

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

**Distribuição espacial de epífitos vasculares em uma formação
savanóide de *Butia capitata* (Arecaceae) no sul do Brasil**

Autor: Pedro Rates Vieira

Coorientador: Ernestino de Souza Gomes Guarino

Orientador: Jorge Luiz Waechter

Trabalho de conclusão a ser submetido ao periódico *Journal of Vegetation Science*

Porto Alegre, novembro de 2009

Distribuição espacial de epífitos vasculares em uma formação savanóide de *Butia capitata* (Arecaceae) no sul do Brasil

Pedro R. Vieira¹, Ernestino S.G. Guarino², & Jorge L. Waechter³

¹Graduando do Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS); ²Doutorando do Programa em Pós-graduação em Botânica, UFRGS; ³Professor associado do Departamento de Botânica, UFRGS.

RESUMO

Questão: A importância relativa da distribuição vertical e horizontal na composição de espécies epifíticas é pouco conhecida. Qual a importância do espaço e da zona do forófito na comunidade de epífitos vasculares?

Área de estudo: Palmeiras isoladas de *Butia capitata* na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil, próxima a fragmentos de mata de restinga.

Métodos: Foi amostrada a ocorrência de epífitos vasculares em três zonas de 40 indivíduos de *Butia capitata*. Riqueza e composição entre as zonas foram comparadas utilizando-se ANOVA e MANOVA, respectivamente. Utilizou-se um GLM para acessar a relação entre distância do fragmento e riqueza de espécies. Foi feita uma CCA parcial para partir a variância entre o componente espacial e ambiental.

Resultados: A riqueza e a composição de espécies diferiram significativamente entre zonas. A riqueza diminuiu com o aumento da distância para o fragmento. Este padrão se manteve para as espécies anemocóricas, mas não para as zoocóricas. A CCA parcial revelou que as zonas do forófito

explicam mais a variação nos dados do que o espaço. Quando a distância do fragmento é incluída como variável ambiental o efeito do espaço desaparece.

Principais conclusões: As zonas do forófito são o principal fator estruturante da comunidade devido às diferenças de substrato. A ausência de estruturação espacial e o efeito da distância do fragmento sugerem que em áreas abertas, a dispersão externa atua mais do que a dispersão interna para a composição de espécies.

Palavras-chave: Distribuição vertical; Distribuição horizontal; Categoria ecológica; Síndrome de dispersão; Estratificação de espécies; Partição de variância; Zona do forófito.

INTRODUÇÃO

Epífitos vasculares constituem uma das sinúsias mais conspícuas em florestas tropicais (Gentry & Dodson 1987; Nieder et al. 2001). As comunidades de epífitos estão entre as mais ricas das formações florestais, sobretudo em florestas montanas neotropicais (Nieder et al. 1999). Globalmente, as espécies epifíticas contribuem com cerca de 10% de todas as espécies vasculares (Kress 1986). Estudos recentes têm buscado elucidar os fatores que influenciam a riqueza e a composição destas comunidades, revelando a importância de diversas variáveis. Contudo, poucos estudos foram feitos em relação a contribuição relativa da distribuição vertical e horizontal na composição de epífitos vasculares.

O acúmulo de matéria orgânica está correlacionado com a abundância de epífitos vasculares e ramos maiores acumulam mais matéria orgânica morta do que suportes menores (Ingram & Nadkarni 1993). A matéria orgânica, além de fornecer nutrientes, deve exercer um importante papel na retenção de água sobre os forófitos. A água é um fator limitante para a sobrevivência de muitos epífitos (Benzing 1990) e já foi demonstrado que a retenção de água na casca de árvores

hospedeiras está relacionada com a preferência de epífitos pela espécie de forófito (Callaway et al. 2002). Contudo, espécies epifíticas podem diferir em estratégias para a captação de água e nutrientes e isto pode levar a diferenças na distribuição dos epífitos ao longo do forófito (Reyes-García et al. 2008). De fato, diferenças na composição de epífitos vasculares ao longo dos forófitos têm sido documentadas (ter Steege & Cornelissen 1989; Werneck & Espírito-Santo 2002; Krömer et al. 2007; Haro-Carrión et al. 2009). Esta diferença na composição geralmente está associada com zonas naturais ao longo do forófito (Johansson 1974), onde diferentes zonas possuem ramos de diferentes comprimentos, portanto acumulando matéria orgânica e retendo água de maneira diferenciada. Este zoneamento não é universal para todas as árvores hospedeiras e deve depender, sobretudo, da estatura e das características do forófito (Zotz 2007). A esta estratificação ao longo do forófito, devido a diferenças na composição de espécies, é atribuída o nome de distribuição vertical.

A distribuição vertical de epífitos vasculares ocorre em microescala (ao longo do forófito) e pode estar associada a variáveis que se alteram ao longo da paisagem e da formação vegetal que está sendo estudada, além das características da árvore hospedeira, zona de ancoragem e fatores microclimáticos. Ainda, comunidades são espacialmente estruturadas, ou seja, fatores espaciais podem afetar a distribuição e composição de espécies (Legendre & Fortin 1989; Borcard et al. 1992). A alteração na composição de epífitos ao longo da área de estudo em resposta a alterações em variáveis espaciais ou variáveis ambientais espacialmente estruturadas é referida como distribuição horizontal. Alguns estudos têm demonstrado que a ocorrência de epífitos vasculares é agrupada, ou seja, indivíduos da mesma espécie tendem a ocorrer em árvores próximas (Bennet 1986; Zotz et al. 1999; Nieder et al. 2000), sugerindo que as comunidades epifíticas são estruturadas devido a fatores espaciais. Tem sido proposto que espécies epifíticas são limitadas em dispersão (Cascante-Marín et al. 2009), o que pode explicar o padrão agrupado das comunidades, apesar do grande número de diásporos produzidos e de adaptações para dispersão a longas distâncias (Benzing 1990). Estudos feitos com árvores isoladas em pastagens reforçam a idéia da

limitação de dispersão, uma vez que forófitos mais distantes da área fonte abrigaram menor número de espécies (Hietz-Seifert et al. 1996) e tiveram uma menor colonização de plântulas (Werner & Gradstein 2008). No entanto, trabalhos recentes sugerem que a qualidade do habitat deve ser mais importante para a manutenção da riqueza e composição de epífitos vasculares (Flores-Palacios & García-Franco 2008; Werner & Gradstein 2009).

