

**CENTRO UNIVERSITARIO DO NORTE DO ESPÍRITO SANTO**  
**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO STRICTU SENSU – BIODIVERSIDADE TROPICAL**

Dissertação de Mestrado

**SAMAMBAIAS E LICÓFITAS DO EXTREMO NORTE DO ESPÍRITO SANTO, SUDESTE DO BRASIL:  
RIQUEZA E VARIAÇÃO FLORÍSTICA**

RAFAEL COELHO ANDRADE

**SÃO MATEUS**

**2016**

**CENTRO UNIVERSITARIO DO NORTE DO ESPÍRITO SANTO  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO STRICTU SENSU – BIODIVERSIDADE TROPICAL**

**SAMAMBAIAS E LICÓFITAS DO EXTREMO NORTE DO ESPÍRITO SANTO, SUDESTE DO BRASIL:  
RIQUEZA E VARIAÇÃO FLORÍSTICA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical da Universidade Federal do Espírito Santo, campus Centro Universitário do Norte do Espírito Santo, como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Biodiversidade Tropical

**Orientador: Prof. Dr. Luis Fernando Tavares de Menezes**

**Co-orientadora: Prof. Dr.(a) Lana da Silva Sylvestre**

**SÃO MATEUS**

**2016**

**SAMAMBAIAS E LICÓFITAS DO EXTREMO NORTE DO ESPÍRITO SANTO, SUDESTE DO BRASIL:  
RIQUEZA E VARIAÇÃO FLORÍSTICA**

RAFAEL COELHO ANDRADE

Dissertação submetida à Banca Examinadora

---

**Prof. Dr. (a)**

---

**Prof. Dr.(a)**

---

**Prof. Dr. (a)**

Aprovada em \_\_\_\_\_ de março de 2016.

**SÃO MATEUS**

**2016**

A todos aqueles,  
cientistas naturais,  
por gosto ou profissão,  
que veem o fascínio em todas as coisas naturais,  
apesar de serem todas,  
apenas aquilo que são.

**Ofereço**

Ao Rio Doce,  
e à tantos outros rios,  
que doce  
já não o são,  
que tem como culpado não o mar,  
mas o bicho homem ,  
e toda a sua ambição.

**Dedico**

## AGRADECIMENTOS

A Deus por ter me dado saúde e forças para superar as dificuldades.

A esta universidade, seu corpo docente, direção, administração e manutenção, que viabilizaram meus estudos e trabalhos, através da dedicação dos profissionais vinculados.

Ao meu orientador, Dr. Luis Fernando Tavares de Menezes, que me abriu as portas para mais esta etapa desta jornada acadêmica, assim como por toda a sua disponibilidade e preocupação em me orientar durante as minhas pesquisas. Reconheço aqui também todo o seu esforço para o desenvolvimento desta instituição. A minha co-orientadora, Dr.(a) Lana Sylvestre, por sua disposição, paciência e atenção, que me ajudou no desenvolvimento deste trabalho. Agradeço também em especial à Felipe Saiter, por sua disponibilidade e atenção, que sem pretensões, me abriu as portas de sua casa, sendo de imensurável suporte no desenvolvimento de ideias e análises.

A toda a equipe do Laboratório de Ecologia de Restinga e Mata Atlântica – LERMA, assim como aos demais colegas de academia, que contribuíram para meu desenvolvimento intelectual, seja compartilhando saberes e conhecimentos, ou me aturando no convívio diário através das atividades acadêmicas.

Aos meus pais, pelo amor, incentivo e apoio incondicional. Em especial à minha querida mãe Rosângela de Fátima Coelho.

A minha companheira Láiza, que se fez presente em todos os momentos com seu carinho e atenção, e por ser uma menina com uma flor.

Por fim, a todos que de alguma forma direta ou indireta, fizeram parte da minha formação, o meu muito obrigado.

## SUMARIO

AGRADECIMENTOS .....	4
INTRODUÇÃO GERAL .....	6
OBJETIVOS .....	11
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	11
<b>CAPÍTULO 1: Samambaias e licófitas na Floresta Atlântica do Espírito Santo:</b>	
<b>relações florísticas .....</b>	<b>18</b>
- Resumo .....	19
- Introdução .....	19
- Materiais e Métodos .....	21
- Resultados .....	23
- Discussão .....	26
- Referências Bibliográficas .....	30
- Índice de figuras e tabelas.....	36
<b>CAPÍTULO 2: Variação Ambiental e a Distribuição de samambaias e licófitas na</b>	
<b>Floresta Atlântica do Espírito Santo .....</b>	<b>38</b>
- Resumo .....	39
- Introdução .....	39
- Materiais e Métodos .....	41
- Resultados .....	46
- Discussão .....	49
- Conclusões .....	56
- Referências Bibliográficas .....	56
- Índice de figuras e tabelas.....	65
<b>ÍNDICE DE ANEXOS .....</b>	<b>65</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

A Floresta Atlântica brasileira destaca-se entre os outros biomas devido à sua enorme riqueza biológica e é atualmente considerada um dos 35 *hotspots* existentes no mundo, devido ao seu atual estado de conservação – com uma cobertura de apenas 6% de sua área original, alta diversidade biológica e alto grau de endemismo (Myers et al., 2000; Zachos e Habel 2011) e tem sido referido como um “hottest hotspot” (Laurance 2009), “shrinking hotspot” (Ribeiro et al. 2011), ou “top hotspot” (Eisenlohr et al. 2013). E por esta razão que especiais esforços de estudos tem sido direcionados para estas florestas.

Estudos mostram que este bioma é composto por uma floresta heterogênea, que apresenta variações florísticas e estruturais ao longo de sua extensa distribuição geográfica através do Brasil (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Dentro dos limites da Floresta Atlântica existem várias áreas indicadas como centros de endemismos para diversos grupos de organismos, assim como constituem potenciais centros de diversidade para determinados grupos de plantas (Soderstrom & Calderón, 1974; Mori et al., 1983; Gentry, 1992), entre elas as samambaias e licófitas (Tryon, 1972).

As samambaias e licófitas compreendem o segundo maior grupo de diversidade das plantas vasculares, atrás apenas do grupo das angiospermas (Moran 2008). A riqueza de espécies deste grupo no Brasil, são registrados 1253 spp., que ocorrem em variados tipos de habitats, desde o nível do mar até quase o limite da vegetação alto Montana, englobando áreas sub-desérticas como nas caatingas e ambientes salobros como nos manguezais, florestas pluviais - como na planície amazônica, ou pluviais de encosta - como nas regiões serranas do nordeste, sudeste e sul do Brasil (Prado et al. 2015).

Para tão abrangente ocupação em diversos habitats, em relação aos aspectos ecológicos, as samambaias e licófitas apresentam uma gama de adaptações, hábitos e formas de vida, incluindo plantas terrícolas, arborescentes, epífitas, hemiepífitas, rupícolas, escandentes e aquáticas, variando desde plantas minúsculas, com alguns milímetros de comprimento, até forma sub-arborescente, atingindo 20m de altura (Mehltretter *et al.* 2008). A isto deve-se acrescentar adaptações para sobrevivência a períodos secos, excessivamente frios, queimadas, inundações, ambientes salinos, úmidos, secos e aquáticos, ácidos e básicos. Naturalmente cada situação específica requer características morfológicas, anatômicas e fisiológicas adequadas (Mehltretter *et al.* 2008). Contudo, a diversidade específica é alta em

áreas úmidas e relativamente frescas, que representam condições ótimas para o seu ciclo de vida (Tryon, 1986).

A região Neotropical é apontada como a segunda mais diversa em samambaias e licófitas do mundo e contém três centros primários de diversidade e endemismo reconhecidos por Tryon & Tryon (1972): - o Andino, o Mexicano e o Brasileiro, no qual este último abrange uma faixa costeira que estende-se do sul da Bahia até o Rio Grande do Sul (Tryon & Tryon 1972), no qual a vegetação corresponde em grande parte ao bioma Mata Atlântica, *sensu lato* (IBGE, 2012). De fato, as floresta úmidas das regiões sul da Bahia e norte do Espírito Santo vem apresentando elevadas taxas de endemismo e diversidade para diversos grupos vegetais (Thomas et al. 1998, 2008; Martini et al. 2007; Amorim et al. 2008; Matos et al. 2010; Macedo et al. 2013). Entretanto, o interesse de grande parte dos botânicos tem sido estudar prioritariamente o grupo das angiospermas nestas regiões, sendo escassos os trabalhos que se referem às samambaias e licófitas. Contudo, mesmo considerando que a Floresta Atlântica no estado do Espírito Santo abrange uma extensa área e está localizado num contexto de importância mundial de diversidade, ainda é perceptível a escassez de dados florísticos de samambaias e licófitas neste estado (Matos et al. 2010; Macedo et al. 2013).

A Mata Atlântica no estado do Espírito Santo, assume diversas fitofisionomias, localizadas ao longo de três unidades geomorfológicas distintas, que são as planícies quaternárias, os tabuleiros terciários do Grupo Barreiras e as regiões serranas (Rizzini 1997). Ao norte do rio Doce, os tabuleiros são mais evidentes e sobre eles predomina a fitofisionomia das Florestas de Tabuleiro (Peixoto & Simonelli 2007), descrita na classificação do IBGE (2012) como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas – FODTB. Entretanto, as Florestas de Tabuleiros não são ocupadas somente por uma formação florestal, sendo formadas por um mosaico constituído de diversos tipos vegetacionais, o que contribui para a alta diversidade biológica encontrada nestas florestas (Peixoto *et al.* 2008). Os primeiros estudos envolvendo as Florestas de Tabuleiros do norte do Espírito Santo já faziam alusão à grande riqueza florística existente na região (Aguirre 1951; Heinsdijk *et al.* 1965), que mais tarde foram confirmados por estudos florísticos e taxonômicos (Peixoto & Gentry 1990; Peixoto & Silva 1997; Simonelli *et al.* 2007; Jesus & Rolim 2005; Rolim et al., 2006). Assim, as Florestas de Tabuleiro do norte do Espírito Santo são consideradas um dos 14 centros brasileiros de diversidade e endemismo de plantas vasculares (Peixoto & Silva 1997).

Já as planícies quaternárias são caracterizadas pela vegetação de restinga, estabelecidas sobre os sedimentos arenosos depositados na região costeira durante o período Quaternário na região costeira do Brasil (Suguio et al. 1982) e seu conhecimento específico para a flora de samambaias e licófitas na literatura para o estado do Espírito Santo está restrito à duas áreas da região centro-sul. Entretanto, as restingas possuem uma vegetação arbórea que difere entre as regiões norte e sul do estado, devido às diferentes condições ambientais e geomorfológicas, além de forte influência da vegetação das diferentes fitofisionomias circundantes, estando a flora de restinga no norte do estado influenciada pela flora das Florestas de Tabuleiro (Giaretta et al. 2013). Porém, para o grupo das samambaias e licófitas, considerando a importância relativa nos limites de dispersão e determinismo ambiental, como mostrado para a Costa Rica e Panamá por Jones et al. (2006; 2013), para a Amazônia por Zuquim et al. (2012) para Santa Catarina por Gasper et al. (2013), as diferentes condições ambientais tem mais influência na composição das espécies do que a distância geográfica.

Por sua vez, a região centro-sul do Espírito Santo caracteriza-se pela presença mais marcante das florestas de encosta - ou sub-montanas, e das regiões serranas - ou montanas (mais ao interior do continente), que apresentam diferentes características das porções vegetais ao norte, pois exibem, além de diferentes faixas altitudinais do ambiente, umidade do ar mais elevada, devido à maior pluviosidade gerada pelas chuvas provenientes do Oceano Atlântico (Rizzini, 1997), sendo a sua vegetação classificada como Floresta Ombrófila Densa (Veloso et. 1991). Contudo, todas essas tipologias ocupavam cerca de 87% do território do estado, sendo o restante representado por rios, lagos e afloramentos rochosos, sendo que atualmente, este percentual está próximo de 30%, considerando as formações primárias e secundárias de todos os ecossistemas da Mata Atlântica (SOS MATA ATLÂNTICA & INPE, 1998). Entretanto, considerando esta composição de diferentes tipologias que formam os ambientes naturais do Espírito Santo, a flora de samambaias e licófitas carece de compreensão dos fatores que influenciam a diversidade de espécies nas diferentes formações vegetais, que são de extrema importância para esforços conservacionistas e definição de áreas prioritárias para conservação.

Através da literatura, diversos autores já vem sugerindo que os fatores abióticos tais como o clima, latitude, e principalmente, os fatores ambientais relacionados à altitude (como por ex.: temperatura, umidade relativa, luminosidade, profundidade dos solos etc.), são os

maiores influentes na ocorrência e distribuição das samambaias e licófitas (Sota, 1971; Dzwonko & Kornás, 1977; Parris, 1992; Jacobsen & Jacobsen, 1989). De fato, as áreas montanhosas possuem fortes indícios de serem regiões detentoras de um maior número de espécies se comparadas com áreas mais próximas ao nível do mar, sendo assim apontadas como habitat preferencial para grande parte de táxons.

Tryon (1986) já apontava o fator de maior riqueza de espécies de samambaias nas regiões montanhosas. Mais tarde, Moran (2008) observou a diferença de preferência e maior riqueza quando comparou as altas regiões dos Andes (ca. 2000 spp.) com áreas mais baixas, como a região da Floresta Amazônica (ca. 300 spp.), ou até mesmo com o sudeste do Brasil (ca. 600 spp.).

Entretanto, os maiores índices de riqueza de espécies estão relacionados às regiões intermediárias de altitude das regiões montanhosas, que favorecem a ocorrência de muitas das espécies de samambaias e licófitas pois oferecem maior umidade e temperatura moderada, quando comparadas com regiões de altas elevações, que possuem menores temperaturas, ou com regiões de terras baixas, que possuem menor disponibilidade hídrica (Kluge et al. 2006), onde tal fenômeno é chamado de *mid-domain effect* (MDE) (Kessler 2001; Kluge et al. 2006) e é bem documentado e discutido para diversas florestas através de comparativos em escala global, no qual Kessler et al. (2011) atribui à relação de riqueza com o clima (influenciado pelos padrões de elevação) à três possíveis explicações: relações determinadas pela tolerância fisiológicas das espécies, existência de efeito indireto do clima via a produtividade do ecossistema (Currie et al. 2004 *apud* Kessler 2011) e, portanto, a energia disponível para o crescimento e desenvolvimento da planta e/ou diversidade local pode ser resultado de um processo evolutivo ao longo do tempo ou de maior especiação ou taxas de extinção menores sob determinadas condições climáticas.

Contudo, sob este contexto, as samambaias mostram-se potencialmente boas preditoras do tipo vegetacional em função da altitude, podendo serem utilizadas como indicadores das diferentes formações (Hemp 2001; Kessler 2000b, Paciencia 2008). No Brasil, Brade (1956) foi pioneiro a perceber indícios da zonação altitudinal das espécies de samambaias durante seu trabalho com a flora da Serra do Itatiaia, no Rio de Janeiro, e mais recentemente, Damasceno (2010) demonstra para esta área, como a assembleia de samambaias e licófitas está distribuída ao longo dos gradientes altitudinais, sendo notável a diferença da diversidade florística entre as diferentes altitudes e a existência de espécies

indicadoras para cada uma. Resultados semelhantes a estes também já foram encontrados por Paciencia (2008) ao estudar a diversidade e samambaias em gradientes de altitude na Serra do Mar, no estado do Paraná.

Para o sul do Brasil, Gasper et al. (2013) analisou a variação da composição das espécies de samambaias ao longo de um gradiente de vegetação na Mata Atlântica e as variáveis que mais a influenciaram, e demonstrou que fatores principalmente relacionados à umidade e distância geográfica foram os mais relacionados à variação de composição de espécies de samambaias, sendo a restrição na dispersão mais relacionada aos processos neutros, explicando assim a relação com a distância geográfica, e a outra parcela explicatória, relacionada aos fatores ambientais, manteve-se pouco definida em relação aos fatores determinantes de composição vegetal.

Dessa forma, considerando a relativa importância dos limites de dispersão e determinismo ambiental como fatores que influenciam a diversidade de samambaias (Jones et al. 2006; Zuquim et al. 2012; Gasper et al. 2013), percebe-se que diferentes condições ambientais tem mais influência sobre a diversidade de composição de espécies de samambaias do que a altitude ou a distância geográfica. Como menciona Gasper et al. (2013), a investigação do balanço entre os fatores espaciais e ambientais é de grande importância para indicar que estas várias perspectivas teóricas não são exclusivas mutuamente (ver também Karst et al. 2005), mas entretanto, este não é frequentemente o objetivo dos estudos sobre distribuição das espécies de samambaias e licófitas.

