

Estratificação vertical de bromélias epifíticas em diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa, Ilha de Santa Catarina, Santa Catarina, Brasil

ANNETE BONNET^{1,2} e MAIKE HERING DE QUEIROZ¹

(recebido: 2 de junho de 2005; aceito: 9 de março de 2006)

ABSTRACT – (Vertical stratification of epiphytic bromeliads on different stages of secondary succession of Atlantic Rainforest, in Santa Catarina Island, Santa Catarina, Brazil). The present study aims to characterize the distribution of bromeliads height preference at four successional stages (“capoeirinha”, “capoeira”, “capoeirão” and secondary forest) on Atlantic Rainforest slopes, in Santa Catarina Island, relating them to forest development, individual and phorophytes characteristics. Importance values were calculated for each bromeliad, and their dispersal agent types and nutrient capture strategy were determined. Each of the 60 phorophytes selected through the point-centered quart method in each of the secondary succession stages was considered a sampling unit and divided in two-meter height intervals, starting from the soil. The species of *Tillandsia* with CAM activity presented the highest importance values in the two most developed succession stages, where bromeliads were recorded. In all stages of succession was detected, in the vertical stratification, a tendency of greater richness and frequency of bromeliads in heights next to morphological inversion point average, related to availability of larger surface area to colonization and growth. At capoeirão and secondary forest, juvenile bromeliads grew in all phorophytes height intervals, showing different mortality rates when adults and juveniles distribution were considered. The microclimatic changes in the progressive successional stages cause displacement and change of bromeliads species, with increase of individuals and tank-forming species.

Key words - bromeliads, morphological inversion point, successional stages, vertical stratification

RESUMO – (Estratificação vertical de bromélias epifíticas em diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa, Ilha de Santa Catarina, Santa Catarina, Brasil). O presente estudo teve como objetivo caracterizar as alturas preferenciais de distribuição das bromélias em quatro estádios sucessionais (capoeirinha, capoeira, capoeirão e floresta secundária) em encostas da Ilha de Santa Catarina, relacionando-as com o desenvolvimento da floresta, com características individuais e dos forófitos. Foram calculados valores de importância das bromélias em cada estágio, relacionando-os aos tipos de diásporos e estratégias para obtenção de nutrientes. Cada um dos 60 forófitos determinados por estágio sucessional através de pontos quadrantes foi considerado uma unidade amostral e dividido em intervalos de altura de dois metros a partir do solo. As espécies do gênero *Tillandsia* com metabolismo CAM apresentaram os maiores valores de importância nos dois estádios mais avançados, onde houve ocorrência de bromélias. Em todos os estádios, na estratificação vertical, foi detectada uma tendência de maior riqueza e maior frequência de bromélias em alturas próximas às médias dos pontos de inversão morfológica relacionado ao aumento de substrato disponível para fixação e crescimento. No capoeirão e na floresta secundária as plântulas cresceram em todos os intervalos de altura dos forófitos, indicando taxas de mortalidade diferentes quando considerada a distribuição dos indivíduos adultos. As mudanças nas condições microclimáticas dos progressivos estádios sucessionais provocaram deslocamentos de distribuição e trocas de espécies, com o aumento de indivíduos e de espécies formadoras de tanque.

Palavras-chave - bromélias, estádios sucessionais, estratificação vertical, ponto de inversão morfológica

Introdução

A família Bromeliaceae possui várias de suas espécies adaptadas à vida epifítica, ocorrendo principalmente nas florestas de regiões tropicais (Gentry

& Dodson 1987a, Lugo & Scatena 1992). O epifitismo, registrado em 84 famílias de plantas vasculares (Kress 1986), está relacionado com uma série de adaptações para obtenção e manutenção de nutrientes e água, resultando em diferentes padrões de distribuição espacial nas florestas e nas próprias árvores que as suportam, os forófitos (Benzing 1990).

Para sua sobrevivência, as bromélias possuem na superfície foliar tricomas especializados com função de absorver umidade e nutrientes quando estes estão disponíveis na atmosfera ou na cisterna (Benzing 1990), além de refletir o excesso de luminosidade (Benzing

1. Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Caixa Postal 476, 88010-970 Florianópolis, SC, Brasil.
2. Autor para correspondência: annete@floresta.ufpr.br

1976, Reinert *et al.* 2000). Esta estratégia é uma adaptação fundamental ao ambiente epifítico e bromélias são consideradas extremamente sensíveis às mudanças e perturbações das condições ambientais (Sudgen 1981, Benzing 1998), podendo ser elas os primeiros indicadores bióticos das mudanças climáticas globais (Lugo & Scatena 1992).

Vários fatores ambientais influenciam o padrão de distribuição das plantas epifíticas entre as diversas formações vegetais e, localmente, entre os diversos forófitos (distribuição horizontal) (Gentry & Dodson 1987b). Em uma mesma árvore, vários micro-habitats são criados e modificados ao longo do tempo, da base até a copa (estratificação vertical), estabelecendo condições particulares para o desenvolvimento das espécies de bromélias (Benzing 1990).

A distribuição horizontal e a estratificação vertical das epifíticas são determinadas por fatores como densidade do fluxo de fótons e umidade (Ter Steege & Cornelissen 1989, Benzing 1995), arquitetura e interceptação diferencial da chuva pelas copas das árvores (Benzing 1990, Herwitz & Slye 1992), dimensões dos forófitos (Catling & Lefkovitch 1989), textura e estabilidade do ritidoma (Ter Steege & Cornelissen 1989), reprodução dos indivíduos, movimento e fixação das sementes ao substrato, germinação (Garcia-Franco & Rico-Gray 1988), crescimento e sobrevivência das plântulas (Hietz 1997, Rudolph *et al.* 1998). Deste modo, segundo a literatura, a composição e a abundância de bromélias epifíticas adultas e plântulas pode variar entre os estádios sucessionais de regeneração da floresta e entre os diferentes intervalos de altura dos forófitos, refletindo a dependência das condições microclimáticas reinantes devido à sua estratégia de obtenção de nutrientes, além do tempo em que o substrato está disponível para colonização.

No Brasil, comumente a família Bromeliaceae é parte de amplos levantamentos de epifíticas, como os realizados no Rio Grande do Sul (Waechter 1986, 1992, 1998, Aguiar *et al.* 1981, Breier 1999, Rogalski & Zanin 2003), no Paraná (Dittrich *et al.* 1999, Gatti 2000, Kersten & Silva 2001, 2002), no Rio de Janeiro (Fontoura *et al.* 1997) e em São Paulo (Pinto *et al.* 1995, Dislich & Mantovani 1998). Outros estudos integram levantamentos de espécies de bromélias e seus aspectos ecológicos (Veloso & Klein 1957, 1959, Reitz 1983, Cervi & Dombrowski 1985, Fontoura *et al.* 1991, Fischer & Araújo 1995, Fontoura 1995, Cogliatti-Carvalho *et al.* 2001, Rogalski 2002, Ariani *et al.* 2004, Rocha *et al.* 2004), inclusive em áreas com florestas em vários estádios sucessionais (Almeida *et al.* 1998, Hoeltgebaum

2003). Entre os trabalhos citados, vários abordam a estratificação vertical de bromélias.

Este estudo teve como objetivo principal identificar as espécies com maiores valores de importância em cada estágio sucessional e as alturas preferenciais de distribuição vertical relacionando-as com o desenvolvimento da floresta, com características individuais, dos forófitos e condições microclimáticas das áreas e dos estratos definidos pelos forófitos.

