



MARCO AURELIO ARIZAPANA ALMONACID

**ESTRUTURA POPULACIONAL DE
FLORESTAS DE *Polylepis* Ruiz & Pav. E O
PADRÃO DE PARASITISMO POR *Tristerix
chodatianus* (Patschovsky) Kuijt AO LONGO DE
UM GRADIENTE ALTITUDINAL NOS ANDES
CENTRAIS DO PERU**

**LAVRAS - MG
2021**

MARCO AURELIO ARIZAPANA ALMONACID

**ESTRUTURA POPULACIONAL DE FLORESTAS DE *Polylepis* Ruiz &
Pav. E O PADRÃO DE PARASITISMO POR *Tristerix chodatianus*
(Patschovsky) Kuijt AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL
NOS ANDES CENTRAIS DO PERU**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ecologia Florestal Aplicada, para a obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Eduardo Van den Berg
Orientador

Dra. Grazielle Sales Teodoro
Coorientadora

**LAVRAS - MG
2021**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Almonacid, Marco Aurelio Arizapana.

Estrutura populacional de florestas de *Polylepis* Ruiz & Pav. e o padrão de parasitismo por *Tristerix chodatianus* (Patschovsky) Kujt ao longo de um gradiente altitudinal nos Andes Centrais do Peru / Marco Aurelio Arizapana Almonacid. - 2018.

112 p. : il.

Orientador: Eduardo Van den Berg.

Coorientadora: Grazielle Sales Teodoro.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2018.

Bibliografia.

1. Altitude. 2. Andes Centrais. 3. *Polylepis*. I. Van den Berg, Eduardo. II. Teodoro, Grazielle Sales. III. Título.

MARCO AURELIO ARIZAPANA ALMONACID

ESTRUTURA POPULACIONAL DE FLORESTAS DE *Polylepis* Ruiz & Pav. E O PADRÃO DE PARASITISMO POR *Tristerix chodatianus* (Patschovsky) Kuijt AO LONGO DE UM GRADIENTE ALTITUDINAL NOS ANDES CENTRAIS DO PERU

POPULATION STRUCTURE OF *Polylepis* Ruiz & Pav. FORESTS AND THE PATTERN OF PARASITICISM BY *Tristerix chodatianus* (Patschovsky) Kuijt ALONG AN ALTITUDINAL GRADIENT IN THE CENTRAL ANDES OF PERU

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, área de concentração em Ecologia Florestal Aplicada, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 12 de julho de 2018.

Dra. Ana Carolina Maioli Campos Barbosa	UFLA
Dr. Marco Aurelio Leite Fontes	UFLA
Dra. Rosângela Alves Tristão Borém	UFLA
Dra. Gislene Carvalho de Castro	UFSJ

Prof. Dr. Eduardo Van den Berg
Orientador

Dra. Grazielle Sales Teodoro
Coorientadora

**LAVRAS - MG
2021**

*Para mi mamita Chela y papito Pedro, con todo mi amor
y agradecimiento siempre, por siempre y para siempre.*

Dedico.

AGRADECIMENTOS

À Organização dos Estados Americanos (OEA), Programa de Alianzas para la Educación y la Capacitación (PAEC) e Grupo Coimbra de Universidades Brasileñas (GCUB) pela concessão da bolsa de estudos.

Ao Brasil por me formar na pós-graduação.

À Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-graduação em Engenharia Florestal por ter me recebido para realizar o doutorado.

Aos meus queridos e prezados irmãos: Marco Antonio e Karina, que sempre confiaram nos meus sonhos e os meus sobrinhos: José Antonio e Cláudia Pia, que com sua alegria e sorrisos fazem minha vida feliz.

À Ximena, minha noiva e amor da minha vida, pela constância, ajuda e companhia nestes anos, amo você.

Aos meus prezados e queridos amigos: Italo (Pitalin), Vladi (Warri) e Joe (Shapo), pela imensa ajuda e dedicação, na etapa de campo, sem eles este trabalho não teria chegado ao fim.

À Flávia, minha irmã do Brasil, pelo seu grande coração e ajuda na minha estadia no Brasil, à Marcela pela força e ajuda nas análises estatísticas e à Gabriela por sempre confiar em mim.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Eduardo Van den Berg, pela orientação, amizade e muita paciência.

À minha coorientadora, Profa. Dra. Grazielle Sales Teodoro, pela grande ajuda e amizade.

Aos meus amigos do Laboratório de Ecologia Vegetal pela convivência e amizade.

Muito obrigado!

RESUMO GERAL

Nos Andes, em altitudes elevadas, ocorrem as florestas de *Polylepis* spp., um dos principais ecossistemas da região andina. Além de sua fragilidade às mudanças climáticas, por serem florestas de montanha, elas também estão ameaçadas por outros fatores, como superexploração, erosão do solo, fogo e avanço das fronteiras agrícolas. Ainda há uma elevada carência de dados sobre essas florestas. Nesse sentido, avaliamos a estrutura espacial e os atributos anatômicos de duas florestas, uma de *Polylepis incana* Kunth e outra de *Polylepis flavipila* (Bitter) M. Kessler & Schmidt-Leb. Também investigamos a estrutura populacional e o padrão de parasitismo de *Tristerix chodatianus*, nessas duas populações, ao longo do gradiente altitudinal, na Reserva Paisajística Nor Yauyos Cocha, Laraos, Lima- Peru. Foram amostrados três transectos de 20 m de largura, para cada espécie, desde o início da floresta (parte mais baixa) até a linha de árvores (parte mais alta). Foram amostrados todos os indivíduos com diâmetro à altura do solo ≥ 5 cm dos quais obteve-se: a posição espacial dos indivíduos, altura, número de indivíduos e área basal. Em *P. flavipila*, à medida que a altitude e declividade aumentavam, houve um aumento da área basal e do diâmetro dos indivíduos. Nossos resultados demonstram que a declividade, altitude, presença de gado e trilhas influenciam a ocorrência e a estrutura populacional das florestas de *Polylepis*. Por outro lado, a maioria das variáveis respondidas não afetaram os atributos anatômicos das espécies avaliadas, que apresentaram diferenças marcantes em seus atributos apenas com relação às diferenças de altitude. Para avaliar e comparar a estrutura populacional e o padrão de parasitismo de *T. chodatianus*, ao longo do gradiente ambiental, amostramos indivíduos de *T. chodatianus*, nos mesmos transectos utilizados para o estudo da estrutura populacional. Todas as árvores (parasitadas ou não), com diâmetro à altura do solo ≥ 5 cm foram amostradas, entre as se obtiveram: posição espacial, altura total, diâmetro à altura do solo, número de ramos e comprimento do ramo mais longo. A altura total diferiu entre os indivíduos parasitados e não parasitados, em ambas as espécies, mas as árvores parasitadas apresentaram maiores alturas quando comparadas às não parasitadas. Ambas as espécies apresentaram um padrão de distribuição agregado, provavelmente relacionado com o comportamento da ave dispersora. Observou-se que, em *P. flavipila*, árvores maiores (em diâmetro e altura) são mais parasitadas, enquanto em *P. incana* a maior presença da parasita está relacionada ao aumento da altitude. Nossos resultados contribuem para o entendimento de como *T. chodatianus* se distribui e de que forma a altitude influencia em seu crescimento em ambientes montanhosos.

Palavras-chave: Altitude. Andes Centrais. *Polylepis*. *Tristerix*. Variáveis ambientais.

GENERAL ABSTRACT

In the Andes, at high altitudes, the *Polylepis* spp. forests occur as one of the main ecosystems in the Andean region. In addition to their fragility to climate change, as montane forests, they are also threatened by other factors such as overexploitation, soil erosion, fire, and the advancement of agricultural frontiers. Even now there is a significant lack of data on these forests. Therefore, the spatial structure and anatomical attributes of two forests, the *Polylepis incana* Kunth forest and the *Polylepis flavipila* (Bitter) M. Kessler & Schmidt-Leb were evaluated. The population structure and parasitism pattern of *Tristerix chodatianus* in both forest populations was also investigated along the altitudinal gradient, in the Reserva Paisajística Nor Yauyos Cocha, Laraos, Lima-Peru. Three transects with a width of 20 m were sampled for each species, from the beginning of the forest (the lowest part) to the tree line (the highest part). The samples comprised all individuals with a diameter at ground level superior or equal to 5 cm from which information about the spatial position, height, number of individuals, and basal area was obtained. As the altitude and slope increased, there was an increase in the basal area and diameter of *P. flavipila* individuals. The results indicate that the slope, altitude, presence of livestock and trails influence the occurrence and structure of *Polylepis* forests population. On the other hand, most of the response variables did not affect the anatomical attributes of the species evaluated, they showed marked differences in attributes only regarding altitude. From the same transects, samples of *T. chodatianus* individuals were used to study the population structure in order to evaluate and compare the population structure and pattern of parasitism along the environmental gradient. All trees (parasitized or not) with a diameter at ground level superior or equal to 5 cm were sampled from which was obtained spatial position, total height, diameter at ground level, number of twigs, and length of the longest twig. The total height differed between parasitized and non-parasitized individuals in both species, with parasitized trees presenting greater heights when compared to the non-parasitized ones. Both species showed an aggregated distribution pattern, probably related to the behavior of the disperser bird. Larger *P. flavipila* trees (in diameter and height) are more parasitized, while the higher presence of the parasite in *P. incana* is related to the increase in altitude. Our results contribute to the understanding on how *T. chodatianus* is distributed and how altitude influences its growth in mountainous environments.

Keywords: Altitude. Central Andes. *Polylepis*. *Tristerix*. Environmental variables

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

SEGUNDA PARTE – ARTIGO 1

- Figura 1 - Localização geográfica das áreas de estudo. (A) Departamento de Lima - Peru; (B) província de Yauyos; (C) florestas de *Polylepis* com as populações amostradas. Os códigos das espécies e transectos são apresentados na Tabela 1 e Figura 2.47
- Figura 2 - Localização geográfica dos transectos nas áreas de estudo. (A) *Polylepis flavipila* e (B) *Polylepis incana*. As linhas vermelhas representam os transectos de cada floresta.....51
- Figura 3 - Esquema ilustrativo da amostragem de um ramo terminal com 0,5 a 0,7 cm de diâmetro da árvore, utilizado na análise microscópica de *Polylepis*, nas florestas de Laraos.....54
- Figura 4 - Relação entre as características anatômicas e a altitude para *P. flavipila* (vermelho) e *P. incana* (azul). A) Diâmetro de vasos; B) Frequência de vasos e C) Índice de vulnerabilidade.61
- Figura 5 - Corte transversal dos ramos terminais de *Polylepis flavipila* - *Polylepis incana*.62

ARTIGO 2

- Figura 1 - Localização geográfica das áreas de estudo. (A) departamento de Lima - Peru; (B) província de Yauyos; (C) florestas de *Polylepis* estudadas. Os códigos dos transectos são apresentados na Tabela 1.85
- Figura 2 - Localização geográfica dos transectos nas áreas de estudo. (A) *Polylepis flavipila* e (B) *Polylepis incana*. As linhas vermelhas representam os transectos de cada floresta.....89

Figura 3 - Distribuição dos indivíduos parasitados (azul) e não parasitados (vermelho) de <i>Polylepis</i> por classes de altura total. Os valores acima das barras são as porcentagens de árvores parasitadas, em cada transecto, para aquela classe de altura.....	93
Figura 4 - Distribuição dos indivíduos de <i>Polylepis flavipila</i> por classe de altura total e indivíduos parasitados (verde) e não parasitados (vermelho). Os valores apresentam a porcentagem de árvores parasitadas em cada transecto.....	94
Figura 5 - Distribuição dos indivíduos de <i>Polylepis incana</i> por altura total e indivíduos parasitados (verde) e não parasitados (vermelho). Os valores apresentam a porcentagem de árvores parasitadas em cada transecto.	95
Figura 6 - Padrão de distribuição espacial e dispersão de <i>Tristerix chodatianus</i> encontrado, para as florestas de <i>Polylepis flavipila</i> , em cada um dos transectos. Nos gráficos à direita (distribuição espacial) Indivíduos parasitados estão em azul e os não parasitados em vermelho. A) Transecto 1 (distribuição agregada); B) Transecto 2 (distribuição agregada) e C) Transecto 3 (distribuição agregada).	96
Figura 7 - Padrão de distribuição espacial e dispersão encontrado de <i>T. chodatianus</i> , para as florestas de <i>Polylepis incana</i> , em cada transecto e indivíduos parasitados (azul) e não parasitados (vermelho). A) Transecto 1 (distribuição agregada); B) Transecto 2 (distribuição aleatória) e C) Transecto 3 (distribuição agregada).....	97
Figura 8 - Coeficientes médios do modelo que influenciam na presença/ausência de <i>T. chodatianus</i> sobre o hospedeiro <i>P. incana</i> e <i>P. flavipila</i>	98

LISTA DE TABELAS

SEGUNDA PARTE – ARTIGO 1

- Tabela 1 - Características dos transectos das florestas de *Polylepis incana* e *Polylepis flavipila*, no distrito de Laraos, província e departamento de Lima - Peru.50
- Tabela 2 - Características das amostras de ramos de *Polylepis incana* e *Polylepis flavipila*, no distrito de Laraos, província e departamento de Lima - Peru.52
- Tabela 3 - Variáveis que explicam a variação de: área basal, diâmetro máximo, altura máxima e número de indivíduos de *Polylepis flavipila*. Laraos - Peru.57
- Tabela 4 - Variáveis que explicam a variação de: área basal, diâmetro máximo, altura máxima e número em indivíduos de *Polylepis incana*. Laraos - Peru.....58
- Tabela 5 - Variáveis que explicam a variação de: área basal, diâmetro máximo, altura máxima e número de indivíduos de *Polylepis flavipila*. Laraos - Peru.58
- Tabela 6 - Variáveis que explicam a variação de: área basal, diâmetro máximo, altura máxima e número de indivíduos de *Polylepis incana*. Laraos - Peru.....59
- Tabela 7 - Variáveis que explicam a variação de: diâmetro de vasos, frequência de vasos e índice de vulnerabilidade de indivíduos de *Polylepis flavipila*. Laraos - Peru.60
- Tabela 8 - Variáveis que explicam a variação de: diâmetro de vasos, frequência de vasos e índice de vulnerabilidade de indivíduos de *Polylepis incana*. Laraos - Peru.60

ARTIGO 2

Tabela 1 - Características dos transectos das florestas de <i>Polylepis incana</i> e <i>Polylepis flavipila</i> , no distrito de Laraos, província e departamento de Lima - Peru.	88
Tabela 2 - Resultado do Modelo linear generalizado misto para a presença/ausência de <i>T. chodatianus</i> nos indivíduos de <i>Polylepis flavipila</i>	99
Tabela 3 - Resultado do Modelo linear generalizado misto para a presença/ausência de <i>T. chodatianus</i> nos indivíduos de <i>Polylepis incana</i>	99

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE.....	15
1 INTRODUÇÃO.....	15
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	19
2.1 O gênero <i>Polylepis</i>	19
2.2 Importância e perturbação sobre as florestas de <i>Polylepis</i>	20
2.3 Estrutura vertical e horizontal de populações de plantas.....	23
2.4 Anatomia da madeira em <i>Polylepis</i>	24
2.5 As hemiparasitas	26
REFERÊNCIAS	29
SEGUNDA PARTE.....	39
ARTIGO 1 - Estrutura populacional e atributos anatômicos de florestas de <i>Polylepis</i> ao longo de gradiente altitudinal nos Andes Centrais do Peru.....	39
1 INTRODUÇÃO	43
2 MÉTODOS	47
2.1 Área de estudo	47
2.2 Espécies estudadas	48
2.3 Avaliação da vegetação	49
2.4 Anatomia da madeira	52
2.5 Análise dos dados	55
3 RESULTADOS.....	57
3.1 Relação entre as variáveis ambientais e estrutura das populações de <i>Polylepis</i>	57
3.2 Características anatômicas de <i>Polylepis</i> em relação às condições ambientais e características dos indivíduos	59
4 DISCUSSÃO	63
5 CONCLUSÃO	69
REFERÊNCIAS	71
ARTIGO 2 - Distribuição espacial da hemiparasita <i>Tristerix chodatianus</i> (Patschovsky) Kuijt nas florestas de <i>Polylepis</i> ao longo de um gradiente altitudinal nos Andes Centrais do Peru.....	79
1 INTRODUÇÃO.....	81
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	85
2.1 Área de estudo	85
2.2 Espécies de estudo	86
2.3 Amostragem da vegetação	87
2.4 Análise dos dados	90
3 RESULTADOS.....	93

3.1	Padrões de parasitismo	93
3.2	Distribuição espacial da hemiparasita.....	96
4	DISCUSSÃO	101
5	CONCLUSÃO	107
	REFERÊNCIAS	109

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO

As mudanças no uso e cobertura do solo são as principais causas das alterações hidrológicas nas partes altas dos Andes. Há uma falta de conhecimento sobre os processos hidrológicos locais, representando um grande desafio para a previsão hidrológica regional (OCHOA-TOCACHI *et al.*, 2016). Além disso, há muitas incertezas, em relação aos padrões futuros de precipitação, no entanto há previsões de aumento na frequência e magnitude de eventos extremos (RAGAB; PRUDHOMME, 2002). Muitas cidades na Cordilheira dos Andes (Bogotá-Colômbia, Quito-Ecuador e Cajamarca-Peru) dependem diretamente das florestas de montanha para o abastecimento de água (ARMIJOS; DE BIÈVRE, 2014).

Entre os ecossistemas florestais, as florestas de montanha são apontadas como extremamente frágeis às mudanças climáticas. Além disso, estão ameaçadas, tanto direta e indiretamente, por causas antrópicas como a sobre-exploração, a erosão do solo, fogo e ampliação das fronteiras agrícolas (KÖRNER, 2003a). Entre os serviços que esses ecossistemas prestam à população, destaca-se a contínua provisão de água, em quantidade e qualidade, já que essas florestas compreendem a nascente de muitas e importantes fontes de água (RANGEL, 2010).

As florestas de *Polylepis* são uma das principais florestas de montanha do mundo e se estendem da Venezuela até o norte da Argentina e Chile (KESSLER; SCHMIDT-LEBUHN, 2006). As florestas de *Polylepis* são consideradas um dos ecossistemas mais ameaçados do mundo (KESSLER, 2006), ocorrem com maior abundância e dominância de indivíduos de *Polylepis* a partir dos 3500 metros de altitude (YOUNG, 2006). Pela altitude em que

ocorrem, há amplas flutuações de temperatura entre o dia (20-30°C) e a noite (ocorrência de geadas), gerando um importante estresse para as plantas. A maioria das espécies de *Polylepis* possuem adaptações às baixas temperaturas, as quais podem ser morfológicas, como as ritidomas espessas ou fisiológicas, como a resistência ao congelamento (GOLDSTEINS; MEINZAR; RADA, 1994; HOCH; KÖRNER, 2005; KÖRNER, 2003b). A estrutura da vegetação dessas florestas é determinada pela elevação e pelos regimes do uso do solo (CUESTA *et al.*, 2014) e pela presença do *Polylepis* é muito influenciada pelo fogo e também pelo pastoreio intenso (KESSLER, 2006).

Sobre as espécies de parasitas, observam-se plantas epífitas e hemiparasitas. As hemiparasitas são um grupo polifilético com mais de 1300 espécies habitando uma ampla gama de habitats, concentrado nas regiões tropicais. Essas plantas se fixam nos galhos e troncos das plantas hospedeiras por meio de raízes epicorticais do tipo haustório (CALVIN; WILSON, 2006). Para crescer e se reproduzir, elas precisam se estabelecer no hospedeiro e, ao longo do tempo, conseguir expor suas flores e frutos aos agentes polinizadores e dispersores dentro no dossel da planta hospedeira (GLATZEL; GEILS, 2009). Plantas parasitas podem afetar fortemente o crescimento e desenvolvimento da hospedeira, dependendo de sua eficiência em captar recursos (NICKRENT, 2002).

O comportamento do dispersor que, na maioria de espécies são aves, determina em quais hospedeiros as sementes da parasita serão depositadas e com que frequência podem preferir determinadas espécies hospedeiras, dependendo de sua altura ou arquitetura da copa (ROXBURH; NICOLSON, 2005). O dispersor, ainda, tem um papel fundamental na distribuição espacial dessas espécies, que é, geralmente, agregada. Informações sobre as condições abióticas que afetam o estabelecimento e o crescimento de plantas parasitas ainda são escassas. Nas montanhas dos Andes, a principal limitação à ocorrência de

hemiparasitas é a altitude (SYLVESTER; SYLVESTER; KESSLER, 2014), a ocorrência de geadas e a disponibilidade de umidade (ZOTZ, 2005), uma vez que, à medida que se incrementa a altitude, diminui a temperatura do ar e evapotranspiração (KÖRNER; PAULSEN, 2004).

Entre as famílias de plantas com hemiparasitas, destaca-se a família Loranthaceae. Essa família é de origem Gondwânica e apresenta seu maior grau de diferenciação, em zonas subtropicais-tropicais do hemisfério sul (BARLOW, 1983) e distribuem-se, principalmente, ao longo da Cordilheira dos Andes, enquanto o resto se encontra em zonas tropicais. O gênero *Tristerix* (Loranthaceae) consiste em 11 espécies de hemiparasitas endêmicas da América do Sul, distribuídas desde elevações mais baixas (0-1500 m) até o subpáramo da Colômbia (4000-4900 m), sendo encontradas em áreas adjacentes aos Andes da Argentina e centro do Chile (AMICO; VIDAL-RUSSELL; NICKRENT, 2007; KUIJT, 1988, 2014). Sua distribuição está relacionada com o comportamento de dispersores (aves) (HOFFMANN *et al.*, 1986). As hemiparasitas *Tristerix chodatianus* e *Tristerix longebactreatus* são conspícuas nas árvores de *Polylepis* em áreas secas nas regiões orientais do Peru e Bolívia (STOTZ; INTERNATIONAL; HISTORY, 1996).

