Universidade de São Paulo

Diversidade de pteridófitas em gradientes de altitude na
Mata Atlântica do Estado do Paraná, Brasil

Mateus Luís Barradas Paciencia

Tese de Doutorado

- 2008 -

Diversidade de pteridófitas em gradientes de altitude na Mata
Atlântica do Estado do Paraná, Brasil

Tese de Doutorado apresentada ao
Instituto de Biociências da Universidade de
São Paulo para a obtenção do título de
Doutor em Ciências, na Área de Botânica.

Orientador: Dr. Jefferson Prado

Universidade de São Paulo

São Paulo

- 2008 -

Paciencia, M. L. B.

Diversidade de pteridófitas em gradientes de altitude na Mata Atlântica do Estado do Paraná.

Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Depto. de Botânica, 2008.

São Paulo, SP.

229p.

Tese: Título de Doutor em Ciências (Botânica).

Palavras-chave: Pteridófitas, diversidade, riqueza, altitude, restrições geométricas, MDE, Mata Atlântica, Paraná.

AGRADECIMENTOS.....	5
RESUMO.....	7
ABSTRACT.....	8
INTRODUÇÃO.....	10
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	21
MATERIAL E MÉTODOS.....	22
RESULTADOS.....	80
DISCUSSÃO.....	143
CONCLUSÕES.....	160
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	162
APÊNDICES	
I. ÁREA DE ESTUDO - Características das matas da Serra do Mar paranaense	176
II. TABELA DE ESPÉCIES.....	184
III. ESPÉCIES ENCONTRADAS NA ÁREA DE ESTUDO	
LYCOPHYTAS.....	191
SAMAMBAIAS.....	194
IV. Escolha de estimador não-paramétrico de riqueza.....	225
V. Análise de regressão por guildas de tipo de hábito.....	228

À minha família, Bia, Chico e Orestes, por quem despendo todo o meu amor, meu carinho e minha dedicação. Tenho muito orgulho de caminhar ao lado de vocês.

Gostaria de agradecer a todos que colaboraram para a execução deste trabalho,

A meu orientador, Jefferson Prado, amigo, professor e parceiro de trabalho e de risadas, pelo seu apoio incondicional durante todas as etapas desse estudo, mesmo diante das mais diversas dificuldades, o meu obrigado, sempre,

A meu co-orientador, Paulo Labiak, pela inestimável e duradoura amizade e pela participação na execução deste trabalho desde o nascimento da idéia até a efetiva realização, seja no trabalho de campo, na identificação das plantas, nas pertinentes discussões, nos ajustes a serem feitos, enfim...sem o Paulinho, talvez essa Tese não existisse, ao menos da forma presente,

À minha Bia, mãe do meu Chico, pela ajuda monumental nessa e em outras teses que a gente tem que encarar por aí...obrigado por tudo desde sempre,

Ao amigo Ronaldo Francini Filho, a quem certamente devo grande parte da execução dessa Tese, pela ajuda com as análises, textos e figuras,

À minha mãe (agora avó), Mércia, pelas correções do texto, pelo apoio científico durante os últimos anos, e pelo carinho, um agradecimento especial pela ajuda dentro e fora de campo,

Ao meu pai, sensacional Luizão, por cuidar de mim e de minha família como poucas pessoas são capazes de cuidar do outro,

Ao Dr. Michael Kessler, pelo fornecimento de bibliografia, pelas sugestões e pelo incentivo à realização deste trabalho através de seus artigos tão instigantes acerca da biodiversidade das pteridófitas nos gradientes altitudinais,

Ao Dr. Robert Colwell pela atenção despendida na explicação do Mid-Domain Effect e pelo envio de bibliografia no início do trabalho,

À amiga Ivana Suffredini, pelas sugestões prontamente aceitas, para a melhoria do resumo e do abstract,

Ao Rodrigo Leão, amigo de várias horas (que já viraram anos), pelas conversas, pela ajuda na organização das idéias e análises e pelas valiosas sugestões; também a doce Mari, que me recebeu em sua casa sempre com um sorriso,

À Grazi, que, com seus dotes culinários sem precedentes, proveu os ATP necessários pra cabeça funcionar direito durante minha jornada baiana,

Aos queridos amigos de UNIP (minha atual filiação), Dráuzio Varella, Ivana Suffredini, Sr. Luiz Coelho, Osmar Ferreira, Sérgio Frana e Wilson Malavazi, pela amizade, pelas conversas, pelas viagens e pela oportunidade de fazer pesquisa séria. Muito do que está aqui é fruto de nosso aprendizado em conjunto.

A todos os meus amigos (todos mesmo) e familiares, que, pacientemente, cada qual a sua maneira, contribuíram para este trabalho e esperaram por este momento...obrigado pela energia fortalecedora de vocês!

À Osely, que ajudou, e muito, a cuidar do pequeno Chico, enquanto o pai dele escrevia, escrevia, escrevia...

À Renata Pardini, que, entre um café e outro, me incentivou a transformar este trabalho em um Doutorado. Rena, te adoro!...e não é de hoje...

Ao Fernando Bittencourt Matos, Pedro Swatzbound, Luciano Pohl e Miriam Koehler, pela prestativa ajuda no trabalho de campo,

À Miriam e à Natália (família Koehler Labiak Evangelista), que me receberam em Curitiba tantas e tantas vezes,

À UNIP pelo apoio crucial para a realização deste estudo, através do financiamento de viagens de campo e visitas a Herbários e pelo fornecimento de condições adequadas de trabalho,

À Fundação O Boticário para Proteção da Natureza pelo financiamento da pesquisa de campo,

Ao Instituto Ambiental do Paraná (IAP), pelas concessões de acesso às Unidades de Conservação,

Ao IBAMA, pela concessão das licenças de coleta,

Ao memorável Miles Davis e a toda Família Catena Zapata, que tornaram algumas noites de trabalho menos solitárias.

Diversidade de pteridófitas em gradientes de altitude na Mata Atlântica do Estado do Paraná, Brasil

A fim de se compreender como varia a diversidade de pteridófitas em função do aumento da elevação do terreno e quais os potenciais mecanismos responsáveis pelas mudanças na riqueza e na abundância de espécies ao longo do gradiente de altitude, foram estudadas as vertentes leste-nordeste de três montanhas do complexo costeiro da Serra do Mar, no Estado do Paraná – Serra da Graciosa, Pico do Marumbi e Serra da Prata. As amostragens foram conduzidas em 10 parcelas de 10m x 60m, ao longo do gradiente florestal altitudinal de cada montanha. Os sítios de amostragem foram distribuídos em intervalos aproximados de 200 m em elevação, desde localidades próximas à linha de costa (áreas de Restinga arbórea e de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, entre 0-10 m de altitude) até os pontos mais altos das serras de (1.500 m.s.n.m., aproximadamente). Considerando todos os sítios, foram registradas 166 espécies, distribuídas em 61 gêneros e 21 famílias. Enquanto Hymenophyllaceae, Lycopodiaceae e as gramitidóides são observadas em altitudes mais elevadas, Polypodiaceae, Cyatheaceae, Thelypteridaceae, Lomariopsidaceae e Schizaeaceae tendem a ocorrer em localidades mais baixas. Os resultados indicaram que existe um forte efeito da altitude sobre a determinação da riqueza de espécies, tanto em escala local (cada montanha, individualmente) quanto em escala regional (conjunto das três montanhas): a riqueza interpolada e a observada variaram segundo uma curva em forma de sino, ao longo dos gradientes, atingindo um pico a 800-1.000 m.s.n.m.. Análises de regressão múltipla evidenciaram que os principais fatores abióticos capazes de explicar o padrão de riqueza encontrado foram, em ordem decrescente, as restrições geométricas verificadas nos extremos do gradiente (modelo nulo baseado no efeito do domínio central – MDE), a estrutura da floresta e a constituição físico-química do solo, para $\alpha=0,05$. Essas três variáveis, juntas, foram capazes de explicar 46,7% a 95,4% da variação da riqueza de

espécies, dependendo da escala em questão. A riqueza interpolada foi mais bem amplamente explicada pelo MDE, enquanto que a riqueza observada foi explicada, primordialmente, pelos solos e pela estrutura florestal (valores resumidos segundo os primeiros eixos de análises não-métricas de escalas multidimensionais – NMDS). A abundância, por sua vez, variou apenas no gradiente de altitude da Serra da Prata, apresentando relações positivas com a complexidade estrutural da floresta. Conforme vem sendo discutido na literatura para diversos grupos biológicos, os MDE mostraram-se os principais fatores determinantes da riqueza de espécies, atribuindo um forte peso à estocasticidade na explicação de padrões de distribuição das espécies.

palavras-chave: pteridófitas, diversidade, riqueza, altitude, restrições geométricas, efeitos do domínio central - MDE, Mata Atlântica, Paraná, Brasil.

ABSTRACT

Diversity of pteridophytes along altitudinal gradients in the Atlantic Rain Forest of the Paraná State, Brazil

In order to better understand how diversity of pteridophytes varies in function of the terrain elevation and what are the potential mechanisms driving species richness and abundance changes, the eastern-northeastern slopes of three mountains at Serra do Mar, State of Paraná, Brazil – Serra da Graciosa, Marumbi Peak and Serra da Prata were studied. The surveys were done in 10 plots of 10m x 60m along forested altitudinal gradient at each mountain. Sites were distributed on 200 m-elevation intervals, from near sea level (forests on sandbanks – Restinga and Lowland Rain Forest, between 0-10 m-elevation) up to the tops of mountains (1,500 m a.s.l., approximately). Considering all sites combined, we found 166 species of pteridophytes from 61 genera and 21 families. While Hymenophyllaceae, Lycopodiaceae, and grammitids are mainly observed at high

elevations, Polypodiaceae, Cyatheaceae, Thelypteridaceae, Lomariopsidaceae, and Schizaceae tend to occur at lower places of the mountains. Results showed a strong altitudinal effect over the pteridophyte species richness for both local and regional scales (the three mountains separately or treated as a set): both interpolated and observed species richness had described a hump-shaped pattern along all gradients, peaking at 800-1,000 m a.s.l. Multiple regression analysis provided evidences that the main factors able to explain richness pattern were, in decreasing order, the geometric constraints noticed in the ends of the gradient (Mid-Domain Effect - MDE), the forest structure, and the physiochemical constitution of the soil, for $\alpha=0.05$. These three variables together explained 46.7% to 95.4% of species richness variation, depending on the scale. Interpolated richness was better explained by MDE, while the observed richness was firstly explained by soils and forest structure (summarized by the first dimensions of the non-metric multidimensional scaling analysis – NMDS). Moreover, the abundance varied only in the altitudinal gradient at Serra da Prata, where a positive relationship to the structural complexity of the forest was remarked. According to the present results and to data found in the current literature for many taxonomic groups, MDE has been the most important factor determining the species richness. Thus, sthochasticity can get an original play in species distribution patterns.

key-words: pteridophytes, diversity, species richness, elevation, geometric constraints, Mid-Domain Effects - MDE, Atlantic Rain Forest, Paraná, Brazil.

Variações geográficas nos padrões de distribuição das espécies, principalmente em escala continental, vêm sendo alvo de estudos em biologia e ecologia há quase dois séculos (De Candolle 1874 *apud* Watkins *et al.* 2006; Wallace 1878).

Contudo, pesquisadores em geral diferem em seus pontos de vista quanto ao modo de distribuição das espécies nos diferentes biomas e ecossistemas. Assim, atualmente, o padrão de distribuição e diversidade das espécies e os mecanismos que levam à variação em diversas escalas ainda permanecem como pontos importantes em ecologia, especialmente no que diz respeito à distribuição das espécies ao longo de gradientes espaciais de naturezas distintas, como os gradientes latitudinais e de altitude (Givnish, 1999; Chown & Gaston 2000; Lomolino 2001).

Especificamente no que tange aos gradientes de altitude, foco de interesse do presente trabalho, têm-se encontrado três padrões principais de variação da diversidade e da distribuição das espécies: 1) padrão “monotônico-decrescente” em função do aumento da elevação – diminuição do número de espécies com o aumento da altitude; 2) padrão constante-decrescente – riqueza relativamente constante (a unimodal) em baixas altitudes, com decréscimo em altas altitudes; 3) padrão unimodal-parabólico ou “distribuição em curva de sino”, com riqueza de espécies mais alta próximo ao meio do gradiente. Enquanto os dois primeiros têm sido associados a gradientes de produtividade (Gentry 1988; Rohde 1992; Abrams 1995; Tuomisto & Poulsen 1996), o terceiro ainda é alvo de controvérsia, sendo associado a eventos determinísticos (Rozenzweig 1995; Krömer *et al.* 2005) ou estocásticos (Shmida & Wilson 1985).

Apesar de, historicamente, acreditar-se que os gradientes altitudinais refletissem fielmente os gradientes latitudinais [conforme sugerido por MacArthur (1972) e defendido por outros autores (Stevens 1989, 1992; Cardillo 2002)] e, portanto, o padrão de diversidade mais esperado em gradientes de altitude devesse ser o decréscimo monotônico em função do aumento da altitude (em analogia com a diminuição do número

de espécies ao longo do gradiente Tropical–Polar), aparentemente, o padrão mais comumente encontrado na natureza deve ser o unimodal-parabólico (Rahbek 1995; Brayard *et al.* 2005; Rahbek *et al.* 2007).

Estudos quantitativos de revisão da literatura, baseados em dados disponíveis sobre o assunto (Rahbek 1995, 1997, 2005), indicam que o padrão de sino é encontrado em quase 80% dos estudos efetuados sobre diversidade e distribuição de espécies em gradientes de altitude. Na verdade, ao estudar praticamente todo o conjunto de dados disponíveis na literatura até meados da década de 1990, Rahbek (1995) verificou que, de fato, havia uma tendência geral ao declínio da riqueza de espécies (de animais e vegetais) em altitudes mais elevadas – o que possivelmente fez com que parte dos ecologistas acreditasse que gradientes latitudinais e altitudinais fossem fielmente refletidos um no outro –, mas, por outro lado, também notou que esta queda de riqueza não constituía necessariamente uma relação linear com o gradiente de altitude, mas, sim, que as curvas de sino eram mais freqüentes do que as variações monotônicas.

Curvas de sino podem descrever a variação de atributos ambientais ao longo de gradientes e, neste caso, tais atributos podem vir a explicar satisfatoriamente os padrões unimodais de riqueza-diversidade (Stevens 1992). Gradientes de produtividade, por exemplo, podem apresentar esse padrão unimodal com maior freqüência do que se imagina (Rosenzweig 1995). No entanto, muitas vezes, estudos destinados à compreensão de padrões de distribuição espacial das espécies acabam contemplando não a totalidade do gradiente, mas, sim, uma porção mais curta do mesmo. Possivelmente, isso acaba mascarando o padrão real de distribuição das espécies, levando o pesquisador a encontrar primariamente padrões monotônicos ao longo do gradiente ambiental, crescentes ou decrescentes, ou mesmo a constatar a completa ausência de relações entre o gradiente de espécies e o ambiente (para uma explicação mais extensa, ver Pausas & Austin 2001).

De toda a sorte, tradicionalmente, a ocorrência de um ou de outro padrão de diversidade-distribuição na natureza era majoritariamente explicada através da variação

de fatores ecológicos, históricos, ou ainda pela interação entre eles, conforme salienta Moura (2003), referindo-se aos gradientes latitudinais. Mesmo após a percepção mais clara de que padrões unimodais eram mais freqüentes do que se esperava, tanto latitudinal, quanto altitudinalmente, o conjunto de explicações mais acessadas continuou a ser enraizado em fatores ecológicos ou históricos (Pianka 1966; Kitayama 1992; Ricklefs & Schluter 1993; Brown *et al.* 1995; Rozenzweig 1995; Givnish 1999; Kessler 2001a; Lomolino 2001; Cardillo 2002; Grytnes 2003a; Krömer *et al.* 2005).

Recentemente, uma categoria de explicações alternativas e muito mais simplificadas começou a ser incorporada nos estudos de gradientes de diversidade-distribuição, contribuindo para elucidar a relação entre riqueza de espécies e gradientes espaciais. Trata-se de um conjunto de explicações geométrico-matemáticas (Colwell *et al.* 2004a, 2005; Currie & Kerr 2008) relacionadas às limitações geométricas nas amplitudes de distribuição das espécies, ou os “*Mid-Domain Effects*” (i.e., “efeitos do domínio central” – MDE) (Colwell & Hurtt 1994, Pineda & Caswell 1998; Lees *et al.* 1999; Colwell & Lees 2000; Lyons & Willig 2002), ainda pouco estudadas até o momento, mas que vêm ganhando espaço entre ecologistas de todo o mundo como um fator importante para a distribuição das assembléias de espécies (Grytnes & Vetaas 2002; Grytnes 2003b).

Os MDE resultam das limitações impostas à ocorrência das espécies para além dos extremos do gradiente e têm se mostrado uma eficiente ferramenta na formulação de uma “explicação universal” para os padrões de diversidade em ambientes megadiversos como as florestas tropicais, uma vez que vêm sendo verificados para diversos grupos taxonômicos detentores de elevados números de espécies (para uma revisão sobre os MDE, ver Colwell *et al.* 2004a, 2005).

Segundo indicam alguns dos principais estudos experimentais recentes sobre gradientes ambientais (e.g., Lieberman *et al.* 1996; Rahbek 1997; Vazquez & Givnish. 1998; Kessler 2000a, 2001a; Bhattarai & Vetaas 2003; McCain 2004; Almeida-Neto *et al.* 2006; Cardelús *et al.* 2006; Kluge *et al.* 2006; Watkins *et al.* 2006), o foco dos padrões de

distribuição e diversidade das espécies tem se voltado para escalas locais ou regionais, como as florestas tropicais, que são ambientes estruturalmente complexos e detentores de grande biodiversidade. Nestes ambientes, tornou-se comum tentar explicar de que maneira varia a riqueza de espécies, por exemplo, entre diferentes grupos vegetais funcionais ou estruturais (Gentry 1988; Tuomisto & Ruokolainen 1994, 2005; Tuomisto & Poulsen 2000; Kessler 2001a; Tuomisto *et al.* 2002; Bhattarai & Vetaas 2003; Krömer *et al.* 2005; Cardelús *et al.* 2006).

Nesse âmbito, até meados da década de 1990, um dos grupos vegetais menos estudados era o das pteridófitas – considerando-se o senso mais amplo do termo, que inclui licofitas e monilofitas (vide texto, pág.22). Contudo, especialmente após a virada do último século, as pteridófitas passaram a receber maior atenção por parte de ecólogos e conservacionistas, assumindo papéis principais em levantamentos de vegetação de florestas tropicais no mundo todo (Kessler 1999, 2000b, 2001a, b; Tuomisto *et al.* 2002, 2003; Paciencia & Prado 2005a; Williams-Linera *et al.* 2005; Watkins *et al.* 2006). Acredita-se que este maior interesse por parte de ecologistas no mundo inteiro esteja relacionado à relativa praticidade em se trabalhar com o grupo, que congrega um número de espécies relativamente pequeno e restrito em seus locais de ocorrência, sendo quase sempre bem conhecidas taxonomicamente.

Ainda assim, são poucos os estudos com comunidades de pteridófitas, especialmente no que se refere ao padrão de diversidade-distribuição das espécies e os mecanismos associados (e.g., Tuomisto & Ruokolainen 1994; Tuomisto & Poulsen 1996, 2000; Kessler 2001a, c, 2002, Tuomisto *et al.* 2003; Salovaara *et al.* 2004; Paciencia & Prado 2005b; Kluge *et al.* 2006; Zuquim *et al.* 2007), inclusive em gradientes espaciais (Kessler 2001a, b, c, 2002; Tuomisto *et al.* 2003; Kluge *et al.* 2006).

Em gradientes de altitude, por exemplo, a maioria dos estudos conduzidos com comunidades de pteridófitas foi realizada em sistemas altitudinais tropicais com mais de 2.500 metros acima do nível do mar (Cordilheira dos Andes – Kessler 2001a, Krömer *et al.* 2005; Monte Kilimanjaro, Tanzânia – Hemp 2001a, b; Vulcão Barva e Cadeia Atlântica,

Costa Rica – Cardelús *et al.* 2006; Kluge *et al.* 2006; Watkins *et al.* 2006), ou então em gradientes mais restritos de zonas temperadas (p.e., Himalaia, entre 100–1.500 m.s.n.m. – Bhattarai & Vetaas 2003) e, entre estes estudos, tanto o padrão monotônico quanto o de sino foram encontrados, para diferentes guildas de formas de vida. Até o momento, nenhum estudo reuniu uma maior restrição altitudinal ao componente latitudinal tropical.

O presente trabalho reúne essas duas características, podendo contribuir substancialmente para a verificação da constância nos padrões mundialmente encontrados para a distribuição e a diversidade das pteridófitas com relação à variação da altitude, utilizando-se, contudo, um gradiente altitudinal relativamente pequeno, restrito às elevações comparativamente modestas da Serra do Mar.

Conforme mencionado, muitas das explicações fornecidas para a variação da riqueza de espécies vegetais em gradientes ambientais invocam aspectos ecológicos e ou históricos das áreas em foco. Para pteridófitas, em especial, sabe-se que a variação da riqueza local de espécies nas florestas tropicais (diversidade alfa) pode ser explicada, em parte pelas limitações de dispersão das espécies segundo um modelo de “dispersão aleatória” (“*random walk*”, baseado na teoria Neutra de Hubbell, Hubbell 2001), e em parte pela hipótese da diferenciação de nicho (ou “heterogeneidade ambiental”, Tuomisto *et al.* 2003).

Segundo a primeira hipótese, as espécies são competitivamente idênticas e, destarte, diferenças florísticas são criadas ao acaso, limitadas somente pela capacidade de dispersão das espécies ao longo das diferentes áreas. Assim, a similaridade decai com o aumento do logaritmo da distância geográfica. Já na segunda hipótese, atributos ambientais que existem na área de ocorrência das espécies (solos, estrutura física, microclima, etc.) proporcionam a seleção daquelas capazes de habitar as localidades dominadas por tal atributo. Por esta forma, a similaridade decai com o aumento da distância ambiental.

Apesar de as pteridófitas serem capazes de se dispersar por áreas grandes (Tryon 1986), localidades próximas entre si tendem a apresentar similaridades mais altas

do que em relação a localidades distantes, sugerindo que a composição local de espécies, no grupo, é influenciada pela distância geográfica (Tuomisto *et al.* 2002, 2003a, b), como previsto pelo modelo de dispersão aleatória. Por outro lado, pteridófitas apresentam estreitas relações com gradientes edáficos (Tuomisto *et al.* 2002; Zuquim *et al.* 2007) e estruturais das florestas tropicais (Paciencia & Prado 2005a). Tais gradientes, por sua vez, mostram-se relacionados a variações topográficas e vegetacionais, em pequena (Poulsen & Nielsen 1995; Cárdenas *et al.* 2007), média (Tuomisto *et al.* 2002) e grande escalas (Tuomisto *et al.* 2003), de modo que, muitas vezes, é difícil separar os fatores e os co-fatores que agem na determinação dos padrões de distribuição das espécies.

Assim, ao examinar a distribuição das samambaias ao longo de um gradiente de altitude no Complexo Costeiro do Estado do Paraná, o presente estudo procura responder às seguintes questões: 1) Qual a constituição e como se estrutura a assembléia de pteridófitas da Serra do Mar paranaense? 2) Como variam a riqueza e a abundância das espécies em função da altitude? 3) Quais os determinantes do padrão de variação da estrutura das comunidades de pteridófitas ao longo do gradiente? 4) Quais os principais fatores capazes de explicar essas variações de riqueza, abundância e de estrutura da comunidade em geral? 5) Como a altitude influencia a distribuição de diferentes guildas de tipo de hábito em escala regional e como se dá a fidelidade de hábitat em cada guilda?

Mid-Domain Effects

Muitos autores têm sugerido que os picos intermediários nos gradientes emergem, ao menos em parte, de restrições geométricas ("*geometric constraints*") impostas à amplitude de distribuição das espécies em um gradiente fechado, com limites extremos fixos ("*hard boundaries*") (Colwell & Lees 2000; Grytnes & Vetaas 2002; Grytnes 2003b; Cowell *et al.* 2004b). Assim, com a imposição de limites fixos, segundo Watkins *et al.* (2006), "*uma determinada espécie terrestre não poderia fisicamente ocorrer acima da*

mais alta e abaixo da mais baixa elevação ao longo de um gradiente inteiro de altitude”, ou nem mesmo “suas amplitudes não poderiam se estender além do limite terrestre em uma ilha”.

Dessa forma, os limites fixos – ou domínios fixos – seriam restrições físicas, espaciais, relacionadas à própria capacidade de dispersão/colonização das espécies. Além das restrições espaciais, que são óbvias, os domínios podem ser definidos também como descontinuidades ecológicas que limitam um dado ecossistema ou bioma.

Uma região de ocorrência fixa (domínio) ocasionaria uma “construção” na amplitude de alocação das espécies, ou seja, o local que as mesmas poderiam vir a colonizar. Essa restrição espacial, por sua vez, acaba forçando a sobreposição das alocações, particularmente daquelas espécies com amplitudes maiores e, portanto, mais centrais, gerando um “acúmulo de alocações” na porção mediana do gradiente. A sobreposição resulta, assim, em um pico de diversidade central ao domínio, ao qual se denomina “*mid-domain-effect*” – MDE (Colwell & Lees 2000).

Uma forte relutância na aplicação dos MDE como fonte de explicação para os padrões biológicos das espécies é que o modelo hipotetiza que os gradientes ambientais na natureza não têm efeitos sobre a distribuição individual das espécies, ou na riqueza de espécies da comunidade. De fato, modelos de MDE prevêm a ação simples das restrições geométricas sobre a riqueza que seria esperada na ausência de um gradiente ambiental ao longo de um determinado gradiente espacial. No entanto, a presença de um forte MDE não exclui a possibilidade de outros fatores (p.e., clima, microclima, aporte de nutrientes, precipitação, condições edáficas, etc.) contribuírem simultaneamente ao padrão espacial da riqueza de espécies no domínio. Além do mais, o fato indiscutível de que a história e a biologia de cada espécie determinam sua amplitude não contradiz, de modo nenhum, a possibilidade de que o padrão agregado possa conformar-se com um modelo estocástico como os MDE.

Pteridófitas e os sistemas altitudinais

As pteridófitas constituem um grupo relativamente diverso e abundante em florestas tropicais. Representam aproximadamente 15% das espécies de plantas vasculares destas formações (Poulsen & Nielsen 1995), sendo este número ainda maior se forem considerados apenas os ambientes onde a interferência antrópica é baixa.

Devido à particularidade reprodutiva de apresentar alternância de gerações, com uma fase gametofítica efêmera e ainda bastante dependente da água, muitas das espécies de pteridófitas tendem a ocorrer em ambientes sujeitos a condições microclimáticas relativamente “estáveis” durante o ano, como as florestas tropicais (Watkins *et al.* 2007) (aqui o termo *estável* sendo apresentado de forma genérica e ampla, pois esses ecossistemas mostram variações ambientais consideráveis, tanto espacial quanto temporalmente). O mesmo é válido para os esporófitos de diversas espécies, uma vez que apresentam características ecológicas que restringem sua ocorrência a ambientes pouco alterados, requerendo condições ambientais bastante específicas para o estabelecimento (Tuomisto & Poulsen 1996; Tuomisto *et al.* 2002).

Estudos comparativos entre gradientes altitudinais em florestas tropicais têm mostrado que as zonas montanas, nas altitudes mais elevadas, são, geralmente, pobres em espécies e famílias de pteridófitas, além de floristicamente distintas quando comparadas às zonas de altitudes baixas, como as planícies e os sopés dos sistemas altitudinais (Tryon 1972; Lellinger 1985; Proctor 1985; Proctor *et al.* 1988; Parris *et al.* 1992; Moran 1995; Lieberman *et al.* 1996). Assim, áreas montanhosas como um todo, em todo o mundo, tendem a congregar um número de espécies consideravelmente maior do que áreas extensivamente planas (Moran 1995).

Isto seria o reflexo da potencial sensibilidade das pteridófitas às mudanças ambientais bruscas (Kornaš 1977; Page 2002; Watkins *et al.* 2007), de modo que vários grupos teriam se diferenciado nas cadeias de montanhas, ocupando supostamente diferentes nichos ecológicos existentes ao longo do gradiente espacial-altitudinal, tais como as próprias altitudes, clareiras, ravinas, solos, tipos de rochas e microclimas (Moran

1995). Seguindo essa mesma linha de pensamento, algumas espécies devem ocorrer exclusivamente nas grandes altitudes, resultando no alto grau relativo de endemismos de pteridófitas que existe em picos e montanhas elevadas em todo o mundo (Tryon 1972, 1989; Moran 1995).

Informações detalhadas sobre a distribuição altitudinal das espécies, famílias e das formas de vida das pteridófitas são relativamente escassas. Nem mesmo é bem conhecido se alterações físicas da floresta ao longo de um gradiente altitudinal (estrutura, microclima e solos, por exemplo) influem de maneira contínua ou discreta na composição e diversidade de espécies (Kessler 1999, 2000a; Parris *et al.* 1999; Hemp 2001a, b; mas ver também Ashton 2003), muito embora seja amplamente reconhecida a existência de uma grande variação na composição florística e estrutural dos ecossistemas em um dado gradiente altitudinal (Kessler 2001a, b).

Estudos têm sugerido que espécies de pteridófitas epífitas tendem a ocupar porções menos elevadas quando observadas nas maiores latitudes de sua distribuição (Waechter 1992; Labiak & Prado 1998). No entanto, trabalhos dedicados à compreensão desses padrões de distribuição são ainda insuficientes e não foram realizados com tal especificidade de objetivos.

Neste contexto, conforme já postulado, o presente trabalho visa verificar como se distribui a assembléia de pteridófitas florestais ao longo do gradiente de altitude da vertente leste da Serra do Mar do Estado do Paraná, além de procurar definir quais as áreas de maior riqueza e diversidade, bem como os possíveis fatores determinantes das mesmas.

Diversidade das pteridófitas

O número de espécies de pteridófitas aumenta, de maneira esperada, com o aumento da área continental ao longo do globo terrestre (Roos 1995). Entretanto, enquanto nos Trópicos esse aumento é rapidamente detectado, nas zonas Temperadas é

tênue e gradual, e até mesmo não mais observado a partir de um milhão de quilômetros quadrados (Roos 1995).

Ainda segundo Roos (1995), são conhecidas entre 10.500 e 11.300 espécies de pteridófitas para todo o mundo, das quais 15-20% (cerca de 2.000) ocorrem em zonas Temperadas e 80% (9.000) nos Trópicos. O mesmo autor estima que o número global de espécies atualmente conhecidas represente cerca de 70% da biodiversidade total das pteridófitas (90% das espécies temperadas e 75% das tropicais), acreditando que o número de espécies deva chegar a 15.000 em todo o mundo.

As florestas tropicais constituem os principais centros de diversidade biológica e ecológica das pteridófitas atuais (Tryon 1985, 1986; Roos 1995). Numa abordagem já um tanto defasada diante do conhecimento atual, Tryon (1989) afirma que essas florestas congregam mais de 5.000 espécies, distribuídas entre os 250 gêneros e as 32 famílias reconhecidas para os Trópicos, o que representa uma grande parcela do grupo, considerando-se que Tryon & Tryon (1982) reconhecem 33 famílias, 300 gêneros e pouco mais de 10.000 espécies para todo o mundo.

No Continente Americano, os principais centros de diversidade do grupo também estão concentrados nas áreas florestais (Tryon 1972, 1986). As regiões detentoras de valores mais expressivos de diversidade de pteridófitas no Neotrópico são, em ordem crescente: a Amazônia extra-Andina, com cerca de 260 espécies (Tryon & Conant 1975, numa visão bastante conservativa); as pequenas e grandes Antilhas, com 550-600 espécies somadas (Proctor 1985); o Sul-Sudeste do Brasil, com aproximadamente 800 espécies (Jefferson Prado com.pess., 2007); o México, com 1.008 espécies (Mickel & Smith 2004); parte da América Central (Mesoamérica), com mais de 1.400 espécies (Moran & Riba 1995) e os Andes (incluindo parte da Amazônia Ocidental), com 2.500 espécies (Tryon 1986; Kessler 2000; Tuomisto & Ruokolainen 2006).

No Brasil, por sua vez, o principal centro de diversidade e endemismo do grupo é circunscrito, não coincidentemente, pelos limites da Mata Atlântica e especialmente sua porção localizada na região Sudeste do país e parte da região Sul. Ali, Prado (1998)

calcula que ocorra aproximadamente metade das espécies verificadas no Brasil, ou cerca de 600 das 1.200-1.300 espécies estimadas para todo o território nacional. Das 600 espécies, Tryon (1986) estima que 44% sejam endêmicas do bioma da Floresta Atlântica, sendo esta proporção uma das mais altas taxas de endemismos verificada em todo o Neotrópico.

Entretanto, deve-se ressaltar que, até meados da década de 1990, as floras efetivamente publicadas para pteridófitas cobriam apenas cerca de 50% das espécies conhecidas (Roos 1995). Atualmente, esta porcentagem certamente aumentou, mas, ainda, locais detentores de elevada riqueza de espécies e importantes centros de diversidade do grupo ainda não formularam suas “floras formais”. Entre estes locais estão países como Colômbia e Brasil (além de várias partes da África), o que acaba comprometendo uma estimativa acurada acerca do conhecimento atual sobre a diversidade e taxas de endemismos.

No Paraná, especificamente, local da realização do presente estudo, não se sabe ao certo o número de samambaias na Mata Atlântica, mas a julgar pelas estimativas de cunho mais geral, lançadas para aferir o total de samambaias existentes na porção sudeste do Brasil (Serra do Mar), acredita-se que cerca de 300-400 espécies componham o aporte regional.

Conforme mencionado, o presente trabalho visa compreender como varia a diversidade das samambaias ao longo do gradiente de altitude na Mata Atlântica da vertente leste da Serra do Mar no Estado do Paraná, levantando-se as seguintes questões: Quais as principais espécies de pteridófitas encontradas no gradiente de altitude da Serra do Mar paranaense? A riqueza e a abundância de espécies (inclusive entre diferentes guildas de tipo de hábito) estão relacionadas à altitude? Se sim, quais são os mecanismos abióticos responsáveis pela determinação da distribuição de espécies? A distribuição das espécies é suportada pelo efeito do domínio central (“Mid-Domain”)? Aspectos regionais podem influenciar a riqueza de espécies em uma escala local?

No entanto, tal objetivo pode ser mais bem compreendido se for subdividido entre as etapas e fatores que levam ao seu pleno atendimento. Assim, pode-se proferir que este estudo visa:

1. Definir quais bandas de altitude congregam a maior riqueza de espécies;
2. Determinar os fatores que podem influenciar a maior riqueza/diversidade de samambaias no gradiente;
3. Testar a hipótese de efeito do domínio central sobre a riqueza de espécie de pteridófitas no gradiente de altitude;
4. Caracterizar as eventuais mudanças na beta-diversidade (i.e., composição e estrutura) da comunidade de pteridófitas ao longo do gradiente.

O objeto de estudo: as Pteridófitas

Pteridófitas são as plantas vasculares desprovidas de sementes, que, ao serem tratadas em conjunto, constituem um grupo artificial e parafilético, formado por dois grupos monofiléticos, licofitas e as samambaias (ou monilofitas).

Licofitas são fundamentalmente caracterizadas por apresentar folhas do tipo *microfilos* e pela presença de esporângios axilares ou adaxiais às folhas, sempre avascularizados. O termo microfilo é aplicado às folhas simples, inteiras e uninervadas que, independentemente do tamanho, não são subentendidas por lacuna foliar, uma estrutura anatômica presente em todas as outras plantas vasculares, definida como uma fileira de tecido parenquimático indiferenciado existente na região de inserção da folha no caule. Os microfilos são sempre sésseis e, não por coincidência, rudimentares (ao menos nas plantas atuais). Entre os representantes atuais mais comuns das licofitas nas regiões neotropicais, estão as famílias Lycopodiaceae (incluindo *Lycopodium*, *Lycopodiella* e *Huperzia*), Isoëtaceae (*Isoëtes*) e Selaginellaceae (*Selaginella*), sendo estes dois últimos grupos definidos morfologicamente pela ocorrência de heterosporia e pela presença de lígula. Representam menos de 1% das plantas vasculares atuais (Smith *et al.* 2006).

Já as samambaias são caracterizadas por apresentar *megafilos*, que são folhas estruturalmente mais complexas que os microfilos, definidas por uma lacuna parenquimatosa na região de inserção com o pecíolo – lacuna foliar –, e por apresentar esporângios gerados na face abaxial das folhas.

Durante muito tempo, licofitas e monilofitas foram tratadas como pertencentes à Divisão Pteridophyta, que incluía as Classes Licopodiopsida (i.e., licofitas), Psilotopsida (*Psilotum* e *Tmesipteris*), Equisetopsida (*Equisetum*) e Polipodiopsida (maioria das samambaias). No entanto, atualmente, estudos recentes de filogenia com plantas vasculares mostraram que as licofitas devem ser tratadas como um grupo à parte de todas as outras vasculares (Smith *et al.* 2006) (Figura 1). O grupo formado por todas as

plantas vasculares exceto licofitas, por sua vez, constitui Euphyllophyta, composto pelas Spermatophyta (ou plantas com sementes, = “Spermatoformopses” *sensu* Kenrick & Crane 1997) e Monilophyta (ou samambaias, = “Moniliformopses” *sensu* Kenrick & Crane 1997; Smith *et al.* 2006).

Figura 1. Sumário das relações evolutivas entre as linhagens majoritárias de plantas vasculares (“Tracheophyta”), baseado em resultados previamente publicados de estudos filogenéticos (vide Smith *et al.* 2006). Licofitas, tradicionalmente tratadas como “pteridófitas”, constituem um clado à parte, segregado das samambaias (monilofitas) e das plantas com sementes (espermatofitas). Modificado de Smith *et al.* (2006).

Dessa forma, as samambaias, quando assim classificadas, constituem um grupo monofilético (monilofitas) que inclui todos os membros de Psilotopsida, Equisetopsida, Marattiopsida e Polidiopsida (Smith *et al.* 2006), estando mais aparentado com as espermatofitas do que com as licofitas, tradicionalmente consideradas como um grupo dentro das pteridófitas (Pryer *et al.* 2001, 2004).

Postulado tais aspectos evolutivos e filogenéticos das pteridófitas, o presente trabalho as considerou em seu senso mais amplo (e parafilético), que inclui licofitas e

monilofitas. Isto porque, apesar da distância evolutiva entre estes dois grupos (duas linhagens evolutivas completamente distintas que divergiram, pelo menos, desde o Devoniano), as pteridófitas guardam atributos ecológicos e biogeográficos similares, muitas vezes compartilhando os mesmos ambientes e padrões de distribuição das espécies. Tais características comuns fazem com que a grande maioria dos estudos sobre ecologia do grupo (i.e., “pteridófitas”) considere os dois táxons conjuntamente e, portanto, para fins comparativos, o presente estudo também o faz.

Caracterização da área de estudo

O estudo foi desenvolvido na área compreendida entre a vertente oriental da Serra do Mar e a linha de costa do Estado do Paraná, na região delimitada pelos Municípios de Quatro Barras, Antonina, Morretes, Paranaguá, Pontal do Paraná, Matinhos e Guaratuba, entre as coordenadas geográficas 25°15' – 25°50' S e 48°17' – 49°00' W (Figura 2).

A área de estudo inclui, assim, grande parte da porção leste do Estado, onde predominam a Serra do Mar, com suas feições escarpadas e íngremes, e a Planície Litorânea, caracterizada por terrenos relativamente planos e contínuos.

Vegetação

A vegetação predominante na área de estudo é composta pela Floresta Ombrófila Densa (termo primeiramente proposto por Ellemberg & Mueller-Dombois 1965/66¹ e pela Vegetação com Influência Marinha, ou vegetação de Restinga (Veloso *et al.* 1991).

A Floresta Ombrófila Densa (FOD) é uma formação florestal exclusivamente tropical, embora possa se estender através de pequenas manchas até latitudes subtropicais (32° S). É uma das mais importantes formações florestais do bioma Mata

¹ Ellemberg, G.H. & Mueller-Dombois, D.D. (1965/66). Tentative of a physiognomic-ecological classification of the earth. *Separata. Ber. Geobot. Inst ETH, Stiftg Rubel, Zurich*, 37: 21-55.

Figura 2. Localização da área de estudo, na região costeira do Estado do Paraná (área total entre latitude Sul 25°15' a 25°50' e longitude Oeste 48°17' a 49°00'), com a indicação de alguns municípios nela inseridos: At = Antonina, Ax = Alexandra, G = Guaratuba, M = Morretes, Mt = Matinhos, P = Paranaguá, Pp = Pontal do Paraná. Fonte: NASA – Digital Globe-Terra Metrics / Dmap El Mercurio. Imagens disponíveis em www.earth.google.com (Google Earth 2007). Destacam-se em verde as áreas cobertas por vegetação florestal ou sub-florestal.

Atlântica em termos do número de espécies animais e vegetais, especialmente devido à grande diversidade de táxons e às elevadas taxas de endemismos em escala local e ecossistêmica (Fonseca 1985). É também caracterizada pela elevada diversidade de espécies epífitas, lianas lenhosas de grande porte e espécies arbóreas perenifólias, sendo pequena a proporção de espécies vegetais decíduas (Scarano 2002; SEMA 2002).

Segundo Veloso *et al.* (1991), a FOD compreende cinco tipologias diferentes, determinadas pela hierarquia topográfica, desde o nível do mar até as partes mais altas da encosta Atlântica. Os diferentes tipos de FOD são definidos de acordo com as faixas altitudinais que ocupam, mas a amplitude altitudinal de cada tipologia depende da latitude (IBGE 1992); em geral, quanto maior a latitude (max 32° S), mais baixa é a altitude inicial da faixa de ocorrência de uma determinada tipologia. Na região litorânea do Paraná, entre as coordenadas 25°15' – 25°50' S, a Floresta Ombrófila Densa pode ser assim classificada:

- *Aluvial* – basicamente, trata-se das formações florestais ribeirinhas (matas ciliares), que ocorrem ao longo dos cursos d'água que permeiam a Planície Litorânea Quaternária. É a única tipologia da FOD independente da altitude e não foi estudada no presente trabalho;
- *Terras Baixas* – ocupam a planície litorânea, predominando nos terrenos quaternários da zona costeira; segundo Roderjan & Kuniishi (1988), sua composição está associada a pouca drenagem e à grande fertilidade do solo, estabelecendo-se freqüentemente na zona inter-cordão. Varia de 5 a 30 m de altitude acima do nível do mar. No presente trabalho, padronizou-se que as áreas de Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas – FODTB estudadas encontrem-se dispostas a uma distância em relação ao mar maior do que a distância estabelecida para as áreas de vegetação de restinga;
- *Submontana* – é a floresta presente desde o sopé das escarpas da Serra do Mar até parte da encosta, variando de 30 – 400 m de altitude acima do nível do mar.

Em geral, apresenta árvores de grande porte que se fixam nos solos relativamente profundos da encosta;

- *Montana* – floresta situada próximo aos topos dos relevos dissecados, já apresenta solos litólicos, que limitam o crescimento de árvores grandes. Ocorre de 400 – 1.000 m de altitude;
- *Alto-montana* – floresta situada acima do limite estabelecido para a floresta Montana. Nos limites da floresta alto-montana também predominam solos litólicos, o que acaba sendo um fator impeditivo ao crescimento de árvores de grande porte; ao contrário, o aporte lenhoso da floresta é constituído por elementos de tamanho reduzido, com troncos tortuosos e ritidoma espesso e freqüentemente fissurado. Na área de estudo, a floresta alto-montana ocorre de 1.000 – 1.600 m de altitude. Acima dessa altitude, na costa paranaense, praticamente não se observam mais manchas florestais, embora os picos mais altos da Serra do Mar da região atinjam quase 2.000 m (Pico do Paraná, ponto culminante do Estado).

Das cinco tipologias acima referidas, apenas a floresta aluvial não foi estudada no presente trabalho, embora alguns sítios de amostragem tenham sido estabelecidos próximos a cursos d'água, em cotas acima de 50 m.s.n.m., mas não em áreas de aluvião (i.e., porções sedimentares às margens dos leitos de rios freqüentemente sujeitas à inundação).

Já com relação ao outro tipo vegetacional de grande expressão na área de estudo, a Vegetação com Influência Marinha (*sensu* Veloso *et al.* 1991), trata-se das florestas predominantes na Planície Litorânea junto à formação de cordões arenosos oriundos do depósito de sedimentos ocorridos durante o Quaternário, sendo mais conhecidas como “vegetação de restinga”.

A rigor, a designação *restinga* remete à origem geológica da formação existente ao longo do litoral brasileiro, caracterizada por sucessivos cordões arenosos paralelos à linha de costa, formados pela deposição de sedimento marinho durante os principais

eventos de transgressões e regressões do Oceano Atlântico ocorridos no Período Terciário e no Quaternário (Martin *et al.* 1989). No entanto, comumente, o termo restinga é aplicado à biota como um todo, presente nas regiões de cordão e inter-cordão (Araujo & Maciel 1998). No caso da vegetação, trata-se de um domínio relativamente homogêneo, com uma clara restrição edáfica, que se distribui desde a linha de costa até próximo ao sopé das serras, mantendo certa identidade florística ao longo de sua amplitude latitudinal de ocorrência. Para Veloso *et al.* (1991), a vegetação sobre a restinga compõe o que estes autores chamam de “complexo vegetacional edáfico de primeira ocupação”, em referência à primeira porção de terra colonizada por plantas terrestres a partir da linha de costa em direção ao interior.

Embora existam diferentes fisionomias da vegetação sobre restinga, que variam quanto à proporção e à biomassa de elementos lenhosos, segundo características do solo, distância do mar e idade do estabelecimento da formação, no presente trabalho, foram estudadas apenas as formações em que predomina o estrato lenhoso – “restinga arbórea”.

Segundo indica Scarano (2002), tanto a Restinga quanto a FOD fazem parte do complexo de vegetação pertencente ao bioma da Mata Atlântica, que, por sua vez, deve ser entendido como um mosaico que congrega não só tipos florestais, mas também vegetações abertas adjacentes à mata.