Material e métodos

Área de estudo – O presente estudo foi desenvolvido nos anos de 1999 e 2000, na região norte da Ilha de Santa Catarina (27°31' S e 48°30' W), cidade de Florianópolis, Santa Catarina. O clima é do tipo Cfa (mesotérmico úmido, com verões quentes e chuvas distribuídas durante o ano) com temperatura média anual de 21,15 °C, média mensal para os meses de verão de 23,46 °C e para os meses de inverno de 16,75 °C (Porto Filho 1993). A umidade é alta, em torno de 80% (CECCA/FNMA 1996), com pluviosidade anual de 1.527 mm, bem distribuída durante todo o ano, não existindo estação seca ou chuvosa (Porto Filho 1993).

A forma de relevo predominante é montanhosa com amplitudes altimétricas superiores a 300 metros e vertentes com diferentes graus de inclinação (IPUF 1997). Os solos que se destacam na área estudada são os Cambissolos e os Neossolos Litólicos (Ladwig 1998). O substrato geológico é composto por granitóides submetidos à tectônica rúptil relacionada ao mecanismo de “rifteamento” do Atlântico Sul, evidenciado pela abundância de sulcos e vales estruturais profundos (IPUF 1997). Para o estudo das bromélias, foram escolhidos quatro ambientes em encosta com vegetação secundária (Klein 1980) característica da Floresta Ombrófila Densa em diferentes estádios de regeneração, sendo três localizados dentro da Unidade de Conservação Ambiental Desterro (UCAD) e apenas o estágio capoeira localizado na área de entorno da Unidade: i) capoeirinha - área em exposição Sudeste, em 270 m de altitude, onde a vegetação regenerava-se à cerca de seis anos, circundada por formações em estádios de sucessão mais avançados, sendo anteriormente utilizada como pastagem. A vegetação é caracterizada pela associação densa e homogênea de “Tibouchino-Dodonaetum viscosae” (Queiroz 1994), ii) capoeira - área em 15 m de altitude, voltada para Oeste, com vegetação regenerando-se à aproximadamente 20 anos, após o uso do terreno com agricultura. A associação vegetacional “Guapiro-Miconietum ligustroides” (Queiroz 1994), possui *Miconia ligustroides* Naud. (Melastomataceae) como espécie dominante; iii) capoeirão - área em 240 m de altitude, voltada para Oeste. Também foi utilizada para agricultura, regenerando-se a vegetação à aproximadamente 30 anos. A associação “Miconietum cinnamomifoliae” (Queiroz 1994) é dominada fisicamente por *Miconia cinnamomifolia* Naud.

(Melastomataceae); iv) floresta secundária - área em exposição Leste, em 235 m de altitude, explorada seletivamente, não havendo registro de corte raso da vegetação. As espécies que se destacam são aquelas típicas das florestas secundárias de Santa Catarina (Klein 1980), tanto na sua forma jovem como adulta.

Procedimento metodológico – No presente estudo, cada forófito foi considerado uma unidade amostral, definida pelo método dos pontos quadrantes (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), através de transectos com 15 pontos separados 10 m entre si, totalizando 60 forófitos por ambiente estudado (Waechter 1992). O critério para inclusão do forófito foi o diâmetro medido à altura do solo (DAS) ≥ 2 cm na capoeirinha, diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 5 cm na capoeira e DAP ≥ 10 cm no capoeirão e floresta secundária. Foram registradas as alturas totais e de inversão morfológica (PIM) (Hallé *et al.* 1978), que representa o início da copa, em cada forófito.

As espécies de bromélias férteis encontradas nas áreas de estudo foram herborizadas e incluídas no Herbário FLOR, do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Santa Catarina. As bromélias estéreis e não identificadas foram levadas para cultivo ou observadas *in situ* até a floração. Os nomes das espécies foram verificados no *Index Kewensis* (1997). Para registro e identificação das bromélias e plântulas, quando necessário, utilizou-se binóculo (7 \times 35) e técnicas de arborismo.

Na distribuição horizontal, considerando a ocorrência das espécies de bromélia epifíticas sobre indivíduos e espécies de forófitos, foram calculadas a frequência absoluta sobre indivíduos forofíticos (Nai), frequência relativa sobre indivíduos forofíticos (Nri), frequência absoluta sobre espécies forofíticas (Sai) e frequência relativa sobre espécies forofíticas (Sri) em cada estágio sucessional (Waechter 1992). O valor de importância epifítico (VIE) de cada espécie de bromélia é, finalmente, calculado a partir da média das frequências relativas sobre espécies forofíticas (Sri) e indivíduos forofíticos (Nri) (Waechter 1992).

As plântulas, registradas como indicadoras das proporções em que indivíduos jovens de bromélias epifíticas estão se estabelecendo, são plantas de tamanho reduzido, com características morfológicas diferentes das adultas, localizadas isoladas dos agrupamentos de bromélias adultas e que não puderam ser identificadas a nível genérico.

Os diásporos das espécies foram classificados em plumosos e carnosos, e quanto à adaptação para obtenção de nutrientes e umidade, as espécies foram categorizadas em “bromélias-tanque” e “bromélias-atmosféricas”.

Na estratificação vertical, cada espécie de bromélia e as plântulas foram avaliadas quanto a sua presença ou ausência nos respectivos intervalos de altura de 2 m, a partir do solo até o final da copa de cada forófito. Para estimar as porcentagens de colonização de cada intervalo de altura dos forófitos pelos adultos e pelas plântulas, calculou-se a proporção de intervalos colonizados por cada espécie em relação ao total de intervalos disponíveis.

Para determinar possíveis diferenças significativas na frequência observada de cada espécie de bromélia entre os intervalos de altura, em cada estágio sucessional, elaborou-se uma tabela de contingência e aplicou-se o Teste Qui-quadrado.

Resultados

No estágio capoeirinha não houve ocorrência de bromélias epifíticas. Nos três estágios sucessionais em que houve ocorrência de bromélias epifíticas, espécies de *Tillandsia* apresentaram os maiores valores de importância (tabela 1), ou seja, ocorreram, em média, no maior número de indivíduos e espécies forofíticas.

Na capoeira e no capoeirão, as espécies com os maiores valores de importância, *Tillandsia mallemonitii* e *Tillandsia stricta*, foram registradas em apenas 16% e 20% dos forófitos, respectivamente. Na floresta secundária, *Tillandsia tenuifolia*, que apresentou o mais alto VIE, foi registrada em 76% dos forófitos amostrados (tabela 1).

Em todas as áreas onde foram registradas bromélias adultas, também foram registradas plântulas, com um aumento da abundância à medida que avança a sucessão dos estágios analisados. A porcentagem de colonização das plântulas foi maior do que a de adultas tanto sobre indivíduos como sobre espécies forofíticas no capoeirão e na floresta secundária. Na floresta secundária, 96,7% dos indivíduos e 100% das espécies de forófitos possuíam plântulas de bromélias (tabela 1).

Quanto à estratégia para obtenção de nutrientes, no grupo das bromélias-atmosféricas podem ser incluídas: *Tillandsia mallemonitii*, *T. tenuifolia*, *T. stricta*, *T. geminiflora*, *T. usneoides*; e no grupo de bromélias-tanque: *Vriesea vagans*, *V. flammea*, *V. philippocoburgii*, *V. incurvata*, *Aechmea lindenii*, *Billbergia zebrina*, *Nidularium innocentii*, *A. nudicaulis* e *Vriesea* sp.