O objetivo deste trabalho foi procurar compreender a variação da distribuição de samambaias e licófitas através de um gradiente de vegetação correlacionado com variáveis geoclimáticas, para possível definição dos fatores que são mais responsáveis pela variação de diversidade das espécies, considerando que o estado do Espírito Santo é bem amostrado em diversas outras fisionomias da Floresta Atlântica além da sua região norte. Por fim, para concluir nosso objetivo, procuramos responder: (1) Como a diversidade de samambaias e licófitas está relacionada entre as diferentes fisionomias da Floresta Atlântica neste estado? (2) Ocorre variação na diversidade de samambaias e licófitas entre as diferentes fisionomias da Floresta Atlântica no Espírito Santo? (3) Caso ocorra variação da diversidade, existem espécies que são indicadoras ou preferenciais de determinadas fisionomias? (4) As diferentes condições espaciais e ambientais ao longo de um gradiente são responsáveis pelos padrões de variação da diversidade de samambaias e licófitas? (5) Se sim, existem algumas principais

variáveis responsáveis por esta variação? Nossa hipótese é a de que, considerando que os fatores ambientais (Tuomisto e Poulsen 1996; Kluge et al. 2006; Kessler et al. 2011) junto aos limites de dispersão das espécies, que também são conhecidos como como responsáveis para a variação da diversidade das espécies (Tryon 1972; Barrington 1993; Jones et al. 2006; Tajek et al. 2011), ocorra uma diferenciação florística das samambaias entre as diferentes fitofisionomias da Floresta Atlântica no Espírito Santo, estando esta variação relacionada à alguns gradientes geoclimáticos, que podem ser os principais preditores da composição de espécies, principalmente aqueles fatores relacionados à altitude, temperatura e precipitação.

## **OBEJTIVOS**

- Analisar as similaridades florísticas das samambaias e licófitas entre as diferentes fisionomias da Floresta Atlântica do Espírito Santo;
- Analisar os fatores geoclimáticos que mais influenciam a distribuição das espécies de samambaias e licófitas nas diferentes fisionomias vegetais da Floresta Atlântica no Estado do Espírito Santo.

## **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

AGUIRRE A. 1951. Sooretama. Estudo sobre o Parque de Reserva, Refúgio e Criação de Animais Silvestres, “Sooretama”, no Município de Linhares, Estado do Espírito Santo. Ministério da Agricultura, Serviço de Informação Agrícola, Rio de Janeiro, 50p.

AMORIM, A.M.; THOMAS, W. W.; CARVALHO, A. M.; JARDIM, J. G. 2008. Floristics of the UNA biological reserve, Bahia, Brazil. In: W. Thomas (Ed.) The Atlantic Coastal Forests of Northeastern Brazil. Memoirs of the New York Botanical Garden, New York, p. 67-146,.

BARRINGTON, DS. 1993. Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography* 20:275–279.

BRADY, A. C. 1956. A Flora do Parque Nacional do Itatiaia. *Parque Nacional do Itatiaia* 5: 1-85.

CARVALHO, A. M.; AMORIM, A. M. A.; GARRISON, J.; SANTOS, T. S. Diversity of woody plants in the Atlantic coastal forest of southern Bahia, Brazil. In: W. Thomas (Ed.) The Atlantic Coastal Forests of Northeastern Brazil. New York: Memoirs of the New York Botanical Garden, 2008. p. 21-66.

CURRIE, D.J., MITTELBACH, G.G., CORNELL, H.V., FIELD, R., GUÉGAN, J.-F., HAWKINS, B.A., KAUFMANN, D.M., KERR, J.T., OBERDOFF, T., O'BRIEN, E. & TURNER, J. (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, **7**, 1121–1134

DZWONKO, Z, KORNÁS J. 1994. Patterns of species richness and distribution of pteridophytes in Rwanda (Central Africa): a numerical approach. *Journal of Biogeography* 21:491–501.

DAMASCENO, E. 2010. Distribuição altitudinal e diversidade das Samambaias e Licófitas na Floresta Atlântica do Parque Nacional do Itatiaia, RJ. Dissertação de Mestrado. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

EISENLOHR PV, ALVES LF, BERNACCI LC. ET AL. 2013. Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodiversity Conservation* (2013) 22:2767–2783.

GASPER AL, EISENLOHR PV, SALINO A. 2013. Plant Ecology & Diversity: Climate-related variables and geographic distance affect fern species composition across a vegetation gradient in a shrinking hotspot, *Plant Ecology & Diversity*, DOI: 10.1080/17550874.2013.843604</htm

GENTRY, A. H. Tropical forest biodiversity: Distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, Sweden, v. 63, n. 1, p. 19-28, 1992.

GIARETTA, A.; MENEZES, L.F.T. & PEREIRA, O.J. Structure and floristic pattern of a *restinga* in southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 27: 87-107. 2013

HEINSDIJK D, MACEDO JG, ANDEL S. ET AL.1965. A floresta do norte do Espírito Santo. Boletim do Departamento de Recursos Naturais Renováveis do Ministério da Agricultura 7:4-68.

HEMP, A. 2001a. Ecology of the Pteridophytes on the Southern Slopes of Mt. Kilimanjaro. Part I: Altitudinal distribution. *Plant Ecology* 159: 211-239.

Jacobsen, W. B. G. and Jacobsen, N. H. G. 1989. Comparison of the pteridophyte floras of southern and eastern Africa, with special reference to high-altitude species. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*, 59, 261–317.

JESUS, R.M. & ROLIM, S.G. 2005. Fitossociologia da floresta atlântica de tabuleiro em Linhares (ES). **Boletim Técnico SIF 19**: 1-149.

JONES MM, TUOMISTO H, CLARK DB, OLIVAS P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94:181–195.

JONES MM, FERRIER S, CONDIT R, MANION G, AGUILAR S, PÉREZ R. 2013. Strong congruence in tree and fern community turnover in response to soils and climate in central Panama. *Journal of Ecology* 101:506–516.

KARST J, GILBERT B, LECHOWICZ, MJ. 2005. Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology* 86:2473–2486.

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– 1920.

KESSLER, M. 2001b. Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. *Biodiversity and Conservation* **10**: 1473-1495.

KESSLER M, KLUGE J, HEMP A, PHLEMULLER, R. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* 20:868–880.

KLUGE J, KESSLER M, DUNN RR. 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. *Global Ecology and Biogeography* 15:358–371

KORNÁS, J. 1977. Life-forms and seasonal patterns in the pteridophytes in Zambia. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 46: 669-690.

LAURANCE WF. 2009. Conserving the hottest of the hotspots. *Biological Conservation* 142:137.

LELLINGER, D. B. (1985). The distribution of Panama's pteridophytes. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 10, 43–47.

MACEDO, S.M.; GÓES NETO, A.; Nonato, F.R. Análise florística e fitogeografia das samambaias e licófitas de um fragmento de Mata Atlântica na Serra da Jibóia, Santa Teresinha, Bahia, Brasil. *Rodriguésia* 64(3): 561-572. 2013.

MARTINI, A.M.Z., FIASCHI, P., AMORIM, A.M. & PAIXÃO, J.P. 2007. A hot-point within a hot-spot: a high diversity site in Brazil's AtlanticForest. *Biodivers. Conserv.* 16(11):3111-3128.

MATOS, F. B. 2009. **Samambaias e Licófitas da RPPN Serra Bonita, Município de Camacan Serra Bonita, Município de Camacan, Sul da Bahia, Brasil**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 237p.

MEHLTRETER, K. 2008. Phenology and habitat specificity of tropical ferns. In *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. HAUNKER, T. A. & HAUFLER, C. H. New York. **Cambridge University Press**; p. 201-215.

MORAN, R.C. 2008. Diversity, biogeography, and floristics. In: Ranker TA, Haufler CH, editors. *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. p.

367–394.

MORI, S.A.; BOOM, B. M.; CARVALHO, A. M.; SANTOS, T. S. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an eastern Brazilian wet forest. *Biotropica*, Pullman, v. 15, n. 1, p. 63-70.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-845, 2000.

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**, v. 32, n. 4b, p. 793-810.

PACIENCIA, M.L.B. 2008. **Diversidade de pteridófitas em gradientes de altitude na Mata Atlântica do Estado do Paraná, Brasil**. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, São Paulo, SP, USP. 225p.

PARRIS, B. S., BEAMAN, R. S.; BEAMAN, J. H. (1992). Ferns and Fern Allies. Vol I of The Plants of Mount Kinabalu. Kew, UK: Royal Botanic Gardens

PEIXOTO AL, GENTRY AH. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro Na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). *Revista Brasileira de Botânica* 13(1): 19-25.

PEIXOTO, A.L. & SILVA, I.M. Tabuleiro Forests of northern Espírito Santo. In: CENTRES OF DIVERSITY: A GUIDE AND STRATEGY FOR THEIR CONSERVATION. London: **WWF and IUCN**, 1997.

PEIXOTO AL, SIMONELLI M. 2007. Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas: Florestas de Tabuleiro. In: FRAGA, C.N. & M. SIMONELLI (Orgs.). *Espécies da Flora Ameaçada de Extinção do Estado do Espírito Santo*. Vitória: IPEMA.

PEIXOTO AL, SILVA IM, PEREIRA OJ. ET AL 2008. Tabuleiro Forests North of the Rio Doce: Their

representation in the Vale do Rio Doce Natural Reserve, Espírito Santo, Brazil. Mem. New York Botanical Garden 100:319-350.

PRADO, J.; SYLVESTRE, L.S.; LABIAK, P.H.; WINDSCH, P.G.; SALINO, A.; BARROS, I.C.L.; HIRAI, R.Y.; ALMEIDA, T.E.; SANTIAGO, A.C.P.; KIELING-RUBIO, M.A.; PEREIRA, A.F.N.; ØLLGAARD, B.; RAMOS, C.G.V.; MICKEL, J.T.; DITTRICH, V.A.O.; MYNSEN, C.M.; SCHWARTSBURD, P.B.; CONDACK, J.P.S.; PEREIRA, J.B.S.; MATOS, F.B. 2015. Diversity of ferns and lycophytes in Brazil. *Rodriguésia* 66(4): DOI: 10.1590/2175-7860201566410

RIBEIRO, M.C., MARTENSEN, A.C., METZGER, J.P.; TABARELLI, M., SCARANO, F.; FORTIN, M.J. 2011. The Brazilian Atlantic forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: Zachos FE, Habel JC, editors. *Biodiversity*.

RIZZINI CT. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil: Aspectos e Ecológicos, Sociológicos e Florísticos*. Rio de Janeiro, Editora Âmbito Cultural.

ROLIM SG, IVANAUSKAS NM, RODRIGUES RR. ET AL. 2006. Composição Florística do estrato arbóreo da Floresta Estacional Semidecidual na Planície Aluvial do rio Doce, Linhares, ES, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(3): 549-561.

SIMONELLI, M.; FRAGA, C.N.; FERNANDES, H.Q.B. **Espécies da flora ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo** / Marcelo Simonelli, Claudio Nicoletti de Fraga, organizadores. – Vitória: **Ipema**. pp.73-80. 144p. 2007.

SODERSTROM, T. R.; CALDERÓN, C. E. Primitive forest grasses and evolution of the bambusoideae. *Biotropica*, v. 6, p. 141-153, 1974.

SOS MATA ATLÂNTICA. 1998. Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no domínio da Mata Atlântica no período 1990–1995. Fundação SOS Mata Atlântica, São Paulo, Brasil.

SOTA, E.R. de La. 1971. El epifitismo y las pteridofitas en Costa Rica (América Central). *Nova*

Hedwigia 21: 401-465.

SUGUIO, K e TESSLER, M.G. Planícies de Cordões Litorâneos Quaternários do Brasil: Origem e Nomenclatura - Simpósio sobre Restingas Brasileiras – Anais. Universidade Federal Fluminense – Niterói – RJ. 1984.

TÁJEK P.; BURCHAROVÁ, A.; MUNZBERGOVÁ, Z. 2011. Limitation of distribution of two rare ferns in fragmented landscape. Acta Oecologica 37:495–502.

THOMAS, W. W.; CARVALHO, A. M.; AMORIM, A. M. A.; GARRISON, J.; ARBELÁEZ, A. L. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. Biodiversity and Conservation, v. 7, n. 3, p. 311–322, 1998.

TRYON, R. M. Endemic areas and geographic speciation in tropical american ferns. **Biotropica** 4 (3): 121-131. 1972.

TRYON, R. 1986. The biogeography of the species, with special reference to ferns. The New York Botanical Garden. The Botanical Review 52: 117-156, April-June.

TUOMISTO, H. & POULSEN, A. 1996. Tuomisto, H. & Poulsen, A.D. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. Journal of biogeography 23: 283-293.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE, 1991. 123 p.

ZACHOS, F. & HABEL, J. 2011. Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas. Heidelberg/Dordrecht/ London/New York, Springer.

ZUQUIM G, TUOMISTO H, COSTA FRC. ET AL. 2012. Broad scale distribution of ferns and lycophytes along environmental gradients in central and Northern Amazonia, Brazil. Biotropica 44:752–762.

## **CAPÍTULO 1**

**Samambaias e licófitas em três fragmentos de Floresta de Tabuleiro no norte do Espírito Santo: composição e relações florísticas**

**RESUMO:** (SAMAMBAIAS E LICÓFITAS EM TRÊS FRAGMENTOS DE FLORESTA DE TABULEIRO NO NORTE DO ESPÍRITO SANTO: COMPOSIÇÃO E RELAÇÕES FLORÍSTICAS). Apresentamos as espécies de samambaias e licófitas de três áreas de Floresta Atlântica de fisionomia de florestas de Tabuleiro, no norte do estado do Espírito Santo e sua relação florística com outras fisionomias deste bioma neste Estado. Registramos 57 espécies, distribuídas em 35 gêneros contidos em 18 famílias nas áreas da Reserva Biológica do Córrego Grande, Floresta Nacional do Rio Preto e Reserva Biológica do Córrego do Veado. As famílias mais representativas foram Pteridaceae (17 spp.) e Polypodiaceae (8 spp.). Dentro os gêneros, *Adiantum* apresentou maior riqueza específica (8 spp.). A flora de samambaias e licófitas difere significativamente entre as diferentes fisionomias florestais da Floresta Atlântica no estado do Espírito Santo, que apresentam espécies indicadoras para cada uma, assim como espécies que ocorrem preferencialmente em determinadas fisionomias. A análise de correspondência e a análise de agrupamentos utilizando a distância relativa de Sørensen indicaram a existência de quatro grupos florísticos, associados aos tipos fisionômicos da Floresta Atlântica que, por sua vez, estão relacionados ao gradiente altitudinal. Ocorre maior similaridade da flora dentro da mesma fisionomia, se destacando com maior consistência e homogeneidade florística as regiões abaixo dos 300 m de altitude, principalmente as florestas de Tabuleiro do norte do Estado.

**Palavras-chave:** Floresta Atlântica, indicadoras, preferenciais, pteridófitas, similaridade

## Introdução

A região Neotropical é a segunda mais diversa em samambaias e licófitas do mundo e nela são reconhecidos três centros primários de diversidade e endemismos: - o Andino, o Mexicano e o Brasileiro (Tryon 1972). Este último abrange uma faixa costeira que se estende do sul da Bahia até o Rio Grande do Sul, correspondendo, em grande parte, ao bioma Mata Atlântica (*sensu lato*) (IBGE 2012). Das 1253 espécies de samambaias e licófitas existentes no país, 883 espécies ocorrem na Mata Atlântica, das quais 65% são endêmicas a este bioma (Prado et al. 2015).

No Estado do Espírito Santo foi registrada a ocorrência de 438 espécies de samambaias e licófitas (Prado et al. 2015). Segundo a lista de espécies ameaçadas de

extinção do Espírito Santo (Sylvestre 2007), existem 31 táxons com diferentes categorias de ameaça, incluindo espécies ocorrentes na ilha oceânica de Trindade. Tais informações, entretanto, emergem de um cenário de concentração de estudos e levantamentos sistematizados em poucos locais do Estado, especialmente em duas Unidades de Conservação em restingas (Parque Estadual Paulo César Vinha e Restinga de Comboios) (Behar & Viégas 1992; 1993) e outras duas na região serrana do Estado (Reserva Biológica Augusto Ruschi e Estação Biológica de Santa Lúcia) (Viégas-Aquije & Santos 2007). Essa condição representa uma carência de informações e impossibilita a elaboração de listas taxonômicas mais robustas para análises sobre relações florísticas (Matos 2009; Macedo *et al.* 2013).