A Reserva Paisajística Nor Yauyos Cochabamba, localizada nos Andes Centrais, lado oeste, departamento de Lima no Peru, possui grandes extensões de ecossistemas de montanha. Nessa região, há áreas com florestas de montanha, áreas gramíneas e áreas inundáveis (*wetlands*). Das florestas de montanha, destacam-se aquelas dominadas pelos gêneros *Buddleja*, *Gynoxys* e, mais frequentemente, *Polylepis* (INSTITUTO NACIONAL DE RECURSOS NATURALES - INRENA, 2001), as quais cada vez mais sofrem o impacto antrópico. Há uma grande escassez de dados sobre essas florestas. Nesse contexto, iniciamos, no ano 2014, o projeto intitulado “Estrutura, funcionamento e crescimento das florestas de *Polylepis flavipila* e *Polylepis incana*

(Rosaceae)”. O objetivo inicial foi investigar o crescimento, avaliar a estrutura populacional e funcionamento e analisar o parasitismo sobre as espécies de *Polylepis*. No ano 2015, fizemos o inventário de *P. flavipila* e 2017 para *P. incana*, para avaliar a estrutura da população e a presença de *T. chodatianus* e, no mês de outubro de 2016, amostramos as árvores para avaliar os atributos anatômicos de ambas as espécies.

Os resultados deste projeto estão apresentados, na presente tese de doutorado, na forma de dois artigos. No artigo 1, objetivou-se avaliar a estrutura espacial das populações e atributos anatômicos de espécies de *Polylepis* ao longo de gradiente altitudinal. No artigo 2, objetivou-se investigar e comparar a estrutura populacional e o padrão de parasitismo de *Tristerix chodatianus* na espécie hospedeira *Polylepis incana* e *Polylepis flavipila* em dois fragmentos florestais.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 O gênero *Polylepis*

A origem evolutiva e biogeográfica das florestas de *Polylepis* é de particular interesse no estudo dos Andes, pela sua radiação e origem relativamente recente (Plio-Pleistoceno) dentro dos ecossistemas alto-andinos (SIMPSON, 1986; VAN DER HAMMEN, 1974). Esse gênero pode ser possivelmente derivado de uma espécie de *Acaena* da sul americana, ou de uma espécie de *Margarycarpus*, por meio de um processo de evolução vertical (evolução gradual das espécies andinas a partir de espécies de zonas baixas) ou por migração horizontal proveniente das áreas temperadas do Sul da América do Sul ou do Neártico via ponte formada pelo território da Panamá (KERR, 2004; SIMPSON, 1979; VAN DER HAMMEN, 1974).

O gênero *Polylepis* foi descrito, inicialmente, por Ruiz e Pavón, durante sua expedição botânica ao Peru e Chile, no ano de 1794 (STEELE *et al.*, 1964). Logo foi expandida por Hieronymus, em 1895 e 1896 e Pilger, em 1906, entre outros. Em 1911, Bitter foi quem publicou a primeira revisão detalhada de *Polylepis*, reconhecendo 33 espécies e numerosas variedades. Beryl Simpson completou a taxonomia do gênero, em 1979, adotando um amplo conceito de espécie no seu estudo e, assim, descrevendo 15 espécies (logo adicionou mais uma) formando o que ela considerava três grupos naturais (SIMPSON, 1979). Em 1995, Kessler revisou as espécies de *Polylepis*, na Bolívia, adicionando *P. neglecta* junto com várias subespécies. No ano 2006, Kessler e Schmidt-Lebuh descreveram uma nova espécie e mudaram a categoria de outras cinco tratadas anteriormente como subespécies ou variedades ou como sinônimas de outras espécies. Desta maneira, o número de espécies passou para 26 (SCHMIDT-LEBUHN; KUMAR; KESSLER, 2006).

As florestas de *Polylepis* spp. conhecidas na região do Peru como queñuales, quenuales, queñuali ou queñua são um dos principais ecossistemas dos Andes, ligados à vida do homem andino desde que ele chegou a colonizar a região (KESSLER, 2006). *Polylepis* pertence à tribo Sanguisorbeae da família Rosaceae, são angiospermas perenes que chegam a habitar regiões bastante elevadas (1800 - 5200 m.), no caso de *P. tarapacana*, que cresce até 5200 m (RADA *et al.*, 2001), representando a maior altitude que uma angiosperma arbórea pode ocupar (KESSLER, 1995). Os caules e ramos são tortos e densamente laminados. As folhas, em geral, não são grandes, com três e 11 folíolos, as flores são apétalas não conspícuas, organizadas em inflorescências e possuem polinização mediada pelo vento, frutos secos e pequenos (KESSLER, 1995; SIMPSON, 1986). Possuem alturas que vão entre 1 - 27 m, nas formas de vida arbórea e arbustiva, as quais ocorrem, em áreas de afloramento rochoso, fortes declives, vales e barrancos com fortes precipitações ou áreas abertas (KESSLER, 1995).

2.2 Importância e perturbação sobre as florestas de *Polylepis*

A história do homem nos Andes teve grande influência sobre as espécies de *Polylepis*. As áreas de alta diversidade nos Andes também foram centros de elevado adensamento populacional humano (CHEPSTOW-LUSTY *et al.*, 1998). Antes da invasão dos espanhóis, essas árvores tinham um papel importante, como fonte de madeira para ferramentas, lenha, material de artesanato e construção (KESSLER, 1995; SIMPSON, 1979). Após a invasão europeia, a cultura andina sofreu mudanças no sistema de uso da terra (CADE, 1992). A importação de novas espécies de árvores, como novas fontes madeireiras (*e.g.* Eucalipto), substituiu parte das florestas nativas, mas ainda é evidente o uso da madeira das florestas de *Polylepis* (TOHAN, 2000). Essas florestas estiveram

sob pressão, durante milhares de anos e, atualmente, encontram-se em risco, pela redução de sua distribuição biogeográfica, ocupando atualmente uma cobertura aproximada de 3% nos Andes do Peru (ELLENBERG, 1979; ZUTTA; RUNDEL, 2017).

No Peru, 47% da população mora nas montanhas, sendo a cordilheira dos Andes um espaço geográfico em que se desenvolvem os ecossistemas florestais alto-andinos do gênero *Polylepis*, considerados como refúgios que albergam espécies endêmicas, alta diversidade e oferecem um habitat único para aves, mamíferos e insetos nos Andes (GARECA *et al.*, 2010; SEVILLANO-RÍOS; RODEWALD, 2017). As comunidades de *Polylepis* são as florestas mais altas dos Andes, que realizam serviços ambientais: regulação hídrica, conservação de solos e redução das emissões de CO₂ (VALENCIA *et al.*, 2016), serviços cruciais em áreas em que nenhuma árvore pode crescer (ARAGUNDI LEÓN, 2008). Portanto o gênero *Polylepis* está identificado como um gênero-chave para a conservação dos Andes (FJELDSA; KESSLER, 1996).

As árvores são como portos para as plantas vasculares epífitas, musgos e líquens, bem como para animais, incluindo mamíferos e aves. Em uma paisagem dominada por páramos abertos, as florestas dão abrigo, locais de nidificação e comida para muitos animais e aves. Sendo nativo dos Andes, *Polylepis* é de grande valor para programas de reflorestamento. Nenhum outro gênero está melhor adaptado para os Andes (JØRGENSEN; ULLOA, 1994).

Nos ecossistemas de montanha, os distúrbios são definidos de forma geral como qualquer evento que irrompe a estrutura do ecossistema, comunidade ou população e muda a disponibilidade de recursos e o ambiente físico (WHITE; PICKETT, 1985). Os diferentes usos que as pessoas deram a terra modificaram e degradaram esses ecossistemas há muito tempo, sendo que as maiores ameaças antrópicas sobre as florestas de *Polylepis* são relativas à sua substituição por áreas agrícolas, queima de pastagens e florestas para a pecuária e agricultura, o

que restringe os indivíduos de *Polylepis* a áreas menos inflamáveis (RENISON; CINGOLANI; SUAREZ, 2002) e o uso de sua madeira como fonte de bioenergia (KESSLER *et al.*, 2014). As perturbações antrópicas alteram o solo, níveis de endemismo vegetal e avifauna, serviços ambientais, população (regeneração, estrutura, recrutamento) e cobertura vegetal.

Nas florestas de *Polylepis* não perturbadas, existe maior densidade de árvores, com alturas maiores, líquens e epífitas únicas e altamente diversificadas. Em relação ao solo, não existe diferença entre as propriedades de florestas perturbadas e não perturbadas, para estoque de carbono; só há diferenças para conteúdo de carbono acima do solo, em que as florestas perturbadas têm 25% menos carbono (SYLVESTER *et al.*, 2017). Esse estudo ainda informa que as altas densidades do gado no local não levaram a ter sinais de erosão, explicando que os caminhos do gado cobrem as encostas, que servem como pequenos terraços. No entanto perturbações de origem natural também podem afetar as florestas em montanhas. São registrados, em florestas de *Polylepis*, deslizamentos de terra e rochas, morte das árvores por causa de tempestades de raios, parasitismo, além de estarem expostas a altas radiações, estresse hídrico e baixas temperaturas, fenômenos naturais que formam parte da dinâmica natural desses ecossistemas (HOOGHIEMSTRA; VAN DER HAMMEN, 2004). O uso de queimadas, como forma de manejo de pastagens pelas populações humanas locais, tem um efeito altamente restritivo na distribuição das florestas de *Polylepis*, deixando-as restritas a ladeiras rochosas e terrenos acidentados, espaços geográficos que ajudam-nas a captar umidade pela chuva orográfica, bem como também lhes proporciona abrigo contra incêndios, em parte pela redução do estrato gramíneo em áreas cobertas por rochas (KESSLER *et al.*, 2014).

2.3 Estrutura vertical e horizontal de populações de plantas

No Peru existem poucos estudos sobre a estrutura espacial das florestas de *Polylepis*, o que implica pouco conhecimento para o manejo adequado dessas florestas (LA TORRE-CUADROS, 2016). A estrutura de um sistema é o padrão que relaciona seus componentes, os quais estão ligados com processos e funções de diferentes níveis de organização. Na vegetação é a distribuição e arranjo em espaço e tempo dos indivíduos e suas interações (NOSS, 1990; WATT, 1947). A análise da estrutura horizontal, medida pela abundância, frequência, dominância, posição sociológica, densidade e a regeneração, expressa a importância de certas espécies em um tempo e lugar específico em florestas tropicais. As florestas de *Polylepis* se encontram como ilhas na paisagem, cercadas de pastagens e diferentes coberturas e usos do solo (GARECA *et al.*, 2010).

Em florestas naturais, a estrutura etária é irregular e de difícil avaliação, sendo, com frequência, substituída pela estrutura de tamanho, normalmente avaliada por meio da distribuição diamétrica. Embora tamanho e idade em árvores sejam correlacionadas, a plasticidade das árvores e os eventos históricos, ao longo de suas vidas, impedem uma relação precisa entre esses dois parâmetros (CORDERO *et al.*, 2016; SUAREZ *et al.*, 2008). Um modelo típico, para essas distribuições de árvores em comunidades florestais, é a exponencial negativa chamada “J reverso”, com maior proporção de árvores pequenas (supostamente mais novas) e menor número de árvores grandes (supostamente mais velhas) (POORTER *et al.*, 1996; SUAREZ *et al.*, 2008).

Cada floresta de *Polylepis* é, geralmente, habitada por uma ou duas espécies arbóreas (FJELDSA; KESSLER, 1996), entre as quais existem três estratos diferenciados: herbáceo, arbustivo e arbóreo (FERNÁNDEZ *et al.*, 2001), a sua distribuição atual é pelas condições ambientais e atividades humanas (KESSLER, 2002; PURCELL; BRELSFORD, 2004).

Temos pesquisas para processos ligados ao ambiente: os caracteres estruturais e processos ecológicos das florestas de *Polylepis* são influenciados pela sazonalidade climática, gradiente altitudinal, altitude, acessibilidade, fragmentação, topografia, gado, corte, queima e outros, como, por exemplo, a altura da árvore (KESSLER; BÖHNER; KLUGE, 2007; KESSLER *et al.*, 2014), cobertura vegetal (RENISON *et al.*, 2006), biomassa (TOIVONEN *et al.*, 2011), ligados às interações: estrutura genética (GARECA *et al.*, 2013; SCHMIDT-LEBUHN; KUMAR; KESSLER, 2006), paisagem (CINGOLANI *et al.*, 2004; GARECA *et al.*, 2010; RENISON; HENSEN; SUAREZ, 2011), crescimento (GARECA LEÓN; FERNÁNDEZ; STANTON, 2010), polinização, floração e frutificação (DOMIC; MAMANI; CAMILO, 2013; SELTMANN *et al.*, 2007) dispersão de sementes (TORRES *et al.*, 2008), distribuição (COBLENTZ; KEATING, 2008; ZUTTA *et al.*, 2012), demografia (estabelecimento e sobrevivência) (RENISON *et al.*, 2015), relacionados à fisiologia e anatomia: anéis de crescimento (FERRERO; VILLALBA; RIVERA, 2014), dendrocronologia (CHARTIER *et al.*, 2016; GARECA LEÓN; FERNÁNDEZ; STANTON, 2010; JOMELLI *et al.*, 2012; MORALES *et al.*, 2004; SOLÍZ *et al.*, 2009), traços funcionais e fisiologia (GARCÍA-NÚÑEZ *et al.*, 2004; RADA *et al.*, 1996; RADA; GARCÍA-NÚÑEZ; RANGEL, 2009) e impactos como fogo (RENISON; CINGOLANI; SUAREZ, 2002; RENISON *et al.*, 2006).

2.4 Anatomia da madeira em *Polylepis*

As plantas desenvolvem características anatômicas que lhes permite adaptar-se a distintas condições (CARLQUIST, 2001). Em *Polylepis*, o crescimento é dependente da precipitação, temperatura e quantidade de recursos armazenados nas raízes, durante a estação anterior, cujo fenômeno é conhecido como autocorrelação temporal (GARECA LEÓN; FERNÁNDEZ; STANTON,

2010). Os elementos de condução conectam a raiz com as folhas, formando o sistema solo-planta-atmosfera (OLIVEIRA *et al.*, 2014), assim, a compreensão das características desses sistemas de transporte é fundamental para entender o balanço entre a transpiração e assimilação de carbono (COCHARD, 2013). Os vasos, estruturas tubiformes de comprimento indeterminado têm por função a condução ascendente de líquidos na árvore (BURGER; RICHTER, 1991), assim, variam em tamanho e forma, mostrando relações entre a eficiência e segurança no transporte da água (APGAUA *et al.*, 2015).

Os indivíduos estudados a 3000 m. possuem melhor condutividade hidráulica, porque as temperaturas congelantes seriam determinantes na eficiência da condução hídrica pelo xilema da planta (ARAUJO, 2012). *Polylepis* é um gênero que se localiza acima da linha de árvores das florestas contínuas da Cordilheira dos Andes; ocupa áreas em que as condições são limítrofes para o estabelecimento de árvores; a compreensão de como essas árvores transportam a água e a base anatômica, para esse transporte, é importante para contextualizar as adaptações quanto às anomalias climáticas, como: períodos de seca prolongadas, geadas, etc (OCHOA-TOCACHI *et al.*, 2016).

As características da estrutura da madeira estão relacionadas estreitamente com os padrões climáticos dominantes de cada floresta, revelando um padrão de disposições anatômicas em relação ao transporte e segurança da água (APGAUA *et al.*, 2015). Estudos sobre as características funcionais das relações da água, carbono e mecanismos de resistência a baixas temperatura, em diferentes espécies de *Polylepis*, ao longo de um gradiente latitudinal, demonstraram respostas fisiológicas diferentes. *P. tarapacana* seria a espécie mais tolerante ao estresse hídrico, os tecidos permanecem intactos por um mecanismo de tolerância; como resposta a condições de temperaturas extremas no habitat, *P. seriacea* evita as condições menos restritivas, por meio de ajustes

osmóticos, mudanças na elasticidade da parede celular e uma capacidade moderada ao sobre congelamento (-9°) (AZOCAR; RADA; GARCIA-NUNEZ, 2007; RADA *et al.*, 1996).

Essa alta plasticidade genotípica, presente no gênero *Polylepis*, permite-lhe se adaptar às variações ambientais comuns às suas áreas de ocupação (PENG *et al.*, 2017). Também se reportou a ocorrência de um pequeno incremento na densidade da madeira, à medida que os anéis de crescimento das árvores ficavam estreitos, ao longo de uma diferença altitudinal de 600 m, em que parece que a redução drástica, no tamanho dos indivíduos de *Polylepis*, é perto do limite da árvore não estaria associada com nenhuma mudança consistente na densidade da madeira (KÖRNER, 2012). As pesquisas sobre resistência ao congelamento e propriedades hidráulicas, para *Senecio formosus*, uma planta dos Andes associada ao *Polylepis*, mostrou que, em uma gradiente de 1200 m na altitude, os indivíduos localizados sobre o limite dos 4200 m são tolerantes ao congelamento extracelular (ARAUJO, 2012).

2.5 As hemiparasitas

Plantas parasitas podem afetar fortemente o crescimento e desenvolvimento da hospedeira, dependendo de sua eficiência em captar recursos (NICKRENT, 2002). Dentro deste grupo são reconhecidas plantas hemiparasitas e aquelas holoparasitas. As hemiparasitas adquirem parte ou toda a sua água, carbono e nutrientes pelo tecido vascular das raízes ou brotos do hospedeiro por um haustório conectado à hospedeira (PRESS; PHOENIX, 2005). O hemiparasitismo pode ser obrigatório, quando a hemiparasita depende da hospedeira, para completar seu ciclo de vida, ou facultativo, quando não existe essa dependência (NICKRENT, 2002). As hemiparasitas são inteiramente

dependentes da hospedeira e são plantas florais perenes altamente especializadas (GLATZEL; GEILS, 2009; NICKRENT, 2002).

As ervas-de-passarinho são hemiparasitas perenes, com folhas sempre verdes, que se fixam nos galhos e troncos da planta hospedeira pela emissão de raízes epicorticais e de absorção pelos haustórios (ATSATT, 1983). Essas plantas invadem por conexões diretas célula a célula do xilema dos seus hospedeiros, para obter água, sais minerais dissolvidos e, em alguns casos, açúcares e aminoácidos (CALDER; BERNHARDT, 1983; CALVIN; WILSON, 2006; NICKRENT, 2002). São consideradas plantas hemiparasitas, porque também realizam a fotossíntese, o que permite metabolizar substâncias orgânicas para o seu desenvolvimento (ROTTA, 2001). Essas plantas são conhecidas como “erva-de-passarinho” e, no Peru, como “suelda-suelda” pela dependência das aves como dispersoras de suas sementes. Muitos desses pássaros são especializados no consumo desses frutos, e esse grupo pode ser considerado um recurso-chave para a fauna (WATSON, 2001).

A família Loranthaceae é de origem Gondwanica e apresenta seu maior grau de diferenciação em zonas subtropicais-tropicais do hemisfério sul (BARLOW, 1983). Seis dos 11 gêneros da família (*Gaiadendron*, *Desmaria*, *Ligaria*, *Notanthera*, *Tripodanthus* e *Tristerix*) distribuíam-se principalmente, ao longo da Cordilheira dos Andes, enquanto o resto se encontrava em zonas tropicais. Na flora peruana, essa família está representada por 11 gêneros e 63 espécies, a maioria arbustos. Os endemismos nessa família ocupam diversas regiões, como a Mesoandina, Puna úmida e seca e florestas muito úmidas, desde os 1400 até 4200 m de altitude (LEÓN, 2013).

Ao longo de sua distribuição, *Tristerix* interage com diferentes organismos que são fundamentais para a espécie completar seu ciclo de vida. As espécies desse gênero, como todas as hemiparasitas, dependem obrigatoriamente

de um hospedeiro, dos quais obtém água e nutrientes (NORTON; CARPENTER, 1998).

Em geral, as hemiparasitas apresentam altas taxas de transpiração e condutância estomática e baixo potencial hídrico foliar quando comparado às suas espécies hospedeiras (MATHIASSEN *et al.*, 2008; PRESS; PHOENIX, 2005). Em relação ao potencial hídrico foliar, o movimento da seiva do xilema da hospedeira para a parasita requer um gradiente de potencial hídrico. Assim, para a hemiparasita manter um fluxo de água e evitar o fechamento estomático, ela precisa manter um potencial hídrico mais negativo que sua hospedeira. O uso de água constante pela hemiparasita leva a uma redução no potencial hídrico do xilema da hospedeira. Desta forma, desencadeia o fechamento estomático da hospedeira e pode reduzir potencialmente sua assimilação de carbono (GLATZEL; GEILS, 2009).

REFERÊNCIAS

AMICO, G. C.; VIDAL-RUSSELL, R.; NICKRENT, D. L. Phylogenetic relationships and ecological speciation in the mistletoe *Tristerix* (Loranthaceae): the influence of pollinators, dispersers, and hosts. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 94, n. 4, p. 558-567, 2007.

APGAUA, D. M. G. *et al.* Functional traits and water transport strategies in lowland tropical rainforest trees. **Plos One**, San Francisco, v. 10, n. 6, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130799>

ARAGUNDI LEÓN, S. **Biogeographic study of the *Polylepis* forest remnants of the northeastern Cordillera Oriental of Ecuador and implications for their conservation**. 2008. 122 p. Dissertation (Doctor of Philosophy) - University of Georgia, Athens, 2008.