De um modo geral, o maior número de espécies de bromélias ocorreu nas alturas basais e intermediárias dos forófitos, coincidentes ou próximas à altura média de inversão morfológica de cada estágio sucessional. Na capoeira, o intervalo de 0-2 metros de altura, onde também se localizou a altura média de inversão morfológica de *Miconia ligustroides* (DC.) Naudin, apresentou o maior número de espécies de bromélias (cinco espécies). No capoeirão e na floresta secundária, o intervalo de localização do ponto médio de inversão morfológica das espécies com maior densidade (*Miconia cinnamomifolia* (DC.) Naudin no capoeirão, e *Maytenus* sp. e *Guapira opposita* (Vell.) Reitz na floresta secundária) foi o mesmo: 6-8 m. No entanto, o

Tabela 1. Estimativas de abundância e distribuição das espécies de bromélias epifíticas e plântulas nos diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa. Nfi = número de indivíduos forofíticos com a espécie *i* de bromélia; NAI = frequência absoluta sobre indivíduos forofíticos; NRi = frequência relativa sobre indivíduos forofíticos; Sfi = número de espécies forofíticas com a espécie *i* de bromélia; Sai = frequência absoluta sobre espécies forofíticas; Sri = frequência relativa sobre espécies forofíticas e VIE = valor de importância da espécie de bromélia *i*.

Table 1. Estimates of abundance and distribution of epiphytic bromeliads species and seedlings in different successional stages of Atlantic Rainforest. Nfi = number of phorophytes individuals with the species *i* of bromeliad; NAI = absolute frequency on phorophytes individuals; NRi = relative frequency on phorophytes individuals; Sfi = number of phorophytes species with the species *i* of bromeliad; Sai = absolute frequency on phorophytes species; Sri = relative frequency on phorophytes species and VIE = importance value of the species *i* of bromeliad.

Estádio sucessionais/espécies	Nfi	NAi	NRi	Sfi	Sai	Sri	VIE
Capoeirinha							
Não houve ocorrência de bromélias	-	-	-	-	-	-	-
Capoeira							
<i>Tillandsia mallemonitii</i> Glaz. ex Mez	10	16,7	52,6	3	42,9	37,5	45,1
<i>Tillandsia stricta</i> Sol. ex Sims	6	10,0	31,6	2	28,6	25,0	28,3
<i>Billbergia zebrina</i> (Herb.) Lindl.	1	1,7	5,3	1	14,3	12,5	8,9
<i>Aechmea lindenii</i> (E. Morren) Baker	1	1,7	5,3	1	14,3	12,5	8,9
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	1	1,7	5,3	1	14,3	12,5	8,9
Adultas	15	25,0	-	4	57,1	-	-
Plântulas	14	23,3	-	4	57,1	-	-
Capoeirão							
<i>Tillandsia stricta</i> Sol. ex Sims	12	20,0	34,3	4	19,0	23,5	28,9
<i>Vriesea vagans</i> (L.B. Sm.) L.B. Sm.	11	18,3	31,4	4	19,0	23,5	27,5
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	3	5,0	8,6	2	9,5	11,8	10,2
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	2	3,3	5,7	2	9,5	11,8	8,7
<i>Vriesea flammea</i> L.B. Sm.	2	3,3	5,7	2	9,5	11,8	8,7
<i>Vriesea philippocoburgii</i> Wawra	3	5,0	8,6	1	4,8	5,9	7,2
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	1	1,7	2,9	1	4,8	5,9	4,4
<i>Vriesea incurvata</i> Gaud.	1	1,7	2,9	1	4,8	5,9	4,4
Adultas	21	35,0	-	9	42,9	-	-
Plântulas	40	66,7	-	16	76,2	-	-
Floresta Secundária							
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	46	76,7	26,9	29	85,3	24,6	25,7
<i>Tillandsia stricta</i> Sol. ex Sims	39	65,0	22,8	23	67,6	19,5	21,2
<i>Vriesea vagans</i> (L.B. Sm.) L.B. Sm.	29	48,3	17,0	18	52,9	15,2	16,1
<i>Vriesea flammea</i> L.B. Sm.	16	26,7	9,4	12	35,3	10,2	9,8
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	13	21,7	7,6	10	29,4	8,5	8,0
<i>Vriesea incurvata</i> Gaud.	10	16,7	5,8	8	23,5	6,8	6,3
<i>Nidularium innocentii</i> Lem.	8	13,3	4,7	8	23,5	6,8	5,7
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	4	6,7	2,3	4	11,8	3,4	2,9
<i>Vriesea philippocoburgii</i> Wawra	4	6,7	2,3	4	11,8	3,4	2,9
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Grieseb.	1	1,7	0,6	1	2,9	0,8	0,7
<i>Vriesea</i> sp.	1	1,7	0,6	1	2,9	0,8	0,7
Adultas	53	88,3	-	31	91,2	-	-
Plântulas	58	96,7	-	34	100,0	-	-

maior número de espécies de bromélias foi registrado no intervalo de 10-12 metros nas duas áreas: seis espécies no capoeirão e oito na floresta secundária.

As plântulas, na capoeira, foram mais freqüentes no intervalo de 0-2 metros ($\chi^2 = 9,47$; $P < 0,05$) (tabela 2); no capoeirão e na floresta secundária, as plântulas foram registradas em todos os intervalos de altura, diminuindo dos intermediários para a base e para o topo das copas dos forófitos, apesar de não terem sido detectadas preferências de estratificação.

Tillandsia mallemonitii, exclusiva da capoeira, colonizou 16,7% do substrato disponível (figura 1), o que representa mais do que todas as outras bromélias adultas juntas (15,1%). No entanto, não foi detectada preferência na estratificação da espécie neste estágio (tabela 2).

Tillandsia stricta, registrada nos três estágios sucessionais, colonizou os dois primeiros metros dos forófitos na capoeira, e a região mediana no capoeirão e na floresta secundária (figuras 2, 3). Nesta, apresentou maior freqüência nos intervalos de 8-10 metros ($\chi^2 = 6,7$; $P < 0,05$) e 10-12 metros ($\chi^2 = 5$; $P < 0,05$) (tabela 2),

onde ocupou aproximadamente 40% do substrato disponível.

Tillandsia tenuifolia, com estratificação irregular no capoeirão, foi a única espécie registrada em todos os intervalos na floresta secundária, onde apresentou maior freqüência no intervalo de 8-10 metros ($\chi^2 = 9,8$; $P < 0,05$) (tabela 2), colonizando 50% do substrato disponível (figura 3).

Vriesea vagans ocorreu no capoeirão e na floresta secundária, onde colonizou todos os intervalos de altura dos forófitos desde o solo até 14 m de altura (figuras 2, 3). As maiores porcentagens de colonização foram registradas a partir dos 4 metros, sem ter sido detectada preferência por algum intervalo (tabela 2).

Vriesea incurvata, registrada apenas uma vez no capoeirão, apresentou maior freqüência no intervalo 0-2 metros ($\chi^2 = 42,8$; $P < 0,05$) na floresta secundária, colonizando 16,7% do substrato disponível. *Nidularium innocentii*, exclusiva da floresta secundária, também foi mais freqüente no primeiro intervalo de altura ($\chi^2 = 32,2$; $P < 0,05$) dos forófitos nesta área, colonizando 13,3% do substrato.

