 2010).

### ***Coleta de dados***

Foram alocadas 15 parcelas de 20 x 20 m, distribuídas em três faixas altitudinais (200 a 250 m, 380 a 430 m e de 670 a 720 m de altitude acima do nível do mar, que doravante serão referidas como H1, H2 e H3, respectivamente). Em cada cota foram alocadas cinco parcelas de 400 m<sup>2</sup>, respeitando um espaçamento mínimo entre elas de 20 m. As parcelas foram alocadas iniciando o mais abaixo possível no gradiente com o critério que as mesmas devam ter um aspecto similar ao longo de todo o transecto. As áreas de amostragem não possuem nenhum acesso viável através de veículos motorizados, apenas através de trilhas no meio da floresta. Os únicos sinais de distúrbio humano perceptível nas áreas amostradas são o corte seletivo do palmiteiro (*Euterpe edulis*) e eventuais sinais de caçadores.

A amostragem foi restrita a apenas uma face de insolação da encosta, a sulsudeste, pois diferentes faces de insolação recebem diferentes níveis de radiação luminosa ao longo do ano, o que pode alterar os níveis de produtividade de cada local. Por isso, evitamos essa fonte de variação que poderia interferir nos resultados obtidos, principalmente na abundância de indivíduos, o que resultou em uma limitação espacial adicional na área amostral disponível para alocarmos as parcelas em cada cota. A amostragem foi realizada de março de 2008 a setembro de 2009.

Em cada parcela foram registrados todos os indivíduos de hemiepífitos (primários e secundários) e de lianas rizo-escandentes que estivessem ancorados ao forófito e apresentassem estruturas vegetativas (raízes ou caules) a, no mínimo, 10 cm de altura do solo. Também foram contabilizados os indivíduos em estágio arbóreo das espécies de hemiepífitos primários estranguladores (*Ficus* e *Coussapoa*). Além disso, foram medidas e identificadas todas as árvores presentes nas parcelas que apresentassem diâmetro à altura do peito (DAP) igual ou superior a 5 cm. Devido à dificuldade em distinguir com precisão (para várias espécies) o número de indivíduos em um mesmo forófito, foi registrada a presença de cada espécie por forófito, o que será referido doravante como colonização. Para cada colonização foi registrada a espécie, a altura máxima (do ápice caulinar) e o diâmetro do forófito à altura do peito (1,30 m do solo). O diâmetro das árvores pequenas foi medido diretamente usando um paquímetro digital enquanto o diâmetro das árvores maiores foi estimado através da medida da circunferência. A circunscrição das famílias segue APG III (2009) para as angiospermas e Smith *et al.* (2006) para as filicíneas.

Para cada parcela foram mensuradas as seguintes variáveis abióticas: (i) abertura do dossel, avaliada através de fotografias hemisféricas tiradas no ponto central de cada parcela, com a câmera posicionada a dois metros de altura do solo; as fotografias foram analisadas com o uso do programa Gap Analyzer (Frazer *et al.* 1999), que converte as imagens para preto e branco e contabiliza a proporção de pixels pretos; (ii) variáveis químicas e físicas do solo: foram coletadas 15 amostras de solo, uma por parcela, compostas de quatro subamostras de 500 cm<sup>3</sup>, uma por quadrante. As amostras foram coletadas na profundidade de 0-20 cm, após a remoção da serapilheira, e as análises químicas e granulométricas foram realizadas conforme descrito em Tedesco *et al.* (1995).

Para cada altitude foram consideradas as variáveis climáticas: precipitação média anual e temperatura média anual (Tabela 1). Estes dados foram obtidos através da base de dados Worldclim (Hijmans *et al.* 2005) que compila as médias mensais dos dados climáticos (do período de 1950-2000) de estações meteorológicas ao redor do mundo e interpola estes dados através de um algoritmo que usa latitude, longitude e elevação como variáveis independentes.

### ***Análise dos dados***

As diferenças bióticas e abióticas entre as três cotas altitudinais foram analisadas usando abordagens complementares; inicialmente a diferença, nas variáveis bióticas e abióticas, entre as cotas foi testada usando a análise de variância (*one-way* ANOVA), as diferenças entre os grupos foram obtidas pelo teste *a posteriori* de Tukey com nível de significância ( $\alpha \leq 0,05$ ). Depois, para analisar a diferença na composição entre as cotas, foi elaborada uma matriz de abundância de cada espécie por unidade amostral, onde a dissimilaridade foi medida através da distância de corda (Legendre & Legendre 1998). As unidades amostrais foram então particionadas em três grupos definidas por um fator (altitude) e foi realizada uma análise de variância multivariada (MANOVA) com teste de aleatorização utilizando 10.000 permutações, considerando  $\alpha \leq 0,05$ . Esta análise é baseada na soma de quadrados, onde o critério do teste é a dissimilaridade da soma de quadrados entre grupos (Pillar & Orloci 1996). O mesmo procedimento foi realizado para analisar as diferenças nas variáveis (químicas e físicas) do solo, mas neste caso, para calcular a matriz de dissimilaridade entre as unidades amostrais foi utilizada a distância de Gower, pois se tratam de variáveis medidas em diferentes escalas. Para esta análise foram utilizadas 11 variáveis de solo (relacionadas na Tabela 2). A análise dos dados foi realizada através do *software* MULTIV versão 2.4.2 (Pillar 2006).