A Floresta Atlântica no estado do Espírito Santo abrange três unidades geomorfológicas distintas, compostas pela região serrana, pelos tabuleiros terciários do Grupo Barreiras e pelas planícies quaternárias (Rizzini 1997). Ao norte do rio Doce, os tabuleiros são mais evidentes devido à sua grande extensão e sobre eles predomina a fitofisionomia das Florestas de Tabuleiro (Peixoto & Simonelli 2007), descrita na classificação do IBGE (2012) como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas – FODTB. Entretanto, as florestas de Tabuleiros não são ocupadas somente por formações florestais, sendo formadas por um mosaico constituído de diversos tipos vegetacionais, o que contribui para a alta diversidade biológica encontrada nestas formações (Peixoto *et al.* 2008).

Os primeiros estudos envolvendo as Florestas de Tabuleiros do norte do Espírito Santo já faziam alusão à grande riqueza florística existente na região (Aguirre 1951; Heinsdijk *et al.* 1965). Mais tarde, estes dados foram confirmados por estudos florísticos e taxonômicos (Peixoto & Gentry 1990; Peixoto & Silva 1997; Simonelli *et al.* 2007; Jesus & Rolim 2005; Rolim *et al.*, 2006; Ribeiro *et al.* 2012) e embasaram a inclusão deste tipo fisionômico em um dos 14 centros brasileiros de diversidade e endemismo de plantas vasculares (Peixoto & Silva 1997). Considerando a carência de estudos de samambaias e licófitas e o elevado número de espécies ameaçadas de extinção no Espírito Santo, este estudo teve o objetivo conhecer a riqueza desses grupos em três fragmentos de Floresta de Tabuleiro no norte do Estado, e relacioná-la floristicamente a outras formações da Floresta Atlântica no Espírito Santo, procurando responder: (1) Qual a composição de samambaias e licófitas das florestas de Tabuleiro do extremo norte do Espírito Santo? (2) A composição florística de samambaias e licófitas é a mesma nas diferentes formações da floresta Atlântica do Estado? (3) Caso esta

flora seja heterogênea, existem espécies indicadoras e/ou que ocorrem preferencialmente em determinadas fisionomias vegetais?

## Materiais e Métodos

Relações florísticas – Para a comparação florística das áreas aqui inventariadas com outras áreas no Espírito Santo com diferentes fisionomias da floresta Atlântica (restingas, florestas de tabuleiros, florestas sub-montanas e florestas montanas), buscou-se dados da literatura e consulta à base de dados disponíveis no sistema *specieslink* (<http://slink.cria.org.br> – acessado em fevereiro de 2015). A partir desses dados, elaboramos uma matriz de presença vs. ausência de ocorrência de táxons por área, totalizando 22 sítios amostrais (Tabela 1; Figura 1) contendo 416 espécies de samambaias e licófitas. Os nomes obtidos foram então revisados para uniformização das listas através do reconhecimento de sinônimos e exclusão de registros duvidosos. Para isso, utilizamos como referência a “Lista de espécies da flora do Brasil” (2015) e a base “Trópicos” (2015).

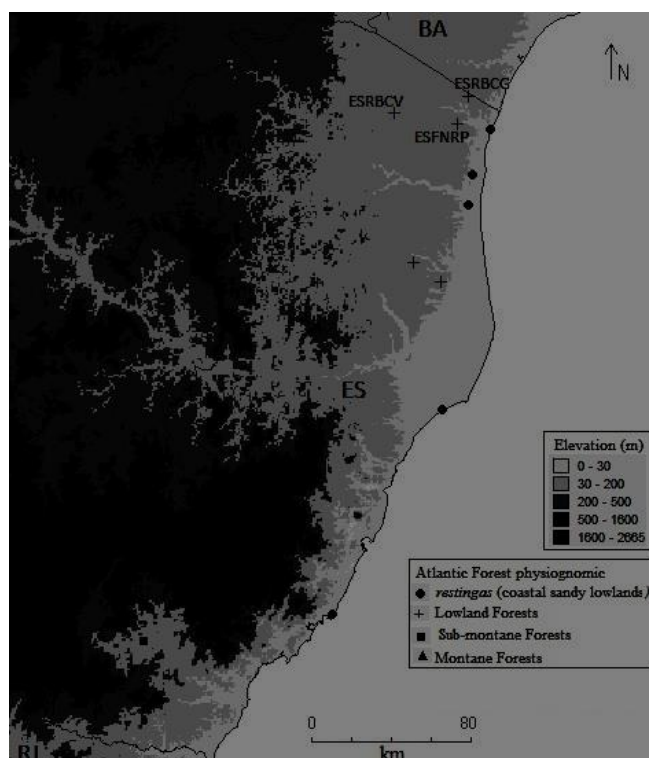


Figura 1 – Localização das áreas de estudo e outras utilizadas para as análises de relações florísticas das samambaias e licófitas no estado do Espírito Santo, Brasil (GOOGLE EARTH

2008).

Calculamos a similaridade florística através do coeficiente de Sørensen (Müeller-Dombois & Ellenberg 1974), devido a este método ser consistente no agrupamento através de pares de grupos por médias aritméticas (McCune & Grace 2002; Magurran 2004) O dendograma de similaridade foi construído através do método de médias aritméticas não ponderadas (UPGMA), utilizando o programa PAST (Hammer *et al.* 2001). Através do programa PC-ORD,

Sigla	Localidade	Fisionomia	Riqueza
ESPEIT	Parque Estadual de Itaúnas	Restinga	17
ESMLIB	Mata no Bairro Liberdade	Restinga	14
ESCOMB	Reserva Biológica de Comboios	Restinga	14
ESPEPCV	Parque Estadual Paulo César Vinha	Restinga	29
ESRNV	Reserva Natural Vale Rio Doce	Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas	93
ESRBSoo	Reserva Biológica de Sooretama	Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas	49
ESFNRP	Floresta Nacional do Rio Preto	Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas	44
ESRBCG	Reserva Biológica do Córrego Grande	Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas	40
ESRBCV	Reserva Biológica do Córrego do Veado	Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas	29
ESFNPac	Floresta Nacional de Pacotuba	Floresta Sub-Montana	30
ESRBJ	Região do Baixo Jatibóca	Floresta Sub-Montana	45
ESSJP	Serra São João do Petrópolis	Floresta Sub-Montana	36
ESRBDB	Reserva Biológica Duas Bocas	Floresta Sub-Montana	70
ESRAJ	Região do Alto Jatibóca	Floresta Montana	27
ESRAUGR	Reserva Augusto Ruschi	Floresta Montana	189
ESRSL	Reserva Santa Lúcia	Floresta Montana	109
ESMarF	Região de Marechal Floriano	Floresta Montana	54
ESPEMdasFl	Parque Estadual Mata das Flores	Floresta Montana	79
ESSV	Serra do Valentin	Floresta Montana	55
ESPEFG	Parque Estadual de Forno Grande	Floresta Montana	147
ESPEPAz	Parque Estadual Pedra Azul	Floresta Montana	73

*Tabela 1 – Relação das localidades amostrais do Espírito Santo*

identificamos as espécies indicadoras por meio do método de agrupamento *Indicator Species Analysis* (ISA), através da análise binária com o coeficiente *phi* de Tichý & Chytrý, no qual foram considerados significativos os valores máximos iguais ou acima de 0.7, e teste de Monte Carlo (*p*) para cada um dos valores de *phi* obtidos, sendo considerados significativos aqueles com valores iguais ou abaixo de 0.03. Para identificar espécies preferenciais entre as fisionomias, utilizamos uma classificação dicotômica por *Two-Way Indicator Species Analysis* (TWINSpan - Hill 1979). Para ordenação das áreas de amostragem de acordo com a similaridade florística e revelação de padrões de variação na composição das espécies através de um gradiente ambiental (Baal 1995), utilizamos *reciprocity averaging* (RA), técnica similar à análise de correspondência. Por fim, a associação entre os tipos de fisionomia e a composição florística foi avaliada através de um procedimento de permutação, *multi-response permutation procedure* (MRPP), no qual também adotamos a distância relativa de Sørensen (McCune & Mefford 1999), e onde testamos os quatro grupos de cada fisionomia definidos anteriormente.

## **Resultados**

Similaridade florística – O coeficiente de similaridade florístico de samambaias e licófitas entre as quatro fisionomias da Mata Atlântica aqui comparadas variou de 0.11 a 0.69 (Fig. 2)

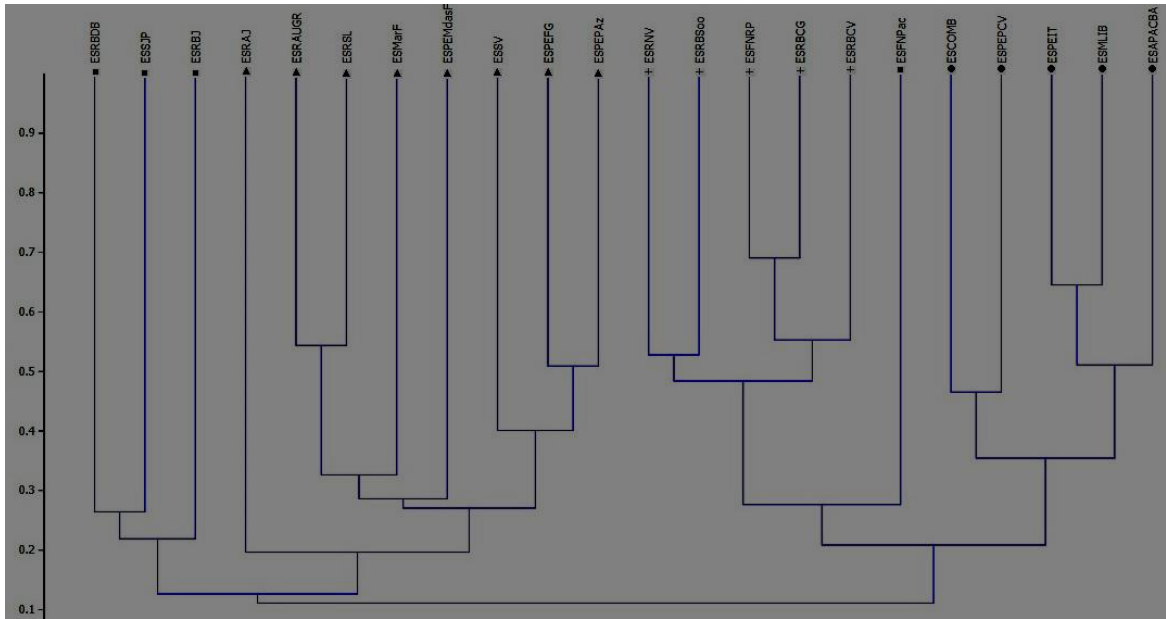


Figura 2 - Dendrograma de similaridade florística (UPGMA) para as samambaias e licófitas, utilizando o coeficiente de Sørensen, elaborado através da comparação de 22 áreas de diferentes fisionomias da Mata Atlântica no Espírito Santo.

e, através do TWINSpan, algumas espécies apareceram como preferenciais para determinadas fisionomias (Tab. 3), assim também como o ISA revelou espécies indicadoras das diferentes fisionomias (Tab. 4). De acordo com o dendrograma de similaridade, obtivemos primeiramente a distinção de dois grandes grupos que foram notavelmente diferenciados devido à altitude, pois as áreas acima de 300 m formaram um grupo (com coeficiente de variação de 0.21 a 0.56), enquanto que as áreas abaixo dos 300 m formaram outro grupo (com coeficiente de variação de 0.21 a 0.69).

No grupo das regiões acima de 300 m, observamos a formação de dois subgrupos, no

<b>Preferences species of Restingas (coastal sandy lowlands):</b> <i>Actinostachys penula</i> , <i>Ceratopteris thalictoides</i> .
<b>Preferences species of Tabuleiro Lowland Forests:</b> <i>Adiantum abscissum</i> , <i>Adiantum dolosum</i> , <i>Adiantum latifolium</i> , <i>Adiantum obliquum</i> , <i>Adiantum terminatum</i> , <i>Cyathea microdonta</i> , <i>Microgramma geminata</i> , <i>Nephrolepis rivularis</i> , <i>Pteris biaurita</i> , <i>Tectaria incisa</i> , <i>Triplophyllum hirsutum</i> .
<b>Preferences species of Sub-Montane Forests:</b> <i>Adiantum curvatum</i> , <i>Adiantum pulverulentum</i> , <i>Anemia collina</i> , <i>Anemia tomentosa</i> , <i>Anemia luetzelburgii</i> , <i>Asplenium austrobrasiliense</i> , <i>Asplenium bradei</i> , <i>Danaea nodosa</i> , <i>Ctenitis falciculata</i> , <i>Microgramma lindbergii</i> , <i>Stigmatopteris prionites</i> .
<b>Preferences species of Montane Forests:</b> <i>Anemia villosa</i> , <i>Asplenium auritum</i> , <i>Asplenium gastonis</i> , <i>Asplenium harpeodes</i> , <i>Asplenium scandicinum</i> , <i>Blechnum divergens</i> , <i>Blechnum polypodioides</i> , <i>Campyloneurum angustifolium</i> , <i>Campyloneurum decurrens</i> , <i>Campyloneurum lapathifolium</i> , <i>Cochlidium serrulatum</i> , <i>Ctenitis aspidioides</i> , <i>Cyathea axillaris</i> , <i>Cyathea glaziovii</i> , <i>Didymochlaena truncatula</i> , <i>Diplazium plantaginifolium</i> , <i>Elaphoglossum hymenodiatrum</i> , <i>Elaphoglossum lingua</i> , <i>Elaphoglossum luridum</i> , <i>Elaphoglossum strictum</i> , <i>Huperzia flexibilis</i> , <i>Hymenophyllum asplenioides</i> , <i>Lellingeria apiculata</i> , <i>Lellingeria brevistipes</i> , <i>Megalastrum connexum</i> , <i>Melpomene melanosticta</i> , <i>Microgramma lycopodioides</i> , <i>Microgramma percussa</i> , <i>Microgramma tecta</i> , <i>Niphidium crassifolium</i> , <i>Olfersia cervina</i> , <i>Pecluma pectinatiformis</i> , <i>Pecluma truncorum</i> , <i>Pleopeltis hirsutissima</i> , <i>Rumohra adiantiformis</i> , <i>Saccoloma inaequale</i> , <i>Selaginella decomposita</i> , <i>Sticherus nigropaleaceus</i> , <i>Stigmatopteris brevinervis</i> , <i>Thelypteris gardneriana</i> , <i>Trichomanes arbuscula</i> .

Tabela 2 – Espécies de samambaias e licófitas preferenciais das diferentes fisionomias da Mata Atlântica no Espírito Santo, baseada na classificação das 22 áreas através do TWINSpan.

qual o primeiro reuniu as regiões com altitudes entre 200 e 600 m, sendo estas sub-montanas (coeficiente de variação de 0.22 a 0.27), com 11 espécies tidas como preferenciais desta fisionomia. *Anemia hirsuta* ( $\phi = 0.832$ ;  $p = 0.006$ ) e *Asplenium cristatum* ( $\phi = 0.832$ ;  $p = 0,006$ ) foram apontadas como espécies indicadoras nesta faixa altitudinal. O outro sub-grupo reuniu áreas com altitude acima de 600 m, sendo montanas (com coeficiente de variação de 0.27 a 0.55) com 42 espécies preferenciais, e 13 espécies indicadoras, destacando-se *Cyathea corcovadensis* ( $\phi = 0.917$ ;  $p = 0.001$ ), *Cyathea delgadii* ( $\phi = 0.917$ ;  $p = 0.001$ ), *Lastreopsis amplissima* ( $\phi = 0.917$ ;  $p = 0.001$ ) e *Serpocaulon catharinae* ( $\phi = 0.917$ ;  $p = 0,001$ ) com os maiores índices. Sub-grupos são formados ainda nos quais as áreas mais próximas geograficamente são mais fortemente relacionadas.

No grupo das áreas abaixo de 300 m, observamos que ocorre uma diferenciação de dois subgrupos, no qual o primeiro reúne as florestas de Tabuleiro fortemente relacionadas entre si (com coeficiente de variação de 0.48 a 0.68), com ocorrência de 11 espécies

**Indicators species of Restingas (coastal sandy lowlands):** *Asplenium lacinulatum*.

**Indicators species of Tabuleiro Lowland Forests:** *Adiantum glaucescens*, *Adiantum lucidum*, *Anemia hirta*, *Thelypteris macrophylla*, *Trichomanes pinatum*, *Triplophyllum funestum*.