Apesar de ser interpretada como um mosaico de vegetações abertas e florestais (Oliveira-Filho & Fontes 2000), a Mata Atlântica tornou-se notória junto ao cenário conservacionista internacional graças à incrível biodiversidade animal e vegetal encontrada em suas florestas. É, portanto, uma das florestas mais diversas do mundo, sendo considerada um dos 25 “pontos quentes” para a conservação da biodiversidade no planeta (*hotspots* – Myers *et al.* 2000).

Contudo, historicamente, também é alvo de intensa pressão antrópica, o que a torna um dos mais ameaçados ecossistemas brasileiros, com apenas cerca de 7,5% de sua cobertura original (Scarano 2002). Grande parte da devastação presenciada na Mata

Atlântica deve-se a sua localização, predominante na faixa costeira do Brasil, que corresponde à região mais densamente povoada de todo o país (MMA 1998). Em geral, seus remanescentes florestais encontram-se representados por áreas isoladas, com diferentes dimensões e formatos, e regidas por diversos níveis de perturbações antrópicas, caracterizando um ecossistema altamente fragmentado (Paciencia & Prado 2005a).

No Litoral Paranaense a situação da Mata Atlântica não é muito diferente do restante do Brasil, ou seja, predominam formações florestais secundárias em estádios variados de regeneração (iniciais até avançados) e somente uma pequena parcela da floresta corresponde à mata primária. Enquanto a Floresta Ombrófila Densa tem sido alvo de intenso extrativismo, a Restinga e outras formações menos disseminadas nas áreas de baixada sofrem principalmente com a especulação e expansão imobiliária, que promovem o desmatamento progressivo.

Segundo dados da Fundação SOS Mata Atlântica (S.O.S Mata Atlântica/INPE 1993), apenas no período de 1985 a 1990 foram desmatados 144 mil hectares no Estado do Paraná, correspondendo a aproximadamente 9% do remanescente florestal estadual, apesar dos dispositivos legais existentes para sua conservação e preservação. Ainda assim, a região da área de estudo é um dos principais centros de ocorrência de florestas no Estado e também em todo o Brasil (Figuras 2 e 3), de maneira que, só de FOD, são aproximadamente 11.000 km², ou pouco mais de 1 MI ha (SEMA 2002).

A cobertura vegetal da Serra do Mar paranaense e adjacências representa atualmente mais de 50% das florestas do Estado. Possivelmente, o grande adensamento florestal verificado na região costeira do Paraná deve-se, ao menos em parte, à presença de um número expressivo de Unidades de Conservação. Somente na faixa costeira, onde existem 10 municípios, são verificadas 21 Unidades de Conservação, o que, certamente contribuiu para impedir o avanço da devastação ambiental que se verificava até meados de 1970 (SEMA 2002).

ESTADO DO PARANÁ

COBERTURA VEGETAL ATUAL
2001/2002

Figura 3. Cobertura dos remanescentes vegetais naturais no Estado do Paraná. Se considerados individualmente, os remanescentes de Floresta Ombrófila Densa da Serra do Mar correspondem a cerca de 50% do total de florestas do Estado. Fonte: IPARDES 2007.

Tais UCs englobam uma ampla gama de níveis do Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC). Existem unidades de proteção integral, restritivas ao uso e à visitação, como as Estações Ecológicas e os Parques, e também unidades exploráveis, destinadas ao uso restrito dos recursos naturais com base na manutenção equilibrada dos processos naturais, como as Florestas Estaduais e APAs.

Destacam-se, de acordo com o tipo de uso, as seguintes Unidades, que têm os municípios de suas sedes indicados:

- Áreas de proteção Ambiental (APA):
 1. APA Federal de Guaraqueçaba
 2. APA Estadual da Serra do Mar
 3. APA Estadual do Rio Iraí
 4. APA Estadual do Rio Pequeno
 5. APA Estadual de Piraquara
 6. APA Estadual de Guaratuba
- Floresta Estadual (FLOE):
 7. FLOE do Palmito – Município de Paranaguá
- Parque Estadual (PE):
 8. PE das Lauráceas – Mun. de Adrianópolis e Tunas do Paraná
 9. PE do Pico do Paraná – Mun. Campina Grande do Sul
 10. PE Roberto Ribas Lange – Mun. Morretes
 11. PE da Graciosa – Mun. Quatro Barras
 12. PE. Serra da Baitaca – Mun. Quatro Barras
 13. PE do Pico do Marumbi – Mun. Morretes
 14. PE do Pau-ôco – Mun. Morretes
 15. PE do Boguaçu – Mun. Guaratuba
 16. PE do rio da Onça – Mun. Matinhos
 17. PE da Ilha do Mel – Mun. Paranaguá
- Parque Nacional (PARNA):
 18. Parna Saint Hilaire-Lange (Serra da Prata) – Mun. Guaratuba
 19. Parna do Superagüí – Mun. Guaraqueçaba;
- Estação Ecológica (EE):
 20. EE da Ilha do Mel – Mun. Paranaguá

21. EE do Guaraguaçu – Mun. Paranaguá.

Os limites municipais das respectivas UCs podem ser observados na Figura 4.

Figura 4. Unidades de Conservação presentes na zona costeira do Estado do Paraná. Fonte: SEMA (2002).

Geomorfologia e Relevô

Serra do Mar é o conjunto de escarpas festonadas com cerca de 1.000 km de extensão, em que termina o Planalto Atlântico no trecho voltado para a Bacia de Santos (Almeida & Carneiro 1998). Corresponde à cadeia de montanhas que predomina na costa brasileira, do Rio de Janeiro à Santa Catarina, constituída pelo grande maciço cristalino

que permeia a porção leste do Brasil, com altitudes de até 2.400 metros sobre o nível do mar (Serra dos Órgãos, RJ).

Os eventos que levaram a sua origem ainda são alvo de discussão entre geógrafos e geólogos. Enquanto os primeiros acreditam que a Serra do Mar é resultado de processos tectônicos de movimentação vertical realizados no Cenozóico, a maioria dos geólogos atribui sua formação a eventos mais antigos de levantamento acompanhados de erosão marginal, ou soerguimento, durante a segunda metade do Cretáceo (86-80 Ma, Época Senoniano) (Pereira 1992; Almeida & Carneiro 1998).

O embasamento rochoso é formado por rochas ígneas e metamórficas, com unidades vulcano-sedimentares e acumulações subordinadas de sedimentos recentes (Pereira 1992). Assim, mostra-se como um bloco complexo e heterogêneo, formado por rochas do Pré-Cambriano ao Proterozóico (Almeida & Carneiro 1998) – migmatitos, quartzitos, quartzo-muscovitas, anfibolitos, xistos, xistos magnesianos, quartzito com magnetita e rochas manganíferas – e também por intrusões mais recentes, em algumas localidades. No Paraná, é designado como Complexo Gnáissico-Migmatítico Costeiro (Maack 1968), uma parte integrante do complexo cristalino de embasamento metamórfico do grupo Açungui (Roderjan 1994).

No Estado do Paraná, a forte presença de maciços neoproterozóicos/cambrianos na Serra – rochas granítico-gnáissicas resistentes – permitiu a estrutura atual, com escarpas profundas que culminam em picos altos com mais de 1.800 m.s.n.m. Segundo Maack (1968), a Serra do Mar do Paraná não representa apenas o degrau entre o litoral e o Primeiro Planalto do interior, mas, também, constitui uma serra marginal típica, que se eleva de 500 a 1.000 m sobre o nível médio dos planaltos predominantes na superfície do Estado, entre 850 – 950 m.s.n.m. (Figura 5). O fato de ser uma serra marginal de borda de planalto (“esculpida” a partir da erosão em rochas adjacentes), em que há uma parte do embasamento rochoso mais resistente à erosão, permitiu a formação de elevações de destaque, com altitudes de 1.500 a 1.889 m.s.n.m. (p.e., Serra da Graciosa e Serra dos Órgãos, que são denominações locais para diferentes porções da Serra do Mar

paranaense), em contraste com as formações geológicas adjacentes como a Planície Costeira e o Primeiro Planalto Paranaense (Bigarella 1978).

No presente trabalho foram estudadas três serras do Complexo Costeiro: Serra da Graciosa, do Marumbi e da Prata (vide texto, pág. 54-57). Dos três complexos montanhosos estudados, apenas a Serra da Prata encontra-se relativamente isolada na paisagem, cercada por extensas planícies aluvionares que margeiam as baías de Paranaguá e Guaratuba. Este isolamento da Prata decorre da inclinação da cadeia montanhosa da Serra do Mar em um ângulo agudo de 20° SE (Bigarella 1978), fazendo com que se pareçam dois complexos distintos.

Figura 5. Perfil esquemático das principais zonas de paisagem natural do Estado do Paraná: Planície Litorânea, Serra do Mar (representada pelo ponto culminante do Estado – Pico do Paraná), 1º, 2º e 3º Planaltos, e Bacia Sedimentar do Paraná. Modificado de Maack (1968).

Clima

O clima da porção oriental da Serra do Mar, face da serra contemplada neste estudo, varia conforme a altitude da encosta.

Segundo Roderjan (1994), do nível do mar até 700 metros de altitude predomina o clima Subtropical Úmido Mesotérmico com verões quentes – tipo Cfa (Koeppen 1948); acima dessa altitude, até 1.000 m.s.n.m. aproximadamente, o clima predominante é o tipo

Cfb – Subtropical Úmido Mesotérmico em que a temperatura média do mês mais quente é inferior a 22 °C. Para as altitudes maiores que 1.300 m acima do nível do mar, em que o inverno é mais rigoroso, o clima é classificado como Mesotérmico Médio Superúmido (IBGE 1990 *apud* Roderjan 1994), ao invés de Mesotérmico Brando Superúmido, referido para a maioria da serra, abaixo dessa altitude.

Dados climáticos anuais médios de cinco municípios paranaenses (quatro na região da Planície Litorânea e um na vertente oeste da Serra, sobre o primeiro planalto) estão compilados na tabela 1.

A temperatura varia cerca de 4°C entre o local mais quente (Guaraqueçaba) e o mais frio (Pinhais), dentre os municípios relacionados na tabela 1. Em Guraraqueçaba, que fica a 40 metros de altitude, a temperatura anual média é de 20,93°C, enquanto que em Pinhais, a 900 m.s.n.m., a temperatura é de 16,71°C.

A umidade relativa média ao longo dos anos em que foram feitas as medições praticamente não varia entre as localidades e pode ser considerada alta, uma vez que fica acima de 84% em média, chegando a atingir 92% nas primeiras horas do dia (Roderjan 1994).

Antonina, localizada próximo ao sopé da serra, a 60 metros de altitude, registra os maiores valores de precipitação anual média (2.587 mm/ano) entre os municípios considerados – ao longo de 21 anos de coleta de dados nessa localidade –, sendo que aí chega a chover quase o dobro do que em Pinhais (1.426 mm/ano em média, ao longo de 27 anos).

Tabela 1. Dados climáticos coletados em cinco estações metereológicas (IAPAR e INMET) em quatro municípios da zona costeira (Paranaguá, Guaraqueçaba, Morretes e Antonina) e um no alto da serra paranaense (Pinhais).

Local	Altitude (m)	T méd (°C)	Umidade do Ar méd (%)	Precipitação (mm)	Evaporação (mm)	Insolação (h)	Período	Fonte	Coordenadas
Paranaguá	4	19,58 ± 2,95	-----	1931,00	909,0	-----	1961 - 1990	INMET	25°52' S - 48°52' W
Guaraqueçaba	40	20,93 ± 3,16	85,08 ± 1,93	2402,90	504,3	1545,9	1978 - 2005	IAPAR	25°16' S - 48°32' W
Morretes	59	20,73 ± 3,04	84,67 ± 1,50	1935,20	602,2	1581,2	1966 - 2005	IAPAR	25°30' S - 48°49' W
Antonina	60	20,51 ± 3,17	85,50 ± 1,73	2587,10	441,4	1543,9	1978 - 1999	IAPAR	25°13' S - 48°48' W
Pinhais	930	16,71 ± 2,76	84,83 ± 1,70	1426,30	725,3	1885,2	1970 - 1997	IAPAR	25°25' S - 49°08' W

Tabela 2. Variação mensal de parâmetros climáticos para cinco municípios do Estado do Paraná (vide tabela 1, para complementação das informações).

Variável	Local	Mês											
		Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
Temperatura	Paranaguá	24,1	23,4	23,6	21,3	19,0	17,2	16,2	17,2	16,1	17,6	18,6	20,7
	Guaraqueçaba	24,8	24,9	24,0	22,2	19,1	17,2	16,5	17,3	18,3	20,5	22,4	23,9
	Morretes	24,5	24,7	23,8	21,7	19,1	17,2	16,6	17,2	18,2	20,2	22,0	23,6
	Antonina	24,4	24,5	23,5	21,6	18,8	16,6	16,2	16,8	17,9	20,1	22,1	23,6
	Pinhais	20,2	20,5	19,4	17,2	14,8	13,3	13,1	13,8	14,6	16,3	17,9	19,4
Umidade relativa	Paranaguá												
	Guaraqueçaba	83,0	84,0	85,0	86,0	87,0	87,0	87,0	87,0	86,0	85,0	82,0	82,0
	Morretes	83,0	85,0	86,0	86,0	85,0	85,0	85,0	86,0	86,0	85,0	82,0	82,0
	Antonina	84,0	85,0	87,0	87,0	87,0	87,0	87,0	86,0	86,0	85,0	83,0	82,0
	Pinhais	85,0	85,0	87,0	87,0	87,0	85,0	82,0	82,0	85,0	85,0	84,0	84,0
Precipitação	Paranaguá	285,0	251,0	280,0	146,0	117,0	103,0	92,0	77,0	115,0	144,0	141,0	180,0
	Guaraqueçaba	395,0	340,4	300,3	168,9	126,8	103,7	115,3	79,8	159,9	171,1	178,7	263,0
	Morretes	294,1	249,3	230,7	113,5	110,3	100,7	105,6	80,6	141,3	155,5	149,7	203,9
	Antonina	386,2	373,1	334,9	163,3	138,8	115,0	124,1	90,5	171,3	191,4	218,4	280,1
	Pinhais	193,1	140,3	123,9	79,4	105,2	96,8	91,5	71,6	121,0	129,8	116,3	157,4
Evaporação	Paranaguá	126,0	107,0	115,0	84,0	64,0	48,0	43,0	51,0	46,0	61,0	70,0	94,0
	Guaraqueçaba	53,7	45,5	42,9	37,5	35,2	31,7	33,7	36,7	34,5	42,6	53,2	57,1
	Morretes	62,3	53,7	51,7	46,2	44,3	39,2	40,8	44,9	41,8	50,7	62,0	64,6
	Antonina	47,1	38,9	35,8	32,3	30,2	28,7	30,7	32,8	32,4	38,0	45,5	49,0
	Pinhais	65,4	58,1	57,2	51,4	49,2	51,7	62,3	68,6	60,9	63,1	68,8	68,6
Insolação	Paranaguá												
	Guaraqueçaba	142,4	137,4	141,6	136,4	142,5	131,9	128,0	126,2	91,1	100,6	129,9	137,9
	Morretes	150,2	141,9	147,4	137,0	148,4	131,2	132,8	125,2	90,9	106,5	131,6	138,1
	Antonina	141,9	127,2	135,2	133,8	148,1	134,9	132,3	126,3	95,7	101,8	128,9	137,8
	Pinhais	170,5	153,5	157,7	157,0	158,1	152,3	172,2	163,8	128,1	146,0	166,8	159,2
		Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez

Antonina também registra os menores valores de evaporação do ar (441 mm/ano em média), o que resulta na elevada umidade relativa do ar ao longo dos anos de amostragem.

Por fim, a localidade que recebe maior número de horas de brilho de sol por ano (medido segundo a média mensal) é Pinhais, no alto da serra (1.885 h/ano); todos os outros municípios, na baixada, recebem cerca de 300 horas de sol a menos ao longo de um ano, o que representa pouco menos que 13 dias.

Médias mensais das mesmas variáveis climáticas apresentadas na tabela 1, obtidas para as mesmas localidades, são apresentadas na tabela 2. Em linhas gerais, nota-se que os padrões de variação das mesmas nos quatro municípios da baixada (Antonina, Guaraqueçaba, Morretes e Paranaguá) são, ao longo dos anos, semelhantes entre si e diferentes do padrão de variação dos dados obtidos para o município de Pinhais, próximo à Curitiba.

A figura 6 ilustra a variação das cinco variáveis climáticas contidas na tabela 2, para as localidades de Morretes (junto à cota 50 m.s.n.m.) e Pinhais. (cota 900 m.s.n.m.). Nota-se que a temperatura e a precipitação anual variam segundo um mesmo padrão, tanto na área da Planície quanto na serra: tanto a temperatura quanto a precipitação tendem a ser sempre menores na serra do que na planície, ao longo do ano (Figuras 6a, b) e os picos de máxima e mínima são coincidentes às duas localidades.

A umidade relativa, por sua vez, varia pouco ao longo do ano (cerca de 5%), apontando características do clima mesotérmico; a diferença básica entre as duas localidades é que à altitude mais elevada de Pinhais o inverno representa o período mais seco do ano, enquanto à altitude mais próxima do nível do mar de Morretes, o verão é que representa o período seco (Figura 6c).

Possivelmente correlacionado a um maior número de horas de brilho de sol em um mês, durante o inverno, Pinhais apresenta maior evaporação do ar também durante o inverno. Ao contrário, Morretes mostra maior evaporação do ar durante o período do

verão, em que as temperaturas são maiores, assim como o número de horas de brilho de sol (Figuras 6d, e).

Contudo, tais dados servem aqui apenas como exemplo acerca das variações climáticas gerais existentes entre áreas de baixada e áreas de altitudes mais elevadas. Deve-se atentar para o fato de que Pinhais esteja localizado fora da área de abrangência da Serra do Mar e, portanto, não reflete necessariamente as características climáticas da Serra.

Na Serra do Mar em si, poucos são os dados disponíveis para localidades específicas a altitudes elevadas. A estação meteorológica Veu da Noiva – 25°26'S/48°57'W, localizada a 680 m.s.n.m. na Serra do Marumbi, é uma dessas localidades. Ali é indicada uma média anual de precipitação de 3.601,6 mm, segundo medidas realizadas de 2002 a 2004; setembro a março constitui o período mais chuvoso (377,34 mm/mês) e abril a agosto o período mais seco (194,39 mm/mês), sem déficit hídrico. Não se têm dados empíricos de temperatura para este ponto, mas estima-se que a média anual seja de 18,1 °C [Dittrich *et al.* 2005, usando a “fórmula de Maack” (Maack 1968)]. Já em um dos pontos mais altos do Marumbi (1.547 m), a temperatura estimada é de 13,5 °C e, na Graciosa (1.472 m), é de 13,7 °C (Roderjan 1994), ambas mais frias do que as temperaturas verificadas na baixada.

Figura 6. Médias mensais de variáveis climáticas obtidas para os municípios de Morretes e Pinhais, PR (vide Tabela 2). A. Temperatura, B. Precipitação, C. Umidade relativa, D. Evaporação do ar, E. Insolação (número de horas totais em um mês). Notar que a variação da umidade relativa é mostrada em escala linear a partir do valor 80%. Fonte: IAPAR

Delineamento experimental

O presente trabalho foi baseado na coleta de dados bióticos e abióticos em áreas de Mata Atlântica, ao longo de três gradientes altitudinais no litoral paranaense, que se estenderam desde o nível do mar até o alto do Complexo Costeiro. Os gradientes foram estabelecidos em três complexos montanhosos distintos:

- ✓ Serra da Graciosa – altitude máxima 1.507 m.s.n.m.
- ✓ Serra do Marumbi – altitude máxima 1.539 m.s.n.m.
- ✓ Serra da Prata – altitude máxima 1.497 m.s.n.m.

Em cada complexo, definiram-se 10 sítios de amostragem, sendo dois nas áreas da planície litorânea e oito nas áreas das montanhas em si, totalizando-se 30 unidades amostrais. Nos sítios, foram demarcadas parcelas de 10m x 60m, que serviram para delimitar a área na qual fora conduzido o inventário das pteridófitas e a coleta de variáveis ambientais, como estrutura florestal e solos.

Para fins práticos, os três gradientes foram divididos em bandas de altitude que supostamente refletissem domínios amostrais homogêneos: os sítios de amostragem dos três gradientes ocuparam posições altitudinais semelhantes, pertencendo, assim, à mesma banda ou cota altitudinal. Com isso, aumentaram-se as chances de que os sítios de cada gradiente pudessem representar satisfatoriamente toda a variação ambiental (florestal) existente em cada montanha. Obviamente, também se aumentou, a chance de que sítios a uma mesma cota de altitude representassem sistemas ambientais mais semelhantes entre si, o que foi reforçado pelo sistema usado na delimitação das parcelas, no qual foi seguida a curva de nível local em cada banda de altitude (minimizando também os efeitos relacionados à heterogeneidade edáfica local).

Os intervalos altitudinais estão apresentados na tabela 3 e coincidem com os limites locais das florestas da planície litorânea (0-10 m.s.n.m.), seguidos pelas florestas presentes no sopé das escarpas (10-200 m.s.n.m.). A partir da cota 200 (200 m.s.n.m.), os intervalos passam a ser de aproximadamente 200 metros de altitude (200-400, 400-600, 600-800, 800-1.000, 1.200-1.400), culminando com o limite superior das florestas

alto-montanas (1.400-1.500 m.s.n.m.). Da cota de altitude 1.500 em diante, praticamente não se verificam adensamentos florestais na Serra do Mar paranaense, ao menos no trecho compreendido pelo estudo, o que determinou o intervalo de apenas 100 metros em altitude nos extremos superiores dos gradientes.

Dessa forma, nas três montanhas do maciço granito-gnático da Serra do Mar – Graciosa, Marumbi e Prata – as primeiras parcelas foram estabelecidas junto ao sopé das escarpas, na área de transição entre a planície e o maciço cristalino (porção denominada “cota 50” – intervalo de 10-200 m.s.n.m.) e as consequentes, em cotas de aproximadamente 200 metros de altitude.

Já na área da Planície Litorânea, os sítios foram, dois a dois, considerados parte integrante dos três gradientes (i.e., montanhas), sendo incluída uma área de Restinga e uma de Floresta Ombrófila em cada gradiente, de acordo com a localização geográfica das mesmas (norte, centro ou sul da planície costeira; vide Tabela 3).

Invariavelmente, os sítios de Restinga foram estabelecidos a uma distância mais próxima à linha de costa do que os sítios de Floresta Ombrófila (FODTB), devido à própria limitação espacial desses ambientes. Assim, em geral, as áreas de Restinga foram consideradas os limites inferiores dos respectivos gradientes, exceto para os procedimentos realizados na execução do modelo geométrico (MDE, vide pág. 71-73), em que foram utilizados os valores reais e efetivos das altitude em cada sítio, e estas nem sempre refletiram a distância à costa. Isto porque, como é de se esperar, as Restingas tendem a ocupar uma posição mais alta na planície, estabelecendo-se sobre o próprio cordão arenoso, enquanto que, a FODTB, muitas vezes, encontra-se na região inter-cordão, mais baixa, e mais próxima ao sopé da serra.

Tabela 3. Características gerais das unidades amostrais usadas no presente trabalho (parcelas de 10m x 60m; 600 m²), aqui designadas como “Sítios”. O valor de *n* (Altitude) refere-se ao número de vezes em que foi obtida a altitude, independentemente do método (GPS, altímetro, ou ambos).

Sítio ¹	Montanha (Gradiente)	Posição latitudinal	Banda (m.s.n.m.)	Cota (m.s.n.m.)	Altitude (m.s.n.m.)			Tipologia	Coordenadas geográficas	
					média	dp(±)	<i>n</i>		latitude	longitude
GR50	Serra da Graciosa	Norte	10 – 200	50	18	2,12	2	Submontana	25°26'38,2"	48°49'04,9"
GR200			200 – 400	200	217	30,44	3	Submontana	25°21'54,9"	48°52'31,9"
GR400			400 – 600	400	425	26,58	4	Submontana	25°21'29,4"	48°53'03,0"
GR600			600 – 800	600	604	23,94	4	Montana	25°20'58,3"	48°53'18,0"
GR800			800 – 1000	800	804	3,06	3	Montana	25°19'55,9"	48°53'53,0"
GR1000			1000 – 1200	1000	1030		1	Montana	25°20'23,2"	48°54'35,9"
GR1200			1200 – 1400	1200	1203	30,32	5	Alto montana	25°20'47,22"	48°54'27,5"
GR1400			1400 – 1500	1400	1404	26,87	2	Alto montana	25°21'03,1"	48°54'17,8"
MR50	Maciço do Marumbi	Central	10 – 200	50	52	15,56	2	Submontana	25°24'35,5"	48°53'46,7"
MR200			200 – 400	200	271	3,54	2	Submontana	25°25'39,1"	48°55'19,2"
MR400			400 – 600	400	438	7,78	2	Submontana	25°26'08,3"	48°55'02,2"
MR600			600 – 800	600	646	16,26	2	Montana	25°26'35,8"	48°55'29,0"
MR800			800 – 1000	800	796 ²	26,87	2	Montana	25°26'51,2"	48°55'34,6"
MR1000			1000 – 1200	1000	1059	36,12	3	Montana	25°27'03,3"	48°55'54,0"
MR1200			1200 – 1400	1200	1210	11,31	2	Alto montana	25°27'17,3"	48°55'52,3"
MR1400			1400 – 1500	1400	1350 ²	46,67	3	Alto montana	25°27'20,8"	48°55'49,2"
PR50	Serra da Prata	Sul	10 – 200	50	48	8,49	2	Submontana	25°34'12,2"	48°42'11,1"
PR200			200 – 400	200	214	14,89	4	Submontana	25°35'40,7"	48°42'57,7"
PR400			400 – 600	400	410	13,44	2	Submontana	25°36'17,1"	48°42'06,7"

Continua –

Tabela 3. Continuação

PR600	Serra da Prata	Sul	600 – 800	600	619	46,26	3	Montana	25°36'44,9"	48°42'04,9"
PR800			800 – 1000	800	841	15,53	3	Montana	25°37'03,3"	48°41'47,0"
PR1000			1000 – 1200	1000	1041	14,85	2	Montana	25°37'09,2"	48°41'39,8"
PR1200			1200 – 1400	1200	1239	10,25	4	Alto montana	25°37'20,6"	48°41'39,0"
PR1400			1400 – 1500	1400	1407	16,26	2	Alto-montana	25°37'32,5"	48°41'28,2"
FloePalm	Planície Litorânea	Central	0 – 10	3	6	2,12	2	FODTB	25°37'21,3"	48°31'56,3"
IlhaGuan		Norte	0 – 10	3	3		1	FODTB	25°30'38,43"	48°19'53,65"
EEGuara		Sul	0 – 10	3	1		1	FODTB	25°37'10,86"	48°28'44,69"
PontRest		Central	0 – 10	4	2	0,71	2	Restinga	25°39'42,9"	48°27'03,8"
IlhaRest		Norte	0 – 10	4	4		1	Restinga	25°31'01,39"	48°18'53,19"
RioOnça		Sul	0 – 10	4	6		1	Restinga	25°47'14,94"	48°32'18,65"

¹ Os sítios estabelecidos nas áreas da planície litorânea foram incluídos em um dos gradientes (Sul, Central ou Norte) de acordo com a maior proximidade a estes; no entanto, não estão necessariamente a uma mesma latitude aproximada do gradiente, embora para cada área de FODTB haja uma área de restinga equivalente.

² Sítios cujas altitudes médias foram menores do que os limites inferiores dos intervalos nos quais os mesmos foram incluídos.

A tabela 3 sintetiza os atributos físicos e analíticos dos sítios, como a nomenclatura adotada para cada um deles, seu posicionamento latitudinal no litoral, os respectivos intervalos de altitude que representam, o tipo de cobertura florestal predominante (sensu Veloso *et al.* 1991) e as coordenadas geográficas das parcelas de amostragem. A designação dos sítios de amostragem estabelecidos na área de domínio do complexo cristalino foi construída tendo-se como base as duas primeiras ou a primeira e a terceira letras dos nomes das serras às quais pertence um determinado sítio, seguidas da posição altitudinal aproximada do mesmo. Por exemplo, o sítio “PR1000” refere-se à área estabelecida a aproximadamente 1.000 metros de altitude (no intervalo 1.000-1.200 m.s.n.m.) na Serra da Prata (“PR”); da mesma forma, as áreas da Graciosa receberam a designação “GR” e as do Marumbi, a designação “MR”.

Já os sítios da planície litorânea foram nomeados segundo atributos locais de cada área, facilitando, assim, sua identificação durante a confecção das análises. Por exemplo, os dois sítios estabelecidos na EE da Ilha do Mel foram denominados “IlhaRest” e “IlhaGuan”, em menção a sua localização em áreas onde predominam a “restinga” e o “guanandizal” – este último uma designação popular para a FODTB detentora de um grande adensamento de árvores de *Calopyllum brasiliensis* (guanandi – Clusiaceae); as denominações dos outros sítios da planície seguiram uma mesma fórmula, de modo que “FloPalm” correspondeu à área de FODTB estabelecida na FLOE do Palmito; “EEGuara” – FODTB da EE Guaraguaçu; “PontRest” – restinga da Praia de Leste, município de Pontal do Paraná; “RioOnça” – restinga presente no PE do Rio da Onça).

A localização dos sítios foi determinada com o uso de altímetro (Brunton ADCTM SummitTM) e GPS com cápsula barométrica incorporada (Garmin®E-trex Summit), e as medidas da altitude de cada sítio foram tomadas uma ou mais vezes, dependendo do número de visitas realizadas às áreas. Isto acabou gerando uma variação nos valores altitudinais e, assim, as altitudes de cada sítio foram expressas em valores médios, oriundos dessas medições (Tabela 3).

Em geral, tais médias estão contidas nos intervalos de altitude pré-estabelecidos. No entanto, algumas parcelas, como os sítios MR800 e MR1400, apresentam, a rigor, altitudes médias inferiores aos intervalos em que foram incluídas, o que, entretanto, é considerado aceitável em função dos altos valores relativos dos respectivos desvios-padrões. Uma análise de correspondência canônica – CCA – efetuada com dados abióticos das áreas (estrutura da vegetação como um todo e dados químicos e físicos do solo) corrobora a inclusão destas parcelas dentro dos intervalos e das cotas de altitude adotados (vide Resultados, pág. 117).

Outra possível incongruência verificada na tabela 3, diz respeito ao sítio GR50. Estabelecido a $18 \pm 2,12$ m, este sítio deveria ser classificado como uma tipologia de FODTB, segundo o sistema de Veloso *et al.* (1991). Contudo, trata-se de uma típica área de Floresta Ombrófila Densa Submontana, uma vez que se encontra fora dos limites geográficos e geomorfológicos da planície litorânea em si, apesar da baixa elevação. Sua área de localização corresponde não a uma planície, mas sim, à zona de pequenas elevações (morros) existentes na transição entre o sopé da escarpa da Graciosa e a planície.

Os três complexos montanhosos que delimitam os três gradientes encontram-se nas porções norte, centro e sul da Serra do Mar, a uma distância mínima de 10 km uns dos outros (Figura 7 parte I e Figura 8; Tabela 4).

Assim, o desenho experimental considerou não só a variação altitudinal em si, mas também a heterogeneidade espacial existente entre diferentes trechos da Serra do Mar paranaense (escala de paisagem), minimizando-se o efeito da influência de possíveis variações locais de parâmetros não aferidos dentro de cada montanha – por exemplo, a heterogeneidade mínima dentro de cada montanha com relação ao relevo, à orientação da vertente, à incidência de ventos, ao histórico de perturbação, etc.

Figura 7. Desenho experimental – parte I. Vista esquemática geral da área de estudo, com o posicionamento aproximado dos gradientes nos três complexos montanhosos estudados, definidos por oito sítios amostrais (*), mais dois sítios na planície costeira correspondentes a cada gradiente (*). B. Vista aproximada dos três gradientes: Graciosa (verde/azul), Marumbi (laranja) e Prata (vermelho). Modificado de SEMA (2002)

Figura 7. Continuação – parte II. Vista aproximada dos três gradientes, nas três montanhas escolhidas para a realização do presente estudo. Imagens disponíveis em www.earth.google.com (Google Earth 2007).

Figura 8. Vista panorâmica das três montanhas estudadas, obtida a partir de uma localidade próxima ao Pico Mãe Catira, ponto culminante da Serra da Graciosa. Na imagem, é possível observar o isolamento da Serra da Prata das demais montanhas do Complexo Costeiro no Paraná. PR = Serra da Prata, MR = Marumbi, GR = Graciosa, 7 = Pico Sete (segundo maior da Graciosa, com 1.432 m.s.n.m.). Foto: M .Paciencia – dezembro, 2006.

As serras estudadas, apesar de compartilharem muitos atributos ambientais, como embasamento geológico, clima, composição e complexidade da paisagem, também diferem quanto a algumas características locais, especialmente quanto à textura dos solos, em geral (diferenças químicas do solo serão abordadas no item “Resultados”).

Por exemplo, se considerarmos somente as áreas do complexo cristalino, isto é, excluindo-se a planície litorânea, nota-se que a Serra da Prata é detentora de solos mais siltíticos e mais ricos em areia fina do que as outras montanhas estudadas (Figura 9). Por outro lado, a Graciosa e o Marumbi apresentam maiores teores de areia grossa, principalmente nas cotas mais altas, decorrentes da grande massa rochosa continental que constitui as serras.

Possivelmente, estas diferenças estão relacionadas a diferenças de intemperização presenciadas nas três serras, decorrentes do evento de soerguimento que originou cada montanha. O fato de a Serra da Prata encontrar-se deslocada do restante do complexo cristalino pode refletir na composição física de seus solos, pois este deslocamento pode ter influenciado a velocidade do evento geológico de formação da serra, embora isso seja apenas uma especulação. Seja como for, o fato é que, apesar da pequena distância relativa entre as áreas (considerando-se todo o complexo costeiro), pequenas diferenças físicas podem se manifestar e estas podem ou não interferir no componente biótico das serras.

Já as áreas da planície litorânea são bem mais homogêneas entre si do que as áreas das três montanhas, apresentando solos com composição granulométrica iguais, independentemente do local (Figura 10) (Teste de Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$ e $n_{1,2,3} = 2$).

Por fim, verificam-se diferenças substanciais entre a textura dos solos da planície e das montanhas. Uma análise de variância de dois fatores (two-way ANOVA; Sokal & Rohlf 1995) detectou estas diferenças. O primeiro fator considerado na análise foi a **localidade** (Graciosa, Marumbi ou Prata) e o segundo fator, o **componente geológico** (Planície ou Montanha, que têm origens geológicas distintas).

Tabela 4. Distância aproximada entre os três gradientes de altitude estudados. As distâncias referem-se ao ponto máximo em elevação de cada gradiente.

Distância entre as Serras / Gradientes (km)		
	Marumbi	Prata
Graciosa	14	41
Marumbi	---	34

Figura 9. Amplitude de variação dos teores de atributos texturais dos solos nas três montanhas estudadas na Serra do Mar paranaense (Graciosa, Marumbi e Prata), excetuando-se os sítios amostrais da planície litorânea.

Figura 10. Variação dos teores de areia grossa, areia fina, silte e argila nos sítios amostrais da planície litorânea, considerando-se a localização dos mesmos (gradientes norte, centro ou sul). O teste aplicado foi o de Kruskal-Wallis. [Kruskall & Wallis (1952) *apud* Zar (1999)].

As variáveis dependentes analisadas foram os teores de areia grossa, areia fina, silte e argila. Valores de teor de areia fina e de argila foram transformados para ranques para satisfazer as premissas da ANOVA, de normalidade e homocedasticidade. Todas as variáveis dependentes mostraram-se diferentes quanto ao componente geológico (Figura 11) [$F_{(1,24)aregr} = 5,46$; $p < 0,05$; $F_{(1,24)arefi} = 39,48$; $p < 0,001$; $F_{(1,24)silte} = 18,69$; $p < 0,001$; $F_{(1,24)argil} = 25,34$; $p < 0,001$], mas nenhuma delas mostrou diferenças quanto à localidade [$F_{(2,24)aregr} = 0,03$; $p = 0,97$; $F_{(2,24)arefi} = 1,34$; $p = 0,28$; $F_{(2,24)silte} = 0,64$; $p = 0,54$; $F_{(2,24)argil} = 0,38$; $p = 0,69$]. Esta situação foi diferente da que havia sido observada para os solos das montanhas quando tratadas como fator isolado (Figura 9) – somente o teor de argila não variara entre diferentes serras. Ou seja, os solos variam quanto à textura entre diferentes montanhas. Mas, quando o gradiente é considerado em toda a sua extensão (incluindo planícies), diferenças entre o tipo de origem geológica parecem ser mais importantes do que as diferenças espaciais entre as serras. O teor de areia fina foi a única variável que apresentou valores médios mais altos na planície litorânea, independentemente da localidade. Todas as outras apresentaram valores mais altos nas áreas de montanha.

Diferenças significativas entre a interação dos dois fatores foram verificadas somente para o teor de areia grossa [$F_{(2,24)aregr} = 3,914$; $p=0,034$], em decorrência da diferenças entre os sítios de planície vs. sítios de montanha, na Graciosa, no Marumbi e entre a Graciosa e o Marumbi, segundo o teste de comparações múltiplas de Newman-Keuls (Plan.GR vs. Mont.GR: $p=0,024$; Plan.GR. vs. Mont.MR: $p=0,035$; Plan.MR vs. Mont.MR: $p=0,045$ e Plan.MR vs. Mont.GR: $p=0,033$). Estes resultados são apresentados na figura 11, na qual é mostrado como variaram as diferentes categorias de textura dos solos.

Figura 11. Variação dos teores de areia grossa, areia fina, silte e argila entre sítios localizados na planície litorânea ($n = 6$) e nas montanhas em si ($n = 24$), para as três serras estudadas.

Diferenças entre os três complexos montanhosos escolhidos para se conduzir o presente estudo não são somente quanto ao componente edáfico, mas também quanto a aspectos físico-geográficos e históricos, conforme mostrado abaixo, de forma sucinta:

- *Serra da Graciosa* – compreende o Parque Estadual da Serra da Graciosa, correspondendo ao limite norte da área de estudo. A Graciosa fica localizada entre o Maciço do Marumbi e a Serra dos Órgãos (nesta última, encontra-se o Pico do Paraná, ponto culminante do Brasil Meridional, com cerca de 1.900 m.s.n.m.), apresentando elevações que variam de 30-1.500 m.s.n.m., equivalentes às demais cadeias montanhosas adjacentes. A Graciosa foi incluída no estudo devido ao excelente estado de preservação em que se encontra, especialmente junto às latitudes aproximadas do Pico do Sete (1.432 m.s.n.m.) e do Mãe Catira (1.507 m.s.n.m.) Alguns pontos de amostragem do presente trabalho (entre as cotas 200 e 800 m.s.n.m.) foram estabelecidos ao longo da rodovia PR-407, antiga estrada que liga Curitiba a Morretes, tomando-se a precaução de alocá-los em áreas afastadas da estrada, supostamente pouco perturbadas pela ação antrópica. Esta rodovia atravessa o trecho mais antigo do caminho colonial, tendo sido construída em 1873, a partir do traçado original da trilha criada pelos padres jesuítas no século XVIII. Portanto, passados 150 anos, acredita-se que, hoje em dia, sejam mínimos os impactos ambientais decorrentes da estrada em si sobre a vegetação florestal, principalmente em trechos da mata afastados da margem da via. De um modo geral, há o predomínio de vegetação florestal ao longo de toda a amplitude do gradiente ambiental da Graciosa (Figura 12). Contudo, na porção superior da montanha verifica-se o rebaixamento brusco da vegetação e as formações florestais passam a ser minoria no contexto paisagístico local. Por outro lado, praticamente não há a presença de campos abertos, como se verifica em outras montanhas da Serra do Mar paranaense.
- *Serra do Marumbi* – a Serra do Marumbi, ou Conjunto Marumbi, apresenta altitudes que variam de 40-1.539 m acima do nível do mar, e coincide com as delimitações do Parque Estadual do Pico do Marumbi (Figura 13), com 2.342 ha, criado em 1990 (decreto Est. nº 7.300, de 24 de setembro de 1990). Parte do Parque é cortada pela estrada de ferro que liga Curitiba à Paranaguá, construída

em 1879-1885, correspondendo a uma das principais vias de escoamento da produção de grãos do Estado. Além disso, entre as cotas 400-500 m.s.n.m., há a vila do Marumbi, com pouco mais de 30 casas, a maioria desabitada durante grande parte do ano. Esta vila fora construída para abrigar os trabalhadores da ferrovia à época de sua implantação e persiste até hoje como uma das principais atrações turísticas do Paraná, servindo de pouso para os praticantes do montanhismo que visitam a região. Na vila também está a sede do IAP (Instituto Ambiental do Paraná), que é o órgão legal responsável pela fiscalização do Parque e controle do número de visitantes. Apesar da ferrovia e da vila, os impactos de supressão da vegetação são mínimos e concentram-se em trechos específicos da Serra, o que garante o bom estado de preservação dos remanescentes florestais no Marumbi. Assim como na Graciosa, a floresta domina a paisagem ao longo de todo o gradiente de altitude. Entretanto, na porção superior da serra, notam-se diversos afloramentos rochosos, entre os quais predomina uma vegetação herbácea, rasteira e escassa.

- *Serra da Prata* – a Serra de Prata caracteriza-se como o limite sul da área de estudo. Ao longo de sua extensão, compreende o Parque Nacional Saint-Hillaire/Lange, apresentando altitudes entre 37-1.497 m.s.n.m., incluindo os municípios de Matinhos, Alexandra e Morretes. O ponto culminante da Serra é a localidade conhecida como Torre da Prata (Figura 14), local onde termina a principal trilha de acesso à montanha e antigo caminho para Alexandra. Em geral, a floresta ombrófila densa predomina ao longo de todo o gradiente, havendo poucos trechos da montanha em que se verifica a presença de rochas expostas ou paredões rochosos. Assim, como nas outras serras estudadas, a floresta encontra-se bem preservada, ainda que boa parte dos remanescentes corresponda à vegetação secundária. A maioria dos impactos percebidos na Serra da Prata é decorrente de ações extrativistas persistentes até meados da

década de 1990, como por exemplo, a exploração de palmito (*Euterpe edulis* – Arecaceae) e a extração de ouro. Na porção mais alta da serra, ocorrem vastas formações campestres, que chegam a atingir até alguns quilômetros de extensão.

Marumbi

Figura 13. Vista geral do Maciço do Marumbi (vertente leste), cujo ponto culminante tem cerca de 1.547 metros de altitude. *Foto: M. Paciencia – setembro, 2006.*

Prata

Figura 14. Vista geral da Serra da Prata (vertente leste), com destaque para a Torre da Prata (foto menor), ponto culminante da serra, com 1.497 metros de altitude. *Fotos: M.Paciencia – maio, 2005.*

Amostragem

Pteridófitas

A amostragem das pteridófitas foi conduzida durante o período de janeiro de 2004 a dezembro de 2006, nas 30 parcelas de 10m x 60m (600 m²) estabelecidas nos sítios amostrais. Segundo Kessler & Bach (1999), para efetuar-se uma comparação adequada entre floras de pteridófitas de florestas neotropicais, o tamanho mínimo necessário em área é de 400 m². Aqui, o tamanho das parcelas foi definido de acordo com as limitações do terreno, de modo que 600 m² mostrou ser a maior área possível para cobrir-se homogeneamente um mesmo hábitat, especialmente nos sítios mais elevados do gradiente de altitude, em que as manchas de floresta têm tamanhos reduzidos.

Foram inventariados todos os indivíduos (monilofitas e licofitas) fixados ao solo e todos aqueles dependentes de suportes para completar o ciclo de vida, presentes a até 2 m do chão da floresta (mesmo critério adotado por Tuomisto *et al.* 2002, 2003; Faria *et al.* 2007). Portanto, amostraram-se pteridófitas herbáceas terrestres, epífitas, escandentes, hemiepífitas (incluindo *climbers*), rupícolas e pteridófitas arborescentes. Das hemiepífitas, somente foram amostrados indivíduos que apresentassem pelo menos uma fronde abaixo de 2 m do solo. Plântulas também foram descartadas da amostragem, exceto quando foi possível realizar sua identificação até o nível taxonômico de espécie.

A fim de se verificar como varia a diversidade da comunidade de pteridófitas em função do aumento da elevação em relação ao nível do mar, foram obtidas a riqueza (*S*) e abundância (*N_i*) das pteridófitas para cada parcela.

Os tipos de hábito verificados para as diferentes espécies e indivíduos foram tratados como guildas de formas de vida, em referência às estratégias distintas de sobrevivência das plantas. Os dados foram analisados conjuntamente (todas as espécies – Riqueza e Abundância totais) e separadamente por guilda (determinando-se como os diferentes tipos de hábito estão distribuídos ao longo do gradiente).