Para identificar o efeito das variáveis explanatórias (precipitação, temperatura média anual, composição do solo, abertura do dossel e densidade de árvores com DAP  $\geq$  5 e 20 cm) na abundância das formas de vida foram realizadas análises com modelos lineares generalizados (MLG). A composição do solo foi analisada como uma única variável no modelo, para isto, foi realizada uma análise de coordenadas principais com as 11 variáveis relacionadas na Tabela 2, e utilizado os valores dos escores obtidos no primeiro eixo da ordenação (Hair 2006). A normalidade das variáveis foi testada através do teste de Lillefors (Sokal & Rohlf 1995), e tanto as variáveis resposta quanto as predictoras se ajustaram a uma distribuição normal (exceto a abundância de hemiepífitos primários a qual foi transformada (extraída a raiz quadrada) para estabilizar a variância e aumentar o poder explicativo do modelo). Pelo fato das variáveis resposta se tratarem de dados de contagem, foi usada a distribuição de erros Poisson nas análises, exceto para a os dados transformados de hemiepífitos primários para a qual foi utilizada a distribuição gaussiana. Estas análises dos modelos lineares foram conduzidas com o software R, versão 2.10 (R Development Core Team 2009).

Para comparar a riqueza e a densidade de espécies das formas de vida entre as cotas altitudinais foi feita uma curva de rarefação baseada no número de indivíduos, devido às distintas densidades registradas em cada cota altitudinal (Gotelli & Colwell 2001), usando o software Past (Hammer *et al.* 2001). O método estima o número possível de espécies que podem ser amostradas aleatoriamente para certo número de indivíduos e permite a padronização e comparações adequadas entre distintos conjuntos de dados (Gotelli & Colwell 2001).

## Resultados

Foi amostrado um total de 1994 colonizações pertencentes a 13 famílias, 14 gêneros e 16 espécies (Tabela 3). Foram registradas seis espécies de hemiepífitos primários, sete de hemiepífitos secundários e três espécies de lianas rizo-escandentes. Hemiepífitos secundários foi a forma de vida mais abundante representando 73% do total de colonizações, seguida por lianas rizo-escandentes, 24%, e hemiepífitos primários representando apenas 3% do total.

Foram observadas diferenças na composição das assembléias entre as três faixas altitudinais (MANOVA: soma de quadrados entre grupos ( $Q_b$ ) = 2,438; soma de quadrados intra grupos ( $Q_w$ ) = 1,968;  $P = 0,0001$ ), o que significa que as parcelas, na mesma cota altitudinal, são mais similares entre si do que com as parcelas das outras cotas. O mesmo resultado foi obtido utilizando os componentes químicos e estruturais do solo (MANOVA: soma de quadrados entre grupos ( $Q_b$ ) = 2,002; soma de quadrados intra grupos ( $Q_w$ ) = 2,639;  $P = 0,0001$ ).

Houve, em geral, um expressivo aumento no número total de colonizações da altitude inferior para a altitude superior no gradiente, sendo que a H3 apresentou 56% do total de colonizações da amostra. Hemiepífitos secundários apresentaram um aumento contínuo nas médias de colonizações por parcela, apresentando na H3 uma abundância média superior a quatro vezes ao registrado na H1 (Tabela 2). Apenas os hemiepífitos primários não apresentaram uma maior abundância na H3, propiciado pela ausência da espécie mais abundante (*Coussapoa microcarpa*), que sozinha representou 75% e 54% do total de colonizações da sinúsia na H1 e H2 respectivamente. As porcentagens de árvores colonizadas por cada sinúsia teve variação similar às abundâncias das mesmas (Tabela 2), atingindo, na média, 71,2% das árvores (com DAP

$\geq 5$  cm) colonizadas por pelo menos uma espécie de hemiepífito secundário na H3, valor três vezes superior ao registrado na H1, 23,7%. Hemiepífitos primários apresentaram uma amplitude bem menor de variação, entre 13,9% e 17,2% de árvores colonizadas com diâmetros maior ou igual a 20 cm (o menor diâmetro colonizado pela sinúsia), e foi a única forma de vida a não apresentar diferenças significativas nas médias entre as altitudes. Não houve diferenças relevantes nos valores médios das variáveis estruturais florestais (abertura do dossel, número de árvores com DAP maior ou igual a 5 e 20 cm) entre as três altitudes analisadas (Tabela 2).

Os MLGs identificaram as variáveis climáticas (médias anuais de precipitação e temperatura) como sendo, as únicas variáveis relevantes para as três formas de vida na explicação da variação nas abundâncias (Tabela 4). Por outro lado, as outras variáveis tiveram importâncias distintas para cada sinúsia, enquanto a densidade de árvores foi relevante para HS e LR, a abertura do dossel e composição do solo foi importante apenas para HP e HS, respectivamente.

Considerando as curvas de rarefação de riqueza de espécies e os respectivos intervalos de confiança, H1 e H2 tiveram indistintos valores de riqueza e densidade de espécies, enquanto H3, quando comparado com as outras cotas, apresentou menor riqueza assim como densidade de espécies (Figura 2). É interessante notar que neste estudo o expressivo aumento na abundância na H3, não está correlacionado com um aumento na riqueza de espécies.