**Indicators species of Sub-Montane Forests:** *Anemia hirsuta*, *Asplenium cristatum*.

**Indicators species of Montane Forests:** *Alsophila setosa*, *Asplenium auritum*, *Blechnum acutum*, *Campyloneurum decurrens*, *Campyloneurum minus*, *Ctenitis distans*, *Cyathea corcovadensis*, *Cyathea delgadii*, *Elaphoglossum glaziovii*, *Elaphoglossum llingua*, *Lastreopsis amplissima*, *Pleopeltis astrolepis*, *Serpocaulon catharinae*, *Thelypteris raddii*.

Tabela 3– Espécies de samambaias e licófitas indicadoras das diferentes fisionomias da Mata Atlântica no Espírito Santo, baseada na classificação das 22 áreas através do ISA.

preferenciais e de seis espécies indicadoras para esta fisionomia), destacando-se *Adiantum lucidum* ( $\phi = 0.866$ ;  $p = 0.002$ ) e *Thelypteris macrophylla* ( $\phi = 0.866$ ;  $p = 0,002$ ), que por sua vez aparecem relacionadas mais fracamente à uma área sub-montana (com coeficiente de similaridade de 0.29). O segundo reúne as áreas de restinga (com coeficiente de variação de 0.36 a 0.64), com ocorrência de 2 espécies preferenciais e registro de *Asplenium lacinulatum* ( $\phi = 0.728$ ;  $p = 0.001$ ) como espécie indicadora para esta fisionomia. Aqui também ocorre ainda a diferenciação de subgrupos menores, onde é possível observar que quanto maior a proximidade geográfica entre as áreas de mesma fisionomia, maior é a relação florística entre estas áreas.

A análise de correspondência para os autovalores dos dois primeiros eixos foram 0.6077 e 0.5145 para o eixo 1 e eixo 2, respectivamente, no qual o primeiro tem variável explicatória de 11.6% da variância total, comparado com 9,8% para o segundo, que juntos explicam 21.4% da variação florística (Fig. 3). Houve diferença significativa na composição florística de cada grupo de fisionomia (MRPP,  $p < 0,001$ ), sendo que a variação dentro dos grupos foi considerada mediana (distâncias médias: restingas = 0.57, tabuleiros = 0.47, sub-montanas = 0.77, montanas = 0.71) e, de forma geral, a homogeneidade dentro dos grupos foi elevada ( $A=0.22$ ).

## Discussão

As áreas de maior riqueza foram aquelas localizadas na região serrana (Reserva Biológica Augusto Ruschi, Parque Estadual Forno Grande e Estação Biológica de Santa Lucia).

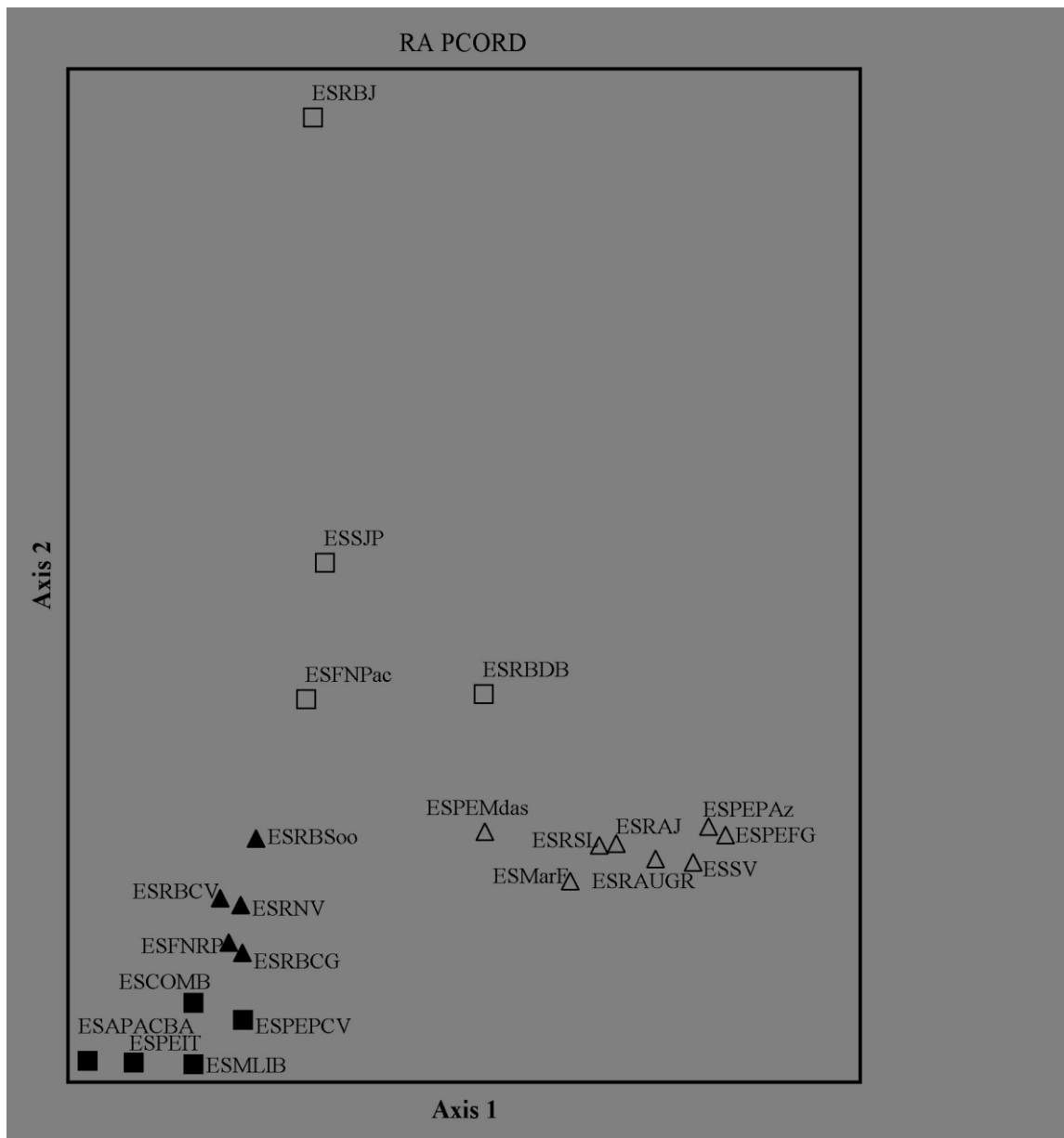


Figura 3 – Diagrama de ordenação de análise de correspondência por *reciprocity averaging* das diferentes floras de samambaias e licófitas entre 22 áreas de diferentes fisionomias da Mata Atlântica no Espírito Santo.

Esta média de riqueza de espécies era esperado, visto ser indicado que o grupo pode seguir o padrão de diversidade máxima no sudeste do Brasil em regiões montanhosas úmidas (Paciencia 2008; Damasceno 2010; Olenski 2013), o que pode ser devido às regiões montanas propiciarem maior diversidade de micro-habitat, favorecendo a diversidade do grupo, onde a maioria das espécies são adaptadas a ambientes específicos (Moran 2008). Por outro lado, já era esperado encontrar menor riqueza nas áreas de restingas, visto que são ambientes com poucas condições para o estabelecimento e desenvolvimento do grupo

(Araújo *et al.* 2009).

A Reserva Natural Vale apresentou a maior riqueza de espécies para a floresta de Tabuleiro, não seguindo a média encontrada para este tipo de fisionomia mais ao norte. Isto pode estar associado ao maior tamanho da área da RNV, com 22.000 ha (sete vezes maior que a FNRP, a maior entre as três aqui inventariadas) e melhor estado de conservação em relação às áreas estudadas que possuem histórico de passagens sucessivas de fogo. O fogo causa o ressecamento do solo na floresta e abertura de clareiras, aumentando drasticamente a incidência solar no sub-bosque e assim grande perda de umidade no ambiente, fator este relacionado à redução de riqueza de espécies e da densidade de indivíduos do grupo (Medeiros *et al.* 2014). Desta maneira, o alto valor de riqueza na RNV indica o potencial que as florestas de Tabuleiro possuem para abrigar alta diversidade de samambaias e licófitas, visto que o tamanho da área e o grau de perturbação são fatores que devem ser considerados ao se analisar a distribuição das espécies (Paciencia & Prado 2004; Faria *et al.* 2009).

As relações determinadas pelo Índice de Similaridade de Sørensen são evidenciadas por valores entre 0 e 1, indicando forte similaridade florística em valores maiores que 0.5 que, neste caso, apareceram apenas para áreas de mesma formação vegetal com alta proximidade geográfica, o que corrobora a hipótese de que a localização geográfica é também um importante fator nas relações florísticas (Scudeller *et al.* 2001, Oliveira-Filho *et al.* 2005, Gasper *et al.* 2013). Para as samambaias e licófitas, recentes estudos vem demonstrando que a composição florística é mais homogênea entre áreas com condições ambientais semelhantes do que aquelas próximas geograficamente e condições ambientais diferenciadas (Jones *et al.* 2006; Zuquim *et al.* 2012). Assim, estes resultados sugerem que formações vegetais semelhantes próximas geograficamente, tendem a possuir forte similaridade florística devido a maior chance de possuírem semelhantes condições ambientais. Resultado semelhantes foram encontrados para as samambaias e licófitas por Gasper *et al.* (2013) para regiões de floresta atlântica de Santa Catarina e por Eisenlohr *et al.* (2013) para plantas arbóreas em parte de São Paulo, sendo sugerido que a variação florística pode estar relacionada a variação de micro condições ambientais e limitada dispersão das espécies.

Vieira *et al.* (2015) já observaram que a distribuição florística das ervas de modo geral, sob o dossel da Floresta Atlântica em parte do sudeste e sul do Brasil, está de acordo com a

sub-divisão dos tipos florestais utilizados - Floresta Ombrófila Densa e Floresta Semidecidual (IBGE 2012), no qual alguns grupos vegetacionais são característicos de determinados tipos florestais. Entretanto, o autor destaca que ainda são necessários estudos focados em determinados grupos vegetais, para haver melhor compreensão dos fatores que de fato influenciam a distribuição vegetal.

Através do RA notamos que as áreas relacionam-se entre si de acordo com sua fisionomia florestal. Assim, ao longo de um gradiente ambiental estas áreas tendem aumentar suas relações florísticas se pertencerem a uma mesma fisionomia, como está indicado também no dendograma de similaridade. Entretanto, o MRPP indica que apenas o grupo das áreas de tabuleiro exibem baixa variação média em sua composição florística, sendo assim, o grupo mais homogêneo dentre as fisionomias analisadas. Esta baixa variação pode ser possível devido à pouca distância geográfica que há entre as áreas sobre tabuleiros, localizadas todas no extremo norte do estado, quando comparadas às maiores distâncias entre as áreas de florestas de encosta ou serranas, mais distribuídas ao longo do território geográfico. Esta diferença na riqueza é devido a maior variação ambiental e geoclimática encontrada ao longo do Estado. Entretanto, a homogeneidade dentro do grupo de cada fisionomia foi considerada elevada, havendo similaridade forte similaridade entre áreas de mesma fisionomia, e possíveis e as possíveis explicações para as diferenciações entre as diferentes formações podem estar associadas a fatores geomorfológicos, climáticos, e/ou padrões de distúrbios ou zonações de elevação (Eisenlohr *et al.* 2013).

Em geral, as plantas aqui encontradas como espécies indicadoras ou preferenciais de cada fisionomia florestal, são plantas de ocorrência generalista, que não possuem fortes exigências micro ambientais para sobrevivência, e parecem estarem sendo indicadas para cada fisionomia em função da sua faixa altitudinal média. Apesar dos fatores geoclimáticos não terem sido o alvo deste estudo, observamos essa possibilidade, visto que fatores climáticos, e principalmente o solo, são indicados como os principais fatores que determinam a composição florística de comunidades de samambaias em ecossistemas florestais tropicais (Lehtonen *et al.* 2015; Zuquim *et al.* 2007), fatores estes que variam dentre as diferentes áreas consideradas em uma mesma fisionomia devido à distância geográfica entre elas, sendo a altitude aqui foi o fator comum entre estas áreas de mesma fisionomia.

Por fim, considerando os resultados deste estudo, percebemos que a flora de samambaias e licófitas diferem significativamente entre as diferentes fisionomias da Mata

Atlântica no estado do Espírito Santo, e que existem espécies preferenciais e/ou indicadoras para cada fisionomia.

### **Referências bibliográficas**

AGUIRRE A. 1951. Sooretama. Estudo sobre o Parque de Reserva, Refúgio e Criação de Animais Silvestres, "Sooretama", no Município de Linhares, Estado do Espírito Santo. Ministério da Agricultura, Serviço de Informação Agrícola, Rio de Janeiro, 50.

ARAÚJO DSD, SÁ CFC, PEREIRA JF. ET AL. 2009. Área de Proteção Ambiental de Massambaba, Rio de Janeiro: caracterização fitofisionômica e florística. *Rodriguésia* 60(1):67-96.

BEHAR L, VIÉGAS GMF. 1992. Pteridophyta da Restinga do Parque Estadual de Setiba, ES. *Bol. Mus. Prof. Mello Leitão, Nova Série*, 1:39-59.

BEHAR L, VIÉGAS GMF. 1993. Pteridophyta da Restinga de Comboios, Aracruz / Linhares, ES. *In III SIMPÓSIO DE ECOSSISTEMAS DA COSTA BRASILEIRA*. São Paulo: ACIESP, v. 3: 134- 144.

BRAAL CJF. 1995. Ordination. Pp. 91-173. In: Jongman, R.H.G.; ter Braak, C.J.F. & van Tongeren O.F.R. (Eds.). *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge, Cambridge University Press.

DAMASCENO ER. 2010. Distribuição altitudinal e diversidade de Samambaias e Licófitas na Floresta Atlântica do Parque Nacional do Itatiaia, RJ. Dissertação de mestrado. Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro, IP/JBRB. Rio de Janeiro.

DITTRICH VAO, WAECHTER JL & SALINO A. 2005. Species richness of pteridophytes in a montane Atlantic rain Forest plot of Southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 519-525.

EISENLOHR PV, ALVES LF, BERNACCI LC. ET AL. 2013. Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodiversity Conservation* (2013) 22:2767–2783.

FARIA D, MARIANO-NETO E, MARTINI AMZ. ET AL. 2009. Forest structure in a mosaic rainforest sites: the effect of fragmentation and recovery after clear cut. *Forest ecology and management*. 257:226-2234. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2009.02.032>

GASPER AL, EISENLOHR PV, SALINO A. 2013. Plant Ecology & Diversity: Climate-related variables and geographic distance affect fern species composition across a vegetation gradient in a shrinking hotspot, *Plant Ecology & Diversity*, DOI: 10.1080/17550874.2013.843604</htm

GOOGLE EARTH. 2008. KML Gallery: Explore the Earth on Google [em linha] [consultado em 05/01/2008] Acessível em: <http://earth.google.com/gallery/index.html>

HAMMER Ø, HARPER DAT, RYAN PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1–9.

HEINSDIJK D, MACEDO JG, ANDEL S. ET AL.1965. A floresta do norte do Espírito Santo. *Boletim do Departamento de Recursos Naturais Renováveis do Ministério da Agricultura* 7:4-68.

HILL MO. 1979. TWINSpan: a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered twoway table by classification of the individuals and attributes. Ithaca, Cornell University.

IBGE. 2012. Manual técnico da vegetação Brasileira. Rio de Janeiro, Editora do IBGE.

ICMBio. 2012. Instituto Chico Mendes, Ministério do Meio Ambiente. <http://sistemas.mma.gov.br/cnuc/index.php?ido=relatorioparametrizado.exibeRelatorio&relatorioPadrao=true&idUc=204> - acessado em 10 de maio de 2012.

INCAPER. 2015. Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural. Disponível em <http://www.incaper.es.gov.br> – acessado em 07 de março de 2015.

JESUS RM, ROLIM SG. 2005. Fitossociologia da floresta atlântica de tabuleiro em Linhares (ES). Boletim Técnico SIF 19: 1-149.

JONES MM, TUOMISTO H, CLARK DB, OLIVAS P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94:181–195.