ARAUJO, Z. M. **Resistencia al congelamiento y propiedades hidráulicas en *Senecio formosus* H.B.K. (Asteraceae) en los extremos de su distribución en la Cordillera de Mérida**. 2012. 53 p. Grado (Licenciada en Biología) - Universidad de Los Andes, Merida, 2012.

ARMIJOS, M. A.; DE BIÈVRE, B. El páramo como proveedor de servicio ambiental primordial, el agua. *In*: CUESTA, F. *et al.* (ed.). **Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos**. Quito: CONDESAN, 2014. p. 197-204.

ATSATT, P. R. Host-parasite interactions in higher plants. *In*: LANGE, O. L.; NOBEL, P. S. (ed.). **Physiological plant ecology III: responses to the chemical and biological environment**. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 1983. p. 519-535.

AZOCAR, A.; RADA, F.; GARCIA-NUNEZ, C. Functional characteristics of the arborescent genus *Polylepis* along a latitudinal gradient in the high Andes. **Interciencia**, Caracas, v. 32, n. 1, p. 663-668, 2007.

BARLOW, B. A. Biogeography of Loranthaceae and Viscaceae. *In*: CALDER, M.; BERNHARDT, P. (ed.). **Biology of Mistletoes**. Cambridge: Academic, 1983. p. 19-46.

BURGER, L. M.; RICHTER, H. G. **Anatomia da madeira**. São Paulo: Nobel, 1991. 154 p.

CADE, D. W. Landscape, system, and identity in the post-conquest Andes. **Annals of the Association of American Geographers**, Washington, DC, v. 82, n. 3, p. 460-477, 1992. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-8306.1992.tb01970.x>

CALDER, M.; BERNHARDT, P. **The biology of mistletoes**. Cambridge: Academic, 1983.

CALVIN, C. L.; WILSON, C. A. Comparative morphology of epicortical roots in Old and New World Loranthaceae with reference to root types, origin, patterns of longitudinal extension and potential for clonal growth. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, London, v. 201, n. 1, p. 51-64, 2006.

CARLQUIST, S. **Comparative wood anatomy**: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Berlin: Springer, 2001.

CHARTIER, M. P. *et al.* Exposed roots as indicators of geomorphic processes: a case-study from Polylepis mountain woodlands of Central Argentina. **Dendrochronologia**, Jena, v. 37, p. 57-63, 2016. Supplement C.

CHEPSTOW-LUSTY, A. J. *et al.* Tracing 4,000 years of environmental history in the Cuzco area, Peru, from the pollen record. **Mountain Research and Development**, Boulder, v. 18, n. 2, p. 159-172, 1998.

CINGOLANI, A. M. *et al.* Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. **Remote Sensing of Environment**, New York, v. 92, n. 1, p. 84-97, 2004.

COBLENTZ, D.; KEATING, P. L. Topographic controls on the distribution of tree islands in the high Andes of south-western Ecuador. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 35, n. 11, p. 2026-2038, 2008. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01956.x>

COCHARD, H. The basics of plant hydraulics. **Journal of Plant Hydraulics**, Bordéus, v. 1, n. 1, p. 1-2, 2013.

CORDERO, I. *et al.* Spatial and demographic structure of tara stands (*Caesalpinia spinosa*) in Peru: influence of present and past forest management. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 377, p. 71-82, 2016.

CUESTA, F. *et al.* La vegetación de los páramos del Ecuador. *In*: CUESTA, F. *et al.* (ed.). **Avances en investigación para la conservación de páramos andinos**. Quito: Condensan, 2014. p. 105-143.

DOMIC, A. I.; MAMANI, E.; CAMILO, G. Fenología reproductiva de la kewiña (*Polylepis tomentella*, Rosaceae) en la puna semihúmeda de Chuquisaca (Bolivia). **Ecología en Bolivia**, La Paz, v. 48, p. 31-45, 2013.

ELLENBERG, H. Man's influence on tropical mountain ecosystems in South America: the second tansley lecture. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 67, n. 2, p. 401-416, 1979.

FERNÁNDEZ, M. *et al.* Estructura y composición florística de un fragmento boscoso de *Polylepis besseri* hieron subsp. *besseri* en Sacha Loma (Cochabamba). **Revista Boliviana de Ecología**, Santa Cruz, v. 9, p. 15-27, 2001.

FERRERO, M. E.; VILLALBA, R.; RIVERA, S. M. An assessment of growth ring identification in subtropical forests from northwestern Argentina. **Dendrochronologia**, Jena, v. 32, n. 2, p. 113-119, 2014.

FJELDSA, J.; KESSLER, M. **Conserving the biological diversity of *Polylepis* woodlands of the highland of Peru and Bolivia**: a contribution to sustainable natural resource management in the Andes. Copenhagen: NORDECO, 1996.

GARCÍA-NÚÑEZ, C. *et al.* Leaf gas exchange and water relations in *Polylepis tarapacana* at extreme altitudes in the Bolivian Andes. **Photosynthetica**, Prague, v. 42, n. 1, p. 133-138, Mar. 2004. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:PHOT.0000040581.94641.ed>

GARECA, E. E. *et al.* Genetic diversity of Andean *Polylepis* (Rosaceae) woodlands and inferences regarding their fragmentation history. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 172, n. 4, p. 544-554, 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/boj.12055>

GARECA, E. E. *et al.* *Polylepis* woodland remnants as biodiversity islands in the Bolivian high Andes. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 19, n. 12, p. 3327-3346, Nov. 2010. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9895-9>

GARECA LEÓN, E.; FERNÁNDEZ, M.; STANTON, S. Dendrochronological investigation of the high Andean tree species *Polylepis besseri* and implications

for management and conservation. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 19, p. 1839-1851, 2010.

GLATZEL, G.; GEILS, B. W. Mistletoe ecophysiology: host-parasite interactions. **Botany**, Ottawa, v. 87, p. 10-15, 2009.

GOLDSTEINS, E.; MEINZAR, F.; RADA, F. Environment biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. In: RUNDEL, P. W. *et al.* (ed.). **Tropical alpine environment: plants form and function**. Los Angeles: Cambridge Press, 1994. p. 129-149.

HOCH, G.; KÖRNER, C. Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. **Functional Ecology**, Oxford, v. 19, n. 6, p. 941-951, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01040.x>

HOFFMANN, A. *et al.* *Tristerix tetrandrus* (Loranthaceae) and its host-plants in the Chilean Matorral: patterns and mechanisms. **Oecologia**, Berlin, v. 69, n. 2, p. 202-206, 1986.

HOOGHIEMSTRA, H.; VAN DER HAMMEN, T. Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 359, n. 1442, p. 173-181, 2004.

INSTITUTO NACIONAL DE RECURSOS NATURALES. **Reserva paisajística nor Yauyos Cochabamba**. Lima: INRENA, 2001. 263 p.

JOMELLI, V. *et al.* Analysis of the Dendroclimatic Potential of *Polylepis pepeii*, *P. subsericans* and *P. rugulosa* In the Tropical Andes (Peru-Bolivia). **Tree-Ring Research**, Tucson, v. 68, n. 2, p. 91-103, 2012. DOI: <https://doi.org/10.3959/2011-10.1>

JØRGENSEN, P. M.; ULLOA, C. U. **Seed plants of the high Andes of Ecuador**: a checklist. Aarhus: Aarhus University, 1994.

KERR, S. M. **A phylogenetic and biogeographic analysis of Sanguisorbeae (Rosaceae) with emphasis on the Pleistocene radiation of the high Andean genus *Polylepis***. 2004. 191 p. Dissertation (Doctor of Philosophy) - University of Maryland, College Park, 2004.

KESSLER, M. Bosques de Polylepis. *In*: MORAES, M. *et al.* (ed.). **Botánica económica de los Andes Centrales**. La Paz: Universidad Mayor de San Simón, 2006. p. 110-120.

KESSLER, M. The genus Polylepis (Rosaceae) in Bolivia. **Candollea**, Geneva, v. 42, n. 1, p. 31-71, 1995.

KESSLER, M. The Polylepis problem: where do we stand? **Ecotropica**, Bonn, v. 8, p. 97-110, 2002.

KESSLER, M.; BÖHNER, J.; KLUGE, J. Modelling tree height to assess climatic conditions at tree lines in the Bolivian Andes. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 207, n. 2, p. 223-233, 2007.

KESSLER, M. *et al.* Elevational patterns of Polylepis tree height (Rosaceae) in the high Andes of Peru: role of human impact and climatic conditions. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 5, 2014. Disponible em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4023064>.

KESSLER, M.; SCHMIDT-LEBUHN, A. Taxonomical and distributional notes on Polylepis (Rosaceae). **Organisms Diversity & Evolution**, Berlin, v. 6, n. 1, p. 67-69, 2006.

KÖRNER, C. **Alpine plant life**: functional plant ecology of high mountain ecosystems: with 47 tables. Berlin: Springer, 2003a.

KÖRNER, C. **Functional plant ecology of high mountain ecosystems**. 2nd ed. Heidelberg: Springer, 2003b. 344 p.

KÖRNER, C. Structure and stature of treeline trees. *In*: KÖRNER, C. (ed.). **Alpine treelines**: functional ecology of the global high elevation tree limits. Basel: Springer, 2012. p. 63-84.

KÖRNER, C.; PAULSEN, J. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 31, n. 5, p. 713-732, 2004.

KUIJT, J. Five new species, one new name, and transfers in Neotropical Mistletoes (Loranthaceae), Miscellaneous Notes, 61-68. **Novon: a Journal for Botanical Nomenclature**, Washington, DC, v. 23, n. 2, p. 176-186, 2014. DOI: <https://doi.org/10.3417/2012042>

KUIJT, J. Revision of *Tristerix* (Loranthaceae). **Systematic Botany Monographs**, Ann Arbor, v. 19, p. 1-61, 1988.

LA TORRE-CUADROS, M. A. **Estado del arte científico sobre el manejo de bosques andinos en el Perú**. Lima: CONDESAN, 2016.

LEÓN, B. Loranthaceae endémicas del Perú. **Revista Peruana de Biología**, Lima, v. 13, n. 2, 2013. Disponível em:
<http://revistasinvestigacion.unmsm.edu.pe/index.php/rpb/article/view/1873>.

MATHIASSEN, R. L. *et al.* Mistletoes: pathology, systematics, ecology, and management. **Plant Disease**, Quebec, v. 92, n. 7, p. 988-1006, 2008. DOI:
<https://doi.org/10.1094/PDIS-92-7-0988>

MORALES, M. S. *et al.* Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines. **Ecology**, Durham, v. 85, n. 11, p. 3080-3089, 2004. DOI:
<http://dx.doi.org/10.1890/04-0139>

NICKRENT, D. Parasitic plants of the world. *In*: LÓPEZ-SÁEZ, L. A.; CATALÁN, P. (ed.). **Parasitic plants of the Iberian Peninsula and Balearic Islands**. Madrid: Mundi, 2002. p. 7-27.

NORTON, D. A.; CARPENTER, M. A. Mistletoes as parasites: host specificity and speciation. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 13, n. 3, p. 101-105, 1998.

NOSS, R. F. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. **Conservation Biology**, Boston, v. 4, n. 4, p. 355-364, 1990.

OCHOA-TOCACHI, B. F. *et al.* Impacts of land use on the hydrological response of tropical Andean catchments. **Hydrological Processes**, Chichester, v. 30, n. 22, p. 4074-4089, 2016. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/hyp.10980>

OLIVEIRA, R. S. *et al.* Changing precipitation regimes and the water and carbon economies of trees. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, Zurich, v. 26, n. 1, p. 65-82, Mar. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40626-014-0007-1>

PENG, Y. *et al.* No effect of elevation and fragmentation on genetic diversity and structure in *Polylepis australis* trees from central Argentina. **Austral Ecology**, Carlton, v. 42, n. 3, p. 288-296, 2017. DOI:
<http://dx.doi.org/10.1111/aec.12432>

POORTER, L. *et al.* Regeneration of canopy tree species at five sites in West African moist forest. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 84, n. 1, p. 61-69, 1996.

PRESS, C.; PHOENIX, G. Impacts of parasitic plants on natural communities. **New Phytologist**, Cambridge, v. 166, n. 3, p. 737-751, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01358.x>

PURCELL, J.; BRELSFORD, A. Reassessing the causes of decline of *Polylepis*, a tropical subalpine forest. **Ecotropica**, Bonn, v. 10, p. 155-158, 2004.

RADA, F. *et al.* Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. **Trees**, Berlin, v. 10, n. 4, p. 218-222, Apr. 1996. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02185672>

RADA, F. *et al.* Low-temperature resistance in *Polylepis tarapacana*, a tree growing at the highest altitudes in the world. **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 24, n. 3, p. 377-381, 2001.

RADA, F.; GARCÍA-NÚÑEZ, C.; RANGEL, S. Low temperature resistance in saplings and ramets of *Polylepis sericea* in the Venezuelan Andes. **Acta Oecologica**, New York, v. 35, n. 5, p. 610-613, 2009.

RAGAB, R.; PRUDHOMME, C. SW-Soil and Water: climate change and water resources management in arid and semi-arid regions: prospective and challenges for the 21st century. **Biosystems Engineering**, London, v. 81, n. 1, p. 3-34, 2002.

RANGEL, O. **Colombia: diversidad biótica III: la región de vida paramuna**. Bogota: Universidad Nacional de Colombia, 2010.

RENISON, D. *et al.* Cover and growth habit of *polylepis* woodlands and shrublands in the mountains of central Argentina: human or environmental influence? **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 33, n. 5, p. 876-887, 2006.

RENISON, D. *et al.* Spatial variation in tree demography associated to domestic herbivores and topography: insights from a seeding and planting experiment. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 335, p. 139-146, 2015.

RENISON, D.; CINGOLANI, A. M.; SUAREZ, R. Efectos del fuego sobre un bosquecillo de *Polylepis australis* (Rosaceae) en las montañas de Córdoba,

Argentina. **Revista Chilena de Historia Natural**, Santiago de Chile, v. 75, p. 719-727, 2002.

RENISON, D.; HENSEN, I.; SUAREZ, R. Landscape structural complexity of high-mountain polylepis australis forests: a new aspect of restoration goals. **Restoration Ecology**, Malden, v. 19, n. 3, p. 390-398, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00555.x>

ROTTA, E. **Erva-de-passarinho (Loranthaceae) na arborização urbana: passeio público de Curitiba: um estudo de caso 2001**. 2001. 135 p. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Paraná, Curitiba, 2001.

ROXBURGH, L.; NICOLSON, S. W. Patterns of host use in two African mistletoes: the importance of mistletoe-host compatibility and avian disperser behaviour. **Functional Ecology**, Oxford, v. 19, n. 5, p. 865-873, 2005.

SCHMIDT-LEBUHN, A. N.; KUMAR, M.; KESSLER, M. An assessment of the genetic population structure of two species of *Polylepis* Ruiz & Pav. (Rosaceae) in the Chilean Andes. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, London, v. 201, n. 4, p. 317-325, 2006.

SELTMANN, P. *et al.* Fragment size, pollination efficiency and reproductive success in natural populations of wind-pollinated *Polylepis australis* (Rosaceae) trees. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, London, v. 202, n. 7, p. 547-554, 2007.

SEVILLANO-RÍOS, C. S.; RODEWALD, A. D. Avian community structure and habitat use of *Polylepis* forests along an elevation gradient. **PeerJ**, Berkeley, v. 5, 2017. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.3220>

SIMPSON, B. A revision of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). **Smithsonian Contributions to Botany**, Washington, DC, v. 43, 1979. DOI: [10.5479/si.0081024X.43.1](https://doi.org/10.5479/si.0081024X.43.1)

SIMPSON, B. Speciation and specialization of *Polylepis* in the Andes. *In*: VUILLEUMIER, F.; MONASTERIO, M. (ed.). **High altitude tropical biogeography**. New York: Oxford University Press, 1986. p. 304-316.

SOLÍZ, C. *et al.* Spatio-temporal variations in *Polylepis tarapacana* radial growth across the Bolivian Altiplano during the 20th century.

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Amsterdam, v. 281, n. 3, p. 296-308, 2009.

STEELE, A. R. *et al.* **Flowers for the King**: the expedition of Ruiz and Pavón, and the Flora of Peru. Durham: Duke University Press, 1964.

STOTZ, D. F.; INTERNATIONAL, C.; HISTORY, F. M. O. N. **Neotropical birds**: ecology and conservation. Chicago: University of Chicago Press, 1996.

SUAREZ, M. L. *et al.* Age-size-habitat relationships for *Polylepis australis*: dealing with endangered forest ecosystems. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 17, n. 11, p. 2617-2625, Oct. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9336-1>

SYLVESTER, S. P. *et al.* Relict high-Andean ecosystems challenge our concepts of naturalness and human impact. **Scientific Reports**, London, v. 7, n. 1, p. 3334, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03500-7>

SYLVESTER, S. P.; SYLVESTER, M. D. P. V.; KESSLER, M. Inaccessible ledges as refuges for the natural vegetation of the high Andes. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 25, n. 5, p. 1225-1234, 2014.

TOHAN, A. K. **Polylepis forests of the Andes**: a socio-environmental case study from the Huascarán Biosphere Reserve, Ancash, Peru. Madison: University of Wisconsin Press, 2000.

TOIVONEN, J. M. *et al.* Accessibility predicts structural variation of Andean *Polylepis* forests. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 20, n. 8, p. 1789-1802, July 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0061-9>

TORRES, R. C. *et al.* *Polylepis australis*' regeneration niche in relation to seed dispersal, site characteristics and livestock density. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 254, n. 2, p. 255-260, 2008.

VALENCIA, B. G. *et al.* Andean microrefugia: testing the Holocene to predict the Anthropocene. **New Phytologist**, Cambridge, v. 212, n. 2, p. 510-522, 2016.

VAN DER HAMMEN, T. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 1, n. 1, p. 3-26, 1974.

WATSON, D. M. Mistletoe: a keystone resource in forests and woodlands worldwide. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 32, n. 1, p. 219-249, 2001.

WATT, A. S. Pattern and process in the plant community. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 35, n. 1/2, p. 1-22, 1947.

WHITE, P. S.; PICKETT, S. T. A. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. *In*: WHITE, P. S.; PICKETT, S. T. A. (ed.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. San Diego: Academic, 1985. p. 3-13.

YOUNG, K. R. Bosques húmedos. *In*: MORAES, M. *et al.* (ed.). **Botánica económica de los Andes Centrales**. La Paz: Universidad Mayor de San Andrés, 2006. p. 121-129.

ZOTZ, G. Vascular epiphytes in the temperate zones: a review. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 176, n. 2, p. 173-183, Mar. 2005. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-004-0066-5>

ZUTTA, B.; RUNDEL, P. Modeled shifts in polylepis species ranges in the Andes from the last glacial maximum to the present. **Forests**, Basel, v. 8, n. 7, p. 232, 2017.

ZUTTA, B. R. *et al.* Prediciendo la distribución de Polylepis: bosques Andinos vulnerables y cada vez más importantes. **Revista Peruana de Biología**, Lima, v. 19, n. 2, p. 205-212, 2012.

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1 - ESTRUTURA POPULACIONAL E ATRIBUTOS ANATÔMICOS DE FLORESTAS DE *Polylepis* AO LONGO DE GRADIENTE ALTITUDINAL NOS ANDES CENTRAIS DO PERU

Arizapana Almonacid, Marco^{1,2}, Castañeda Tinco, Italo², Camel Paucar, Vladimir², Pyles, Marcela¹, Sales Teodoro, Grazielle³, van den Berg, Eduardo¹

1. Universidade Federal de Lavras, Departamento de Ciências Florestais, Lavras, MG, Brasil.
2. Instituto de Investigación en Alta Montaña IIAM, Universidad Nacional del Centro del Perú, Huancayo, Perú
3. Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, Pará, Brasil

Autor para correspondência: marizapana@gmail.com

Artigo redigido conforme a NBR 6022 (ABNT, 2018) e formatado de acordo com o Manual da UFPA de apresentação de teses e dissertações.

RESUMO

Entre os ecossistemas florestais, as florestas de montanha do gênero *Polylepis* (Rosacea) são apontadas como extremamente frágeis às mudanças climáticas. Além disso, estão ameaçadas tanto direta quanto indiretamente, por causas antrópicas como a superexploração, a erosão do solo, fogo e avanço das fronteiras agrícolas. Nesse sentido, avaliaram-se a estrutura espacial da população e atributos anatômicos de *Polylepis incana* Kunth e *Polylepis flavipila* (Bitter) M. Kessler & Schmidt-Leb, ao longo do gradiente altitudinal na Reserva Paisajística Nor Yauyos Cochas, Laraos, Lima- Peru. Foram amostrados três transectos de 20 m de largura para cada espécie, desde o início da floresta (parte mais baixa) até a linha de árvores (parte mais alta), com um total de área amostrada de 1,96 ha para *P. incana* e 1,48 ha para *P. flavipila*. A área de estudo pertence ao páramo úmido-subalpino Tropical (pmh-SaT), localizada entre 3852 a 4537 metros de altitude. Foram amostrados todos os indivíduos de ambas as espécies com diâmetro à altura do solo $\geq 0,05$, dos quais obtiveram-se a posição (x e y), altura, número de indivíduos e área basal. Avaliou-se, por meio de modelos lineares generalizados mistos, como os componentes estruturais, representados pela área basal, quantidade de indivíduos, diâmetro máximo e altura máxima de cada uma das duas espécies são influenciados pelas condições ambientais (altitude, declividade, presença de rocha, solo exposto e presença/ausência de gramíneas) e pela presença de impactos antrópicos (presença/ausência de gado, presença/ausência de trilhas e corte de árvores). As variáveis anatômicas avaliadas foram o diâmetro de vasos, frequência de vasos e o índice de vulnerabilidade de cada uma das espécies. Analisaram-se também pelos modelos generalizados mistos as relações entre as condições ambientais (altitude e declividade) e características das árvores (número de ramos, altura, diâmetro e comprimento do ramo mais longo). Em *P. flavipila*, à medida que a altitude e declividade aumentam, a área basal e o diâmetro também aumentam, enquanto o número de indivíduos cai. No caso de *P. incana*, em locais mais declivosos e de maior altitude, a área basal e a altura das árvores diminuem e, em áreas com maiores altitudes, o número de indivíduos aumenta. Em *P. flavipila*, somente a presença/ausência de gado teve uma relação positiva com a área basal das árvores e, em *P. incana*, a presença/ausência de trilhas teve um impacto negativo sobre o número de indivíduos. Com relação aos atributos anatômicos, observou-se que, em árvores com alturas maiores, o diâmetro de vasos também é maior, tanto em *P. flavipila* quanto em *P. incana* e nenhuma das variáveis explicativas influenciaram as variáveis resposta (diâmetro e frequência de vasos e índice de vulnerabilidade). Nossos resultados demonstram que a declividade, altitude, presença de gado e trilhas influenciam a ocorrência das florestas de *Polylepis*. Por outro lado, a maioria das variáveis resposta não

afetam os atributos anatômicos das espécies avaliadas, que mostraram diferenças marcantes em seus atributos apenas com relação às diferenças de altitude.