## **Discussão**

Este estudo provê um exemplo elucidativo da importância combinada das variáveis climáticas na distribuição das espécies, onde a precipitação (e os níveis de umidade) parece ser o principal fator responsável pelo aumento da abundância destas



sinúcias, enquanto a diminuição da temperatura parece ser o principal fator responsável pela diminuição da riqueza e diversidade de espécies. Reiterando as conclusões de autores como Hawkins *et al.* (2003) e O'Brien (2006) que, na busca pelos melhores preditores de diversidade, nas análises que não incluam variáveis relacionadas à água e energia está faltando um componente chave para explicar os padrões de diversidade em larga escala.

Embora seja difícil fazer afirmações robustas sobre os hemiepífitos primários, dadas às baixíssimas densidades de várias espécies desta sinúcia (densidades médias inferiores a um indivíduo por hectare, para várias espécies, foram relatadas por Todzia (1986) em Barro Colorado), alguns padrões emergentes ficaram salientes. Os hemiepífitos primários apresentaram um padrão de resposta ao gradiente distinto dos hemiepífitos secundários e das lianas rizo-escandentes, pois foi a única forma de vida que não apresentou a maior abundância no terço superior do gradiente. Este aspecto pode ser explicado, em parte, pelo fato de *Coussapoa microcarpa* a espécie mais abundante nas altitudes inferior e média, que está presente em 90% das parcelas nestas cotas, e reponde por mais de 50% dos indivíduos desta sinúcia na amostra (Tabela 3), estar ausente da altitude superior do gradiente e de todo o planalto do Rio Grande do Sul (Sobral *et al.* 2006). Embora os hemiepífitos primários sejam uma forma de vida que tenderia a se beneficiar de maiores taxas de precipitação e umidade, dado o seu início de vida epifítico, quando provavelmente a sensibilidade às secas é maior (Putz & Holbrook 1986; Athreya 1999), as evidências levam a crer que os invernos mais rigorosos presentes nas maiores altitudes limitam a ocorrência de algumas espécies. Deste modo, o maior número de indivíduos desta sinúcia na porção intermediária do gradiente indica um balanço entre precipitação e temperatura.

Orihuela & Waechter (2010) argumentaram que os hemiepífitos primários, em geral, colonizam apenas árvores com diâmetros superiores a 10 cm, pois apenas estas reúnem as condições propícias para o estabelecimento e desenvolvimento dos indivíduos, argumento que provou ser válido também neste estudo, onde foram observados indivíduos colonizando apenas forófitos com diâmetros superiores a 20 cm. Entretanto, é interessante notar que o número de árvores com  $DAP \geq 20$  cm por unidade amostral não é uma variável preditora relevante para explicar a variância da abundância desta sinúsia, apenas as variáveis climáticas e a abertura do dossel (Tabela 4). Esta última, embora tenha apresentado uma variação relativamente pequena entre as parcelas (entre 8,0% e 15,3%), foi uma variável explanatória significativa no modelo, reiterando que hemiepífitos primários tendem a se beneficiar de ambientes com maior luminosidade (Michaloud & Michaloud-Pelletier 1987). A baixa correlação entre a composição do solo e a abundância de hemiepífitos primários, poderia ser esperada, visto que a fase mais crítica do seu ciclo de vida ocorre quando estes iniciam epifiticamente o seu desenvolvimento sobre os forófitos (Athreya 1999) e, portanto, não possuem conexão com o solo. Esta baixa correlação, registrada nesse trabalho, reforça as evidências de outros estudos que apontam que a conexão radicular com o solo parece ser mais determinante para o suprimento hídrico do que para a aquisição de nutrientes para esta sinúsia, visto que, como referido por Putz & Holbrook (1989) os hemiepífitos primários jovens em sua fase epifítica não parecem sofrer deficiências nutricionais. Além disso, o húmus acumulado nas bases dos galhos e em cavidades é geralmente rico em nutrientes (Putz & Holbrook 1989) e nas florestas nebulares possui composição similar ao horizonte orgânico do solo da floresta (Nadkarni 1981, 1984).

As lianas rizo-escandentes apresentaram um declínio linear da riqueza com a elevação, contudo a distribuição da abundância mostrou um padrão distinto. Embora

muitas vezes as lianas sejam espécies associadas com alta demanda por luz (Putz 1984a), neste estudo não houve correlação da abundância com a abertura do dossel. A única espécie de liana rizo-escandente presente na terceira altitude (*Marcgravia polyantha*) teve um aumento de praticamente duas vezes no número de colonizações em relação à altitude inferior, contudo esta resposta não foi linear com o aumento da precipitação ou com a composição do solo (resultados similares também foram obtidos por Gentry (1982) e Balfour & Bond (1993)). Fatores estruturais, como a densidade de árvores, ou fatores que estejam correlacionados com esta variável, parecem ser relevantes para explicar a abundância desta sinúsia (Putz 1984a). Assim como estes outros trabalhos acima mencionados, também não foi possível discriminar de modo conclusivo as variáveis explanatórias relacionadas à abundância de lianas.