KRAMER KU, GREEN PS. 1990. Pteridophytes and Gymnosperms. In: Kubitzki, K. (ed.). *The families and genera of vascular plants*. Springer-Verlag, Berlin. Pp. 1-404.

LEHTONEN S, ZONES MM, ZUQUIM G. ET AL. 2015. Phylogenetic relatedness within Neotropical fern communities increases with soil fertility. *Global Ecology and Biogeography* 24, 695–705.

LISTA DE ESPÉCIES DA FLORA DO BRASIL. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em 30 de março de 2015.

MACEDO SM, GÓES NETO A, NONATO FR. 2013. Análise florística e fitogeografia das samambaias e licófitas de um fragmento de Mata Atlântica na Serra da Jibóia, Santa Teresinha, Bahia, Brasil. *Rodriguésia* 64(3): 561-572.

MAGURRAN AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton. 192p.

MATOS FB. 2009. *Samambaias e Licófitas da RPPN Serra Bonita, Município de Camacan Serra Bonita, Município de Camacan, Sul da Bahia, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 237p.

MCCUNE B, GRACE JB. 2002. *Analysis of ecological communities*. Glendon Beach: MjM Software Design, 304 p.

MCCUNE B, MEFFORD MJ. 1999. PC-ORD, Multivariate analysis of ecological data, Version 6. Gleneden Beach: MjM Software Design.

MEDEIROS PS, FERREIRA LV, DA COSTA ACL. 2014. O impacto do estresse hídrico artificial na comunidade de samambaias e licófitas em um sub-bosque de floresta ombrófila na Amazônia oriental. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais. 9(1): 223-230.

MORAN RC. 2008. Diversity, biogeography, and floristic. In Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes. RAUNKER, T. A.; HAUFLE, C. H. New York. Cambridge University Press; p. 367-368.

MUELLER-DOMBOIS D, ELLENBERG H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. New York, J. Wiley & Sons.

OLENSKI LJ. 2013. Estratificação vertical de samambaias e licófitas em floresta montana no sul da Bahia, Brasil. Dissertação de mestrado. Ilhéus, BA: UESC.

OLIVEIRA-FILHO AT, TAMEIRAO-NET, E, CARVALHO WAC. ET AL. 2005. Análise florística do compartimento arbóreo de áreas de Floresta Atlântica sensu lato na região das bacias do leste (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro). Rodriguésia 56(87): 185-235.

PACIENCIA MLB. 2008. Diversidade de pteridófitas em gradientes de altitude na mata atlântica do Estado do Paraná, Brasil. Tese (Doutorado em Ciências) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

PACIENCIA MLB, 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 27:641-653.

PEIXOTO AL, GENTRY AH. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). Revista Brasileira de Botânica 13(1): 19-

25.

PEIXOTO AL, SILVA IM. 1997. Tabuleiro forests of Northern Espírito Santo, South-eastern Brazil. Pp. 369-372. In: S. D. Davis et al. Centres of Plant Diversity: a guide and strategy for their conservation. v.3: The Americas. IUCN Publications Unit, Cambridge.

PEIXOTO AL, SILVA IM, PEREIRA OJ. ET AL 2008. Tabuleiro Forests North of the Rio Doce: Their representation in the Vale do Rio Doce Natural Reserve, Espírito Santo, Brazil. Mem. New York Botanical Garden 100:319-350.

PEIXOTO AL, SIMONELLI M. 2007. Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas: Florestas de Tabuleiro. In: FRAGA, C.N. & M. SIMONELLI (Orgs.). Espécies da Flora Ameaçada de Extinção do Estado do Espírito Santo. Vitória: IPEMA.

PRADO J, SYLVESTRE LS, LABIAK PH ET AL. 2015. Diversity of ferns and lycophytes in Brazil. Rodriguésia (in press) 66 (4).

RIBEIRO M, COELHO RA, MENEZES LFT. ET AL. 2012. Diversidade Florística da Reserva Biológica do Córrego Grande, Conceição da Barra, Espírito Santo, Brasil. In: 63º Congresso Nacional de Botânica, 2012, Joinville - SC. Anais do 63º Congresso Nacional de Botânica.

RIZZINI CT. 1997. Tratado de fitogeografia do Brasil: Aspectos e Ecológicos, Sociológicos e Florísticos. Rio de Janeiro, Editora Âmbito Cultural.

ROLIM SG, IVANAUSKAS NM, RODRIGUES RR, et al. 2006. Composicao Florística do estrato arbóreo da Floresta Estacional Semidecidual na Planície Aluvial do rio Doce, Linhares, ES, Brasil. Acta Botanica Brasilica 20(3): 549-561.

ROTHFELS CJ, SUNDUE MA, LI-Y K, LARSSON A. ET AL. 2012. A revised family-level classification for eupolypod II ferns (Polypodiidae: Polypodiales). Taxon 61 (3): 515–533.

SALINO A, SILVA SM, DITTRICH VAO & BRITZ RM 2005. Flora Pteridofítica. Pp. 85-101. In:

M.C.M. Marques & R.C. Britez (orgs.). História Natural e Conservação da Ilha do Mel. Curitiba, Editora UFPR.

SANTOS MG, SYLVESTRE LS, ARAUJO DSD. 2004. Análise florística das pteridófitas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil. Acta Botanica Brasilica 18(2): 271-280.

SCUDELLER VV, MARTINS FR, HEPHERD GJ. 2001. Distribution and abundance of arboreal species in the atlantic ombrophilous dense forest in Southeastern Brazil. Plant Ecology 152: 185-199.

SHEPHERD GJ. 2010. FITOPAC, v. 2.1.2.85. Campinas (Brasil):UNICAMP.

SIMONELLI M, FRAGA CN, FERNANDES HQB. 2007. Espécies da flora ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo / Marcelo Simonelli, Claudio Nicoletti de Fraga, organizadores. Vitória: Ipema. pp.73-80. 144p.

SMITH AR, PRYER KM, SCHUETTPELZ E. ET AL. 2006. A classification of extant ferns. Taxon 55: 705–731.

SPECIES LINK. <http://www.splink.org.br>. Acessado em fevereiro de 2015.

SYLVESTRE LS. 1997. Pteridófitas da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. Pp. 41-52. In: H.C. Lima & R.R. Guedes-Bruni (eds.). Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica. Rio de Janeiro, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

SYLVESTRE LS. 2007. As Pteridófitas ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo. In: Simonelli, M. & Fraga, C. N. Espécies da flora ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo. Vitória, Ipema. p. 89-96.

TROPICOS. 2015. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> . Acessado em julho de

2015.

TRYON RM. 1972. Endemic areas and geographic speciation in tropical american ferns. *Biotropica* 4 (3): 121-131.

VIÉGAS-AQUIJE GMF, SANTOS IKF. 2007. Levantamento Florístico de Pteridófitas da Reserva Biológica Augusto Ruschi – Santa Teresa – ES. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, v. 5, supl. 2, p. 909-911.

VIEIRA LTA, POLISE RT, IVANAUSKAS LM. ET AL. 2015. Geographical patterns of terrestrial herbs: a new component in planning the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity Conservation* 24:2181–2198.

WINDISCH, PG. 1992. Pteridófitas da região Norte ocidental do estado de São Paulo: guia para estudos e excursões. 2a ed. Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto. 110p.

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*, Porto Alegre, v. 5, supl. 2, p. 360-362.

ZUQUIM G, TUOMISTO H, COSTA FRC. ET AL. 2012. Broad scale distribution of ferns and lycophytes along environmental gradients in central and Northern Amazonia, Brazil. *Biotropica* 44:752–762.

## **ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS**

Tabela 1 – Relação das áreas utilizadas para as análises de relações florísticas entre as diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica no Espírito Santo, Brasil.

Figura 1 – Localização das áreas de estudo e outras utilizadas para as análises de relações florísticas das samambaias e licófitas no estado do Espírito Santo, Brasil (GOOGLE EARTH 2008).

Figura 2 - Dendograma de similaridade florística (UPGMA) para as samambaias e licófitas, utilizando o coeficiente de Sørensen, elaborado através da comparação de 22 áreas de diferentes fisionomias da Mata Atlântica no Espírito Santo.

Tabela 2 – Espécies de samambaias e licófitas preferenciais das diferentes fisionomias da Mata Atlântica no Espírito Santo, baseada na classificação das 22 áreas através do TWINSpan.

Tabela 3– Espécies de samambaias e licófitas indicadoras das diferentes fisionomias da Mata Atlântica no Espírito Santo, baseada na classificação das 22 áreas através do ISA.

Figura 3 – Diagrama de ordenação de análise de correspondência por *reciprocity averaging* das diferentes floras de samambaias e licófitas entre 22 áreas de diferentes fisionomias da Mata Atlântica no Espírito Santo.

**Análise da variação de samambaias e licófitas na Mata Atlântica do Espírito Santo, Sudeste do Brasil**

**RESUMO:** (ANÁLISE DA VARIAÇÃO DE SAMAMBAIAS E LICÓFITAS NA MATA ATLÂNTICA DO ESPÍRITO SANTO, SUDESTE DO BRASIL). Nós investigamos se a variação de composição de samambaias e licófitas na Mata Atlântica do Espírito Santo, que ocorre ao longo de um gradiente de vegetação da Floresta Ombrófila Densa, também ocorrem em função de algumas principais variáveis geoclimáticas, no qual a altitude parece ser a variável melhor preditora da variação de vegetação. Trabalhos com áreas em regiões bem amostradas e a utilização de gradientes ambientais e geoclimáticos bem delimitados, podem fornecer informações que permitem análises exploratórias e estatisticamente confirmatórias. Trabalhamos com dados florísticos de 21 áreas ao longo das principais fisionomias assumidas pela Mata Atlântica do Espírito Santo (Restinga, Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Floresta Submontana, Floresta Montana), no qual foram consideradas 419 espécies no total. A heterogeneidade florística exhibe padrões claros de diferenciação entre as fisionomias e através de análise de ordenação NMS e análises confirmatórias, percebemos que a altitude tem sido o principal fator ambiental determinante para a composição das espécies, por estar correlacionada diretamente aos fatores de humidade e temperatura. Frente à análise de partição, percebemos também que os fatores ambientais são os mais correlacionados à distribuição das espécies, importando mais que os fatores espaciais. Estas informações representam dados cruciais para a identificação de prioridades de conservação, especialmente considerando as previstas mudanças climáticas globais.

**Palavras-chave:** Floresta Ombrófila Densa, padrões fitogeográficos, gradientes ambientais, autocorrelação espacial

## **Introdução**

As samambaias e licófitas apresentam diferentes contribuições de riqueza à flora vascular nas diferentes regiões geográficas e habitats, no qual representa em média geral 3,6% da flora vascular, podendo esta representatividade alcançar cerca de 13% nas florestas tropicais, principalmente em habitats montanhosos (Mehltreter et al. 2010). À partir de um ponto de vista biogeográfico, as samambaias e licófitas são primariamente diferenciadas das angiospermas devido à sua dispersão por esporos, e marcada fase gerações diferentes do esporófito e do gametófito, o que resulta em independência de polinização biótica e vetores

de distribuição (com poucas exceções para as samambaias aquáticas transportadas por fluxo de água) (Mehltreter et al. 2010). Assim, com a ausência destes dois aspectos que fortemente influenciam a distribuição biogeográfica das angiospermas, a biogeografia das samambaias e licófitas já vindo sendo indicadas como resultados de próximas relações entre o clima e o ambiente (Barrington 1993; Given 1993).

Sendo a Floresta Atlântica brasileira atualmente considerado um dos *top hotspot* para conservação da biodiversidade (Myers et al. 2000; Laurance 2009; Ribeiro et al. 2011), a compreensão de modelos que explicam seus padrões florísticos fornecem subsídios indispensáveis a esta causa. Em função destes propósitos, estudos tem sido direcionados a perceber a existência dos padrões vegetais ao longo de gradientes ambientais (Eisenlohr et al. 2013), e os modelos de regressão tem fornecido pistas relevantes da relação entre alguns fatores ambientais e espaciais (Oliveira Filho e Fontes 2000, Jones et al. 2006 2013, Saiter et al. 2011 2015, Santos et al 2012, Eisenlohr e Oliveira-Filho 2013; , Gasper et al. 2013, Eisenlohr e Oliveira-Filho 2015, Vieira et al 2015, Lehtone et al. 2105, Rezende et al 2015a, Rezende et al. 2015b).

Através das florestas Neotropicais, em ampla escala tem sido observado que a riqueza e composição das espécies vegetais demonstram forte relações com as taxas dos regimes de chuva (Steege *et al.*, 2003; Punyasena *et al.*, 2008 – Eisenlohr e Oliveira Filho 2014). Assim, para a flora arbórea, têm sido demonstrado que a sua diferenciação florística está relacionada à um gradiente latitudinal de sazonalidade de precipitação, assim como à um gradiente de temperatura e umidade também latitudinal (Oliveira-Filho e Fontes 2000, Eisenlohr e Oliveira-Filho 2013; Eisenlohr e Oliveira-Filho 2015).

Para as ervas terrestres, Vieira et al. (2015) demonstra que estas possuem uma distribuição geográfica que ocorre através de um gradiente ao longo dos três domínios fitogeográficos da Floresta Atlântica - Floresta Tropical Ombrófila Densa e Floresta Subtropical Ombrófila Densa e Floresta Sazonal Semidecidual através de um gradiente latitudinal. Entretanto, apesar da flora arbórea também variar através dos gradientes de latitude, longitude e altitude, a camada florestal das ervas terrestres não possui exatamente os mesmos centros de distinção florística, o que reforça a necessidade de outras análises com focos em grupos específicos.

Entretanto, dentro de um mesmo domínio fitogeográfico, no qual estes grandes padrões climáticos são considerados homogêneos, em menores perspectivas, nossos

conhecimentos são escassos, e por isso existe a necessidade de estudos que abrangem grupos específicos em escalas regionais. Andrade et al. 2016 (dados ainda não publicados, capítulo 1 desta dissertação) em estudo sobre a similaridade florística de samambaias e licófitas na Mata Atlântica do Espírito Santo, demonstram que áreas de mesma fitofisionomia, agrupadas por faixas altitudinais, possuem forte similaridade florística, que aumentam através da proximidade geográfica entre as áreas estudadas. Assim, os diferentes grupos florísticos formados para cada fitofisionomia possuem agrupamentos coesos, que parecem seguir o gradiente altitudinal, demonstrando a diferença de composição entre estas diferentes floras. Contudo, as análises exploratórias sobre as variáveis geoclimáticas não foram o alvo do estudo.

Rezende et al. (2015a) recentemente demonstraram que nas Florestas Atlânticas Semi-decíduais, diferentes faixas altitudinais, devem ser consideradas frente aos planos de conservação, devido à taxa de riqueza e de espécies endêmicas variarem em função da elevação, assim como as espécies indicadoras diferirem entre cada faixa altitudinal, indicando uma diferente composição florística em função dos padrões de elevação. Para as samambaias na Floresta Ombrófila Densa, vem sendo demonstrada a zonação da diversidade florística ao longo de gradientes de altitude, assim como a indicação de espécies indicadoras das diferentes faixas altitudinais (Brade 1956; Paciencia 2008; Damasceno 2010, 201?).

Entretanto, no sul do Brasil, especificamente no estado de Santa Catarina, Gasper et al. (2013) indicou que o fator temperatura média do trimestre mais úmido e a sazonalidade de temperatura como preditoras da variação da composição de espécies de samambaias. Entretanto, outros recentes estudos em menores escalas, vêm sugerindo que os gradientes de granulometria e nutrientes do solo são mais importantes do que os gradientes de taxa de precipitação para a definição de uma estrutura de comunidade de samambaias (Zuquim et al 2007; Jones 2013; Lehtonen 2015).

Contudo, buscar demonstrar e compreender os padrões e causas das riquezas de espécies nas florestas tropicais, possuem importantes implicações para os esforços conservacionistas e de gerenciamento e manutenção da biodiversidade, especialmente sob o ponto de vista das mudanças climáticas globais (Kessler e Kluge 2008). Assim, neste trabalho buscamos abordar as seguintes questões: (1) A composição florística de samambaias na Mata Atlântica do Espírito Santo difere entre as suas diferentes fitofisionomias em função da altitude? (2) Quais os principais fatores geoclimáticos que influenciam a composição e

riqueza de espécies entre estas diferentes fisionomias?