Alguns estudos recentes têm atentado para a importância relativa do espaço e de características da árvore hospedeira na estruturação das comunidades de epífitos (Zotz & Schultz 2008; Wolf et al. 2009), sugerindo que o espaço é mais importante para a estrutura da comunidade. No entanto, nenhum dos estudos incluiu como variável ambiental a zona de ocorrência das espécies nos forófitos. A inclusão desta variável deve explicar uma parcela significativa da variação dos dados, uma vez que a composição de epífitos nas diferentes zonas está relacionada a outras variáveis ambientais, como composição de matéria orgânica e retenção de umidade. Além do mais, quando levada em consideração a distância das áreas fontes de propágulos, a importância do espaço deve ser reduzida. A padronização da espécie do forófito também é recomendável para verificar o efeito do espaço e do ambiente na comunidade de epífitos, já que as espécies epifíticas diferem na preferência por diferentes forófitos (Callaway et al. 2002; Laube & Zotz 2006b; Hirata et al. 2009).

Sob este ponto de vista, “savanas” da palmeira *Butia capitata* tornam-se uma fisionomia de interesse para o estudo da estrutura e dinâmica de comunidades de epífitos vasculares. Em Palmares do Sul, Brasil, indivíduos desta espécie são esparsos na paisagem, tornando fácil a visualização das espécies epifíticas devido à estrutura simplificada do forófito. O estipe é dividido em zonas com características singulares. No ápice do caule as bainhas foliares persistem mesmo após a queda das folhas, permitindo o acúmulo de matéria orgânica. As regiões mais inferiores e mais velhas do forófito vão perdendo estas bainhas com o tempo, deixando lisa a parte baixa do estipe e sem qualquer acúmulo de matéria orgânica. Ao longo da paisagem existem fragmentos de mata de restinga, possíveis áreas fontes de epífitos.

Neste estudo buscou-se identificar o papel do espaço e da zona do forófito para a estruturação da comunidade de epífitos vasculares em indivíduos de *Butia capitata*. Foi suposto que se o espaço é o fator principal, a composição e riqueza de espécies não deve variar muito entre as zonas de um mesmo forófito. Porém, se características ambientais são mais importantes, zonas iguais em forófitos diferentes devem ter composição de espécies similar independentemente de quão distante elas estão entre si. Os objetivos deste trabalho foram: (a) comparar a composição e riqueza de epífitos vasculares entre as zonas de *B. capitata*; (b) verificar se a riqueza de epífitos está relacionada com a distância das áreas fonte.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado em palmeiras da espécie *Butia capitata*, conhecida popularmente como butiazeiro, em Palmares do Sul, na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil (30°17'S; 50°28'O). A ação do gado na localidade impede o estabelecimento e crescimento de plântulas devido à herbivoria. Assim, a matriz vegetacional da área é de campo limpo, pontuada por árvores adultas de *B. capitata* e pequenos capões de mata esparsos na paisagem, atribuindo um aspecto savanóide à área de estudo. Por ter o predomínio fisionômico de *B. capitata* a área é denominada de butiazal. A área de estudo apresenta aproximadamente 32 hectares. Fragmentos florestais podem ser encontrados na paisagem, variando de pequenos capões de mata de restinga, matas ciliares e matas de restinga associadas a banhados e corpos lagunares. A localidade fica a cerca de 10 m acima do nível do mar. Na Planície Costeira os ventos predominantes sopram do quadrante leste (Rambo 1942; Camargo et al. 2002). A pluviosidade média anual da estação meteorológica mais próxima é de 1347 mm e a temperatura média é de 19,5 °C (Embrapa 2009).

Métodos de amostragem

Foram amostrados 40 indivíduos de *B. capitata* ao longo da área de estudo. O primeiro butiazeiro amostrado foi selecionado seletivamente próximo a extremidade sul do butiazal. A partir de então o vizinho mais próximo que ainda não havia sido amostrado era incluído na amostra. Com este método foi possível cobrir praticamente toda a extensão do butiazal no sentido sul-norte. Os forófitos foram divididos em três zonas naturais que se distribuem verticalmente ao longo do estipe. A zona superior dos butiazeiros possui bainhas foliares que persistem após a queda do limbo onde se acumula matéria orgânica e foi denominada de *topo*. Abaixo, existe uma zona intermediária um pouco rugosa e com pouco acúmulo de matéria orgânica devido a queda recente das bainhas persistentes e que foi denominada de *meio*. Na parte inferior do forófito o estipe é liso, formando uma zona sem sinais de bainhas persistentes e sem acúmulo de matéria orgânica que foi denominada *base*. As coordenadas geográficas de cada butiazeiro foram registradas com um aparelho GPS, assim como as coordenadas da borda de fragmentos de mata de restinga próximos ao butiazal.