Tabela 2. Amplitude de distribuição vertical e preferência por intervalo de altura das espécies de bromélias e plântulas nos diferentes estágios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa, Ilha de Santa Catarina (Am = amplitude, Pr = preferência, - = ausência, □ = baixa freqüência, ◇ = sem preferência).

Table 2. Extent of vertical distribution and preference per height interval of bromeliad species and seedlings in different successional stages of Atlantic Rainforest, Santa Catarina Island (Am = extent, Pr = preference, - = absence, □ = low frequency, ◇ = without preference).

Espécies	Capoeira		Capoeirão		Floresta secundária	
	Am (m)	Pr (m)	Am (m)	Pr (m)	Am (m)	Pr (m)
Bromelioideae						
<i>Aechmea lindenii</i>	0-2	□	-	-	-	-
<i>Aechmea nudicaulis</i>	-	-	-	-	10-14	□
<i>Billbergia zebrina</i>	0-2	□	-	-	-	-
<i>Nidularium innocentii</i>	-	-	-	-	0-8	0-2
Tillandsioideae						
<i>Tillandsia geminiflora</i>	0-2	□	10-12	□	2-12	◇
<i>Tillandsia mallemonitii</i>	0-4	◇	-	-	-	-
<i>Tillandsia stricta</i>	0-4	◇	4-14	◇	2-16	8-12
<i>Tillandsia tenuifolia</i>	-	-	2-12	□	0-18	8-10
<i>Tillandsia usneoides</i>	-	-	6-10	□	8-14	□
<i>Vriesea flammea</i>	-	-	2-12	□	0-16	◇
<i>Vriesea incurvata</i>	-	-	0-2	□	0-4	0-2
<i>Vriesea philippocoburgii</i>	-	-	6-12	□	4-14	□
<i>Vriesea vagans</i>	-	-	0-14	◇	0-14	◇
<i>Vriesea</i> sp.	-	-	-	-	10-12	□
Plântulas	0-4	0-2	0-18	◇	0-18	◇

Tillandsia geminiflora ocorreu nos três estádios sucessionais, mas com freqüências muito baixas na capoeira e no capoeirão. Na floresta secundária, apesar de colonizar 12,5% do substrato no intervalo de 10-12 metros, não foi detectada preferência por determinada altura.

Tillandsia usneoides colonizou os intervalos de 6-10 m no capoeirão e de 8-14 m na floresta secundária com baixas freqüências e baixas porcentagens (abaixo de 8%), e também não demonstrou preferência por alturas específicas.

Tanto *Vriesea philippocoburgii* como *V. flammea* apresentaram um aumento nas freqüências do capoeirão para a floresta secundária, mas estas sempre inferiores a 13% de ocupação do substrato disponível.

Aechmea lindenii e *Billbergia zebrina* foram registradas apenas uma vez na capoeira e *A. nudicaulis* e *Vriesea* sp. foram registradas apenas um vez na floresta secundária.

Discussão

Nos três estádios sucessionais, foram as espécies de *Tillandsia* que colonizaram mais indivíduos e espécies forófitas, apesar das diferenças existentes entre estes ambientes. Na capoeira, onde os forófitos possuem pequena altura e copas pouco densas, as condições ambientais são de alta luminosidade, temperaturas elevadas e baixa umidade. As espécies *Tillandsia mallemonitii* e *Tillandsia stricta*, com altos VIE neste estágio, são consideradas heliófitas e atmosféricas (Reitz 1983), possuindo poucos estômatos em relação aos tricomas, que ocorrem em alta densidade ao longo das folhas para absorção de nutrientes, umidade da atmosfera, e para conferir resistência à supressão hídrica e intensa radiação (Benzing 1976, Hietz & Hietz-Seifert 1995). No entanto, *T. mallemonitii*, que apresenta as folhas densamente cobertas por tricomas (Reitz

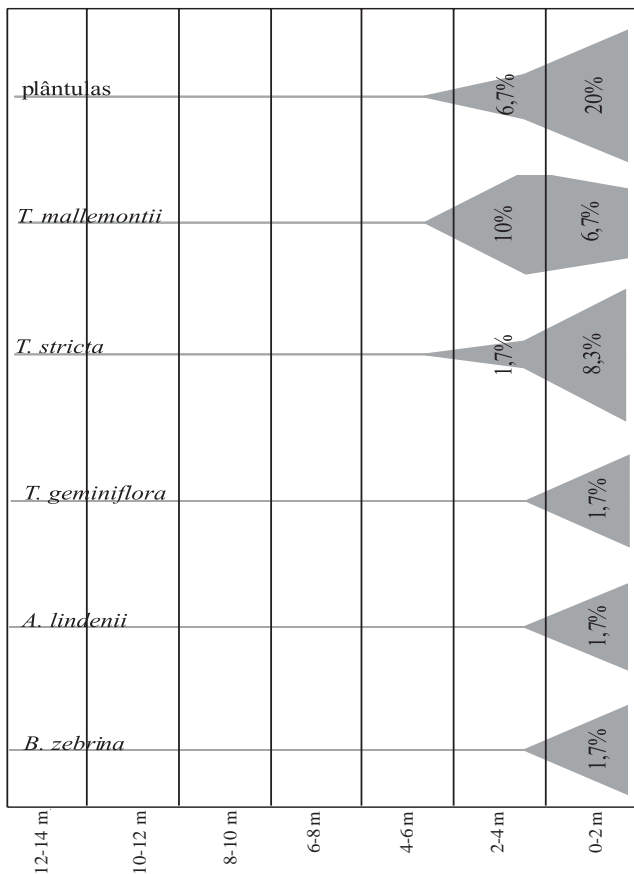


Figura 1. Representação gráfica da colonização por intervalos de altura disponíveis nos forófitos no estágio de capoeira, Ilha de Santa Catarina.

Figure 1. Graphical representation of the colonization of available phorophytes per height intervals in capoeira stage, Santa Catarina Island.

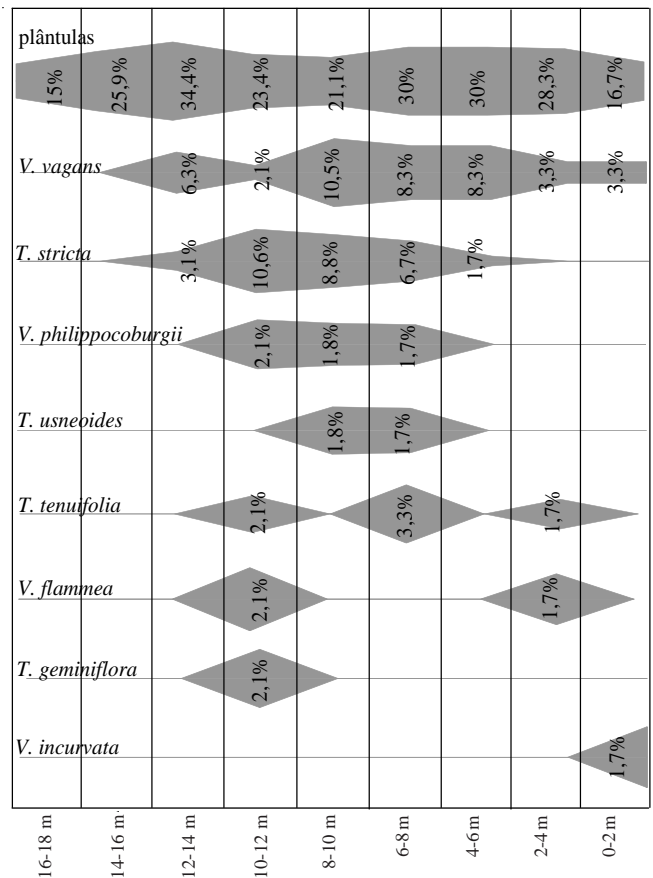


Figura 2. Representação gráfica da colonização por intervalos de altura disponíveis nos forófitos no estágio de capoeirão, Ilha de Santa Catarina.