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

*Área de estudo* – O estado do Espírito Santo está localizado entre os paralelos 17°53'29" S e 21°18'03" S e os meridianos 39°41'18" W e 41°52'45" W, estando completamente situado dentro da zona climática intertropical. Ao norte do estado, acima do Rio Doce, ocorrem maciços de altitudes modestas e tabuleiros mais desenvolvidos, enquanto ao sul do Rio Doce encontra-se uma porção pertencente à Serra da Mantiqueira onde se encontram as maiores altitudes absolutas do estado, além de também alguns tabuleiros entre o planalto e a planície sedimentar (Perrone & Moreira 2003). As planícies estreitas aparecem ao longo de todo o litoral. O estado possui 16 unidades de conservação de proteção integral federais e estaduais e além das reservas particulares. Assim, este estudo aborda as quatro principais fitofisionomias que a Mata Atlântica possui neste estado, estando os sítios amostrais distribuídos ao longo das Restingas, Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (Floresta de Tabuleiro), Florestas Sub-montanas (de Encosta) e Florestas Montanas (florestas serranas) seguindo a classificação de Veloso et al. (1991).

*Elaboração do banco de dados* - O banco de dados foi composto por uma matriz binária de ocorrência dos registros de espécies de samambaias e licófitas e outra matriz de variáveis geoclimáticas de para cada área. Os dados de registros foram obtidos através de dados da literatura e consulta à base de dados disponíveis no sistema *specieslink* (<http://slink.cria.org.br> – acessado em fevereiro de 2015). Os registros dos táxons obtidos foram então revisados para uniformização das listas através do reconhecimento de sinônimos e exclusão de registros duvidosos. Para isso, utilizamos como referência a “Lista de espécies da flora do Brasil” (2015) e a base “Tropicos” (2015). A partir desses dados, elaboramos uma matriz de presença vs. ausência de ocorrência de táxons por área, totalizando 21 sítios amostrais (Figura 1, Tabela 1) contendo 419 espécies de samambaias e licófitas, que corresponde a 95% da flora destes grupos no Espírito Santo (Prado et al. 2015).

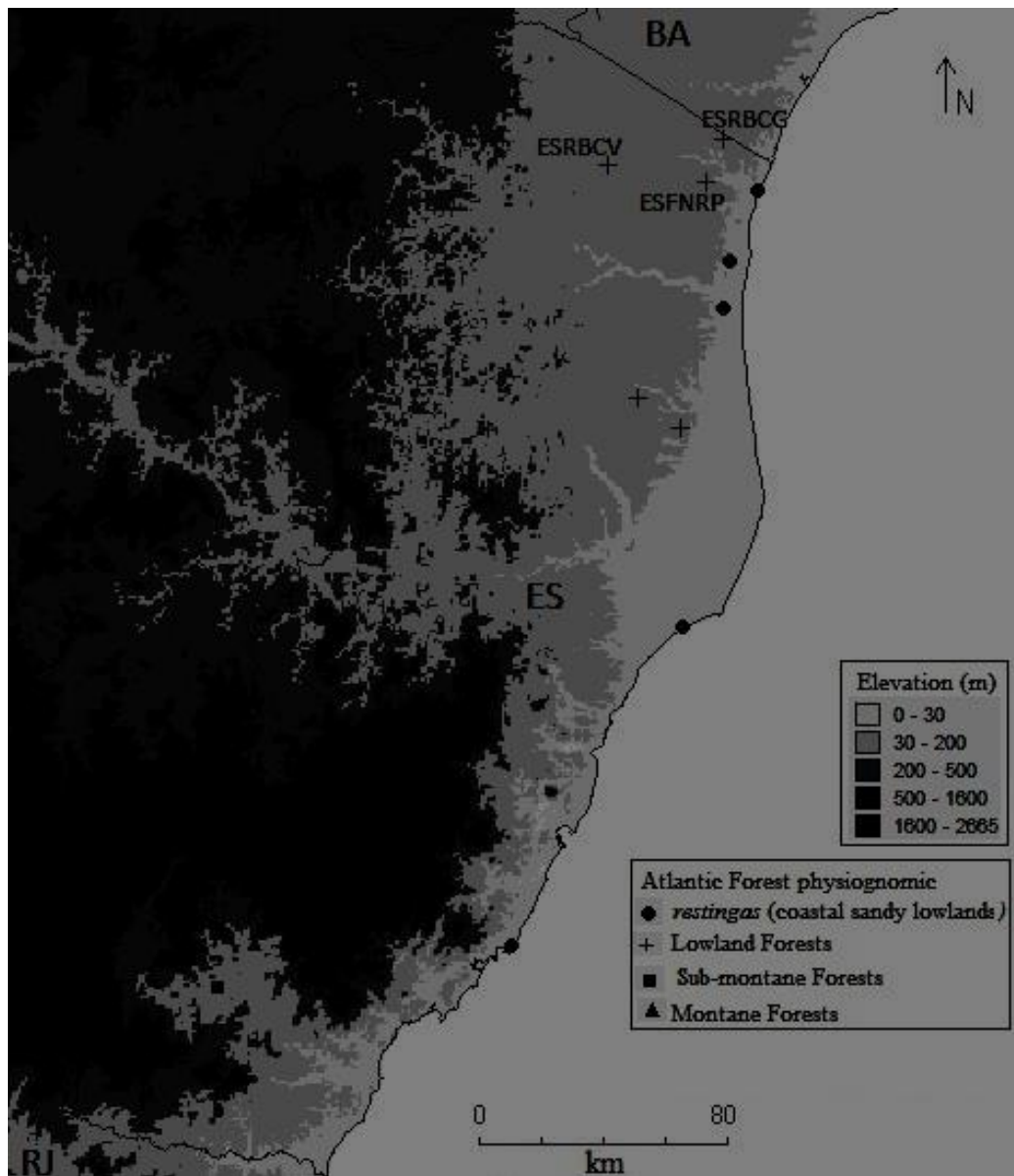


Figura 1 – Mapa das localidades amostrais ao longo da Mata Atlântica no Espírito Santo

Para a matriz de variáveis geoclimáticas, registramos as abreviações das 21 áreas, e suas respectivas variáveis geográficas (e.g. latitude, longitude) seguidas pelas demais variáveis geoclimáticas (proximidade geográfica, altitude, variação da altitude e distância do oceano), obtidas por meio do programa Google Earth (2008), além de 19 variáveis climáticas, obtidas em resolução de aproximadamente 1-5 km, derivadas do WorldClim, versão 1.4 (Hijmans et al. 2005), utilizando as mesmas abreviações (<http://www.worldclim.org/bioclim>). Também foram utilizados dados de evapotranspiração potencial anual (Zomer et al. 2006) e umidade relativa da superfície à partir do banco de dados CLiMond (Kriticos et al. 2012).

Sigla	Localidade	Fisionomia	Riqueza
ESPEIT	Parque Estadual de Itaúnas	Restinga	17
ESMLIB	Mata no Bairro Liberdade	Restinga	14
ESCOMB	Reserva Biológica de Comboios	Restinga	14
ESPEPCV	Parque Estadual Paulo César Vinha	Restinga	29
ESRNV	Reserva Natural Vale Rio Doce	Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas	93
ESRBSoo	Reserva Biológica de Sooretama	Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas	49
ESFNRP	Floresta Nacional do Rio Preto	Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas	44
ESRBCG	Reserva Biológica do Córrego Grande	Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas	40
ESRBCV	Reserva Biológica do Córrego do Veado	Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas	29
ESFNPac	Floresta Nacional de Pacotuba	Floresta Sub-Montana	30
ESRBJ	Região do Baixo Jatibóca	Floresta Sub-Montana	45
ESSJP	Serra São João do Petrópolis	Floresta Sub-Montana	36
ESRBDB	Reserva Biológica Duas Bocas	Floresta Sub-Montana	70
ESRAJ	Região do Alto Jatibóca	Floresta Montana	27
ESRAUGR	Reserva Augusto Ruschi	Floresta Montana	189
ESRSL	Reserva Santa Lúcia	Floresta Montana	109
ESMarF	Região de Marechal Floriano	Floresta Montana	54
ESPEMdasFI	Parque Estadual Mata das Flores	Floresta Montana	79
ESSV	Serra do Valentin	Floresta Montana	55
ESPEFG	Parque Estadual de Forno Grande	Floresta Montana	147
ESPEPAz	Parque Estadual Pedra Azul	Floresta Montana	73

*Tabela 1 – Relação das localidades amostrais do Espírito Santo*

*Diferenciação florística* - Para examinar a distribuição das espécies através de gradientes geoclimáticos, nós aplicamos a técnica de ordenação NMS (*nonmetric multidimensional scaling*; McCune & Grace 2002), adotando o coeficiente de similaridade de Sørensen, utilizando o software PAST (Hammer et al. 2001). Calculamos o coeficiente de variação ( $R^2$ ) das correlações entre a distância da ordenação florística e a distância do espaço original n-dimensional. A seguir realizamos uma análise de correlação ao longo das dimensões a variáveis geoclimáticas usando o índice de correlação de Pearson. Para determinar a variável

ambiental mais importante para os padrões médios de variação, posteriormente calculamos a correlação de cada eixo do NMS com a(s) variável(eis) nos modelos de regressão linear (OLS; descrito a seguir). Aqui não foram utilizados os dados de latitude e longitude, devido à suas influências nos gradientes florísticos serem avaliados através da correlação de Moran I.

Para a seleção de algumas variáveis que demonstraram relações com os padrões florísticos em cada dimensão e para eliminar as colinearidades, excluimos as variáveis redundantes e com baixo poder explicatório. Consideramos a existência de colinearidade quando o valor de inflação da variável foi maior que 10 ( $VIF > 10$ ) (Quinn e Keough 2002). Adicionamos filtros espaciais (*eigenvectors*) como variáveis preditoras adicionais (Diniz-Filho & Bini 2005). Estes filtros foram obtidos através do método *Moran's eigenvector maps method* (MEMs; Dray et al. 2006) a partir de uma matriz de conectividade baseada na triangulação Delaunay (Borcard et al. 2011), usando-se o pacote 'spacemaker' do R. Progressivamente foram selecionados os MEM's de acordo com o método de Blanchet et al. (2008), utilizando-se o pacote 'packfor' no R. Examinamos a contribuição relativa das variáveis ambientais e processos espaciais por análise dos MEM's e partição da variância utilizando o pacote 'varpart' função do pacote 'vegan', usado para controlar as inflações do erro tipo I (Peres-Neto & Legendre 2010). Devido à baixa significância suportada por estes modelos, optamos por demonstrar os resultados dos modelos simples, sem a inclusão dos filtros MEM's. Em seguida selecionamos o modelo OLS adotando o melhor equilíbrio entre parcimônia e precisão da descrição dos dados (ou seja, inferior AICc corrigido pelo critério de valor Akaike; Burnham & Anderson 2002). Para maior credibilidade aos modelos, consideramos as propostas de Eisenlohr (2013). Para a normalidade dos resíduos, utilizamos o método de teste D'Agostino-Pearson (Zar 2010).

Para validar os gradientes de composição das espécies como uma função da distância geográfica, verificamos a estrutura espacial dos valores de cada dimensão significativa do NMS através do correlograma utilizado no software SAM 4.0 (Rangel et al. 2010), adotando o coeficiente *Moran's I* (Legendre e Fortin 1989). Testamos a significância dos correlograma utilizando *Bonferroni's sequential correction*, e confirmando a existência da estrutura espacial quando ao menos uma classe de distância fosse significativa (Fortin e Dale 2005).

*Varição de Partição* - Seguindo o protocolo sugerido por Eisenlohr (2014), realizamos a análise de explicação de partição da variância para observação de: [a] variáveis climáticas +

altitude [b] fração espacialmente estrutura [c] componentes espaciais, e [d] fatores não mensurados. Para isso, utilizamos o software R através dos pacotes ‘vegan’, ‘spacemakeR’, ‘packfor’ e ‘spdep’ (R Core Team 2011). Para tal, a ocorrência dos dados foram transformados por Hellinger (Legendre & Gallagher 2001) e os filtros MEM foram selecionados a seguir. Foram processadas duas *Canonical Redundance Analyses* (RDA), no qual a primeira envolveu as espécies e o ambiente, e a segunda envolver ambiente e espaço (MEMs). Vale destacar que a variação da partição realiza a exclusão das desnecessárias variáveis correlacionadas. Também testamos a significância da fração pura [a] e [c], através de permutações baseadas no ANOVA.

## Resultados

A análise de ordenação NMS revelou uma solução bidimensional no qual as dimensões 1 e 2 reproduziram, respectivamente, eixo 1 ( $R^2$ : 0,6612) e eixo 2 ( $R^2$ : 0,1528) da variação na relação de similaridade no espaço original n-dimensional, com o valor de 0,164 de *stress* final.

*Correlação através da composição florística e variáveis geoclimáticas* - As variáveis mais correlacionadas com as dimensões do NMS são mostradas na Tabela 2 ( $r > 0.7$  para o eixo 1 e  $r > 0.4$  para o eixo 2).

Preditor	Eixo 1	Eixo 2	Significado da sigla
altm	<b>0,87923</b>	0,34334	Altitude média
bio_9	<b>-0,81864</b>	-0,27667	Temperatura média do trimestre mais seco
bio_1	<b>-0,81729</b>	-0,27054	Temperatura média anual
bio_10	<b>-0,81193</b>	-0,26103	Temperatura média do trimestre mais quente
bio_8	<b>-0,80826</b>	-0,25816	Temperatura média do trimestre mais úmido
bio_6	-0,78606	-0,30695	Temperatura mínima do mês mais frio
altvar	0,78497	<b>0,51606</b>	Amplitude de variação da altitude na localidade
bio_5	-0,76312	-0,20589	Temperatura máxima do mês mais quente
bio_13	0,71464	<b>0,43277</b>	Precipitação do mês mais úmido
bio_11	-0,687	<b>-0,44817</b>	Temperatura média do trimestre mais frio

Tabela 2 – Correlação de Pearson ( $r^2$ ) para as variáveis mais correlacionadas aos eixos 1 e 2

A primeira dimensão foi efetiva ( $p < 0.005$ ) na segregação das localidades através de um



correlacionadas, provavelmente originadas no eixo 1, com valor explicatório significativo. Entretanto, as variáveis mais correlacionadas com esta dimensão foram temperatura média do trimestre mais frio e precipitação do mês mais úmido.

A seleção de filtros espaciais (MEM) resultou em apenas uma variável ordenada significativa (MEM\_1;  $r^2:0.12$ ;  $F:2.59$ ;  $p < 0.001$ ). Segundo o resultado do RDA para as variáveis ambientais, obtivemos apenas altitude média com valor significativo ( $r^2:0.15$ ;  $F:3.53$ ;  $p < 0.001$ ), seguido por outros fatores próximos, como sazonalidade de precipitação ( $r^2:0.07$ ;  $F:1.83$ ;  $p < 0.002$ ), amplitude de variação da altitude ( $r^2:0.07$ ;  $F:1.71$ ;  $p < 0.002$ ) e *Mean Diurnal Range* ( $r^2:0.06$ ;  $F:1.68$ ;  $p < 0.008$ ).

Segundo os testes de estrutura espacial, percebemos que o eixo 1 possui estrutura espacial, diferente do eixo 2 que não possui (Figura 3). Ao analisarmos então as variáveis mais correlacionadas ao eixo 1, percebemos que as variáveis altitude média, temperatura média do trimestre mais seco, temperatura média anual e temperatura mínima do mês mais frio possuem o padrão de estrutura espacial, enquanto as variáveis temperatura média do trimestre mais quente e temperatura média do trimestre mais úmido não possuem este padrão. Para o eixo 2, percebemos que a variável principal amplitude de variação da altitude não possui o padrão de auto correlação espacial, enquanto as duas seguintes variáveis de temperatura média do trimestre mais frio e precipitação do mês mais úmido possuem este padrão.