Com o auxílio de um binóculo foi registrada a presença e ausência de todas as espécies epifíticas em cada zona dos forófitos. Já foi demonstrado que a riqueza de epífitos vasculares é subestimada em observações feitas do solo (Flores-Palacios & García-Franco 2001), mas este não deve ser o caso neste estudo, uma vez que butiazeiros são forófitos de arquitetura simplificada e não existem outras árvores ao redor, facilitando a visualização. Para cada espécie epifítica foi anotada a zona de ocorrência, a síndrome de dispersão como sendo zoocórica ou anemocórica e a categoria ecológica a qual pertencia (*sensu* Benzing 1990), como epífito seletivo, epífito facultativo, hemiepífito primário ou secundário e epífito acidental.

Análise dos dados

Para comparar a riqueza entre as diferentes zonas de *B. capitata*, as zonas de todos os forófitos foram consideradas como diferentes unidades amostrais. Cada árvore hospedeira foi considerada como um bloco. Foi realizada uma ANOVA com aleatorização e com a zona do forófito definindo os grupos de unidades amostrais. O diagnóstico do teste foi dado pelo método de soma dos quadrados das distâncias euclidianas entre os grupos de unidades amostrais (estatística Q_b , Pillar & Orlóci 1996). O mesmo procedimento foi utilizado para medir a diferença de composição entre as zonas dos butiazeiros, porém o teste adotado foi uma MANOVA. Foram realizadas 10.000 permutações para todos os testes. As análises foram realizadas no programa MULTIV versão 2.6.3 (Pillar 2009).

A relação entre riqueza e distância de fragmentos florestais foi acessada por meio de modelos lineares generalizados (GLM, McCullagh & Nelder 1989) com distribuição de Poisson. Foi calculado o Critério de Informação Akaike (AIC) para todos os subconjuntos de variáveis preditoras (distâncias dos fragmentos), a fim de selecionar o melhor modelo, assim como o método *stepwise* faz na regressão múltipla. O subconjunto com o menor AIC foi escolhido como modelo. O desvio explicado, ou pseudo- r^2 , foi calculado como a proporção do desvio nulo que é explicado pelo desvio residual (Zuur et al. 2009). O mesmo procedimento foi realizado considerando-se separadamente as espécies de síndrome de dispersão zoocórica e anemocórica. As distâncias foram transformadas logaritmicamente para diminuir a variância dos dados. As análises foram efetuadas no pacote estatístico R versão 2.9.2 (R Development Core Team 2009).

A variação nos dados de composição da comunidade foi partida entre componentes espaciais e ambientais por meio de uma análise de correspondência canônica parcial (CCA parcial, Borcard et al. 1992). Este método permite explicar qual é a proporção da variação que é explicada por diferentes conjuntos de variáveis. As variáveis ambientais incluídas na análise foram as zonas do

butiazeiro e cada zona de um mesmo forófito foi considerada como uma unidade amostral diferente, totalizando 120 unidades amostrais. O DAP do forófito é um fator que reconhecidamente afeta a riqueza e composição de espécies, porém não foi incluso na análise, pois a variação dessa variável foi baixa e não estava correlacionada com a riqueza de espécies (GLM, $P > 0,1$). *Base*, *meio* e *topo* foram consideradas como variáveis *dummy*. As variáveis espaciais consideradas foram as coordenadas UTM referentes a latitude e longitude (y e x). Os termos da equação cúbica dessas variáveis foram adicionados a matriz de coordenadas geográficas por detectarem outros padrões espaciais que não os lineares. As variáveis ambientais e espaciais foram submetidas ao procedimento de *forward selection* para inclusão no modelo, sendo realizados testes de Monte Carlo com 10.000 iterações. Somente foram mantidas as variáveis que incrementavam significativamente a variação dos dados. As análises foram realizadas no *software* CANOCO versão 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002).

RESULTADOS

Foram encontradas 14 espécies de epífitos vasculares pertencentes a 11 famílias. A família com maior riqueza foi Polypodiaceae com três espécies, seguida por Bromeliaceae com duas espécies. Todas as outras famílias, incluindo Orchidaceae, apresentaram somente uma espécie. Apenas dois dos 40 butiazeiros amostrados não apresentaram espécies epifíticas. O hábito mais recorrente no butiazal foi o de epífitos seletivos com seis espécies, seguida de epífitos acidentais (5), hemiepífitos primários (2) e epífitos facultativos (1). Não foram encontrados hemiepífitos secundários. Pode-se observar uma tendência de epífitos seletivos possuírem dispersão anemocórica e de epífitos acidentais possuírem uma dispersão zoocórica (Apêndice 1 e Figura 1).

A riqueza de espécies diferiu significativamente entre as zonas do forófito ($P = 0,0001$). Quando as zonas foram comparadas par a par, o *topo* foi mais rico que o *meio* ($P = 0,0001$) e a *base*

($P = 0,0001$). *Base* e *meio* não diferiram significativamente quanto a riqueza de epífitos ($P = 0,2376$). O mesmo padrão se repetiu quando a riqueza de cada categoria ecológica foi tomada em consideração separadamente para os epífitos seletivos, epífitos facultativos e epífitos acidentais, mas não para hemiepífitos primários, onde o *topo* foi mais rico que a *base*, mas o *meio* não diferiu significativamente das outras duas zonas (Tabela 1).

As zonas do forófito diferiram significativamente em composição de espécies ($P = 0,0001$). Quando os contrastes são examinados par a par todas as zonas diferem entre si ($P = 0,0001$). Todas as espécies estiveram presentes no *topo*, enquanto somente três espécies ocorreram no *meio* e apenas *Tillandsia aeranthos* ocorreu na *base*. Os epífitos facultativos e os epífitos acidentais ocorreram somente no *topo* (Apêndice 1).