Palavras-chave: Anatomia vegetal. Modelagem Ecológica. *Polylepis*. Variáveis ambientais. Variáveis de impacto.

1 INTRODUÇÃO

Um dos problemas globais mais importantes na atualidade refere-se à menor disponibilidade de água potável (SECKLER; BARKER; AMARASINGHE, 1999). Ainda há muitas incertezas, em relação aos padrões futuros de precipitação, no entanto há previsões de aumento na frequência e magnitude de eventos extremos, como estações chuvosas com maiores índices pluviométricos e secas prolongadas (RAGAB; PRUDHOMME, 2002). As florestas andinas originalmente compreendiam 24,9% na Colômbia, 31,98% no Equador, 27,76% do Peru e 20% na Bolívia (FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS - FAO, 2015). Muitas cidades na Cordilheira dos Andes, principalmente nos países Colômbia, Equador e Peru, dependem diretamente das florestas de montanha para o abastecimento de água (ARMIJOS; DE BIÈVRE, 2014). Redução na cobertura vegetal na Cordilheira dos Andes (paramos e punas) podem levar a alterações bruscas na disponibilidade e imprevisibilidade de água para a população (MARÍN *et al.*, 2015).

Entre os ecossistemas florestais, as florestas de montanha são apontadas como extremamente frágeis às mudanças climáticas. Além disso, essas florestas estão ameaçadas direta ou indiretamente por atividades antrópicas como a sobre-exploração, a erosão do solo, os incêndios e expansão das fronteiras agrícolas (KÖRNER, 2003a). Esses ecossistemas de montanha possuem importantes funções ecossistêmicas e oferecem vários serviços ambientais (ciclo hidrológico de água, fixação de carbono, biodiversidade e educação/lazer) (RUIZ PÉREZ; GARCÍA FERNÁNDEZ; SAYER, 2008), os quais podem ser alterados quanto aos futuros cenários de mudanças climáticas (STILL; FOSTER; SCHNEIDER, 1999; TOBÓN, 2009).

As florestas de montanha são consideradas refúgio de biodiversidade e possuem níveis altos de endemismo, sendo consideradas um *hotspot* de biodiversidade mundial (BREHM *et al.*, 2008) e apresentam uma dinâmica hídrica pouco convencional (BRUIJNZEEL, 2001). Nesses ambientes, em razão do papel interceptador da floresta (FERWEDA *et al.*, 2000), a neblina e a chuva fina transportada pelo vento representam um importante aporte de água (BRUIJNZEEL, 2001; TOBÓN; ARROYAVE, 2008; TOBÓN; GIL; VILLEGAS, 2008) e nutrientes (BEIDERWIEDEN; WRZESINSKY; KLEMM, 2005) ao sistema. Em alguns casos, o gotejamento de água advindo da interceptação da neblina representa o maior aporte de água ao sistema, possuindo uma grande importância para o balanço hídrico principalmente no período em que a precipitação é menor (OLIVEIRA *et al.*, 2014).

As florestas de montanha nos Andes Centrais, apesar de serem formações florestais, podem ser incluídas nas categorias de Puna (quando localizadas em regiões mais secas) ou Páramo (quando localizadas em áreas úmidas) (SYLVESTER; SYLVESTER; KESSLER, 2014). Nessas florestas, que se estendem da Venezuela até o Norte da Argentina e Chile, um importante gênero é o *Polylepis* (KESSLER; SCHMIDT-LEBUHN, 2006). As florestas de *Polylepis* são consideradas um dos ecossistemas mais ameaçados do mundo (KESSLER, 2006b).

Espécies do gênero *Polylepis* (Rosaceae) apresentam maior abundância e dominância a partir dos 3500 metros de altitude (YOUNG, 2006). Por sua localização em altitudes elevadas nos Andes, as florestas de *Polylepis* estão sujeitas a amplas flutuações diurnas de temperatura, comumente com diferenças de 20-30°C entre as temperaturas máximas e mínimas do dia, frequentemente com ocorrência de geadas à noite. Essas flutuações representam um importante estresse para as plantas. A maioria das espécies de *Polylepis* possuem adaptações às baixas temperaturas, que podem ser morfológicas, como ritidomas

espessos, ou fisiológicas, como a resistência ao congelamento (GOLDSTEINS; MEINZAR; RADA, 1994; HOCH; KÖRNER, 2005; KÖRNER, 2003b).

A estrutura da vegetação dessas florestas é determinada por dois fatores principais: o gradiente ambiental, expressado pela elevação e pelos regimes do uso de solo (CUESTA *et al.*, 2014). A presença do *Polylepis* é muito influenciada pelo fogo e também pelo pastoreio intenso, que, em muitas partes dos Andes, é conduzido com densidades de gado muito superiores à capacidade (de suporte) do ecossistema (KESSLER, 2006b). No Peru, para as florestas de *Polylepis*, há estudos sobre dendrocronologia (JOMELLI *et al.*, 2012), conservação (FJELDSA; KESSLER, 1996), padrões de altura em relação à altitude (KESSLER *et al.*, 2014), fragmentação e degradação do habitat (JAMESON; RAMSAY, 2007; RÍOS, 2010), reconstrução paleoambiental (KUENTZ *et al.*, 2007), estrutura da vegetação, modelagem da distribuição da espécie (TOIVONEN *et al.*, 2011; ZUTTA; RUNDEL, 2017) e efeito do fogo (URREGO *et al.*, 2011). Todos esses trabalhos foram feitos na parte Sul e Norte do Peru (lado Leste da Cordilheira dos Andes). Na parte central, só temos os trabalhos de Trinidad e Cano (2016) sobre a composição florística e conteúdo de carbono total (solo, raízes e copa) em *Polylepis incana* (VÁSQUEZ; LADD; BORCHARD, 2014). Pela sua conexão com a dinâmica da água e sua importância à conservação biológica, nas regiões dos Andes, na atualidade, existe uma preocupação particular com florestas de *Polylepis*. A execução de inventários, projetos de restauração ecológica, estudos sobre propagação, efeito das mudanças climáticas no habitat, mapeamento das florestas, estabelecimento de parcelas de monitoramento, em espaços de interesse para a funcionalidade do ecossistema, são considerados como prioridade para o governo peruano (CONSEJAN NACIONAL DE CIENCIA, TECNOLOGIA E INNOVACION TECNOLÓGICA - CONCYTEC, 2016; LA TORRE-CUADROS, 2016).

Assim, o objetivo desse trabalho foi avaliar a estrutura populacional e os atributos anatômicos de espécies de *Polylepis* ao longo de gradiente altitudinal no Peru Central. As hipóteses testadas foram:

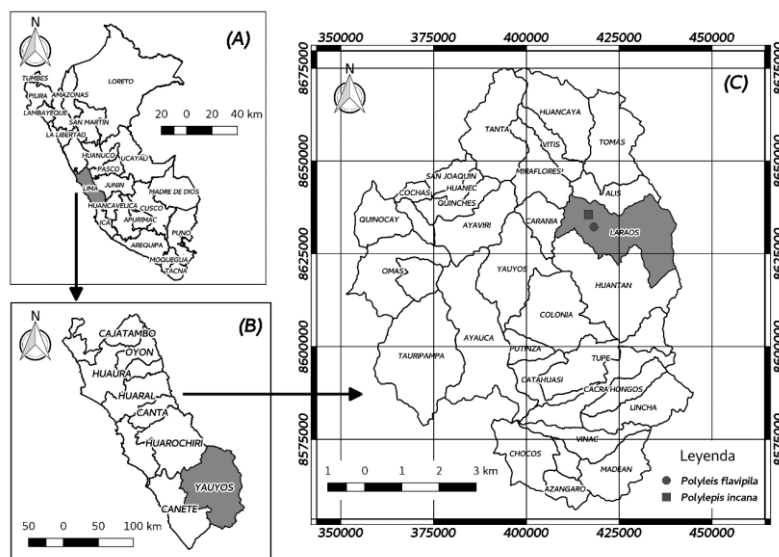
- a) A variação da estrutura populacional de *Polylepis* muda pela influência das variáveis ambientais (altitude, declividade, presença de rocha, solo exposto e presença/ausência de gramíneas) e pelos impactos antrópicos (presença/ausência de gado, presença/ausência de trilhas e corte de árvores);
- b) As características anatômicas dos vasos (índice de vulnerabilidade, frequência e diâmetro de vasos) dos indivíduos de *Polylepis* mudam com a altitude.

2 MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Nosso estudo foi conduzido, em áreas do distrito de Laraos, pertencente à Reserva Paisajística Nor Yauyos Cochas, na província e departamento de Lima no Peru (Figura 1). A reserva está inserida nas ecorregiões do bosque húmido-Montano Tropical (bh-MT) e páramo muito húmido-Subalpino Tropical (pmh-SaT), onde a vegetação predominante são pequenas manchas de *Kageneckia lanceolata*, *Escallonia myrtilloides* e *Puya raimondii*, muitas gramíneas (pajonales) e predomínio de florestas do gênero *Polylepis* (INSTITUTO NACIONAL DE RECURSOS NATURALES - INRENA, 2001).

Figura 1 - Localização geográfica das áreas de estudo. (A) Departamento de Lima - Peru; (B) província de Yauyos; (C) florestas de *Polylepis* com as populações amostradas. Os códigos das espécies e transectos são apresentados na Tabela 1 e Figura 2.



Fonte: Do autor (2020).

As condições climáticas na região mudam, acentuadamente, dependendo da altitude e orientação das encostas das montanhas. Também existe muita variação entre os anos. A precipitação é maior (precipitação anual varia de 500 a 1000 mm) nas altitudes mais elevadas e nas partes baixas orientadas à direção do vento (SO). As geadas são comuns acima de 3450 metros de altitude. Segundo a classificação de Köppen, nas punas, o clima é frio e gelado (Tundra Seca de Alta Montanha), segundo a mesma classificação e, na parte baixa com encostas pronunciadas, planícies e vales, o clima é de tipo frio (Boreal), caracterizado por ter invernos secos e temperaturas médias superiores aos 10°C (INRENA, 2001; TRINIDAD; CANO, 2016).

2.2 Espécies estudadas

As árvores do gênero *Polylepis* têm folhas esclerófilas, semiperenes, podendo alcançar tamanhos de 1 a 15 metros, algumas chegando aos 25m. Essas espécies possuem uma casca com abundante ritidoma que se esfolia continuamente (HENSEN, 1994). A regeneração natural das sementes ocorre, no início da estação de inverno (junho e julho), requerendo grande quantidade de umidade, durante o mês de março e as últimas chuvas de abril, sendo que, só quando esses requisitos são cumpridos, ocorre uma germinação efetiva (FERNÁNDEZ *et al.*, 2001). As espécies estudadas foram *Polylepis incana* Kunth e *Polylepis flavipila* (Bitter) M. Kessler & Schmidt-Leb.

Polylepis incana Kunth são árvores que podem medir entre 5-8 m de altura e entre 3600 e 4600 metros de altitude; as folhas concentram-se no final do ramo; florescem e frutificam nos meses de janeiro, maio, junho e agosto até novembro. A espécie forma um complexo de espécies e entre elas muitas podem se hibridar. Sua distribuição é desde o Centro-Norte do Equador até o Sul do Peru (Cuzco), onde se os moradores das montanhas utilizam a madeira para

instrumentos, a fim de cultivar a terra, construção de casas, lenha e também utilizam os taninos dos ramos para a curtição de couros e lã (SIMPSON, 1979).

Polylepis flavipila (Bitter) M. Kessler & Schmidt-Leb é uma espécie endêmica do Peru, presente nas encostas ocidentais dos Andes centrais do Peru nos estados de Lima, Ica e Huancavelica, entre 3600 até 4100 metros de altitude (KESSLER; SCHMIDT-LEBUHN, 2006; ZUTTA *et al.*, 2012). Apresenta folhas perenes, casca do tronco e ramos da cor marrom vermelho e pode alcançar uma altura de até 8 m (KESSLER; SCHMIDT-LEBUHN, 2006).

2.3 Avaliação da vegetação

Na Reserva Paisajística Nor Yauyos Cochabambas, foi escolhido o distrito de Laraos, em que selecionamos duas florestas, a primeira dominada por *Polylepis incana* e a segunda por *Polylepis flavipila*. A primeira floresta se encontrava bem conservada, em uma área de acesso restrito, por se encontrar em um canyon com presença de rochas de grande porte e distante de estradas e povoações humanas (8 horas e 7 km de caminhada). A segunda floresta (*P. flavipila*) ficava perto de uma estrada, sendo de fácil acesso e, por isso, com mais sinais de impacto antrópico que a população de *P. incana*. Em cada uma delas, foram alocadas três transectos (TABELA 1 e FIGURA 2).

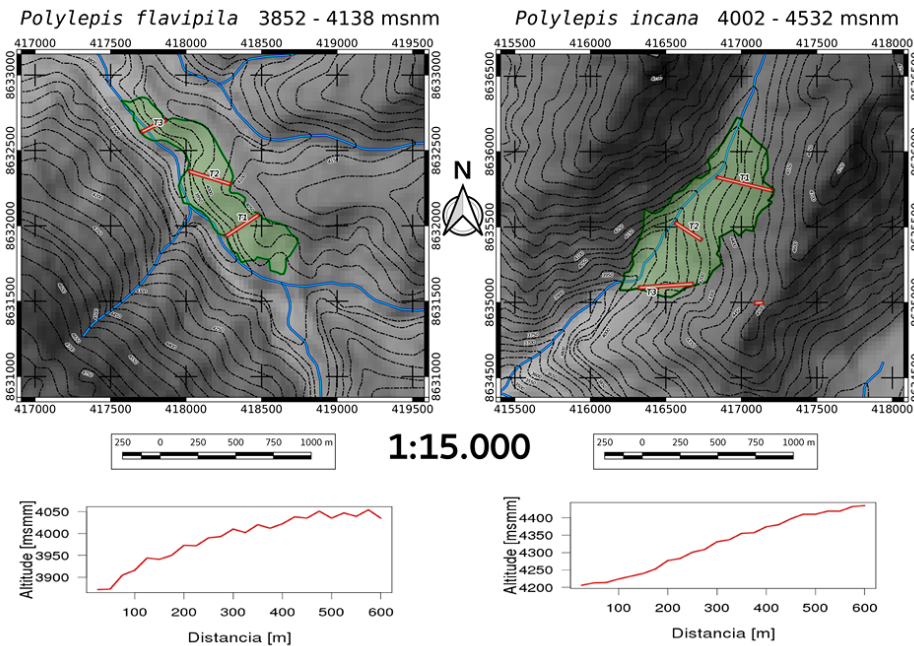
Tabela 1 - Características dos transectos das florestas de *Polylepis incana* e *Polylepis flavipila*, no distrito de Laraos, província e departamento de Lima - Peru.

Espécie	Transecto	Coordenadas		Altitude (m)
		Latitude S	Longitude W	
<i>Polylepis flavipila</i>	B1T1	12°22'24.85"	75°45'2.30"	3994 - 4138
<i>Polylepis flavipila</i>	B1T2	12°22'15.10"	75°45'10.37"	3867 - 4111
<i>Polylepis flavipila</i>	B1T3	12°22'4.04"	75°45'22.61"	3852 - 3975
<i>Polylepis incana</i>	B2T1	12°20'21.98"	75°45'48.57"	4249 - 4537
<i>Polylepis incana</i>	B2T2	12°20'32.40"	75°45'59.74"	4191 - 4307
<i>Polylepis incana</i>	B2T3	12°20'44.17"	75°46'7.20"	4002 - 4491

Fonte: Do autor (2020).

O inventário das florestas foi realizado, no mês de agosto de 2015 para *P. flavipila* e abril de 2017 para *P. incana*, quando alocamos três transectos, em cada floresta de 20 m de largura, paralelos ao declive da encosta. Os transectos variaram entre 180 e 410 metros de comprimento, tendo como início o limite inferior da floresta até a linha das árvores (limite superior) de cada transecto (CIERJACKS *et al.*, 2008). A disposição dos transectos foi com o intuito de inventariar o gradiente altitudinal completo de cada floresta, assim como a presença de rochas e áreas sem vegetação (Figura 2). Os valores da declividade e altitude, ao longo dos transectos, foram determinadas por meio de um modelo digital de elevação com a ajuda do satélite Aster e processado com o programa de informação geográfica Qgis.

Figura 2 - Localização geográfica dos transectos nas áreas de estudo. (A) *Polylepis flavipila* e (B) *Polylepis incana*. As linhas vermelhas representam os transectos de cada floresta.



Fonte: Do autor (2020).

Nos transectos foram amostrados todos os indivíduos vivos de *Polylepis incana* e *Polylepis flavipila*. Todas as árvores com diâmetro à altura do solo (DAS) ≥ 5 cm foram medidas e, já que as árvores de *Polylepis* possuem troncos irregulares e muitos ramos, também medimos a altura total com a ajuda de uma régua de 5 m de comprimento, a altura do ramo mais longo e número de ramos.

Para determinar a distribuição espacial dos indivíduos de *Polylepis*, mensuramos todos os indivíduos (DAS ≥ 5 cm). Para determinar a distribuição espacial, inicialmente, alocamos e georreferenciamos os transectos (GPS Gamin 76SX). Em seguida, utilizamos um aparelho medidor de distâncias, baseado em ultrassom (Haglof DME 201 Cruiser), para medir as distâncias de cada indivíduo

de *Polylepis* a duas estacas delimitantes dos transectos (distribuídas de 10 em 10 m) e, por triangulação, definimos a posição da árvore no transecto.

Para avaliarmos a cobertura do solo em cada transecto, analisamos as seguintes variáveis: percentagem de rocha, percentagem de solo exposto, percentagem de gramíneas, ocorrência de fogo, presença/ausência de gado, presença/ausência de trilhas e presença /ausência de corte de árvores. Para as florestas de *P. flavipila*, amostramos 1,48 ha nos três transectos e, para as florestas de *P. incana*, amostramos 1,96 ha nos três transectos.

2.4 Anatomia da madeira

A amostragem foi feita, no mês de outubro de 2016, quando foram amostrados 38 indivíduos de cada espécie e, nas duas florestas, com as características mostradas na Tabela 2.

Tabela 2 - Características das amostras de ramos de *Polylepis incana* e *Polylepis flavipila*, no distrito de Laraos, província e departamento de Lima - Peru.

(Continua)

Espécie	Indivíduo	Transecto	Altritude	DAS	Altura total
<i>Polylepis flavipila</i>	PFT03-02	1	3972.4	13,37	3.8
	PFT03-03	1	3972.73	7,96	2.3
	PFT03-05	1	3928.22	10,82	3.8
	PFT03-08	1	3873.09	17,19	5.1
	PFT01-01	3	4121.89	15,6	4.1
	PFT01-03	3	4086.95	16,55	4.6
	PFT01-06	3	4031.73	16,87	3.6
	PFT01-07	3	4022.2	13,69	5.2
	PFT01-08	3	4006.52	19,1	5.5
	PFT01-09	3	3984.29	37,88	8.6

Tabela 2 - Características das amostras de ramos de *Polylepis incana* e *Polylepis flavipila*, no distrito de Laraos, província e departamento de Lima - Peru.

(Conclusão)

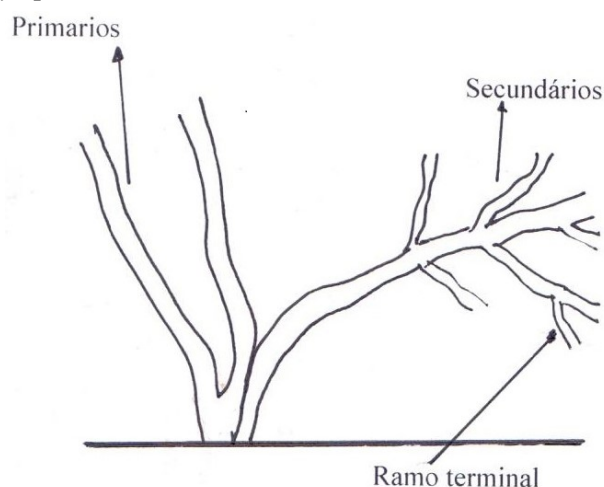
Espécie	Indivíduo	Transecto	Altritude	DAS	Altura total
	PIT01-01	1	4516.59	21,33	8.5
	PIT01-02	1	4487.41	17,19	5.5
	PIT01-03	1	4468.76	17,19	5
	PIT01-04	1	4442.75	21,01	6.5
	PIT01-05	1	4436.15	23,56	10
	PIT01-07	1	4383.1	16,55	5
	PIT01-08	1	4325.78	17,83	5.2
	PIT01-09	1	4262.66	24,19	6
	PIT02-01	2	4157.77	22,28	8.6
	PIT02-02	2	4176.78	20,37	4.5
	PIT02-03	2	4208.61	17,19	3.7
	PIT02-04	2	4217.17	16,55	3.9
	PIT02-05	2	4198.49	19,1	4.9
	PIT02-06	2	4225.56	14,64	4.4
	PIT02-07	2	4250.12	17,51	4.4
	PIT02-08	2	4269.07	16,23	4.5
	PIT02-09	2	4270.71	26,74	5.5
	PIT02-10	2	4297.49	26,42	7.3
	PIT03-01	3	4012.64	22,28	4.4
	PIT03-02	3	4112.69	16,87	4.3
	PIT03-03	3	4148.96	15,28	4.8
	PIT03-04	3	4166.24	18,46	4.7
	PIT03-05	3	4224.42	35,97	6.2
	PIT03-06	3	4279.77	16,55	5.2
	PIT03-07	3	4314.61	17,51	4.1
	PIT03-08	3	4453.75	36,29	8.7
	PIT03-09	3	4461.47	12,73	4
	PIT03-10	3	4476.66	38,52	7.2

Fonte: Do autor (2020).