A literatura é escassa sobre hemiepífitos secundários e praticamente inexistem trabalhos correlacionando quantitativamente esta sinúsia e variáveis ambientais, pois mesmo os poucos trabalhos que tratam especificamente de hemiepífitos tendem a focar apenas espécies lenhosas (Putz & Holbrook 1986; Todzia 1986; Prósperi *et al.* 2001), que correspondem a uma pequena parcela dos hemiepífitos secundários. Neste estudo, os MLGs indicaram que apenas a abertura do dossel não foi uma variável significativa na variação da abundância, o que sugere que esta forma de vida é influenciada por diversos fatores. Contudo, é provável que esta forma de vida esteja sendo amplamente favorecida pelo aumento da precipitação e das elevadas taxas de umidade relativa do ar na porção superior do gradiente, visto que estas espécies são plantas herbáceas que passam boa parte da sua vida sem contato com o solo e dependem da água captada junto aos troncos provenientes da chuva ou da umidade do ar para sua sobrevivência.

A maior abundância registrada para hemiepífitos secundários e lianas rizo-escandentes está exatamente na zona de maior precipitação (H3) e, provavelmente, na

zona de maior intensidade de formação de nuvens, e conseqüentemente maior umidade. Embora a porção superior do gradiente tenha apresentado um grande aumento na abundância, outros fatores ambientais apresentam condições menos favoráveis nesta cota como a composição do solo, que apresenta baixos valores de pH e altas concentrações de alumínio trocável, condição limitante para o desenvolvimento de muitas espécies vegetais (Pausas & Austin 2001) e o decréscimo da temperatura, com o respectivo aumento dos dias de geadas por ano, que de praticamente ausentes na planície, passam para aproximadamente 15 dias em média por ano, no planalto da Serra Geral do nordeste do Rio Grande do Sul (Nimer 1990). Como todas as espécies (exceto *Ficus cestrifolia*) ausentes da amostragem da terceira altitude também não ocorrem no planalto do nordeste do Rio Grande do Sul (Rambo 1956; Senna & Waechter 1997), que apresenta uma grande extensão territorial e distintas condições de solo, é razoável atribuir o decréscimo na riqueza de espécies ao decréscimo na temperatura. Além disso, se considerarmos que os hemiepífitos são uma forma de vida que possui grande diversidade apenas nos trópicos úmidos (Prósperi et al. 2001), provavelmente várias destas espécies não são adaptadas às baixas temperaturas, particularmente às geadas.

Este estudo corrobora as conclusões de autores como Hawkins *et al.* (2003) O'Brien (1998, 2006), que afirmam que o clima é tipicamente um forte descritor de padrões de riqueza em macro e mesoescala, e que as entradas de água e energia representam um importante papel nos padrões de riqueza de uma ampla gama de grupos taxonômicos de plantas e animais. Este trabalho reforça os resultados encontrados por McCain (2007) que propõe que condições climáticas apropriadas (e.g. temperatura e precipitação) podem contribuir para a ocorrência de picos intermediários de riqueza nos gradientes, observado para vários táxons. Pois em áreas montanhosas, em vários casos, enquanto nas menores altitudes a precipitação pode ser um fator limitante, nas maiores

altitudes a precipitação é abundante, mas a temperatura pode se tornar limitante para algumas espécies. Deste modo, as altitudes intermediárias proveriam, em muitas regiões, a combinação mais favorável de temperatura e precipitação e conseqüentemente permitiriam um maior uso dos recursos e a coexistência de um maior número de espécies.

## Referências

- APG III (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.
- Athreya, V. R. (1999) Light or presence of host trees: which is more important for the strangler fig? *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 589-602.
- Austin, M. P., Pausas, J. G. & Nicholls, A. O. (1996) Patterns of tree species richness in relation to environment in southeastern New South Wales, Australia. *Australian Journal of Ecology*, **21**, 154-164.
- Balfour, D A. & Bond, W. J. (1993) Factor limiting climber distribution and abundance in a southern African forest. *Journal of Ecology*, **81**, 93-99.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1990) *Ecology : individuals, populations, and communities*. Blackwell, Oxford.
- Brown, J. H. (2001) Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 101-109.
- Brown, J. H. & Gibson, A. C. (1983) *Biogeography*. CV Mosby, St. Louis.
- Francis, A. P. & Currie, D. J. (2003) A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *American Naturalist*, **161**, 523-536.

- Frazer, G., Canham, C. & Lertzman, K. (1999) *Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gentry, A. H. (1982) Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Ecology*, **15**, 1-84.
- Gotelli, N. J. & Colwell, R. K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379-391.
- Grytnes, J. A. (2003) Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography*, **26**, 291-300.
- Hair, J. F. (2006) *Multivariate data analysis*. Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2001. PAST: PALaeontological STATistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* **4**:1–9.
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guegan, J. F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., Porter, E. E. & Turner, J. R. G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**, 3105-3117.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965-1978.