Apenas um fragmento de floresta a sudeste e a cerca de 6 km do butiazal foi incluído no melhor modelo de regressão entre distância da borda dos fragmentos e riqueza de epífitos (AIC = 142,57). A riqueza de espécies diminuiu com o aumento da distância da borda (pseudo- $r^2 = 0,25$; $n = 40$; $P < 0,001$. Figura 2). Quando apenas espécies anemocóricas foram consideradas o padrão se manteve (pseudo- $r^2 = 0,21$; $n = 40$; $P < 0,05$), o que não pode ser observado considerando apenas as espécies zoocóricas ($P > 0,05$).

A única variável espacial mantida na seleção do modelo para a inclusão na CCA foi a coordenada longitude UTM ($F = 2,59$, $P < 0,01$). Todas as zonas do forófito foram incluídas como variáveis ambientais na CCA ($F = 2,56$, $P < 0,05$). A CCA parcial mostrou que as zonas do forófito explicaram uma parcela maior da variação na composição de espécies do que as variáveis espaciais (Tabela 2). A variação compartilhada pelos dois grupos de variáveis conjuntamente foi inferior a 1%. As zonas do butiazeiro e a longitude explicaram um total de 25% da variação da composição de espécies. Todos os primeiros eixos canônicos foram significativos ($P < 0,05$). Como a longitude foi a única variável espacial inclusa no modelo e como o fragmento que influenciou a riqueza de espécies ficava proximamente a leste do butiazal, uma nova CCA parcial foi feita com o acréscimo

da distância do fragmento como variável ambiental. Neste caso as variáveis ambientais explicaram 25% da variação dos dados, enquanto que o efeito do espaço sumiu, com os eixos canônicos sendo não significativos ($P > 0,05$; Tabela 2 e Figura 4).

DISCUSSÃO

Diferentemente de outros trabalhos com árvores isoladas na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, a riqueza de epífitos vasculares foi baixa (Gonçalves & Waechter 2002, 2003). Ao contrário de outros trabalhos feitos com epífitos vasculares, a família mais rica em espécies epifíticas não foi Orchidaceae (*i.e.* Zimmerman & Olmsted 1992; Ibisch et al. 1996; Barthlott et al. 2001; Zapfack & Engwald 2008), apesar da alta diversidade deste grupo na Planície Costeira do Rio Grande do Sul (Waechter 1992). Este padrão pode ser associado ao fato de orquídeas, apesar de serem plantas anemocóricas, dispersarem-se a distâncias relativamente curtas (Tremblay 1997; Machon et al. 2003). Werner & Gradstein (2008) encontraram uma reduzida colonização de plântulas de Orchidaceae em árvores isoladas. Por outro lado, substâncias químicas da casca de forófitos já mostraram restringir a germinação de orquídeas epifíticas (Frei & Dodson 1972), mas este não parece ser o caso neste estudo, uma vez que foi encontrada uma espécie sobre *B. capitata*. O fator que mais parece afetar a quase ausência de orquidáceas na área de estudo é a limitação de dispersão. A alta frequência de epífitos acidentais sobre os butiazeiros chama a atenção. Mais de 30% das espécies encontradas pertenceram a esta categoria ecológica e aparentemente não há nenhum registro que uma frequência tão alta de epífitos acidentais já tenha sido encontrada. O fato de todos os epífitos acidentais possuírem dispersão zoocórica sugere que a colonização destas espécies sobre os butiazeiros seja facilitada por espécies da fauna que utilizam o fruto da palmeira na dieta.

A riqueza diferenciada entre as zonas do forófito pode ser atribuída principalmente ao acúmulo de matéria orgânica nas bainhas persistentes do butiazeiro. As bainhas persistentes, além de acumularem matéria orgânica, retêm umidade e proporcionam suporte físico para a ancoragem dos epífitos vasculares. Ainda, a sua queda deve ser um distúrbio muito acentuado para que a maioria das espécies suporte as alterações geradas nestes eventos. Tem sido registrado que forófitos com o ritidoma descamante possuem riqueza reduzida de espécies epifíticas (ter Steege & Cornelissen 1989; Zimmerman & Olmsted 1992). A recolonização de superfícies perturbadas em árvores pode ser lenta (Nadkarni 2000) e em locais que sofrem com o vento e forte insolação, como é o caso desta área de estudo, pode não chegar a acontecer. Estas condições também devem dificultar a colonização de líquens e briófitas, que geralmente estão associadas à presença de epífitos vasculares (Johansson 1974; Zotz & Vollrath 2003). No entanto, há evidências de que a condição de falta de água afeta mais a mortalidade de epífitos vasculares do que perturbações na casca do forófito foram encontradas (López-Villalobos et al. 2008). A verticalidade do estipe de *B. capitata* não permite que a matéria orgânica se acumule em qualquer outra zona da palmeira que não a base, ou, se isto acontece, deve ocorrer de maneira infreqüente e em quantidades reduzidas. A matéria orgânica exerce um importante papel na retenção de umidade (Ingram & Nadkarni 1993), que tem se mostrado um dos fatores mais importantes na preferência de epífitos vasculares por árvores hospedeiras (Callaway et al. 2002). De fato, foi verificado que as zonas diferiram em composição de espécies e que esta diferenciação parece estar associada a diferentes estratégias de captação de água e nutrientes. *Tillandsia aeranthos*, uma bromeliácea atmosférica, ocorreu na *base* 75% das vezes, enquanto as outras espécies, que necessitam de água e nutrientes no substrato, ocorreram no *topo* na maioria das vezes e de maneira infreqüente no *meio*. A preferência por diferentes substratos de acordo com a estratégia de captação de água já foi documentada em outros trabalhos (Graham & Andrade 2004; Reyes-García et al. 2008). O mais provável é que as condições do *topo* sejam mais favoráveis para a maioria das espécies epifíticas, sobretudo para os epífitos

acidentais e facultativos que necessitam de substrato mais semelhante ao solo já que é onde mais comumente germinam. O suporte físico também deve exercer um papel, mesmo que menos importante, uma vez que hemiepífitos primários não diferiram em riqueza entre *meio* e *topo*, provavelmente por possuírem raízes estrangulantes que mantêm os indivíduos presos ao forófito.