Para amostrar os ramos das árvores de *P. flavipila* e *P. incana*, fomos até o limite da floresta (linha de árvores), localizamos a árvore e determinamos sua posição com ajuda do GPS. Então medimos: altura da árvore, diâmetro do tronco à altura do solo e altitude em que o indivíduo estava localizado (TABELA 2). Coletamos um galho terminal terciário entre 0,5 a 0,7 cm de diâmetro de cada

indivíduo (FIGURA 3). Os ramos coletados das espécies receberam uma etiqueta e foram identificados com as iniciais da espécie, número de transecto e indivíduo. O material foi armazenado em álcool 70%.

Figura 3 - Esquema ilustrativo da amostragem de um ramo terminal com 0,5 a 0,7 cm de diâmetro da árvore, utilizado na análise microscópica de *Polylepis*, nas florestas de Laraos.



Fonte: Do autor (2020).

Para a análise microscópica, retiraram-se secções transversais dos galhos terminais terciários. As secções histológicas foram obtidas, em micrótomo de deslize (Leica SM 2000R), com espessura de 18 μm , imersos em água + glicerina. As secções obtidas foram clarificadas e coloridas com solução de azul de Astra e safranina, ambos a 1% em água, na proporção de 9:1, seguindo Kraus e Arduin (1997). Prepararam-se lâminas provisórias para a análise e mensuração das seguintes características anatômicas: diâmetro e frequência de vasos. Para cada característica foi adotado $n = 25$. As fotos da superfície transversal foram obtidas com câmera acoplada ao microscópio Olympus BX51 por meio do software Image Tool. A partir dos valores anatômicos obtidos, calculou-se:

O índice de vulnerabilidade a cavitação $\left(\frac{\text{diâmetro de vaso}}{\text{frequência de vaso}} \right)$ foi analisado conforme proposto por Carlquist (1977) e Kraus e Arduin (1997).

Os elementos de vaso, bem como a variação de suas formas e dimensões, foram descritos quantitativamente, conforme recomendações propostas, segundo a “List of Microscopic Features for Hardwood Identification” (HARDWOOD COMMITTEE, 2004).

2.5 Análise dos dados

Todas as análises estatísticas dos dados de estrutura das florestas foram feitas, a partir da aplicação de modelos generalizados mistos, considerando o transecto como efeito randômico (BOLKER *et al.*, 2009). Avaliamos como os componentes estruturais, representados pela área basal (AB), quantidade de indivíduos (N_i), diâmetro máximo (Dmax) e altura máxima (Hmax), de cada uma das duas espécies são influenciados pelas condições ambientais (altitude, declividade, presença de rocha, solo exposto e presença/ausência de gramíneas) e pela presença de impactos antrópicos (presença/ausência de gado, presença/ausência de trilhas e corte de árvores). As variáveis respostas AB e Dmax foram log-transformadas *a priori*, a fim de atender aos pressupostos de normalidade e homocedasticidade e reduzir o efeito de *outliers*. Os modelos então foram ajustados, usando uma distribuição de erro gaussiana com função de link de identidade (a normalidade dos resíduos foi testada e confirmada pelo teste de Shapiro-Wilk). Para o número de indivíduos, modelos binomiais negativos foram implementados, por serem dados de contagem e apresentarem significativa superdispersão, impedindo o uso do erro de Poisson. Para a variável altura máxima, a normalidade dos resíduos dos modelos não foi alcançada nem

por transformações de dados nem pelo uso de diferentes distribuições (e.g. Gamma, lognormal etc.) nos nossos modelos.

Os componentes anatômicos avaliados foram o diâmetro de vasos (Dvasos), frequência de vasos (Freqvasos) e o índice de vulnerabilidade (V), de cada uma das espécies. Esses componentes foram analisados, também utilizando modelos generalizados mistos, em relação às condições ambientais (altitude e declividade) e características da árvore (número de ramos, altura e diâmetro). Todos os modelos foram ajustados, usando uma distribuição de erro gaussiana com função de *link* de identidade (a normalidade dos resíduos foi testada e confirmada pelo teste de Shapiro-Wilk), com exceção da variável, diâmetro de vasos para *P. incana*, na qual a normalidade dos resíduos não foi alcançada.

Todas as análises e gráficos foram desenvolvidos, utilizando a plataforma R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2015) e os seguintes pacotes: multcomp (BRETZ; HOTHORN; WESTFALL, 2008), lme4 (BATES *et al.*, 2015), lmerTest (KUZNETSOVA; BROCKHOFF, 2015), MuMIn (BARTON, 2016), and ggplot2 (WICKMAN, 2016).

3 RESULTADOS

3.1 Relação entre as variáveis ambientais e estrutura das populações de *Polylepis*

A declividade (0,2444; $p = 0,0325$) e altitude (0,1827; $p = 0,0251$) foram as únicas variáveis que influenciaram, ambas de forma positiva, a distribuição da área basal de *P. flavipila*. Já no diâmetro máximo, apenas a declividade mostrou efeito significativo e positivo (0,1401; $p = 0,0305$). Nenhuma variável explicou a variação da altura máxima, e a altitude teve um efeito negativo (-0,1687; $p = 0,0177$) para o número de indivíduos (TABELA 3).

Tabela 3 - Variáveis que explicam a variação da: área basal, diâmetro máximo, altura máxima e número de indivíduos de *Polylepis flavipila*. Laraos - Peru.

Características	Área basal (m ²)	Diâmetro máximo (m)	Altura máxima (m)	Número de indivíduos
Rocha	-263,932	-85,3309	Não tem	-103,354
Área sem vegetação	(0,49)	(0,68)	distribuição conhecida	(0,43)
Gramínea	-162,301	-52,7983		-63,9346
Declividade	(0,49)	(0,68)		(0,43)
Altitude	-306,195	-99,5142		-120,482
	(0,49)	(0,68)		(0,43)
	0,24436	0,14009		-0,06429
	(0,03)	(0,03)		(0,46)
	0,18272	0,08287		-0,16865
	(0,03)	(0,07)		(0,02)

Fonte: Do autor (2020).

Para a floresta de *P. incana*, declividade (-0,3129; $p = 0,000693$) e altitude (-0,2424; $p = 0,008499$) afetaram negativamente a área basal. Nenhuma variável explicou a variação do diâmetro máximo e da altura máxima.

Declividade (0,2891; 0,000484) e altitude (0,000571) afetaram positivamente o número de indivíduos (TABELA 4).

Tabela 4 - Variáveis que explicam a variação de: área basal, diâmetro máximo, altura máxima e número em indivíduos de *Polylepis incana*. Laraos - Peru.

Características	Área basal	Diâmetro máximo	Altura máxima	Número de indivíduos
Rocha	-65,3516	-21,1204	33,08136	53,55282
Área sem vegetação	(0,29)	(0,56)	(0,17)	(0,32)
Gramínea	-64,2735	-20,7426	32,58209	52,72753
Declividade	(0,29)	(0,56)	(0,17)	(0,33)
Altitude	-64,2573	-20,7049	32,57374	52,81264
	(0,29)	(0,57)	(0,17)	(0,33)
	-0,31294	-0,07074	0,05597	0,28908
	(0,00)	(0,18)	(0,12)	(0,00)
	-0,25242	-0,03347	-0,06726	0,3153 (0,00)
	(0,00)	(0,54)	(0,08)	

Fonte: Do autor (2020).

Nas variáveis indicadoras de impactos antrópicos, na população de *P. flavipila*, a presença de gado afetou negativamente a área basal (-01759; $p = 0,04424$). Nenhuma dessas variáveis mostrou relação significativa com diâmetro máximo, altura máxima ou número de indivíduos (TABELA 5).

Tabela 5 - Variáveis que explicam a variação de: área basal, diâmetro máximo, altura máxima e número de indivíduos de *Polylepis flavipila*. Laraos - Peru.

Características	Área basal	Diâmetro máximo	Altura máxima	Número de indivíduos
Presença de gado	-0,17587	-0,07543	Não tem	0,12028
Trilha	(0,04)	(0,12)	distribuição	(0,08)
Corte	0,00809	0,04375	conhecida	0,0106 (0,87)
	(0,93)	(0,40)		0,0357 (0,58)
	0,02638	0,06408		
	(0,75)	(0,17)		

Fonte: Do autor (2020).

No *P. incana* a área basal, diâmetro máximo e altura máxima não foram afetados por nenhuma das variáveis de impacto antrópico. A presença de trilhas afetou negativamente o número de indivíduos (-0,11437; $p = 0,051$) (TABELA 6).

Tabela 6 - Variáveis que explicam a variação de: área basal, diâmetro máximo, altura máxima e número de indivíduos de *Polylepis incana*. Laraos - Peru.

Características	Área basal	Diâmetro máximo	Altura máxima	Número de indivíduos
Presença de gado	0,08359	0,04229	Não tem	-0,0512
Trilha	(0,22)	(0,28)	distribuição	(0,38)
Corte	-0,02981	-0,04386	conhecida	-0,11437
	(0,65)	(0,25)		(0,05)
	0,03325	0,03385		-0,04538
	(0,61)	(0,38)		(0,47)

Fonte: Do autor (2020).

3.2 Características anatômicas de *Polylepis* em relação às condições ambientais e características dos indivíduos

Entre as variáveis ambientais analisadas (altitude e declividade) e as variáveis ligadas ao indivíduo (diâmetro do caule, altura total e número de ramos), o melhor modelo avaliado para *P. flavipila* indicou apenas altura total com efeito significativo e positivo sobre o diâmetro de vasos (2,5704, $p = 0,0261$). A frequência de vasos e o índice de vulnerabilidade não foram afetadas pelas variáveis avaliadas (TABELA 7).

Tabela 7 - Variáveis que explicam a variação de: diâmetro de vasos, frequência de vasos e índice de vulnerabilidade de indivíduos de *Polylepis flavipila*. Laraos - Peru.

Características	Diâmetro de vasos (μm)	Frequência de vasos	Índice de vulnerabilidade
Altitude	0,6113 (0,526)	-22,392 (0,74)	0,0021 (0,56)
Declividade	-0,544 (0,41)	-3,466 (0,94)	-0,0003 (0,90)
Diâmetro	1,3889 (0,19)	24,583 (0,74)	-0,0033 (0,39)
Altura total	2,5704 (0,03)	-1,39 (0,99)	0,004 (0,35)
Número de ramos	-0,6298 (0,48)	-15,66 (0,80)	0,000 (0,98)

Fonte: Do autor (2020).

Para as características anatômicas de *P. incana*, nenhuma das variáveis avaliadas teve algum efeito sobre o diâmetro de vasos, frequência de vasos e índice de vulnerabilidade (TABELA 8).

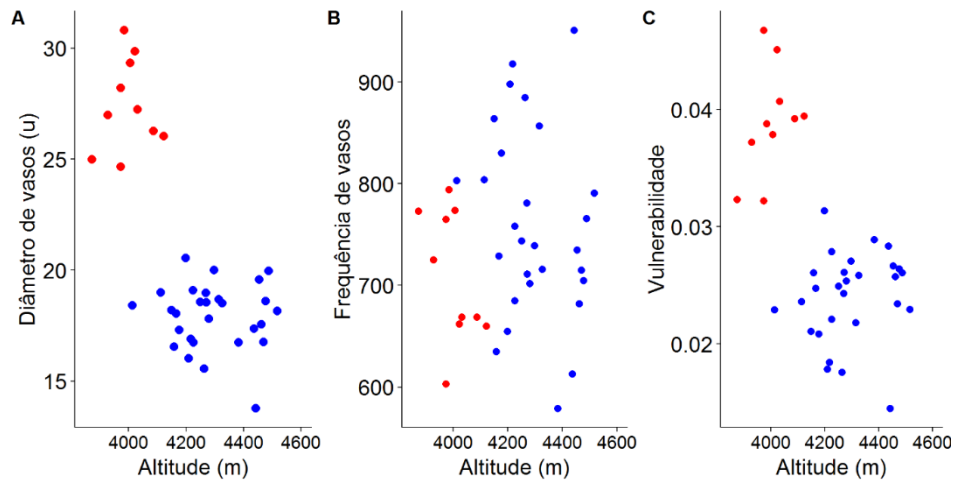
Tabela 8 - Variáveis que explicam a variação de: diâmetro de vasos, frequência de vasos e índice de vulnerabilidade de indivíduos de *Polylepis incana*. Laraos - Peru.

	Diâmetro de vasos	Frequência de vasos	Índice de vulnerabilidade
Altitude	Não tem	-6,568 (0,73)	0,000142 (0,86)
Declividade	distribuição	-15,773 (0,40)	0,000765 (0,32)
Diâmetro	conhecida	-1,291 (0,95)	0,000734 (0,41)
Altura total		-32,812 (0,16)	0,000751 (0,43)
Número de ramos		9,577 (0,57)	-0,00061 (0,39)

Fonte: Do autor (2020).

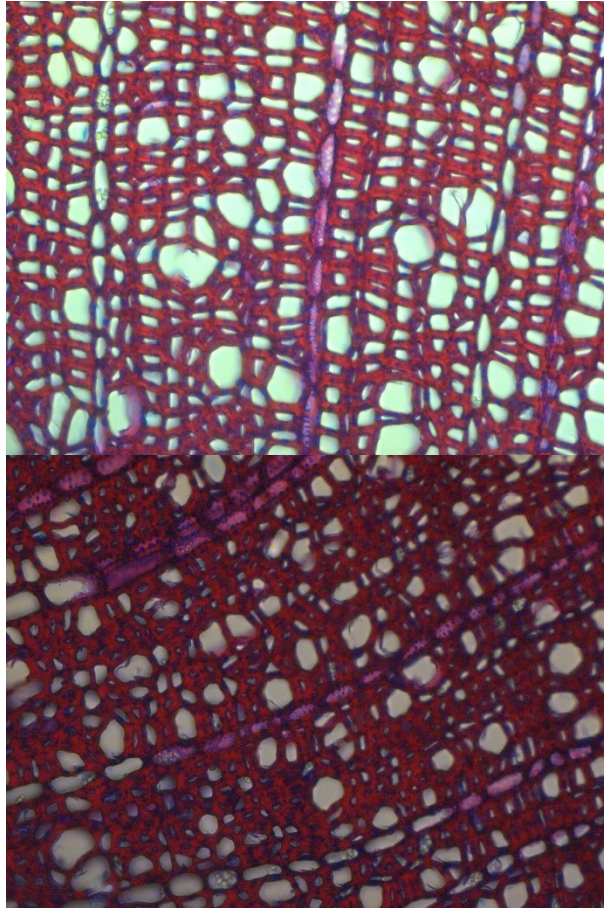
As duas espécies foram diferentes em termos de diâmetro de vasos e índice de vulnerabilidade (FIGURA 4). *P. incana*, ocupando áreas mais elevadas, tem menores valores de diâmetro de vasos e vulnerabilidade menores que *P. flavipila*, que ocupa áreas mais baixas. Para frequência dos vasos não houve diferenças entre as espécies (FIGURA 4).

Figura 4 - Relação entre as características anatômicas e a altitude para *P. flavipila* (vermelho) e *P. incana* (azul). A) Diâmetro de vasos; B) Frequência de vasos e C) Índice de vulnerabilidade.



Fonte: Do autor (2020).

Figura 5 - Corte transversal dos ramos terminais de *Polylepis flaipipila* - *Polylepis incana*.



Fonte: Do autor (2020).

4 DISCUSSÃO

As duas espécies avaliadas respondem de forma diferente às variáveis ambientais e de impacto. A área basal é afetada positivamente pela altitude e declividade, o diâmetro está diretamente relacionado com a área basal e foi maior em áreas com maiores declividades. A densidade é afetada negativamente pela altitude em *P. flavipila*. O número de indivíduos cai à medida que se incrementa a altitude. O padrão apresentado por *P. flavipila* é difícil de ser explicado, mas talvez esteja ligado ao impacto antrópico não presente aqui (nossas variáveis de impacto não permitiram avaliar isso). As áreas mais próximas à estrada são menos elevadas e com menor declive, assim, devem ter impacto antrópico histórico mais constante e acentuado, por isso, a área basal é menor próximo à estrada. Já o número de indivíduos parece ter sido afetado negativamente pela altitude, o que é estranho. No entanto, nos locais, em que as árvores apresentaram maior área basal (lugares mais elevados), foi observada a presença de gado. Suspeita-se que essa seja a razão dessas áreas mais elevadas terem menor número de indivíduos.

O padrão de *P. incana* parece mais próximo do esperado de uma população não perturbada pelo homem. À medida que aumenta a altitude, reduz a biomassa (AB) e isso propicia o aumento do número de indivíduos próximo à linha de árvores. Vemos esse tipo de comportamento quando comparamos interior e bordas de matas de galeria (COELHO *et al.*, 2017). Ainda assim, algum impacto parece estar ligado à presença humana, com a redução de número de indivíduos com a presença de trilhas. Enfim, parece que um possível impacto histórico humano mais intenso em *P. flavipila* pode estar levando a um padrão pouco esperado. Já em *P. incana*, esse padrão cuja estrutura é controlada pelas variáveis ambientais é mais claro.

Na floresta de *P. incana*, a declividade e altitude tiveram efeito negativo sobre a área basal e só declividade na altura dos indivíduos. Nas áreas mais elevadas e mais declivosas, claramente, há a redução da biomassa da floresta refletida na perda de área basal. Por outro lado, nessas áreas, há um aumento do número de indivíduos. Assim, à medida que as encostas ficam mais pronunciadas e a altitude mais elevada, as árvores reduzem o tamanho (perda de área basal) e aumentam em densidade. A ausência de árvores de grande porte pode permitir o adensamento das pequenas.

Foi possível observar que existem muitas árvores, em lugares com declividades pronunciadas, isso muda desde o início da floresta até a parte superior, sendo o fator preponderante a altitude, porque a mudança em relação à cobertura vegetal também varia muito (desde o início da floresta uma gradiente de 540 m). Ainda conhecemos pouco as variações de altura e diâmetro das árvores em altitudes elevadas de ecossistemas montanos. Acredita-se que haja uma saturação entre a altura em relação ao diâmetro e que isso seja um indicador natural de padrão de crescimento, em que as árvores alcançam seu potencial ecológico de altura em uma determinada altitude (LINES *et al.*, 2012). Em florestas montanas, a distribuição de tamanhos (área basal e diâmetro à altura do peito) está relacionada com o grau de alteração da floresta: para florestas pouco alteradas, o alcance é amplo, enquanto em florestas alteradas, há uma faixa muito restrita (ANFODILLO *et al.*, 2013).

Em ambas as florestas, a variação das características de estrutura foi explicada por pelo menos uma variável ambiental. O fato dessa significância estatística ter sido encontrada tanto para *P. flavipila* e *P. incana* sugere que as condições ambientais e disposição de recursos estão causando variação nas características das florestas estudadas. Nossa hipótese foi de que a variação, na altura e densidade da floresta, era pela altitude. Nas áreas com menor altitude e maior disponibilidade de recursos, as árvores seriam maiores e mais agrupadas

(densas). Já em florestas com maior altitude e menor disponibilidade de recursos, as árvores seriam menores e escassas. Mas nossos resultados não suportam essa hipótese para *P. flavipila*, apenas para *P. incana*. Esse fato parece ser suportado, já que a biomassa da floresta (AB) decresce com o aumento da altitude. Seguindo o mesmo padrão, descrito por Körner (2012), para ecossistemas montanos e *P. besseri* da Cordilheira de Cochabamba na Bolívia (FERNÁNDEZ *et al.*, 2001).

Nossos resultados, em relação aos diferentes fatores de perturbação humana (presença de gado, trilha e corte), apontam a mesma direção. Como esperado, o impacto humano afetou as florestas de *P. flavipila* e *P. incana*. A área basal e número de indivíduos tiveram alterações e variações com a presença de gado e trilhas. Notamos a presença de árvores mais velhas nos transectos avaliados e pouca regeneração em toda a área. A floresta de *P. flavipila* tem um histórico de impacto humano de muitos anos por seu fácil acesso ficar perto da estrada e ter dois currais com vacas ao redor. Os moradores de Laraos criam o gado como uma maneira de poupança. Eles deixam as vacas soltas, nas partes superiores das montanhas, para caçá-las no início da época de seca, entre os meses de abril e maio. Nos andes centrais, especialmente nas florestas de *Polylepis* e zonas gramíneas das áreas avaliadas, a criação de gado, em longo prazo, é um costume antigo, trazendo queimadas, compactação do solo e trilhas. Sendo a consequência mais notável a interrupção da sucessão florestal o que resulta em paisagens simplificadas (RENISON; HENSEN; SUAREZ, 2011). Esses autores identificaram florestas remanescentes para restauração e encontraram os mesmos problemas ao Norte da Argentina. Assim, cada comunidade explora sempre cada floresta próxima e de fácil acessibilidade, o que influencia nos impactos (RAUDASKOSKI, 2014). A acessibilidade às florestas pode ser usada para prever espacialmente a degradação da floresta na

parte Sudeste do Peru na cordilheira do Vilcanota e Urubumba (TOIVONEN *et al.*, 2011).