- Korner, C. (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 569-574.
- Kreft, H. & Jetz, W. (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 5925-5930.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Leite, F. L. & Klein, R. M. (1990) Vegetação. *Geografia do Brasil* (ed IBGE), pp. 113-150. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Rio de Janeiro.
- Lomolino, M. V. (2001) Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 3-13.
- McCain, C. M. (2005) Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, **86**, 366-372.
- McCain, C. M. (2007) Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 1-13.
- Michaloud, G. & Michaloud-Pelletier, S. (1987) *Ficus* hemi-epiphytes (Moraceae) and tree supports. *Biotropica*, **19**, 125-136.
- Moreno, J. A. 1961. *Clima do Rio Grande do Sul*. Secretaria da Agricultura, Porto Alegre.
- Moser, J. M. (1990) Solos. *Geografia do Brasil* (ed IBGE), pp. 85-111. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Rio de Janeiro.
- Nadkarni, N. M. (1981) Canopy roots – convergent evolution in rainforest nutrient cycles. *Science*, **214**, 1023-1024.

- Nadkarni, N. M. (1984) Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica*, **16**, 249-256.
- Nimer, E. (1990) Clima. *Geografia do Brasil* (ed IBGE), pp. 151-188.. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Rio de Janeiro.
- Nogues-Bravo, D., Araujo, M. B., Romdal, T. & Rahbek, C. (2008) Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, **453**, 216-U8.
- O'Brien, E. M. (1993) Climatic gradients in woody plant-species richness – towards an explanation-based on an analysis of southern Africa woody flora. *Journal of Biogeography*, **20**, 181-198.
- O'Brien, E. M. (1998) Water-energy dynamics, climate, and precipitation of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography*, **25**, 379-398.
- O'Brien, E. M. (2006) Biological relativity to water-energy dynamics. *Journal of Biogeography*, **33**, 1868-1888.
- Orihuela, R. L. L. & Waechter, J. L. (2010) Host size and abundance of hemiepiphytes in a subtropical stand of Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology*, **26**, 119-122.
- Pausas, J. G. & Austin, M. P. (2001) Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 153-166.
- Pausas, J. G. (1994) Species richness patterns in the understorey of pyrenean *Pinus-sylvestris* forest. *Journal of Vegetation Science*, **5**, 517-524.



- Pillar, V. (2006) MULTIV; Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling. User's guide. Porto Alegre.
- Pillar, V. D. & Orloci, L. (1996) On randomization testing in vegetation science: Multifactor comparisons of releve groups. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 585-592.
- Prósperi, J., Caballé, G. & Caraglio, Y. (2001) Lianas and hemiepiphytes: distribution, development, and adaptations. *Selbyana*, **22**, 197-212.
- Putz, F. E. (1984a) The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, **65**, 1713-1724.
- Putz, F. E. (1984b) How trees avoid and shed lianas. *Biotropica*, **16**, 19-23.
- Putz, F. E. & Holbrook, N. M. (1986) Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana*, **9**, 61-69.
- Putz, F. E. & Holbrook, N. M. (1989) Strangler fig rooting habits and nutrient relations in the llanos of Venezuela. *American Journal of Botany*, **76**, 781-788.
- R Development Core Team (2009) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rahbek, C. (1995) The elevational gradient of species richness – a uniform pattern. *Ecography*, **18**, 200-205.
- Rahbek, C. (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, **8**, 224-239
- Rambo, B. (1956) A flora fanerogâmica dos aparados riograndenses. *Sellowia*, **7**, 235-298.
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest

- distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 1141-1153.
- Rohde, K. (1992) Latitudinal gradients in species-diversity – the search for the primary cause. *Oikos*, **65**, 514-527.
- Senna, R.M. & Waechter, J.L. 1997. Pteridófitas de uma floresta com araucária 1. Formas biológicas e padrões de distribuição geográfica. *Iheringia, Sér. Bot.*, **48**, 41-58.
- Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H. & Wolf, P. G. (2006) A classification for extant ferns. *Taxon*, **55**, 705-731.
- Sobral, M., Jarenkow, J.A., Brack, P., Irgang, B., Larocca, J., Rodrigues, R.S. (2006) *Flora arbórea e arborescente do Rio Grande do Sul*. Rima: Novo Ambiente, São Carlos.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1995) *Biometry*. Freeman and Company, New York.
- Stevens, G. C. (1992) The elevational gradient in altitudinal range – an extension of Rapoport latitudinal rule to altitude. *American Naturalist*, **140**, 893-911.
- Tedesco, M., Gianello, C., Bissani, C., Bohnem, H. & Volkweiss, S. (1995) *Análise de solo, plantas e outros materiais*. UFRGS, Porto Alegre.
- Todzia, C. (1986) Growth habits, host tree species, and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, **18**, 22-27.
- Vetaas, O. R. & Ferrer-Castan, D. (2008) Patterns of woody plant species richness in the Iberian Peninsula: environmental range and spatial scale. *Journal of Biogeography*, **35**, 1863-1878.
- Wang, Z. H., Brown, J. H., Tang, Z. Y. & Fang, J. Y. (2009) Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America.

*Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 13388-13392.

Tabela 1. Variáveis geográficas e climáticas de cada cota altitudinal amostrada em um gradiente na floresta atlântica, sul do Brasil. Abreviaturas: TMA, temperatura média anual; PA, precipitação anual.