Espécies encontradas sob mais de uma guilda foram incluídas em todas as categorias observadas para elas. A definição de cada guilda baseou-se na literatura disponível, com informações dispersas sobre atributos auto-ecológicos de pteridófitas. Não se adotou uma classificação baseada nos termos formais definidos por Raunkier² para “formas de vida”, pois, segundo Kornaš (1977), tal classificação só pode ser aplicada às pteridófitas de localidades em que se pronunciam variações amplas e bem definidas de temperatura ou nas quais há déficit hídrico periódico (localidades “temperadas”). Como essa não é a situação da Serra do Mar paranaense, optou-se por utilizar as abordagens presentes em estudos que trataram as “formas de vida” quanto ao tipo de hábito ou à preferência ao substrato (p.e., Poulsen & Nielsen 1995; Tuomisto & Poulsen 1996; Tuomisto *et al.* 2003; Watkins *et al.* 2006). As guildas foram assim definidas:

- Ervas terrestres (Erv) – no presente trabalho, esta guilda foi representada pelas pteridófitas “herbáceas” fixadas ao chão da floresta e que completam seu ciclo de vida sem utilizar outras plantas como suporte, nunca perdendo o contato com o substrato terroso;
- Epífitas de sub-bosque (Epf) – pteridófitas presentes a até 2 m do solo, fixadas sobre outras plantas (forófito), sem parasitá-las, e que aí completam seu ciclo de vida;
- Hemiepífitas (Hmf) – pteridófitas que nascem no chão da floresta ou sobre outra planta e, através do crescimento do caule, ascendem sobre o tronco do forófito, podendo ou não perder o contato com o solo, com o decorrer da idade. Cabe ressaltar que, no caso das pteridófitas, a definição para hemiepífitas é um pouco controversa: nem sempre as espécies necessitam obrigatoriamente do forófito para completar o ciclo de vida (tornam-se férteis com ou sem o forófito), e nem sempre usam o forófito para emanar raízes

² Refere-se à obra de Raunkier (1905): Types biologiques pour la géographie botanique. *Overs. Danske Vidensk Forh* 195(5): 347-437.

descendentes que atingem o solo e garantem a obtenção de parte da água e dos nutrientes necessários à planta, como acontece nas angiospermas³. Quando aplicado às pteridófitas, o conceito também inclui plantas que nunca perdem o contato com o solo, e apenas usam outra planta como apoio; são as chamadas *climbers* (do inglês: “escalantes” ou “ascensoras”), comumente consideradas como hemiepífitas na maioria dos trabalhos. Por este motivo, aqui também se optou por incluir em uma só categoria tanto as *climbers* quanto as hemiepífitas de fato;

- Rupícolas (Rup) – pteridófitas que se fixam e se desenvolvem sobre o substrato rochoso. Segundo Page (1979), espécies de pteridófitas verdadeiramente rupícolas são encontradas somente em localidades temperadas, ou áreas dos trópicos com períodos secos intensos. No entanto, esta guilda foi criada para diferenciar as espécies da Serra do Mar paranaense capazes de colonizar rochas expostas, nuas ou com uma quantidade mínima de substrato terroso acumulado, daquelas que crescem sobre o chão da floresta ou das epífitas;
- Arborescentes (Arb) – são as pteridófitas detentoras de uma espécie de “tronco” fibroso, constituído pelo entrelaçamento dos restos das bainhas foliares, que circunda os feixes vasculares revestidos por parênquima. No ápice, o tronco ostenta o conjunto de folhas da planta, originadas por tecido meristemático ali localizado. Comumente, o tronco é originado a partir de um rizoma, espesso e ramificado. Apesar de várias famílias apresentarem este tipo de hábito, somente membros de Cyatheaceae foram observados nas parcelas de amostragem, sendo incluídos no inventário quantitativo.
- Escandentes (Esc) – plantas volúveis que, enraizadas no solo, dependem da ascensão pelos ramos e folhas de outras plantas vizinhas para sobreviver,

³ Segundo ACIESP (1997), “hemiepífitas” são plantas que crescem sobre outra, lançando raízes que descem pela estrutura de sustentação até a terra.

“pairando” sobre estrato superior da floresta em busca de luz. No presente trabalho, são representadas pelas espécies *Lygodium volubile* Sw. (Lygodiaceae) e *Salpichlaena volubilis* J. Sm. (Blechnaceae).

A contagem dos indivíduos decorreu de maneira minuciosa, evitando-se contar mais de uma vez uma mesma planta. Para tanto, dois procedimentos básicos foram adotados em campo. O primeiro deles consistiu no percurso de toda a extensão longitudinal da parcela, metro a metro, seguindo-se faixas de 1-2 m em sentido transversal da parcela, sob um sistema de “zigue-zague”, garantindo-se a visualização correta de todas as plantas a serem amostradas. O segundo procedimento foi adotar um sistema que pudesse evitar a superestimativa da abundância das espécies que apresentam crescimento vegetativo através de rizomas ou estolhos, ou então aquelas que formam touceiras extensas.

O método utilizado foi o descrito por Paciencia & Prado (2005a), no qual é previamente calculado o número médio de frondes constituintes de cada espécie, na macrorregião estudada. Assim, em áreas que se encontram fora da parcela de amostragem, mas dentro da região estudada, coleta-se um determinado número de indivíduos inteiros de cada espécie, ou seja, indivíduos com raiz, caule e frondes, de modo que se conheça o início e o fim do caule. Muitas vezes, para se coletar indivíduos assim é necessário desenterrá-los cuidadosamente, ou então, no caso de epífitas, separar seus caules delgados um a um, definindo-se claramente indivíduos diferentes. Após a separação dos indivíduos, calcula-se a média de frondes por indivíduos (ou caules, no caso de *Selaginella* spp.) e este número é usado como uma constante para a espécie em questão durante toda a amostragem. Esta constante corresponde ao denominador da divisão pelo número de frondes (ou caules) aferidas para uma parcela, como segue:

$$N_{ij} = \frac{F_{ij}}{\overline{Fi}}, \text{ onde:}$$

N_{ij} = número de indivíduos da espécie i na unidade amostral j ;

F_{ij} = número observado de frondes da espécie i na parcela j ;

$\overline{Fi}$ = número médio de frondes da espécie i

Conforme mencionado, F_i deve ser calculado *a priori*, delimitando-se um determinado número n de indivíduos (que pode variar de uma espécie para outra, dependendo do tamanho das populações) e contando-se o número de frondes de cada um deles. Sugere-se que este valor médio seja obtido antes de ser iniciado o experimento em si, utilizando-se uma área adjacente à área de estudo, com características ambientais semelhantes. No caso das espécies terrestres, deve ser desenterrado um maior número possível de plantas de uma dada espécie i , tomando-se cuidado para não romper os estolhos e ou rizomas. Um procedimento similar pode ser adotado para as epífitas e hemiepífitas com caules longo-reptantes.

Como o número final obtido pertence ao intervalo de números reais, podendo ou não ser inteiro, deve-se utilizar o número natural, inteiro, mais próximo como a estimativa da abundância final (N_{ij}).

Em estudos de ecologia de comunidades vegetais em geral, é desejável obter estimativas fiéis acerca do número de indivíduos presentes nas amostras. Entretanto, devido à necessidade de se gerar dados em um curto período de tempo, frente ao grande esforço humano e financeiro despendido pelos projetos de trabalho, muitos pesquisadores acabam desconsiderando o fato de que algumas espécies lançam suas folhas ou ramos (ou frondes, no caso das pteridófitas) por todo o local de ocorrência, em intervalos espaciais regulares ou não, a partir do chão ou de outros substratos, dando a impressão de que se trata de indivíduos distintos, enquanto na verdade não os são. O método aqui empregado para evitar a superamostragem do número de indivíduos pode vir a ser uma boa ferramenta para estudos futuros, apesar de envolver procedimentos

prévios um tanto quanto trabalhosos, o que torna este método pouco prático do ponto de vista analítico.

Deve-se atentar que nem todas as espécies com crescimento vegetativo foram submetidas ao método, mas sim apenas aquelas mais abundantes e que se mostraram mais difíceis de terem seus indivíduos separados em campo, a saber: *Blechnum serrulatum* ($n = 5$ indivíduos; $F_i = 6,8$ frondes por indivíduo), *Campyloneurum acrocarpon* ($n = 7$; $F_i = 4,3$ frondes/ind), *C. minus* ($n = 4$; $F_i = 3,3$ frondes/ind), *C. nitidum* ($n = 3$; $F_i = 4$ frondes/ind), *Cochlidium serrulatum* ($n = 17$; $F_i = 4,1$ frondes/ind), *Dydimoglossum reptans* ($n = 3$; $F_i = 6,3$ frondes/ind), *Hymenophyllum asplenoides* ($n = 6$; $F_i = 7,3$ frondes/ind), *H. caudiculatum* ($n = 6$; $F_i = 8,2$ frondes/ind), *H. fucooides* ($n = 4$; $F_i = 9,3$ frondes/ind), *H. magellanicum* ($n = 3$; $F_i = 6$ frondes/ind), *H. polyanthos* ($n = 7$; $F_i =$ frondes/ind), *Lomagramma guianensis* ($n = 5$; $F_i = 5,8$ frondes/ind), *Lomariopsis marginata* ($n = 5$; $F_i = 3,8$ frondes/ind), *Pecluma paradiseae* ($n = 5$; $F_i = 7,2$ frondes/ind), *Polybotrya cylindrica* ($n = 8$; $F_i = 5$ frondes/ind), *Polyphlebium pyxidiferum* ($n = 7$; $F_i = 8,3$ frondes/ind), *Selaginella flexuosa* ($n = 4$; $F_i = 3$ caules ramificados por indivíduo), *S. sulcata* ($n = 2$; $F_i = 4,5$), *Trichomanes polypodioides* ($n = 6$; $F_i = 10,3$ frondes/ind) e *Vandenboschia radicans* ($n = 4$; $F_i = 6,7$ frondes/ind).

O material botânico coletado foi identificado em laboratório por especialistas (Prof. Dr. Paulo Labiak Evangelista e Msc. Fernando Bittencourt Matos – UFPR, Dr. Jefferson Prado – IBt-SP e pelo presente autor), utilizando-se chaves de identificação apropriadas para cada grupo taxonômico e comparações com material de herbário (SP e UPCB). As exsiccatas foram depositadas nos Herbários UPCB, SP, NY e UNIP.

O sistema de classificação adotado no presente trabalho, para as monilofitas, foi o de Smith *et al.* (2006), que se baseia em estudos de filogenia molecular para a definição dos grandes grupos [p.e., Pryer *et al.* 2004: “Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences” – *Am. J. Bot.* 91(10)] e considera a existência de 37 famílias e 335 nomes aceitos para gêneros. Entretanto, foram feitas algumas adaptações práticas para a condução das análises aqui

apresentadas, como, por exemplo, optou-se por tratar as gramitidáceas em um subgrupo à parte dentro de Polypodiaceae (“Polypodiaceae gramitidóides”), visando a detecção de padrões ecológicos diferentes entre este “sub-grupo” e as demais espécies da família (Polypodiaceae s.s.).

Já para as licofitas, devido à inexistência de um sistema de classificação próprio e recente, utilizou-se a mesma circunscrição de gêneros e famílias adotada por Moran & Riba (1995), na concepção da publicação *Flora Mesoamericana*.

Variáveis abióticas

Foram amostradas variáveis abióticas nas unidades amostrais, a fim de se verificar a influência das mesmas sobre a comunidade de pteridófitas, relacionando-as ao gradiente de altitude. No presente trabalho, as variáveis consideradas foram de duas naturezas: estrutura física da floresta e componente edáfico. Tanto a estrutura florestal quanto o tipo de solo já se mostraram bons previsores da estrutura de comunidades pteridofíticas em outras florestas neotropicais, principalmente como fatores condicionantes de riqueza local (Paciencia & Prado 2005a – estrutura florestal) e da composição específica (Tuomisto & Poulsen 1996 – aspectos físicos e químicos do solo).

Além dessas variáveis, também se testou se um modelo nulo era capaz de explicar os padrões gerais de riqueza da comunidade de pteridófitas verificado ao longo do gradiente de altitude. Trata-se do Modelo do Domínio Central (ou efeitos do domínio central – MDE) (Colwell & Lees 2000), em que restrições geométricas na distribuição das amplitudes das espécies ocasionariam um pico de riqueza nas porções intermediárias do gradiente.

Para se descrever a **estrutura física da vegetação**, foram avaliadas diversas variáveis físico-descritivas, incluindo: grau de cobertura vegetal em diversos estratos, porte das árvores e densidade de grupos ecológicos importantes para a determinação da “qualidade” da floresta, como as epífitas e as lianas.

As variáveis foram obtidas em três parcelas circulares com 5 m de raio ($\approx 78 \text{ m}^2$), divididas em quadrantes (Q1-Q4) e alocadas em três pontos da parcela principal de 10m x 60m (10, 30 e 50 metros) (Figura 15).

Figura 15. Esquema de amostragem das variáveis referentes à estrutura da floresta. Dentro da parcela de 600 m^2 em que se conduziu o inventário das pteridófitas, foram definidas três sub-parcelas circulares (raio 5 m) que nortearam a coleta de dados estruturais. Q1-Q4 referem-se aos quadrantes definidos para a realização das amostragens.

Algumas variáveis quantitativas foram medidas de maneira direta, como o número de árvores por classes de diâmetro, a altura média e máxima das árvores e o número de árvores emergentes (ou seja, aquelas com alturas maiores que 25 m). O restante das variáveis, por outro lado, foi estimado qualitativamente através da pré-definição de cinco classes arbitrárias. As classes variaram de 0 a 4 e os valores dependiam do adensamento verificado para determinada variável, em um determinado quadrante na parcela circular. Variáveis relacionadas ao grau de cobertura do estrato vegetal foram assim classificadas: 0 = até 10% do quadrante coberto por vegetação nativa; 1 = 10-20%; 2 = 20-50%; 3 = 50-80%; 4 = mais de 80% do quadrante coberto por vegetação nativa. Já no caso das variáveis medidas por “densidade” (i.e., quantidade), as classes foram baseadas na quantidade de elementos representativos do parâmetro em questão (epífitas, lianas herbáceas, lianas lenhosas, etc.), ou seja, o número de indivíduos, de entouceramentos, de folhas, de caules, etc.: 0 = ausência de representantes; 1 = 1-5 elementos representativos; 2 = 6-10; 3 = 11-30; 4 = mais de 30. Por ser este um método um tanto quanto subjetivo, todas as medições foram aferidas pelo mesmo pesquisador, invariavelmente.

Após se obterem quatro valores para cada variável, por parcela (um em cada quadrante), foi então extraído um valor médio entre os doze obtidos, que passou a figurar como a medida final da variável para um determinado sítio amostral.

Ao todo, foram amostradas 16 variáveis (Tabela 5). Uma análise de componentes principais (PCA; Hair *et al.* 1998), efetuada em caráter exploratório, explicou 62,40% da variação nos dois primeiros eixos ($E_1 = 41,30$; $E_2 = 21,10$) (Figura 16a). Premissas de normalidade (Hair *et al.* 1998) entre as variáveis não foram testadas, uma vez que o intuito aqui é somente produzir uma configuração de ordenação das unidades amostrais em função das variáveis ambientais e não utilizar a análise para teste de hipótese.

A principal variação esteve contida no eixo 1 da análise, que representa um gradiente crescente da esquerda para a direita, definido entre áreas da restinga e as áreas em cotas intermediárias de altitude.

Restingas parecem apresentar uma estrutura física mais semelhante aos sítios estabelecidos em cotas elevadas, como a 1.000, 1.200 e 1.400 m.s.n.m., ordenados segundo valores negativos no eixo 1. Variáveis que também apresentam valores negativos podem ser interpretadas como bons descritores físicos destas áreas.

Assim, são características comuns às restingas e aos sítios presentes entre 1.000-1.500 m.s.n.m. o número de árvores de pequeno porte (altos valores para DAP 1-5 e 5-10 cm), a presença de muitas epífitas e lianas herbáceas e a alta densidade de cobertura nos estratos intermediários da floresta, entre 2-10 m de altura (que, na verdade, representa grande parte do dossel, relativamente baixo, das áreas).

No lado oposto e positivo do eixo 1, pouca distinção é feita com relação às áreas em diferentes cotas de altitude. Parece haver maior heterogeneidade nestas áreas quando avaliadas segundo as variáveis empregadas na análise.

Entretanto, todos os sítios ordenados à direita do eixo 1 representam áreas mais complexas estruturalmente, nas quais se observa grande adensamento vegetal, desde o estrato inferior (Cob 1-5 m) até os estratos superiores da floresta (Cob 11-15 e >15 m),

comportando árvores de médio a grande portes (atestado pelos alto valores de altura e dos diâmetros das árvores).

Em geral, todas as variáveis apresentaram auto-vetores pequenos (*scores*) com relação ao primeiro ou ao segundo eixos, mas grandes o suficiente para a separação dos sítios ao longo dos eixos. A contribuição relativa de cada uma das variáveis, por sua vez, é apresentada na figura 16b. Imagens dos interiores florestais e do aspecto geral da vegetação presente nos sítios amostrais são aduzidas no Apêndice I.

A análise de componentes principais foi efetuada através do programa MVSP versão 3.11 em ambiente Windows (Kovach Computing System 2003).

Tabela 5. Variáveis físico-estruturais da vegetação obtidas nos 30 sítios de amostragem.

Variáveis ambientais	Código	Classes / Significado
1. Grau de cobertura do dossel (> 15 m de altura)	Cob >15	0 / 10% de cobertura
2. Grau de cobertura do sub-dossel (11-15 m)	Cob 11-15	1 / 10-20% de cobertura
3. (6-10 m)	Cob 6-10	2 / 20-50% de cobertura
4. Grau de cobertura do sub-bosque (2-5 m)	Cob 2-5	3 / 50-80% de cobertura
5. (0-1 m)	Cob 0-1	4 / >80% de cobertura
		0 / nenhum elemento
6. Densidade de lianas lenhosas	Lia Lenh	1 / 1-5 elementos
7. Densidade de lianas herbáceas	Lia Herb	2 / 6-10 elementos
8. Densidade de epífitas	Epft	3 / 11-30 elementos
		4 / > 30 elementos
9. Altura média do dossel	Altura Doss	indefinida
10. Altura máxima das árvores	Altura Máx	indefinida
11. Número de árvores emergentes	Emergentes	indefinido
Número de árvores por classes de DAP		
12. 0-5 cm	Dap 0-5	indefinido
13. 5-10 cm	Dap 5-10	indefinido
14. 10-20 cm	Dap 10-20	indefinido
15. 20-30 cm	Dap 20-30	indefinido
16. > 30 cm	DAP >30	indefinido

Figura 16. Análise de ordenação com 16 variáveis físico-estruturais obtidas nos 30 sítios amostrais do presente estudo (bandas de altitude), explicando mais de 60% da variação referente à estrutura florestal nos dois primeiros eixos (A). A ordenação representa um gradiente estrutural definido pela importância relativa das variáveis nos dois primeiros eixos (B).

Para estudar as relações entre o **componente edáfico** das áreas e a comunidade de pteridófitas ao longo do gradiente, amostras de solo coletadas nos sítios foram analisadas quanto aos aspectos químicos (análise química de nutrientes) e físicos (análise granulométrica). As variáveis consideradas foram: pH, teor de matéria orgânica (M.O.), concentrações de fósforo e nitrogênio disponíveis (P e N), teores trocáveis de K^+ , Ca^{2+} e Mg^{2+} , teor trocável de Al^{3+} (Al) e as medidas de proporção de argila, silte e areia grossa e fina (medidas fracionadas). Também foram obtidos os valores de capacidade de troca de cátions (T), a saturação por bases (V%) e a saturação por alumínio (m%).

As amostras foram obtidas em seis pontos dentro de cada parcela de 600 m², a cada 10m x 10 m, aqui denominados subparcelas. Para tanto, utilizou-se um trado de mão, com 6 cm de diâmetro e 20 cm de profundidade. Em cada subparcela, foram realizadas cinco tradagens aleatoriamente distribuídas, após a retirada da serrapilheira do local exato de amostragem. As subamostras resultantes de cada tradagem em uma determinada subparcela foram misturadas e desestruturadas. A mistura das subamostras foi efetuada em campo, com o uso de uma caixa plástica de 40x25x15 cm, com tampa, que era agitada pelo pesquisador até que a mistura se tornasse homogênea aos olhos. Apenas a camada superficial do solo foi coletada. As seis subamostras compostas resultantes para cada parcela – correspondentes a cada 10m x 10m – foram acondicionadas em sacos plásticos, e deixadas para secar ao ar, sob condições de temperatura e umidade ambientes. Após analisadas segundo os parâmetros referidos acima, calculou-se o valor médio de cada variável por parcela ($n = 6$) e este foi o valor final das variáveis edáficas utilizadas nas análises correlativas à comunidade de pteridófitas.

As variáveis edáficas medidas estão apresentadas na tabela 6. A metodologia adotada segue o protocolo de análise desenvolvido pelo Departamento de Ciências do Solo da Universidade Federal do Paraná.

Tabela 6. Variáveis edáficas verificadas para as 10 bandas altitudinais estudadas no presente trabalho. Os valores representam médias obtidas em 30 parcelas de 10m x 60m que, por sua vez, são oriundas de seis subparcelas definidas dentro de cada parcela de 600 m² estabelecida nas três montanhas estudadas (Graciosa, Marumbi e Prata).

ALTITUDE (m)	pH _{CaCl₂}	pH_SMP	Al ⁺³	H ⁺ + Al ⁺³	Ca ⁺²	Mg ⁺²	K ⁺	P	SB	T
10-200	4,1	5,1	1,7	10,0	1,3	0,6	0,2	4,0	2,1	12,2
200-400	4,0	5,1	2,4	10,0	0,7	0,4	0,2	4,0	1,2	11,2
400-600	3,9	4,8	3,9	12,7	0,3	0,2	0,2	3,6	0,6	13,3
600-800	4,0	4,9	3,1	11,0	0,5	0,3	0,2	4,9	0,9	11,9
800-1000	3,9	4,6	3,3	14,8	0,6	0,3	0,2	6,5	1,1	16,0
1000-1200	3,7	4,7	2,9	16,6	0,7	0,3	0,2	3,6	1,2	17,2
1200-1400	3,3	4,4	3,1	19,2	0,7	0,3	0,2	5,1	1,1	20,4
1400-1500	3,4	4,6	2,6	15,0	0,8	0,3	0,2	3,8	1,3	16,3
0-10 (FODTB)	3,3	4,9	0,9	13,5	1,0	0,6	0,2	8,1	1,8	15,3
0-10 (REST)	3,4	6,0	0,6	5,3	0,5	0,2	0,1	2,9	0,7	6,0
	C	M.O.	%MO	V	m	Ca/Mg	Are_Gro	Are_Fin	Silte	Argila
10-200	36,6	63,1	6,3	17,0	49,8	2,5	32,5	13,4	26,5	27,6
200-400	30,7	53,0	5,3	10,8	66,2	2,0	25,4	10,4	24,9	39,3
400-600	37,6	64,8	6,5	4,9	84,7	2,0	27,8	9,4	15,9	47,2
600-800	35,4	61,0	6,1	7,5	77,1	1,8	21,9	7,5	19,9	50,8
800-1000	50,7	87,3	8,7	6,2	77,8	2,0	14,	10,4	36,8	37,9
1000-1200	53,9	92,9	9,3	7,5	69,8	2,7	28,5	5,6	29,1	36,8
1200-1400	67,8	116,9	11,7	6,0	70,7	2,5	32,2	4,7	34,1	29,0
1400-1500	45,8	79,0	7,9	7,9	66,0	2,5	42,9	9,8	23,6	23,8
0-10 (FODTB)	57,2	98,6	9,9	10,5	42,7	1,6	8,8	80,1	5,8	4,5
0-10 (REST)	22,1	38,1	3,8	13,1	43,4	2,1	16,9	77,9	2,3	2,8

O potencial hidrogeniônico (pH) foi medido segundo a acidez ativa e a acidez potencial. Na primeira, é calculada a concentração de íons H⁺ efetivamente livres no solo, utilizando-se uma solução salina, no caso, de CaCl₂ (pH CaCl₂; 1:2,5 solo/solução) – pois esta solução representa satisfatoriamente a atividade do íon H⁺ mais próxima daquela que existe junto ao ambiente radicular das plantas. Na segunda, a mesma solução salina é tamponada com a adição de íons OH⁻ (que se ligam aos íons Al³⁺ ou H⁺), medindo-se, assim, o poder tampão do solo (pH SMP), ou acidez potencial. Na acidez potencial mede-se a concentração de hidrogênios covalentes (não trocáveis) existentes na fase sólida do solo, que se desprendem das moléculas do solo devido ao deslocamento de H⁰ ocasionado pela adição de uma base forte.

A matéria orgânica do solo – MO é constituída por organismos vivos, por seus resíduos e pela decomposição destes organismos. O teor de MO decorre do equilíbrio entre ganhos e perdas destes constituintes (Marques 2006). Uma maior concentração de

MO favorece a geração de cargas negativas, a agregação de partículas minerais (e, conseqüentemente, o aumento da porosidade do solo), a capacidade de retenção de água e nutrientes, e a liberação de nutrientes minerais (Marques 2006). O teor de MO foi medido segundo o método colorimétrico, que permite obter um valor de carbono para a amostra analisada (g/dm^3). Como a MO dos solos possui, em média, 58% de carbono orgânico, para obter-se a medida de MO deve-se dividir o valor encontrado (C) por 0,58.

Os solos apresentam predominância de cargas negativas e, assim, geralmente acabam funcionando como trocadores de cátions. A capacidade de troca catiônica (T) dos solos é expressa em $\text{cmol}_c/\text{dm}^3$ e corresponde à soma de cátions trocáveis presentes no solo (no caso, H^+ , Al^{3+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} e K^+). A soma de bases (SB), por sua vez, representa a concentração de cátions disponíveis, exceto a quantidade de H^+ + Al^{3+} . A relação entre SB e T ($\text{SB/T} \times 100$) é dada pela medida de saturação por bases (V%). Por fim, a saturação por alumínio (m%) representa a relação entre a concentração de Al^{3+} e a soma dos outros cátions (T).

Todas as análises de solo foram conduzidas nos laboratórios da UFPR, em Curitiba, PR. Infelizmente, no caso da quantificação da textura do solo, devido a limitações do método utilizado, não foi possível calcular o valor das frações de areia grossa e fina, silte e argila para o sítio “IlhaGuan”, devido à escassez de material pedológico das amostras. Neste caso, acreditando-se que os sítios de amostragem representam domínios amostrais homogêneos, foi calculada a média entre os valores obtidos para o mesmo parâmetro nas duas unidades representantes do mesmo tipo de ambiente, no caso, FODTB (“FloerPalm” e “EEGuara”).

A riqueza de espécies foi também relacionada à riqueza esperada segundo um **modelo nulo**, em que as espécies devem se distribuir dentro de um domínio fixo, além do qual não podem ocorrer, devido à imposição de barreiras bem definidas (físicas ou climáticas, restrições ecofisiológicas, etc.). No caso do presente trabalho, os extremos do domínio foram fixados como os próprios valores extremos do(s) gradiente(s), 0 a 1.500 m.s.n.m. Assim, incluiu-se toda a faixa altitudinal das três montanhas estudadas.

O modelo nulo utilizado equivale ao “Modelo 2”, descrito em Colwell & Hurtt (1994) e Colwell & Lees (2000), daqui em diante referido como Mod2. Segundo tal modelo, quando amplitudes de distribuições, aleatórias ou empíricas, são posicionadas aleatoriamente dentro de um domínio que as limite, valores máximos de riqueza de espécies (obtidos a partir de intersecções de áreas de distribuição) devem ser encontrados próximos ao centro do gradiente (Colwell & Hurtt 1994).

Este modelo faz parte de uma gama de outros modelos nulos desenvolvidos por Colwell & Hurtt (*op. cit.*) que possibilitam demonstrar que, na ausência de qualquer suposição de influência de fatores ecológicos, o gradiente de riqueza de espécies é unimodal (Figura 17); assim, deve possuir formato aproximadamente parabólico, ao contrário do previsto pela hipótese nula “linear” usualmente empregada em estudos de gradientes de riqueza de espécies em meso e macro escalas (Moura 2003, mas vide também “Introdução”).

Figura 17. Representação pictórica de uma iteração do modelo 2 de Colwell & Hurtt (1994), à esquerda, com amplitudes de 50 espécies hipotéticas (retas paralelas dentro do triângulo) inseridas nos limites geométricos do gradiente, delimitados pelo triângulo. O gradiente parabólico de riqueza de espécies derivado a partir desse modelo é apresentado à direita. Modificado de Moura (2003).

A partir da amplitude total de distribuição das espécies e do ponto médio (central) dessas distribuições, são gerados ao acaso novos pares de amplitudes/pontos médios, baseando-se na principal premissa do modelo: as amplitudes não podem ultrapassar os limites do domínio. O novo conjunto de valores “amplitudes/pontos médios” é, então, posicionado dentro do domínio, como na figura 17, que traz uma simulação hipotética com o Mod2.

As simulações com o Mod2 foram efetuadas através do programa Range Model 5 (Colwell 2000-2006). Este programa, a partir de conjuntos de dados empíricos, é capaz de calcular os valores esperados de riqueza para cada trecho dentro de um domínio específico, segundo as premissas teóricas do MDE. O conjunto de dados a ser fornecido é uma matriz com os pares formados pelos pontos-médios/amplitudes de distribuição das espécies no gradiente e outra matriz com o tamanho dos intervalos de cada amostra e os pontos, máximo e mínimo, do domínio em questão.

No presente trabalho, foram realizadas cinco simulações diferentes com o Mod2, fixando-se os limites do domínio em 0 e 1.500 (metros de altitude, no caso): duas para o cálculo da riqueza esperada em escala regional e três em escala local (uma para cada montanha, ou gradiente).

Para a escala regional, conduziu-se uma simulação considerando os 30 sítios amostrais separadamente ($n = 30$) e outra que considerou os sítios conjuntamente ($n = 10$). Enquanto na primeira a riqueza interpolada inserida no modelo correspondeu à própria riqueza verificada para toda a extensão do gradiente (parcelas ordenadas de acordo com suas altitudes médias absolutas), na segunda, a riqueza interpolada fora calculada sobre os intervalos definidos pelas médias das altitudes médias entre cada banda ($n = 10$).

Já para a escala local, em que também $n = 10$ ao longo de cada montanha, os intervalos de riqueza interpolada fornecidos ao Mod2 foram oriundos do próprio gradiente altitudinal contínuo de cada montanha.

Riqueza e Similaridade

Em floras muito ricas, o número total de espécies obtido em campo está sujeito a ser subestimado, devido às espécies presentes na área, mas que eventualmente não puderam ser amostradas. Para minimizar uma eventual subestimativa do número de espécies, calculou-se a riqueza segundo três diferentes técnicas de estimação: rarefação, extrapolação e interpolação. Na primeira delas, são produzidos valores de riqueza baseados em um valor mínimo e comparável entre as amostras; nas outras duas técnicas, são produzidos valores de riqueza mais verossímeis (do que os valores observados nas unidades amostrais), contemplando-se boa parte das espécies presentes na área, mas que não foram encontradas no momento do levantamento em campo.

Na rarefação, são geradas curvas que permitem efetuar comparações entre a riqueza esperada nos diferentes conjuntos de amostras para um número uniforme de ocorrências (Colwell *et al.* 2004b). Em geral, este número é o menor valor sobre o qual é possível realizar comparações de riqueza entre todas as amostras. No caso, a rarefação foi usada para avaliar a riqueza de espécies existente em cada banda de altitude, considerando-se as três serras em conjunto. As curvas de rarefação foram geradas pelo programa BioDiversity-Pro versão 2 (McAlece *et al.* 1997).

No cálculo da riqueza por extrapolação, foi usado o estimador não-paramétrico ACE (Chazdon *et al.* 1998), que se mostrou o melhor estimador entre os oito que foram testados (ver Apêndice IV). A riqueza extrapolada também foi usada para avaliar diferenças de riqueza somente em escala regional. Todas as extrapolações (ACE e demais estimadores) foram calculadas segundo 100 aleatorizações produzidas pelo programa EstimateS 6.0 (Colwell 1994-2004).

A interpolação, por sua vez, é uma técnica para calcular a riqueza de espécies, que tem sido amplamente utilizada na correção de eventuais problemas de amostragem, especialmente em estudos com gradientes ambientais, conforme demonstrado por Grytnes & Vetaas (2002). Na interpolação, assume-se que a ocorrência de uma determinada espécie ao longo do gradiente (de altitude, no caso) é contínua, o que

parece ser bastante realístico do ponto de vista das probabilidades: há grandes chances de que uma determinada espécie registrada somente nos extremos do gradiente ocorra, de fato, ao longo de toda a extensão do mesmo e não somente nos locais originais de registro. É importante notar que, ao proceder com a interpolação, as amplitudes de distribuição das espécies não são alteradas, daí esta técnica ser tão bem vista aos olhos dos ecólogos dedicados a estudos de gradientes. A interpolação foi produzida tanto para análises em escala regional quanto em escala local. Independente da escala, a amplitude de distribuição considerada foi a amplitude altitudinal total da espécie.

Para verificar a similaridade entre os sítios amostrais, foram efetuadas comparações florísticas, conjugando-se a interpretação de análises multivariadas de agrupamento (para dados binários) e de ordenação (para dados de abundância das espécies – NMDS, vide adiante no texto).

A similaridade florística foi analisada entre todas as bandas de altitude, considerando-se os sítios em conjunto e separadamente, através de análise de agrupamento (“*cluster*”) com dados binários, a partir de uma matriz *espécies x áreas* (i.e., sítios). Para o cálculo das similaridades, utilizou-se o Índice de Similaridade de Sørensen (Krebs 1999) como algoritmo de construção da matriz. Neste índice, para duas comunidades A e B:

$$S_s = \frac{2a}{2a + b + c}, \text{ onde:}$$

S_s = Índice de Similaridade de Sørensen;

a = número de espécies presentes nas comunidades A e B;

b = número de espécies exclusivas de A;

c = número de espécies exclusivas de B.

Os dendrogramas de agrupamento foram construídos pelo programa MVSP 3.11 para ambiente Windows (Kovach Computing System 1999).

Tratamento estatístico

Conforme mencionado anteriormente, os padrões de distribuição de riqueza e abundância de pteridófitas foram investigados em cada serra separadamente (escala local) e nas três serras em conjunto (escala regional), seguindo as recomendações de Almeida-Neto *et al.* (2006). A abordagem em escala local considerou as espécies presentes em uma determinada banda de altitude em cada montanha estudada; já para a abordagem regional, foram realizadas duas abordagens: uma com o aporte total de espécies e de indivíduos (soma geral) entre sítios de uma mesma banda de altitude ($n=10$) e outra com todos os sítios separados ($n=30$), independentemente da montanha.

A relação entre a altitude e a riqueza/abundância de pteridófitas local/regional foi avaliada segundo gráficos de dispersão (“*scatterplots*”), em que se verificou o tipo de relação existente entre a riqueza e o gradiente de altitude. Como a principal relação que emergiu dos gráficos foi não-linear, recorreu-se a um modelo polinomial de regressão de segunda ordem (regressão quadrática). Nesse tipo de regressão, calcula-se a “linha de previsão” segundo um modelo quadrático (ou a melhor linha que representa a distribuição da variável dependente caso não existissem outras fontes de variação, como o erro), baseada na técnica dos quadrados mínimos, e testa-se se a mesma pode ser ajustada segundo um modelo de segunda ordem de potência. Caso a linha de previsão possa ser descrita por um modelo quadrático, então são calculados os resíduos da regressão da mesma forma em que isso é feito em modelos lineares. A probabilidade final é calculada por análise de variância (variância do total observado pela variância do erro, ou resíduos) do coeficiente β (coeficiente de inclinação ou coeficiente de regressão) para n fatores, até que se atinja um fator máximo (no caso, fator 2, ou quadrado). Assim, são efetuadas duas regressões lineares parciais, sendo uma para cada ordem de fator (1 - linear e 2 - quadrático).

Visando investigar se a riqueza/abundância da assembléia de pteridófitas encontra-se relacionada a variáveis ambientais, num primeiro momento, calcularam-se os

coeficientes de correlação entre os parâmetros biológicos das comunidades de pteridófitas (riqueza observada, interpolada e abundância) e os três possíveis fatores determinantes anteriormente mencionados: (a) estrutura florestal; (b) componente edáfico; (c) riqueza de espécies esperada segundo o modelo nulo Mod2 (Colwell & Hurtt 1994; Colwell & Lees 2000).

Após as correlações, que precisaram a existência ou não de relações lineares entre as variáveis biológicas e as não-biológicas, a influência proporcional dessas últimas sobre os parâmetros biológicos foi avaliada, concomitantemente, através de análise de regressão múltipla. Regressões Múltiplas (ver Zar 1999) representam a soma dos efeitos lineares das variáveis incluídas no modelo a ser testado. Para a escolha das variáveis que podem ser inseridas no modelo, foi usada a técnica de “passos seguintes inteligentes” (i.e., *stepwise forward selection*), que identifica os fatores qualificados para comporem o modelo de teste e ordena, em passos subseqüentes, os fatores 1º, 2º e 3º. Isto é feito segundo uma iteração de número pré-determinado de lançamentos, ou de retirada e reposição das variáveis.

No caso presente, em que se deseja verificar se uma das variáveis independentes consideradas (estrutura, solos e MDE) tem um efeito maior ou não sobre a variação de uma determinada variável dependente (riqueza ou abundância), a análise é capaz de isolar o efeito de uma variável independente sobre a outra. Assim, é possível avaliar-se o efeito de um determinado fator sobre a variável dependente, estando os outros fatores mantidos constantes (Magnusson & Mourão 2005).

Todos os cálculos referentes aos ajustes e às regressões polinomiais, às correlações lineares e às regressões múltiplas foram executados pelo programa Statistica 6.0 (StatSoft 1984-2001).

A estrutura florestal e as características físico-químicas do solo (componente edáfico) foram resumidas em duas dimensões, ou dois eixos, através de NMDS. O NMDS, ou análise “não-métrica de escalas multidimensionais” (ver Hair *et al.* 1998) é uma das mais freqüentes análises multivariadas de ordenação utilizadas em estudos de

ecologia, como ferramentas capazes de reduzir informações das comunidades biológicas a uma ou a poucas dimensões. Basicamente, a análise em si visa construir um mapa de configuração das amostras, agrupando em uma ou mais dimensões as amostras mais similares (Clarke & Warwick 1994) (no caso, similaridades espaciais de estrutura e componente edáfico).

Deve-se ressaltar que apenas o Eixo1 das ordenações (ou o “mapa unidimensional de percepção espacial dos dados”, como Hair *et al.* 1998 se referem ao primeiro eixo do NMDS) é que foram usados nos eventos correlativos às variáveis biológicas. Os Eixos1 guardam uma maior proporção de variação dos dados e, portanto, existe uma tendência para que estes venham a definir relações espacialmente mais precisas de similaridade entre as unidades amostrais. Outras dimensões na análise de NMDS tendem a expressar menos diferenças da assembléia de espécies do que o Eixo1. Geralmente, quando dados empíricos expressam satisfatoriamente as características dos ambientes, outros *n*-eixos pouco acrescentam ao conhecimento da variação total (Clarke & Warwick 1994).

Provavelmente, a inclusão de um segundo eixo do NMDS aos modelos correlativos poderiam prejudicar as análises, pois a ordenação para além de uma dimensão propende à maior inclusão de variáveis autocorrelacionadas.

Diferenças significativas para comunidades de pteridófitas, estrutura e solos entre bandas de altitude, descritas por NMDS, foram avaliadas segundo análise de similaridade de um fator (ANOSIM; Clarke & Warwick 1994), que se baseia em uma estatística *R*, variável de 0 a 1. Entretanto, existem limitações operacionais na execução de ANOSIM que não permitem reconhecer diferenças significativas menores que 5% para um conjunto de réplicas menor do que quatro unidades, independentemente do tamanho total da amostra, mesmo que tais diferenças existam de fato (ver Clarke & Warwick 1994 para uma explicação mais extensa). No presente estudo, assume-se que cada banda de altitude possua três amostras (as três serras estudadas), o que nos força a aceitar uma generosa probabilidade de se cometer erro do tipo I, considerando-se um nível de

significância $\alpha = 0,10$, ao menos para a interpretação do ANOSIM. Quando foi efetuada uma simulação da presença de uma quarta réplica (cujos valores foram calculados a partir da média das outras três) as mesmas diferenças constatadas para $\alpha = 0,10$ foram verificadas com $P < 0,05$.

A matriz de associação entre os pares de sítios usada nos NMDS e ANOSIM foi formulada através do uso do índice de similaridade de Bray-Curtis após padronização das amostras (ver Krebs 1999). Para a elaboração do diagrama e produção dos eixos do NMDS, além do cálculo ANOSIM foi utilizado o programa PRIMER, versão 5.2.2 (Clarke & Gorley 2001). Nenhuma transformação de dados foi necessária.

Por fim, análise de correspondência canônica (CCA – ter Braak 1986) foi usada para avaliar a influência das características dos habitats na estruturação das comunidades de pteridófitas ao longo do gradiente de altitude como um todo, na Serra do Mar paranaense.

Além das variáveis abióticas consideradas no NMDS (todas as variáveis descritoras da estrutura florestal e todas as variáveis de composição edáfica), incluiu-se no modelo a própria altitude dos sítios amostrais, como variável adicional. Recorreu-se a um processo de seleção por “passos seguintes inteligentes” (“*forward stepwise procedure*”, similar ao usado nas regressões múltiplas) para se determinar as cinco variáveis independentes mais importantes, dentre as 34 incluídas na análise (16 estruturais e 18 edáficas; apenas %M.O. foi considerada como medida do teor de matéria orgânica). A CCA foi inteiramente produzida com o uso do programa CANOCO version 4.5 (ter Braak 1997-2002).

Composição florística

Estes resultados referem-se aos dados obtidos para 30 parcelas de 10m x 60m que compõem os gradientes altitudinais da Serra da Graciosa (+ EE Ilha do Mel), Serra do Marumbi (+ FLOE Palmito e Praia de Leste) e Serra da Prata (+ EE Guaraguaçu e Rio da Onça), amostradas durante os anos de 2004 a 2006.

Ao todo, foram inventariados 20.663 indivíduos, pertencentes a 166 espécies, distribuídas em 61 gêneros e 21 famílias. A tabela 7 apresenta a lista das espécies amostradas em diferentes bandas de altitude nas três montanhas estudadas na Serra do Mar paranaense.

Outras 50 espécies foram encontradas fora da área das parcelas, totalizando 216 espécies observadas ao longo de toda a amplitude latitudinal da área de estudo. A lista completa das espécies oriundas do presente levantamento é fornecida no Apêndice II, incluindo-se o tipo de hábito, o local de coleta e o número dos *vouchers*. Imagens de 69 espécies de pteridófitas, registradas na área de estudo, são fornecidas no Apêndice III.

No que concerne somente ao inventário sistematizado em parcelas, as famílias mais ricas (maior número de espécies na área de estudo) foram Polypodiaceae (31 espécies) – aqui dividida em dois grupos, separando-se as “gramitidóides” (12 spp.) das demais –, seguida por Dryopteridaceae (26 spp.), Hymenophyllaceae (22 spp.), Aspleniaceae (17 spp.) e Pteridaceae (15 spp.). Todas as outras apresentaram um número inferior a 10 espécies.

Entre as famílias que apresentaram valores de riqueza intermediários estão Blechnaceae, Cyatheaceae, Lindsaeaceae, e Lycopodiaceae (todas com 7 espécies) e Thelypteridaceae (5 spp.). Já entre as raras, de menor representatividade em termos do número de espécies, têm-se Selaginellaceae e Woodsiaceae (ambas com 4 spp.), Marattiaceae (3 spp.), Schizaeaceae, Lomariopsidaceae e Dennstaedtiaceae (2 espécies cada). Além dessas, Anemiaceae, Tectariaceae, Lygodiaceae, Saccolomataceae e

Tabela 7. Abundância das espécies de pteridófitas inventariadas em 30 parcelas de 10m x 60m, em três montanhas da Serra do Mar paranaense (Serra da Graciosa, Maciço do Marumbi e Serra da Prata), durante os anos de 2004 a 2006. As cotas de altitude correspondem aos intervalos (bandas altitudinais) definidos na tabela 3. Os nomes dos autores são apresentados no Apêndice II.