Figure 2. Graphical representation of the colonization of available phorophytes per height intervals in capoeirão stage, Santa Catarina Island.

1983), ocorre apenas neste estágio e esta exclusividade, pode estar relacionada, em parte, com o processo de inibição de trocas gasosas através dos estômatos em folhas com muitos tricomas em ambientes úmidos e sombreados. Quando as células do escudo, que é a porção em forma de escama do tricoma, absorvem água e se intumescem, esta estrutura é forçada para baixo, cobrindo a superfície foliar. Em folhas onde os tricomas ocorrem em alta densidade, as aberturas estomáticas podem ser oclusas pela porção do escudo, quando estes estiverem hidratados (Benzing *et al.* 1978, Strehl 1983). Benzing & Davidson (1979) obtiveram dados semelhantes para *Tillandsia circinnata* Schldtl., onde a distribuição entre as copas das árvores foi interpretada como sendo regulada primariamente pela necessidade de grande exposição. Também na área mais antropizada estudada na Ilha Grande (Almeida *et al.* 1998), é *Tillandsia stricta* a mais abundante, compondo 86,1%

da comunidade de bromélias.

No capoeirão, o microclima é diferenciado em relação à capoeira, limitando a ampla ocorrência das espécies que exigem condições específicas como pouca umidade e alta luminosidade, sendo *T. mallemonitii* um exemplo. Por outro lado, este microclima favoreceu o estabelecimento de bromélias-tanque, como as quatro espécies de *Vriesea* aqui registradas. Bromélias-tanque são beneficiadas pelo ambiente mais sombreado e úmido, pois dependem da água acumulada em suas rosetas para obter umidade e nutrientes provenientes do material orgânico que é decomposto entre as folhas (Benzing 1976).

Na floresta secundária, por sua vez, o número de espécies formadoras de tanque aumentou para sete, estabelecendo um padrão de colonização por bromélias-tanque de acordo com o avanço da regeneração da floresta e, conseqüentemente, com a mudança das condições microclimáticas. *Nidularium innocentii*, uma das espécies tanque da floresta secundária que apresentou preferência pelo primeiro intervalo de altura (tabela 2), também foi observada crescendo sobre o solo. Segundo Leme (2000), *N. innocentii* é uma planta C3, melhor adaptada a viver em ambientes sombreados, formando amplos agrupamentos sobre o solo e rochas da mata. Esta espécie também foi registrada por Fischer & Araújo (1995, 1996) no ambiente mais sombreado dentre os estudados na Floresta Densa da Estação Ecológica Juréia (SP), em Salto Morato (PR) (Gatti 2000) em uma área não alterada na Floresta Ombrófila Densa, e nas florestas primária e secundária, em Ilhota (SC) (Hoeltgebaum 2003).

Vriesea philippocoburgii e *V. vagans* foram registradas nos dois estádios mais avançados da sucessão (figuras 2, 3), tendo colonizado mais forófitos e mais intervalos de altura na floresta secundária do que no capoeirão. Estas espécies são bromélias-tanque com adaptações ecológicas semelhantes, pois ocorrem isoladamente sobre seus suportes, apresentando uma concentração de pigmentos escuros na face abaxial da base de suas folhas. Esse fundo escuro beneficia a sobrevivência dos organismos que vivem nos tanques, recompensando dessa maneira, o investimento da planta em pigmentos: uma vez que as bromélias-tanque dependem dos nutrientes que ali são acumulados, quanto mais atrativos e seguros os tanques, mais nutrientes estarão disponíveis (Benzing & Friedman 1981).

Para algumas espécies, o registro em apenas um estágio sucessional não indica uma relação de exclusividade, pois *Aechmea lindenii* e *Billbergia zebrina*, restritas a capoeira, e *Aechmea nudicaulis*,

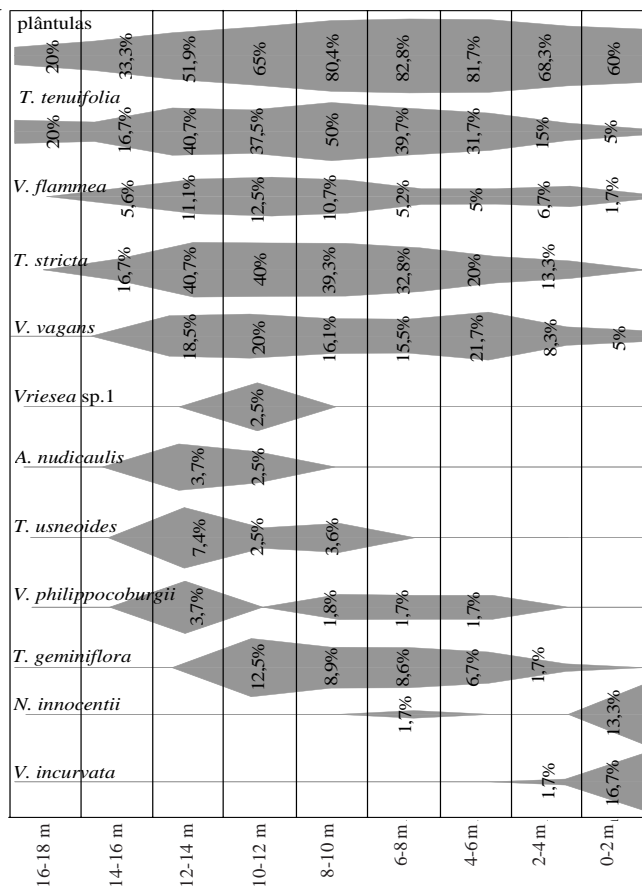


Figura 3. Representação gráfica da colonização por intervalos de altura disponíveis nos forófitos no estágio de floresta secundária, Ilha de Santa Catarina.

Figure 3. Graphical representation of the colonization of available phorophytes per height intervals in secondary forest stage, Santa Catarina Island.

restrita a floresta secundária, foram também observadas em outras áreas de estudo, apesar de não amostradas. Por outro lado, é certo que as espécies de ocorrência ampla, *Tillandsia stricta* e *Tillandsia geminiflora*, possuem adaptações que permitem sua dispersão, colonização, sobrevivência e reprodução em ambientes diversos. Como são espécies atmosféricas, nos estádios mais avançados de regeneração, onde aumenta o sombreamento, existe uma tendência de colonização destas espécies dos intervalos de altura com condições microclimáticas específicas, ou seja, partes da copa mais secas e com maior luminosidade.