Zona	Altitude (m)	UTM N	UTM E	TMA (°C)	PA (mm)
Altitude inferior (H1)	200-250	6719993	583966	17,6	1627
Altitude média (H2)	380-430	6720387	583637	16,9	1710
Altitude superior (H3)	670-720	6720763	583492	15,7	1852

Tabela 2. Variáveis bióticas e abióticas mensuradas por parcela, nas três cotas altitudinais analisadas (H1 a H3), em um gradiente na floresta atlântica, sul do Brasil. Abreviaturas: HS, hemiepífitos secundários; HP, hemiepífitos primários; LR, lianas rizo-escandentes; troc., trocável; CTC, capacidade de troca catiônica.

Variável	Média ± DP			ANOVA	
	H1	H2	H3	F	P
Colonizações (HS)	33,2 ± 22,95 <sup>a</sup>	85,8 ± 31,57 <sup>b</sup>	172,20 ± 19,99 <sup>c</sup>	38,42	<b>&lt; 0,001</b>
Colonizações (LR)	27 ± 19,28 <sup>a,b</sup>	21,8 ± 11,88 <sup>a</sup>	48,00 ± 10,77 <sup>b</sup>	4,587	<b>0,033</b>
Colonizações (HP)	3,2 ± 2,77	4,4 ± 1,14	3,2 ± 1,643	0,6154	0,557
Colonizações (total)	63,4 ± 39,61 <sup>a</sup>	112,0 ± 42,71 <sup>a</sup>	223,4 ± 23,74 <sup>b</sup>	25,51	<b>&lt; 0,001</b>
% árvores (Dap ≥ 5) colonizadas (HS)	23,74 ± 10,05 <sup>a</sup>	45,82 ± 10,44 <sup>b</sup>	71,25 ± 7,32 <sup>c</sup>	32,17	<b>&lt; 0,001</b>
% árvores (Dap ≥ 5) colonizadas (LR)	23,49 ± 11,00 <sup>a,b</sup>	13,96 ± 5,26 <sup>a</sup>	33,90 ± 2,97 <sup>b</sup>	9,474	<b>0,003</b>
% árvores (Dap ≥ 20) colonizadas (HP)	16,17 ± 5,99	13,86 ± 7,96	17,20 ± 11,50	14,624	0,830
<i>Variáveis estruturais</i>					
Número de árvores (Dap ≥ 5 cm)	93,0 ± 16,94	106,4 ± 32,47	92,0 ± 15,28	0,6158	0,556
Número de árvores (Dap ≥ 20 cm)	15,6 ± 4,45	18,2 ± 4,21	18,2 ± 1,92	0,8204	0,463
Abertura do dossel (%)	11,96 ± 1,96	9,79 ± 2,01	10,33 ± 0,93	2,198	0,154
<i>Variáveis do solo</i>					
pH H2O	5,72 ± 0,31 <sup>a</sup>	5,08 ± 0,23 <sup>b</sup>	4,30 ± 0,34 <sup>c</sup>	28,73	<b>&lt; 0,001</b>
Argila (%)	19,80 ± 2,77 <sup>a</sup>	16,40 ± 2,41 <sup>a</sup>	25,00 ± 3,24 <sup>b</sup>	11,73	<b>0,001</b>
Matéria orgânica (%)	6,42 ± 1,71 <sup>a</sup>	8,20 ± 0,46 <sup>a,b</sup>	8,74 ± 1,18 <sup>b</sup>	4,875	<b>0,028</b>
Saturação de bases (%)	78,60 ± 6,88 <sup>a</sup>	63,60 ± 10,62 <sup>a</sup>	22,80 ± 22,34 <sup>b</sup>	18,97	<b>&lt; 0,001</b>
Al troc. (cmolc/dm <sup>3</sup> )	0,04 ± 0,09 <sup>a</sup>	0,60 ± 0,37 <sup>a</sup>	6,42 ± 3,41 <sup>b</sup>	15,94	<b>&lt; 0,001</b>
Ca troc. (cmolc/dm <sup>3</sup> )	13,38 ± 5,08 <sup>a</sup>	10,84 ± 3,00 <sup>a,b</sup>	4,70 ± 4,35 <sup>b</sup>	5,553	<b>0,020</b>
Mg troc. (cmolc/dm <sup>3</sup> )	4,84 ± 1,12 <sup>a</sup>	4,74 ± 0,67 <sup>a</sup>	1,68 ± 0,68 <sup>b</sup>	22,38	<b>&lt; 0,001</b>
CTC (cmolc/dm <sup>3</sup> )	23,60 ± 5,902 <sup>a</sup>	24,98 ± 1,959 <sup>a</sup>	35,26 ± 8,393 <sup>b</sup>	5,58	<b>0,019</b>
P (mg/dm <sup>3</sup> )	5,58 ± 1,39	6,88 ± 1,03	7,82 ± 1,98	2,75	0,104
K (mg/dm <sup>3</sup> )	236,40 ± 62,47	176,20 ± 46,29	170,00 ± 42,18	2,579	0,117
S (mg/dm <sup>3</sup> )	19,60 ± 4,62 <sup>a</sup>	27,00 ± 2,45 <sup>b</sup>	28,80 ± 5,12 <sup>b</sup>	6,665	<b>0,011</b>

As diferenças significativas nas comparações a posteriori (teste de Tukey), entre as variáveis estão indicadas por letras distintas na mesma linha onde as diferenças foram significativas na análise de variância. Os valores em negrito indicam diferenças significativas.