A riqueza de epífitos vasculares diminuiu com a distância das matas de restinga. Provavelmente o fator por trás deste padrão seja a direção dos ventos na Planície Costeira do Rio Grande do Sul que sopram preponderantemente do quadrante Leste (Rambo 1942; Camargo et al. 2002). Além do mais, quando as síndromes de dispersão foram analisadas separadamente, este padrão só foi significativo quando as espécies anemocóricas foram incluídas na análise. É importante ressaltar que a maioria dos epífitos habituais (*i.e.* epífitos seletivos, facultativos e hemiepífitos) possuía dispersão anemocórica, enquanto que as espécies de dispersão zoocórica eram na maioria epífitos acidentais. Os epífitos acidentais que ocorreram sobre os forófitos são espécies que geralmente crescem no solo e que nascem na matriz campestre da área de estudo, e que, portanto não devem ter a distribuição influenciada pela distância do fragmento. Uma redução no número de epífitos com o aumento da distância da área fonte já havia sido encontrada (Hietz-Seifert et al. 1996). O que chama a atenção neste estudo é que esta relação existe mesmo com a longa distância da área fonte, sugerindo que as espécies anemocóricas podem se dispersar a longas distâncias. Neste sentido, as pteridófitas constituem o grupo de maior riqueza no butiazal e possuem esporos diminutos que facilitam a dispersão pelo vento. Tem sido argumentado que espécies deste grupo podem se dispersar por centenas de quilômetros (Tyron 1970).

Outra possibilidade é que o padrão encontrado atualmente seja um espectro de características da paisagem no passado. Ecossistemas de restinga têm sido amplamente substituídos por outros usos de solo nos últimos 50 anos (Lacerda et al. 1993). É possível que houvesse matas arenosas mais próximas do butiazal e que a relação atual de distância com a riqueza seja um reflexo daquele padrão. No entanto, comunidades de epífitos vasculares são dinâmicas e possuem uma alta

taxa de substituição de espécies (Laube & Zotz 2006a), sugerindo que os resultados se devam a processos recentes.

Comunidades de epífitos com padrão desagregado já foram documentadas (Hirata et al. 2009), contudo a metodologia utilizada não permite identificar a importância relativa das variáveis ambientais e espaciais. Neste estudo foi utilizado um método que permite quantificar os efeitos dos componentes espacial e ambiental na composição de espécies (Borcard et al. 1992). Embora muitos trabalhos sugiram que comunidades de epífitos são agrupadas e espacialmente estruturadas (Bennet 1986; Zotz et al. 1999; Nieder et al. 2000; Zotz & Schultz 2008; Wolf et al. 2009), o mesmo não pode ser observado neste trabalho. Ao contrário, as características do ambiente parecem exercer uma influência maior na distribuição dos epífitos vasculares. O fato de os butiazeiros serem esparsos na paisagem, com as copas nunca se tocando e assim gerando descontinuidades de habitats, pode explicar a ausência de uma estrutura espacial na comunidade. No entanto, características microambientais proporcionadas pelas diferentes zonas de *B. capitata* devem ser o fator principal para o estabelecimento de epífitos vasculares.

Condições abióticas alteradas têm sido propostas como um dos principais mecanismos afetando a composição de espécies epifíticas (Krömer & Gradstein 2003). Árvores isoladas em pastagens possuem condições ambientais muito diferentes daquelas presentes em florestas contínuas, como intensidade de luminosidade, umidade relativa do ar, temperatura e exposição ao vento (veja, por exemplo, Werner & Gradstein 2008, 2009). Estas condições favorecem espécies tolerantes a seca, diminuindo a riqueza e a equidade da comunidade (Flores-Palacios & García-Franco 2004; Köster et al. 2009). A comunidade de epífitos em Palmares do Sul é composta principalmente de espécies comuns em áreas degradadas e dominada principalmente por três espécies (apêndice 1). Diferenças microclimáticas entre as zonas dos forófitos podem amenizar condições abióticas desfavoráveis em formações vegetais secas e abertas para algumas espécies, gerando uma estratificação na composição de espécies (Werneck & Espírito-Santo 2002).

Apesar das restrições ambientais impostas ao estabelecimento de novas plantas, a distribuição horizontal dos epífitos vasculares aparenta ser afetada principalmente pela distância da floresta de restinga, sugerindo que a comunidade é limitada por dispersão, mesmo não tendo sido encontrado um padrão agrupado de espécies. O espaço parece exercer pouco ou nenhum papel na distribuição dos epífitos, sugerindo que a dispersão externa a comunidade seja mais freqüente e mais importante do que a dispersão dentro da comunidade. Tem sido proposto que em metacomunidades teóricas a dispersão externa pode ser mais influente na riqueza de espécies do que a dispersão interna (Fukami 2005). Esta influência deve evitar que uma espécie colonize um forófito próximo, fazendo com que a zona do butiazeiro seja o principal fator estruturante da comunidade epifítica.