Tillandsia stricta e *T. tenuifolia* exploraram os intervalos disponíveis na floresta secundária de maneira muito semelhante (figura 3), apresentando preferência pela ocorrência em alturas superiores dos forófitos (tabela 2). *T. geminiflora*, por sua vez, ocorreu em menores frequências e não apresentou preferência (tabela 2), mas aumentou sua porcentagem de colonização do substrato disponível em intervalos de altura maiores (figura 3). A estratificação vertical destas três espécies, que apresentam metabolismo CAM (Martin 1994), está de acordo com os dados obtidos por Zotz & Hietz (2001), que registraram um aumento na proporção de espécies epifíticas com metabolismo CAM em maiores alturas dos forófitos. Ao mesmo tempo, o metabolismo CAM também está relacionado ao sucesso destas espécies na colonização de diversas alturas na floresta e diferentes estádios sucessionais. As plantas CAM demonstram capacidade de se ajustar a diferentes níveis de luminosidade: aquelas expostas à alta luminosidade não aumentam sua capacidade fotossintética, mas sim sua capacidade de dissipação do excesso de energia, evitando a fotoinibição; as de ambientes sombreados apresentam um aumento na concentração de clorofila associado a um aumento na eficiência da utilização da pouca energia luminosa disponível, possibilitando assim uma eficiência máxima nestes ambientes (Martin *et al.* 1999). Entre os estádios sucessionais estudados, *T. tenuifolia* foi mais frequente na floresta secundária, onde grande parte do substrato disponível é sombreado, o que demonstra grande plasticidade da espécie, com adaptações a alta luminosidade, mas também tolerância à sombra e maior umidade. *T. stricta* e *T. geminiflora*, por sua vez, ocorreram nos três estádios sucessionais, justificado não só pelo metabolismo CAM, mas também pela capacidade de refletir o excesso de luminosidade através dos tricomas densamente ajustados sobre suas folhas (Reinert *et al.* 1998). Do mesmo modo, *V. flammea* e *V. vagans* também consideradas heliófitas por Reitz

(1983), apresentam evidente tolerância à sombra, pois ocuparam intervalos de altura desde o solo até aproximadamente 16 e 14 metros, respectivamente, na floresta secundária.

Na capoeira, o número de forófitos colonizados por bromélias adultas foi maior do que o colonizado por plântulas (tabela 1), como provável resultado da dificuldade em distinguir o estágio de plântula de *T. mallemontii*, uma vez que nos primeiros estágios já apresenta as características morfológicas da planta adulta. Nos outros estádios sucessionais, a porcentagem de forófitos com plântulas foi superior à porcentagem com adultas, o que está de acordo com os dados obtidos por Benzing (1981) para *Tillandsia circinnata* Schldl. na Flórida. Essa proporção indica a eficiência da reprodução das plantas adultas presentes na área e nas proximidades, e o sucesso na fixação das sementes ao substrato. A ausência de bromélias adultas nos forófitos portadores de plântulas pode ser atribuído a fatores randômicos, como também à mortalidade das plantas jovens, devido à eventuais períodos de seca. O tamanho reduzido das plântulas estabelece taxas superfície-volume menos favoráveis do que para plantas adultas, levando à dissecação (Benzing *et al.* 1985, Zotz & Andrade 1998, Zotz & Hietz 2001). Como o crescimento de epífitas é muito lento (Zotz 1995), mesmo as plântulas de bromélias-tanque ficam muitos anos sem acesso à água acumulada e sofrem seleção causada por seca. Hietz (1997) observou diminuição de mortalidade com o aumento do tamanho de *Tillandsia* e sugere que a mortalidade pode ser efeito da pouca capacidade das plântulas em armazenar água tanto internamente como em tanques. Assim a mortalidade de plântulas pode ser um dos fatores que explica a diferença observada entre a quantidade de forófitos com plântulas e de forófitos com adultas no capoeirão e na floresta secundária. Ao mesmo tempo, a maior umidade disponível no estágio de floresta secundária, aliada com a maior quantidade de diásporos disponíveis, estaria diminuindo a diferença nas porcentagens de forófitos colonizados por plântulas e por adultas (tabela 1).

Quando consideramos as alturas em que as bromélias adultas e as plântulas se fixaram com maior frequência nos forófitos, vários fatores microclimáticos devem ser considerados, como luminosidade, umidade, temperatura e correntes de ar. Características da arquitetura da árvore também são importantes, como quantidade de ramificações, diâmetro e inclinação dos galhos. Nos três estádios, a relação positiva entre os intervalos de altura com a maior riqueza e maior frequência de bromélias e a média dos pontos de

inversão morfológica está certamente fundamentada no aumento de substrato disponível para fixação e crescimento das epífitas. Ter Steege & Cornelissen (1989) e Gatti (2000) concluíram que a base da copa (início de copa) oferece mais substrato disponível e de melhor qualidade, com forquilhas, ramos horizontais e acúmulo de matéria orgânica para a fixação de bromélias. Ao mesmo tempo, essa afirmação deve estar relacionada aos estágios de desenvolvimento das arbóreas, que favorecem o deslocamento das epífitas para as porções mais internas e mais antigas das copas, devido à morte progressiva dos galhos mais finos, mais novos e mais sombreados da periferia (Benzing 1979).

A ocorrência das bromélias também é influenciada pelos tipos de diásporos produzidos por cada espécie, pela estratégia utilizada para sua dispersão e pela sobrevivência dos novos indivíduos. O registro de *Billbergia zebrina* na capoeira, em apenas um forófito está relacionado com a presença de fragmentos circundantes de floresta em estágios mais avançados de regeneração e a fauna residente. A dispersão dos diásporos carnosos é feita geralmente por aves e por morcegos, mas também por outros animais; *Billbergia zebrina* possui diásporos cobertos por tricomas prateados que refletem a luz do entardecer e noturna, chamando provavelmente mais atenção do que qualquer pigmento para morcegos frugívoros que as dispersam (Benzing 1995). Segundo o autor, esta espécie é considerada uma ocupante costumeira de ocos de troncos nas florestas brasileiras, pois ali as sementes são depositadas pelos morcegos.

A anemocoria, típica das espécies de Tillandsioideae, foi a estratégia mais comum neste trabalho, pois a grande maioria das espécies registradas pertence à esta subfamília. Nos três estádios sucessionais, as espécies com diásporos plumosos e dispersão anemocórica ocorreram sobre mais forófitos e mais espécies forófitas e em maior frequência do que qualquer outra espécie. A eficiência da anemocoria também é representada pela distribuição vertical das bromélias: *T. tenuifolia* colonizou os forófitos desde a base até 18 metros de altura nos forófitos da floresta secundária. Por outro lado, neste mesmo estádio, *V. incurvata* apresentou preferência pelo primeiro intervalo de altura dos forófitos, ou seja, a dispersão das sementes plumosas é eficiente mesmo no interior da floresta, alcançando, através de correntes de ar, todos os intervalos de altura dos forófitos.

No capoeirão e na floresta secundária as plântulas cresceram em todos os intervalos de altura dos forófitos sem apresentar preferência na colonização, o que

significa que as sementes estão se fixando e germinando sob condições microclimáticas diversas. É provável, no entanto, que a taxa de mortalidade das plântulas seja maior onde as condições climáticas sejam menos favoráveis ao metabolismo da cada espécie, ou seja, vão sobreviver apenas as plântulas das espécies que são adaptadas às condições microclimáticas predominantes naqueles intervalos de altura.

De um modo geral, as frequências de ocorrência de todas as espécies e das plântulas diminuíram por volta dos 14 metros de altura, devido primordialmente à subtração do substrato disponibilizado pelas árvores. Porém, quando observamos a porcentagem do substrato realmente disponível (figuras 1-3), este fenômeno se repete. Pode-se relacionar a diminuição das frequências em direção ao topo das árvores com o pouco tempo que este substrato está disponível, pequeno diâmetro dos galhos, textura geralmente lisa do ritidoma e condições microclimáticas desfavoráveis, como alta luminosidade, ventos e menor umidade. Aragão (1967) considera o alto das copas como um ambiente pioneiro típico.