Tabela 3. Composição de espécies e distribuição dos hemiepífitos e lianas rizo-escandentes em relação às três cotas altitudinais (H1 a H3) em um gradiente altitudinal da floresta atlântica, sul do Brasil.

Família	Espécies	Altitudes/Abundâncias		
		H1	H2	H3
Hemiepífitos secundários				
Araceae	<i>Philodendron appendiculatum</i> Nadrusz & Mayo	0	3	2
	<i>Philodendron missionum</i> (Hauman) Hauman	28	22	95
Begoniaceae	<i>Begonia fruticosa</i> A. DC.	9	24	315
Blechnaceae	<i>Blechnum binervatum</i> (Poir.) C.V. Morton & Lell.	7	104	126
Dryopteridaceae	<i>Lomagramma guianensis</i> (Aubl.) Ching	50	162	96
	<i>Polybotrya cylindrica</i> Kaulf.	7	3	0
Hymenophyllaceae	<i>Vandenboschia radicans</i> (Sw.) Copel.	65	111	227
Lianas rizo-escandentes				
Marcgraviaceae	<i>Marcgravia polyantha</i> Delpino	125	74	240
Orchidaceae	<i>Vanilla edwallii</i> Hoehne	1	0	0
Piperaceae	<i>Manekia obtusa</i> (Miq.) T.Arias, Callejas & Bornst.	9	35	0
Hemiepífitos primários				
Asteraceae	<i>Pentacalia desiderabilis</i> (Velloso) Cuatrec.	1	3	8
Griselinaceae	<i>Griselinia ruscifolia</i> (Clos) Taub.	0	0	1
Moraceae	<i>Ficus cestrifolia</i> Schott ex Spreng.	1	0	0
	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	4	5	7
Rubiaceae	<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	0	2	0
Urticaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	10	12	0

Tabela 4. Resultados dos modelos lineares generalizados examinando as abundâncias das três formas de vida em um gradiente altitudinal da floresta atlântica, sul do Brasil. Abreviaturas: DP, desvio padrão; P (t), valor de p de cada variável no modelo; R<sup>2</sup>, variância explicada por todo o modelo

Forma de vida	Variáveis explicativas	Estimado	DP	P (t)	R <sup>2</sup> (%)
Hemiepífitos secundários	Precipitação anual	1,597	0,768	<b>0,038</b>	91,73
	Temperatura média anual	187,900	90,900	<b>0,039</b>	
	Composição do solo	-0,636	0,173	<b>&lt;0,001</b>	
	Abertura do dossel	0,004	0,021	0,840	
	Densidade de árvores (dap ≥ 5 cm)	0,014	0,002	<b>&lt;0,001</b>	
	Densidade de árvores (dap ≥ 20 cm)	-0,049	0,017	<b>0,003</b>	
Lianas rizo-escandentes	Precipitação anual	-7,283	1,367	<b>&lt;0,001</b>	75,01
	Temperatura média anual	-862,700	161,800	<b>&lt;0,001</b>	
	Composição do solo	0,252	0,311	0,417	
	Abertura do dossel	0,004	0,037	0,910	
	Densidade de árvores (dap ≥ 5 cm)	0,019	0,003	<b>&lt;0,001</b>	
	Densidade de árvores (dap ≥ 20 cm)	0,008	0,024	0,747	
Hemiepífitos primários	Precipitação anual	6,820	2,647	<b>0,033</b>	65,16
	Temperatura média anual	807,700	313,500	<b>0,033</b>	
	Composição do solo	0,540	0,782	0,510	
	Abertura do dossel	0,186	0,080	<b>0,049</b>	
	Densidade de árvores (dap ≥ 5 cm)	-0,003	0,007	0,660	
	Densidade de árvores (dap ≥ 20 cm)	0,036	0,052	0,506	