As condições ambientais extremas e as limitações que o ambiente impõe sobre *P. incana* e *P. flavipila* indicam que essa espécie possui adaptações especiais para se estabelecer na floresta alto-andina. Para cada espécie estudada, os atributos anatômicos não variaram com o aumento da altitude, negando nossa hipótese original. A floresta de *P. incana* estudada chega à altitude de 4537 m, região marcada pelo aumento da ocorrência e intensidade de geadas. A altitude máxima alcançada por *P. flavipila* foi de 4137 m, sendo 400 m inferior à de *P. incana*. Embora não tenhamos registros da variação da temperatura e da ocorrência e intensidade das geadas na área, certamente parte da população de *P. incana* está em condições de temperatura muito mais extremas que as presentes na população de *P. flavipila*, mesmo na máxima altitude ali encontrada. Assim, possivelmente, *P. incana* possui estratégias anatômicas para lidar com esse maior estresse ambiental.

As plantas que conseguem colonizar altitudes elevadas acima de 4000 m correm o risco de ter problemas de embolia nos elementos de vaso, já que, à medida que se incrementa a altitude, aumenta a frequência e magnitude das geadas (ARAUJO, 2012; BECK, 1994). Onde ocorrem temperaturas congelantes, durante noites, nas primeiras horas da manhã, pode ocorrer a formação de embolismo nos elementos do vaso e isso pode conduzir à interrupção da condução hidráulica. *P. incana* apresentou vasos mais estreitos que *P. flavipila*. Tais vasos têm uma proporção maior de moléculas de água aderidas à superfície do vaso, e esse aumento da ligação pode ter o efeito de prevenir a formação da embolia (CARLQUIST, 2001). A redução no diâmetro de vasos, como estratégia de tolerância ao congelamento em *Polylepis*, não foi descrita ainda na literatura. Na Venezuela, *Polylepis seriacea* lida com o congelamento ajustando osmoticamente a parede celular, aumentando sua

elasticidade e tolerando assim um congelamento moderado (RADA *et al.*, 1996). *Polylepis tarapacana*, na Bolívia e *Polylepis australis*, na Argentina, também, suportam temperaturas extremas, sendo a primeira a espécie com maior adaptação às condições extremas, por ter maior controle estomático (AZOCAR; RADA; GARCIA-NUNEZ, 2007). Na Bolívia *P. tarapacana* incorporou suas características de intercâmbio de gases com as extremas variações diárias e sazonais de temperatura e disponibilidade de água em altitudes elevadas (GARCÍA-NÚÑEZ *et al.*, 2004). Plantas jovens de *P. sericea*, na Venezuela, possuem um mecanismo de resistência (efeito buffer de dossel da floresta) a baixas temperaturas, que são determinantes para colonizar áreas abertas do páramo, sendo restrito ao sub-bosque da floresta (RADA; GARCÍA-NÚÑEZ; RANGEL, 2009). No presente estudo, a redução do diâmetro do vaso em *P. incana* parece estar permitindo a essa espécie a capacidade de ocupar áreas até 400 m mais altas que as que registramos para *P. flavipila*. Apesar do menor diâmetro de vasos, a frequência média dos vasos foram similares.

Os atributos anatômicos diferentes entre *P. flavipila* e *P. incana* podem ser o resultado de mecanismos adaptativos bem particulares, como o caso de *P. sericea* nas florestas da Venezuela (COLMENARES; RADA; LUQUE, 2005; RADA *et al.*, 1996). Segundo Peng *et al.* (2017), a alta plasticidade genotípica presente em *Polylepis* permite-lhe adaptar às variações ambientais comuns às suas áreas de ocupação. Apesar disso, os mecanismos ecofisiológicos envolvidos nessas adaptações ainda é desconhecido para os andes centrais (KESSLER, 2006a).

5 CONCLUSÃO

Nossos resultados obtidos nas florestas relictuais de *Polylepis* demonstram que a ocorrência das espécies avaliadas é influenciada pela declividade, altitude e presença de gado. Agora podemos entender com melhor detalhe como funcionam essas florestas remanescentes e as variáveis que atuam na sua variação.

Os fatores avaliados não afetam as características anatômicas do lenho de *Polylepis*, mas têm uma diferença marcante entre espécies pela altitude, o que indica a adaptação de *P. incana* a temperaturas extremas e lugares elevados. Também não existiu a presença de fogo em ambas florestas.

No desenvolvimento do trabalho, houve diferentes limitações, sendo as condições climáticas e o difícil acesso para chegar até nossa área de estudo os principais obstáculos.

REFERÊNCIAS

ANFODILLO, T. *et al.* An allometry-based approach for understanding forest structure, predicting tree-size distribution and assessing the degree of disturbance. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 280, n. 1751, 2013. Disponível em: <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/royprsb/280/1751/20122375.full.pdf>.

ARAUJO, Z. M. **Resistencia al congelamiento y propiedades hidráulicas en Senecio formosus H.B.K. (Asteraceae) en los extremos de su distribución en la Cordillera de Mérida**. 2012. 53 p. Grado (Licenciada en Biología) - Universidad de Los Andes, Merida, 2012.

ARMIJOS, M. A.; DE BIÈVRE, B. El páramo como proveedor de servicio ambiental primordial, el agua. *In*: CUESTA, F. *et al.* (ed.). **Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos**. Quito: CONDESAN, 2014. p. 197-204.

AZOCAR, A.; RADA, F.; GARCIA-NUNEZ, C. Functional characteristics of the arborescent genus *Polylepis* along a latitudinal gradient in the high Andes. **Interciencia**, Caracas, v. 32, n. 1, p. 663-668, 2007.

BARTON, K. **MuMIn**: multi-model inference. R Package Version 1.15.6. Version 1.18. 2016. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>. Acesso em: 10 mar. 2020.

BATES, D. *et al.* Fitting linear mixed-effects models using lme4. **Journal of Statistical Software**, Innsbruck, v. 67, n. 1, p. 1-48, 2015.

BECK, E. Cold tolerance in tropical alpine plants. *In*: SMITH, A. P. *et al.* (ed.). **Tropical alpine environments: plant form and function**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. p. 77-110.

BEIDERWIEDEN, E.; WRZESINSKY, T.; KLEMM, O. Chemical characterization of fog and rain water collected at the eastern Andes cordillera. **Hydrology and Earth System Sciences Discussions**, Göttingen, v. 2, n. 3, p. 863-885, 2005.

BOLKER, B. M. *et al.* Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 24, n. 3, p. 127-135, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>

BREHM, G. *et al.* Mountain rain forests in southern Ecuador as a hotspot of biodiversity: limited knowledge and diverging patterns. *In*: BECK, E. *et al.* (ed.). **Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador**. Berlin: Springer, 2008. p. 15-23.

BRETZ, F.; HOTHORN, T.; WESTFALL, P. Simultaneous inference in general parametric models. **Biometrical Journal**, Berlin, v. 50, n. 3, p. 346-363, 2008. DOI: 10.1002/bimj.200810425

BRUIJNZEEL, L. A. Hidrology of tropical montane cloud forest: a reassessment. **Land Use and Water Resources Research**, Newcastle Upon Tyne, v. 1, p. 1-18, 2001.

CARLQUIST, S. **Comparative wood anatomy**: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Berlin: Springer, 2001.

CARLQUIST, S. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 64, n. 7, p. 887-896, 1977.

CIERJACKS, A. *et al.* Effects of altitude and livestock on the regeneration of two tree line forming *Polylepis* species in Ecuador. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 194, n. 2, p. 207-221, Feb. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9285-x>

COELHO, G. A. de O. *et al.* What can natural edges of gallery forests teach us about woody community performance in sharp ecotones? **Journal of Plant Ecology**, Oxford, v. 10, n. 6, p. 937-948, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jpe/rtw083>

COLMENARES, M.; RADA, F.; LUQUE, R. Anatomía foliar de *Polylepis sericea* Wedd. (Rosaceae) a dos altitudes en los Altos andes venezolanos. **Plantula**, Merida, v. 3, n. 3, p. 141-148, 2005.

CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA, TECNOLOGIA E INNOVACION TECNOLÓGICA. **Programa nacional transversal de ciencia, tecnología e innovación tecnológica de valorización de la biodiversidad 2015 - 2021**. Lima: CONCYTEC, 2016. 49 p.

CUESTA, F. *et al.* La vegetación de los páramos del Ecuador. *In*: CUESTA, F. *et al.* (ed.). **Avances en investigación para la conservación de páramos andinos**. Quito: Condensan, 2014. p. 105-143.

FERNÁNDEZ, M. *et al.* Estructura y composición florística de un fragmento boscoso de *Polylepis besseri* hieron subsp. *besseri* en Sacha Loma (Cochabamba). **Revista Boliviana de Ecología**, Santa Cruz, v. 9, p. 15-27, 2001.

FERWEDA, W. *et al.* **Tropical montane cloud forest**. Lausanne: WWF International; IUCN The World Conservation Union, 2000.

FJELDSA, J.; KESSLER, M. **Conserving the biological diversity of *Polylepis* woodlands of the highland of Peru and Bolivia**: a contribution to sustainable natural resource management in the Andes. Copenhagen: NORDECO, 1996.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **Global forest resources assessment, desk reference**. Roma: FAO Press, 2015. 253 p.

GARCÍA-NÚÑEZ, C. *et al.* Leaf gas exchange and water relations in *Polylepis tarapacana* at extreme altitudes in the Bolivian Andes. **Photosynthetica**, Prague, v. 42, n. 1, p. 133-138, Mar. 2004. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:PHOT.0000040581.94641.ed>

GOLDSTEINS, E.; MEINZAR, F.; RADA, F. Environment biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. *In*: RUNDEL, P. W. *et al.* (ed.). **Tropical alpine environment: plants form and function**. Los Angeles: Cambridge Press, 1994. p. 129-149.

HARDWOOD COMMITTEE. **IAWA list of microscopic features for hardwood identification**. Leiden: IAWA, 2004.

HENSEN, I. Estudios ecológicos y fenológicos sobre *Polylepis besseri* Hieron en la Cordillera Oriental Boliviana. **Ecología en Bolivia**, La Paz, n. 23, p. 21-31, 1994.

HOCH, G.; KÖRNER, C. Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. **Functional Ecology**, Oxford, v. 19, n. 6, p. 941-951, 2005. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01040.x>

INSTITUTO NACIONAL DE RECURSOS NATURALES. **Reserva paisajística nor Yauyos Cochas**. Lima: INRENA, 2001. 263 p.

JAMESON, J. S.; RAMSAY, P. M. Changes in high-altitude *Polylepis* forest cover and quality in the Cordillera de Vilcanota, Perú, 1956-2005. **Biological Conservation**, Essex, v. 138, n. 1, p. 38-46, 2007.

JOMELLI, V. *et al.* Analysis of the Dendroclimatic Potential of *Polylepis pepeii*, *P. subsericans* and *P. rugulosa* In the Tropical Andes (Peru-Bolivia). **Tree-Ring Research**, Tucson, v. 68, n. 2, p. 91-103, 2012. DOI: <https://doi.org/10.3959/2011-10.1>

KESSLER, M. Bosques de *Polylepis*. *In*: MORAES, M.; OLLGARD, L. (ed.). **Botánica económica de los Andes centrales**. La Paz: Universidad Mayor de San Simón, 2006a. p. 100-121.

KESSLER, M. Bosques de *Polylepis*. *In*: MORAES, M. *et al.* (ed.). **Botánica económica de los Andes Centrales**. La Paz: Universidad Mayor de San Simón, 2006b. p. 110-120.

KESSLER, M. *et al.* Elevational patterns of *Polylepis* tree height (Rosaceae) in the high Andes of Peru: role of human impact and climatic conditions. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 5, 2014. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4023064>.

KESSLER, M.; SCHMIDT-LEBUHN, A. Taxonomical and distributional notes on *Polylepis* (Rosaceae). **Organisms Diversity & Evolution**, Berlin, v. 6, n. 1, p. 67-69, 2006.

KÖRNER, C. **Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems: with 47 tables**. Berlin: Springer, 2003a.

KÖRNER, C. **Functional plant ecology of high mountain ecosystems**. 2nd ed. Heidelberg: Springer, 2003b. 344 p.

KÖRNER, C. Structure and stature of treeline trees. *In*: KÖRNER, C. (ed.). **Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits**. Basel: Springer, 2012. p. 63-84.

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Rio de Janeiro: EDUR, 1997.

KUENTZ, A. *et al.* Phytogeographical data and modern pollen rain of the puna belt in southern Peru (Nevado Coropuna, Western Cordillera). **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 34, n. 10, p. 1762-1776, 2007. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01728.x>

KUZNETSOVA, A.; BROCKHOFF, P. B. **Package 'lmerTest'**. Copenhagen: Technical University of Denmark, 2015.

LA TORRE-CUADROS, M. A. **Estado del arte científico sobre el manejo de bosques andinos en el Perú**. Lima: CONDESAN; CONDESAN, 2016.

LINES, E. R. *et al.* Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 21, n. 10, p. 1017-1028, 2012.

MARÍN, C. *et al.* Protocolos metodológicos para la caracterización de las comunidades bióticas a lo largo del gradiente altitudinal bosque-páramo. *In*: SARMIENTO, C.; LEÓN, O. (ed.). **Transición bosque-páramo: bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2015. p. 64-101.

OLIVEIRA, R. S. *et al.* Changing precipitation regimes and the water and carbon economies of trees. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, Zurich, v. 26, n. 1, p. 65-82, Mar. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40626-014-0007-1>

PENG, Y. *et al.* No effect of elevation and fragmentation on genetic diversity and structure in *Polylepis australis* trees from central Argentina. **Austral Ecology**, Carlton, v. 42, n. 3, p. 288-296, 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/aec.12432>

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2015.

RADA, F. *et al.* Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. **Trees**, Berlin, v. 10, n. 4, p. 218-222, Apr. 1996. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02185672>

RADA, F.; GARCÍA-NÚÑEZ, C.; RANGEL, S. Low temperature resistance in saplings and ramets of *Polylepis sericea* in the Venezuelan Andes. **Acta Oecologica**, New York, v. 35, n. 5, p. 610-613, 2009.

RAGAB, R.; PRUDHOMME, C. SW-Soil and Water: climate change and water resources management in arid and semi-arid regions: prospective and challenges for the 21st century. **Biosystems Engineering**, London, v. 81, n. 1, p. 3-34, 2002.

RAUDASKOSKI, A. **Human disturbance on Polylepis mountain forests in Peruvian Andes**. 2014. 32 p. Dissertation (Master of Science) - Department of Biological and Environmental Science Ecology and Evolutionary Biology, University of Jyväskylä, Jyväskylä, 2014.

RENISON, D.; HENSEN, I.; SUAREZ, R. Landscape structural complexity of high-mountain polylepis australis forests: a new aspect of restoration goals. **Restoration Ecology**, Malden, v. 19, n. 3, p. 390-398, 2011. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00555.x>

RÍOS, C. S. S. **Efectos de la fragmentación y degradación de hábitat de Queñual (Polylepis spp.) con respecto a la avifauna asociada en la reserva de biosfera Huascarán**. 2010. 103 p. Tesis (Licenciado en Ciencias Biológicas) - Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima, 2010.

RUIZ PÉREZ, M.; GARCÍA FERNÁNDEZ, C.; SAYER, J. A. Los servicios ambientales de los bosques. **Ecosistemas**, Móstoles, v. 16, n. 3, 2008. Disponível em: <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/95>. Acesso em: 10 mar. 2020.

SECKLER, D.; BARKER, R.; AMARASINGHE, U. Water scarcity in the twenty-first century. **International Journal of Water Resources Development**, Dublin, v. 15, n. 1/2, p. 29-42, 1999. DOI: <https://doi.org/10.1080/07900629948916>

SIMPSON, B. **A revision of the Genus Polylepis (Rosaceae: Sanguisorbeae)**. Washington, DC: Smithsonian Contributions to Botany, 1979.

STILL, C. J.; FOSTER, P. N.; SCHNEIDER, S. H. Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. **Nature**, London, v. 398, n. 6728, p. 608-610, 1999. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/19293>

SYLVESTER, S. P.; SYLVESTER, M. D. P. V.; KESSLER, M. Inaccessible ledges as refuges for the natural vegetation of the high Andes. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 25, n. 5, p. 1225-1234, 2014.

TOBÓN, C. **Los bosques andinos y el agua**. Quito: ECOBONA, 2009.

TOBÓN, C.; ARROYAVE, F. Ecología de bosques andinos. *In*: UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA. **Hidrología de los bosques andinos**. Medellín: Universidad Nacional de Colombia, 2008. p. 213.

TOBÓN, C.; GIL, G.; VILLEGAS, C. **Aportes de la niebla al balance hídrico de los bosques alto andinos**. Medellín: Universidad Nacional de Colombia, 2008. 261 p.

TOIVONEN, J. M. *et al.* Accessibility predicts structural variation of Andean *Polylepis* forests. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 20, n. 8, p. 1789-1802, July 2011. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0061-9>

TRINIDAD, H.; CANO, A. Composición florística de los bosques de *Polylepis* Yauyinazo y Chaqsii-Chaqsii, reserva paisajística nor Yauyos-Cochas, Lima. **Revista Peruana de Biología**, Lima, v. 23, n. 3, p. 271-286, 2016.

URREGO, D. H. *et al.* Fire and drought as drivers of early Holocene tree line changes in the Peruvian Andes. **Journal of Quaternary Science**, Harlow, v. 26, n. 1, p. 28-36, 2011.

VÁSQUEZ, E.; LADD, B.; BORCHARD, N. Carbon storage in a high-altitude *Polylepis* woodland in the Peruvian Andes. **Alpine Botany**, Basel, v. 124, n. 1, p. 71-75, Apr. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00035-014-0126-y>

WICKMAN, H. **ggplot2: elegant graphics for data analysis**. New York: Springer, 2016.

YOUNG, K. R. Bosques húmedos. *In*: MORAES, M. *et al.* (ed.). **Botánica económica de los Andes Centrales**. La Paz: Universidad Mayor de San Andrés, 2006. p. 121-129.

ZUTTA, B.; RUNDEL, P. Modeled shifts in *polylepis* species ranges in the Andes from the last glacial maximum to the present. **Forests**, Basel, v. 8, n. 7, p. 232, 2017.

ZUTTA, B. R. *et al.* Prediciendo la distribución de *Polylepis*: bosques Andinos vulnerables y cada vez más importantes. **Revista Peruana de Biología**, Lima, v. 19, n. 2, p. 205-212, 2012.

**ARTIGO 2 - DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA HEMIPARASITA
TRISTERIX CHODATIANUS (PATSCHOVSKY) KUIJT NAS
FLORESTAS DE *POLYLEPIS* AO LONGO DE UM GRADIENTE
ALTITUDINAL NOS ANDES CENTRAIS DO PERU**

Arizapana Almonacid, Marco^{1,2}, Castañeda Tinco, Italo², Camel Paucar, Vladimir², Pyles, Marcela¹, Sales Teodoro, Grazielle³, van den Berg, Eduardo¹

1. Universidade Federal de Lavras, Departamento de Ciências Florestais, Lavras, MG, Brasil.
2. Instituto de Investigación en Alta Montaña IIAM, Universidad Nacional del Centro del Perú, Huancayo, Perú
3. Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, Pará, Brasil

Artigo redigido conforme a NBR 6022 (ABNT, 2018) e formatado de acordo com o Manual da UFPA de apresentação de teses e dissertações.

RESUMO

Tristerix chodatianus (Patsch.) Kuijt (Loranthaceae) é uma hemiparasita endêmica e especialista que coloniza espécies de *Polylepis* (Rosaceae) nos Andes do Peru. Objetivou-se com este trabalho avaliar e comparar a estrutura populacional e o padrão de parasitismo de *Tristerix chodatianus*, ao longo do gradiente altitudinal, em dois fragmentos florestais na Reserva Paisajística Nor Yauyos Cochas, Laraos, Lima-Peru. Testou-se a hipótese de que as árvores parasitadas têm distribuição agregada e sua abundância varia com a altitude. Para tal, amostraram-se indivíduos de *T. chodatianus*, em três transectos de 20 m de largura em cada floresta, desde seu início até a linha de árvores, totalizando 1,96 ha de área amostrada para *P. incana* e 1,48 ha de área amostrada para *P. flavipila*. A área de estudo pertence ao páramo úmido-subalpino Tropical (pmh-SaT), localizada entre 3852 a 4537 metros de altitude. Mapeou-se a posição (x e y) de todos os indivíduos (parasitados ou não) com diâmetro à altura do solo ≥ 5 cm para ambas as espécies (*P. incana* e *P. flavipila*). Mediram-se também a altura total, diâmetro à altura do solo, número de ramos e comprimento do ramo mais longo. A altura total diferiu entre indivíduos parasitados e não parasitados, em ambas as espécies, existindo uma preferência de *T. chodatianus* por parasitar árvores com maiores alturas. *P. flavipila* foi a espécie com maior número de indivíduos parasitados. Segundo a distribuição K de Ripley, ambas as espécies possuem um padrão de distribuição agregado, provavelmente relacionado ao comportamento da ave dispersora. Avaliou-se se há relações entre a ocorrência da hemiparasita e a variação das características ambientais (condicionadas pela altitude) com relação às características das árvores hospedeiras (altura total, diâmetro à altura do solo, comprimento do ramo mais longo e número de ramos). Observou-se que, em *P. flavipila*, árvores maiores (em diâmetro e altura), existe maior presença de *T. chodatianus* enquanto em *P. incana*, à medida que se incrementa a altitude, diminui o número de indivíduos parasitados. Os resultados contribuem para o entendimento de como a parasita *T. chodatianus* se distribui e de que forma a altitude influencia no seu crescimento nas montanhas dos Andes Centrais do Peru.