Família	Espécie	Altitude (m.s.n.m.)											TOTAL
		Restinga (0-10)	FODTB (0-10)	50	200	400	600	800	1000	1200	1400		
Anemiaceae	<i>Anemia phyllitidis</i>			4				11	64				79
Aspleniaceae	<i>Asplenium auriculatum</i>							3	13				16
	<i>Asplenium feei</i>							3					3
	<i>Asplenium harpeodes</i>					1		19	3				23
	<i>Asplenium incurvatum</i>									4			4
	<i>Asplenium kunzeanum</i>				27	2	20	269	165				483
	<i>Asplenium lacinulatum</i>		8										8
	<i>Asplenium martianum</i>							31	1				32
	<i>Asplenium mucronatum</i>			2	13	15							30
	<i>Asplenium muellerianum</i>					1							1
	<i>Asplenium oligophyllum</i>						4	2					6
	<i>Asplenium pseudonitidum</i>										2		2
	<i>Asplenium pteropus</i>				9								9
	<i>Asplenium scandicinum</i>			2	2	21	9	12	15	3	2		66
	<i>Asplenium serra</i>		6					1					7
	<i>Asplenium serratum</i>		10										10
	<i>Asplenium triquetrum</i>				3	19	4						26
	<i>Asplenium uniseriale</i>							6					6
Blechnaceae	<i>Blechnum binervatum</i> ssp. <i>acutum</i>		42	3	8	19	13	90	12		2		189
	<i>Blechnum brasiliense</i>			16		1							17
	<i>Blechnum cordatum</i>										1		1
	<i>Blechnum sampaioanum</i>					61	51						112
	<i>Blechnum schomburgkii</i>										8		8

	Blechnum serrulatum	777	51											828
	Salpichlaena volubilis				4	6	2							12
Cyatheaceae	Alsophila setosa			16		14	3	49	4					86
	Alsophila sternbergii			1	35	24	22	8						90
	Cyathea atrovirens	43	67	3										113
	Cyathea corcovadensis				14	15	12	1						42
	Cyathea delgadii			1		5	4							10
	Cyathea leucofolis			22	5									27
	Cyathea phalerata			3	7	20	5	28	36	4	27			130
Dennstaedtiaceae	Dennstaedtia dissecta			2	1		2	28	12					45
	Pteridium arachnoideum	1												1
Dryopteridaceae	Arachniodes denticulata											2		2
	Ctenitis pedicelata			31	9	2	17							59
	Didymochlaena truncatula			7	1		3							11
	Elaphoglossum brachyneuron								11		6			17
	Elaphoglossum chrysolepis		1					1						2
	Elaphoglossum crassinerve		19											19
	Elaphoglossum didymoglossoides								47					47
	Elaphoglossum iguapense		92	4	1									97
	Elaphoglossum lingua		5	3	3				2					13
	Elaphoglossum macrophyllum		67	14										81
	Elaphoglossum nigrescens		4											4
	Elaphoglossum ornatum		5	54	7	18	17	18	12	1	1			133
	Elaphoglossum paulistanum							3	1	103	1			108
	Elaphoglossum sp.		22											22
	Elaphoglossum squamipes							2		324	127			453
	Lastreopsis amplissima			49	20	104	90	230	371	170	124			1158
	Lomagramma guianensis			10	203	50	170	34						467
	Megalastrum abundans						10	45						55
	Megalastrum connexum			16	1		2	8	19					46

	<i>Megalastrum umbrinum</i>			19	33	39	18	46	12		2	169
	<i>Olfersia cervina</i>				7	8	2	72				89
	<i>Polybotrya cylindrica</i>	452	215	336	334	198	32					1567
	<i>Rumohra adiantiformis</i>	277	2						7	18	2	306
	<i>Stigmatopteris brevinervis</i>				6	48	22					76
	<i>Stigmatopteris caudata</i>					13						13
	<i>Stigmatopteris heterocarpa</i>			55	41	82	26					204
Hymenophyllaceae	<i>Abrodictyum rigidum</i>			3		10	3			3	33	52
	<i>Didymoglossum krausii</i>	4										4
	<i>Didymoglossum reptans</i>	44	5	12	11	32	13	107	7			231
	<i>Hymenophyllum asplenioides</i>	15	4					32	114	172		337
	<i>Hymenophyllum caudiculatum</i>		4	4	4	10	78	20		135		255
	<i>Hymenophyllum elegans</i>				5					4		9
	<i>Hymenophyllum fragile</i>						11	99	69			179
	<i>Hymenophyllum fucoides</i>									82		82
	<i>Hymenophyllum hirsutum</i>	55	3	2	9	13	52	26	51			211
	<i>Hymenophyllum magellanicum</i>								280	323		603
	<i>Hymenophyllum microcarpon</i>									7		7
	<i>Hymenophyllum polyanthos</i>	51	3		4		14	89	390	400		951
	<i>Hymenophyllum pulchellum</i>								8			8
	<i>Hymenophyllum vestitum</i>						94	18	90	276		478
	<i>Polyphlebium angustatum</i>			76	115	91	342	103		21		748
	<i>Polyphlebium diaphanum</i>						183	28				211
	<i>Polyphlebium hymenophylloides</i>							13				13
	<i>Polyphlebium pyxidiferum</i>	3	78	41	39	310	88	120	5	88		772
	<i>Trichomanes cristatum</i>	213										213
	<i>Trichomanes pilosum</i>						14	50	8	32		104
	<i>Trichomanes polypodioides</i>	7	24	36	46	7		3				123
	<i>Vandenboschia radicans</i>		1	4	9	23	38					75
Lindsaeaceae	<i>Lindsaea bifida</i>								1			1

	<i>Lindsaea botrychioides</i>									22	22
	<i>Lindsaea divaricata</i>	28									28
	<i>Lindsaea lancea</i> var. <i>falcata</i>				12						12
	<i>Lindsaea lancea</i> var. <i>lancea</i>	13	1	4							18
	<i>Lindsaea ovoidea</i>						60	67		4	131
	<i>Lindsaea quadrangularis</i>	2	17								19
Lomariopsidaceae	<i>Lomariopsis marginata</i>		1	15	49						65
	<i>Nephrolepis rivularis</i>	23									23
Lycopodiaceae	<i>Huperzia acerosa</i>							1	16	1	18
	<i>Huperzia biformis</i>	3		1					14	1	19
	<i>Huperzia hexasticha</i>								3	3	6
	<i>Huperzia heterocarpon</i>						5	2	7	16	30
	<i>Huperzia mandiocana</i>	1		1	1						3
	<i>Huperzia mollicoma</i>					1					1
	<i>Lycopodiella cernua</i>	2									2
Lygodiaceae	<i>Lygodium volubile</i>		6								6
Marattiaceae	<i>Danaea geniculata</i>		3	18	32	23	9				85
	<i>Danaea moritziana</i>				7	8	2				17
	<i>Marattia laevis</i>						19	24			43
Osmundaceae	<i>Osmunda regalis</i>	2									2
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum acrocarpon</i>	178	45	2				9	3	5	242
	<i>Campyloneurum minus</i>		38	81	60	190	311	151			831
	<i>Campyloneurum nitidum</i>	15		2	17		2	2	2	12	52
	<i>Campyloneurum rigidum</i>		10	1			1				12
	<i>Microgramma percussa</i>	6	5								11
	<i>Microgramma squamulosa</i>								2		2
	<i>Microgramma tecta</i>	13	25	13	4	7		5			67
	<i>Microgramma vacciniifolia</i>	290	31	7	4	2	1				335
	<i>Pecluma chnoophora</i>		5	8							13
	<i>Pecluma paradiseae</i>	448	9								457

	<i>Pecluma recurvata</i>			1	2		8	12	25	12	5	65
	<i>Pecluma truncorum</i>				16	67	19	89				191
	<i>Pleopeltis astrolepis</i>	3										3
	<i>Pleopeltis hirsutissima</i>	14		3		1	3	4	4	1		30
	<i>Pleopeltis pleopeltidis</i>						12	2		5		19
	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i>	3	2	3	1							9
	<i>Serpocaulon catharinae</i>	35	87	4	10	11	4	12	15	62	4	244
	<i>Serpocaulon fraxinifolium</i>			8		3	1	1				13
	<i>Serpocaulon latipes</i>	89										89
Polypodiaceae "Gramitidóides"	<i>Ceradenia albidula</i>									26	2	28
	<i>Cochlidium punctatum</i>									219	183	402
	<i>Cochlidium serrulatum</i>		2					42				44
	<i>Grammitis fluminensis</i>										149	149
	<i>Lellingeria apiculata</i>							2	5	2		9
	<i>Lellingeria brevistipes</i>							28	46	29		103
	<i>Lellingeria depressa</i>									5	162	167
	<i>Lellingeria organensis</i>										1	1
	<i>Lellingeria schenckii</i>								4	11		15
	<i>Micropolypodium achilleifolium</i>							1	7	348	304	660
	<i>Micropolypodium gradatum</i>								39	118	27	184
	<i>Terpsichore reclinata</i>					10		23	29	9	58	129
Pteridaceae	<i>Adiantum abscissum</i>				7							7
	<i>Anetium citrifolium</i>			46								46
	<i>Cheilanthes regularis</i>									13	11	24
	<i>Doryopteris acutiloba</i>								15	1		16
	<i>Hecistopteris pumila</i>		313									313
	<i>Polytaenium cajanense</i>			7	1							8
	<i>Polytaenium lineatum</i>								4			4
	<i>Pteris angustata</i>					12	2					14

[illegible]

Osmundaceae foram representadas por apenas com uma espécie cada. Estes resultados estão apresentados na figura 18a.

Isoladamente, as três famílias mais bem representadas somam 79 espécies (incluindo-se os dois grupos de Polypodiaceae), ou 47,6% do total encontrado para a região. Se forem consideradas as cinco famílias com mais de 10 espécies cada, então 66,9% do total de espécies encontrado para a região pode ser observado.

Já ao se analisar a abundância das espécies entre as famílias, verificou-se que, dos 20.633 indivíduos inventariados, 16.627 (80,6%) pertencem somente a quatro famílias, todas com mais de 1.000 indivíduos cada. São elas: Hymenophyllaceae (5.666 indivíduos; 27,5% do total), Dryopteridaceae (5.218; 25,3%), Polypodiaceae (4.576; 22,2%, sendo 1.891 indivíduos pertencentes ao grupo das “gramitidóides”, ou 9,2%), e Blechnaceae (1.167; 5,7%) (Figura 18b). Entre as famílias que apresentaram abundâncias intermediárias estão Aspleniaceae (732), Selaginellaceae (616), Pteridaceae (581), Cyatheaceae (498), Thelypteridaceae (462), além de Schizaeaceae (366), Lindsaeaceae (231) e Marattiaceae (145). Todas estas contribuíram, individualmente, com menos de 4% para o total de indivíduos; juntas, somam 3.631 indivíduos, ou 17,6% do total. As outras nove famílias restantes apresentaram menos de 100 indivíduos inventariados e, somadas, equivalem a 1,8% do total.

As contribuições das famílias em termos do número de espécies e de indivíduos, no total dos sítios amostrados, são, em geral, similares entre si. No entanto, aparentemente, existe uma maior predominância de Hymenophyllaceae, Dryopteridaceae e Polypodiaceae, que apresentam, nesta ordem, números de indivíduos que correspondem a até mais de 4,8 vezes o número de indivíduos de Blechnaceae, a quarta família no ranqueamento das mais abundantes (Figura 18b). No caso da riqueza, há uma maior proporcionalidade aparente entre o número de espécies das famílias mais ricas com relação às menos ricas (Figura 18a).

As curvas dos parâmetros “riqueza” e “abundância” por famílias de pteridófitas se assemelham não só quanto à forma, mas também quanto à composição geral: das seis

Figura 18. Representatividade das 21 famílias de pteridófitas encontradas nos 30 sítios amostrais **A.** Em termos do número de espécies; **B.** Em termos do número de indivíduos. Polypodiaceae foi dividida em dois grupos (Polypodiaceae senso restrito e "Gramitidóides"), para destacar as samambaias que constituem a família Grammitidaceae em outros sistemas de classificação.

famílias mais ricas, cinco são também as mais abundantes. Apenas Pteridaceae, que ocupa a quinta posição no ranqueamento das famílias mais ricas, não figura entre as seis mais abundantes, apesar de ser representada por um considerável número de indivíduos nas amostragens (581) – ocupa a sétima posição no ranqueamento por abundância.

Uma situação semelhante é verificada no outro extremo das duas curvas na figura 18: das oito famílias representadas por apenas uma ou duas espécies, seis também apresentam os menores valores de abundância, todas com menos de 100 indivíduos. Pode-se juntar a este grupo a família Lomariopsidaceae, representada por apenas duas espécies e por menos de 100 indivíduos, apesar de essa família não estar incluída no grupo das oito menos abundantes.

Nas porções intermediárias das curvas, novamente, observa-se um padrão similar entre a riqueza e a abundância, sendo que relações (proporções) mais equânimes entre estes parâmetros são verificadas justamente para as famílias que ocupam posições centrais em ambas as curvas. Este é o caso das famílias representadas por mais de duas espécies (excluindo-se, portanto, as famílias raras) e por números intermediários de indivíduos, entre 100-1.000 (excluindo-se, assim, as dominantes e as raras em termos de abundância). São elas: Cyatheaceae, Lindsaeaceae, Lycopodiaceae, Marattiaceae, Selaginellaceae e Thelypteridaceae. Também é possível adicionar a este grupo Aspleniaceae e Pteridaceae que, apesar de serem algumas das famílias com maior número de espécies, apresentam abundâncias intermediárias, ou seja, quando comparadas com famílias “dominantes”, existe uma maior chance de suas espécies estarem representadas, nos ambientes amostrados, por um número de indivíduos equânime entre si.

De modo geral, as famílias amostradas são, reconhecidamente, freqüentes em florestas tropicais, especialmente em áreas de florestas intactas, bem preservadas, ou ainda, referentes a estádios avançados da regeneração florestal. Apenas Lygodiaceae e Osmundaceae devem ser tratadas como famílias cujas principais espécies tendem a ocorrer preferencialmente em áreas florestais alteradas, orlas de mata ou áreas abertas,

segundo indicam Paciencia & Prado (2005b). Quando ocorreram nos locais amostrados, estas famílias, representadas por apenas uma espécie cada, apresentaram um número extremamente baixo de indivíduos, atestando o caráter florestal relativamente avançado das formações estudadas.

Não obstante, as diferentes famílias de pteridófitas da Serra do Mar paranaense parecem apresentar certa distinção quanto à representatividade nas diferentes porções das montanhas estudadas (Figura 19).

Figura 19. Representatividade das 21 famílias encontradas na área de estudo, em porções acima e abaixo da cota 400 m.s.n.m. Polypodiaceae foi separada em dois grupos, “gramitidóides” (Gramm) e Polypodiaceae s.s. (Polyp). A linha tracejada representa o intervalo de 95% de confiança.

Enquanto algumas famílias detêm um maior número de espécies em porções mais elevadas das Serras, outras apresentam maior diversidade específica em porções mais baixas. Apesar de haver um elevado coeficiente de correlação ($R = 0,88$) entre o número de espécies por famílias existente acima e abaixo da cota de altitude 400 m.s.n.m. (limite aproximado entre diferentes tipologias de FOD – Floresta Submontana e Montana), a correlação apresentada na figura 19 não deve ser interpretada como um teste de hipótese acerca do efeito do número de espécies entre estas duas classes de altitudes. A correlação demonstra, primordialmente, que existem famílias mais bem representadas que outras (em termos do número de espécies) nas porções acima e abaixo dos 400 m.s.n.m. nas montanhas estudadas. Diferenças significativas são aquelas assinaladas por famílias fora do intervalo de confiança de 95% (linhas tracejadas).

Assim, Hymenophyllaceae, Polypodiaceae “gramitidóides” e Lycopodiaceae devem ser entendidas como famílias que tendem a estar representadas por um maior número de espécies em altitudes mais elevadas. Por outro lado, Polypodiaceae (*strictu sensu*), Cyatheaceae, Thelypteridaceae, Lomariopsidaceae e Schizaeaceae devem apresentar um maior número de espécies em altitudes mais baixas.

A preferência de algumas famílias por altitudes distintas na Serra do Mar fica ainda mais evidente quando se considera a abundância total de cada uma, nas cotas acima e abaixo dos 400 m.s.n.m. (Figura 20).

Segundo uma análise de regressão entre a abundância das famílias acima e abaixo dos 400 m.s.n.m. ($R = 0,55$; $p < 0,01$; gráfico de regressão não mostrado), Hymenophyllaceae e Polypodiaceae “gramitidóides” são famílias cujas espécies estão significativamente mais bem representadas em altitudes mais elevadas (4.732 vs. 934, em Hymenophyllaceae e 1.872 vs. 12, para as “gramitidóides”), enquanto Blechnaceae (179 vs. 988), Pteridaceae (125 vs. 456), Thelypteridaceae (1 vs. 461) e Schizaeaceae (0 vs. 366) têm um número muito maior de indivíduos nas cotas mais baixas (Figura 20).

Figura 20. Abundância das 21 famílias encontradas na área de estudo. Diferenças significativas entre a abundância verificada acima e abaixo da cota 400 m.s.n.m. são assinaladas por “s”.

Afinidades florísticas entre comunidades de pteridófitas x altitude

Apesar de as famílias de pteridófitas guardarem certa afinidade ecológica entre si, relações florísticas entre as comunidades são bem descritas somente a níveis hierárquico-taxonômicos inferiores (Roos 1995; Paciencia 2001).

No presente trabalho, as afinidades florísticas entre as comunidades estudadas de pteridófitas são representadas por uma análise de agrupamento (Figura 21) conduzida em nível específico (coeficiente de similaridade de Sørensen), considerando-se os sítios amostrais ao longo do gradiente altitudinal.

No total das 166 espécies, 44 foram encontradas em um único sítio e 59 em apenas uma banda de altitude (tendo-se as áreas de restinga e FODTB em uma mesma faixa altitudinal: 0-10 m.s.n.m.). Entre as 107 espécies observadas em mais de uma banda de altitude, 33 foram verificadas a duas altitudes e 25 a três altitudes diferentes. Uma única espécie (*Serpocaulon catharinae*) foi efetivamente verificada ao longo de todo

o gradiente, independentemente da montanha estudada; tal espécie foi, também, a mais freqüente no total de sítios, ocorrendo em 22 dos 30 locais de amostragem.

Ao se considerar a ocorrência das espécies presentes a diferentes bandas de altitude nas três serras estudadas, conjuntamente (Figura 21a), nota-se uma clara formação de grupos bem definidos. Tais grupos se arranjam de acordo com a variação da altitude, de maneira que sítios estabelecidos em intervalos altitudinais similares (mesmas bandas altitudinais) parecem apresentar uma composição florística específica também similar entre si.

O primeiro ramo do dendrograma de agrupamento da figura 21a é formado por dois grandes grupos principais, com 19,7% de similaridade: áreas de planície (Grupo A) e áreas de montanha (Grupo B). Os dois tipos de ambientes florestais estudados na planície litorânea (Restinga e FODTB) apresentam uma clara separação das demais áreas e, apesar de não apresentarem um valor alto de similaridade (29,5%), tal separação indica uma identidade florística das comunidades localizadas sobre solos constituídos por areia marinha (areia fina), em contrapartida às comunidades estabelecidas nos solos mais argilosos do maciço cristalino (vide Figura 11). Espécies que se destacam nas áreas da planície litorânea são *Actinostachys pennula*, *Blechnum serrulatum*, *Cyathea atrovirens*, *Lindsaea quadrangularis*, *Lycopodiella camporum*, *Pecluma paradiseae*, *Pleopeltis astrolepis*, *Rumohra adiantiformis*, *Schizaea elegans*, *Serpocaulon latipes*, *Trichomanes cristatum*, ocorrendo somente nos sítios de restinga ou nos sítios de restinga e de FODTB. Além destas, *Asplenium lacinulatum*, *Asplenium serratum*, *Didymoglossum krausii*, *Elaphoglossum crassinerve*, *Elaphoglossum nigrescens*, *Elaphoglossum* sp., *Hecistopteris pumila*, *Lindsaea divaricata*, *Nephrolepis rivularis*, *Thelypteris maxoniana*, etc., são espécies que também ocorrem exclusivamente na planície costeira, mas restritas às áreas de FODTB da área de estudo.

Já o outro grande grupo, formado pelos sítios das áreas de montanha (B), é definido por uma similaridade de 37,6% e constitui-se de dois subgrupos distintos: sítios

Figura 21. Análise de agrupamento das comunidades de pteridófitas inventariadas em 30 parcelas de 10m x 60m (600 m²), nas três montanhas estudadas da Serra do Mar paranaense. **A.** Análise da similaridade florística por banda de altitude, considerando-se todas as montanhas, conjuntamente; **B.** Análise da similaridade florística para todas as parcelas, em separado. A técnica de agrupamento empregada foi UPGMA.

abaixo da cota 600 m.s.n.m. (C) e sítios acima da cota 600 m.s.n.m. (D). Dessa forma, as áreas das montanhas podem ser divididas, a grosso modo, entre vegetação Submontana–Montana e vegetação Montana–Alto-Montana. Considerando-se que deva existir certa variação entre a altitude exata dos sítios amostrais de uma mesma cota, os sítios do subgrupo “C” corresponderiam à vegetação Submontana–Montana, compartilhando uma similaridade de 59,5%. Este subgrupo também se subdivide em dois grupos que refletem a proximidade em altitude das áreas (C1 e C2). Os sítios estabelecidos junto à cota de altitude de 50 m.s.n.m. (banda 10-200 m) apresentam um aporte de espécies mais parecido ao aporte da cota 200 m.s.n.m. (banda 200-400 m), do que às outras áreas, definindo o subgrupo “C1” – 68,5% de similaridade. Estes resultados devem refletir, novamente, o tipo de vegetação em questão, uma vez que todos os sítios de amostragem se encontram sobre áreas de Floresta Ombrófila Densa Submontana. Em outra mão, estão os sítios estabelecidos junto às cotas 400 e 600 m.s.n.m. (bandas 400-600 m e 600-800 m), que compartilham um número elevado de espécies, apresentando 75,2% de similaridade (C2), ou o maior valor obtido por toda a análise com o coeficiente de Sørensen.

O segundo subgrupo das áreas de montanha (D), definido pelo aporte de espécies predominante a partir de 800 m.s.n.m. (similaridade de 49,1%), apresenta, por sua vez, dois grupos inferiores, que também são classificados pela afinidade florística existente entre sítios localizados a altitudes mais próximas. O primeiro desses grupos é formado pelos sítios a 800 m.s.n.m. (banda 800-1.000 m) e a 1.000 m.s.n.m. (banda 1.000-1.200 m), com similaridade de 63,5% (D1). O alto valor relativo de similaridade é decorrente do grande número de espécies compartilhadas entre as duas bandas de altitude: das 67 espécies verificadas a 800 m.s.n.m. e das 49 a 1.000 m.s.n.m., 40 delas são comuns às duas altitudes. Entre estas, destacam-se *Asplenium auriculatum*, *Asplenium martianum* e *Marattia laevis* como as únicas que ocorrem exclusivamente nas duas altitudes, dentre todas as cotas amostradas. Quatro espécies são exclusivas da cota de 800 m.s.n.m. (*Asplenium feei*, *A. uniseriale*, *Pteris deflexa* e *Vittaria gramineifolia*)

e cinco dos 1.000 m.s.n.m. (*Diplazium leptocarpon*, *Lindsaea bifida*, *Polytaenium lineatum*, *Pteris splendens* e *Thelypteris tamandarei*). O fato de as áreas apresentarem grande número de espécies em comum mostra, claramente, que são áreas transicionais quanto à formação vegetal. Estruturalmente, estas áreas são semelhantes quanto a algumas características (vide eixo 1, Figura 16) e diferentes quanto a outras (vide eixo 2, Figura 16).

A faixa de altitude de 1.000 metros é praticamente o limite superior das formações florestais de médio ou grande porte na região. Após essa altitude, campos naturais passam a figurar (e a predominar) na paisagem e as florestas ficam restritas a fragmentos relativamente pequenos. Muito possivelmente, o agrupamento entre os sítios a 800 e a 1.000 m.s.n.m. reflete certa “sobreposição” de características ambientais entre as duas áreas – transição entre a FOD Montana e Alto-Montana.

O outro grupo (D2) é constituído pelos sítios a 1.200 e 1.400 m.s.n.m. (intervalos de 1.200-1.400 m e 1.400-1.500 m), apresentando 67,4% de similaridade florística, segundo o coeficiente de Sørensen. Estas duas altitudes compartilham 30 espécies, das 59 que ocorrem nas duas áreas somadas. Somente quatro espécies são exclusivas de ambas as cotas: *Ceradenia albidula*, *Cheilanthes regularis*, *Huperzia hexasticha* e *Lellingeria depressa*. Quatro também é o número de espécies exclusivas da cota 1.200 m.s.n.m. (*Asplenium incurvatum*, *A. pseudonitidum*, *Hymenophyllum pulchellum* e *Microgramma squamulosa*), enquanto oito são encontradas somente nos 1.400 m.s.n.m. (*Arachniodes denticulata*, *Blechnum cordatum*, *B. schomburgkii*, *Hymenophyllum fucoides*, *H. microcarpon*, *Grammitis fluminensis*, *Lellingeria organensis* e *Lindsaea botrychioides*). Atenta-se para as espécies de *Blechnum* presentes nessa cota que, geralmente, preferem localidades abertas, como campos naturais, incluindo os campos de altitude. Sua presença nas matas a 1.400 m.s.n.m. deve-se, provavelmente, ao tamanho reduzido das manchas florestais a esta altitude, invariavelmente cercadas por campos naturais. Cabe mencionar, ainda, a grande proporção de espécies epífitas dentre aquelas exclusivas das cotas altitudinais mais elevadas. Das 16 espécies que ocorrem

com exclusividade em uma ou outra cota do extremo superior do gradiente, 11 são epífitas (cerca de 70%).

Quando são considerados os sítios em separado, o padrão de agrupamento mantém a mesma estrutura geral do padrão verificado para as cotas de altitude. Dois grandes grupos, muito diferentes floristicamente, podem ser observados no dendrograma da figura 21b (similaridade de 1,2%).

O primeiro deles é formado pelas florestas de baixada (21,9% de similaridade), apresentando uma clara separação entre os dois principais tipos vegetacionais da planície costeira: Restingas (similaridade de 48,6%) e FODTB (46,5%). Assim, sítios de FODTB são mais similares entre si do que o são aos sítios de restinga e esses últimos, por sua vez, também se assemelham mais entre si do que a outras áreas. Uma diferença que chama a atenção nos dois grupos da planície é que, nas restingas, há uma maior similaridade entre áreas mais próximas (RioOnça e PontRest – 56% de similaridade), enquanto no caso da FODTB, a maior similaridade florística em fina escala não se dá entre áreas mais próximas e sim, entre o sítio da Ilha do Mel (IlhaGuan) e a FLOE Palmito (FloePalm) – também com 56% de similaridade. Áreas de restinga são relativamente contínuas ao longo da área de estudo, especialmente na porção sul do Estado do Paraná. Possivelmente, esta continuidade é refletida pela grande afinidade entre as floras locais do PE Rio da Onça e da Praia de Leste. Já as áreas de FODTB apresentam uma tendência a serem mais heterogêneas, tendo suas características ambientais condicionadas a variações locais de solo e histórico de uso (p.e., os sítios IlhaGuan e FloePalm parecem ser localidades mais parecidas entre si do que à EEGuara, o que pode ser atestado pela condição do estrato superior, com adensamento de indivíduos de grande porte da espécie *Calophyllum brasiliensis* – Clusiaceae).

Assim como no agrupamento da figura 21a, o segundo grupo da figura 21b é definido pelos sítios estabelecidos nas áreas de montanha, que compartilham 18,7% do aporte total de espécies destas áreas. Este segundo grupo é dividido em dois subgrupos, classificados segundo a altitude dos sítios.

No primeiro subgrupo, com 37,2% de similaridade, estão os sítios acima dos 1.000 m de altitude (e o sítio PR800) e, no segundo, com uma similaridade de 28%, os sítios abaixo de 1.000 m.s.n.m. (além de MR1000). Os sítios de bandas mais próximas tendem a se agrupar entre si, como os sítios a 1.400 e a 1.200 m.s.n.m. (p.e., grupos (PR1400/GR1400; PR1200/GR1200/GR1000; MR1400/MR1200), com cerca de 60% ou mais de afinidade florística, reforçando o padrão de similaridade verificado para a análise conjunta dos sítios (Figura 21a).

A principal diferença entre este agrupamento e aquele conduzido com as amostras conjugadas é o grau de heterogeneidade existente no segundo. Algumas áreas de uma determinada banda altitudinal parecem apresentar um aporte florístico mais similar a sítios de outras altitudes, como é o caso de PR800, agrupado com as áreas acima de 1.000 m.s.n.m. e de MR1000, agrupado com as áreas abaixo da altitude de 1.000 m.s.n.m. Certamente, a chance de atributos locais estarem determinando o aporte de espécies é maior quando se consideram os sítios separadamente e, assim, agrupamentos pouco esperados são passíveis de ocorrer.

No segundo subgrupo, a heterogeneidade florística local (e ambiental também) faz-se ainda mais notável. Além do sítio MR1000, já mencionado (e aqui agrupado com GR800, reforçando a idéia de que maiores afinidades seguem um padrão altitudinal), alguns ramos inusitados do dendrograma chamam a atenção, como a inserção do sítio MR50 junto às áreas definidas por elevações mais altas e não ao grupo formado pelos sítios estabelecidos a 50 m.s.n.m. (GR50/PR50 – cerca de 40% de similaridade). Também chama atenção a inserção do ramo constituído pelos sítios PR200/PR400 em meio às áreas dos 50 m.s.n.m. e todas as outras localidades da floresta ombrófila Montana ou Submontana, com as quais apresenta similaridade relativamente baixa (cerca de 30%).

A análise de agrupamento expressa, indiretamente, mudanças na β -diversidade das comunidades de pteridófitas ao longo do gradiente. A intensidade das mudanças

florísticas ao longo do gradiente de altitude pode ser ilustrada através da correlação entre os valores do coeficiente de Sørensen e a altitude dos sítios amostrais (Figura 22).

Figura 22. Aumento da similaridade florística em função do aumento da altitude. **A.** Para todas as espécies e sítios de amostragem, dentro de cada serra; **B.** Para todas as espécies e sítios de amostragem, independentemente da serra. Notar que existem apenas 27 pontos na figura A. Estes correspondem às similaridades entre todos os sítios, ordenados segundo o gradiente de altitude, excluindo-se os três valores iniciais (altitude “zero”) para cada serra.

Considerando-se todas as unidades amostrais, a similaridade florística variou com uma grande amplitude de valores, de 0,0 a 0,67. Nota-se que a similaridade florística é mais baixa, relativamente, nas porções menos elevadas e tende a aumentar conforme aumenta a elevação do terreno na região da Serra do Mar paranaense, indicando uma diminuição da β -diversidade ao longo do gradiente. Nas áreas de Restinga e de FODTB, o coeficiente de Sørensen obtido entre sítios de uma mesma serra é baixo, aumentando rapidamente até 600-800 m.s.n.m. e, após essa faixa de altitude, tende a manter certa estabilidade, apesar do valor pontual mais alto ser verificado para a altitude de 1.200 m.s.n.m. ($r^2 = 0,24$; $p < 0,05$) (Figura 22a).

O padrão geral de variação da similaridade se mantém, mesmo quando a similaridade é calculada entre todos os sítios, independentemente da serra em questão – valores que correspondem aos utilizados para o agrupamentos da figura 21b. No entanto,

verifica-se, neste caso, um aumento mais sutil do coeficiente de Sørensen em função da altitude, conforme indicado pelo coeficiente ajustado de determinação r^2 mais baixo ($r^2 = 0,16$; $p < 0,05$) (Figura 22b).

Se por um lado a relação entre a similaridade florística das comunidades de pteridófitas e a altitude da Serra do Mar é positiva, por outro, a relação entre similaridade e distância vertical entre as comunidades é negativa (Figura 23), conforme já sugerido pelos agrupamentos. Aparentemente, maiores valores de similaridade são verificados para áreas próximas entre si, quanto à distância altitudinal, ou seja, quanto à diferença em elevação entre os sítios, propondo que as espécies devem se distribuir de acordo com sua capacidade de dispersão.

Maiores afinidades florísticas são percebidas dentro do intervalo de distância altitudinal de 0 a 200 m (Figura 23a), decaindo gradualmente após esta distância em altitude – análise efetuada sobre um conjunto de dados com 435 pontos, resultantes do cálculo da similaridade entre todos os 30 sítios, com exceção das auto-similaridades.

Porém, quando são considerados os sítios dentro das respectivas serras (Graciosa Marumbi e Prata), as maiores similaridades florísticas restringem-se ao intervalo de cerca de 200 m de distância vertical, sendo menor tanto acima quanto abaixo dessa altitude aproximada (Figuras 23b-d). Isto poderia indicar a existência de uma alta heterogeneidade florística relativa dentro de cada serra estudada, em pequena escala. Assim, nem sempre áreas muito próximas entre si, ou praticamente às mesmas altitudes aproximadas, seriam aquelas que detêm as maiores similaridades dentro de uma mesma montanha.

Entretanto, no caso das três montanhas em separado, os sítios mais próximos em altitude (menores distâncias verticais) são justamente aqueles pertencentes a ambientes distintos, o que, certamente, reflete em uma baixa similaridade. As áreas mais próximas em altitude, para cada montanha, são os sítios de Restinga, de FODTB e de Floresta Submontana.

Figura 23. Variação da similaridade florística (coeficiente de Sørensen) em função da diferença altitudinal entre todos os sítios amostrais (A) e entre os sítios de cada serra (B-D). B. Graciosa; C. Marumbi; D. Prata.

O padrão mais revelador para cada montanha parece ser aquele que emerge a partir da distância vertical de aproximadamente 200 m, pois somente a partir do sopé das escarpas é que a floresta ombrófila pode passar a apresentar uma maior homogeneidade ambiental, especialmente pelo aporte edáfico em larga escala, oriundo do mesmo tipo de embasamento geológico – o maciço cristalino.

Na análise conjugada de todos os sítios, não se verifica uma baixa similaridade a distâncias verticais pequenas porque as comparações florísticas a estas distâncias são efetuadas para ambientes supostamente mais homogêneos entre si. Existe grande afinidade florística entre os sítios de Restinga, assim como existe grande afinidade entre os sítios de FODTB. No contexto geral, o decréscimo dos valores de Sørensen entre distâncias menores acaba não sendo notado.

Influência das características ambientais dos sítios na constituição da comunidade de pteridófitas

Assim como na análise de agrupamento, uma ordenação formulada com NMDS demonstrou que a assembléia de pteridófitas da Serra do Mar paranaense encontra-se fortemente influenciada pela variação da altitude no gradiente (Figura 24). Em geral, a estrutura das comunidades foi significativamente diferente ao longo do gradiente, conforme demonstrado pelo teste ANOSIM global ($R = 0,63$; $P < 0,001$). A análise, efetuada a partir de uma matriz de dados quantitativos (*abundância das espécies x sítios amostrais*) permitiu verificar que, em geral, áreas mais próximas altitudinalmente tendem a ser mais similares entre si quanto à composição de espécies e suas importâncias relativas.

Figura 24. Análise de ordenação não-métrica de escalas multidimensionais – NMDS, para a assembléia de pteridófitas da Serra do Mar paranaense. As pteridófitas foram inventariadas em 30 parcelas de 10m x60m, em três montanhas – Graciosa, Marumbi e Prata. O valor de *stress* associado (0,09) indica que o mapa de configuração espacial expressa fielmente as relações entre os sítios (Clarke & Warwick 1994).

É possível notar-se um “efeito de arco” muito demarcado no padrão do mapa de configuração espacial da ordenação. Segundo esse padrão, poder-se-ia imaginar que sítios dos dois extremos do gradiente de altitude (cotas altas e cotas baixas) deveriam apresentar comunidades de pteridófitas mais similares entre si do que a sítios intermediários. Contudo, a um nível de significância de 10% (segundo o ANOSIM), sítios

localizados nos extremos do gradiente não foram similares entre si (restingas; FODTB e 1200; 1400).

Áreas de Restinga segregaram-se de todas as demais (análise de pares: $R = 0,89$ a $1,00$), assim como as áreas de FODTB ($R = 0,44$ a $1,00$), que se mostraram heterogêneas quanto à comunidade de pteridófitas. O fato de as restingas não serem similares às FODTB contraria, de certo modo, os resultados obtidos com os agrupamentos (*clusters*). Isto pode ser facilmente entendido pela própria natureza do conjunto de dados das duas análises, um qualitativo e outro quantitativo, além do próprio algoritmo usado (Sørensen vs. Bray-Curtis) para a construção das matrizes de associação (i.e., similaridade). Assim, apesar de Restingas e FODTB, além dos próprios sítios de FODTB entre si, compartilharem muitas espécies em comum, estas espécies não necessariamente apresentam valores de abundâncias relativas semelhantes.

Seguindo o efeito de arco anteriormente mencionado, áreas intermediárias do gradiente (altitudes intermediárias) apresentaram comunidades similares entre si, mas diferentes das comunidades observadas em cotas extremas (altitudes muito baixas ou muito altas). Um dos sítios da cota de altitude 50 m.s.n.m. (GR50) foi mais similar aos sítios de baixada do que aos sítios das porções intermediárias ou elevadas do gradiente (Figura 24), mas isso pareceu ser uma exceção ao padrão geral.

As principais diferenças entre comunidades de cotas intermediárias e as demais cotas (análise de pares) foram observadas tanto em relação ao extremo inferior do gradiente quanto em relação ao extremo superior. No extremo inferior, as diferenças se pronunciaram entre as cotas 50/200/400/600, em contraste com as restingas ($R = 1,00$) e entre a cota 600 e a FODTB ($R = 0,93$). No outro extremo do gradiente, as diferenças foram evidentes entre as cotas 200 e 1.200/1.400 ($R = 1,00$), 400 e 1.200 ($R = 0,96$), 600 e 1.200/1.400 ($R = 0,93$), 50 e 1.200 ($R = 0,93$). A única diferença significativa verificada entre comunidades de localidades próprias da porção intermediária do gradiente ocorreu entre as cotas 200 e 800 ($R = 0,26$; $p < 0,10$).

Sítios acima dos 1.000 metros de altitude, por sua vez, refletiram basicamente o padrão verificado nas análises de *cluster*, formando um grupo coeso, bem definido ($p > 0,30$) e distinto das demais cotas, reforçando a idéia de que deva haver um padrão quanto ao tipo de vegetação predominante em diferentes bandas de altitude.

Possíveis mudanças bem demarcadas da assembléia de pteridófitas no gradiente da Serra do Mar paranaense parecem acompanhar, ainda que de maneira imperfeita, mudanças bem delimitadas da vegetação, como, por exemplo, as mudanças impelidas pelas diferentes tipologias de F.O.D. propostas por Veloso *et al.* (1991).

A este respeito, quando é assumido, *a priori*, que a encosta Atlântica da Serra do Mar paranaense apresenta diferentes formações vegetacionais em função do aumento da altitude (tendo-se como base a “classificação de Veloso”), pode-se notar, também, a existência de diferenças entre a estrutura das comunidades de pteridófitas destas formações (ANOSIM global: $R = 0,67$; $P < 0,001$). Neste contexto, as principais diferenças em nível de comunidade, para as pteridófitas, são verificadas entre a Restinga e a FOD Submontana ($R = 1,00$; $p < 0,005$) e entre a FOD Alto-Montana e todas as demais formações (vs. Restinga: $R = 0,98$, $p < 0,005$; vs. FODTB: $R = 0,85$, $p < 0,005$; vs. FOD submontana: $R = 0,81$, $p < 0,001$; e vs. FOD montana: $R = 0,51$; $p < 0,002$).

A figura 25 ilustra essas mudanças nas comunidades de pteridófitas ao longo do gradiente. Nesta figura é apresentada uma ordenação, a partir da banda de altitude mais elevada do gradiente (1.400-1.500 m.s.n.m), das 48 espécies de pteridófitas que somaram mais de 100 indivíduos no total das amostragens. Partindo-se do ranqueamento das espécies em ordem decrescente de abundância no extremo superior do gradiente, é possível notar um deslocamento das modas das abundâncias conforme se avança para as cotas mais baixas do gradiente.

Enquanto “gramitidáceas”, himenofiláceas e algumas driopteridáceas (i.e., *Elaphoglossum*) são verificadas preferencialmente nas cotas em que predomina a FOD Alto-Montana, blechnáceas, aspleniáceas e telipteridáceas são presenciadas nas cotas medianas ou baixas, em que predominam a FOD Montana ou Submontana, além das

Figura 25. Ordenação das 48 espécies dominantes na assembléia de pteridófitas (mais de 100 indivíduos no total) das três montanhas estudadas na Serra do Mar paranaense (Graciosa, Marumbi e Prata). À direita, na figura, um esquema da mudança das espécies ao longo do gradiente de altitude da Serra do Mar do Paraná. Para o nome das espécies, ver a tabela da Figura 29, página 116.

florestas da Planície Litorânea (Figura 25). Assim, as principais espécies que definem cada uma das comunidades ao longo do gradiente também são substituídas por outras na dimensão espacial-altitudinal das montanhas estudadas, em concordância com as “faixas altitudinais de vegetação” propostas por Veloso *et al.* (1991).

Também é possível que o NMDS formulado com a abundância das espécies nos 30 sítios amostrais expresse uma “segregação” entre áreas mais ricas e áreas menos ricas. Se imaginarmos um eixo horizontal, paralelo ao eixo 1 (X), que corte o eixo 2 (Y) ao meio, pode-se notar que os sítios acima desse novo eixo (referentes às porções intermediárias do gradiente de altitude) tendem a apresentar um maior número de espécies do que os sítios abaixo (extremos do gradiente). Isso pode mostrar que a riqueza de espécies deva ser um atributo muito importante na estruturação das comunidades de pteridófitas na área de estudo. Claro que existem outros atributos que contribuem igual ou mormente, como dominância e equabilidade, mas o padrão definido pelo mapa de configurações espaciais produzidos para toda a assembléia nitidamente reflete um padrão de riqueza.

O padrão regional verificado para toda a assembléia também foi encontrado para cada serra, quando estas foram analisadas individualmente quanto à estrutura da comunidade (Figura 26). Existe um forte efeito de arco nas análises, que ordenaram “grupos” de comunidades afins e este efeito pode ser mais bem evidenciado no diagrama “geral” das áreas, construído a partir do somatório dos valores de abundância de cada espécie nos três sítios, em cada banda altitudinal.

Sítios localizados a cotas elevadas (1.000/1.200/1.400) foram sempre mais semelhantes entre si do que a outros sítios, ao menos sob uma análise pictórica (perceba-se que não é possível efetuar uma análise por ANOSIM, devido à insuficiência de amostras). Sítios posicionados próximos ao meio dos gradientes também propenderam a se agrupar, mas a similaridade entre eles variou de acordo com a serra em questão. Áreas de baixada estiveram segregadas das demais e, na serra da Prata, os sítios estabelecidos na Restinga e na FODTB tenderam a ficar agrupados.

Figura 26 Análise de ordenação – NMDS – dos sítios de amostragem em cada serra estudada (Graciosa, Marumbi e Prata) e, no geral, em média (Geral), quanto à similaridade da estrutura das comunidades de pteridófitas. Todos os valores de *stress* indicam uma boa confiabilidade para os mapas gerados.

O padrão espacial gerado pelas análises de escalas multidimensionais para a comunidade de pteridófitas é apenas parcialmente corroborado pelas análises conduzidas com dados da estrutura florestal (variáveis físico-descritivas), que também foi diferente em função da variação da altitude (ANOSIM global: $R = 0,62$; $P < 0,001$) (Figura 27).

A figura 27a traz a ordenação pela similaridade de estrutura florestal entre os 30 sítios amostrais. As restingas são áreas que apresentaram estrutura física distinta de todas as outras cotas altitudinais, considerando-se um nível de significância de 10% (análise de pares: $R = 0,74$ a $1,00$; $p < 0,10$). Já as FODTB, localizadas às mesmas altitudes aproximadas que as restingas, exibiram grande heterogeneidade estrutural (assim como o verificado para a análise de comunidade) e foram distintas de todas as cotas localizadas a partir dos 1.000 m.s.n.m. ($R = 0,29$ a $0,82$; $p < 0,10$).

Figura 27. Análise de ordenação – NMDS – dos sítios amostrais segundo a estrutura florestal dos mesmos. A. Para todos os 30 sítios das três serras em conjunto; B-D. Para os 10 sítios de cada uma das serras (Graciosa, Marumbi e Prata); E. Para os valores médios das variáveis estruturais em cada banda altitudinal. Todos os valores de *stress* indicam boas confiabilidades para os mapas gerados.

Diferente do padrão observado para a estrutura da comunidade de pteridófitas, a estrutura florestal não mostrou similaridades consistentes entre áreas das porções intermediárias do gradiente. Somente no que se refere ao trecho intermediário do gradiente, cotas a 50 m.s.n.m. foram distintas das cotas a 200 ($R = 0,52$; $p < 0,10$) e a 800 m.s.n.m. ($R = 0,89$; $p < 0,10$); cotas a 200 m.s.n.m. mostraram-se distintas das cotas a 800 m.s.n.m. ($R = 0,48$; $p < 0,10$), assim como as cotas a 600 m.s.n.m que, apesar da proximidade altitudinal, também apresentaram florestas distintas das florestas a 800 m.s.n.m. ($R = 0,56$; $p < 0,10$).

Outro aspecto notável entre os NMDS feitos com dados da comunidade de pteridófitas e com dados de atributos físicos dos ambientes foram as diferenças detectadas, nesta segunda análise, entre cotas a 800 e a 1.000 m.s.n.m. ($R = 1,00$; $p < 0,10$), reforçando a idéia de que a estrutura da comunidade não segue, de maneira perfeita, a estrutura física do ambiente.

Apesar das cotas 800 e 1.000 m.s.n.m. compartilharem atributos físicos em comum (vide Figura 16), os sítios a 1.000 m.s.n.m. parecem exibir uma identidade estrutural marcante, uma vez que também diferiram das cotas 1.200 e 1.400 m.s.n.m. ($R = 1,00$; $p < 0,10$). Dessa forma, podem ser interpretados como trechos transicionais entre a FOD Montana e a Alto-Montana – como já sugerido pelos agrupamentos florísticos da figura 21.

Os sítios do extremo superior do gradiente constituíram um grupo homogêneo e consistente (com exceção da “cota 1.000”), sendo as áreas próximas altitudinalmente com as relações de similaridade mais estreitas de todo o dendrograma.

Análises NMDS feitas para a estrutura florestal dos sítios em cada serra (Figura 27 b-d), separadamente, sustentaram um mesmo posicionamento verificado na análise geral, com 30 sítios separada ou conjuntamente (Figura 27a, e). Restingas encontraram-se posicionadas relativamente mais próximas aos sítios de altitudes elevadas (1.000-1.500 m.s.n.m.) do que aos sítios intermediários, ou mesmo aqueles mais próximos das restingas em distância e em altitude (como os sítios da cota 50 ou 200 m.s.n.m.).

Isto sugere influência da altitude na determinação dos padrões de estrutura florestal das áreas, sendo que os sítios dos dois extremos do gradiente tendem a ser parecidos entre si, comportando grande densidade de árvores baixas e de pequeno calibre ($DAP < 10$ cm) como formadoras do dossel, muitas epífitas e lianas herbáceas, ausência de um quarto estrato vertical (emergentes) e maior concentração de copas (i.e., partes aéreas de árvores e arbustos) entre 2-10 m de altura do chão (vide Figura 16a).

Contudo, as características estruturais semelhantes entre os extremos do gradiente parecem ser oriundas de naturezas distintas. No caso dos sítios localizados no

extremo superior do gradiente, o pequeno porte das árvores é uma característica freqüentemente associada a adaptações frente às grandes amplitudes térmicas e às condições ambientais mais severas. No extremo inferior, por outro lado, a estrutura provavelmente se relaciona a restrições edáficas (solos arenosos e empobrecidos).

A composição química e física do solo (“componente edáfico”) também foi usada para ordenar os sítios amostrais. O NMDS revelou diferenças entre o componente edáfico dos sítios (ANOSIM global: $R = 0,40$; $P < 0,001$), sendo possível notar a formação de dois grandes “grupos” (Figura 28). As áreas de baixada apresentaram solos similares, de modo que, tanto a Restinga quanto a FODTB foram diferentes de todas as áreas de montanhas (para $p < 0,10$), mas não diferiram entre si (análise de pares: $R = 0,11$; $p > 0,20$). Por outro lado, a maioria dos sítios localizados nas montanhas em si inclinaram-se a apresentar solos semelhantes.