CONCLUSÕES

Os dados sugerem que a distribuição vertical seja mais importante que a distribuição horizontal para a estruturação da comunidade de epífitos vasculares. A dispersão de espécies da área fonte deve ser importante para a manutenção da riqueza de espécies na comunidade e ocorre principalmente devido a atuação do vento, mas o que determina quais espécies permanecerão e qual será a composição da comunidade são as características abióticas locais, associadas às diferentes zonas do forófito (Laube & Zotz 2003). A dispersão de uma espécie epifítica de um butiazeiro isolado para o outro deve ser muito rara, prevenindo uma agregação de espécies na comunidade. A diferença na composição e riqueza de epífitos vasculares associadas a diferentes substratos do forófito indica uma forte separação de nicho entre as espécies, e é o principal fator estruturante da comunidade.

AGRADECIMENTOS

Gostaríamos de agradecer ao Dr. Fernando Souza Rocha pelas sugestões nas análises estatísticas e úteis comentários para o trabalho. Também agradecemos a Virgílio Bernardes Azevedo e Renan Nascimento que gentilmente cederam a área de estudo para a realização deste trabalho. Andréas Kindel e Jean Carlos Budke deram valiosas contribuições para o manuscrito. O CNPq concedeu bolsa de iniciação científica ao graduando Pedro Rates Vieira.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barthlott, W., Schmitt-Neuerburg, V., Nieder, J. & Engwald, S. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant ecology* 152: 145-156.
- Bennet, B.C. 1986. Patchiness, diversity and abundance relationships of vascular epiphytes. *Selbyana* 9: 70-75.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Borcard D., Legendre P. & Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Callaway R.M., Reinhart K.O., Moore G.W., Moore D.J. & Pennings S.C. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* 132: 221-230.
- Camargo, O.A., Silva, F.L.J., Custodio, R.S. & Gravino, N. 2002. *Atlas eólico do Rio Grande do Sul*. Secretaria de Energia, Minas e Comunicações do Estado do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.

- Cascante-Marín A., von Meijenfheldt N., de Leeuw H.M.H., Wolf J.H.D., Oostermeijer J.G.B. & den Nijs J.C.M. 2009. Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *Journal of Tropical Ecology* 25: 63-73.
- Embrapa 2009. *Banco de dados climáticos do Brasil*. Disponível em <http://www.bdclima.cnpm.embrapa.br/resultados/balanco.php?UF=&COD=225>.
- Flores-Palacios, A. & García-Franco, J.G. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana* 22: 181-191.
- Flores-Palacios A. & García-Franco J.G. 2004. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. *Plant Ecology* 173: 259-269.
- Flores-Palacios A. & García-Franco J.G. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 17: 191-207.
- Frei J.K. & Dodson C.H. 1972. Chemical effect of certain bark substrates on germination and early growth of epiphytic orchids. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 99: 301-307.
- Fukami T. 2005. Integrating internal and external dispersal in metacommunity assembly: preliminary theoretical analyses. *Ecological Research* 20: 623-631.
- Gentry A.H. & Dodson C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156.
- Gonçalves C.N. & Waechter J.L. 2002. Epífitos vasculares sobre espécimes de *Ficus organensis* isolados no Norte da Planície Costeira do Rio Grande do Sul: padrões de abundância e distribuição. *Acta Botânica Brasilica* 16: 429-441.
- Gonçalves C.N. & Waechter J.L. 2003. Aspectos florísticos e ecológicos de epífitos vasculares sobre figueiras isoladas no Norte da Planície Costeira do Rio Grande do Sul. *Acta botânica brasilica* 17: 89-100.

- Graham E.A. & Andrade J.L. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany* 91: 699-706.
- Haro-Carrión X., Lozada T., Navarrete H. & de Koning G.H.J. 2009. Conservation of Vascular Epiphyte Diversity in Shade Cacao Plantations in the Choco Region of Ecuador. *Biotropica* 41: 520-529.
- Hietz-Seifert U., Hietz P. & Guevara S. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 75: 103-111.
- Hirata A., Kamijo T. & Saito S. 2009. Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. *Plant Ecology* 201: 247-254.
- Ibisch, P.L., Boegner, A., Nieder, J. & Barthlott, W. 1996. How diverse are neotropical epiphytes? An analysis based on the "Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru". *Ecotropica* 2: 13-18.
- Ingram S.W. & Nadkarni N.M. 1993. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 25: 370-383.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta phytogeographica Suecica* 59: 1-136.
- Kress, W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: An update. *Selbyana* 9: 2-22.
- Krömer, T. & Gradstein, S.R. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* 24: 190-195.
- Krömer T., Kessler M. & Gradstein S.R. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* 189: 261-278.
- Köster N., Friedrich K., Nieder J. & Barthlott W. 2009. Conservation of Epiphyte Diversity in an Andean Landscape Transformed by Human Land Use. *Conservation Biology* 23: 911-919.

- Lacerda, L.D., Araujo, D.S.D. & Maciel, N.C. 1993. Dry coastal ecosystems of the tropical Brazil. In: Van der Maarel, E. (ed.). *Dry coastal ecosystems: Africa, America, Asia and Oceania*, pp 477-493. Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- Laube S. & Zotz G. 2003. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Functional Ecology* 17: 598-604.
- Laube S. & Zotz G. 2006a. Long-term changes of the vascular epiphyte assemblage on the palm *Socratea exorrhiza* in a lowland forest in Panama. *Journal of Vegetation Science* 17: 307-314.
- Laube S. & Zotz G. 2006b. Neither host-specific nor random: Vascular epiphytes on three tree species in a Panamanian lowland forest. *Annals of Botany* 97: 1103-1114.
- Legendre P. & Fortin M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- López-Villalobos A., Flores-Palacios A. & Ortiz-Pulido R. 2008. The relationship between bark peeling rate and the distribution and mortality of two epiphyte species. *Plant Ecology* 198: 265-274.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. 1989. *Generalized Linear Models*. 2^a ed, Chapman & Hall, Londres, UK.
- Machon N., Bardin P., Mazer S.J., Moret J., Godelle B. & Austerlitz F. 2003. Relationship between genetic structure and seed and pollen dispersal in the endangered orchid *Spiranthes spiralis*. *New Phytologist* 157: 677-687.
- Nadkarni N.M. 2000. Colonization of stripped branch surfaces by epiphytes in a lower montane cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Biotropica* 32: 358-363.
- Nieder, J., Engwald, S. & Barthlott, W. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20: 66-75.