Vriesea incurvata e *Nidularium innocentii* são consideradas espécies esciófilas por Reitz (1983), o que está de acordo com os dados, pois foram registradas nos intervalos mais próximos ao solo no capoeirão e apresentaram preferência pelo primeiro intervalo na floresta secundária (tabela 2). Esta estratificação vertical está fortemente relacionada à via fotossintética (Nieder *et al.* 1999), ocorrendo como plantas tolerantes à sombra e exigentes às condições de alta umidade. Em outras áreas, *V. incurvata* foi registrada até 4 metros de altura (Matos 2000, Rogalski 2002) e até 20 metros de altura (Hoeltgebaum 2003), mas em ambiente com alta umidade atmosférica. O gênero *Nidularium* ocorreu em maior frequência até 4,5 metros de altura nos forófitos analisados em Macaé de Cima (Fontoura 1995) e Hoeltgebaum (2003) registrou *N. innocentii* com maior frequência até 4 metros na floresta secundária e até 12 metros na floresta primária.

A classificação das diversas espécies de bromélias epífitas quanto à preferência por determinados estratos da floresta deve ser feita considerando sempre a intensidade lumínica e a umidade em associação, além de outros fatores, como características da arquitetura e ritidoma dos forófitos, tempo em exposição na floresta e proximidade de propágulos. Enquanto não houver estudos associados da fisiologia e ecologia das espécies e do ambiente (solos, geomorfologia) onde estas estão inseridas, não se pode afirmar quais características são determinantes na sua distribuição horizontal e vertical.

Nos progressivos estádios sucessionais aqui estudados pode-se afirmar que as mudanças nas condições microclimáticas provocaram deslocamentos de distribuição e trocas de algumas espécies, com o aumento de indivíduos e de espécies formadoras de tanque, representando a ampliação da biodiversidade, com maior oferta de locais para germinação de plantas, maior oferta de abrigo, proteção e alimento para fauna, além da disponibilização de água e umidade ao próprio ambiente. Na capoeirinha, mesmo com disponibilidade de diásporos, o tempo de regeneração da vegetação é muito curto para o desenvolvimento de bromélias, tanto adultas como plântulas, assim como, também são jovens as ramificações mais próximas ao topo das copas das árvores no capoeirão e na floresta secundária e, por isso, a diminuição na frequência e na diversidade de espécies. Na estratificação vertical, as espécies com metabolismo CAM, como *Tillandsia stricta* e *T. tenuifolia*, colonizaram, com maiores frequências, maiores amplitudes altimétricas dos forófitos.

Agradecimentos – Agradecemos aos pesquisadores Gustavo Ribas Curcio e Renato Dedecek (Embrapa Florestas) pelas sugestões e correções feitas no manuscrito, ao Werner W. Bonnet pela base técnica de arborismo, ao Silvanio pelo apoio nas saídas à campo, à Capes pela concessão de bolsa à primeira autora deste artigo.

Referências bibliográficas

- AGUIAR, L.W., CITADINI-ZANETTE, V., MARTAU, L. & BACKES, A. 1981. Composição florística de epífitos vasculares numa área localizada nos Municípios de Montenegro e Triunfo, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*, série botânica, 28:55-93.
- ALMEIDA, D.R., CARVALHO, L.C. & ROCHA, C.F.D. 1998. As bromeliáceas da Mata Atlântica da Ilha Grande, RJ: composição e diversidade de espécies em três ambientes diferentes. *Bromélia* 5:55-65.
- ARAGÃO, M.B. 1967. Considerações de habitat e distribuição geográfica de algumas Bromeliaceae. *Sellowia* 19:83-95.
- ARIANI, C.V., MENEZES, V.A., VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. 2004. The negative effect of fire on populations of three bromeliad species of a restinga habitat in the southern state of Santa Catarina, Brazil. *Vidalia* 2:44-49.
- BENZING, D.H. 1976. Bromeliad trichomes: structure, function, and ecological significance. *Selbyana* 1:330-348.
- BENZING, D.H. 1979. Alternative interpretations for the evidence that certain orchids and bromeliads act as shoot parasites. *Selbyana* 5:135-144.
- BENZING, D.H. 1981. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): Cypress crown colonies in Southern Florida. *Selbyana* 5:256-263.
- BENZING, D.H. 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press, Cambridge.
- BENZING, D.H. 1995. Vascular epiphytes in forest canopies. *In Forest Canopies* (M.D.Lowman & N.M. Nadkarni, eds.). Academic Press, California, p.225-254.
- BENZING, D.H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climatic Change* 39:519-540.
- BENZING, D.H. & DAVIDSON, E.A. 1979. Oligotrophic *Tillandsia circinnata* Schlecht (Bromeliaceae): An assessment of its patterns of mineral allocation and reproduction. *American Journal of Botany* 66:386-397.
- BENZING, D.H. & FRIEDMAN, W.E. 1981. Patterns of foliar pigmentation in Bromeliaceae and their adaptive significance. *Selbyana* 5:224-240.
- BENZING, D.H., SEEMANN, J. & RENFROW, A. 1978. The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *American Journal Botany* 65:359-365.
- BENZING, D.H., GIVNISH, T.J. & BERMUDEZ, D. 1985. Absortive trichomes in *Brocchinia reducta* (Bromeliaceae) and their evolutionary and systematic significance. *Systematic Botany* 10:81-91.
- BREIER, T.B. 1999. Florística e ecologia de epífitos vasculares em uma Floresta Costeira do Sul do Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- CATLING, P.M. & LEFKOVITCH, L.P. 1989. Associations of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest. *Biotropica* 21:35-40.
- CECCA/FNMA. 1996. Uma cidade numa Ilha: Relatório sobre os problemas sócio-ambientais da Ilha de Santa Catarina. Editora Insular, Florianópolis, SC.
- CERVI, A.C. & DOMBROWSKI, L.T.D. 1985. Bromeliaceae de um capão de floresta primária do Centro Politécnico de Curitiba (Paraná, Brasil). *Fontqueria* 9:9-11.
- COGLIATTI-CARVALHO, L., FREITAS, A.F.N., ROCHA, C.F.D., VAN SLUYS, M. 2001. Variação na estrutura e na composição de Bromeliaceae em cinco zonas de restinga no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ. *Revista Brasileira de Botânica* 24:1-9.
- DISLICH, R. & MANTOVANI, W. 1998. Flora de epífitas vasculares da Reserva da Cidade Universitária “Armando de Salles Oliveira” (São Paulo, Brasil). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 17:61-83.
- DITTRICH, V.A.O., KOZERA, C. & SILVA, S.M. 1999. Levantamento florístico dos epífitos vasculares do Parque do Barigui, Curitiba, Paraná, Brasil. *Iheringia*, série botânica, 52:11-21.
- FISCHER, A.E. & ARAÚJO, A.C. 1995. Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic rainforest, south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 11:559-567.