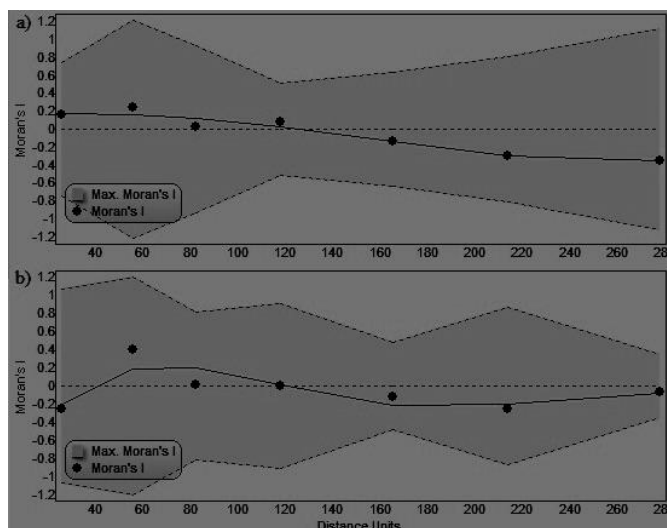


Figura 3 - Figura do Moran's I para (a) eixo 1 e (b) eixo 2

O melhor modelos OLS para cada dimensão foi gerado com somente uma variável geoclimática significante. O modelo que explica a variação dos scores da dimensão 1 do NMS

( $r^2$ : 0.753, F:58.018  $p < 0.001$ ) foi altitude média como preditora ( $p < 0.001$ ), enquanto o modelo para variação dos scores da dimensão 2 do NMS ( $r^2$ : 0.283, F: 7.484;  $p$ : 0.013) foi amplitude de variação da altitude ( $p < 0.001$ ).

*Análise de Partição da Variância* - Nós resumimos da variação da partição no diagrama de Venn mostrado na Figura 4. A fração foi significativa ( $p < 0.01$ ) para ambas variáveis ambientais (climáticas + altitude) e espaço, através do primeiro explicar uma grande fração da variação do que o segundo. A fração explicada na intersecção de ambiente e espaço também foi maior do que a fração do espaço, entretanto possui ainda um valor inferior à fração ambiental.

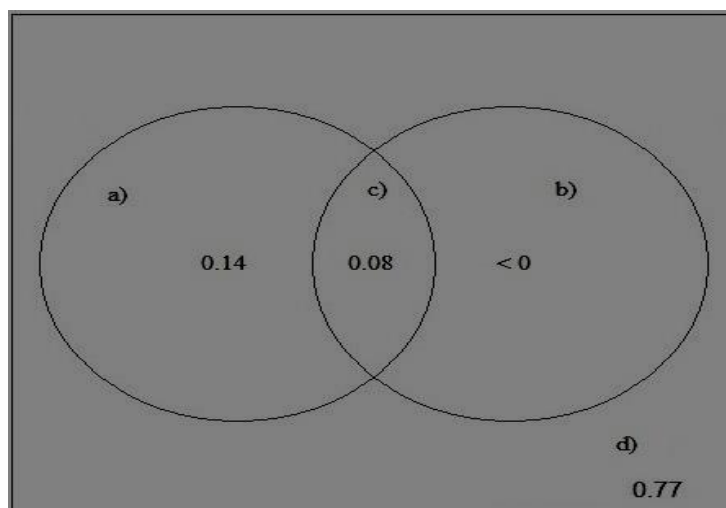


Figura 4 – Partição da variância através dos componentes que explicam a variação de composição das espécies de samambaias na Mata Atlântica do Espírito Santo, Brasil. a) somente ambiente; b) somente espaço; c) espaço mais ambiente; d) fração indeterminada (resíduos)

## Discussão

Em nosso estudo os resultados demonstram que alguns fatores geoclimáticos estão relacionados à composição de samambaias e licófitas na Mata Atlântica do Espírito Santo, sendo preditoras principalmente as variáveis relacionadas à altitude, com alguns fatores de temperatura fortemente auto correlacionados, e secundariamente por taxas de precipitação (com fatores relacionados à umidade).

Nossos resultados ajudam a compreender quais os fatores geoclimáticos mais influenciam a composição de samambaias ao longo de um gradiente altitudinal na Mata Atlântica do Espírito Santo. Resultado semelhante foi encontrado para a Nova Zelândia, no qual a altitude, seguida por índice de sazonalidade e taxas de precipitação foram os principais fatores preditores da composição da flora de samambaias (Lehmann et al. 2002). Assim também para as Florestas Tropicais dos Andes, este padrão já foi reconhecido (Salazar et al. 2013).

Atualmente a variação da riqueza de espécies em resposta aos gradientes altitudinais já vem sendo documentada e utilizada por diversos sistemas de classificação propostos para a vegetação brasileira (Velloso et al. 1991; Oliveira-Filho 2009), nos quais, em geral, a altitude vem constituindo um dos critérios hierárquicos necessário para dividir a vegetação em subtipos, e posteriormente outros fatores abióticos são considerados, como o clima e regime de substrato, bem como certas características biológicas. No sul do Brasil, em Santa Catarina, estudos demonstram que os fatores de umidade (correlacionados à precipitação) são mais influentes na composição de espécies de samambaias na floresta Ombrofila Densa em sua porção leste, onde é sucedida pela Floresta Mista através de um gradiente longitudinal (Gasper et al. 2013), assim como já evidenciado para o sudeste do Brasil por Nóbrega et al. (2011) para as samambaias e Oliveira Filho e Fontes (2000) para a flora arbórea no sudeste. Contudo, para Floresta Ombrofila Densa na porção leste, a temperatura média do trimestre mais úmido e a sazonalidade de temperatura foram as principais variáveis preditoras da composição de samambaias e licófitas (Gasper et al. 2013).

Para o continente europeu, já é demonstrado que as assembleias de samambaias refletiam as regiões fito ecológicas em geral (Birks 1976), e resultados similares foram encontrados por Dzwonko e Kornás (1994) em estudos na África, que atribui esta concordância aos padrões de umidade no ambiente influenciadas pelas altitude e que influenciam, por sua vez, a composição das espécies.

Para a flora arbórea também existe uma clara distinção entre os grupos vegetacionais de Florestas Tropicais daqueles das Florestas Sazonais Subtropicais já identificado na Floresta Atlântica (Oliveira Filho e Fontes 2000, Eisenlohr e Oliveira Filho 2013, 2015). De forma geral, estes padrões entre os diferentes biomas estão fortemente relacionados aos regime de chuva destas amplas regiões ao longo de um gradiente latitudinal, onde a seca se torna mais prolongada em direção ao interior, no qual as florestas Semi-decíduais sucedem as

ombrófilas e boa parte da flora arbórea é composta simplesmente da fração da flora das próprias florestas ombrófilas que é capaz de resistir e competir com maior sucesso sob esta modalidade de estresse (Oliveira-Filho & Fontes 2000).

Ao analisar regiões menores ou mais específicas, é possível a identificar também a variação de outros padrões geoclimáticos, espaciais e/ou ambientais, que estão correlacionados à riqueza e distribuição dos táxons. Para a flora arbórea e herbácea, já tem sido demonstrado que a riqueza e composição dos táxons seguem padrões de variação ao longo de gradientes geoclimáticos (Saiter et al. 2011, Santos et al. 2012, Eisenlohr et al. 2013, Saiter et al. 2015, Vieira et al. 2015). Para as samambaias, nosso conhecimento tem sido documentado por Lehmann et al. (2002), Jones et al. (2013), Gasper et al. (2013), Zuquim et al. (2007, 2012) e Nóbrega et al. (2011). Estes autores já mencionam uma forte diferenciação da composição de espécies dentro de uma mesma e ampla fisionomia, que poderiam estar relacionadas a fatores geoclimáticos, além de características físico-químicas do solo, dinâmica de águas, entre outros.

Em estudo de similaridade florística de samambaias na Mata Atlântica do Espírito Santo, Andrade et al. (dados não publicados) demonstram uma clara distinção entre a composição da flora das diferentes fitofisionomias. As florestas montanas (>600 m de altitude) possuem maior riqueza de espécies em relação às florestas sub-montanas (entre 599-200m de altitude), que por sua vez tem sua composição também distinta das florestas de terras baixas da região norte (tabuleiro), que também diferem significativamente das floras das restingas. Existem diferenças ambientais marcantes entre florestas de terras baixas e florestas montanas, principalmente em relação aos períodos de seca mais prolongados nas terras baixas, também devido à ocorrência periódica de eventos como o El Niño, que contrasta com as florestas montanas no qual o impacto dos períodos de seca são mitigados pela “precipitação horizontal”, no qual a condensação de água das nuvens nas montanhas podem contribuir em até mais de 20% da entrada de água no ecossistema (Thies et al. 2008). Tal fato é interessante de ser observado, considerando que a riqueza de espécies de samambaias pode estar intimamente relacionados a disponibilidade hídrica (León e Valencia 1989, Kessler 2001).

Saiter et al. (2015), ao analisar os fatores geoclimáticos que influenciam as florestas ao longo da Bacia do Rio Doce, notou que a precipitação e as variáveis térmicas foram as

mais importantes para a distribuição das espécies ao longo da Bacia do Rio Doce, destacando que a variável sazonalidade foi a mais correlacionada aos fatores de precipitação, ao invés de estarem correlacionadas à longitude, como sugerido por Oliveira-Filho e Fontes (2000), Oliveira-Filho et al. (2005) e Santos et al. (2011) em análises de maior escala para a Floresta Atlântica do sudeste do Brasil. Em nosso estudo, através do RDA, quando eliminamos todos a colinearidades de temperatura com a altitude (resultante de melhor preditora), obtivemos o fator sazonalidade de precipitação indicado como a segunda melhor variável preditora.

De fato, a precipitação do estado do Espírito Santo, sofre influência no do ar seco derivado do Anticiclone Subtropical do Atlântico Sul, que chega no inverno no sudeste do Brasil e bloqueia as massas de umidade que causam a chuva frontal, deixando o oeste do estado com períodos de seca homogêneos, enquanto na sua porção costeira, ocorre outros padrões de chuvas, no qual a umidade tem influência direta do oceano, que promovem maior umidade e curtos períodos de seca (Cupolillo et al. 2008 *apud* Saiter et al. 2015). Tal fato pode ajudar a explicar porque as áreas de Florestas Sub-montanas localizadas mais ao oeste do estado tenham sua composição florística tão distintas das demais áreas (Andrade et al. - dados não publicados).

Entretanto, na região costeira do norte do estado, com ocorrência de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, ou Floresta de Tabuleiro, a similaridade florística de samambaias é alta entre as diferentes áreas, e seu agrupamento diferenciam-se nitidamente das demais formações florestais (Andrade et al. - dados não publicados). Tal fato pode explicado pela ideia de que estas áreas também possuem um peculiar nível de sazonalidade de precipitação, considerando que já foi observado alguns níveis de decíduosidade no estrato arbóreo, contribuindo com certa quantidade de espécies típicas de florestas Semi-decíduais e por ser o tipo florestal com maior similaridade à da região do Rio Doce, também para as espécies arbóreas (Rolim et al. 2006), considerando as relações entre as variáveis já descritas.

Contudo, como nas Florestas Montanas do estado, as temperaturas são mais favoráveis, assim como ocorre maior taxa de precipitação, sem a ocorrência de pronunciados períodos de seca, acontece a maior diversificação das espécies samambaias dentre as demais fitofisionomias da Floresta Atlântica.

Assim, como os estudos através da Floresta Atlântica tem demonstrado que a altitude é um forte fator diretamente influente nas variáveis que determinam afinidades através das diferentes fitofisionomias (Oliveira-Filho e Fontes 2000; Meireles et al. 2008; Sanchez et al.

2013; Vieira et al. 2015; Saiter et al. 2015; Rezende et al. 2015; Eisenlohr e Oliveira-Filho 2015), nossos resultados reforçam a ideia de que os fatores que são correlacionados à altitude (como temperatura e precipitação) determinam a composição de samambaias através da Floresta Atlântica do Espírito Santo.

Nos estudos dos complexos de fatores restantes, modelos nulos são provavelmente os mais debatidos (Clark, 2008). Assim sendo, o modelo nulo de Hubble (2001), que pressupõe que as espécies são ecologicamente equivalentes, tem sido comumente aplicado em escalas regionais e através de fortes gradientes ecológicos, onde os modelos de disposição de nicho parecem ser mais adequados (Harms et al. 2001, Phillips et al., 2003, Tuomisto et al., 2003, Jones et al. 2006, 2013, Ruokolainen et al., 2007). No entanto, ainda pode ser importante para a manutenção de alta diversidade local quando o ambiente é homogêneo (Hubbell 2001).

No entanto, vários fatores adicionais podem modular padrões de distribuição e abundância de espécies. Alguns autores tem considerado a partição da variância em vista da teoria neutra e teoria dos nichos (Cottenie 2005; Nabout et al. 2009). Em relação à distribuição das samambaias, estudos tem sugerido um padrão controlado pelo oferta de nicho (Tuomisto e Poulsen 1996; Kluge et al. 2006; Kessler et al. 2011a), enquanto outros tem sugerido os limites de dispersão das espécies (Tryon 1972; Barrington 1993; Jones et al. 2006; Tajek et al. 2011; Hubbell 2001). Em nosso estudo, o processo dos nichos tem sido evidenciado, devido à sua significância das variáveis ambientais, sendo quase nulo o valor de significância das variáveis puramente espaciais.

A fração das variáveis ambientais foi a mais determinante dentre as porções explicadas da variância. Fortes determinismos ambientais em pequena escala têm sido atribuído para a relação da composição das espécies através de gradientes topo climáticos e de solo (Jones et al 2006; 2013; Eisenlohr 2013). Lehtonen (2015) sugere que os gradientes de solo são até mais importantes que os gradientes de taxas de chuva na definição das estruturas filogenéticas das comunidades de samambaias nas Florestas Neotropicais de terras baixas, demonstrando que muitos gêneros estão concentrados em partes específicas do solo através de um gradiente de concentração de cálcio. Além disso, estudos também sugerem que mudanças na vegetação são influenciadas por fatores abióticos que acompanham o gradiente altitudinal, como o decréscimo da pressão atmosférica, temperatura reduzida e aumento da radiação solar, somados à outros fatores abióticos que

também podem ser considerados na mudança de elevação. Contudo, eventualmente não seguem os padrões de gradiente altitudinais, tais como taxas de chuva, velocidade do vento, sazonalidade, cobertura de nuvens e tipo de substrato (Korner 2007; Barry 2008; McCain e Grytnes 2010).

Tais fatores aliados com os fatores bióticos como competição, mutualismo, dispersão e estabelecimento de interações, influenciam os padrões de diversidade e distribuição dos táxons através dos gradientes altitudinais (McCain e Grytnes 2010).

A influência do “componente puro” espacial sugere limitações à dispersão biótica e indica a importância dos mecanismos estocásticos (Hubbell 2001). Em nosso estudo, encontramos essa fração com valor quase nulo. Já em relação a fração ambiental espacialmente estruturada, encontramos um nível considerável de influência sobre as variáveis. Bell et al. (2006) e Diniz-Filho et al. (2012) sugerem que a fração do ambiente espacialmente estruturado também pode justificar a diminuição da similaridade florística devido ao aumento da distância geográfica, porque esta diminuição não precisa ser exclusivamente relacionada aos processos neutros, podendo também ser explicada por diferentes respostas de abundância de espécies e processos de nicho à gradientes ou manchas ambientais. Estes dois componentes fracionários são citados na literatura como ambientes de distribuição geograficamente restrita para as espécies arbóreas na Floresta Atlântica (Martins 1991; Scudeller et al. 2001; Caiafa & Martins 2010). Contudo, como sugere Eisenrohr *et al.* (2013), a proximidade espacial pode ser indicada como um fator que também influencia os padrões de vegetação através dos gradientes altitudinais.

O componente fracionário indeterminado de 77% da variação de espécies de samambaias demonstra a abrangência de variáveis preditoras não investigadas mas que também contribuem para a variação da composição das espécies nas comunidades vegetais. Um desses fatores que provavelmente possui forte valor de influência, são os gradientes de variação dos solos, como já demonstrado em estudos de pequenas escala que as condições edáficas são fortes preditoras da composição e distribuição das espécies de samambaias terrestres nas comunidades vegetais (Tuomisto e Poulsen 1996; Tuomisto et al. 1998; Tuomisto & Poulsen 2000; Jones et al. 2006, 2013, Zuquim et al. 2007, 2012; Lehtonen 2015). Outro fator indicado pode estar relacionado à estrutura arbórea, que está diretamente relacionada também ao solo, mas que por sua vez influenciará nas diversidades de samambaias epífitas, que possuem altíssimos percentuais de diversidade nas florestas

tropicais montanas (Paciencia 2008). Além disso, nesta fração também estão somados todos os fatores abióticos e bióticos não mensurados, citados anteriormente, que contribuem para a heterogeneidade ambiental, e conseqüentemente, a determinação de diferentes nichos.

Além disso, o desenvolvimento das plantas dependem muito de suas adaptações às diferentes condições ecológicas causadas pela variação dos fatores geofísicos, tais como humidade, temperatura, vento, insolação e pressão do ar (Körner 2007), fazendo com que as adaptações das espécies à diferentes níveis destes fatores podem influenciar a composição florística ao longo de gradientes altitudinais (Scarano 2002; Kessler et al. 2011b).