Entretanto, esse último “grupo” apresentou diferenças internas de similaridade, e bandas mais altas de altitude tenderam a ser diferentes das bandas intermediárias. Este foi o caso dos sítios estabelecidos a 1.400 m.s.n.m., que apresentaram características edáficas diferentes das dos sítios a 200 ($R = 0,44$), a 400 ($R = 0,41$) e a 600 m.s.n.m ($R = 0,89$), para um nível de significância de 10%. Os sítios a 200 m.s.n.m. também foram diferentes dos sítios a 1.200 m.s.n.m. ($R = 0,37$).

A forma geral do mapa de configuração da figura 28 mostrou-se parecida à encontrada nos dois casos anteriores (para a assembléia de pteridófitas e para a estrutura florestal). O efeito de arco foi presenciado, embora de forma tênue, devido, principalmente, às diferenças marcantes entre áreas de baixada e de montanhas.

Diferenças edáficas significativas também foram detectadas entre as formações vegetacionais (ANOSIM global: $R = 0,46$; $P < 0,001$). No entanto, isto se deu somente para as formações de baixada quando estas foram comparadas às vegetações localizadas nas montanhas. Os solos da Restinga foram diferentes dos solos da FOD Submontana e da FOD Alto-Montana (análise de pares: $R = 0,95$ e $0,99$, respectivamente; $p < 0,005$), mas não foram diferentes da FODTB e da FOD Montana; o mesmo foi constatado para os

solos da FODTB, que diferiram apenas da FOD Submontana e da Alto-Montana ($R = 1,00$; $p < 0,005$, em ambos os casos).

Figura 28. Análise de ordenação – NMDS – dos sítios amostrais do presente estudo, segundo as características físico-químicas do solo (textura a variáveis químicas). A. Para 30 sítios amostrais, de todas as serras; B-D. Para 10 sítios, em cada uma das serras; E. Para os valores médios das variáveis edáficas em cada banda altitudinal. Todos os valores de *stress* indicam fiéis representações de similaridade entre os sítios.

Nenhuma das tipologias vegetais presentes nas áreas das montanhas diferiram entre si, o que pode atestar o caráter relativamente homogêneo dos solos existentes nas montanhas, em geral.

O padrão dos mapas de configuração da análise em escala local, entre as serras individualmente, foi o mesmo para a Graciosa e para o Marumbi, mas diferente para a Prata (Figura 28b-d). Enquanto nas duas primeiras serras pôde-se notar a distinção clara

entre áreas de baixada e de montanha, na Prata, esta distinção ficou um pouco menos evidente. Nessa serra, os sítios da área de montanha mostraram-se menos similares (ou mais dispersos pelo diagrama) do que na Graciosa ou no Marumbi.

Já o padrão espacial evidenciado pelo NMDS produzido a partir dos valores médios das variáveis edáficas por banda de altitude exprime as características notadas tanto na Prata, quanto na Graciosa e no Marumbi (Figura 28e). As restingas não foram similares às FODTB; por outro lado, bandas de altitude das áreas montanhosas mostraram-se similares quanto às características do solo, refletindo o padrão geral da análise com todos os 30 sítios em separado.

Uma vez que foi possível estabelecer os padrões de variação 1) da estrutura da assembléia de pteridófitas, 2) da estrutura física da floresta e 3) dos solos, em função da altitude, através de similaridades entre as unidades amostrais, foi verificado também como as variáveis ambientais contribuem para a assembléia como um todo.

Para tanto, recorreu-se a uma análise de correspondência canônica – CCA, construída com a matriz de abundância das *espécies x bandas de altitude* e uma matriz formulada com 34 variáveis ambientais da *estrutura florestal* e dos *solos*. Além dessas, incluiu-se também a altitude real de cada sítio amostral no modelo geral de análise. A CCA é uma análise direta de gradientes que permite verificar quais são as variáveis ambientais e qual sua importância relativa na determinação da estrutura das comunidades das unidades amostrais incluídas no modelo.

Segundo a CCA, as variáveis altitude, altura máxima das árvores, porcentagem de areia fina, pH e concentração de Ca^{2+} do solo foram, em ordem decrescente, os principais fatores determinantes da estrutura da assembléia de pteridófitas na Serra do Mar paranaense.

Os dois primeiros eixos da análise foram capazes de explicar 57,6% da relação entre as características ambientais e a estrutura da assembléia de pteridófitas. Dois gradientes entre os sítios podem ser observados, um para cada eixo da análise.

Os sítios estiveram distribuídos ao longo de três conjuntos principais de vetores (ou três tendências principais), sendo o primeiro relacionado à altitude, o segundo relacionado à porcentagem de areia fina e o terceiro tanto à altura máxima das árvores quanto ao pH do solo. A concentração de Ca^{2+} , apesar de ter sido elencada como um fator importante segundo o método de escolha das variáveis (*forward stepwise procedure*), acabou não se relacionando a nenhum sítio ou grupo de sítios exclusivos, de maneira contundente.

Sítios de restinga, e parcialmente de FODTB, mostraram-se associados aos solos ricos em areia fina (Figura 29a); sítios intermediários do gradiente de altitude foram aqueles detentores das florestas com as árvores mais altas e com solos mais básicos (valores mais altos de pH); a elevada altitude relativa dos sítios acima de 1.000 m.s.n.m. parece ser determinante das comunidades ali estabelecidas, possivelmente por expressar as semelhanças estruturais, climáticas, históricas e evolutivas desses trechos do gradiente, ou mesmo uma complexa relação entre todos esses fatores.

As espécies ostentaram diferentes padrões de afinidades aos sítios, seguindo os gradientes verificados para os próprios sítios (Figura 29b). Através de uma análise concomitante das figuras 29a e 29b, é possível estabelecer as associações entre as comunidades de pteridófitas e os sítios amostrais.

Segundo a CCA, espécies como *Actinostachys pennula*, *Blechnum serrulatum*, *Cyathea atrovirens*, *Elaphoglossum nigrescens*, *Rumohra adiantiformis*, *Schizaea elegans*, entre outras, associaram-se a solos arenosos provenientes de sedimentos marinhos, predominantes na planície litorânea (vide figura 11). Já *Alsophila setosa*, *Asplenium kunzeanum*, *Campyloneurum minus*, *Selaginella flexuosa*, *Trichomanes diaphanum* (155), *Vittaria graminifolia*, e outras 20-25 espécies, associaram-se a locais onde o pH do solo tende a ser pouco ácido (entre 4,0 e 4,2). Espécies associadas a locais em que as árvores mais altas ultrapassam os 20 m, por sua vez, foram *Asplenium triquetrum*, *Ctenitis pedicellata*, *Didymochlaena truncatula*, *Cyathea corcovadensis*,

Saccoloma inaequale, *Selaginella muscosa*, *Stigmatopteris heterocarpa*, *Thelypteris paranaensis*, etc.

Entretanto, é mais realista aceitar que as comunidade presentes nos sítios associados tanto ao pH alto quanto à presença de árvores de grande porte devam ser vistas em conjunto, ou seja, via de regra, comunidades estabelecidas em locais cujas florestas são bem estruturadas e detentoras de indivíduos arbóreos de grande porte também tendem a apresentar os solos menos ácidos da encosta.

Nas cotas mais elevadas do gradiente de altitude, a estrutura da comunidade é provavelmente determinada por atributos vigentes a estas altitudes, como, por exemplo, os solos mais ácidos e a suposta maior amplitude de variação climática (e microclimática) do que é verificado nas porções menos elevadas da Serra do Mar.

Entre as espécies formadoras da assembléia de “pteridófitas de altitude”, estão *Blechnum cordatum*, *Cheilanthes regularis*, *Elaphoglossum paulistanum*, *Elaphoglossum squamipes*, *Grammitis fluminensis*, *Lindsaea botrychioides*, *Hymenophyllum magellanicum*, *Huperzia heterocarpon*, *Trichomanes pilosum* e outras mais (Figura 29).

Figura 29 - Legenda. Referências dos nomes das espécies apresentadas na ordenação – CCA.

1	<i>Actinostachys pennula</i>	56	<i>Elaphoglossum crassinerve</i>	112	<i>Nephrolepis rivularis</i>
2	<i>Adiantum abscissum</i>	57	<i>Elaphoglossum didymoglossoides</i>	113	<i>Olfersia cervina</i>
3	<i>Alsophila setosa</i>	58	<i>Elaphoglossum iguapense</i>	114	<i>Osmunda regalis</i>
4	<i>Alsophila sternbergii</i>	59	<i>Elaphoglossum lingua</i>	115	<i>Pecuma paradiseae</i>
5	<i>Anemia phyllitidis</i>	60	<i>Elaphoglossum macrophyllum</i>	116	<i>Pecuma recurvata</i>
6	<i>Anetium citrifolium</i>	61	<i>Elaphoglossum nigrescens</i>	117	<i>Pecuma truncorum</i>
7	<i>Arachniodes denticulata</i>	62	<i>Elaphoglossum ornatum</i>	118	<i>Pleopeltis astrolepis</i>
8	<i>Asplenium auriculatum</i>	63	<i>Elaphoglossum paulistanum</i>	119	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i>
9	<i>Asplenium feei</i>	64	<i>Elaphoglossum sp.</i>	120	<i>Polybotrya cylindrica</i>
10	<i>Asplenium harpeodes</i>	65	<i>Elaphoglossum squamipes</i>	121	<i>Serpocaulon catharinae</i> (=P.catharinae)
11	<i>Asplenium incurvatum</i>	66	<i>Grammitis fluminensis</i>	122	<i>Polypodium chnoophorum</i>
12	<i>Asplenium kunzeanum</i>	67	<i>Hecistopteris pumila</i>	123	<i>Serpocaulon fraxinifolium</i> (=P.fraxinifolium)
13	<i>Asplenium lacinulatum</i>	68	<i>Huperzia acerosa</i>	124	<i>Polypodium hirsutissimum</i>
14	<i>Asplenium martianum</i>	69	<i>Huperzia biformis</i>	125	<i>Serpocaulon latipes</i> (=P.latipes)
15	<i>Asplenium mucronatum</i>	70	<i>Huperzia hexasticha</i>	126	<i>Polypodium pleopeltidis</i>
16	<i>Asplenium muellerianum</i>	71	<i>Huperzia heterocarpon</i>	127	<i>Polytaenium cajenense</i>
17	<i>Asplenium oligophyllum</i>	72	<i>Huperzia mandiocana</i>	128	<i>Polytaenium lineatum</i>
18	<i>Asplenium pseudonitidum</i>	73	<i>Huperzia mollicoma</i>	129	<i>Pteridium arachnoideum</i>
19	<i>Asplenium pteropus</i>	74	<i>Hymenophyllum asplenoides</i>	130	<i>Pteris angustata</i>
20	<i>Asplenium scandicinum</i>	75	<i>Hymenophyllum caudiculatum</i>	131	<i>Pteris decurrens</i>
21	<i>Asplenium serra</i>	76	<i>Hymenophyllum elegans</i>	132	<i>Pteris deflexa</i>
22	<i>Asplenium serratum</i>	77	<i>Hymenophyllum fragile</i>	133	<i>Pteris splendens</i>
23	<i>Asplenium triquetrum</i>	78	<i>Hymenophyllum fucoides</i>	134	<i>Radiovittaria stipitata</i>
24	<i>Asplenium uniseriale</i>	79	<i>Hymenophyllum hirsutum</i>	135	<i>Rumohra adiantiformis</i>
24	<i>Asplenium uniseriale</i>	80	<i>Hymenophyllum magellanicum</i>	136	<i>Saccoloma inaequale</i>
25	<i>Blechnum binervatum</i>	81	<i>Hymenophyllum microcarpon</i>	137	<i>Salpichlaena volubilis</i>
26	<i>Blechnum brasiliense</i>	82	<i>Hymenophyllum polyanthos</i>	138	<i>Schizaea elegans</i>
27	<i>Blechnum cordatum</i>	83	<i>Hymenophyllum pulchellum</i>	139	<i>Selaginella flexuosa</i>
28	<i>Blechnum sampaioanum</i>	84	<i>Hymenophyllum vestitum</i>	140	<i>Selaginella macrostachya</i>
29	<i>Blechnum schomburgkii</i>	85	<i>Lastreopsis amplissima</i>	141	<i>Selaginella muscosa</i>
30	<i>Blechnum serrulatum</i>	86	<i>Lellingeria apiculata</i>	142	<i>Selaginella sulcata</i>
31	<i>Campyloneurum acrocarpon</i>	87	<i>Lellingeria brevistipes</i>	143	<i>Stigmatopteris brevinervis</i>
32	<i>Campyloneurum minus</i>	88	<i>Lellingeria depressa</i>	144	<i>Stigmatopteris caudata</i>
33	<i>Campyloneurum nitidum</i>	89	<i>Lellingeria organensis</i>	145	<i>Stigmatopteris heterocarpa</i>
34	<i>Campyloneurum rigidum</i>	90	<i>Lellingeria schenckii</i>	146	<i>Tectaria incisa</i>
35	<i>Ceradenia albidula</i>	91	<i>Lindsaea bifida</i>	147	<i>Terpsichore reclinata</i>
36	<i>Cheilanthes regularis</i>	92	<i>Lindsaea botrychioides</i>	148	<i>Thelypteris decussata</i>
37	<i>Cochlidium punctatum</i>	93	<i>Lindsaea divaricata</i>	149	<i>Thelypteris lugubris</i>
38	<i>Cochlidium serrulatum</i>	94	<i>Lindsaea arcuata</i>	150	<i>Thelypteris maxoniana</i>
39	<i>Ctenitis pedicelata</i>	95	<i>Lindsaea lancea</i> var. <i>lancea</i>	151	<i>Thelypteris paranaensis</i>
40	<i>Cyathea atrovirens</i>	96	<i>Lindsaea ovoidea</i>	152	<i>Thelypteris tamandarei</i>
41	<i>Cyathea corcovadensis</i>	97	<i>Lindsaea quadrangularis</i>	153	<i>Polyphlebium angustatum</i> (=T.angustatum)
42	<i>Cyathea delgadii</i>	98	<i>Lomagramma guianensis</i>	154	<i>Trichomanes cristatum</i>
43	<i>Cyathea leucofolis</i>	99	<i>Lomariopsis marginata</i>	155	<i>Polyphlebium diaphanum</i> (=T. diaphanum)
44	<i>Cyathea phalerata</i>	100	<i>Lycopodiella cernua</i>	156	<i>Polyphlebium hymenophylloide</i> (T.hymenophylloides)
45	<i>Danaea geniculata</i>	101	<i>Lygodium volubile</i>	157	<i>Didymoglossum krausii</i> (=T.krausii)
46	<i>Danaea moritziana</i>	102	<i>Marattia laevis</i>	158	<i>Trichomanes pilosum</i>
47	<i>Dennstaedtia dissecta</i>	103	<i>Megalastrum abundans</i>	159	<i>Trichomanes polypodioides</i>
48	<i>Didymochlaena truncatula</i>	104	<i>Megalastrum connexum</i>	160	<i>Polyphlebium pyxidiferum</i> (=T.pyxidiferum)
49	<i>Diplazium ambiguum</i>	105	<i>Megalastrum umbrinum</i>	161	<i>Vandenboschia radicans</i> (=T.radicans)
50	<i>Diplazium cristatum</i>	106	<i>Microgramma percussa</i>	162	<i>Didymoglossum reptans</i> (=T.reptans)
51	<i>Diplazium leptocarpon</i>	107	<i>Microgramma squamulosa</i>	163	<i>Abrodictyum rigidum</i> (=T.rigidum)
52	<i>Diplazium plantaginifolium</i>	108	<i>Microgramma tecta</i>	164	<i>Vittaria graminifolia</i>
53	<i>Doryopteris acutiloba</i>	109	<i>Microgramma vacciniifolia</i>	165	<i>Vittaria lineata</i>
54	<i>Elaphoglossum brachyneuron</i>	110	<i>Micropolypodium achilleifolium</i>	166	<i>Vittaria scabrida</i>
55	<i>Elaphoglossum chrysoplepis</i>	111	<i>Micropolypodium gradatum</i>

Figura 29. Análise de correspondência canônica, mostrando a relação entre variáveis ambientais (estrutura florestal, solos e altitude) e os 30 sítios amostrais do presente estudo (A) e a distribuição espacial de 166 espécies de pteridófitas ao longo de dois eixos (B). São mostrados apenas os vetores das cinco variáveis que melhor explicaram o padrão de distribuição dos sítios. Os dois primeiros eixos explicam 57,6% da relação entre variáveis e sítios. Para as os nomes das espécies apresentadas na figura B, checar a tabela na página ao lado (pág. 116).

Abundância, Riqueza e Diversidade das comunidades de pteridófitas

A curva cumulativa de espécies, produzida para todas as bandas de altitude em conjunto, incluindo-se todas as serras estudadas (abordagem regional), mostrou-se em franca ascensão e não atingiu um patamar que indicasse sua estabilização com o número de parcelas amostradas (Figura 30).

De certa forma, a “não-saturação” de espécies em função do aumento em área é um resultado esperado para localidades com floras muito ricas, como as florestas tropicais e deve ser encarada como um atributo natural à biota como um todo.

Figura 30. Curva cumulativa de espécies, para todos os sítios amostrais, considerando-se as 166 espécies inventariadas nas 30 parcelas referentes às nove bandas de altitude estudadas (0-10, 200-, 400-, 600-, 800-, 1.000-, 1.200-, 1.400- e 1.400-1.500 m.s.n.m.).

Apesar disso, é desejável minimizar-se uma eventual subestimativa amostral do número de espécies. Para tanto, calculou-se a riqueza de espécies através de diferentes métodos de estimação, como rarefação pelo número de indivíduos, interpolação e extrapolação; os resultados foram comparados entre si e com o número observado de espécies.

As bandas de altitude exibiram valores distintos de riqueza (S) ao longo do gradiente, independentemente do estimador usado (Tabela 8). Em todos os casos, nota-se que cotas intermediárias de altitude tendem a possuir os maiores valores de S , enquanto os valores das extremidades do gradiente tendem a ser os menores. Assim, S acaba se distribuindo ao longo do gradiente de altitude regional sob a forma de uma “curva de sino”, em que valores baixos estão localizados nas extremidades do gradiente e valores altos, nas porções próximas ao meio.

Tabela 8. Riqueza de espécies para dez bandas de altitude (considerando-se os dois ambientes da Planície Litorânea, Restinga e FODTB) ao longo de três montanhas estudadas da Serra do Mar paranaense – Graciosa, Marumbi e Prata. Os números apresentados correspondem aos valores combinados para cada altitude entre as três montanhas. A riqueza interpolada é a riqueza em cada banda, sob a premissa de uma amplitude de distribuição contínua de cada espécie. A estimativa por rarefação representa o número de espécies esperado para 1.131 registros de indivíduos em cada banda.

Banda (m)	COTA (m)	Riqueza observada	Riqueza de espécies			
			Riqueza interpolada	Estimativa por rarefação	ACE	% amostrada
0-10 (Rest)	0	19	19	17	20	95
0-10 (FODTB)	0	42	45	41	43	98
10-200	50	56	64	56	59	95
200-400	200	55	68	53	61	90
400-600	400	51	68	50	54	94
600-800	600	50	68	48	53	94
800-1000	800	67	76	57	76	88
1000-1200	1.000	59	65	56	62	95
1200-1400	1.200	43	51	39	44	98
1400-1500	1.400	46	46	39	51	90
Total		166	166	114	172	96,5

A variação da riqueza S (observada e interpolada) foi analisada através de regressão livre (não-linear), uma vez que se verificou que as relações não eram lineares, mas sim, quadráticas (Tabela 9), conforme evidenciado pelos valores do coeficiente de determinação (R^2). Valores de R^2 mais altos foram obtidos nas relações quadráticas e não nas lineares, tanto para a riqueza observada quanto para a interpolada. Isto significa que, para cada valor do eixo Y , devam existir dois valores possíveis correspondentes em

X, sugerindo que uma parábola seja o melhor descritor da variação de riqueza ao longo do gradiente.

Tabela 9. Relações lineares e não-lineares entre a riqueza *S* e o gradiente de altitude para as três serras em conjunto. Valores significativos são assinalados em negrito.

	S observada			S interpolada		
	Equação	r^2	p	Equação	r^2	p
Relação linear	$y=0,007x+44,6$	0,08	>0,41	$y = 0,006x+53,3$	0,04	>0,60
Relação quadrática	$y=-0,00004x^2+0,06x+38,2$	0,40	>0,16	$y=-0,00006x^2+0,09x+42,2$	0,60	<0,05

O valor absoluto da riqueza observada foi menor tanto a altitudes baixas quanto a altitudes altas (Tabela 8), sendo 19 a 42 o número de espécies registrado na banda de altitude 0-10 m (dependendo do tipo de ambiente) e 46 o número de espécies na banda de altitude 1.400-1.500 m. O maior valor, 67, foi obtido para a banda 800-1.000 m. Entretanto, não se detectaram diferenças significativas entre os valores de *S* observada ($r^2 = 0,403$; $p=0,164$) ao longo do gradiente.

A riqueza *S* interpolada mostrou, por sua vez, um padrão ainda mais pronunciado, em que os menores valores encontram-se nas extremidades do gradiente e, os maiores, nas porções intermediárias (Tabela 8). A riqueza foi maior junto à cota 800 (banda 800-1.000 m), decaindo em cotas acima e abaixo dessa elevação ($r^2 = 0,597$; $p=0,042$).

Segundo Grytnes & Vetaas (2002), este padrão acentuado não é surpreendente, pois consideram que ambos os extremos do gradiente propendem a sofrer certa desvantagem amostral, já que sempre apresentarão valores de riqueza interpolada idênticos aos de riqueza observada (que, por sua vez, longe dos extremos, tende a deter valores menores do que os da riqueza interpolada). Em geral, os valores de S_{obs} nas cotas de altitude tendem a ser menores do que os valores de S_{int} porque, como já referido anteriormente, a riqueza interpolada considera a ocorrência de uma determinada espécie ao longo de toda sua área de amplitude no gradiente (Figura 31), incluindo aquelas espécies não registradas no local exato de amostragem.

166 SSP

Figura 31. Amplitude de distribuição altitudinal da assembléia de pteridófitas (166 espécies) registrada nas três montanhas estudada da Serra do Mar paranaense – Graciosa, Marumbi e Prata. As espécies foram ranqueadas segundo o tamanho das amplitudes, das maiores para as menores, assumindo-se que as distribuições são contínuas, tendo sido utilizadas para determinar os valores de riqueza interpolada no gradiente como um todo.

Quanto à rarefação, as comparações efetuadas para 1.131 ocorrências (ou o menor número comparável de indivíduos), indicam uma maior riqueza para a banda de 800-1.000 m (57 spp.), seguida pelas bandas 1.000-1.200 m e 10-200 m (ambas com 56 spp.). Por outro lado, as menores riquezas foram obtidas para a banda mais baixa (17 a 41, para 0-10 m) e para a mais alta do gradiente (39, para 1.400-1.500 m) (Tabela 8; Figura 32).

Figura 32. Curvas de rarefação para todas as espécies inventariadas nos 30 sítios amostrais (10 em cada montanha – Graciosa, Marumbi e Prata), apresentadas por cota de altitude. A comparação de riqueza deve ser realizada para 1.131 ocorrências, realçada pela linha vertical preta.

De fato, o efeito de arco verificado para a S observada e para a interpolada, em escala regional, também foi constatado pelas curvas de rarefação (Tabela 8). Entretanto, não se pode precisar se as diferenças são sustentadas estatisticamente, sem que sejam considerados os intervalos de confiança de 95% de cada curva (Colwell *et al.* 2004b). Como não foi possível calcular tais intervalos, devido a limitações computacionais, pôde-se precisar, apenas, que parece haver quatro grandes grupos de riqueza em função da altitude e do tipo de ambiente de cada cota: 1). Restingas (banda 0-10 m), com a menor riqueza de espécies (17); 2). FODTB/1.200/1.400, com valores modestos de S (39-41);

3). 200/400/600, com valores intermediários (48-53) e, 4). 50/800/1.000, com as maiores riquezas (56-57 espécies) (Figura 32).

Por fim, a riqueza calculada pelo estimador ACE (Chazdon *et al.* 1998) foi similar às outras riquezas, para todas as cotas, considerando-se a análise conjunta das três serras ou montanhas. Novamente, o maior valor foi obtido para as cotas intermediárias de altitude e o menor, para as cotas dos dois extremos do gradiente (Tabela 8). Além disso, S extrapolada foi, obrigatoriamente, um pouco maior do que a riqueza observada, independentemente da altitude. Por exemplo, enquanto a riqueza observada nas restingas foi de 19 espécies, a extrapolada foi de 20. O mesmo é válido para a cota intermediária de 800 m.s.n.m., em que 67 espécies foram observadas, enquanto o ACE previu um total de 76.

A cota altitudinal que teve o menor valor proporcional de espécies amostradas foi justamente a mais rica, 800 m.s.n.m. Mesmo a esta altitude, pelo menos 88% das espécies existentes foram inventariadas (Tabela 8), o que pode ser considerado uma proporção relativamente alta, segundo Palmer (1990).

Assim como o verificado em escala regional, o padrão de distribuição unimodal da riqueza de espécies foi evidenciado também para as três serras em separado (Figura 33), mas com pronunciadas diferenças entre as mesmas. A Graciosa foi aquela que apresentou o padrão unimodal local mais acentuado ($r^2 = 0,806$; $p=0,003$). Os sítios localizados a elevações mais baixas na Graciosa detêm riquezas (interpoladas) de 15-26 e os sítios das elevações mais altas, de 14-29, enquanto nas cotas intermediárias, de 200 a 800 (bandas 200-1.000 m), a riqueza é de 44-49 espécies. No Marumbi, a riqueza variou de forma unimodal, segundo um padrão um pouco menos acentuado que na Graciosa ($r^2 = 0,632$; $p=0,030$). Nesta serra, o baixo valor de riqueza verificado para altitudes inferiores aumenta rapidamente já na cota 50 (intervalo 10-200 m), passando a aumentar gradualmente até atingir um pico na cota 800 (49 espécies) e, após esta altitude aproximada, decai para 32 espécies junto à cota 1.400. Na Serra da Prata, por sua vez, a diferença entre a riqueza de espécies ao longo do gradiente deve ser

considerada apenas marginalmente significativa ($r^2 = 0,535$; $p=0,068$), embora o padrão geral de distribuição unimodal tenha se sustentando graficamente (Figura 33).

Figura 33. Riqueza interpolada de espécies em função da altitude na Serra do Mar paranaense. Em todos os casos, existe associação entre S interpolada e observada: há uma tendência às porções intermediárias do gradiente de altitude apresentarem os valores mais altos de riqueza, ocasionando um padrão de variação de riqueza segundo curvas de sino, local (serras isoladas) e regionalmente ("Geral"). Diferenças marginalmente significativas são verificadas para a variação de S_{int} na Serra da Prata.

A relação entre S observada das serras e o gradiente de altitude não fora mostrada, nem mesmo testada ao longo do gradiente. Entretanto, verificou-se que as diferenças entre S_{obs} e S_{int} não devem ser tão pronunciadas a ponto de que os padrões de ambas as medidas de riqueza sejam divergentes. Pelo contrário, a riqueza interpolada apresenta relações positivas com a riqueza observada, para todas as três serras

(Graciosa: $r^2 = 0,892$; $p < 0,001$; Marumbi: $r^2 = 0,571$; $p < 0,01$; Prata: $r^2 = 0,567$; $p < 0,01$), de modo que é razoável aceitar-se que S_{obs} deva seguir um padrão geral de variação altitudinal semelhante ao verificado para S_{int} .

A variação da riqueza interpolada de todos os 30 sítios, separadamente, também foi verificada frente ao gradiente altitudinal (Figura 34). Ficou claro que a riqueza de espécies tende a ser maior em cotas intermediárias, não só quando as 30 parcelas são consideradas em conjunto, somadas, como na figura 33 ($r^2 = 0,597$; $p = 0,042$), mas também quando é assumida certa “independência” entre os sítios ($r^2 = 0,746$; $p < 0,0001$; Figura 34), evidenciando que, por maior que seja a variância em uma mesma cota de altitude, o padrão geral parabólico se mantém.

Na verdade, quando os sítios são tratados independentemente da montanha em que estão localizados, o padrão unimodal-parabólico de riqueza é ainda mais evidente do que o encontrado somente para as cotas de altitude, como mostrado na figura 34.

Contudo, apesar da riqueza interpolada descrever claramente uma parábola, com valores mais baixos em ambos os extremos do gradiente, evidenciou-se um platô, que vai desde a cota 200 m.s.n.m., aproximadamente, até as cotas 800-1.000 m.s.n.m. Tal platô também pôde ser notado na análise conjunta dos sítios, porém com pequenas diferenças de intensidade (valores de S) e amplitude.

De acordo com a figura 34, a cota 200 m.s.n.m foi detentora do maior valor absoluto de riqueza (devido ao sítio GR200), mas isso não se refletiu na análise conjunta, em que o maior valor de riqueza foi apresentado pela cota 800 m.s.n.m. Estas diferenças são percebidas devido ao próprio método da interpolação, pois, ao ser calculada a riqueza conjunta para as cotas intermediárias, por exemplo, espécies diferentes presentes nas três montanhas são incluídas, o que ocasiona o maior valor encontrado.

De todo modo, o padrão unimodal geral novamente se aplica à situação presente e, possivelmente, seria notado também para a riqueza observada nas parcelas, ainda que de maneira mais amena, conforme sugere a correlação existente entre os valores de S_{obs} e S_{int} ($r^2 = 0,423$; $p < 0,005$).

Figura 34. Riqueza interpolada de espécies em função do gradiente altitudinal na Serra do Mar paranaense, considerando-se todos os 30 sítios amostrais, separadamente.

A abundância de pteridófitas, por sua vez, não variou em função do gradiente de altitude, em nenhuma escala (Figura 35). Em todos os casos testados, a tendência linear prevaleceu, mas nenhuma relação com o gradiente foi significativa (Graciosa: $r^2 = 0,096$; $p > 0,35$; Marumbi: $r^2 = 0,031$; $p > 0,60$; Prata: $r^2 = 0,229$; $p > 0,15$; Geral: $r^2 = 0,355$; $p > 0,06$; Total – 30 sítios separadamente: $r^2 = 0,095$; $p > 0,09$).

Figura 35. Variação da abundância de pteridófitas em função do gradiente de altitude das três montanhas estudadas na Serra do Mar paranaense. A-C. Abordagem em escala local, correspondendo à Graciosa, ao Marumbi e à Prata, nas quais o número amostral foi $n=10$. D-E. Abordagem em escala regional, sendo que em D os sítios foram considerados em conjunto, para uma mesma banda altitudinal (altitudes médias entre as três montanhas; $n=10$); em E os sítios foram tratados separadamente ($n=30$).

Guildas de formas de vida

Foram identificados seis tipos de hábitos na comunidade de pteridófitas da Serra do Mar paranaense, que aqui, acabaram sendo tratados como diferentes guildas de “forma de vida” (no senso explicitado anteriormente; vide “Material e Métodos”): epífitas, hemiepífitas, ervas terrestres, ervas rupícolas, arborescentes e escandentes.

As epífitas foram as samambaias mais abundantes na Serra, correspondendo a 49,4% (10.195 indivíduos) do total inventariado nos 30 sítios amostrais. Ervas terrestres representaram 39,09% do total (8.066 indivíduos). Os outros 11,51% dos indivíduos foram compartilhados pelos outros tipos de hábitos (6,62% – 1.365 indivíduos rupícolas, 2,41% – 498 arborescentes, 2,38% – 492 hemiepífitas e menos que 0,1% – 17 escandentes).

Epífitas também constituíram a guilda mais bem representada em termos do número de espécies. Dentre as 166 espécies amostradas nas 30 parcelas, 101 foram epífitas, 98 ervas terrestres, 55 rupícolas, sete arborescentes, cinco hemiepífitas e apenas duas escandentes (Tabela 10).

Ademais, no que tange à altitude, as guildas não ocorreram com a mesma intensidade nas diferentes porções das serras estudadas. Epífitas e ervas terrícolas foram as únicas a ocorrer ao longo de todo o gradiente, em todas as 30 parcelas, nos três complexos montanhosos, ainda que com riqueza e abundância variáveis, dependendo da altitude (Tabela 10; Figura 36).

Na figura 36, em que são considerados os dados combinados dos três complexos montanhosos, nota-se uma tendência ao aumento da abundância total de epífitas e de rupícolas em cotas mais elevadas de altitude. De modo contrário, parece haver diminuição das pteridófitas arborescentes e herbáceas fixadas ao solo em função do aumento da altitude na encosta. No caso das escandentes, devido ao baixo número de indivíduos registrados, não se evidencia nenhuma tendência clara de distribuição das plantas na encosta. Por fim, as hemiepífitas parecem apresentar uma distribuição intermediária de densidade no gradiente como um todo (Figura 36).

Tabela 10. Riqueza de espécies guilda de forma de vida (i.e., tipo de hábito), em função do gradiente de altitude dos três complexos montanhosos estudados (Serras da Graciosa, Marumbi e Prata), considerados conjuntamente.

Altitude (m.s.n.m.)	Arborescentes		Epífitas		Ervas terrestres		Escandentes		Hemiepífitas		Rupícolas		Total	
	<i>S_{obs}</i>	<i>Ni</i>	<i>S_{obs}</i>	<i>Ni</i>	<i>S_{obs}</i>	<i>Ni</i>	<i>S_{obs}</i>	<i>Ni</i>	<i>S_{obs}</i>	<i>Ni</i>	<i>S_{obs}</i>	<i>Ni</i>	<i>S_{obs}</i>	<i>Ni</i>
0-10 (Rest)	1	43	9	354	11	1962	0	0	0	0	0	0	19	2359
0-10 (FODTB)	1	67	34	962	20	935	0	0	1	70	0	0	42	2034
10-200	6	46	31	354	20	620	1	5	4	35	14	80	56	1140
200-400	4	61	30	350	21	776	1	4	4	123	12	101	55	1415
400-600	5	78	26	474	21	658	1	6	5	131	6	26	51	1373
600-800	5	46	22	716	26	713	1	2	4	105	9	60	50	1642
800-1000	4	86	44	1552	31	1142	0	0	3	28	15	360	67	3168
1.000-1.200	2	40	40	964	22	784	0	0	0	0	18	271	59	2059
1.200-1.400	1	4	36	2221	14	262	0	0	0	0	9	78	43	2565
1.400-1.500	1	27	34	2248	16	214	0	0	0	0	20	389	46	2878
Total	7	498	101	10.195	98	8.066	2	17	5	492	55	1.365	166	20.633

Figura 36. Abundância de pteridófitas com diferentes tipos de hábito, em função da altitude da Serra do Mar paranaense, considerando-se o conjunto das três montanhas estudadas (Graciosa, Marumbi e Prata).

Regressões lineares simples confirmam estas tendências, em escala regional. Para tanto, foram desconsiderados os pontos “*out-liers*”, ou as parcelas que representassem discrepâncias extremas no conjunto de dados, podendo levar a conclusões errôneas (Zar 1999). Os *out-liers* foram excluídos após uma análise dos resíduos da regressão com todas as parcelas ($n = 30$), para cada forma de vida. Tal análise se baseou no valor de *sigma*, ou o desvio-padrão dos resíduos totais; todos os valores de resíduos padronizados que são, em módulo, duas vezes maiores que o limite de sigma ($\pm$), devem ser considerados *out-liers* (Zar 1999) (vide Apêndice V).

A abundância de pteridófitas florestais arborescentes e de ervas terrestres diminuiu com o aumento da altitude da encosta da Serra do Mar paranaense ($R^2_{arb} = 0,17$ e $R^2_{erv} = 0,22$; $p < 0,05$ – Figura 37). Já a abundância de epífitas mostrou, de fato, ser maior a altitudes mais elevadas, segundo indicado na regressão ($R^2_{epf} = 0,27$; $p < 0,005$), enquanto a de rupícolas não se mostrou significativamente diferente ($R^2_{rup} = 0,07$; $p = 0,18$) ao longo do gradiente (Figura 33).

As hemiepífitas também estiveram representadas por um menor número de indivíduos/espécies em cotas mais altas do que em cotas baixas ($R^2_{hmf} = 0,15$; $p < 0,05$). Estas plantas praticamente deixam de ocorrer a partir dos 1.000 m de altitude (ou tornam-se extremamente raras), diminuindo-se a chance de serem registradas nas parcelas. No presente trabalho, as hemiepífitas não ocorreram em metade das parcelas consideradas na análise. Dessas, dez localizam-se acima dos 800 m.s.n.m., o que acentuou a tendência decrescente, já verificada a partir dessa mesma cota.

Pteridófitas escandentes, por sua vez, tiveram sua abundância testada estatisticamente contra o gradiente de altitude, mas a análise não apresentou acurácia que permita realizar inferências confiáveis, uma vez que os dados não apresentaram normalidade e resultaram em resíduos muito dispersos – fatores não desejados em análises de regressão –, o que deve ter sido decorrente do pequeno número de indivíduos de samambaias escandentes registrado nas parcelas.

Figura 37. Regressão linear entre a abundância de diferentes tipos de hábitos verificados para a assembléia de pteridófitas e o gradiente altitudinal das áreas estudadas na Serra do Mar paranaense (Graciosa, Marumbi e Prata). O número amostral em cada hábito variou devido à exclusão das parcelas consideradas “out-liers”, segundo indicado por uma análise prévia sobre o desvio-padrão dos resíduos (valor *sigma*).

Sabe-se que espécies escandentes de pteridófitas tendem a ser pioneiras e fortes competidoras (Paciencia 2001). Em geral, destacam-se em locais florestais abertos, como bordas de fragmentos (Paciencia & Prado 2004), orlas de mata, margens de trilhas e estradas próximas a porções florestais (Morán & Riba 1995). As escandentes são, contudo, dificilmente encontradas em regiões totalmente desprovidas de vegetação florestal e mesmo em clareiras naturais do interior da floresta. Ou seja, são espécies associadas a ambientes antropizados, sob forte pressão de perturbação (Paciencia & Prado *op.cit.*). Isso explicaria, em parte, a baixa ocorrência de samambaias escandentes nas áreas de estudo do presente trabalho.

Em escala local, considerando-se as três serras separadamente, epífitas de sub-bosque, ervas terrestres e rupícolas apresentaram abundâncias diferentes ao longo de pelo menos um dos três gradientes de altitude (Tabela 11).

A abundância de epífitas foi positivamente correlacionada com o aumento da altitude na Serra da Graciosa ($r^2 = 0,45$; $r = 0,67$; $p < 0,05$) e na Serra da Prata ($r^2 = 0,46$; $r = 0,68$; $p < 0,05$), mas não no Maciço Marumbi ($r^2 = 0,02$; $p > 0,70$). Por outro lado, a abundância de ervas terrestres diminuiu com o aumento da altitude no Marumbi ($r^2 = 0,45$; $r = -0,67$; $p < 0,05$) e na Prata ($r^2 = 0,46$; $r = -0,68$; $p < 0,05$), mas não na Graciosa, na qual se verificou uma tendência à diminuição do número de plantas herbáceas fixadas ao solo, mas esta não foi significativa ($r^2 = 0,19$; $p > 0,20$). Por fim, samambaias rupícolas variaram em abundância somente no Marumbi, onde apresentaram correlação positiva com a altitude ($r^2 = 0,45$; $r = 0,67$; $p < 0,05$). Tais resultados, sintetizados na tabela 11, reforçam o fato de que deva existir um efeito da heterogeneidade regional sobre a comunidade pteridofítica, além do próprio efeito da altitude.

Em todas as análises efetuadas para a compreensão da variação das guildas ao longo do gradiente altitudinal, assumiu-se, *a priori*, que as espécies podiam apresentar mais do que um tipo de hábito. É, portanto, passível de se verificar como se dá a

especificidade de hábito nas comunidades de pteridófitas registradas nos três complexos montanhosos estudados da Serra do Mar paranaense.

Tabela 11. Regressão linear simples entre a abundância de diferentes tipos de hábito das pteridófitas e o gradiente de altitude das montanhas estudadas (Graciosa, Marumbi e Prata), em escala regional (todos os sítios amostrais) e em escala local (cada complexo montanhoso, em separado). Valores significativos estão assinalados em negrito.

Forma de Vida	Complexo	<i>a</i> *	<i>b</i> *	<i>r</i> ²	<i>r</i>	<i>d.f.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>n</i> **
Epífitas	Regional	108,73	0,28	0,27	0,52	1; 26	9,62	< 0,005	28
Ervas terrestres		286,37	-0,12	0,22	-0,47	1; 25	6,98	< 0,05	27
Rupícolas		14,78	0,03	0,07	0,26	1; 26	1,87	0,18	28
Arborescentes		20,35	-0,01	0,17	-0,427	1; 27	5,67	< 0,05	29
Hemiepífitas		25,13	-0,02	0,15	-0,39	1; 28	5,07	< 0,05	30
Escandentes		0,33	-0,0002	0,03	0,16	1; 26	0,67	0,42	30
Epífitas	Graciosa	136,93	0,60	0,45	0,67	1; 8	6,47	< 0,05	10
Ervas terrestres		399,68	0,23	0,19	-0,43	1; 8	1,85	0,21	10
Rupícolas		22,98	0,01	0,09	-0,30	1; 7	0,70	0,43	9
Arborescentes		22,37	0,60	0,45	-0,22	1; 8	2,90	0,13	9
Hemiepífitas		22,29	-0,01	0,17	-0,41	1; 8	1,60	0,24	10
Escandentes		----	----	----	----	----	----	----	----
Epífitas	Marumbi	228,51	0,05	0,02	0,13	1; 8	0,13	0,73	10
Ervas terrestres		276,55	-0,12	0,45	-0,67	1; 7	5,72	< 0,05	9
Rupícolas		-14,86	0,13	0,45	0,67	1; 8	6,42	< 0,05	10
Arborescentes		15,51	-0,004	0,05	-0,22	1; 8	0,40	0,543	10
Hemiepífitas		31,98	-0,02	0,28	-0,53	1; 8	3,10	0,116	10
Escandentes		----	----	----	----	----	----	----	----
Epífitas	Prata	20,42	0,25	0,46	0,68	1; 7	6,06	0,043	
Ervas terrestres		351,35	-0,16	0,46	-0,68	1; 7	6,04	0,044	9
Rupícolas		4,20	0,07	0,19	0,44	1; 8	1,88	0,208	10
Arborescentes		22,86	-0,01	0,20	-0,44	1; 8	1,95	0,200	10
Hemiepífitas		21,42	-0,01	0,08	0,28	1; 8	0,67	0,438	10
Escandentes		----	----	----	----	----	----	----	----

* *a* e *b* são, respectivamente, a elevação (ponto de origem em relação ao eixo X) e a inclinação da reta de regressão.

** *n* é o número de amostras usadas para a análise, após retirada dos “out-liers”.

Foi observado que 53% das espécies inventariadas (88 spp.) apresentaram um só tipo de hábito, pertencendo, portanto, a somente uma guilda. Dessas, 44 são epífitas, 34 são ervas terrestres, sete são arborescentes, duas rupícolas (*Elaphoglossum didymoglossoides* e *Grammitis fluminensis*) e apenas uma escandente (*Salpichlaena volubilis*) (Figura 38).

O hábito arborescente foi o único que ocorreu em caráter exclusivo entre as espécies, ou seja, nenhuma das sete espécies arborescentes (Cyatheaceae – vide Tabela 1) fora encontrada ocorrendo em outro tipo de hábito ou substrato diferente do solo da floresta. Este resultado é esperado, uma vez que, espécies arborescentes dificilmente conseguem atingir o estágio adulto sobre um substrato diferente do chão da floresta. Eventualmente, alguns indivíduos podem ser observados como epífitas, ou crescendo sobre rochas cobertas com pouco material edáfico, mas a longevidade dessas plantas tende a ser baixa.

Figura 38 Número de espécies por tipo de hábito. Cerca de metade da assembléia de pteridófitas amostrada na Serra do Mar paranaense apresenta somente um tipo de hábito (88 spp.); outras 78 spp. apresentam dois ou mais tipos de hábito. Ep = epífitas; Erv = ervas terrestres; Rup = rupícolas; Arb = arborescentes; Hmf = hemiepífitas; Esc = escandentes. O sinal + representa que diferentes indivíduos da espécie foram encontrados com um ou outro tipo de hábito.

Por outro lado, o hábito hemiepífito não foi representado com exclusividade por nenhuma espécie que o apresentou. Esse resultado pode ser entendido pelo fato de os

esporófitos das espécies hemiepífitas apresentarem dois tipos de modo de vida: um fixado ao solo e outro fixado ao forófito. Ademais, deve-se lembrar que nessa categoria estão incluídas espécies que nunca perdem o contato com o solo, aumentando-se a chance de fazerem parte da guilda definida pelas ervas terrestres.

Outras 55 espécies (33% do total) foram encontradas com dois tipos de hábitos e 13% (22 spp.) com três tipos de hábitos. Apenas *Blechnum binervatum* ssp. *acutum* fora encontrada com quatro tipos de hábito (epífita, hemiepífita, rupícola e terrestre), situação que foi verificada em mais de uma unidade amostral.

A maior sobreposição de hábitos aconteceu para epífitas/ervas terrestres, em 22 espécies (13,25% do total). Vinte espécies ocorreram como epífitas/ervas terrestres/rupícolas (12%). Outras sobreposições de hábitos com altas incidências foram a de espécies terrestres/rupícolas e epífitas/rupícolas, para 17 e 15 espécies, respectivamente (Figura 38).

Uma vez que diversas espécies pertencentes a guildas dominantes nas comunidades, como por exemplo epífitas de sub-bosque e ervas terrestres, mostraram-se com mais de um tipo de hábito, a sobreposição de diferentes hábitos em uma mesma espécie parece ser, portanto, um atributo importante dentro da assembléia regional de pteridófitas, a julgar pela sua grande incidência.

Ainda assim, as espécies epífitas mostraram uma fidelidade um pouco maior ao tipo de hábito do que as espécies de ervas terrestres. Enquanto 43,6% das espécies epífitas de sub-bosque só ocorreram com hábito epífito (44 spp, de um total de 101 epífitas), 34,7% das ervas fixadas ao solo foram observadas exclusivamente sob o hábito herbáceo terrestre (34 spp, de um total de 98).

A que se relacionam os padrões de riqueza/abundância encontrados?