- FISCHER, A.E. & ARAÚJO, A.C. 1996. A flora de bromélias no estuário do Rio Verde (Juréia, São Paulo): uma comparação com outras comunidades neotropicais. *Bromélia* 3:19-25.
- FONTOURA, T. 1995. Distribution patterns of five Bromeliaceae genera in Atlantic rainforest, Rio de Janeiro State, Brazil. *Selbyana* 16:79-93.
- FONTOURA, T., COSTA, A. & WENDT, T. 1991. Preliminary checklist of the Bromeliaceae of Rio de Janeiro State, Brazil. *Selbyana* 12:5-45.
- FONTOURA, T., SYLVESTRE, L.S., VAZ, A.M.S. & VIEIRA, C.M. 1997. Epífitas vasculares, hemiepífitas e hemiparasitas da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação da Mata Atlântica (H.C. Lima & R.R. Guedes-Bruni, eds.). Editora do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p.89-101.
- GARCIA-FRANCO, J.G. & RICO-GRAY, V. 1988. Experiments on seed dispersal and deposition patterns of epiphytes - the case of *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). *Phytologia* 65:73-78.
- GATTI, A.L.S. 2000. O componente epifítico vascular na Reserva Natural de Salto Morato, Guaraqueçaba - PR. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- GENTRY, A.H. & DODSON, C. 1987a. Contribution of nontrees to species richness of a tropical Rain Forest. *Biotropica* 19:149-156.
- GENTRY, A.H. & DODSON, C. 1987b. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:205-233.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin.
- HERWITZ, S.R. & SLYE, R.E. 1992. Spatial variability in the interception of inclined rainfall by a tropical rainforest canopy. *Selbyana* 13:62-71.
- HIETZ, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology* 85:767-775.
- HIETZ, P. & HIETZ-SEIFERT, U. 1995. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, México. *Journal of Vegetation Science* 6:487-498.
- HOELTGEBAUM, M.P. 2003. Composição florística e distribuição espacial de bromélias epifíticas em diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa, Parque Botânico Morro Baú, Ilhota, SC. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- INDEX KEWENSIS. 1997. Oxford University Press, Oxford on compact disc (versão 2.0).
- IPUF, 1997. Estudos Ambientais da Grande Florianópolis. IBGE/Instituto de Planejamento Urbano, Florianópolis.
- KERSTEN, R.A. & SILVA, S.M. 2001. Composição florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta da planície litorânea na Ilha do Mel, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 24:213-226.
- KERSTEN, R.A. & SILVA, S.M. 2002. Florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta ombrófila mista aluvial do Rio Barigüi, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25:259-267.
- KLEIN, R.M. 1980. Ecologia da flora e vegetação do vale do Itajaí. *Sellowia* 31-32:9-389.
- KRESS, W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9:2-22.
- LADWIG, N.I. 1998. As unidades de conservação ambiental e o cadastro técnico multifinalitário - Estudo de Caso: UCAD/UFSC. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- LEME, E.M.C. 2000. *Nidularium* - Bromélias da Mata Atlântica. Editora Sextante Artes, Rio de Janeiro.
- LUGO, A.E. & SCATENA, F.N. 1992. Epiphytes and climate change research in the Caribbean: a proposal. *Selbyana* 13:123-130.
- MARTIN, C.E. 1994. Physiological ecology of the Bromeliaceae. *The Botanical Review* 60:1-82.
- MARTIN, C.E., TÜFFERS, A., HERPPICH, W.B. & WILLERT, D.J. 1999. Utilization and dissipation of absorbed light energy in the epiphytic crassulacean acid metabolism bromeliad *Tillandsia ionantha*. *International Journal of Plant Sciences* 160:307-313.
- MATOS, J.Z. 2000. Ecologia de bromélias, com ênfase em *Vriesea incurvata* Gaud. (Bromeliaceae), em áreas com vegetação primária e secundária da Floresta Tropical Atlântica, no sul do Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, New York.
- NIEDER, J., ENGWALD, S. & BARTHLOTT, W. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20:66-75.
- PINTO, A.C.R., DEMATTÊ, M.E.S.P. & PAVANI, M.C.M.D. 1995. Composição florística de epífitas (Magnoliophyta) em fragmento de floresta no município de Jaboticabal, SP, Brasil. *Científica* 23:283-289.
- PORTO FILHO, E. 1993. Sedimentologia e algumas considerações sobre a bioquímica dos sedimentos do fundo da Lagoa da Conceição, Ilha de Santa Catarina. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- QUEIROZ, M.H. 1994. Approche phytoécologique et dynamique des formations végétales secondaires développées après abandon des activités agricoles, dans le domaine de la forêt ombrophile dense (Forêt Atlantique) à Santa Catarina - Brésil. Tese de doutorado, École Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy.
- REINERT, F., ROCHA, J.A., FERNANDES, J. & RIBAS, L. 1998. Effect of changes in light and humidity on CAM activity in *Tillandsia stricta* Soland. (Bromeliaceae). *Leandra* 13:7-15.

- REITZ, R. 1983. Bromeliáceas e a malária - bromélia endêmica. *In* Flora ilustrada catarinense (R. Reitz, ed.). Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, fasc. BROM, p.1-559.
- ROCHA, C.F.D., NUNES-FREITAS, A.F., COGLIATTI-CARVALHO, L. & ROCHA-PESSOA, T.C. 2004. Habitat disturbance in the Brazilian coastal sand dune vegetation and related richness and diversity of bromeliad species. *Vidalia* 2:50-56.
- ROGALSKI, J.M. 2002. Distribuição espacial de bromélias e aráceas epifíticas em diferentes situações topográficas de Floresta Ombrófila Densa, Ilha de Santa Catarina/SC. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- ROGALSKI, J.M. & ZANIN, E.M. 2003. Composição florística de epífitos vasculares no estreito de Augusto César, floresta Estacional Decidual do Rio Uruguai, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26:551-556.
- RUDOLPH, D., RAUER, G., NIEDER, J. & BARTHLOTT, W. 1998. Distributional patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a western andean rain forest in Ecuador. *Selbyana* 19:27-33.
- STREHL, T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia das bromeliáceas. *Iheringia, série botânica*, 31:105-119.
- SUDGEN, A.M. 1981. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in two Colombian cloud forests. II. Habitat preferences of Bromeliaceae in the Serrania de Macuira. *Selbyana* 5:264-273.
- TER STEEGE, H. & CORNELISSEN, J.H.C. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21:331-339.
- VELOSO, H.P. & KLEIN, R.M. 1957. As comunidades e associações vegetais da mata pluvial do sul do Brasil. I. As comunidades do Município de Brusque, Estado de Santa Catarina. *Sellowia* 8:81-235.
- VELOSO, H.P. & KLEIN, R.M. 1959. As comunidades e associações vegetais da Mata Pluvial do Sul do Brasil. II. Dinamismo e fidelidade das espécies em associações do Município de Brusque, Estado de Santa Catarina. *Sellowia* 9:1-124.
- WAECHTER, J.L. 1986. Epífitos vasculares da mata paludosa do Faxinal, Torres, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, série botânica*, 34:39-49.
- WAECHTER, J.L. 1992. O epifitismo vascular na planície costeira do Rio Grande do Sul. Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- WAECHTER, J.L. 1998. Epifitismo vascular em uma floresta de restinga do Brasil subtropical. *Ciência e Natura* 20:43-66.
- ZOTZ, G. 1995. How fast does an epiphyte grow? *Selbyana* 16:150-154.
- ZOTZ, G. & ANDRADE, J.L. 1998. Water relations of two-occurring epiphytic bromeliads. *Journal of Plant Physiology* 152:545-554.
- ZOTZ, G. & HIETZ, P. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* 52:2067-2078.