Entretanto, apesar desta alta fração de variáveis preditoras inexploradas em nossas análise de partição, nosso modelo demonstrou significância estatística ( $P \leq 0.05$ ) dos fatores ambientais e espaciais em nossas análises. Como relatado por autores anteriores (Cottenie 2005; López-Martínez et al 2013), a variação de partição para os dados completos da comunidade podem resultar em uma grande quantidade de variação não explicada.

Contudo, a geomorfologia da região de estudo causa esta dissociação florística das samambaias entre as diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica. Assim, devido à alta heterogeneidade ambiental, esta região é representativa para análise de distribuição de vegetação neste bioma e confirma a importância das variáveis ambientais e geográficas (particularmente a altitude e fatores de temperatura e precipitação, como também já vem sido sugerido por outros estudos. Frente as mudanças climáticas, dentre as quais o aquecimento global e seus impactos nas estrutura da vegetação, este estudo representa também uma significativa referência para estratégias de conservação da biodiversidade, que fornece ainda subsídios para a investigação de padrões de distribuição de espécies críticas.

Por fim, como sugerido por Rezende et al. (2015), identificar mudanças específicas na composição das espécies em função dos fatores climáticos, com ênfase particular nas variações de temperatura, será de extrema utilidade para planos de conservação dos remanescentes florestais, uma vez que a compreensão dos processos ecológicos que determinam os padrões vegetais através de variáveis preditoras ajudarão na previsão de potenciais futuros impactos das mudanças ambientais, e para a predição de diversidade vegetal em regiões sub-amostradas, sendo importantes para identificação de áreas de alto valor de conservação da biodiversidade (Gasper et al. 2013).

## 6. CONCLUSÕES

Existem mudanças bem delimitadas na composição de samambaias e licófitas ao longo de um gradiente altitudinal na Floresta Atlântica do Espírito Santo. Em função da fisionomia das áreas (através das tipologias propostas por Veloso et al. (1991) e da distância geográfica entre elas, ocorrem as diferenciações florísticas. A altitude é o fator responsável pela influência principal de composição florística das áreas, considerando que está diretamente correlacionadas as variáveis de umidade e temperatura. Assim, as samambaias e licófitas exibem espécies que mostram-se preferenciais para cada fisionomia, que estão por sua vez relacionadas às diferentes faixas de altitude, além de espécies indicadoras de cada faixa e tipo florestal. Contudo, as áreas mais similares são aquelas de mesmo tipo vegetal, próximas geograficamente, que possuem semelhantes condições geoclimáticas e ambientais, e que ofertam assim, nichos similares para a ocupação das espécies.

### Referências Bibliográficas

Andrade et al. (dados não publicados) – Capítulo 1

Barrington DS. 1993. Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography* 20:275–279.

Birks, H.J.B. 1976. The distribution of European pteridophytes: a numerical analysis. - *New Phytol.* 77:257-287.

Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89:2623–2632.

Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) *Numerical ecology with R*. Springer, New York

Burnham KP and Anderson DR. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical informationtheoretical approach. New York: Springer-Verlag, 487 p.

Clark JS. 2008. Beyond neutral science. *Trends Ecol Evol.*2008;24:8–15. doi: 10.1016/j.tree.2008.09.004.

Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett* 8:1175–1182.

CuPoLiLlo F, aBreu ML and vianeLlo rL. 2008. Climatologia da bacia do rio Doce e sua relação com a topografia local. *Geografias* 4(1): 45-60.

Diniz-Filho JAF, Bini LM (2005) Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Glob Ecol Biogeogr* 14:177–185.

Dray S, Legendre P, Peres-Neto P (2006) Spatial modeling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). *Ecol Model* 196:483–493.

Dzwonko Z, Kornas J. 1994. Patterns of species richness and distribution of pteridophytes in Rwanda (Central Africa): a numerical approach. *Journal of Biogeography* 21:491–501.

Eisenlohr Pv. 2013. Challenges in data analysis: pitfalls and suggestions for a statistical routine in vegetation ecology. *Braz J Bot* 36(1): 83-87.

EISENLOHR PV, ALVES LF, BERNACCI LC. ET AL. 2013. Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodiversity Conservation* (2013) 22:2767–2783.

Eisenlohr PV, Oliveira-Filho AT (2013). Tree species composition in areas of Atlantic Forest in southeastern Brazil is consistent with a new system for classifying the vegetation of South America. *Acta Botanica Brasilica* 28(2): 227-233.

Eisenlohr PV, Oliveira-Filho AT (2014) Tree taxa composition in areas of Atlantic Forest in southeastern Brazil is consistent with a new system for classifying the vegetation of South America. *Acta Bot Bras* 28:227–233.

Eisenlohr PV, Oliveira-Filho AT (2015). Revisiting Patterns of Tree Species Composition and their driving forces in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Biotropica* 47(5): 689-701.

Eisenlohr PV, Oliveira-Filho AT, Prado, J. (2015). The Brazilian Atlantic Forest: new findings, challenges and prospects in a shrinking hotspot. *Biodivers Conserv* (2015) 24:2129–2133.

Eisenlohr PV (2014) Persisting challenges in multiple models: a note on commonly unnoticed issues regarding collinearity and spatial structure of ecological data. *Braz J Bot*

Fortin M-J, Dale MRT (2005) *Spatial analysis. A guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge

GASPER AL, EISENLOHR PV, SALINO A. 2013. Plant Ecology & Diversity: Climate-related variables and geographic distance affect fern species composition across a vegetation gradient in a shrinking hotspot, *Plant Ecology & Diversity*, DOI: 10.1080/17550874.2013.843604</htm

Given, D. R. 1993. Changing aspects of endemism and endangerment in Pteridophyta. *Journal of Biogeography*, 20, 293–302

Google Earth 6.0. 2008. Available at[<http://www.google.com/earth/index.html>] [Accessed 31 January 2015]. Google Earth 2008

Hammer et al. 2011. PAST (developed by Øyvind Hammer of the University of Oslo and collaborators;

Harms, K.E., Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50- ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89: 947– 959.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25:1965–1978.

Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton

IBGE (2012) Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística—IBGE, Rio de Janeiro.

Jones MM, Ferrier S, Condit R, Manion G, Aguilar S, Pérez R. 2013. Strong congruence in tree and fern community turnover in response to soils and climate in central Panama. *Journal of Ecology* 101:506–516.

JONES MM, TUOMISTO H, CLARK DB, OLIVAS P. 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94:181–195.

Kessler, M., Kluge, J., Hemp, A. & Ohlemüller, R. (2011) A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* 20: 868-880.

Kessler, M. & Kluge, J. 2008. Diversity and endemism in tropical montane forests - from patterns to processes. *Biodiversity and Ecology Series*, 2, 35-50. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 53-64. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2011.00134.x

Kessler M, Kluge J, Hemp A, Ohlemüller R. 2011a. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* 20:868–880.

Kessler M, Grytnes JA, Hallgrímsson SRP, Kluge J, Krömer T, León B, Macía MJ and Young KR. 2011b. Gradients of plant diversity: local patterns and processes. In: Herzog SK et al. (Eds), *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*. São José dos Campos: Inter-American Institute for Global Change Research – Scientific Committee on Problems of the Environment, p. 204-219

Kluge J, Kessler M, Dunn RR. 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. *Global Ecology and Biogeography* 15:358–371.

Körner C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *TRENDS Ecol Evol* 22(11): 569-574.

Kriticos, D.J., Webber, B.L., Leriche, A., Ota, N., Macadam, I., Bathols, J. & Scott, J.K. 2012. CliMond: global high resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 53-64. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2011.00134.x

Laurance WF. 2009. Conserving the hottest of the hotspots. *Biological Conservation* 142:137.

Legendre P and Fortin MJ. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetation* 80: 107-138.

Legendre P and Gallagher ed. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280

Lehmann A, Leathwick JR, Overton JMC. 2002. Assessing New Zealand fern diversity from spatial predictions of species assemblages. *Biodiversity and Conservation* 11:2217–2238.

LEHTONEN S, ZONES MM, ZUQUIM G. ET AL. 2015. Phylogenetic relatedness within Neotropical fern communities increases with soil fertility. *Global Ecology and Biogeography* 24, 695–705.

LISTA DE ESPÉCIES DA FLORA DO BRASIL. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em 30 de março de 2015.

MCCune B and Grace JB. 2002. Analysis of ecological communities. Glendon Beach: MjM Software Design, 304 p.

Mehltreter, K.; L.R. Walker & J. Sharpe. 2010. Fern ecology. Cambridge University Press,

Cambridge.

Meireles LD, Shepherd GL, Kinoshita LS (2008) Variaç~oes na composiç~ao florística e na estrutura fitossociológica de uma floresta ombro-fila densa alto-montana na Serra da Mantiqueira, Monte Verde, MG. *Rev Bras Bot* 31:559–574.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, v. 403, p. 853-845, 2000.

Nóbrega GA, Eisenlohr PV, Paciência MLB, Prado J, Aidar MPM. 2011. A composição florística e a diversidade de pteridófitas diferem entre a Floresta de Restinga e a Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba/SP? [Do the floristic composition and diversity of ferns differ between Restinga and Lowland Rainforest...?]. *Biota Neotropica* 11:153–164.

OLIVEIRA-FILHO, A. T. & FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, Pullman, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

Oliveira-Filho AT 2009 Classificação das fitofisionomias da América do Sul Cisandina Tropical e Subtropical: proposta de um novo sistema prático e flexível - ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia* 60:237–258.

Peres-Neto PR, Legendre P (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology Biogeography* 19:174–184.

PERRONE, A. & MOREIRA, T.H.L. 2003. História e geografia do Espírito Santo. 5 ed. Vitória.

Phillips, O.L., Vargas, P.N., Monteagudo, A.L., Cruz, A.P., Zans, M.-E.C., Sánchez, W.G., Yli-Halla, M. & Rose, S. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, 91, 757–775.

Punyasena, S.W., Eshel, G., McElwain, J.C. (2008) The influence of climate on the spatial patterning of Neotropical plant families. *Journal of Biogeography*, 35, 117–130

Quinn GP, Keough MJ (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge

R Core Team 2011. The R Foundation for Statistical Computing (2013) <http://www.rproject.org/>. Accessed 30 March 2015

Rangel TF, Diniz-Filho JAF, Bini LM (2010) SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography* 33:46–50.

Rezende VL, Miranda PLS, Meyer L, Moreira CV, Linhares MF, Oliveira-Filho AT, Eisenlohr PV . Tree species composition and richness along altitudinal gradients as a tool for conservation decisions: the case of Atlantic semideciduous forest. *Biodivers Conserv.*

Rezende CL, Uezu A, Scarano FR, Araujo DSD (2015b) Atlantic forest spontaneous regeneration at landscape scale. *Biodivers Conserv.*

Ribeiro MC, Martensen AC, Metzger JP, Tabarelli M, Scarano F, Fortin MJ. 2011. The Brazilian Atlantic forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: Zachos FE, Habel JC, editors. *Biodiversity*.

ROLIM SG, IVANAUSKAS NM, RODRIGUES RR. ET AL . 2006. Composicao Florística do estrato arbóreo da Floresta Estacional Semidecidual na Planície Aluvial do rio Doce, Linhares, ES, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(3): 549-561.

Ruokolainen, K., Tuomisto, H., Macia, M.J, Higgins, M.A., Yli-Halla, M. (2007) Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology*, 23: 13–25

SAITER, F.; EISENLOHR, P.; FRANÇA, G.L.; STEHMANN, J.R.; THOMAS, W.W. OLIVEIRA-FILHO, A.T. 2015. Floristic units and their predictors unveiled in part of the Atlantic Forest hotspot:

implications for conservation planning. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87(4): 2031-2046

SAITER Fz, guilherMe FAG, thoMaz Ld and Wendt t. 2011. Tree changes in a mature rainforest on the Brazilian coast. *Biodivers Conserv* 20: 1921-1949.

SALAZAR, L.; HOMEIER, J.; KESSLER, M.; ABRAHAMCZYK, S.; LEHNERT, M. KROMER, T.; KLUGE, J. Diversity patterns of ferns along elevational gradients in Andean tropical forests. *Plant Ecology & Diversity*, DOI: 10.1080/17550874.2013.843036

Sanchez M, Pedroni F, Eisenlohr PV, Oliveira-Filho AT (2013) Changes in tree community composition and structure of Atlantic rain forest on a slope of the Serra do Mar range, southeastern Brazil, from near sea level to 1000 m of altitude. *Flora*.

Santos RM, Oliveira Filho AT, Eisenlohr PV, Queiroz LP, Cardoso DBOS, Rodal MJN (2012). Identity and relationships of the Arboreal Caatinga among other floristic units of seasonally dry tropical forests (SDTFs) of north-eastern and Central Brazil. *Ecol Evol* 2:409–428

SANTOS MF, seraFiM h; sano Pt. 2011. An analysis of species distribution patterns in the Atlantic Forests of Southeastern Brazil. *Edin J Bot* 68(3): 373-400.

SCARANO, Fr. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the brazilian Atlantic rainforest. *Ann Bot* 90:517-524.

SPECIES LINK. <http://www.splink.org.br>. Acessado em fevereiro de 2015.

ter STEEGE, H., PITMAN, N., SABATIER, D., Castellanos, H., Van Der Hout, P., Daly, D.C., Silveira, M., Phillips, O.L., Vasquez, R., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., De Oliveira, A.A., Ek, R., Lilwah, R., Thomas, R., Van Essen, J., Baider, C., Maas, P., Mori, S., Terborgh, J., Nuñez Vargas, P., Mogollo'n, H. & Morawetz, W. (2003) A spatial model of tree alpha-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation*, 12, 2255–2277.

Thies, B., Nauss, T., and Bendix, J.: Discriminating raining from non-raining cloud areas at mid-latitudes using Meteosat Second Generation SEVIRI nighttime data, *Meteorol. Appl.*, in press, 2008.

TROPICOS. 2015. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> . Acessado em julho de 2015.

TUOMISTO, H. & POULSEN, A. 1996. Influence of edaphic specialization of pteridophyte distribution in neotropical rain forests.. *Journal of Biogeography* 23: 283-293

TUOMISTO H, Ruokolainen K, Yli-Halla M. 2003a. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299:241–244

TUOMISTO H, Ruokolainen K, Aguilar M, Sarmiento A. 2003b. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology* 91:743–756.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. 1991. A. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE. 123 p.

VIEIRA LTA, POLISE RT, IVANAUSKAS LM. ET AL. 2015. Geographical patterns of terrestrial herbs: a new component in planning the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity Conservation* 24:2181–2198.

ZAR, Jh. 2010. Biostatistical analysis. 5th ed., Upper Saddle River: Pearson Prentice-Hall, 944 p.

zoMer rJ, Bossio da, traBuCCo a, yuanJie L, guPta dC and singh vP. 2007. Trees and water: small holder agroforestry on irrigated lands in northern India. IWMI Research Report 122. Colombo: International Water Management Institute, 47 p.

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*, Porto Alegre,

v. 5, supl. 2, p. 360-362.

ZUQUIM G, TUOMISTO H, COSTA FRC. ET AL. 2012. Broad scale distribution of ferns and lycophytes along environmental gradients in central and Northern Amazonia, Brazil. *Biotropica* 44:752–762.

## ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS

Figura 1 – Mapa das localidades amostrais ao longo da Mata Atlântica no Espírito Santo

Tabela 1 – Relação das localidades amostrais do Espírito Santo

Figura 2 - Diagrama de ordenação NMS

Tabela 2 – Correlação de Pearson ( $r^2$ ) para as variáveis mais correlacionadas aos eixos 1 e 2

Figura 3 - Figura do Moran's I para (a) eixo 1 e (b) eixo 2

Figura 4 – Partição da variância através dos componentes que explicam a variação de composição das espécies de samambaias na Mata Atlântica do Espírito Santo, Brasil. a) somente ambiente; b) somente espaço; c) espaço mais ambiente; d) fração indeterminada (resíduos)

## ÍNDICE DE ANEXOS

- Tabela de pres. vs. aus.

- Tabela local. vs. variáveis geoclimáticas

- Manuscrito encaminhado à revista *Brazilian Journal of Botany* (fev/2016). **Ferns and Lycophytes in three fragments of Tabuleiro Lowland Forest in northern Espírito Santo State, Brazil: composition and floristic relationships in Atlantic Forest.**