- Nieder J., Engwald S., Klawun M. & Barthlott W. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland amazonian rain forest (Surumoni crane plot) of southern Venezuela. *Biotropica* 32: 385-396.
- Nieder J., Prospero J. & Michaloud G. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* 153: 51-63.
- Pillar V.D. 2009. *MULTIV - Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling; User's Guide v. 2.6.3*. Departamento de Ecologia, UFRGS, Porto Alegre. Disponível em : <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>.
- Pillar V.D. & Orłóci L. 1996. On randomization testing in vegetation science: Multifactor comparisons of releve groups. *Journal of Vegetation Science* 7: 585-592.
- R Development Core Team 2009. *R: A language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. Disponível em: <http://www.R-project.org>.
- Rambo, R. 1942. *A fisionomia do Rio Grande do Sul*. Editora da Unisinos, São Leopoldo, Brasil.
- Reyes-García C., Griffiths H., Rincon E. & Huante P. 2008. Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica* 40: 168-175.
- ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. 2002. *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for canonical community ordination (version 4.5)*. Ithaca, New York, US.
- ter Steege H. & Cornelissen J.H.C. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339.
- Tremblay R.L. 1997. Distribution and dispersion patterns of individuals in nine species of *Lepanthes* (Orchidaceae). *Biotropica* 29: 38-45.
- Tyron, M.R. 1970. Development and evolution of fern floras of oceanic islands. *Biotropica* 2: 76-84.

- Waechter, J.L. 1992. *O epifitismo vascular na planície costeira do Rio Grande do Sul* (Tese de Doutorado). Porto Alegre, UFRGS.
- Werneck M.D. & Espírito-Santo M.M.d. 2002. Species diversity and abundance of vascular epiphytes on *Vellozia piresiana* in Brazil. *Biotropica* 34: 51-57.
- Werner F.A. & Gradstein S.R. 2008. Seedling establishment of vascular epiphytes on isolated and enclosed forest trees in an Andean landscape, Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 17: 3195-3207.
- Werner F.A. & Gradstein S.R. 2009. Diversity of dry forest epiphytes along a gradient of human disturbance in the tropical Andes. *Journal of Vegetation Science* 20: 59-68.
- Wolf J.H.D., Gradstein S.R. & Nadkarni N.M. 2009. A protocol for sampling vascular epiphyte richness and abundance. *Journal of Tropical Ecology* 25: 107-121.
- Zapfack L. & Engwald S. 2008. Biodiversity and spatial distribution of vascular epiphytes in two biotopes of the Cameroonian semi-deciduous rain forest. *Plant Ecology* 195: 117-130.
- Zimmerman J.K. & Olmsted I.C. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* 24: 402-407.
- Zotz G. 2007. Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. *Journal of Vegetation Science* 18: 123-130.
- Zotz G., Bermejo P. & Dietz H. 1999. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Biogeography* 26: 761-776.
- Zotz G. & Schultz S. 2008. The vascular epiphytes of a lowland forest in Panama-species composition and spatial structure. *Plant Ecology* 195: 131-141.
- Zotz G. & Vollrath B. 2003. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology* 19: 81-90.
- Zuur, A.F., Leno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. 2ed, Springer Press, New York, US.

ANEXOS

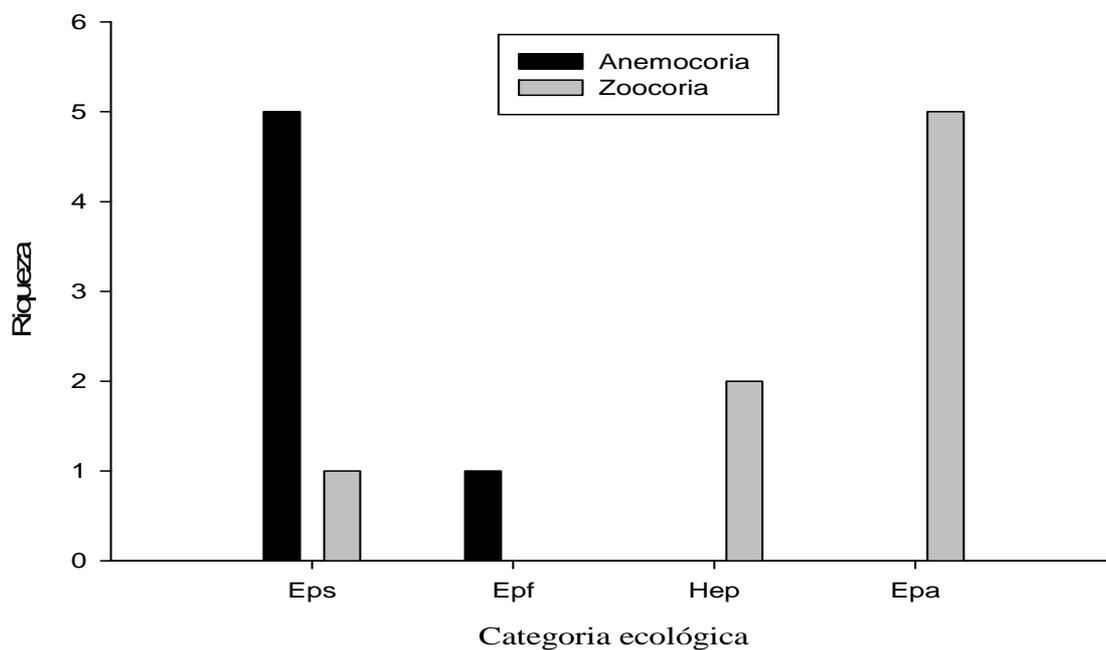


Fig. 1. Riqueza de espécies anemocóricas e zoocóricas nas diferentes categorias ecológicas *sensu* Benzing (1990). Eps: Epífitos seletivos; Epf: Epífitos facultativos; Hep: Hemiepífitos primários; Epa: Epífitos acidentais.