Para verificar as correlações da riqueza e da abundância em um contexto multivariado, foram efetuadas análises de correlação linear entre a riqueza observada, interpolada e a abundância de pteridófitas da Serra do Mar paranaense com as variáveis abióticas obtidas nas 30 unidades amostrais do presente trabalho (estrutura florestal, componente edáfico e MDE).

Em escala regional, diferentes correlações foram verificadas, dependendo do modelo de condução da análise. Quando foram considerados todos os 30 sítios, independentes uns dos outros ("Geral 30"; Tabela 12), revelou-se a existência de correlações positivas entre as duas medidas de riqueza e todos os três fatores abióticos (o modelo nulo Mod2 – MDE, o primeiro eixo do NMDS para a Estrutura florestal – E1Estr, e o primeiro eixo para os solos – E1Solo). Estas correlações foram fortemente significativas (Tabela 12), com probabilidades muito baixas de se cometer erro do tipo I (p -valores muito baixos), apesar de os valores de p deverem ser interpretados mais em caráter comparativo do que em caráter absoluto, em associação aos coeficientes de correlação (r). A abundância, por sua vez, não se correlacionou a nenhuma das variáveis do modelo.

Já ao serem considerados os sítios amostrais em conjunto, com valores somados, a riqueza interpolada e a observada se relacionaram, positivamente, somente com a riqueza prevista pelo MDE ($r = 0,837$; $p < 0,005$ e $r = 0,688$; $p < 0,05$, respectivamente) (Tabela 12). Ainda em escala regional, para os sítios tratados conjuntamente (i.e., somados), a abundância apresentou uma correlação negativa e marginalmente significativa com a estrutura florestal ($r = -0,630$; $p = 0,051$).

A abundância, portanto, não se mostrou efetivamente correlacionada com nenhuma variável abiótica incluída nos dois modelos testados para a escala regional (considerando $\alpha = 0,05$), mas, em escala local, correlacionou-se positivamente ao Eixo1 da estrutura florestal na Serra da Prata ($r = 0,797$; $p < 0,01$) e negativamente ao Eixo1 dos

solos, também na Prata ($r = -0,671$; $p < 0,05$) (Tabela 12).

Tabela 12. Coeficientes de correlação (r) entre riqueza interpolada, riqueza observada e abundância de pteridófitas com variáveis abióticas obtidas em 30 parcelas de 10m x 60m, nas três montanhas estudadas da Serra do Mar paranaense (Graciosa, Marumbi e Prata). As variáveis abióticas consideradas foram estrutura florestal e solos (representados pelos primeiros eixos da ordenação NMDS) e a riqueza prevista segundo o modelo nulo Mod2 – MDE (riqueza média baseada em 999 aleatorizações). “Escala” se refere à abordagem local (em cada montanha separadamente) ou regional (conjuntamente – $n=10$ ou separadamente – $n=30$). Correlações consideradas marginalmente significativas estão assinaladas em negrito.

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,005$; **** $p < 0,001$.

Escala	Fator	S observada	S interpolada	Abundância
Graciosa	E1 Estr	0,561	0,624 ($p=0,054$)	-0,097
	E1 Solo	0,526	0,501	0,040
	MDE	0,720*	0,756**	0,364
Marumbi	E1 Estr	-0,501	-0,690*	-0,074
	E1 Solo	0,858***	0,843***	0,178
	MDE	0,495	0,870****	-0,298
Prata	E1 Estr	-0,036	-0,281	0,797**
	E1 Solo	-0,140	0,055	-0,671*
	MDE	0,392	0,701*	-0,271
Regional	E1 Estr	0,107	0,291	-0,630 ($p=,051$)
	E1 Solo	0,187	0,273	-0,509
	MDE	0,688*	0,837***	-0,167
Regional (Geral 30)	E1 Estr	0,542***	0,596***	-0,159
	E1 Solo	0,561***	0,689***	-0,026
	MDE	0,547***	0,867****	-0,041

Aliás, em escala local, as demais correlações diferiram consideravelmente das verificadas em escala regional, variando conforme a montanha em questão. A única correlação que fora constatada tanto em escala regional quanto local, em todas as serras estudadas, foi aquela obtida entre a riqueza interpolada e o MDE (Tabela 12). Esta correlação foi mais intensa no Marumbi ($r = 0,870$; $p < 0,001$), seguido pela Graciosa ($r = 0,756$; $p < 0,01$) e pela Prata ($r = 0,701$; $p < 0,05$).

Uma vez que todas as variáveis abióticas (inclusive o MDE, que a rigor, não é uma “variável” e sim um efeito resultante da ausência de variáveis) apresentaram pelo menos uma correlação significativa com os três parâmetros biológicos medidos na

assembléia de pteridófitas, foram, então, conduzidas regressões múltiplas, em que as variáveis abióticas foram consideradas como fatores potencialmente explicativos para a riqueza e a abundância de pteridófitas. Assim como a maioria dos testes de hipótese efetuados no presente trabalho, esta análise foi realizada para a escala regional (30 parcelas somadas e separadas) e para a escala local (10 parcelas em cada serra).

As regressões múltiplas visaram verificar qual é a variável independente “mais importante”, capaz de explicar os padrões de variação da riqueza e da abundância. A hipótese nula a ser testada é que não existe efeito isolado ou conjunto de nenhuma das variáveis (incluindo-se o MDE) sobre os parâmetros biológicos medidos. Os efeitos absolutos das variáveis abióticas sobre os parâmetros biológicos podem ser interpretados pelos valores padronizados dos coeficientes de regressão parcial (ou inclinação das retas, definidos como b) de cada variável independente. Quanto maior o coeficiente, em módulo, maior a intensidade do efeito da variável abiótica sobre a riqueza ou a abundância das espécies.

Na análise com a riqueza interpolada em escala regional, considerando-se os 30 sítios amostrais separadamente (“Geral 30”), as três variáveis independentes foram selecionadas e incluídas no modelo (MDE, E1Estr e E1Solo).

A riqueza interpolada esteve relacionada primeiramente ao aumento da riqueza média prevista pelo MDE (coef. inclinação padronizado $b = 0,640$; $p < 0,001$) e, secundária e moderadamente, ao aumento dos valores de E1Estr ($b = 0,232$; $p < 0,05$), mas não se relacionou aos valores do Eixo1 dos solos (E1Solo: $b = 0,154$; $p > 0,20$). Este modelo com as três variáveis foi capaz de explicar 79,9% da variação da riqueza interpolada de espécies de pteridófitas na Serra do Mar paranaense, nas três montanhas estudadas ($R^2 = 0,799$; $P < 0,001$; Tabela 13).

Também em escala regional, mas considerando-se os sítios de maneira conjunta, o MDE foi o primeiro fator selecionado para o modelo com a riqueza interpolada ($b = 0,837$; $p < 0,005$), após o qual nenhuma variável adicional foi qualificada a integrar a

análise como um segundo fator. Este modelo, que selecionou somente o MDE, explicou 70% da variação de S_{int} ($R^2 = 0,701$; $P < 0,005$).

Tabela 13. Regressões múltiplas entre a riqueza interpolada, riqueza observada e abundância com as variáveis abióticas independentes consideradas no presente estudo: estrutura florestal e componente edáfico, obtidos nas parcelas de 10m x 60m (primeiros eixos do NMDS), e riqueza média estimada pelo MDE, baseada em 999 aleatorizações produzidas pelo programa Range Model (Colwell 2000-2006). Os valores na tabela referem-se aos coeficientes das regressões parciais (b), com as probabilidades apresentadas entre parêntesis. Em cinza, as variáveis independentes que não entraram no modelo de regressão múltipla. n.s. = *não significativo*.

Riqueza	Escala	Variáveis abióticas			R^2	P
		E1Estr	E1Solo	MDE		
S_{obs}	Regional (Geral 30)	0,409 (<0,01)	0,437 (<0,01)	0,069 (n.s.)	0,467	<0,001
	Regional (Pool)	-0,288 (n.s.)	-0,052 (n.s.)	0,688 (<0,05)	0,473	<0,05
	Graciosa	0,583 (<0,05)	0,317 (n.s.)	0,449 (n.s.)	0,817	<0,01
	Marumbi	0,044 (n.s.)	0,858 (<0,005)	-0,016 (n.s.)	0,735	<0,005
	Prata	0,154 (n.s.)	-0,067 (n.s.)	0,392 (n.s.)	0,153	0,263
S_{int}	Regional (Geral 30)	0,232 (<0,05)	0,154 (n.s.)	0,640 (<0,001)	0,799	<<0,001
	Regional (Pool)	-0,142 (n.s.)	-0,010 (n.s.)	0,837 (<0,005)	0,701	<0,005
	Graciosa	0,624 (<0,005)	0,238 (n.s.)	0,537 (0,05)	0,914	<0,001
	Marumbi	-0,220 (n.s.)	0,380 (<0,05)	0,552 (<0,005)	0,954	<0,005
	Prata	0,013 (n.s.)	0,197 (n.s.)	0,701 (<0,05)	0,491	<0,05
N_i	Regional (Geral 30)	---	---	---	---	---
	Regional (Pool)	-630 ($p=0,051$)	0,199 (n.s.)	0,175 (n.s.)	0,397	0,051
	Graciosa	-0,127 (n.s.)	-0,431 (n.s.)	0,364 (n.s.)	0,132	0,301
	Marumbi	---	---	---	---	---
	Prata	0,796 (<0,01)	-0,249 (n.s.)	0,073 (n.s.)	0,634	<0,01

Já a análise conduzida com a riqueza observada, em escala regional, para os 30 sítios separadamente, selecionou apenas duas variáveis para o modelo a ser testado (E1Estr e E1Solo). A riqueza observada se mostrou relacionada primeiramente à E1Solo ($b = 0,437$; $p < 0,01$) e depois à E1Estr ($b = 0,409$; $p < 0,01$). Juntas, estas variáveis foram capazes de explicar 46,7% da variação de S_{obs} ($R^2 = 0,467$; $P < 0,001$; Tabela 13) e ambas devem ser consideradas como fatores potencialmente explicativos para a riqueza observada de espécies em escala regional. O MDE não foi selecionado para integrar o modelo de regressão com a S_{obs} , considerando-se os 30 sítios em separado. Por outro lado, foi o único fator selecionado pelo modelo, na análise que considerou os sítios em conjunto ($b = 0,688$; $p < 0,05$; $R^2 = 0,473$) (Tabela 13).

Na análise de regressão múltipla entre a abundância e as três variáveis abióticas, em escala regional, com os 30 sítios em separado, nenhuma variável fora qualificada a integrar o modelo de teste, denotando que a variação do número de indivíduos ao longo de todo gradiente de altitude não pode ser explicada por nenhum dos fatores considerados. Entretanto, quando os sítios foram tratados de maneira conjunta, a estrutura florestal pareceu ser um atributo ambiental promissor na explicação da variação da abundância (o único selecionado para integrar o modelo), que, por sua vez, tendeu a diminuir com o aumento de E1Estr, sob uma relação marginalmente significativa ($b = -0,630$; $p = 0,051$; $R^2 = 0,397$).

Assim como o verificado para as correlações lineares simples, as análises de regressão múltipla efetuadas em escala local evidenciaram resultados diferentes, de acordo com a montanha considerada.

Com respeito à riqueza interpolada, na Serra da Graciosa a mesma esteve relacionada, em ordem decrescente de importância, à estrutura ($b = 624$; $p < 0,005$) e ao MDE ($b = 0,537$; $p < 0,05$), mas não à variação de solo ($b = 0,238$; $p > 0,20$), num modelo que pôde explicar 91% da variação de S_{int} ($R^2 = 0,914$; $P < 0,001$). Já no Marumbi, sob um modelo que também selecionou todas as três variáveis e veio a explicar 95% da variação de S_{int} ($R^2 = 0,954$; $P < 0,05$), o MDE foi o principal fator explicativo ($b = 0,552$; $p < 0,005$),

seguido pelo Eixo1 dos solos ($b = 0,380$; $p < 0,05$), mas não pela estrutura florestal ($b = -0,220$; $p > 0,09$). Por fim, na Serra da Prata, o MDE foi o único fator capaz de descrever a variação da riqueza interpolada, dentre as três variáveis qualificadas para integrar o modelo de análise ($b = 0,701$; $p < 0,05$; $R^2 = 0,491$).

A riqueza observada, em escala local, mostrou ainda mais variação frente às relações com as variáveis abióticas entre as diferentes montanhas, do que fora notada para riqueza interpolada (Tabela 13). Na Graciosa, a estrutura florestal foi o fator mais importante e o único significativo dentre os três selecionados para integrar o modelo de regressão ($b = 0,583$; $p < 0,05$), que veio a explicar 82,7% da variação da riqueza observada nesta montanha ($R^2 = 0,817$; $P < 0,01$). No Marumbi, foram apenas os solos os responsáveis pela variação de S_{obs} , sendo a única variável selecionada pelo modelo ($b = 0,858$; $p < 0,005$; $R^2 = 0,735$). Já na Prata, apenas o MDE foi qualificado para integrar o modelo, mas a relações entre esta variável e riqueza observada, em um contexto de múltiplas variáveis, não foi significativa ($b = 0,392$; $p > 0,25$).

Atenta-se para o fato de que o MDE não tenha sido indicado como fator explicativo da riqueza observada em nenhum dos gradientes de altitude estudados separadamente (Graciosa, Marumbi e Prata), apesar de ter sido a principal fonte de explicação para o padrão de riqueza na análise conjunta dos três gradientes (Tabela 13).

Estes resultados diferiram radicalmente daquele obtido para a riqueza interpolada, pois a relação entre esta e o MDE talvez tenha sido a única relação verdadeiramente consistente para as duas escalas, independentemente da montanha estudada ou do método de inserção de dados (30 sítios separados ou conjuntamente analisados). Com exceção da Graciosa, o MDE foi sempre o primeiro fator selecionado pelo método *stepwise*, o que evidencia sua importância como uma explicação alternativa para o padrão de variação de riqueza ao longo do gradiente de altitude.

A abundância, que não se mostrara efetivamente relacionada a nenhuma das variáveis testadas em escala regional, apresentou relações positivas com E1Estr na Serra da Prata, sendo esta a única variável selecionada pelo modelo ($b = 0,796$; $p < 0,01$;

$R^2 = 0,634$). Na Graciosa, apenas o MDE foi selecionado pelo modelo de regressão, mas não foi constatada nenhuma influência dessa variável sobre a abundância de pteridófitas ($b = 0,364$; $p > 0,30$; $R^2 = 0,132$); no Marumbi, por fim, o modelo de regressão não foi capaz de selecionar nenhuma variável para a condução da análise (Tabela 13).

Diversidade e Composição

Este estudo registrou a presença de 166 espécies de samambaias e licófitas na Serra do Mar do Paraná em uma área aproximada de 18.000 m², ao longo de um gradiente de 1.500 m de altitude e cerca de 10 km de extensão em linha reta. A riqueza observada de espécies variou consideravelmente entre os sítios (6 em “IlhaRest” a 43 em “GR200”) e entre bandas de altitude (19 na Restinga – 0 m.s.n.m. a 67 na banda 800-1.000 m.s.n.m.), representando uma média de aproximadamente 25 espécies por unidade amostral, ou ainda, 92 spp/ha. O mesmo aconteceu para a abundância, que variou de 115 a 2.207 por sítio ($\bar{x} = 687,77$) ou 1.140 a 3.168 por cota de altitude ($\bar{x} = 2.063,3$), conferindo uma densidade de 11.450 ind/ha.

Apesar de o número de espécies encontrado ao longo dos três gradientes – Graciosa, Marumbi e Prata – provavelmente ser ainda maior do que o registrado de fato (uma vez que a curva cumulativa de espécies não apresentou estabilização, vide figura 30), o número estimado pelo ACE, de 172 espécies, indica que 96,5% do total de espécies existentes na área foram efetivamente registrados pelo levantamento, o que representa uma excelente amostragem para a flora regional de pteridófitas.

Estudos similares ao presente têm encontrado valores de diversidade parecidos aos aqui apresentados, variando para mais ou para menos dependendo da localidade (e seus atributos ambientais), da elevação total e do método amostral utilizado.

Kappelle & Gómez P. (1992), em um trabalho desenvolvido nas florestas de altitude da Costa Rica, entre 2.000-3.300 m.s.n.m., amostraram 129 espécies de pteridófitas em 1,8 ha de área total. Poulsen & Nielsen (1995), em um dos estudos pioneiros com inventários quantitativos de pteridófitas para o Neotrópico (Amazônia Colombiana), intitularam seu artigo com a seguinte pergunta: “*How many ferns are there in one hectare of Tropical Rain Forest?*” (quantas samambaias existem em um hectare de floresta tropical?). Eles encontraram 50 espécies dentro de uma parcela de 1 ha,

distribuindo-se de acordo com a topografia do local. Este número de espécies é parecido ao verificado por Paciencia & Prado (2005a, b), que estudaram as florestas da Hiléia sul-baiana (uma área de Mata Atlântica que detém estreitas relações florística com a Amazônia Brasileira), encontrando 62 espécies de pteridófitas em pouco menos de 4,5 ha. Já Tuomisto & Poulsen (2000), estudando exclusivamente ambientes de baixada na base dos Andes (Floresta Amazônica), amostraram somente 40 espécies em mais de 35.000 m². Também estudando áreas de pequenas inclinações, Tuomisto *et al.* (2002) registraram a presença de 140 espécies, em 27 parcelas de 5m x 500m (total de 6,75 ha), estabelecidas ao longo de uma área de aproximadamente 50.000 ha, em Yasuní, na Amazônia Equatoriana. Em outro estudo, Tuomisto *et al.* (2003a) realizaram o levantamento das espécies de pteridófitas ao longo um transecto contínuo de 43 km de extensão (43km x 2m; total de 8,6 ha) na Amazônia Peruana e contaram um total de apenas 130 espécies de pteridófitas, variando de 9 a 41 o número de espécies em cada subdivisão contígua de 500 m de extensão.

Notavelmente, também em 8,6 ha de área amostrada, Kessler (2001) constatou a maior diversidade de samambaias já registrada, em termos absolutos, dentre todos os levantamentos recentes do Neotrópico. Este autor registrou a presença de 493 espécies em 204 parcelas de 20m x 20m, distribuídas ao longo de um gradiente de altitude de 4.000 m em elevação e pouco menos de 50 km em extensão, nos Andes bolivianos.

Outros estudos desenvolvidos em gradientes de altitude, também comparáveis ao presente levantamento (pois, além de localizados no Continente Americano, foram realizados em cadeias montanhosas próximas ao Atlântico), são os de Watkins *et al.* (2006) e Kluge *et al.* (2006). No primeiro, ao se estudar um gradiente de altitude com mais de 2.600 m.s.n.m. nas encostas do Vulcão Barva, Costa Rica, registrou-se a presença de 264 espécies em 3.600 m², o que representa um número proporcional de espécies quase oito vezes maior do que o do presente trabalho (1,5 vezes mais espécies, em uma área cinco vezes menor). Já o segundo, desenvolvido em localidades adjacentes às do primeiro, registrou a ocorrência de 484 espécies de pteridófitas, em 6,24 ha (156

plots de 400 m²), correspondendo a um número proporcional de espécies menor do que o obtido no presente trabalho. Esta variação de diversidade, verificada entre diferentes regiões ou localidades, sugere uma clara dependência do local de amostragem na determinação da riqueza de pteridófitas.

Possivelmente, o estudo que traz a estimativa mais equiparável à obtida no presente estudo é o Dittrich *et al.* (2005). Tais autores amostraram 81 espécies em uma única parcela de 1 ha, na mesma região em que foi desenvolvido o presente trabalho (Maciço do Marumbi, a cerca de 600 m.s.n.m.). Além disso, o referido estudo detectou Polypodiaceae e Hymenophyllaceae como as famílias mais bem representadas em número de espécies, e *Asplenium* e *Elaphoglossum* como os gêneros mais ricos. Tais resultados concordam integralmente com os aqui apresentados, considerando-se que os dois trabalhos adotaram sistemas de classificação diferentes – Dryopteridaceae, que foi a família efetivamente mais rica para o presente levantamento, foi tratada por Dittrich *et al.* (*op. cit.*) em três famílias diferentes. Analisados conjuntamente, os resultados de ambos os estudos poderiam sugerir a existência de uma homogeneidade florística na Serra do Mar paranaense, nos níveis hierárquicos aqui expostos, mesmo quando as áreas amostradas são divergentes quanto à estrutura, à altitude e ao componente edáfico. Entretanto, esta convergência entre os dois trabalhos denota primeiramente que deve haver certa dominância por parte de alguns táxons na Serra, à meia-encosta. Infelizmente, Dittrich *et al.* (*op.cit*) se detiveram em uma amostragem restrita e se dedicaram somente ao inventário qualitativo, não inferindo a abundância para a parcela estudada, o que poderia fornecer comparações mais completas entre os dois trabalhos.

Ambientes de montanhas possuem particularidades que se refletem na biodiversidade, principalmente nos sistemas tropicais (Körner 2004). Pelos dados apresentados acima acerca dos levantamentos com pteridófitas, pode-se perceber, portanto, que estudos realizados com comunidades de samambaias em localidades de baixa altitude têm demonstrado que a riqueza de espécies é relativamente pequena quando comparada a áreas montanhosas.

Segundo Moran (1995), “as montanhas influem sobre as pteridófitas Neotropicais impedindo a migração” e, assim, “promovem a elevada riqueza de espécies e alta taxa de endemismos” nestas localidades. Apesar de áreas montanhosas possuírem, de fato, um maior número de espécies do que áreas de baixada (ver compilação de dados florísticos em Moran 1995) e, portanto, deterem um grande valor conservacionista em termos globais (Kappelle & Gómez P. 1992), a razão para isso, possivelmente, não paira sobre o impedimento à migração em si (uma vez que as pteridófitas são dispersas por ação dos ventos), mas sim sobre a capacidade de estabelecimento das espécies nos diferentes ambientes (Peck *et al.* 1990).

Assim, o grande número de espécies nas montanhas deve-se ao próprio gradiente de altitude e à suposta e decorrente formação de nichos distintos. De acordo com Tuomisto *et al.* (2002), uma ampla variação topográfica determina uma ampla gama de nichos (hábitats), promovendo um incremento na diversidade beta ao longo do gradiente e, desta forma, locais com grande variação topográfica devem apresentar riqueza de espécies maior do que locais continuamente planos.

O fato de se amostrar um gradiente por completo, assim como o efetuado na encosta Atlântica da Serra do Mar paranaense, permite que sejam feitas observações sobre mudanças espaciais, verificando-se se mudanças de β -diversidade (“*turnover*”) manifestam-se de modo contínuo ou discreto entre os sítios (Ashton 2003).

Duas são as hipóteses mais acessadas como modelos explicativos dos padrões de riqueza-distribuição das espécies de pteridófitas nas Florestas Tropicais (e, conseqüentemente, da composição entre diferentes áreas): 1) a hipótese da dispersão aleatória (“*random walk*”, fundamentada na “Teoria Neutra de Hubbell”, Hubbell 2001), que segue uma linha de eventos estocásticos, em que a composição de espécies vegetais está ligada ao histórico de dispersão da comunidade como um todo e 2) a hipótese da heterogeneidade ambiental (ou “diferenciação de nicho”), com natureza determinística, na qual a floresta é vista como um mosaico em que a composição de

espécies é determinada por características ambientais (Gentry 1988; no caso das pteridófitas, ver Tuomisto *et al.* 1995).

Segundo Hubbell (2001), se uma dada comunidade vegetal se distribui aleatoriamente, então se espera que a abundância de suas espécies varie de modo correlacionado com o espaço que as espécies são capazes de cobrir, considerando-se suas limitações de dispersão, e que a abundância de uma determinada espécie não seja correlacionada sistematicamente com a abundância das outras espécies. Como resultado, uma espécie que é abundante em uma localidade também deverá ser abundante (e freqüente) nas localidades próximas, mas rara nas localidades mais distantes. Assim, o componente florístico geral deverá apresentar um decréscimo em similaridade conforme aumenta a distância entre os sítios amostrais. Como as espécies seriam equivalentes ecologicamente, apresentando as mesmas chances de colonização e estabelecimento, os padrões locais de similaridade florística não devem seguir os padrões locais de variações ambientais, mas sim, o gradiente de distância entre eles.

Um resultado direto disso é que, em uma floresta tropical, poder-se-ia esperar encontrar limites florísticos bem definidos, nos quais as espécies aparecem e/ou desaparecem simultaneamente, definindo estes limites (Tuomisto *et al.* 2002). Ao invés disso, se as espécies se distribuírem aleatoriamente, então as mudanças na diversidade beta deverão ser percebidas de maneira contínua e gradual ao longo do espaço.

Já na hipótese de diferenciação de nicho, mesmo nas florestas mais homogêneas, devem existir diferenças ambientais (solo, clima, microclima, estrutura física, etc.) que favorecem o estabelecimento de determinadas espécies, criando um mosaico florístico dentro de um mesmo domínio vegetacional. Variações florísticas no espaço são esperadas frente a estas diferenças ambientais existentes em escala da paisagem, com relação a fatores que variam localmente. A abundância das espécies e a composição florística devem refletir os padrões espaciais das variações ambientais e, assim, se há uma mudança brusca nos atributos ambientais, então esta mudança terá reflexo na comunidade vegetal também (Tuomisto & Poulsen 1996, 2000; Poulsen *et al.* 2006).

Nesse tipo de situação, em que manchas de habitats determinam manchas vegetacionais, a distância entre as áreas acaba sendo um fator irrelevante na determinação da composição de espécies em escala da paisagem, porque os sítios dissimilares podem ocorrer muito próximos uns dos outros (Poulsen & Tuomisto 1996). Ademais, locais com as mesmas características ambientais devem comportar estruturas de comunidades similares, de modo que ambientes semelhantes devem apresentar as mesmas espécies dominantes, assim como devem ser diferentes as espécies dominantes de locais distintos ambientalmente.

Os resultados do presente estudo indicam que existe um decréscimo da similaridade florística em função da distância altitudinal, dentro e entre os gradientes (Figura 23), o que corrobora em parte a hipótese de “*random-walk*” (para uma natureza de distâncias altitudinais e não espaciais, necessariamente). Estes resultados são esperados em gradientes de altitude, não só para pteridófitas (e.g., Watkins *et al.* 2006), quanto para outros grupos vegetais (e.g., Wang *et al.* 2002).

Contudo, de modo até paradoxal, em geral, unidades amostrais localizadas a uma mesma banda de altitude (independentemente da serra em questão) tendem a ser mais similares entre si, do que são similares as bandas altitudinais adjacentes dentro de uma mesma montanha (Figura 21b). Estes resultados são concordantes, em parte, com aqueles verificados para angiospermas, na Serra do Mar do Paraná, pelo menos para as florestas acima de 1.100 m.s.n.m. (Koehler *et al.* 2002). O fato de sítios localizados a altitudes equivalentes, mas não necessariamente próximos em distância espacial, serem similares entre si contraria o previsto pelo modelo de dispersão aleatória (“*random-walk*”), no qual a distância entre as áreas é o principal fator determinante das afinidades florísticas entre elas.

Mesmo se for considerado que unidades amostrais mais distantes quanto à altitude são floristicamente pouco similares, como exibido na Figura 23 (o que é concordante com o “*random-walk*”), nota-se que esta relação não é perfeita. Os *clusters* da figura 21 podem ilustrar tal afirmação, demonstrando que algumas unidades amostrais

distantes umas das outras quanto à altitude apresentam maiores afinidades florísticas entre si do que com as unidades das bandas de altitude mais próximas a elas (p.e., caso dos sítios a 50 e a 800 m.s.n.m.). É possível explicar estas “discrepâncias” pelo efeito da heterogeneidade ambiental, como as variações de solo e de estrutura florestal, verificadas à luz de relações em NMDS.

Essa mesma hipótese já fora indicada como a principal fonte de explicação para comunidades de pteridófitas Amazônicas. Tuomisto *et al.* (2003b), por exemplo, formularam um estudo que acabou detectando padrões florísticos mais intimamente associados à variação do ambiente do que à distância entre as localidades, refletindo claramente o modo geral de dispersão no grupo (sendo esta uma razoável fonte de explicação para a grande variação entre os inventários já realizados). Efeitos de distância geográfica são mais pronunciados em distâncias mais curtas, nas quais a chance de haver ambientes distintos é menor do que em escalas maiores (Jones *et al.* 2006; Poulsen *et al.* 2006). Em grande escala, diferenças florísticas são, sobretudo, determinadas pela diferenciação de nichos, no caso da Amazônia, por nichos edáficos, como também fora demonstrado por Zuquim *et al.* (2007).

Neste sentido, os resultados indicam que as comunidades de pteridófitas (i.e., abundância e composição das espécies) a altitudes acima de 800-1000 m.s.n.m. são mais similares entre si quanto à estrutura, associando-se à maior similaridade edáfica e vegetacional em geral (estrutura da floresta), conforme demonstram os NMDS (Figuras 24, 26-28).

O fato de haver diminuição da similaridade em função da distância altitudinal dentro e entre os gradientes (vide Figura 23), somado ao fato de também haver mudanças de estrutura florestal e variação edáfica nestas duas escalas (local e regional), denota um alto grau de diferenciação florística no gradiente de altitude da Serra do Mar como um todo; maiores variações florísticas são presenciadas nas porções baixas da Serra, enquanto localidades mais altas tendem a ser mais similares (vide figura 22).

Mudanças de composição florística parecem, em geral, se manifestar de forma abrupta no gradiente de altitude da Serra do Mar. No entanto, em altitudes mais elevadas, o *turnover* deve se pronunciar de modo mais contínuo, pelo menos a partir de 1.100-1.200 m de altitude, onde o ambiente apresenta uma maior homogeneidade. Esta situação também é confirmada para as angiospermas presentes nas áreas de FOD Altomontana (Koehler *et al.* 2002).

A figura 39 ilustra a magnitude das mudanças de composição florística no gradiente altitudinal da Serra do Mar, através dos maiores sobressaltos observados na curva, após a formação de pequenos platôs.

Figura 39. Indicativo de mudanças na composição das comunidades (β -diversidade), através do número cumulativo de espécies, sem aleatorização, para as 166 espécies e todos os 20.665 indivíduos amostrados nos 30 sítios, na Graciosa, Marumbi e Prata. Os platôs representam estabilizações no *turnover*, coincidindo com os prováveis limites ambientais e as bandas de altitude ao longo do gradiente (setas horizontais).

Analisando-se esta figura juntamente com os agrupamentos florísticos (Figura 21), percebe-se que, nas porções mais altas do gradiente de altitude, as mudanças florísticas são menos bruscas do que nas porções baixas. Por outra mão, também se percebe que

as bandas de altitude pré-definidas refletem formações vegetacionais distintas, como as formações da classificação de Veloso *et al.* (1991).

Portanto, de uma maneira global para a Serra, as pteridófitas mostram-se relativamente bons previsores do tipo vegetacional em função da altitude, podendo ser utilizadas como indicadores das diferentes formações (apesar de, aqui, se ter efetuado nenhum teste de hipótese neste sentido). Resultados similares a estes (formação de faixas bem delimitadas) já foram constatados em outros sistemas montanhosos, para pteridófitas (Hemp 2001a; Kessler 2000b) e para outros grupos de criptógamas (Frahm & Gradstein 1991; Gradstein & Salazar 1992), além de angiospermas (Pendry & Proctor 1996).

Em suma, neste âmbito, é muito provável que exista sim um efeito da distância entre as áreas. Mas, áreas menos similares são também distintas quanto aos atributos ambientais, principalmente a estrutura florestal e algumas variáveis edáficas, além de possivelmente, variáveis climáticas, corroborando fundamentalmente a hipótese da diferenciação de nicho. Tanto as ordenações por NMDS quanto as classificações (“*clusters*”) exibiram uma clara separação entre localidades de altitude e de baixada ou meia-encosta, indicando que possíveis diferenças climáticas entre elas (como se espera que ocorra entre localidades distantes em altitude; vide figura 6) também podem ser um fator importante para a determinação das comunidades, juntamente com a distância entre as áreas (a própria altitude), o gradiente edáfico (físico-químico) e o gradiente estrutural da floresta.

Tipos de hábito

No total das amostragens, epífitas constituíram o hábito mais rico e com maior número de indivíduos; ervas terrestres também contribuíram substancialmente para a estruturação da assembléia de pteridófitas da Serra. Contudo, os padrões de variação da abundância ao longo do gradiente são diferentes entre estes dois tipos principais e isto pode estar associado ao modo e à eficiência de dispersão. Espécies epífitas tendem a

ocorrer em maior abundância em ambientes mais extremos (Koehler *et al.* 2002), fazendo com que este grupo seja potencialmente mais flexível em suas habilidades de sobreviver em ambientes submetidos a variações mais amplas (Moran *et al.* 2003). Conseqüentemente, são espécies capazes de utilizar uma gama ampla de habitats e, assim, podem apresentar maior amplitude de distribuição (Watkins *et al.* 2006).

Florestas a altitudes mais elevadas tendem a apresentar temperaturas anuais mais baixas, maior insolação e maior taxa de evaporação (devido à maior incidência constante de ventos e à irradiância mais intensa) do que áreas de baixada (Aiba *et al.* 2004). Além disso, as florestas de altitude [como são conhecidas as matas acima de 1.150 m.s.n.m., no caso na Serra do Mar (Maack 1968)] têm a capacidade de reter umidade das nuvens, transferindo essa umidade ao sistema terrestre (vide Hamilton *et al.* 1995). Assim, dentro da floresta, diferenças de temperatura e umidade entre o dossel e o chão da mata acabam tendendo a ser menores em maiores altitudes. Este suposto microclima mais “homogêneo” nas porções mais altas do gradiente e a maior incidência constante de ventos (como pode ser verificado em todos os topos de morros e montanhas visitados durante a execução do estudo) pode vir a explicar a maior abundância de pteridófitas epífitas nas florestas de altitude. Além disso, permite prever, com alguma confiabilidade, que a especificidade de habitat deva ser maior na baixada e menor nas altitudes elevadas, apesar de esta hipótese não ter sido testada.

Na verdade, somente foi verificada a especificidade de habitat dentro de cada tipo de hábito encontrado e não ao longo de todo o gradiente, tendo-se notado que epífitas são as samambaias com maior proporção de espécies registradas somente sob um único tipo de hábito. Mesmo nos sítios mais elevados, dificilmente uma espécie observada como epífita, em outras localidades mais baixas, fora verificada no chão da floresta.

De qualquer maneira, é fato que a grande maioria das samambaias registradas nos sítios tenha apresentado alta fidelidade ao tipo de hábito. Apenas uma espécie foi observada como epífita, erva terrestre, rupícola e hemiepífita. Tal atributo pode ser

importante para a assembléia como um todo no que concerne à previsão do potencial de dispersão das espécies.

Riqueza de espécies e os gradientes

No que diz respeito especificamente à riqueza de espécies, o padrão de variação em função da elevação da Serra do Mar paranaense, em todas as montanhas estudadas, separada ou conjuntamente, foi o de um pico nas porções intermediárias do gradiente (Figuras 33, 34). A riqueza foi menor tanto nas porções da Planície Litorânea e sopé das escarpas, quanto nas zonas próximas aos picos das montanhas.

Este padrão tem se mostrado como o mais freqüente na natureza, independentemente do grupo biológico ou da região do Globo terrestre, conforme indicado por Rahbek (1995, 2005) e Rahbek *et al.* (2007). No caso das pteridófitas, diversos estudos reportaram variações concordantes com este padrão (Parris *et al.* 1992; Kessler 2000b, 2001a, b, 2002; Krömer *et al.* 2005; Cardelús *et al.* 2006; Kluge *et al.* 2006; Watkins *et al.* 2006), salvo por algumas exceções, principalmente de regiões Subtropicais-Temperadas (Bhattarai & Vetaas 2003; Ferrer-Castán & Vetaas 2005)

Um fator relevante é que o presente trabalho foi desenvolvido inteiramente ao longo de um gradiente muito menor do que os outros em que o padrão unimodal-parabólico fora observado. O único gradiente altitudinal de tamanho igual ao aqui estudado é o de Bhattarai & Vetaas (2002), na cadeia montanhosa do Himalaia, com 1.500 metros de extensão altitudinal. Os autores encontraram um padrão de riqueza crescente e monotônico em função da altitude, associado a uma queda de produtividade (evapotranspiração potencial como medida de energia – segundo os autores). Devido às características do local onde foi realizado esse trabalho (Himalaia), certamente apenas uma pequena fração do gradiente fora contemplada no estudo, correspondendo ao limite florestal.

Uma das explicações para a não-detecção de curvas de sino em relações entre riqueza de espécies e gradientes espaciais é o fato de se amostrarem gradientes mais

“curtos” do que realmente o são, ou seja, não se amostrar o gradiente por inteiro (Hughes *et al.* 2002; Kerr & Currie 2006). Padrões monotônicos são mais facilmente explicáveis pela variação de gradientes ambientais, principalmente de variáveis climáticas, pois variações ambientais tendem a ser percebidas em escalas amplas e, portanto, quando se amostra apenas parte do todo, variáveis ambientais freqüentemente mudam de maneira gradual (Bhattarai & Vetaas 2003).

Além disso, para gradientes de altitude, outro fator que pode mascarar a presença do pico intermediário de riqueza é a não consideração da área disponível para as espécies, uma vez que a relação espécie-área é uma das mais bem estabelecidas em ecologia (He & Legendre 2002). Isto é particularmente importante no caso de estudos não quantitativos (inventários totais, por exemplo), pois a área total ao longo de uma montanha decai em direção ao extremo superior do gradiente (Bokma & Mönkkönen 2000; Körner 2000; Bachman *et al.* 2004).

Apesar disso, padrões em sino também podem ser explicados por gradientes de produtividade, muito embora essa seja uma associação menos comum (Ashton 1992 *apud* Tuomisto *et al.* 2002; Rosenzweig 1995). Nesse caso, o mais comum é se indicar que a riqueza local de espécies não depende unicamente da ação de processos locais, mas sim, regionais, como os processos que regem os chamados “efeitos de massa” (Shmida & Wilson 1985), em que as taxas de imigração em uma metapopulação são fundamentais para a manutenção das populações, aleatoriamente alocadas no domínio. Modelos que consideram os efeitos de massa como explicações razoáveis para a determinação do número de espécies implicam também que deva existir forte correlação entre a riqueza e a distância entre as localidades do domínio (Stevens 1989).

No presente trabalho, os três gradientes (montanhas) estudados distam, no máximo, 40 km entre si e foram estabelecidos junto ao mesmo contínuo vegetal. Logo, é razoável assumir que o aporte regional de espécies capaz de colonizar os diferentes sítios, a uma mesma cota de altitude, seja o mesmo para todas as três montanhas. Assim, a maioria da variação extrema existente entre as montanhas (como no caso da

Serra da Prata, por exemplo, em que a curva de sino é amena quando comparada às outras montanhas) deve ser oriunda de fatores outros que não o aporte regional de espécies ou as taxas de imigração; entre esses fatores, diferenças entre as condições ecológicas locais, relacionadas ou não a eventos históricos (geológicos, por exemplo), certamente são fortes candidatos.

Independentemente do tipo de padrão encontrado, diversos trabalhos associam variações locais de riqueza a fatores microclimáticos, como luz, temperatura, umidade relativa e pluviosidade (Kessler 2001a; Bhattarai & Vetaas 2002; Kluge *et al.* 2006; Zuquim *et al.* 2007), aos históricos de perturbação ou ao grau de preservação das florestas (Paciencia & Prado 2004; 2005b), à estrutura florestal (Grau 2002; Paciencia & Prado 2005a; Williams-Linera *et al.* 2005), a variações climáticas (Ferrer-Castán & Vetaas 2005; Kluge *et al.* 2006) e ao componente edáfico local (Tuomisto & Poulsen 1996; Zuquim *et al.* 2007). É comum, na literatura, que gradientes de riqueza de espécies sejam hipoteticamente associados a gradientes geográficos sob uma ampla gama de atributos ambientais (p.e., Tuomisto & Poulsen 1996; Kessler 2001a; Kluge *et al.* 2006, no caso das pteridófitas).

Entretanto, também fora verificado que a riqueza de espécies pode emergir de simples restrições geométricas impostas aos limites das amplitudes das espécies, na ausência de gradientes ambientais ou históricos (Colwell *et al.* 2004a, 2005; Currie & Kerr 2008) e estas explicações simplificadas passaram, então, a figurar nos estudos recentes com grupos biológicos em gradientes espaciais como hipóteses a serem testadas (e.g. Kessler 2001b; Rangel & Diniz-Filho 2003; Bellwood *et al.* 2005; Ferrer-Castán & Vetaas 2005; Hawkins *et al.* 2005; Lusk *et al.* 2006; Watkins *et al.* 2006; Kluge *et al.* 2007).

Apesar disso, alguns autores ainda questionam a eficiência dos MDE como fatores explicativos para a riqueza de espécies (Hawkins & Diniz-Filho 2002; Laurie & Silander 2002; Zapata *et al.* 2003, 2005; Sandel & McKone 2006; ver Currie & Kerr 2008 para uma revisão). Por exemplo, Zapata *et al.* (2003), ao analisarem 11 estudos publicados sobre os MDE, concluíram que “a maioria dos estudos não mostram um alto

grau de concordância entre os padrões de riqueza riqueza observada e estimada, particularmente em duas dimensões”.

De maneira contrária ao verificado por Zapata *et al.* (2003), os resultados do presente estudo mostram que o MDE pode ser um fator principal para explicar os padrões de riqueza verificados. Todos os valores de riqueza interpolada estiveram correlacionados aos MDE (Tabela12). Correlações também existiram entre os MDE e a riqueza observada, ao menos para escala regional (além da Graciosa, em escala local). Contudo, é para a riqueza interpolada que se verifica o maior poder de explicação, não só dos MDE, mas também das outras variáveis testadas (Eixos1 de NMDS para estrutura florestal e solos). Isto acontece, possivelmente, por essa medida de riqueza refletir mais fielmente o aporte específico do gradiente como um todo e estar intimamente ligada à amplitude de distribuição das espécies – aspecto que os valores de riqueza observada não consideram. Ainda, em escala ampla, ou regional, tanto o modelo nulo quanto as variáveis ambientais potencialmente explicativas devem ser considerados fatores importantes na determinação do padrão de variação da riqueza de espécies.

Os resultados aqui explicitados indicam que, de fato, as restrições geométricas impostas às amplitudes das espécies, nos extremos do gradiente (Colwell & Hurtt 1994), não agem sozinhas sobre a riqueza de espécies, mas mantêm um efeito sinérgico com os gradientes ambientais: há uma clara influência da estrutura da floresta e dos solos na determinação da riqueza de pteridófitas, quando estas variáveis são consideradas num contexto multivariado, juntamente com os MDE.

O modelo que melhor descreveu as relações entre riqueza e fatores abióticos (variáveis e MDE) foi aquele que selecionou todos os três fatores explicativos, sendo que somente MDE e estrutura da floresta mostraram-se significativos (modelo em que quase 80% da variação de S foi explicada; tabela 13).

A importância das variáveis ambientais é, portanto, muito relevante, conforme já visto para a composição e a estrutura das comunidades de pteridófitas, de maneira que os gradientes ambientais atuam conjuntamente aos efeitos previstos por processos

estocásticos de restrições geométricas (Watkins *et al.* 2006). Entretanto, quando o objeto em foco é somente o número de espécies em si, sem dúvida, as restrições geométricas impostas às amplitudes de distribuição das espécies têm um papel principal. Prova da atuação essencial das restrições geométricas é o fato de que, quando o MDE não se mostrou um bom fator de previsão (como no caso da S_{obs} em escala regional, por exemplo), o modelo correlativo com as outras variáveis foi capaz de explicar somente 47% da variação da riqueza.

Assim, gradientes ambientais sempre devem ser incluídos como fatores explicativos em potencial, juntamente a outros tipos de variáveis, tais como, por exemplo, modelos nulos para a distribuição das espécies. Isto é algo altamente válido, pelo menos em caráter exploratório.

No caso da estrutura das florestas da Serra do Mar paranaense, a riqueza tendeu a ser maior em localidades com dossel alto, grande densidade de árvores de médio ou grande porte ($DAP > 10$ cm), grande concentração de copas acima dos 10 m de altitude em relação ao chão, baixa densidade relativa de epífitas e lianas herbáceas e, por fim, maior quantidade relativa de árvores emergentes (variáveis que definiram os valores altos do Eixo1 - NMDS, coincidindo com as variáveis que ordenaram os sítios segundo o PCA, Figura 16).

Tais resultados são concordantes com aqueles obtidos por outros autores. A relação entre a estrutura florestal e a assembléia de pteridófitas parece ser facilmente evidenciada e bem instituída (Lieberman *et al.* 1996; Grau 2002; Paciencia & Prado 2004, 2005a): áreas de florestas maduras ou florestas prístinas tendem a apresentar comunidades mais ricas em espécies do que florestas secundárias ou alteradas sob a ação antrópica. Apesar de praticamente não haver impacto humano expressivo sobre as florestas estudadas na Serra, características semelhantes às encontradas em ambientes secundários são notadas para as florestas influenciadas pela variação extrema da altitude (florestas acima de 1.100 m), por restrições edáficas (Restingas), ou por ambos os fatores. Entre essas características destacam-se o rebaixamento do dossel, a presença

marcante de árvores de pequeno porte e o grau de adensamento foliar nos estratos mais baixos.

Já para os solos, os resultados indicam que a textura e o pH podem ser variáveis determinantes das comunidades de pteridófitas no gradiente de altitude, além da concentração de Ca^{2+} (ver CCA, figura 29). Tuomisto & Poulsen (1996) já demonstraram a existência de um aumento da riqueza de espécies de pteridófitas ao longo de um gradiente de fertilidade relacionada à acidez e à textura do solo. O fato de Ca^{2+} também ter sido considerado um importante atributo dos solos para as comunidades de samambaias (riqueza e abundância das espécies) poderia ser um indício de que a soma de bases (quantidade de cátions) também pudesse ser um fator importante, como sugerido por diversos autores que estudaram as relações entre a vegetação e os solos amazônicos (Tuomisto *et al.* 2002; Tuomisto *et al.* 2003b; G. Zuquim, dados não publicados).