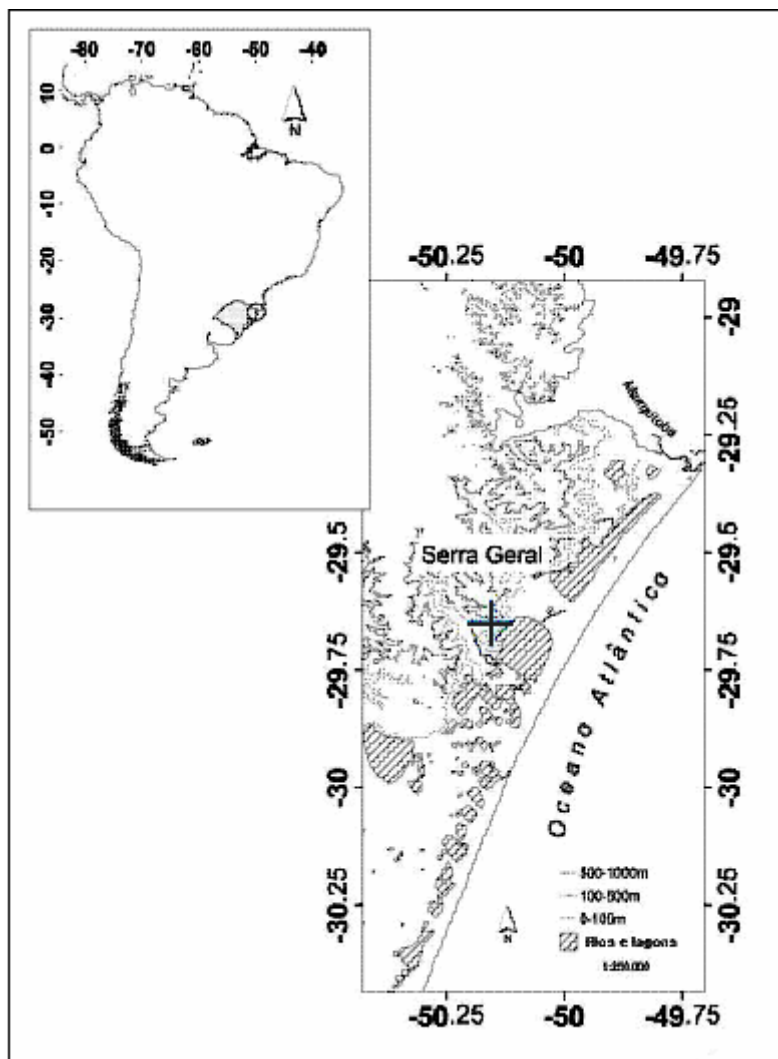


Figura 1. Localização geográfica do gradiente altitudinal analisado, a oeste da lagoa dos Quadros, no nordeste do Rio Grande do Sul, sul do Brasil.



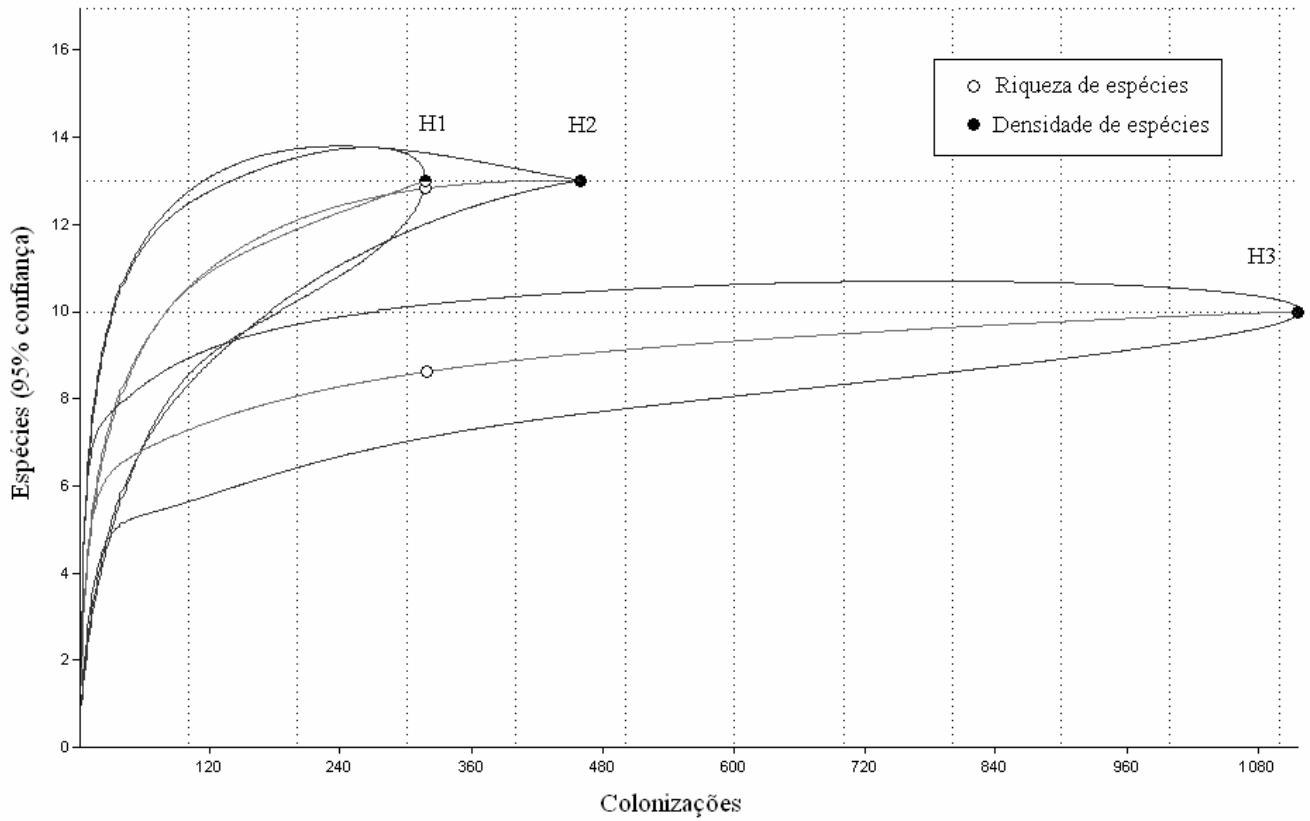


Figura 2. Densidade e riqueza de espécies de hemiepífitos (primários e secundários) e lianas rizo-escandentes nas três altitudes analisadas, inferior (H1), média (H2) e superior (H3), e os respectivos intervalos de confiança (95%), obtidos através de rarefação, em um gradiente altitudinal da floresta atlântica, sul do Brasil.