Palavras-chave: Florestas de montanha. Hemiparasita. Laraos. *Polylepis*. *Tristerix*.

1 INTRODUÇÃO

Entre as plantas vasculares, estima-se que 3000 espécies ou 1% das plantas com flores são consideradas parasitas (ATSATT, 1983). Essas são divididas em holoparasitas (i. e. parasitas totais) e hemiparasitas (i. e. parasitas parciais que parasitam o xilema e realizam fotossíntese). As hemiparasitas são um grupo polifilético com mais de 1300 espécies, habitando uma ampla gama de habitats, em todos os continentes, exceto na Antártida, sendo que sua maior diversidade está concentrada nas regiões tropicais. Essas plantas se fixam nos galhos e troncos das plantas hospedeiras pelas raízes epicorticais do tipo haustório (CALVIN; WILSON, 2006). Embora realizem fotossíntese, as espécies hemiparasitas retiram dos hospedeiros água, nutrientes e, mais raramente, fotossintatos (CALDER; BERNHARDT, 1983). Para crescer e se reproduzir, essas plantas precisam se estabelecer no hospedeiro, evitar deficiências minerais, tolerar diferenças na química da seiva do xilema do hospedeiro e, ao longo do tempo, conseguir expor suas flores e frutos aos agentes polinizadores e dispersores dentro do dossel da planta hospedeira (GLATZEL; GEILS, 2009).

O comportamento do dispersor determina em quais hospedeiros as sementes da parasita serão depositadas e com que frequência. As aves, por exemplo, podem preferir determinadas espécies hospedeiras, dependendo de sua altura ou arquitetura de sua copa (ROXBURH; NICOLSON, 2005). Além disso, o dispersor tem um papel fundamental na distribuição espacial dessas espécies, que é, geralmente, agregada. As aves, com frequência, preferem árvores mais altas, o que leva à agregação de sementes nos maiores indivíduos dos hospedeiros (ARRUDA; CARVALHO; DEL-CLARO, 2006). Em adição, a própria presença das hemiparasitas atrai e mantém os pássaros dispersores nas árvores parasitadas, aumentando ainda mais a agregação da parasita (AUKEMA;

RIO, 2002; MEDEL *et al.*, 2004). O estabelecimento da parasita, na planta hospedeira, só ocorre efetivamente, quando a parasita depositada é biológica, química e fisicamente compatível com o hospedeiro, e a combinação de todos os fatores anteriormente citados predispõem uma árvore a ser infectada (ou não) por uma espécie de parasita (FADINI, 2011).

Informações sobre as condições abióticas que afetam o estabelecimento e o crescimento de plantas parasitas ainda são escassas. Nos trópicos, de um modo geral, uma limitação à ocorrência de hemiparasitas é a altitude (SYLVESTER; SYLVESTER; KESSLER, 2014). Em se tratando de ambientes de montanha, acredita-se que a ocorrência de geada e a disponibilidade de umidade sejam as principais limitações (ZOTZ, 2005), porque, nas montanhas, à medida que se incrementa a altitude, diminui a temperatura do ar e evapotranspiração (KÖRNER; PAULSEN, 2004). Fatores estocásticos, como queimadas, também têm se mostrado importantes, conforme observado por Teodoro *et al.* (2010).

O gênero *Tristerix* (Loranthaceae) consiste em 11 espécies de hemiparasitas endêmicas da América do Sul, distribuídas entre elevações mais baixas (0-1500) até o subpáramo da Colômbia (4000-4900 m), sendo encontradas em áreas adjacentes aos Andes da Argentina e centro do Chile (AMICO; VIDAL-RUSSELL; NICKRENT, 2007; KUIJT, 1988, 2014). Sua distribuição está relacionada com o comportamento de dispersores (aves) (HOFFMANN *et al.*, 1986). A maior diversidade do gênero *Tristerix* ocorre no Peru, sendo que quatro das sete espécies ali existentes são endêmicas do país (AMICO; VIDAL-RUSSELL; NICKRENT, 2007). As espécies desse gênero têm diferentes graus de especificidade pelos hospedeiros. Algumas espécies são generalistas e apresentam muitas espécies hospedeiras, como *T. corymbosus* (AMICO *et al.*, 2014). Outras espécies são especialistas, que se restringem a uma ou poucas espécies, como é o caso de *T. chodatianus* que só infesta árvores

do gênero *Polylepis* (AMICO; VIDAL-RUSSELL; NICKRENT, 2007; TRINIDAD; CANO, 2016). As hemiparasitas *Tristerix chodatianus* e *Tristerix longebactreatus* são conspícuas, nas árvores de *Polylepis*, em áreas secas nas regiões orientais do Peru e Bolívia (STOTZ; INTERNATIONAL; HISTORY, 1996).

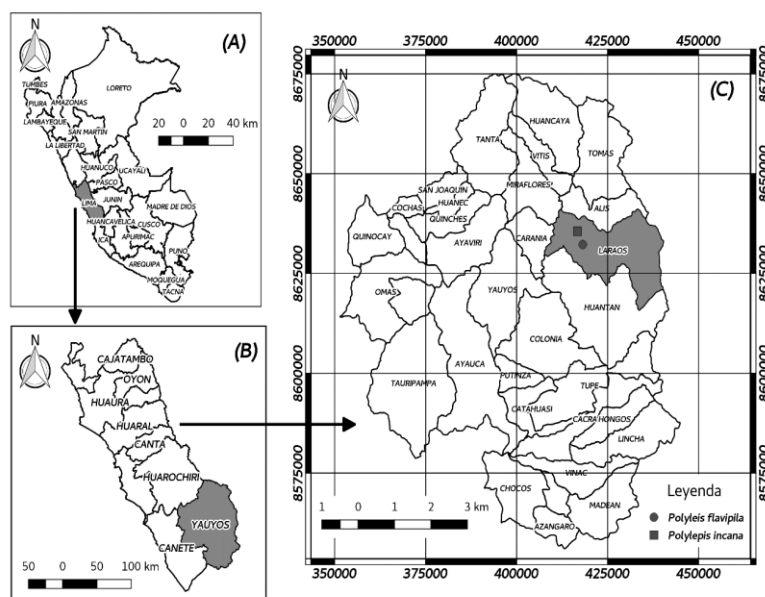
As florestas de *Polylepis* têm uma importância relevante na dinâmica da água e conservação biológica nas regiões dos Andes. Por isso, no Peru, existe uma preocupação em relação a estudos sobre distribuição, propagação, polinização, efeitos e distribuição espacial do *Tristerix chodatianus* e as implicações para o manejo das florestas de *Polylepis*, na parte central do país (CONCYTEC, 2016; LA TORRE-CUADROS, 2016). Neste sentido, o objetivo deste trabalho é investigar e comparar a estrutura populacional e o padrão de parasitismo de *Tristerix chodatianus*, na espécie hospedeira *Polylepis incana* e *Polylepis flavipila*, em dois fragmentos florestais. As hipóteses de trabalho foram: 1) A presença dos indivíduos de *T. chodatianus* é afetada pela altitude, na qual esperamos que ocorra uma diminuição do número de hemiparasitas com o aumento da altitude; 2) Existem diferenças na estrutura espacial de *T. chodatianus*, de acordo com a espécie de hospedeira, em razão da altitude de ocorrência de cada uma dessas espécies; 3) A hemiparasita possui uma distribuição agregada; 4) Independente da espécie hospedeira, os indivíduos arbóreos mais altos apresentam maiores taxas de parasitismo por *T. chodatianus*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Nosso estudo foi desenvolvido, em áreas do distrito de Laraos, pertencente à Reserva Paisajística Nor Yauyos Cochabamba, na província e departamento de Lima no Peru (FIGURA 1). A reserva está inserida nas ecorregiões do bosque húmido-Montano Tropical (bh-MT) e páramo muito úmido-Subalpino Tropical (pmh-SaT), em que a vegetação predominante são pequenas manchas de *Kageneckia lanceolata*, *Escallonia myrtilloides* e *Puya raimondii*, muitas gramíneas (pajonales) e predomínio das florestas de *Polylepis* (INSTITUTO NACIONAL DE RECURSOS NATURALES - INRENA, 2001).

Figura 1 - Localização geográfica das áreas de estudo. (A) departamento de Lima - Peru; (B) província de Yauyos; (C) florestas de *Polylepis* estudadas. Os códigos dos transectos são apresentados na Tabela 1.



Fonte: Do autor (2020).

As condições climáticas na região mudam acentuadamente com a altitude e orientação das encostas das montanhas. Também existe muita variação entre os anos. A precipitação anual varia entre 500 a 1000 mm, sendo maior nas maiores altitudes e nas partes baixas orientadas à direção do vento (SO). As geadas são comuns acima de 3450 metros de altitude. Segundo a classificação de Köppen, na vegetação de punas, o clima é frio e gelado (8°C acima de 3600 metros de altitude) e, na parte mais baixa, que compreende as áreas de encostas pronunciadas, planícies e vales, o clima é do tipo frio, caracterizado por ter invernos secos e temperaturas médias superiores a 10°C (INRENA, 2001; TRINIDAD; CANO, 2016).

2.2 Espécies de estudo

Tristerix chodatianus (Patschovsky) Kuijt da família Loranthaceae, no Peru, é conhecida como “suelda suelda” na parte central do Peru e no Sul como “cuscuta”. É um parasita endêmico do Peru, conhecido nas florestas relictuais de *Polylepis* dos rios Rimac e Mantaro (parte central do Peru). O estado atual de suas populações ainda é desconhecido, mas supõem-se que poderiam estar ameaçadas pela destruição dos fragmentos das florestas de *Polylepis* que são seus hospedeiros (LEÓN, 2006). *T. chodatianus* é especialista de árvores de *Polylepis*, sendo um de seus agentes dispersores a ave do gênero *Zaratornis* (PARKER, 1981).

As espécies do gênero *Polylepis* têm folhas esclerófilas, semiperenes. As árvores alcançam tamanhos de 1 a 15 metros podendo chegar aos 25m e possuem abundante ritidoma, que se esfolia continuamente (HENSEN, 1994). A regeneração natural ocorre, no início da estação de inverno (junho e julho), requerendo grande quantidade de umidade, durante o mês de março e as últimas chuvas de abril, sendo que só quando esses requisitos são cumpridos ocorre uma

germinação efetiva (FERNÁNDEZ *et al.*, 2001). Nossas espécies estudadas foram *Polylepis incana* Kunth e *Polylepis flavipila* (Bitter) M. Kessler & Schmidt-Leb.

P. incana são árvores que podem medir entre 5-8 m de altura, entre 3600 e 4600 metros de altitude. Suas folhas concentram-se no final do ramo, florescem e frutificam nos meses de janeiro, maio, junho e agosto até novembro. Formam o centro de um complexo de espécies emuitas delas podem se hibridar entre si. Distribui-se desde o centro Norte do Equador até o Sul do Peru (Cuzco). Os moradores das montanhas utilizam sua madeira para a construção de casas, lenha, também se utilizam os taninos dos ramos para a curtição de couros e lã de alpaca e lhama (SIMPSON, 1979).

P. flavipila é uma espécie endêmica do Peru, presente nas encostas ocidentais dos Andes centrais do Peru e nos estados de Lima, Ica e Huancavelica, entre 3600 até 4100 metros de altitude (KESSLER; SCHMIDT-LEBUHN, 2006; ZUTTA *et al.*, 2012). Apresenta folhas perenes, casca do tronco e ramos da cor marrom vermelho e pode alcançar uma altura de até 8 m (KESSLER; SCHMIDT-LEBUHN, 2006). A altura média das árvores é menor, em altitudes mais elevadas, enquanto o número de caules aumenta e o número de regenerantes decresce significativamente. Características, como número de regenerantes e plântulas, são influenciadas pela altitude, o que pode contribuir com a formação da linha de árvores (CIERJACKS *et al.*, 2008).

2.3 Amostragem da vegetação

Na área descrita, foram selecionadas uma floresta de *P. incana* e outra de *P. flavipila*. A floresta de *P. incana* se encontrava bem conservada, em uma área de acesso restrito, por se encontrar em um canyon com presença de rochas de grande porte e de difícil acesso, distante de estradas e povoações humanas (8

horas e 7km de caminhada). A floresta de *P. flavipila* ficava perto de uma estrada, sendo de fácil acesso e, por isso, com mais sinais de impacto antrópico que a população de *P. incana*. Em cada uma dessas áreas, foram alocados três transectos (TABELA 1).

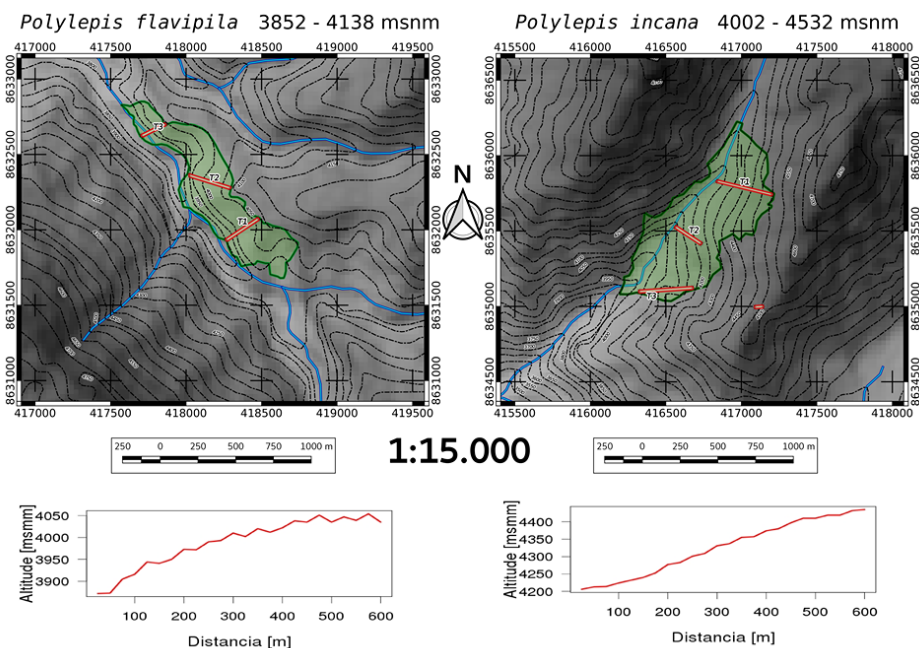
Tabela 1 - Características dos transectos das florestas de *Polylepis incana* e *Polylepis flavipila*, no distrito de Laraos, província e departamento de Lima - Peru.

Espécie	Transecto	Coordenadas		Altitude (m)
		Latitude S	Longitude W	
<i>Polylepis flavipila</i>	B1T1	12°22'24.85"	75°45'2.30"	3994 - 4138
<i>Polylepis flavipila</i>	B1T2	12°22'15.10"	75°45'10.37"	3867 - 4111
<i>Polylepis flavipila</i>	B1T3	12°22'4.04"	75°45'22.61"	3852 - 3975
<i>Polylepis incana</i>	B2T1	12°20'21.98"	75°45'48.57"	4249 - 4537
<i>Polylepis incana</i>	B2T2	12°20'32.40"	75°45'59.74"	4191 - 4307
<i>Polylepis incana</i>	B2T3	12°20'44.17"	75°46'7.20"	4002 - 4491

Fonte: Do autor (2020).

O inventário foi realizado, no mês de agosto de 2015, para a floresta de *Polylepis flavipila* e, em abril de 2017, para a floresta de *Polylepis incana*. Os transectos foram alocados, com largura de 20 metros e dispostos paralelos ao declive da encosta. Os transectos tiveram início na base da floresta e se prologaram até a linha das árvores de cada transecto (CIERJACKS *et al.*, 2008). A disposição dos transectos foi com o intuito de abranger todo o gradiente altitudinal da floresta estudada (FIGURA 2). Os valores da declividades e altitude de cada indivíduo foi determinado, mediante um modelo digital de elevação com ajuda do satélite Aster e processado com o programa de informação geográfica Qgis.

Figura 2 - Localização geográfica dos transectos nas áreas de estudo. (A) *Polylepis flavipila* e (B) *Polylepis incana*. As linhas vermelhas representam os transectos de cada floresta.



Fonte: Do autor (2020).

Nos transectos foram amostrados todos os indivíduos vivos de *Polylepis* infestados ou não por *T. chodatianus*. Todos os indivíduos com DAS (diâmetro à altura do solo) ≥ 5 cm foram medidos e, também, foi medida a altura total com a ajuda de uma régua de 5 m de comprimento.

Para determinar a distribuição espacial das árvores, mensuramos a distribuição espacial de todos os indivíduos (DAS ≥ 5 cm). Para determinarmos a distribuição espacial, inicialmente, alocamos e georreferenciamos os transectos (GPS Gamin 76SX). Após isso, utilizamos um aparelho medidor de distâncias, baseado em ultrassom (Haglof DME 201 Cruiser), para medir as distâncias de cada indivíduo de *Polylepis* a duas estacas delimitantes dos transectos

(distribuídas de 10 em 10 m) e, por triangulação, definimos a posição de cada árvore no transecto. A presença de parasitas nas árvores foi determinada durante os trabalhos de campo.

2.4 Análise dos dados

Para analisar a distribuição da altura total das populações de *Polylepis* e a presença/ausência da hemiparasita *T. chodatianus* da hospedeira, foram feitos gráficos de barras por transecto e por espécie. Verificamos a normalidade e homocedasticidade dos dados, com o teste estatístico de Shapiro-Wilk. Para comparar as medianas de altura dos indivíduos parasitados e dos indivíduos não parasitados, utilizamos o teste de Wilcoxon-Mann-Whitney, porque nossos dados não seguiram uma distribuição normal (ZAR, 2010).

A análise da distribuição espacial do *Polylepis* e *T. chodatianus* foi feita, utilizando-se o K de Ripley (propriedade de segunda ordem). O K de Ripley é uma função de densidade de probabilidade que considera a variância de todas as distâncias entre todos os eventos (HAASE, 1995; MOEUR, 1993). Envelopes de completa aleatoriedade foram obtidos, a partir de 500 simulações randômicas dos pontos amostrados. Valores acima do envelope indicam agregação e os inferiores distribuição regular dos pontos amostrados.

Para avaliar se há relações entre a ocorrência da hemiparasita e a variação das características ambientais (declividade e altitude), ao longo transectos e em relação a características das árvores hospedeiras (altura total, diâmetro à altura do solo, comprimento do ramo mais longo e número de ramos), utilizamos modelo linear generalizado misto para uma distribuição binomial. No modelo, a variável resposta foi a presença/ausência da hemiparasita e o fator aleatório, o transecto (ZUUR *et al.*, 2009). O melhor modelo foi escolhido pela inferência de modelos multimodel (Multimodel

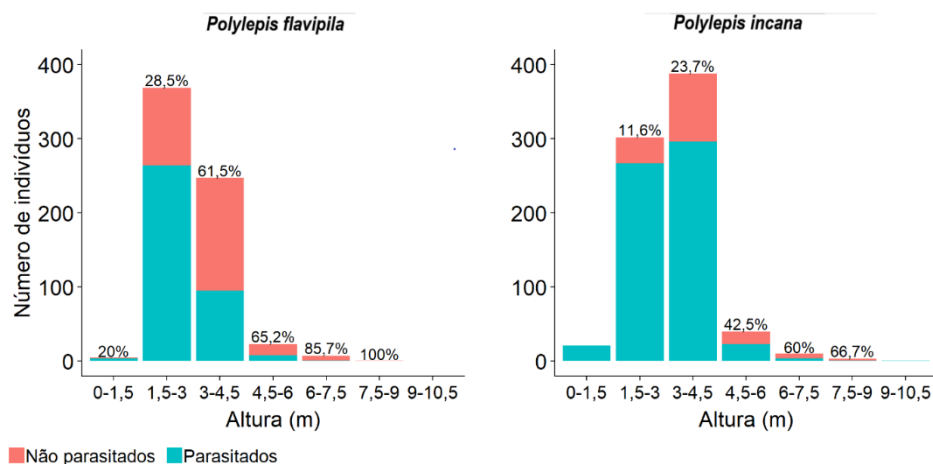
Inference). As análises do modelo foram feitas no software estatístico R, versão 3.3 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2015), utilizando a função `glmer` do pacote `lm4` (BATES *et al.*, 2015).

3 RESULTADOS

3.1 Padrões de parasitismo

Para *P. flavipila*, houve diferenças estatísticas significativas na altura total dos indivíduos parasitados e não parasitados ($U = 29636$; $p = 2,2e-16$), a mediana dos indivíduos parasitados foi 3,18 e os não parasitados 2,55 m. No caso da população de *P. incana*, também houve diferenças significativas, para altura total ($U = 28263$; $p = 5,57e-14$), com uma mediana das árvores parasitados de 3,38 m, os indivíduos não parasitados com média de 3,00 m (FIGURA 3).

Figura 3 - Distribuição dos indivíduos parasitados (azul) e não parasitados (vermelho) de *Polylepis* por classes de altura total. Os valores acima das barras são as porcentagens de árvores parasitadas, em cada transecto, para aquela classe de altura.