Entretanto, ao se analisar somente a concentração de bases trocáveis (SB, tabela 9) das amostras oriundas do gradiente altitudinal, nenhuma correlação foi identificada com a riqueza ou com a abundância (Pearson: $r = 0,07$ e $r = 0,04$, respectivamente, $p > 0,80$ – resultados aqui explicitados). Cabe ressaltar que a variação de SB encontrada na Serra do Mar é muito menor do que a verificada para localidades amazônicas (0,5 a 4,1 cmol/dm^3 na Serra, média de 0,6-2,1 por cota de altitude, contra 1,16 a 27,3 cmol/dm^3 , Amazônia Peruana). Porém, caso SB fosse uma variável edáfica primordial na determinação das comunidades de pteridófitas da Serra (ao menos no que cabe à parcela de responsabilidade associada a elementos do solo), mesmo valores baixos poderiam ser usados para análise, segundo indicam Tuomisto & Ruokolainen (1994) e Tuomisto & Poulsen (1996); estes autores revelaram correlações positivas entre a riqueza de pteridófitas e SB, mesmo para localidades cujos teores de bases no solo não eram tão altos.

Os gradientes ambientais mostraram-se ainda mais importantes quando a escala considerada foi cada uma das montanhas estudadas, em separado. Nestes casos,

apesar de, ainda, e não surpreendentemente, o MDE ter sido o principal fator responsável pela maior parte da variação da riqueza, as variáveis ambientais contempladas nas análises contribuíram de maneira mais intensa para a variação do número de espécies do que na escala regional (vide tabela 13), superando até mesmo os MDE em importância relativa, para alguns casos.

Esta “competição” entre os fatores explicativos demonstra que alguns aspectos dos gradientes ambientais, bem como atributos históricos da comunidade e dos sítios, além da própria biologia das espécies, podem exercer forte influência nas assembleias de espécies de gradientes espaciais, considerando-se sempre, no entanto, que existe um fator estocástico tão ou mais forte quanto qualquer outro atributo. Nesse sentido, talvez o mérito maior dos MDE tenha sido revelar ao mundo que é improvável que haja uma explicação universal para os padrões de diversidade, riqueza e distribuição das espécies e que, concomitantemente, há muito mais presença do acaso nos sistemas biológicos do que se pode esperar, mesmo naqueles sistemas regulados por mecanismos aparentemente bem estabelecidos.

Diante dos resultados apresentados, acredita-se que tenham sido encontradas evidências substanciais da forte influência do MDE sobre a riqueza de espécies, em escala regional e local, principalmente para a riqueza interpolada, que é uma medida fiel do aporte de espécies em um gradiente de altitude (Grytnes & Vetaas 2002; Grytnes 2003a; Colwell *et al.* 2004b; Almeida-Neto 2006).

Esta influência pode ser verificada mediante a análise da própria correlação linear entre as duas variáveis, em escala regional ou local (Tabela 12), que foi de, no mínimo, 70% (para a Serra da Prata). Isto pode ser entendido, em primeira instância, pelo fato de a riqueza interpolada levar em conta toda a amplitude de ocorrência das espécies, assim como o MDE o faz. Ao serem calculadas as amplitudes e os pontos médios de distribuição das espécies (parâmetros que alimentam o Mod2), considera-se toda a extensão de ocorrência das espécies no gradiente (Figura 31) (Arita 2005).

Entretanto, não se denota aqui somente um artefato decorrente dos procedimentos analíticos, mas, sim, uma estreita correlação entre uma variável e um modelo explicativo, que se comportam de maneira correlata ao longo dos gradientes de altitude da Serra do Mar. Na ausência de variáveis de natureza empírica capazes de explicar satisfatoriamente a variação da riqueza de espécies, o MDE parece, de fato, ser uma promissora fonte de explicação.

O padrão em curva de sino para a riqueza de espécies de pteridófitas já fora documentado para diversas partes do Neotrópico (Cardelús *et al.* 2006; Kluge *et al.* 2006; Watkins *et al.* 2006). Este padrão pode ser decorrente tanto de eventos determinísticos, como a heterogeneidade de habitats, quanto estocásticos, como as restrições geométricas sobre as amplitudes de espécies aleatoriamente dispostas em um domínio amostral.

No caso deste estudo, os mecanismos que regulam a riqueza estiveram associados a ambos os processos, demonstrando que ambos devem ser considerados

em estudos de gradientes, possibilitando um maior controle sobre a fonte de variação das comunidades vegetais, de preferência, contemplando-se escalas diferentes.

A composição de espécies, por sua vez, pode depender de um conjunto de hipóteses diferentes e, muitas vezes, antagônicas. Aqui, tanto a hipótese da dispersão aleatória quanto a diferenciação de nichos podem ser acessadas para explicar a composição e estruturação das comunidades de pteridófitas ao longo do gradiente espacial da Serra do Mar paranaense. É bem verdade, contudo, que a única premissa do modelo neutro (Hubbell 2001), que fora observada para os dados do presente trabalho, diz respeito à diminuição da diversidade em função do aumento da distância altitudinal entre os sítios (e não a distância existente entre dois sítios ao longo da área de estudo), um resultado já observado em outros estudos com comunidades vegetais (Wang *et al.* 2002; Watkins *et al.* 2006). Já no modelo da heterogeneidade ambiental, tanto a variação edáfica quanto a variação estrutural da floresta podem explicar a composição de pteridófitas, sendo que até mesmo as premissas ligadas à abundância das espécies dominantes podem ser observadas (Figura 25).

Assim, a hipótese que melhor suporta os dados presentes, e indubitavelmente outros conjuntos de dados sobre assembléias de pteridófitas em florestas neotropicais, é a diferenciação de nichos ao longo do gradiente de altitude.

- Abrams, P.A. 1995. Monotonic or Unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology* 76(7): 2019-2027.
- ACIESP 1997. *Glossário de Ecologia*. 2ª ed. Publicação da Academia de Ciências do Estado de São Paulo (ACIESP) nº 103, São Paulo, SP.
- Aiba S., Kitayama K. & Takyu M. 2004. Habitat associations with topography and canopy structure of tree species in a tropical montane forest on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 174: 147-161.
- Almeida F.F.M. & Carneiro C.D.R. 1998. Origem e Evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências* 28(2): 135-150.
- Almeida-Neto M., Machado G., Pinto-da-Rocha R. & Giaretta A.A. 2006. Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *Journal of Biogeography* 33: 361-375.
- Araujo, D.S.D. & Maciel, N.C. 1998. Restingas Fluminenses: Biodiversidade e Preservação. *Boletim da Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza* 25: 27-51.
- Arita H.T. 2005. Range size in mid-domain models of species diversity. *Journal of Theoretical Biology* 232: 119-126.
- Ashton, P.S. 2003. Floristic zonation of tree communities on wet tropical mountains revisited. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution, and Systematics* 6(1-2): 87-104.
- Bachman S., Baker W.J., Brummitt N., Dransfield J. & Moat J. 2004. Elevational gradients, area and tropical island diversity: an example from the palms of New Guinea. *Ecography* 27(3): 299-310.
- Bellwood D.R., Hughes T.P., Connolly S.R. & Tanner J. 2005. Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity. *Ecology Letters* 8: 643-651.
- Bhattarai, K.R. & Vetaas, O.R. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology & Biogeography* 12: 327-340.

- Bigarella, J.J. 1978. *A Serra do Mar e a porção Oriental do Paraná*. Secretaria de Estado do Planejamento/Associação de Defesa e Educação Ambiental – ADEA, Curitiba. 248 pp.
- Bokma F. & Mönkkönen M. 2000. The mid-domain effect and the longitudinal dimension of continents. *TREE* 15(7): 288-289.
- Brayard A., Escarguel G. & Bucher H. 2005. Latitudinal gradient of taxonomic richness: combined outcome of temperature and geographic mid-domains effects? *Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research* 43(3): 178-188.
- Brown J.H., Mehlman D.W. & Stevens G.C. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology* 76(7): 2028-2043.
- Cardelús C.L., Colwell R.K. & Watkins Jr J.E. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* 94: 144-156.
- Cárdenas G.G., Halme K.J. & Tuomisto H. 2007. Riqueza y Distribución Ecológica de Especies de Pteridofitas en la Zona del Río Yavarí-Mirín, Amazonía Peruana. *Biotropica* 39: 637-646.
- Cardillo, M. 2002. The life-history basis of latitudinal diversity gradients: how do species traits vary from the poles to the equator? *Journal of Animal Ecology* 71: 79-87.
- Chazdon, R. L.; Cowell, R. K.; Denslow, J. S & Guariguata, M. R. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest of Northeastern Costa Rica. Pp. 285-309. In: Dallmeier, F. & Comiskey, J. A. (eds.). *Forest biodiversity research, monitoring and modeling*. Man and the Biosphere Series, v. 20, Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Chown, S.L. & Gaston, K.J. 2000. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *TREE* 15(9): 311-315.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. 1994. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth Marine Laboratory. Bourne Press, Plymouth.
- Clarke, K. R. & Gorley, R. N. 2001. *Primer v 5.2.2. User Manual / Tutorial*. Primer-E Ltd., Plymouth.

- Colwell, R. K. 1994–2004. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. [<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>] e [<http://purl.oclc.org/estimates>].
- Colwell 2000-2006. Range Model – The Mid Domain Effect. A Monte Carlo simulation tool for assessing geometric constraints on species richness. Version 5. [<http://viceroy.eeb.uconn.edu/RangeModel>]
- Colwell, R.K. & Hurtt, G.C. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist* 144(4): 570-595.
- Colwell, R.K. & Lees, D.C. 2000. The Mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *TREE* 15(2): 70-76.
- Colwell, R.K.; Rahbeck, C. & Gotelli, N.J. 2004a. The Mid-domain effect and species richness patterns: What have we learned so far? *The American Naturalist* 163(3): E1-E23.
- Colwell, R.K.; Mao, C.X. & Chang, J. 2004b. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- Colwell R.K., Rahbek C. & Gotelli N. J. 2005. The Mid-Domain Effect: There's a Baby in the Bathwater. *The American Naturalist* 166(5): 149-154.
- Currie, D.J. & Kerr, J.T. 2008. Tests of the mid-domain hypothesis: a review of the evidence. *Ecological Monographs* 78(1): 3-18.
- Dittrich V.A.O., Waechter J.L. & Salino A. 2005. Species richness of pteridophytes in a montane Atlantic rain forest plot of Southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 19(3): 519-525.
- Faria, D.; Paciencia, M.L.B.; Dixo, M.; Laps, R.R. & Baumgarten, J. 2007. Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 16: 2335-2357.
- Ferrer-Castán D. & Vetaas O.R. 2005. Pteridophyte richness, climate and topography in the Iberian Peninsula: comparing spatial and nonspatial models of richness patterns. *Global Ecology and Biogeography* 14: 155-165.
- Fonseca, G. A. B. 1985. The vanishing Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 34(1): 17-34.
- Frahm, J.P. & Gradstein, S.R. 1991. An altitudinal zonation of rain forest using bryophytes. *Journal of Biogeography* 18: 669-678.

- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Givnish, T.J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87: 193-210.
- Google Earth 2007. www.earth.google.com
- Gradstein, S.R. & Salazar, N.A. 1992. Bryophyte diversity along an altitudinal gradient in Darién National Park, Panama. *Tropical Briology* 5: 61-71.
- Grau H.R. 2002. Scale-dependent relationships between treefalls and species richness in a Neotropical montane forest. *Ecology* 83(9): 2591-2601.
- Grytnes, J.A. 2003a. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* 26(3): 291-300.
- Grytnes J.A. 2003b. Ecological interpretations of the mid-domain effect. *Ecology Letters* 6: 883-888.
- Grytnes, J.A. & Vetaas, O.R. 2002. Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan Altitudinal Gradient, Nepal. *The American Naturalist* 159(3): 294-304.
- Hair, Jr. J.F.; Anderson, R.E., Tatham, R.L. & Black, W.C. 1998. *Multivariate data analysis with readings*. 5th ed., Prentice Hall, New Jersey, NY.
- Hamilton, L.S.; Juvik, J.O. & Scatena, F.N. 1995. The Puerto Rico Tropical Cloud Forest Symposium: introduction and Workshop synthesis. *Ecological Studies* 110: 1-23.
- Hawkins B.A. & Diniz-Filho J.A.F. 2002. The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds. *Global Ecology and Biogeography* 11: 419-426.
- Hawkins B.A., Diniz-Filho J.A.F. & Weis A.E. 2005. The Mid-Domain Effect and Diversity Gradients: Is There Anything to Learn? *The American Naturalist* 166(5): E140-E143.
- He F. & Legendre P. 2002. Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology* 83(5): 1185-1198.
- Hemp, A. 2001a. Ecology of the Pteridophytes on the Southern Slopes of Mt. Kilimanjaro. Part I: Altitudinal distribution. *Plant Ecology* 159: 211-239.

- Hemp, A. 2001b. Ecology of the Pteridophytes on the Southern Slopes of Mt. Kilimanjaro. Part II: Habitat selection. *Plant Biology* 3: 493-523.
- Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hughes T.P., Bellwood D.R. & Connolly S.R. 2002. Biodiversity hotspots, centres of endemism, and the conservation of coral reefs. *Ecology Letters* 5: 775-784.
- IBGE 1992. Manual de classificação da vegetação brasileira. *Série Manuais Técnicos em Geociências, n. 1*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro, RJ.
- IPARDES 2007. *Indicadores Ambientais por bacias hidrográficas do estado do Paraná*. Instituto Paranaense de Desenvolvimento Econômico e Social - Secretaria de Estado do Planejamento e Coordenação Geral (SEPL), Curitiba, PR, 900p.
- Jones M.M., Tuomisto H., Clark D.B. & Olivas P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94: 181-195.
- Kappelle, M. & Gómez P., L.D. 1992. Distribution and diversity of montane pteridophytes of the Chirripo National Park, Costa Rica. *Brenesia* 37: 67-77.
- Kenrick, P. & Crane, P.R. 1997. *The origin and early diversification of land plants: a cladistic study*. Smithsonian Press, Washington, D.C. EUA.
- Kerr J.T., Perring M. & Currie D.J. 2006. The missing Madagascarian mid-domain effect. *Ecology Letters* 9: 149-159.
- Kessler, M. 1999. Plant species richness and endemism during natural landslide succession in a perumid montane forest in the Bolivian Andes. *Ecotropica* 5: 123-136.
- Kessler, M. 2000a. Upslope-directed mass effect in palms along an Andean elevational gradient: a cause for high diversity at mid-elevations? *Biotropica* 32: 756-759.
- Kessler, M. 2000b. Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography* 27(2):275.
- Kessler, M. 2001a. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10: 1897-1921.

- Kessler, M. 2001b. Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 10: 1473-1495.
- Kessler, M. 2002. Range size and its ecological correlates among the pteridophytes of Carrasco National Park, Bolivia. *Global Ecology and Biogeography* 11: 89-102.
- Kessler, M. & Bach, K. 1999. Using indicator groups for vegetation classification in species rich Neotropical forests. *Phytocoenologia* 29: 485-502.
- Kitayama, K., 1992. An altitudinal transect study of the vegetation on mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149-171.
- Kluge J., Kessler M. & Dunn R.R. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* 15: 358-371.
- Koehler, A.; Galvão, F. & Longhi, S.J. 2002. Floresta Ombrófila Densa Altomontana: aspectos florísticos e estruturais de diferentes trechos na Serra do Mar, PR. *Ciência Florestal* 12(2): 27-39.
- Koeppen, W. 1948. *Climatologia. Con un estudio de los climas de la tierra*. Versión directa de Pedro R. Hendrichs Pérez. Fondo de Cultura Economica, Ciudad de México.
- Kornaš, J. 1977. Life-forms and seasonal patterns in the pteridophytes in Zambia. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 46(4): 669-690.
- Körner, Ch. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *TREE* 15(12): 513-514.
- Körner, Ch. 2004. Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio* 33: 1-22.
- Kovach Computing System 1999. Multi Variate Statistical Package. Version 3.11b. [<http://www.kovcomp.com>].
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. 2st ed. Harper Collins Publishers, New York.
- Krömer T.; Kessler M.; Gradstein S.R. & Acebey A. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32: 1799-1809.
- Labiak, P.H. & Prado, J. 1998. As pteridófitas epífitas da Reserva Volta Velha, Itapoá, Santa Catarina. *Boletim do Instituto de Botânica* 11: 1-79.

- Laurie H. & Silander Jr J.A. 2002. Geometric constraints and spatial pattern of species richness: critique of range-based null models. *Diversity and Distributions* 8: 351-364.
- Lees, D.; Kremen, C.; Andriamampianina. 1999. A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 529-584.
- Lellinger, D.B. 1985. The distribution of Panama's pteridophytes. Pp. 43-47. In: W.G D'Arcy & M.D. Correa (eds.), The botany and natural history of Panama. *Monographs of Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden* 10.
- Lieberman, D.; Lieberman, M.; Peralta, R. & Hartshorn, G.S. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 84: 137-152.
- Lomolino M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views *Global Ecology & Biogeography* 10(1): 3-13(11).
- Lusk C.H., Chazdon R.L. & Hofmann G. 2006. A bounded null model explains juvenile tree community structure along light availability gradients in a temperate rain forest. *Oikos* 112(1): 131-137.
- Lyons S.K. & Willig M.R. 2002. Species richness, latitude, and scale-sensitivity. *Ecology* 83(1): 47-58.
- Maack, R. 1968. *Geografia física do Estado do Paraná*. Banco de Desenvolvimento do Estado do Paraná, Universidade Federal do Paraná e Instituto de Geologia e Pesquisas Tecnológicas, Curitiba, PR, 350 p.
- MacArthur, R.H. 1972. Geographical ecology. Harper and Row, New York.
- Magnusson, W.E. & Mourão, G. 2005. *Estatística sem matemática. A ligação entre as questões e a análise*. Editora PLANTA, Londrina, PR, 138p.
- Marques R. 2006. Caracterização química da fertilidade do solo. Pp. 99-124. In: Lima M.R. (ed.). *Diagnóstico e recomendações de manejo do solo*. Aspectos teóricos e metodológicos. Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias, Curitiba, PR.
- Martin, L.; Suguio, K. & Flexor, J.M. 1989. As flutuações do nível do mar durante o quaternário superior e a evolução geológica de deltas brasileiros. *Boletim do Instituto de Geografia da Universidade de São Paulo* 15 (Public. Espec.): 1-186.

- McAlece, N.; Lamshead, P. J. D.; Paterson, G. L. J. & Gage, J. D. 1997. BioDiversity Professional. Beta-Version 2. The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Science. [<http://www.nhm.ac.uk/zoology/bdpro>].
- McCain C.M. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31: 19-31.
- Mickel, J. & Smith, A.R. 2004. The Pteridophytes of Mexico. *Memoirs of The New York Botanical Gardens* v.8. New York.
- MMA 1998. *Primeiro relatório nacional para a Convenção sobre Diversidade Biológica: Brasil*. Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal (MMA), Brasília.
- Moran, R.C. 1995. The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on Neotropical montane forest. Pp. 359-363 *In*: S.P. Churchill, H. Baslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.) *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. New York Botanical Garden Press, New York, USA.
- Moran, R.C. & Riba, R. (eds.) 1995. *Flora Mesoamericana. Volumen 1 – Psilotaceae a Salviniaceae*. Instituto de Biologia, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico, D.F.
- Moran, R.C.; Klimas, S. & Carlsen, M. 2003. Low-trunk epiphytic ferns on tree ferns versus angiosperms in Costa Rica. *Biotropica* 35(1): 48-56.
- Moura, R.L. 2003. *Riqueza de espécies, diversidade e organização de assembléias de peixes em ambientes recifais: um estudo ao longo do gradiente latitudinal da costa brasileira*. Tese de Doutorado, Depto. de Zoologia, IB-USP, 630p.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32(4b): 793-810.
- Paciencia, M.L.B. 2001. *Efeitos da fragmentação florestal sobre a comunidade de pteridófitas da Mata Atlântica sul baiana*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Depto. de Botânica, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, 177 p.
- Paciencia, M.L.B. & Prado, J. 2004. Efeitos de borda sobre a comunidade de pteridófitas na Mata Atlântica da região de Una, sul da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* .27(4): 641-653,

- Paciencia, M.L.B. & Prado, J. 2005a. Effects of the forest fragmentation on the pteridophyte communities in an Atlantic Rain Forest. *Plant Ecology* 180: 87-104.
- Paciencia, M.L.B. & Prado, J. 2005b Distribuição espacial da assembléia de pteridófitas em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica no sul da Bahia, Brasil. *Hoehnea* 32(1): 103-117.
- Page, C. N. 1979. Experimental Aspects of Fern Ecology. Pp. 551-589. In: Dyer, A. F. (ed.). *The Experimental Biology of Ferns*. Academic Press, London.
- Page C.N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119: 1-33.
- Palmer, M.W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71(3): 1195-1198.
- Parris, B.S.; Beaman, R.S. & Beaman, J.H. 1992. The plants of Mount Kinabalu I. Ferns and Ferns Allies. Royal Botanic Garden, Kew, England.
- 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.
- Peck, J.H.; Peck, C.J. & Farrar, D.R. 1990. Influences of life history attributes on formation of local and distant fern populations. *American fern Journal* 80: 126-142.
- Pendry, C.A. & Proctor, J. 1996. The causes of altitudinal zonation of rain forests in Bukit, Belalong, Brunei. *Journal of Ecology* 84: 407-418.
- Pereira, M.J. 1992. Considerações sobre a estratigrafia do Cenomaniano-Santoniano em algumas bacias continentais brasileiras e sua implicação na história tectônica e sedimentar da margem continental. *Boletim de Geociências da Petrobrás* 6(3-4): 171-176.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of the concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- Pineda, J. & Caswell, H. 1998. Bathymetric species-diversity patterns and boundary constraints on vertical range distributions. *Deep-Sea Research II* 45:83-101.
- Poulsen, A.D. & Nielsen, I.H. 1995. How many ferns are there in one hectare of Tropical Rain Forest? *American Fern Journal* 85(1): 29-35.
- Poulsen A.D.; Tuomisto H. & Balslev H. 2006. Edaphic and Floristic Variation within a 1-ha Plot of Lowland Amazonian Rain Forest. *Biotropica* 38(4): 468-478.

- Proctor, G.R. 1985. *Ferns of Jamaica*. British Museum of Natural History, London, 631p.
- Proctor, J.; Lee, Y.F., Langley, A.M.; Munro, W.R.C. & Robertson, F.M. 1988. Ecological studies on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah. I. Environment, forest structure and floristics. *Journal of Ecology* 76: 320-340.
- Prado, J. 1998. Pteridófitas do Estado de São Paulo. Pp. 47-61. In: C.E.M. Bicudo & G.J. Shepherd (eds.), *Biodiversidade do Estado de São Paulo*. 2. Fungos macroscópicos & plantas. FAPESP, São Paulo.
- Pryer, K. M.; Schneider, H.; Smith, A. R.; Cranfill, R.; Wolf, P. G.; Hunt, J. S. & Sipes, S. D. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409: 618-622.
- Pryer, K.M.; Schuettpelz, E.; Wolf, P.G.; Schneider, H.; Smith, A.R. & Cranfill, R. 2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany* 91(10): 1582–1598.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200-205.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *The American Naturalist* 149(5): 875-902.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Rahbek C.; Gotelli N.J.; Colwell R.K.; Entsminger G.L.; Rangel T.F.L.V.B. & Graves G.R. 2007. Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B – Biological Sciences* 274: 165-174.
- Rangel T.F.L.V.B. & Diniz-Filho J.A.F. 2003. Spatial patterns in species richness and the geometric constraint simulation model: a global analysis of mid-domain effect in Falconiformes. *Acta Oecologica* 24: 203-207.
- Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (eds.) (1993). *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Roderjan, C.V. 1994. *O gradiente da floresta ombrófila densa no morro Anhangava, Quatro Barras, PR – aspectos climáticos, pedológicos e fitossociológicos*. Tese de Doutorado, Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná – UFPR, Curitiba, PR, 119p.

- Roderjan, C.V. & Kunioshi, Y.S. 1988. Macrozoneamento florístico da Área de Proteção Ambiental APA - Guaraqueçaba. *Série técnica nº 15*. Curitiba: FUPEF, 53p.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 514-527.
- Roos, M. 1995. Mapping the world's pteridophyte diversity – systematics and floras. Pp. 29-42 In: J.M. Camus, M.Gibby & R.J. Johns (eds.). *Pteridology in Perspective*, Royal Botanic Gardens, Kew, England.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- S.O.S Mata Atlântica / INPE 1993. *Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no domínio da Mata Atlântica no Estado do Paraná no período 1985-1990*. Fundação S.O.S. Mata Atlântica, São Paulo, SP.
- Salovaara K.J., Cárdenas G.G. & Tuomisto H. 2004. Forest classification in an Amazonian rainforest landscape using pteridophytes as indicator species. *Ecography* 27: 689-700.
- Sandel B.S. & McKone M.J. 2006. Reconsidering null models of diversity: Do geometric constraints on species ranges necessarily cause a mid-domain effect? *Diversity and Distributions* 12: 467-474.
- Scarano F.R. 2002. Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90: 517-524.
- SEMA 2002. *Mapeamento da Floresta Atlântica do Estado do Paraná. Cartilha de apoio à interpretação das Cartas de Vegetação*. Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Recursos Hídricos do Paraná, Curitiba, PR, 40 p.
- Shmida, A. & Wilson, M.W. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- Smith, A.R.; Pryer, K.M.; Schuettpelz, E.; Korall, P.; Schneider, H. & Wolf, P.G. 2006. A classification for extant ferns. *TAXON* 55(3): 705-731.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. 3rd ed., W.H. Freeman and Company, New York.
- StatSoft Inc. 1984-2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. [www.statsoft.com.]

- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist* 133(2): 240-256.
- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140(6): 893-911.
- ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67(5): 1167-1179.
- ter Braak, C.J.F. 1997-2002. CANOCO for Windows, version 4.5. Biometrics – Research Plant Research International. Wageningen, The Netherlands.
- Tryon, R.M. 1972. Endemic areas and geographic speciation in tropical American ferns. *Biotropica* 4 (3): 121-131.
- Tryon, R. M. 1985. Fern speciation and biogeography. Pp. 353-360. In: Dyer, A. F. & Page, C. N. (eds.). *Biology of Pteridophytes*. The Royal Society of Edinburgh, Edinburgh.
- Tryon, R.M. 1986. The biogeography of species, with special reference to ferns. *Botanical Review* 52 (2): 117-152.
- Tryon, R.M. 1989. Pteridophytes. In: H. Lieth & M.J.A. Werger (eds.), *Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies. Ecosystems of the World V. 14b*. Elsevier, Amsterdam, Pp. 327-338.
- Tryon, R. M. & Conant, D.S. 1975. The ferns of Brazilian Amazonia. *Acta Amazonica* 5: 23-24.
- Tryon, R. M. & Tryon, A. F. 1982. *Ferns and allied plants, with special reference to tropical America*. Springer-Verlag, New York, NY.
- Tuomisto H. & Ruokolainen K. 1994. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 4: 25-34.
- Tuomisto H. & Ruokolainen K. 2005. Environmental heterogeneity and the diversity of pteridophytes and Melastomataceae in western Amazonia. *Biologiske Skrifter* 55: 37-56.
- Tuomisto, H. & Poulsen, A. D. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte Distribution in Neotropical Rain Forests. *Journal of Biogeography* 23: 283-293.
- Tuomisto, H. & Poulsen, A.D. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. *Journal of Vegetation Science* 11: 383-396.

- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Kalliola, R.; Linna, A.; Danjoy, W. & Rodriguez, Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science* 269: 63-66.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Poulsen, A.D.; Moran, R.C.; Quintana, C.; Cañas, G. & Celi, J. 2002. Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuní National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica* 34(4): 516-533.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Melchor, A. & Sarmiento, A. 2003a. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91: 743-756.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. 2003b. Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian Forests. *Science* 299: 241-244.
- Vazquez, J.A. & Givnish, T.J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology* 86: 999-1020.
- Veloso, H.P.; Filho, A.L.R.R. & Lima, J.C.A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.
- Waechter, J.L. 1992. O epifitismo vascular na planície costeira do Rio Grande do Sul. *Tese de Doutorado*. São Carlos, Universidade Federal de São Carlos. 163 pp.
- Wallace, A.R. 1878. Tropical nature and other essays. Macmillan, New York.
- Wang, G.; Zhou, G.; Yang, L. & Li, Z. 2002. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology* 165: 169-181.
- Watkins Jr., J.E.; Cardelús, C.; Colwell, R.K. & Moran, R.C. 2006. Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany* 93(1): 73–83. 2006.
- Watkins Jr J.E., Mack M.C., Sinclair T.R. & Mulkey S.S. 2007. Ecological and evolutionary consequences of desiccation tolerance in tropical fern gametophytes. *New Phytologist* (2007): 1-10
- Williams-Linera, G.; Palacios-Rios, M. & Hernández-Gómez, R. 2005. Fern richness, tree species surrogacy, and fragment complementarity in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 14: 119-133.

- Zapata, F.A., Gaston, K.J. & Chown, S.L. 2003. Mid-domain models of the species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology* 72: 677-690.
- Zapata F.A., Gaston K.J. & Chown S.L. 2005. The Mid-Domain Effect Revisited. *The American Naturalist* 166(5): 144-148.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th ed., Prentice-Hall Inc., New Jersey, 663 p.+212ap
- Zuquim, G., Costa, F.R.C. & Prado, J. 2007. Fatores que determinam a distribuição de espécies de pteridófitas da Amazônia Central. *Revista Brasileira de Biociências* 5(Supl.2): 360-362.

Área de Estudo

Fotos: P.Labiak & M.Paciencia
Projeto Altitudinal - FBPN 0593/2003

RESTINGA

Tibouchina clavata, uma espécie abundante na Restinga

Geylussacea brasiliensis, a camarinha, uma das espécies mais emblemáticas das Restinga paranaense

Ilha do Mel

Praia de Leste

FLORESTA OMBRÓFILA DENSE DAS TERRAS BAIXAS

FLOE do Palmito

Ilha do Mel

FOD SUBMONTANA 10-200 m

Sítio 50 m.s.n.m. (Marumbi)

Sítio 50 m.s.n.m. (Marumbi)

FOD SUBMONTANA 200-400 m

Rio São João (Marumbi)

Sítio 200 m.s.m. (Prata)

Sítio 200 m.s.n.m. (Graciosa)

FOD SUBMONTANA 400-600 m

Interior da mata perto dos 400 m de altitude

Sítio 400 m.s.n.m. (Prata)

FOD MONTANA 600-800 m

Sítio 600 m.s.n.m. (Marumbi)

Sítio 600 m.s.n.m. (Prata)

Dossel da floresta próximo aos 600 m de altitude

FOD MONTANA 800-1.000 m

Sítio 800 m.s.n.m. (Graciosa)

Curso d'água presente no Marumbi

FOD ALTO-MONTANA 1.000-1.200 m

Sítio 1.000 m.s.n.m. (Prata)

Sítio 1.000 m.s.n.m. (Marumbi)

FOD ALTO-MONTANA

1.000-1.200 m (continuação)

Bambu-criciúma em flor, uma gramínea muito comum na Graciosa e no Marumbi, nas altitudes acima de 1.000 m.s.n.m.

Detalhe da inflorescência do bambu-criciúma

Sítio 1.000 m.s.n.m. (Marumbi)

Dossel da floresta – Sítio PR1000

Sítio 1.000 m.s.n.m. (Graciosa)

FOD ALTO-MONTANA

1.200-1.400 m

Chão da floresta em altitudes acima de 1.100 m.s.n.m., em que as raízes afloram, constituindo um emaranhado denso e impenetrável

Dossel da mata, próximo ao Sítio MR1.000

Sítio 1.200 m.s.n.m. (Marumbi)

Sítio 1.200 m.s.n.m. (Prata)

Sítio 1.200 m.s.n.m. (Graciosa)

FOD ALTO-MONTANA

1.400-1.500 m

Enclave de FOD a 1.400 m de altitude, em meio aos campos naturais (Serra da Graciosa)

Enclave de FOD a 1.400 m de altitude, próximo à Torre da Prata, ponto máximo em elevação da Serra da Prata

Sítio 1.400 m.s.n.m. (Graciosa)

Dossel da floresta – Sítio MR1400

Sítio 1.400 m.s.n.m. (Graciosa)

Apêndice II. Espécies observadas na Serra do Mar paranaense, dentro e fora das parcelas amostrais do presente estudo. Todas as espécies aqui elencadas foram encontradas dentro do intervalo latitudinal 25°13'S a 25°55'S, equivalendo à amplitude latitudinal de execução desse trabalho, mas não necessariamente nas mesmas montanhas estudadas pelo mesmo. n.r. = não registrada

Família	Espécie	Autor	Altitude	Material Coletado
Anemiaceae	<i>Anemia phyllitidis</i>	(L.) Sw.	0-900	Paciencia, M.L.B. 2142
	<i>Anemia villosa</i>	Humb. & Bonpl. ex Willd.	1200	Labiak, P.H. 3515
Aspleniaceae	<i>Asplenium auriculatum</i>	Sw.	800-1000	Labiak, P.H. 3529, 3418
	<i>Asplenium cirrhatum</i>	Rich. ex Willd.	200	Labiak, P.H. 3940
	<i>Asplenium cuspidatum</i>	Lam.	n.r.	Labiak, P.H. 3022
	<i>Asplenium feei</i>	Kunze ex Fée	800	Labiak, P.H. 3747
	<i>Asplenium harpeodes</i>	Sw.	800-1100	Labiak, P.H. 1977, 3536, 3551, 3419
	<i>Asplenium incurvatum</i>	Fée	800-1200	Labiak, P.H. 3410, 3520
	<i>Asplenium kunzeanum</i>	Klotzsch ex Rosenst.	200-1000	Labiak, P.H. 1911, 3517, 3007, 3255, 3259, 3268, 3384, 3545, 3421
	<i>Asplenium lacinulatum</i>	Schrad.	0	Labiak, P.H. 3111, 3125
	<i>Asplenium martianum</i>	C. Chr.	800-1000	Labiak, P.H. 2045, 3258, 3420, 3748
	<i>Asplenium mucronatum</i>	C. Presl	200-400	Labiak, P.H. 3224, 3933
	<i>Asplenium muellerianum</i>	Rosenst.	400	Labiak, P.H. 3231
	<i>Asplenium oligophyllum</i>	Kaulf.	300-800	Labiak, P.H. 1916, 3753; Paciencia, M.L.B. 2133
	<i>Asplenium pseudonitidum</i>	Raddi	1200	SEM COLETA
	<i>Asplenium pteropus</i>	Kaulf.	200-250	Labiak, P.H. 1913, 3932, 3386, 3578, 3582, 3746
	<i>Asplenium scandicinium</i>	Kaulf.	400-1030	Labiak, P.H. 3233, 3243; Paciencia, M.L.B. 2194
	<i>Asplenium serra</i>	Langsd. & Fisch.	0	Labiak, P.H. 3127
	<i>Asplenium serratum</i>	L.	0	Paciencia, M.L.B. 2114
	<i>Asplenium triquetrum</i>	Murakami & R.C. Moran	200-600	Labiak, P.H. 1908, 3006, 3392, 3560, 3581, 3588
	<i>Asplenium uniseriale</i>	Raddi	800	Labiak, P.H. 3256
Blechnaceae	<i>Blechnum binervatum</i>	(Poir.) C.V. Morton	0-1400	Paciencia, M.L.B. 2144
	<i>Blechnum lehmannii</i>	Hieron.	600	Labiak, P.H. 3283
	<i>Blechnum occidentale</i>	L.	0	Labiak, P.H. 3606
	<i>Blechnum sampaioanum</i>	Brade	200-600	Labiak, P.H. 3270, 3499, 3936; Paciencia, M.L.B. 2126, 2132
	<i>Blechnum serrulatum</i>	Rich.	0	Labiak, P.H. 3140
	<i>Blechnum cordatum</i>	(Desv.) Hiron.	1400	Labiak, P.H. 3672

	<i>Blechnum</i>	<i>schomburgkii</i>	(Klotzsch) C. Chr.	1400	Paciencia, M.L.B.	2163
	<i>Salpichlaena</i>	<i>volubilis</i>	(Kaulf.) Hook.	0-400	Labiak, P.H.	3101, 3166, 3524
Cyatheaceae	<i>Alsophila</i>	<i>sternbergii</i>	(Sternb.) D.S. Conant	400-1100	Labiak, P.H.	2949, 3288
	<i>Cyathea</i>	<i>atrovirens</i>	(Langsd. & Fisch.) Domin	0-10	Labiak, P.H.	3130, 3131, 3132, 3492
	<i>Cyathea</i>	<i>corcovadensis</i>	(Raddi) Domin	600	Labiak, P.H.	3266
	<i>Cyathea</i>	<i>delgadii</i>	Sternb.	1100	Labiak, P.H.	2948
	<i>Cyathea</i>	<i>hirsuta</i>	C. Presl	400	Labiak, P.H.	3287
	<i>Cyathea</i>	<i>leucofolis</i>	Domin	80	Labiak, P.H.	3455, 3466
	<i>Cyathea</i>	<i>phalerata</i>	Mart.	200-1100	Labiak, P.H.	2947, 3381, 3425; Paciencia, M.L.B. 2198
Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia</i>	<i>dissecta</i>	(Sw.) T. Moore	50-1000	Labiak, P.H.	3157, 3284, 3422, 3458, 3543, 3561, 3580, 3956,
	<i>Dennstaedtia</i>	<i>globulifera</i>	(Poir.) Hieron.	400	Labiak, P.H.	3010
	<i>Pteridium</i>	<i>arachnoideum</i>	(Kaulf.) Maxon	0-10	SEM COLETA	
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia</i>	<i>sellowiana</i>	Hook.	800-1400	SEM COLETA	
Dryopteridaceae	<i>Arachniodes</i>	<i>denticulata</i>	(Sw.) Ching	1300-1400	Labiak, P.H.	2050, 3402, 3874
	<i>Ctenitis</i>	<i>anniesii</i>	(Rosenst.) Copel.	800	Labiak, P.H.	3262
	<i>Ctenitis</i>	<i>falciculata</i>	(Raddi) Ching	500	Labiak, P.H.	3500
	<i>Ctenitis</i>	<i>pedicellata</i>	(H. Christ) Copel.	40-600	Labiak, P.H.	3246, 3558, 3584, 3623
	<i>Didymochlaena</i>	<i>truncatula</i>	(Sw.) J. Sm.	200-800	SEM COLETA	
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>brachyneuron</i>	(Fée) J. Sm.	1000-1500	Labiak, P.H.	3397, 3877; Paciencia, M.L.B. 2189
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>chrysolepis</i>	(Fée) Alston	10-800	Labiak, P.H.	3497, 3541
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>crassinerve</i>	T. Moore	0-50	SEM COLETA	
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>didymoglossoides</i>	C. Chr.	1200	Labiak, P.H.	3504
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>iguapense</i>	Brade	0-200	Labiak, P.H.	3106, 3115, 3118, 3122, 3129, 3495, 3576
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>lingua</i>	(C. Presl) Brack.	0-150	Labiak, P.H.	3473, 3620, 3116
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>macrophyllum</i>	(Mett. ex Kuhn) H. Christ	0-10	Labiak, P.H.	3110, 3123, 3493
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>nigrescens</i>	(Hook.) T. Moore ex Diels	10-400	Labiak, P.H.	3172, 3496
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>ornatum</i>	(Mett. ex Kuhn) H. Christ	400-1400	Paciencia, M.L.B.	2141, 2158; Labiak, P.H. 3235
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>paulistanum</i>	Rosenst.	200	Labiak, P.H.	3379
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>squamipes</i>	(Hook.) T. Moore	1200	Paciencia, M.L.B.	2161, 2181
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>subarborescens</i>	Rosenst.	0	Labiak, P.H.	3026
	<i>Elaphoglossum</i>	<i>villosum</i>	(Sw.) J. Sm.	1400	Labiak, P.H.	3397
	<i>Elaphoglossum</i>	sp.		0-400	Labiak, P.H.	3240, 3119, 3120, 3124
	<i>Lastreopsis</i>	<i>amplissima</i>	(C. Presl) Tindale	400-1000	Labiak, P.H.	3175, 3244, 3273, 3276, 3424

	<i>Lomagramma guianensis</i>	(Aubl.) Ching	50-800	Labiak, P.H.	3021, 3248
	<i>Megalastrum abundans</i>	(Rosenst.) A.R.Sm. & R.C.Moran	800	Labiak, P.H.	3540
	<i>Megalastrum connexum</i>	(Kaulf.) A.R. Sm. & R.C. Moran	100-800	Labiak, P.H.	3012, 3164, 3522, 3741, 3931, 3983; Paciencia, M.L.B. 2135
	<i>Megalastrum umbrinum</i>	(C. Chr.) A.R. Sm. & R.C. Moran	200-400	Labiak, P.H.	3222, 3942
	<i>Megalastrum wacketii</i>	(C. Chr.) A.R. Sm. & R.C. Moran	100-1000	Labiak, P.H.	3263, 3275, 3280, 3423, 3538, 3559, 3585, 3593, 3984, 3985
	<i>Olfersia cervina</i>	(L.) Kunze	400	Labiak, P.H.	3170
	<i>Polybotrya cylindrica</i>	Kaulf.	200-400	Labiak, P.H.	3013, 3391, 3595, 3952
	<i>Rumohra adiantiformis</i>	(Forst.) Ching	0	Labiak, P.H.	3139, 3603
	<i>Stigmatopteris brevinervis</i>	(Fée) R.C. Moran	400-650	Labiak, P.H.	3162, 3509
	<i>Stigmatopteris caudata</i>	(Raddi) C. Chr.	400-600	Labiak, P.H.	3163, 3507
	<i>Stigmatopteris heterocarpa</i>	(Fée) Rosenst.	400-700	Labiak, P.H.	3161, 3512, 3754
Gleicheniaceae	<i>Dicranopteris flexuosa</i>	(Schrad.) Underw.	1400	Paciencia, M.L.B.	2168
	<i>Sticherus nigropaleaceus</i>	(J.W. Sturm) J. Prado & Lellinger	400-1450	Paciencia, M.L.B.	2167, Labiak, P.H. 3168
Hymenophyllaceae	<i>Abrodictyum rigidum</i>	(Sw.) Ebihara & Dubuisson	400-600	Labiak, P.H.	2057, 3171, 3279, 3743
	<i>Didymoglossum krausii</i>	(Hook. & Grev.) C. Presl	0	Labiak, P.H.	3108
	<i>Didymoglossum reptans</i>	(Sw.) C. Presl	400-1000	Labiak, P.H.	3242, 3254, 3417
	<i>Hymenophyllum asplenioides</i>	(Sw.) Sw.	0-1400	Paciencia, M.L.B.	2110, 2150, 2169
	<i>Hymenophyllum caudiculatum</i>	Mart.	600-1400	Paciencia, M.L.B.	2128, 2145, 2156; Labiak, P.H. 3535, 3569
	<i>Hymenophyllum elegans</i>	Spreng.	400	Labiak, P.H.	3245
	<i>Hymenophyllum fragile</i>	(Hedwig) C.V. Morton	800-1400	Paciencia, M.L.B.	2186, 2188; Labiak, P.H. 3252, 3514, 3874, 3413
	<i>Hymenophyllum fucoides</i>	(Sw.) Sw.	1300-1400	Labiak, P.H.	2053, 3400
	<i>Hymenophyllum hirsutum</i>	(L.) Sw.	0-1000	Labiak, P.H.	2000, 2056, 3135; Paciencia, M.L.B. 2115
	<i>Hymenophyllum magellanicum</i>	Willd.	1200-1400	Paciencia, M.L.B.	2153, 2154, 2172; Labiak, P.H. 3568
	<i>Hymenophyllum microcarpum</i>	Desv.	1100-1400	Labiak, P.H.	1991, 3405b, 3875
	<i>Hymenophyllum polyanthos</i>	(Sw.) Sw.	800-1000	Labiak, P.H.	3428, 3532
	<i>Hymenophyllum pulchellum</i>	Schlecht. & Cham.	1200	Labiak, P.H.	1986
	<i>Hymenophyllum vestitum</i>	(C. Presl) Bosch	800-1400	Paciencia, M.L.B.	2147; Labiak, P.H. 3546, 3549, 3565, 3613, 3617, 3405 ^a
	<i>Polyphlebium angustatum</i>	(Carmich.) Ebihara & Dubuisson	200-1000	Labiak, P.H.	3225, 3385, 3416
	<i>Polyphlebium diaphanum</i>	(Kunth) Ebihara & Dubuisson	800-1000	Labiak, P.H.	3415a, 3547
	<i>Polyphlebium hymenophylloides</i>	(Bosch) Ebihara & Dubuisson,	1000	Labiak, P.H.	3415b
	<i>Polyphlebium pyxidiferum</i>	(L.) Ebihara & Dubuisson	0-1400	Labiak, P.H.	3229, 3239, 3267, 3382, 3387, 3396, 3459, 3550, 3554, 3102
	<i>Trichomanes capillaceum</i>	L.	200-800	Labiak, P.H.	3004
	<i>Trichomanes cristatum</i>	Kaulf.	0-10	Labiak, P.H.	3126, 3107, 3961
	<i>Trichomanes elegans</i>	L.C. Rich.	200	Labiak, P.H.	3944