Tabela 1. Riqueza média de epífitos vasculares e das diferentes categorias ecológicas de Benzing (1990) em cada zona dos butiazeiros. Letras semelhantes indicam diferenças não significativas na ANOVA. $P < 0,01$ para todas as diferenças significativas

Zona	Riqueza total	Epífitos seletivos	Hemiepífitos primários	Epífitos facultativos	Epífitos acidentais
Base	0,15 ^a	0,15 ^a	- ^a	- ^a	- ^a
Meio	0,33 ^a	0,25 ^a	0,08 ^{ab}	- ^a	- ^a
Topo	2,75 ^b	1,93 ^b	0,20 ^b	0,38 ^b	0,25 ^b

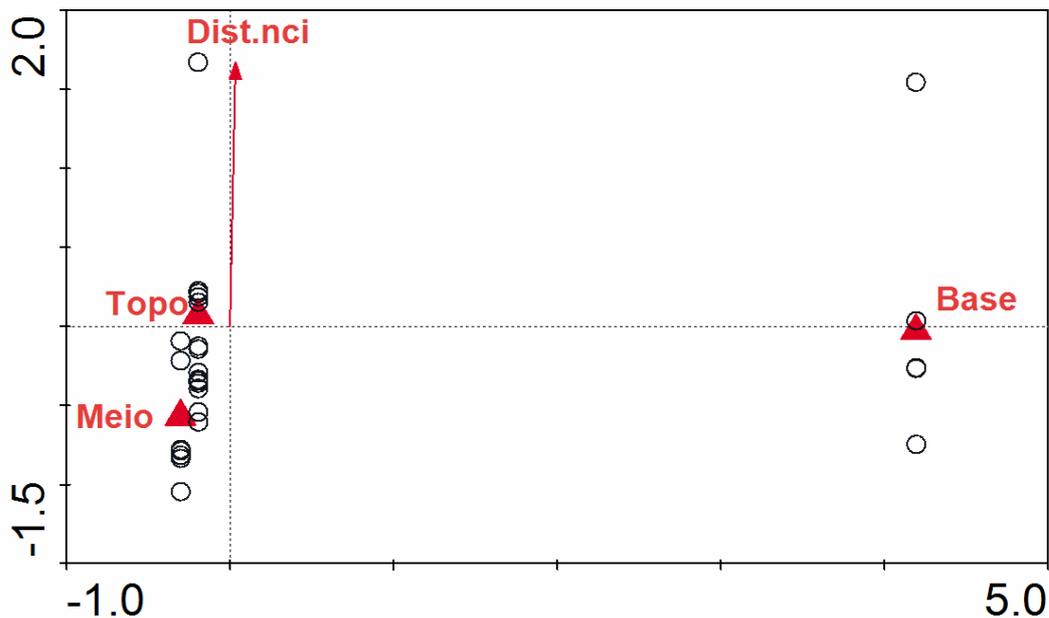


Fig. 3. Diagrama de ordenação canônica com a distância do forófito para o fragmento de restinga e a zona do forófito como variáveis ambientais. Todas as variáveis tiveram efeitos marginalmente significantes ($P < 0,05$). Os escores dos centróides para as variáveis *dummy* são mostrados como triângulos. Algumas unidades amostrais foram suprimidas por uma questão de visibilidade do gráfico.

Apêndice 1. Espécies de epífitos vasculares sobre *Butia capitata* em Palmares do Sul, as respectivas síndromes de dispersão e categorias ecológicas e o número de vezes que cada uma ocorreu em cada uma das zonas do forófito (*base*, *meio* e *topo*). A: anemocórica; Z: zoocórica; Eps: epífito seletivo; Epa: epífito acidental; Hep: hemiepífito primário; Epf: epífito facultativo.

Espécie	Síndrome de dispersão	Categoria ecológica	Base	Meio	Topo
<i>Aechmea recurvata</i>	Z	Eps	0	8	19
<i>Asparagus setaceus</i>	Z	Epa	0	0	1
<i>Casearia sylvestris</i>	Z	Epa	0	0	2
<i>Cattleya intermedia</i>	A	Eps	0	0	2
<i>Cordia curassavica</i>	Z	Epa	0	0	2
<i>Coussapoa microcarpa</i>	Z	Hep	0	0	2
<i>Daphnopsis racemosa</i>	Z	Epa	0	0	3
<i>Ficus cestrifolia</i>	Z	Hep	0	3	6
<i>Microgramma vacciniifolia</i>	A	Eps	0	2	25
<i>Opuntia monacantha</i>	Z	Epa	0	0	2
<i>Pleopeltis hirsutissimum</i>	A	Eps	0	0	1
<i>Rumohra adiantiformis</i>	A	Epf	0	0	15
<i>Serpocaulon meniscifolium</i>	A	Eps	0	0	28
<i>Tillandsia aeranthos</i>	A	Eps	6	0	2