	<i>Trichomanes pilosum</i>	Raddi	1000-1300	Labiak, P.H.	2062, 2043, 3571, 3608
	<i>Trichomanes polypodioides</i>	L.	0-400	Labiak, P.H.	3134, 3226
	<i>Vandenboschia radicans</i>	(Sw.) Copel.	200-600	Labiak, P.H.	3278, 3953, 3518,
Lindsaeaceae	<i>Lindsaea arcuata</i>	Kunze	400	Paciencia, M.L.B.	2139
	<i>Lindsaea bifida</i>	(Kaulf.) Mett. ex Kuhn	1000	Labiak, P.H.	2041, 3574; Paciencia, M.L.B.2190
	<i>Lindsaea botrychioides</i>	A. St.-Hil.	1400	Paciencia, M.L.B.	2160; Labiak, P.H. 2060
	<i>Lindsaea divaricata</i>	Klotzsch	0-200	Labiak, P.H.	3105, 3113, 3121, 3937
	<i>Lindsaea lancea</i>	(L.) Beddome	200-400	Labiak, P.H.	3114, 3525; Paciencia, M.L.B.2130
	<i>Lindsaea ovoidea</i>	Fée	800	Paciencia, M.L.B.	2120
	<i>Lindsaea quadrangularis</i>	Raddi	0-300	Paciencia, M.L.B.	2113, 2134
	<i>Lindsaea virescens</i>	Sw.	1000	Labiak, P.H.	3573
Lomariopsidaceae	<i>Lomariopsis marginata</i>	(Schrad.) Kuhn	200-500	Labiak, P.H.	3938, 3511
	<i>Nephrolepis biserrata</i>	(Sw.) Schott	0-200	Labiak, P.H.	3145, 3943, 3100, 3112
	<i>Nephrolepis rivularis</i>	(Vahl) Mett. ex Krug	0	Paciencia, M.L.B.	2112
Lycopodiaceae	<i>Huperzia acerosa</i>	(Sw.) Holub	1000-1500	Labiak, P.H.	3607, 3915
	<i>Huperzia biformis</i>	(Hook.) Holub	1200-1400	Labiak, P.H.	3503, 3876; Paciencia, M.L.B. 2178
	<i>Huperzia heterocarpon</i>	(Fée) Holub	800-1500	Labiak, P.H.	3566, 3919; Paciencia, M.L.B. 2122, 2184
	<i>Huperzia hexasticha</i>	B. øllg. & P.G. Windisch	1000-1400	Paciencia, M.L.B.	2164, 2183; Labiak, P.H. 3398
	<i>Huperzia mandiocana</i>	(Raddi) Trevis.	80	Labiak, P.H.	3464
	<i>Huperzia mollicoma</i>	(Spring) Holub	600	Labiak, P.H.	3282
	<i>Huperzia reflexa</i>	(Lam.) Trevis.	400	Labiak, P.H.	3167
	<i>Lycopodiella alopecuroides</i>	(L.) Cranfill	400	Labiak, P.H.	3169
	<i>Lycopodiella camporum</i>	B. øllg. & P.G. Windisch	0	Labiak, P.H.	3015, 3601
	<i>Lycopodiella caroliniana</i>	(L.) Pichi-Sermolli	10	Labiak, P.H.	3490
	<i>Lycopodium clavatum</i>	L.	1400	Paciencia, M.L.B.	2165
Lygodiaceae	<i>Lygodium volubile</i>	Sw.	600	Labiak, P.H.	3025
Marattiaceae	<i>Danaea geniculata</i>	Raddi	10-600	Labiak, P.H.	3934, 3972, 3277, 3586, 3454
	<i>Danaea moritziana</i>	C. Presl	400-600	Labiak, P.H.	3236, 3744
	<i>Marattia cicutifolia</i>	Kaulf.	400-700	Labiak, P.H.	3508, 3869
	<i>Marattia laevis</i>	Sm.	400-800	Labiak, P.H.	3034, 3174, 3539
Oleandraceae	<i>Oleandra articulata</i>	(Sw.) C. Presl	350	Labiak, P.H.	3941
	<i>Osmunda regalis</i>	L.	0	SEM COLETA	
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum acrocarpon</i>	Fée	1030	Paciencia, M.L.B.	2197

	<i>Campyloneurum fallax</i>	Fée	1400-1500	Labiak, P.H.	3399, 3880, 3916
	<i>Campyloneurum major</i>	Lellinger	200	Labiak, P.H.	3374
	<i>Campyloneurum minus</i>	Fée	400-800	Labiak, P.H.	1912, 3228, 3271, 3548, 3250, 3750
	<i>Campyloneurum nitidum</i>	(Kaulf.) C.Presl	0-1200	Paciencia, M.L.B.	2180; Labiak, P.H. 3104, 3230, 3401, 3587, 3611, 3023, 3970
	<i>Campyloneurum rigidum</i>	J. Sm.	40-200	Labiak, P.H.	3032, 3526, 3622
	<i>Microgramma percussa</i>	(Cav.) de la Sota	10-150	Labiak, P.H.	3621, 3498, 3505, 3963
	<i>Microgramma squamulosa</i>	(Kaulf.) de la Sota	1000	Labiak, P.H.	3615
	<i>Microgramma tecta</i>	(Kaulf.) Alston	50-200	SEM COLETA	
	<i>Microgramma vacciniifolia</i>	(Langsd. & Fisch.) Copel.	10	Labiak, P.H.	3136, 3881
	<i>Niphidium crassifolium</i>	(L.) Lellinger	150	Labiak, P.H.	3474
	<i>Pecluma chnoophora</i>	(Kunze) Salino & Morais	0-50	Labiak, P.H.	3148; Paciencia, M.L.B. 2111
	<i>Pecluma paradiseae</i>	(Langsd. & Fisch.) M.G. Price	0-1000	Labiak, P.H.	3138, 3142; Paciencia, M.L.B. 2196
	<i>Pecluma recurvata</i>	(Kaulf.) M.G. Price	50-1000	Paciencia, M.L.B.	2196
	<i>Pecluma sicca</i>	(Lindm.) M.G. Price	600	Labiak, P.H.	1907
	<i>Pecluma truncorum</i>	(Lindm.) M.G. Price	400-800	Labiak, P.H.	3534, 3589
	<i>Pleopeltis astrolepis</i>	(Liebm.) Fourn.	10	Labiak, P.H.	3037, 3975
	<i>Pleopeltis hirsutissima</i>	(Raddi) de la Sota	0-10	Paciencia, M.L.B.	2117; Labiak, P.H. 3973
	<i>Pleopeltis pleopeltidis</i>	(Fée) de la Sota	150-800	Labiak, P.H.	3516, 3249, 3553, 3557
	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i>	(Raddi) Alston	10	Labiak, P.H.	3144, 3967
	<i>Serpocaulon catharinae</i>	(Langsd. & Fisch.) A.R. Sm.	4	Labiak, P.H.	3143
	<i>Serpocaulon fraxinifolium</i>	(Jacq.) A.R. Sm.	200-800	Labiak, P.H.	3033, 3935, 3542
	<i>Serpocaulon latipes</i>	(Langsd. & Fisch.) A.R. Sm.	10	Labiak, P.H.	3964, 3605, 3137
	<i>Serpocaulon triseriale</i>	(Sw.) A.R. Sm.	10	Labiak, P.H.	3974
Polypodiaceae "gramitidóides"	<i>Ceradenia albidula</i>	(Baker) L.E. Bishop	1200	Labiak, P.H.	2058, 3567
	<i>Cochlidium punctatum</i>	(Raddi) L.E. Bishop	400-1500	Labiak, P.H.	3238, 3924; Paciencia, M.L.B. 2162
	<i>Cochlidium serrulatum</i>	(Sw.) L.E. Bishop	200-800	Labiak, P.H.	3544, 3947
	<i>Grammitis fluminensis</i>	Fée	1200-1500	Labiak, P.H.	1996, 3628, 3873, 3921
	<i>Lellingeria apiculata</i>	(Kunze ex Klotzsch) A.R. Sm. & R.C. Moran	800-1200	Paciencia, M.L.B.	2124, 2174, 2192; Labiak, P.H. 3599
	<i>Lellingeria brevistipes</i>	(Mett.) A.R. Smith & R.C. Moran	800-1400	Labiak, P.H.	3513, 3616, 3633; Paciencia, M.L.B. 2123, 2191
	<i>Lellingeria depressa</i>	(C. Chr.) A.R. Sm. & R.C. Moran	1400	Labiak, P.H.	3570
	<i>Lellingeria itatimensis</i>	(C. Chr.) A.R. Sm. & R.C. Moran	1400	Labiak, P.H.	3872
	<i>Lellingeria organensis</i>	(Gardner) A.R. Smith & R.C. Moran	1200-1500	Labiak, P.H.	3923, 3630, 3502, 3404

	<i>Lellingeria</i>	<i>schenckii</i>	(Hieron.) A.R. Sm. & R.C. Moran	1000	Labiak, P.H.	3009, 3614
	<i>Micropolypodium</i>	<i>achilleifolium</i>	(Kaulf.) Labiak & F.B. Matos	1000-1500	Labiak, P.H.	3920, 3627, 3612; Paciencia, M.L.B. 2151
	<i>Micropolypodium</i>	<i>gradatum</i>	(Baker) Labiak & F.B. Matos	1400-1500	Labiak, P.H.	3407, 3631, 3870, 3922
	<i>Terpsichore</i>	<i>reclinata</i>	(Brack.) Labiak	400-1400	Labiak, P.H.	3234, 3871
Pteridaceae	<i>Acrostichum</i>	<i>danaefolium</i>	Langsd. & Fisch.	10	Labiak, P.H.	3981
	<i>Adiantum</i>	<i>abscissum</i>	Schrad.	150-200	Labiak, P.H.	3489, 3523
	<i>Adiantum</i>	<i>pentadactylon</i>	Langsd. & Fisch.	10	Labiak, P.H.	3980
	<i>Anetium</i>	<i>citrifolium</i>	(L.) Splitg.	40	Labiak, P.H.	3619
	<i>Cheilanthes</i>	<i>regularis</i>	Mett.	1000-1300	Labiak, P.H.	2051
	<i>Doryopteris</i>	<i>acutiloba</i>	(Prantl) Diels	1000	Labiak, P.H.	3609
	<i>Doryopteris</i>	<i>collina</i>	(Raddi) J. Sm.	150	Labiak, P.H.	3488
	<i>Doryopteris</i>	<i>crenulans</i>	(Fée) H. Christ	1450	Paciencia, M.L.B.	2166
	<i>Doryopteris</i>	<i>pentagona</i>	Pic. Serm.	n.r.	Labiak, P.H.	3036
	<i>Hecistopteris</i>	<i>pumila</i>	(Spreng.) J. Sm.	200	Labiak, P.H.	3946
	<i>Hemionitis</i>	<i>tomentosa</i>	(Lam.) Raddi	0-50	Labiak, P.H.	3029
	<i>Polytaenium</i>	<i>cajenense</i>	(Desv.) Benedict	40-200	Labiak, P.H.	3389, s/n
	<i>Polytaenium</i>	<i>lineatum</i>	(Sw.) J. Sm.	900	Paciencia, M.L.B.	2143
	<i>Pteris</i>	<i>altissima</i>	Poir.	40-600	Labiak, P.H.	3031, 3018, 3945, 3269
	<i>Pteris</i>	<i>angustata</i>	(Fée) C.V. Morton	600	Paciencia, M.L.B.	2127
	<i>Pteris</i>	<i>decurrens</i>	C. Presl	40-600	Paciencia, M.L.B.	2125; Labiak, P.H. 3016, 3521, 2046, 3272, 3745, 3274, 3281, 3555, 3591
	<i>Pteris</i>	<i>deflexa</i>	Link	800	Labiak, P.H.	3251, 3751
	<i>Pteris</i>	<i>splendens</i>	Kauf.	700-1000	Labiak, P.H.	3501; Paciencia, M.L.B. 2195
	<i>Radiovittaria</i>	<i>stipitata</i>	(Kunze) E.H. Crane	0-80	Labiak, P.H.	3467, 3966
	<i>Vittaria</i>	<i>graminifolia</i>	Kaulf.	800	Labiak, P.H.	3531
	<i>Vittaria</i>	<i>scabrida</i>	Klotzsch ex Fée	400-1000	Labiak, P.H.	2052, 3232, 3414
	<i>Vittaria</i>	<i>lineata</i>	(L.) Sm.	0-1400	SEM COLETA	
Saccolomataceae	<i>Saccoloma</i>	<i>inaequale</i>	(Kunze) Mett.	200-400	Labiak, P.H.	3594, 3954
Salvinaceae	<i>Salvinia</i>	<i>auriculata</i>	Aubl.	10	Labiak, P.H.	3982
Schizaeaceae	<i>Actinostachys</i>	<i>pennula</i>	(Sw.) Hook.	4	Labiak, P.H.	3041, 3883, 3146
	<i>Schizaea</i>	<i>elegans</i>	(Vahl) Sw.	10	Labiak, P.H.	3040, 3882, 3950; Paciencia, M.L.B. 2118
Selaginellaceae	<i>Selaginella</i>	<i>contigua</i>	Baker	80	Labiak, P.H.	3465
	<i>Selaginella</i>	<i>flexuosa</i>	Spring	80-1400	Paciencia, M.L.B.	2152; Labiak, P.H. 2044, 3253, 3530, 3579, 3462, 3749
	<i>Selaginella</i>	<i>macrostachya</i>	(Spring) Spring	800	Labiak, P.H.	3519; Paciencia, M.L.B. 2119

	<i>Selaginella muscosa</i>	Spring	200	Labiak, P.H.	3577
	<i>Selaginella sulcata</i>	(Desv. ex Poir.) Spring ex Mart.	800	Labiak, P.H.	3533, 3552
Tectariaceae	<i>Tectaria incisa</i>	Cav.	10-200	Labiak, P.H.	3024, 3962, 3475, 3393, 3583
	<i>Tectaria pilosa</i>	(Fée) R.C. Moran	150	Labiak, P.H.	3479
	<i>Tectaria vivipara</i>	Jermy & T.G. Walker	200	Labiak, P.H.	3949
Thelypteridaceae	<i>Macrothelypteris torresiana</i>	(Gaudich.) Ching	150	Labiak, P.H.	3506
	<i>Thelypteris abbiattii</i>	C.F. Reed	10	Labiak, P.H.	3960
	<i>Thelypteris araucariensis</i>	Ponce	10	Labiak, P.H.	3965, 3976
	<i>Thelypteris decussata</i>	(L.) Proctor	50-400	Labiak, P.H.	3159, 3460
	<i>Thelypteris dentata</i>	(Forssk.) E. St. John	4	Labiak, P.H.	3141
	<i>Thelypteris lugubris</i>	(Mett.) R.M. Tryon & A.F. Tryon	40-80	Labiak, P.H.	3019, 3625, 3457
	<i>Thelypteris maxoniana</i>	A.R. Sm.	0-10	Labiak, P.H.	3133, 3491
	<i>Thelypteris opposita</i>	(Vahl) Ching	10	Labiak, P.H.	3014, 3969
	<i>Thelypteris paranaensis</i>	A. Salino	40-200	Labiak, P.H.	3486, 3527, 3626
	<i>Thelypteris patens</i>	(Sw.) Small	10	Labiak, P.H.	3494
	<i>Thelypteris ptarmica</i>	(Kunze ex Mett.) C.F. Reed	400	Labiak, P.H.	3173
	<i>Thelypteris raddii</i>	(Rosenst.) Ponce	400	Labiak, P.H.	3160
	<i>Thelypteris tamandarei</i>	(Brade) Ponce	1000	Labiak, P.H.	3426
	<i>Thelypteris vivipara</i>	(Raddi) C.F. Reed	10-150	Labiak, P.H.	3971, 3977, 3481
Woodsiaceae	<i>Diplazium ambiguum</i>	Raddi	150-800	Labiak, P.H.	3478, 3264, 3556, 3261, 3264, 3752
	<i>Diplazium cristatum</i>	(Desr.) Alston	150-400	Labiak, P.H.	3028, 3158, 3476
	<i>Diplazium leptocarpon</i>	Fée	1000	Labiak, P.H.	3427
	<i>Diplazium plantaginifolium</i>	(L.) Urban	40-150	Labiak, P.H.	3484, 3618
	<i>Diplazium striatum</i>	(L.) C. Presl	200	Labiak, P.H.	3017

ESPÉCIES ENCONTRADAS NA ÁREA DE ESTUDO

Licofitas

Fotos: P.Labiak & M.Paciencia
Projeto Altitudinal - FBPN 0593/2003

Huperzia heterocarpon (Fée) Holub

Família: Lycopodiaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente na sua área de ocorrência, entre 800-1.500 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes de luminosidade intensa, ocorrendo preferencialmente como epífita de dossel

Hábito geral

Lycopodiella camporum

B. øllg. & P.G. Windisch

Família: Lycopodiaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente na Restinga aberta, ocorrendo em grande densidade nas zonas intercordão

Preferência de hábitat: áreas abertas, de vegetação predominantemente arbustiva da Restinga baixa; solos arenosos

Hábito geral

Detalhe dos esporângios estrobilares

Lycopodium clavatum L.

Família: Lycopodiaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: restrita aos campos de altitude, a partir de 1.200 m

Preferência de hábitat: ambientes abertos, campestres, sobre solos arenosos

Hábito geral da planta fértil

Selaginella macrostachya

(Spring) Spring

Família: Selaginellaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Relativamente rara na Serra, ocorrendo entre 400-800 m de altitude

Preferência de hábitat: clareiras do interior da mata ou na borda florestal; ambientes de luminosidade intensa

Hábito geral

Detalhe dos estróbilos

Samambaias

Asplenium lacinulatum Schrad.

Família: Aspleniaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Rara, exclusiva da FODTB, atingindo os sopés das escarpas.

Preferência de hábitat: solos arenosos; sub-bosque sombreado da região inter-cordão.

Hábito geral

Face abaxial

Asplenium scandicinum Kaulf.

Família: Aspleniaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Frequente, entre 200-1.100 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes sombreados, dominados por árvores de grande porte

Hábito geral

Asplenium triquetrum

Murakami & R.C. Moran

Família: Aspleniaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Rara, ocorrendo preferencialmente em locais sombreados, entre 200-600 m de altitude

Preferência de hábitat: solos argilosos e relativamente básicos; ambientes sombreados

Hábito

Face abaxial

Asplenium pteropus Kaulf.

Família: Aspleniaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente, entre 0-300 metros de altitude

Preferência de hábitat: ambientes sombreados e moderadamente iluminados

Face abaxial

Hábito geral

Asplenium kunzeanum

Klotzsch ex Rosenst.

Família: Aspleniaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente, desde a FOD Submontana até a FOD Montana, entre 200-1.000 m de altitude. Muito freqüente entre 600-800 m.

Preferência de hábitat: ambientes de luz moderada dos interiores florestais; solos relativamente básicos

Hábito geral

Asplenium serratum L.

Família: Aspleniaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente na FODTB, mas muito rara a partir dos 150 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes de luz intensa a moderada na FODTB

Hábito geral

Face abaxial

Asplenium harpeodes Sw.

Família: Aspleniaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Rara ,ocorrendo na FOD Montana, entre 800-1.100 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes moderadamente iluminados

Hábito geral

Blechnum binervatum

(Poir.) C.V. Morton

Família: Blechnaceae

Hábito: hemiepífita (encontrada na área de estudo como epífita, rupícola, hemiepífita ou erva terrestre)

Ocorrência na Serra: Freqüente em toda a Serra do Mar paranaense, desde a FODTB até a FOD Alto-Montana, entre 0-1.200 m de altitude

Preferência de hábitat: interiores florestais em geral, habitando o chão da floresta, a base dos troncos das árvores ou rochas expostas protegidas da luz intensa.

Hábito geral

Blechnum sampaioanum Brade

Família: Blechnaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente, na faixa de ocorrência, entre 200-600 m de altitude

Preferência de hábitat: interiores florestais; locais protegidos

Hábito geral

Hábito geral da planta fértil

Salpichlaena volubilis (Kaulf.) Hook.

Família: Blechnaceae

Hábito: escandente

Ocorrência na Serra: Rara no interior da mata e freqüente na bordas, especialmente nas porções mais baixas da Serra, entre 0-400 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes abertos, tais como orlas de mata e clareiras próximas à borda da floresta

Hábito geral

Hábito geral

Cyathea delgadii Sternb.

Família: Cyatheaceae

Hábito: arborescente

Ocorrência na Serra: Amplamente distribuída na serra, sempre em densidade moderada, entre 50-1.000 m de altitude

Preferência de hábitat: locais de luminosidade moderada a intensa, principalmente ao longo de riachos;

Hábito geral

Cyathea phalerata Mart.

Família: Cyatheaceae

Hábito: arborescente

Ocorrência na Serra: Densidade moderada na área de ocorrência, especialmente entre 200-1.200 m de altitude

Preferência de hábitat: interiores florestais com solos ricos em Ca^{2+}

Detalhe das escamas da base das frondes

Detalhe de um broto (báculo)

Dicksonia sellowiana Hook.

Família: Dicksoniaceae

Hábito: arborescente

Ocorrência na Serra: Rara, ocorrendo a partir de 800 m de altitude

Preferência de hábitat: interior da FOD Montana, em locais de intensidade luminosa moderada

Detalhe dos tricomas na bainha das frondes

Hábito geral

Elaphoglossum

didymoglossoides C.Chr.

Família: Dryopteridaceae

Hábito: epífita (rupícola na área de estudo), com crescimento vegetativo

Ocorrência na Serra: Raríssima, tendo sido encontrada somente a 1.200 m de altitude, na Serra da Prata. Cresce sempre em grandes populações, com baixa frequência

Preferência de hábitat: informações imprecisas

Hábito geral

Detalhe de um clone, com uma fronde fértil

Elaphoglossum lingua

(C. Presl) Brack.

Família: Dryopteridaceae

Hábito: epífita (ou rupícola)

Ocorrência na Serra: Freqüente na FODTB e na FOD Submontana, abaixo dos 400 m de altitude

Preferência de hábitat: interiores florestais; locais de luminosidade moderada

Elaphoglossum macrophyllum

(Mett. ex Kuhn) H. Christ

Família: Dryopteridaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente na FODTB, mas muito rara em altitudes acima de 50 m.s.n.m.

Preferência de hábitat: epífita de dossel, esta espécie é observada em localidades de luminosidade intensa

Hábito geral – fronde fértil

Elaphoglossum paulistanum Rosenst.

Família: Dryopteridaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente, desde a FODTB até a FOD Submontana, entre 0-400 m de altitude

Preferência de hábitat: epífita de sub-bosque, habita locais de luminosidade moderada

Hábito geral

Elaphoglossum squamipes

(Hook.) T. Moore

Família: Dryopteridaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente na FOD Montana e Alto-Montana, acima de 800 m de altitude

Preferência de hábitat: localidades de luz moderada a intensa, sempre em forófitos altamente capazes de acumular grande quantidade de matéria orgânica

Hábito geral

Detalhe de uma fronde

Lomagramma guianensis

(Aubl.) Ching

Família: Dryopteridaceae

Hábito: hemiepífita

Ocorrência na Serra: Freqüente na FOD Submontana e FOD Montana, entre 50-800 m de altitude

Preferência de hábitat: locais sombreados do interior da floresta

Detalhe das frondes férteis

Hábito geral

Olfersia cervina (L.) Kunze

Família: Dryopteridaceae

Hábito: erva terrestre ou rupícola

Ocorrência na Serra: Freqüente, entre 200-800 m de altitude

Preferência de hábitat: interior florestal, especialmente às margens de riachos ou sobre rochas

Hábito geral

Polybotrya cylindrica Kaulf.

Família: Dryopteridaceae

Hábito: hemiepífita

Ocorrência na pesca: Freqüente, por toda sua área de ocorrência, desde a FODTB até a FOD Montana, de 0-800 m de altitude, onde forma extensas populações

Preferência de hábitat: locais de luminosidade moderada

Hábito geral

Hábito geral

Pínulas férteis

Rumohra adiantiformis

(Forst.) Ching

Família: Dryopteridaceae

Hábito: erva terrestre (ocasionalmente como epífita, a partir de 1.000 m de altitude)

Ocorrência na Serra: Freqüente na Restinga, mas também observada em localidades elevadas, acima da cota 1.000 m.s.n.m.

Preferência de hábitat: locais bem iluminados, onde predominam solos arenosos (Restingas)

Face abaxial

Hábito geral

Stigmatopteris caudata

(Raddi) C. Chr.

Família: Dryopteridaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Rara, ocorrendo entre 200-600 m de altitude

Preferência de hábitat: bordas de mata, em locais moderadamente iluminados; solos básicos

Face abaxial

Stigmatopteris heterocarpa

(Fée) Rosenst.

Família: Dryopteridaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente, entre 400-800 m de altitude

Preferência de hábitat: interior da floresta, em locais sombreados

Hábito geral

Face abaxial

Lastreopsis amplissima

(C. Presl) Tindale

Família: Dryopteridaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente, entre 200-1.100 m d altitude

Preferência de hábitat: interiores florestais, em locais de luminosidade moderada

Hábito geral

Dicranopteris flexuosa

(Schrad.) Underw.

Família: Gleicheniaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente nas áreas não florestais, ao longo de toda a extensão altitudinal da Serra

Preferência de hábitat: áreas abertas, barrancos argilosos e margens de cursos d'água

Hábito geral

Detalhe das pinas acessórias

Hymenophyllum asplenioides

(Sw.) Sw.

Família: Hymenophyllaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente, ao longo de toda a extensão altitudinal das montanhas, desde a FODTB até 1.500 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes sombreados a moderadamente iluminados, muito úmidos

Hábito geral

Hymenophyllum caudiculatum

Mart.

Família: Hymenophyllaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente entre 600-1.400 m.s.n.m. e rara abaixo dos 600 m de altitude, sempre como epífita d esub-bosque

Preferência de hábitat: locais sombreados do interior florestal; muito abundante nas florestas de altitude

Fronde estéril

Fronde fértil

Detalhe dos soros

Hymenophyllum hirsutum (L.) Sw.

Família: Hymenophyllaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente, ao longo de toda a extensão altitudinal das montanhas da Serra, desde a FODTB até 1.500 m de altitude; sempre forma grandes populações

Preferência de hábitat: ambientes sombreados de interiores florestais

Hábito geral

Hymenophyllum magellanicum Willd.

Família: Hymenophyllaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente na sua área de ocorrência, entre 1.100-1.500 m de altitude; rara nas demais porções das montanhas

Preferência de hábitat: locais sombreados e muito úmidos do interior das florestas de altitude

Hábito geral

Hymenophyllum fragile

(Hedwig) C.V. Morton.

Família: Hymenophyllaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Rara, ocorre acima de 800 m de altitude

Preferência de hábitat: locais sombreados e protegidos de ventos

Hábito geral

Didymoglossum reptans

(Sw.) C.Presl

(=*Trichomanes reptans*)

Família: Hymenophyllaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Ocorre ao longo de toda a extensão altitudinal da Serra, de 0-1.400 m.s.n.m., sempre em baixa densidade

Preferência de hábitat: ambientes protegidos de ventos e luz intensa

Hábito geral

Polyphlebium diaphanum

(Kunth) Ebihara & Dubuisson

(=*Trichomanes diaphanum*)

Família: Hymenophyllaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Ocorre com baixa densidade, entre 800-1.100 m.s.n.m.

Preferência de hábitat: bases dos troncos das árvores de interiores florestais

Hábito geral

Polyphlebium angustatum

(Carmich.) Ebihara & Dubuisson

(=*Trichomanes angustatum*)

Família: Hymenophyllaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Rara, em baixa densidade, entre 200-1.100 m de altitude

Preferência de hábitat: bases dos troncos das árvores; locais sombreados

Hábito geral

TP = *Trichomanes polypodioides* L.

espécie freqüente entre 0-400 m de altitude e rara acima dessa cota, ocorrendo até 800 m.

Trichomanes cristatum Kaulf.

Família: Hymenophyllaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Distribuição disjunta entre a Restinga, em que é muito freqüente, e a FOD Montana (800-1.100 m de altitude), em que ocorre em baixa densidade

Preferência de hábitat: ambientes muito iluminados; solos arenosos

Hábito geral

Detalhe de fronde estéril

Vandenboschia radicans

(Sw.) Copel.

(=*Trichomanes radicans*)

Família: Hymenophyllaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Densidade moderada, especialmente entre 200-800 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes de luminosidade moderada, desde a borda até o interior das matas

Fronde fértil

Lindsaea botrychioides A. St.-Hil.

Família: Lindsaeaceae

Hábito: epífita ou rupícola

Ocorrência na Serra: Rara, ocorrendo exclusivamente acima de 1.100 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes sombreados e muito úmidos, principalmente às margens de cursos d'água, onde cresce como rupícola

Hábito geral

Face abaxial

Lindsaea divaricata Klotzsch

Família: Lindsaeaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente na FODTB e relativamente rara na FOD Submontana, entre 0-200 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes iluminados; solos arenosos

Hábito geral

Lindsaea ovoidea Fée

Família: Lindsaeaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Rara, ocorrendo entre 400-800 m.s.n.m.

Preferência de hábitat: interiores florestais, em localidades de luminosidade moderada

Hábito geral

Fronde fértil – Face abaxial

Lygodium volubile Sw.

Família: Lygodiaceae

Hábito: escandente

Ocorrência na Serra: Frequente, entre 0-800 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes alterados, tais como orlas de mata e clareiras florestais

Detalhe da fronde fértil

Danaea moritziana C. Presl

Família: Marattiaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Rara, ocorrendo especialmente entre 50-800 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes sombreados; solos argilosos e relativamente básicos

Detalhe da ráquis

Danaea geniculata Raddi

Família: Marattiaceae

Hábito: erva terrestres

Ocorrência na Serra: Frequente, desde a FODTB até a FOD Montana, entre 0-800 m de altitude

Preferência de hábitat: interiores florestais; ambientes sombreados

Hábito geral – fronde estéril

Detalhe da ráquis

Fronde fértil - face abaxial

Base do pecíolo e parte do caule

Marattia cicutifolia Kaulf.

Família: Marattiaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente, entre 400-800 m de altitude; ocorre em baixa densidade na área de ocorrência

Preferência de hábitat: ambientes de luminosidade moderada, ao longo de trilhas ou no interior da mata densa

Fronde

Base do pecíolo

Face abaxial

Marattia laevis Sm.

Família: Marattiaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente, entre 200-1.000 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes sombreados dos interiores florestais, principalmente às altitudes 800-1.000 m

Caule e base do pecíolo

Hábito geral

Campyloneurum acrocarpon Fée

Família: Polypodiaceae

Hábito: epífita (ou rupícola na área)

Ocorrência na Serra: Freqüente, desde a FODTB até a FOD Montana, entre 0-1.000 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes sombreados, mas apresenta boa tolerância à luminosidade intensa, ocorrendo freqüentemente em clareiras

Hábito geral

Campyloneurum minus Fée

Família: Polypodiaceae

Hábito: epífita (ou rupícola na área)

Ocorrência na Serra: Ocorre desde a FODTB até a FOD Montana, entre 0-800 m de altitude, em baixa densidade

Preferência de hábitat: epífita de sub-bosque, esta espécie ocorre principalmente na base dos troncos das árvores, em locais de luminosidade moderada

Hábito geral

Pleopeltis hirsutissima

(Raddi) de la Sota

Família: Polypodiaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente, desde a Restinga até 1.200 m de altitude

Preferência de hábitat: epífita de dossel; prefere ambientes muito iluminados, ocorrendo no sub-bosque como incidental

Hábito geral

Pecluma paradisae

(Langsd. & Fisch.) M.G. Price

Família: Polypodiaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Muito freqüente e abundante na Restinga; não ocorre a partir de 50 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes iluminados e com solos arenosos

Hábito geral

Face abaxial

Pecluma recurvata

(Kaulf.) M.G. Price

Família: Polypodiaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente, ao longo de toda a extensão altitudinal do gradiente, exceto nas florestas de altitude acima de 1.100 m.s.n.m.

Preferência de hábitat: ocorre preferencialmente em troncos de Cyatheaceae

Hábito geral

Microgramma vacciniifolia

(Langsd. & Fisch.) Copel.

Família: Polypodiaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Frequente na Restinga e na FODTB

Preferência de hábitat: epífita de dossel; ambientes de luminosidade moderada à intensa

Hábito geral

Serpocaulon catharinae

(Langsd. & Fisch.) A.R. Sm.

Família: Polypodiaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Frequente na Restinga e na FODTB

Preferência de hábitat: epífita de dossel; ambientes de luminosidade moderada à intensa

Hábito geral

Grammitis fluminensis Fée

Família: Polypodiaceae “gramitidóide”

Hábito: rupícola (na área de estudo)

Ocorrência na Serra: Frequente, entre 1.200-1.500 m de altitude

Preferência de hábitat: locais muito úmidos e sombreados, especialmente em rochas protegidas

Hábito geral

Lellingeria depressa

(C. Chr.) A.R. Sm. & R.C. Moran

Família: Polypodiaceae “gramitidóide”

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Frequente, entre 400-1.400 m de altitude

Preferência de hábitat: locais sombreados e protegidos da ação de ventos, provavelmente com elevada umidade

Face abaxial

Hábito geral

Lellingeria itatimensis

(C. Chr.) A.R. Sm. & R.C. Moran

Família: Polypodiaceae “gramitidóide”

Hábito: epífita (ou rupícola)

Ocorrência na Serra: Muito rara, ocorrendo em baixíssima densidade, a partir de 1.200 m de altitude

Preferência de hábitat: ambiente sombreado e muito úmido

Hábito geral

Micropolypodium gradatum

(Baker) Labiak & F.B. Matos

Família: Polypodiaceae “gramitidóide”

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente, a partir de 1.200 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes sombreados e úmidos, em troncos de árvores ou rochas protegidas

Hábito geral

Micropolypodium achilleifolium

(Kaulf.) Labiak & F.B. Matos

Família: Polypodiaceae “gramitidóide”

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Freqüente, a partir de 800 m de altitude, mas também pode ser encontrada abaixo dessa cota, em árvores do dossel

Preferência de hábitat: ambientes ensolarados a sombreados

Hábito geral

Adiantum abscissum Schrad.

Família: Pteridaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente, em baixa densidade, entre 50-200 m de altitude

Preferência de hábitat: interiores florestais; ambientes sombreados; solos argilosos

Hábito geral

Face abaxial

Cheilanthes regularis Mett.

Família: Pteridaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Rara, ocorrendo na FOD Alto-Montana, entre 1.100-1.400 m de altitude, em baixa densidade

Preferência de hábitat: clareiras, no interior das florestas de altitude

Hábito geral

Hecistopteris pumila (Spreng.) J.Sm.

Família: Pteridaceae

Hábito:

Ocorrência na Serra: Distribui-se esparsamente na FODTB, sempre formando agrupamentos densos

Preferência de hábitat: ambientes muito úmidos e sombreados

Hábito geral

Face abaxial das frondes
de um indivíduo fértil
(Labiak & Prado 1998)

Detalhe de um indivíduo
isolado

Doryopteris crenulans

(Fée) H. Christ

Família: Pteridaceae

Hábito: rupícola

Ocorrência na Serra: exclusiva da floresta de altitude, ocorrendo em baixa densidade e frequência

Preferência de hábitat: rochas expostas à luz, no interior da floresta de altitude

Hábito geral

Pteris angustata (Fée) C.V. Morton

Família: Pteridaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Rara, ocorrendo na FOD Submontana à Montana, entre 200-600 m de altitude, sempre em baixa densidade

Preferência de hábitat: locais sombreados, pouco úmidos

Hábito geral

Face adaxial - detalhe da fronde

Face abaxial – detalhe dos sori

Vittaria scabrida Klotzsch ex Fée

Família: Pteridaceae

Hábito: epífita

Ocorrência na Serra: Frequente ao longo do gradiente de altitude, entre 200-1.000 m.s.n.m., ocorre em baixa densidade

Preferência de hábitat: troncos de árvores ou rochas nuas do interior florestal; ambientes de luminosidade moderada

Hábito geral - Jovem

Schizaea elegans (Vahl) Sw.

Família: Schizaeaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Frequente na Restinga e na FODTB

Preferência de hábitat: associa-se a solos arenosos e pobres em nutrientes

S. elegans varia consideravelmente na forma e no tamanho, apresentando desde frondes flabeliformes e fendidas até frondes basicamente filiformes

Hábito geral – frondes férteis

Detalhe dos esporangióforos

Hábito geral – frondes férteis

Actinostachys pennula (Sw.) Hook.

Família: Schizaeaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Frequente na Restinga, onde ocorre em grande densidade; também ocorre na FODTB

Preferência de hábitat: associa-se a solos arenosos, pobres em nutrientes

Detalhe dos esporangióforos

Hábito geral – frondes férteis

Thelypteris paranaensis Salino

Família: Thelypteridaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente na FOD Submontana, de 40-400 m de altitude, onde forma grandes populações locais devido ao crescimento vegetativo

Preferência de hábitat: ambientes muito úmidos, especialmente locais próximos a cursos d'água

Detalhe de uma gema em início de brotação

Thelypteris maxoniana A.R. Sm.

Família: Thelypteridaceae

Hábito: erva terrestre

Ocorrência na Serra: Freqüente na FODTB e na FOD Submontana até 200 m de altitude

Preferência de hábitat: ambientes sombreados e úmidos do interior florestal e locais próximos a cursos d'água

Face abaxial

Escolha de estimador não-paramétrico de riqueza (riqueza extrapolada)

A fim de se utilizar um método para estimar a riqueza de espécies por extrapolação, foram testados sete estimadores não paramétricos diferentes, amplamente utilizados em estudos de ecologia: ACE; ICE; Bootstrap; Chao1 e Chao 2; Jackknife 1 e Jackknife 2.

Em termos gerais, um bom estimador de riqueza, independentemente do tipo (riqueza S , curvas de extrapolação espécie-área derivada da distribuição log-normal e estimadores não-paramétricos) é aquele que trabalha com valores iguais ou acima da riqueza observada.

Comparando-se o número de **real espécies** (e não o observado, mas o número total de espécies de fato presentes na amostra) com o estimado pode-se determinar alguns parâmetros importantes para a escolha do estimador: 1). se o estimador é preciso ou apresenta desvios oriundos de artefatos matemáticos, ou seja, se ele consistentemente superestima ou subestima a riqueza; 2). se o estimador é acurado, ou seja, se ele superestima tanto quanto subestima.

Também é desejável se verificar se os valores estimados são próximos do observado e se os estimadores são correlacionados com seus valores finais. No caso dos estimadores não-paramétricos, uma maneira de se avaliar seu comportamento é através de uma análise gráfica (Figura App-IV).

Figura App-IV. Variação de sete estimadores não paramétricos, para 166 espécies de pteridófitas e 30 parcelas amostradas (600m² cada) na Serra do Mar paranaense.

Pela figura App-IV, o estimador Chao1 é o melhor extrapolador da riqueza de espécies, uma vez que estimou um número relativamente próximo ao observado, estabilizado próximo ao final da amostragem.

Segundo Palmer (1990), a conduta de um estimador deve ser avaliada analiticamente segundo os seguintes parâmetros:

1) desvio da média,

$$DM = \frac{(E_{j1} - O_{j1})}{P} + \frac{(E_{j2} - O_{j2})}{P} + \dots + \frac{(E_{jp} - O_{jp})}{P}, \text{ onde}$$

E_j = riqueza estimada

O_j = riqueza existente de fato (se fossem registradas todas as espécies presentes na amostra)

P = número de amostras.

O desvio da média DM será positivo se o estimador superestimar a riqueza e negativo se subestimar.

2) desvio quadrado da média,

$$DQM = \frac{(E_{j1} - O_{j1})^2}{P} + \frac{(E_{j2} - O_{j2})^2}{P} + \dots + \frac{(E_{jp} - O_{jp})^2}{P}, \text{ onde}$$

E_j = riqueza estimada

O_j = riqueza existente de fato (se fossem registradas todas as espécies presentes na amostra)

P = número de amostras.

Estimadores com desvios quadrados DQM menores são mais precisos do que aqueles com valores maiores, uma vez que este parâmetro mede a “proximidade” do estimador à riqueza de espécies.

Tanto DM quanto DQM medem o desvio absoluto da riqueza estimada da riqueza de espécies em si (observada, no caso);

3) desvio quadrado proporcional da média,

$$DQPM = \frac{\left[\frac{(E_{j1} - O_{j1})}{O_{j1}} \right]^2}{P} + \frac{\left[\frac{(E_{j2} - O_{j2})}{O_{j2}} \right]^2}{P} + \dots + \frac{\left[\frac{(E_{jp} - O_{jp})}{O_{jp}} \right]^2}{P}, \text{ onde}$$

E_j = riqueza estimada

O_j = riqueza existente de fato (se fossem registradas todas as espécies presentes na amostra)

P = número de amostras.

O parâmetro DQPM mede o desvio relativo existente entre a riqueza estimada e a observada.

4). percentual de superestimação,

É uma outra medida da precisão do estimador. Quanto mais próximo a 100% ou 0%, pior é o desempenho do estimador, que, assim, trabalha para uma riqueza superestimada em 0 ou 100% do tempo, em função do aumento amostral.

Por outro lado, quanto mais próximo a 50%, melhor é o desempenho, moderado, do estimador, que está superestimando a riqueza apenas 50% do tempo.

5) correlação entre a riqueza estimada e observada

O coeficiente de correlação entre os estimadores e os valores reais mede a adequabilidade dos estimadores para propósitos de comparações. Se o coeficiente (R) é próximo de 1, o estimador pode ser usado para comparar riquezas de áreas diferentes.

Tabela. App-IV. Desempenho de sete estimadores de riqueza, para 166 espécies observadas, em 180 unidades amostrais de 10m x 10m (100 m²). Utilizou-se esta escala para a avaliação dos estimadores a fim de se obter o maior número possível de amostras. Todos os valores para R são positivos. DM = desvio da média; DQM = desvio quadrado da média; DQPM = desvio quadrado proporcional.

Estimador	DM	% de Superestimação	DQM	DQPM	R	Média percentual de estimativa*	Percentual de amostragem ($S = 166$)
$n = 180$							
ACE	6,0215	100	37,26	0,004	0,9992	95,27	96,42
ICE	25,437	100	1427,59	1,470	0,2152	83,96	94,42
Chao 1	8,0585	100	65,61	0,005	0,9993	93,99	95,42
Chao 2	23,847	100	789,33	0,577	0,9445	83,97	93,67
Jack 1	27,743	99,44	814,05	0,065	0,9578	82,34	89,30
Jack 2	36,956	99,44	1489,76	0,136	0,8795	77,80	87,40
Boot	13,648	99,44	194,69	0,015	0,9919	90,35	94,22

*Indica o quanto o estimador estimou, em média, com o aumento do número da amostra.

Todos os estimadores testados superestimaram a riqueza de espécies, durante praticamente 100% do tempo; nenhum deles forneceu valores subestimados.

Entretanto, segundo os parâmetros aplicados por Palmer (1990), o ACE deve ser o estimador escolhido para análises e interpretações subsequentes acerca da riqueza. Isto porque, apesar de falhar na análise gráfica da figura App-IV, deve ser considerado o mais preciso entre todos e também é aquele que apresenta o maior coeficiente de correlação (juntamente com Chao1), além de melhor estimar a riqueza com o aumento da amostra e de apresentar o maior percentual de amostragem.

Análise de regressão por guildas de tipo de hábito

Inicialmente, as análises foram conduzidas com todas as 30 parcelas nas quais foi registrada a comunidade de pteridófitas na Serra do Mar paranaense. Estas análises revelaram uma diminuição significativa do número de indivíduos de ervas terrestres ($R^2_{erv}=0,213$; $p<0,05$) e de hemiepífitas ($R^2_{hmf}=0,153$; $p<0,05$), mas não de pteridófitas arborescentes ($R^2_{arb}=0,073$; $p=0,148$). Por outro lado, epífitas e rupícolas exibiram um aumento em abundância conforme aumenta a altitude ($R^2_{epf}=0,266$; $p<0,005$ e $R^2_{rup}=0,173$; $p<0,05$, respectivamente). Estes resultados estão sintetizados na figura App-V.

No entanto, algumas parcelas utilizadas nas análises apresentaram um número de indivíduos muito maior (ou menor) do que o esperado segundo a reta de regressão (“predito”), resultando em resíduos discrepantes dos demais. Tal discrepância pôde ser evidenciada através da análise dos desvios-padrões dos resíduos padronizados, ou *sigma*. Todo o valor de resíduo padronizado ± 2 vezes o limite sigma representa um dado discrepante dos demais e, assim, a unidade amostral (para a variável dependente em questão) deve ser considerada um *out-lier*.

As análises de regressão apresentadas no corpo de texto do presente trabalho são resultantes desse processo seletivo, que permitiu a exclusão criteriosa de parcelas que representassem vieses no conjunto de dados.

Apesar de ter apresentado resultados diferentes da análise com todas as parcelas (como no caso das arborescentes e das rupícolas), as análises sem os *out-liers* devem ser consideradas mais precisas (Zar 1999), uma vez que são realizadas sem os valores reconhecidamente discrepantes – e que poderiam conduzir a interpretações equivocadas acerca do fenômeno em questão.

As análises com todas as parcelas foram concordantes com uma terceira abordagem, efetuada sem as parcelas nas quais uma determinada guilda não ocorreu, ou seja, uma análise que contemplou os “zeros” (ausências) da matriz de dados, excluindo-os. Nesta terceira análise, a abundância de pteridófitas arborescentes não mostrou relações com a altitude ($R^2_{arb}=-0,096$; $p>>0,05$; $n=26$), assim como a abundância de hemiepífitas ($R^2_{hmf}=0,018$; $p>0,05$; $n=15$) e de escandentes ($R^2_{esc}=0,072$; $p>>0,05$; $n=5$), aqui testadas em caráter investigativo, apesar do pequeno número amostral.

Da mesma forma em que o verificado para a análise de regressão com todas as parcelas, a abundância das rupícolas aumentou com o gradiente ($R^2_{rup}=0,367$; $p<0,01$; $n=19$).

Por fim, uma vez que tenham ocorrido em todas as parcelas (e, portanto, não são detectados “zeros” na matriz – $n=30$), logicamente, ervas terrestres e epífitas mostraram o mesmo padrão de abundância verificado para as outras análises de regressão: diminuição da abundância em função do aumento da altitude no caso das primeiras ($R^2_{erv}=-0,213$; $p<0,01$; $n=30$), e aumento da abundância de epífitas ao longo do gradiente, a partir da linha de costa ($R^2_{epf}=0,266$; $p<0,005$).

Figura App-V. Análises de regressão entre a abundância de pteridófitas (formas de vida) e o gradiente altitudinal. A. Rupícolas, B. Arbórescentes, C. Hemiepífitas, D. Epífitas, E. Ervas terrestres; 1. Análise com todas as parcelas ($n = 30$), 2. Análise somente com parcelas nas quais foram registradas as formas de vida em questão (no caso das epífitas e ervas terrestres, as análises são idênticas, pois $n = 30$ nos dois casos).