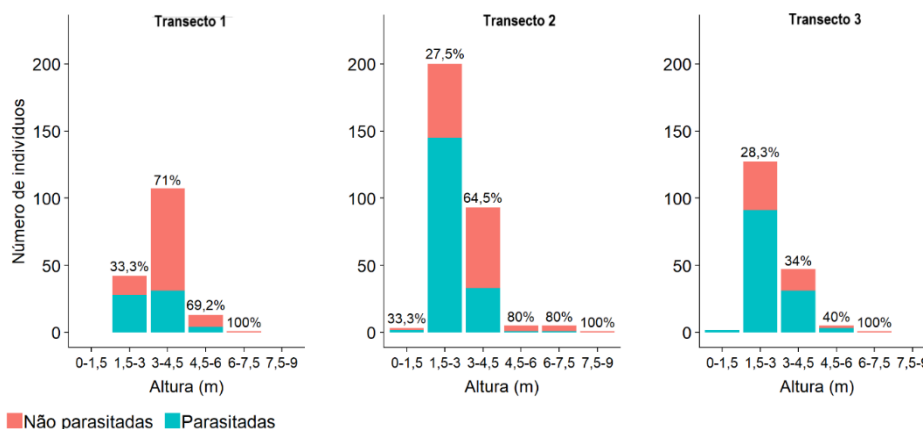
Fonte: Do autor (2020).

Para a floresta de *P. flavipila*, transecto 1, foram mapeadas 163 árvores, das quais 100 estavam parasitadas (FIGURA 4A). No transecto 2, 307

indivíduos foram avaliados entre os quais 125 estavam parasitados (FIGURA 4B). Já no transecto 3, foram avaliados 182 indivíduos de *P. flavipila*, sendo 55 parasitados (FIGURA 4C).

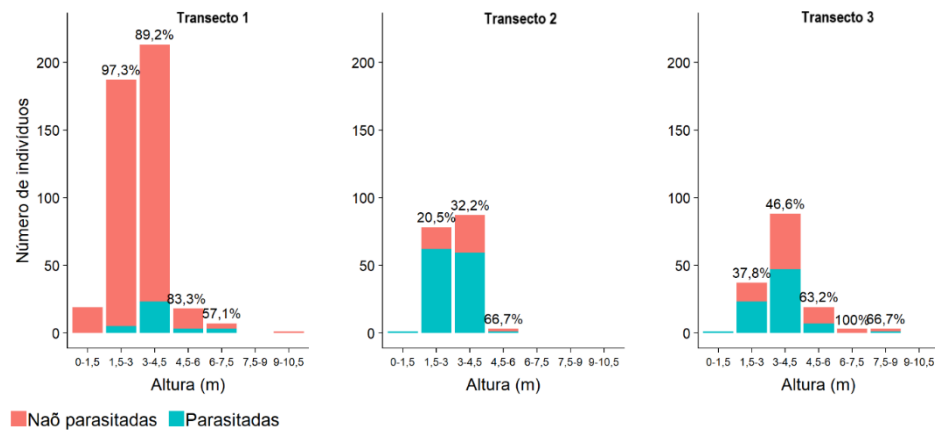
Em relação à *P. incana*, no Transecto 1, foram mapeados 445 árvores, das quais 34 estavam parasitadas (FIGURA 5A). Já no Transecto 2, foram mapeados 169 indivíduos, dos quais 46 tinham a parasita (FIGURA 5B). No transecto 3, encontramos 151 indivíduos, dos quais 72 estavam parasitados (FIGURA 5C). Neste local, havia a presença de rochas e pedras maiores e também indícios da ocorrência de fogo. No entanto não foram encontrados parasitas mortos, o que, se encontrados, poderia indicar que a população de *T. chodatianus* fosse maior. No Transecto 2, o número de parasitas por classe de altura variou de nenhum a 29. No Transecto 3, o número de parasitas por classe avaliada variou de dois a 41.

Figura 4 - Distribuição dos indivíduos de *Polylepis flavipila* por classe de altura total e indivíduos parasitados (verde) e não parasitados (vermelho). Os valores apresentam a porcentagem de árvores parasitadas em cada transecto.



Fonte: Do autor (2020).

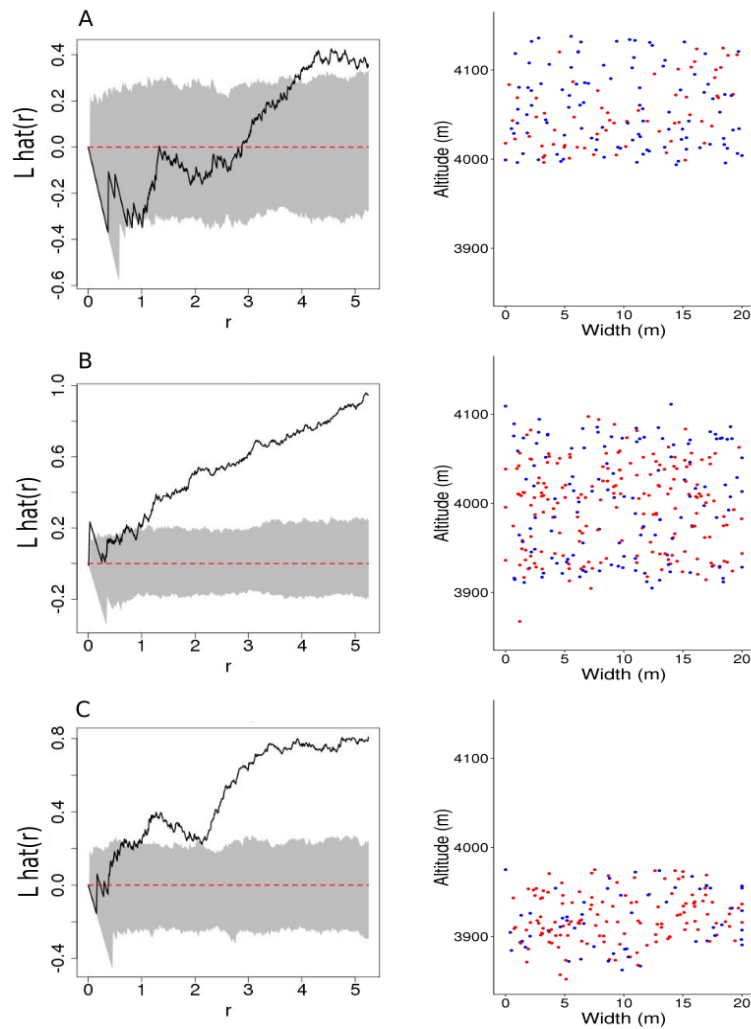
Figura 5 - Distribuição dos indivíduos de *Polylepis incana* por altura total e indivíduos parasitados (verde) e não parasitados (vermelho). Os valores apresentam a porcentagem de árvores parasitadas em cada transecto.



Fonte: Do autor (2020).

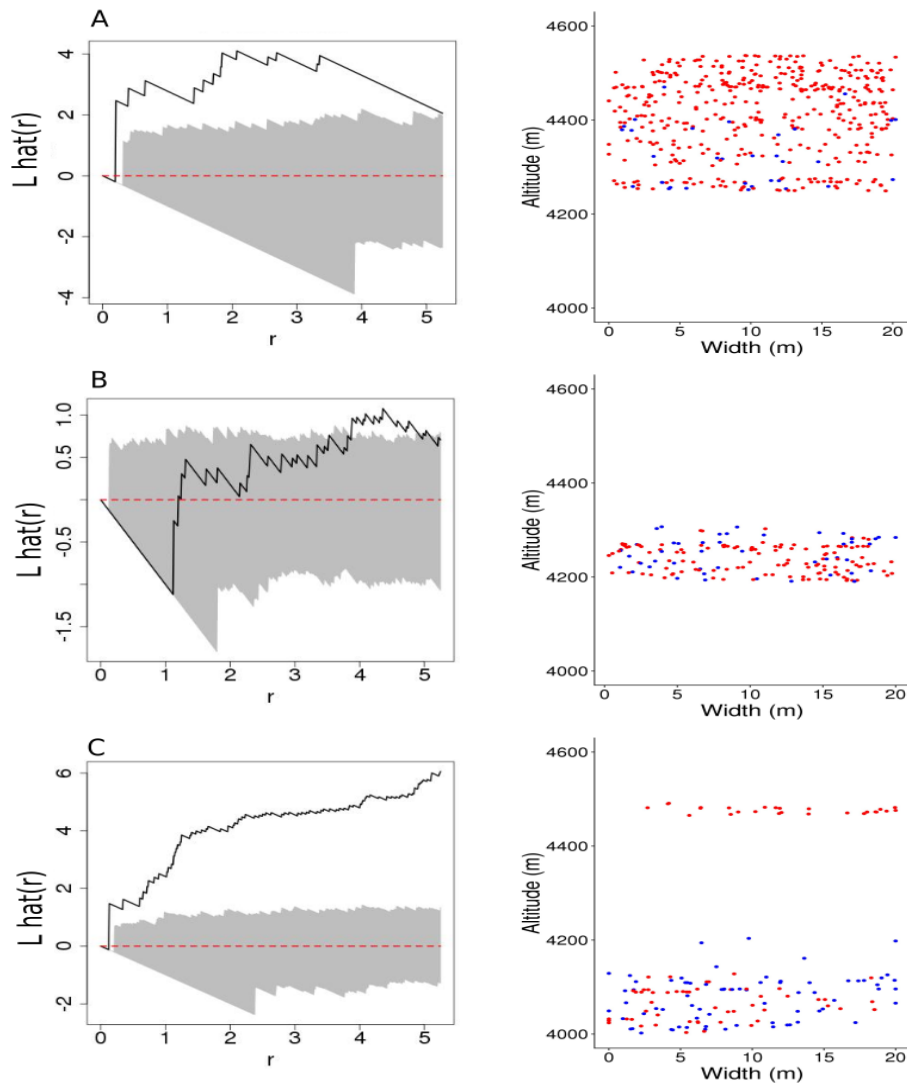
3.2 Distribuição espacial da hemiparasita

Figura 6 - Padrão de distribuição espacial e dispersão de *Tristerix chodatianus* encontrado, para as florestas de *Polylepis flavipila*, em cada um dos transectos. Nos gráficos à direita (distribuição espacial) indivíduos parasitados estão em azul e os não parasitados em vermelho. A) Transecto 1 (distribuição agregada); B) Transecto 2 (distribuição agregada) e C) Transecto 3 (distribuição agregada).



Fonte: Do autor (2020).

Figura 7 - Padrão de distribuição espacial e dispersão encontrado de *T. chodatianus*, para as florestas de *Polylepis incana*, em cada transecto e indivíduos parasitados (azul) e não parasitados (vermelho). A) Transecto 1 (distribuição agregada); B) Transecto 2 (distribuição aleatória) e C) Transecto 3 (distribuição agregada).

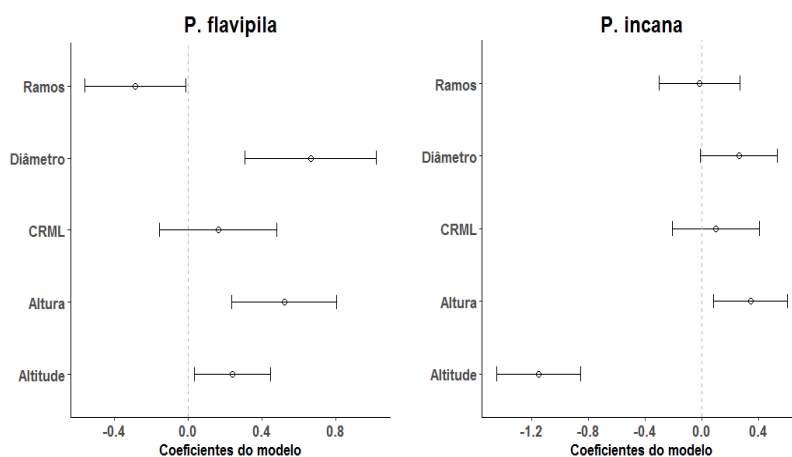


Fonte: Do autor (2020).

O padrão de distribuição espacial dos indivíduos de *T. chodatianus*, com relação aos indivíduos de *P. flavipila*, variou com o transecto (FIGURA 6), mas, no geral, foi agregado. O padrão de distribuição passa a ser agregado aproximadamente, a partir da distância de 4 metros para o Transecto 1, 1,7 metros para o Transecto 2 e de 3,2 metros no Transecto 3.

Os indivíduos de *T. chodatianus* que parasitam as árvores de *P. incana* tiveram um padrão de distribuição variável com o transecto (FIGURA 7). Nos transectos 1 e 3, a distribuição agregada apareceu, imediatamente, com os valores observados de *L* fora do intervalo de confiança e acima do limite superior do intervalo desde o início. No entanto, para o Transecto 2, a população mostrou uma distribuição aleatória pois os valores observados de *L* permaneceram dentro do intervalo de confiança e estão abaixo do intervalo.

Figura 8 - Coeficientes médios do modelo que influenciam na presença/ausência de *T. chodatianus* sobre o hospedeiro *P. incana* e *P. flavipila*



Fonte: Do autor (2020).

Para *P. flavipila* (TABELA 2), o melhor modelo incluiu as variáveis altitude (0,2342), número de ramos (-0,2587), diâmetro (0,6076), altura total

(0,4526) e comprimento do ramo mais longo (0,1586) entre as quais apenas diâmetro e altura total foram estatisticamente significativos (FIGURA 8).

Tabela 2 - Resultado do Modelo linear generalizado misto para a presença/ausência de *T. chodatianus* nos indivíduos de *Polylepis flavipila*.

	Estimativa	Erro padrão	Z	P(>z)
Intercepto	-0,2766	0,0991	-2,791	0,0052
Diâmetro (cm)	0,6077	0,1843	3,297	0,0009
Altura total (m)	0,4526	0,1572	2,88	0,0004
Número de ramos (Ramos)	-0,2587	0,1386	-1,867	0,0619
Comprimento ramo mais longo (CRML)	0,1586	0,1610	0,985	0,3246
Altitude (metros)	0,2342	0,1269	1,845	0,0650

Fonte: Do autor (2020).

Para *P. incana* (TABELA 3), o melhor modelo, explicando a presença de *T. chodatianus*, incluiu as variáveis altitude (-1,1395), altura (0,2967), diâmetro (0,2596), número de ramos (-0,0170) e comprimento do ramo mais longo (0,0981). Dessas variáveis, apenas altitude foi estatisticamente significativa (FIGURA 7).

Tabela 3 - Resultado do Modelo linear generalizado misto para a presença/ausência de *T. chodatianus* nos indivíduos de *Polylepis incana*.

	Estimativa	Erro padrão	Z	P(>z)
Intercepto	-1,8637	0,1491	-12,4980	0,0001
Diâmetro (cm)	0,2596	0,1377	1,885	0,0594
Altura total (m)	0,2967	0,1571	1,888	0,0590
Número de ramos (Ramos)	-0,0170	0,1444	-0,118	0,9061
Comprimento ramo mais longo (CRML)	0,0981	0,1571	0,624	0,5323
Altitude (metros)	-1,1395	0,1383	-8,238	0,0001

Fonte: Do autor (2020).

4 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos apoiam parcialmente a hipótese de que a presença/ausência de *T. chodatianus* é condicionada pelos efeitos da altitude. Neste estudo, *P. incana* e *P. flavipila* foram semelhantes na estrutura populacional (FIGURA 5), mas observaram-se diferenças entre o número de indivíduos parasitados. *T. chodatianus* foi muito comum na floresta de *P. flavipila*, mas com menor presença em *P. incana* o que poderia estar relacionada a limitações ecofisiológicas ou pelo comportamento do dispersor aviário a certa altitude. A floresta de *P. flavipila* apresenta um clima favorável para o desenvolvimento das hemiparasitas. Embora não tenhamos dados da espécie dispersora e das características fisiológicas de *Tristerix*, não podemos descartar a importância dessas limitações, como mostra Sylvester, Sylvester e Kessler (2014) para *Polylepis pepeii*. Não houve presença de fogo nessa floresta e, no geral, o número de indivíduos parasitados não teve variação entre os transectos avaliados da floresta de *P. flavipila*.

A influência da altitude na vegetação se deve ao fato de que, à medida que se incrementa a altitude, existe menor disponibilidade de umidade e aumenta a ocorrência de geadas (ZOTZ, 2005). Nas montanhas dos Andes, o aumento da altitude está relacionado com a diminuição da temperatura do ar e evapotranspiração (KÖRNER; PAULSEN, 2004). Thorsten *et al.* (2005) relatam esses fatores associados ao declínio da abundância de epífitas. Embora os mecanismos envolvidos ainda não sejam bem conhecidos, é possível que a menor infestação de parasitas, em *P. incana*, esteja relacionada às maiores altitudes alcançadas por essa espécie hospedeira. Realmente, para essa espécie, a infestação de *T. chodatianus* se concentra nos indivíduos presentes nas menores altitudes (ver Figura 6). Comprovando isso, os indivíduos infestados de *P.*

incana encontram-se, aproximadamente, na mesma altitude dos indivíduos de *P. flapila* infestados.

A temperatura, substrato e a disponibilidade de água são importantes para determinar a sobrevivência das epífitas e os limites altitudinais dessas espécies. O recorde mundial da presença de parasitas em árvores é da espécie *Tristerix longibractatus*, encontrada a 4620 m na cordilheira de Vilcabamba, na parte oriental do Sul do Peru. A presença dessa espécie nessa altitude foi atribuída às correntes carregadas de umidade que provêm da Amazônia com precipitações entre 1200 - 5600 mm (SYLVESTER; SYLVESTER; KESSLER, 2014). No presente estudo, foram encontrados indivíduos de *T. chodatianus* a 4537 m, na cordilheira Pariacaca, parte central e lado ocidental dos Andes Centrais do Peru. No entanto (INRENA, 2001) essa região possui uma precipitação muito menor (500 - 1000 mm), sazonal e imprevisível que a encontrada por Sylvester, Sylvester e Kessler (2014), na encosta dos Andes, voltada para a Amazônia Peruana (1250 - 3000 mm). Assim, o fato dessa parasita conseguir se desenvolver, nessa região dos Andes Centrais a essa altitude pode indicar que talvez os fatores ambientais apontados por Sylvester, Sylvester e Kessler (2014) não sejam tão importantes, como se supunha, para a ocupação por parasitas ou que *T. chodatianus* possui estratégias diferentes das de *Tristerix longibractatus* para lidar com a escassez hídrica. Uma outra possibilidade, considerando a dependência da parasita do hospedeiro, é que ele supra adequadamente as demandas hídricas do parasita, mesmo nas condições dos Andes Centrais.

A distribuição espacial de *T. chodatianus*, nas florestas relictuais, foi agregada, sendo o mesmo padrão para ambas as espécies de *Polylepis* avaliadas. A agregação sempre ocorreu nas espécies a partir de no máximo 4 m de distância. Tem-se observado que outras espécies do gênero seguem o mesmo padrão: *T. corymbosus* (AMICO *et al.*, 2017; AMICO; VIDAL-RUSSELL;

NICKRENT, 2007; GARCÍA; RODRÍGUEZ-CABAL; AMICO, 2009), em climas úmidos e com chuva; *T. tetrandus*, em clima temperado e estação seca no verão (HOFFMANN *et al.*, 1986); *T. aphyllus* no clima semiárido (MEDEL *et al.*, 2004). Para ambas as espécies, a distribuição de *T. chodatianus* está fortemente relacionada com o comportamento dos dispersores, pois os pássaros se alimentam dos frutos e regurgitam as sementes nos caules dos indivíduos de *Polylepis*.

A temperatura (geadas) não parece ser um fator abiótico importante que influencia na aparição e distribuição de *Tristerix*, nos tecidos dos hospedeiros, como o caso de *Tristerix aphyllus* no Chile (BOTTO-MAHAN *et al.*, 2000). Para *P. incana*, a sobrevivência da parasita reduz a maiores altitudes e condiciona uma agregação para as partes baixas da população. A agregação a poucos metros é um indicio do efeito dos dispersores e pouco tem relação com as condições abióticas. Os dispersores selecionam habitats, numa variedade de escalas, como, por exemplo, ao longo de gradientes vegetais ou de umidade (SCHUPP, 1993), pelo comportamento de forrageamento (aves) ou pelo grau de conservação das áreas, alterando a quantidade de sementes depositadas nestes ambientes, como no caso de *Olea europea* na Espanha (ALCANTARA *et al.*, 2000).

A presença da parasita na hospedeira atrai o dispersor (pássaro) que tende a se alimentar e depositar as sementes, na árvore já infestada, contribuindo, assim, para o aumento da agregação de *T. chodatianus* nos indivíduos de *Polylepis*. Sylvester, Sylvester e Kessler (2014) observaram, para *T. longebracteatus*, o mesmo padrão de agregação, em florestas de *Polylepis peppei* a uma altitude similar, porém este estudo foi na parte Sul oriental do Peru.

A hipótese de que a hemiparasita prefere os indivíduos maiores foi comprovada em ambas as florestas de *Polylepis*. As árvores com maiores alturas

foram mais parasitadas por *T. chodatianus*, fato que pode estar associado a maiores chances das aves pousarem nas árvores com maior altura (*Polylepis* tem muitos ramos tortos por árvore). As sementes regurgitadas se fixam com maior frequência sobre os indivíduos com alturas e diâmetros maiores (HOFFMANN *et al.*, 1986). Em ambas as espécies, embora haja poucos indivíduos hospedeiros maiores de 4,5 m, eles são os mais comumente parasitados, resultado esse semelhante ao encontrado por Martinez del Rio *et al.* (1995). A maioria das hemiparasitas do gênero *Tristerix* apresentam dispersão por pássaros (HOFFMANN *et al.*, 1986; MEDEL *et al.*, 2002, 2004). Esse padrão foi observado por Martinez del Rio *et al.* (1995), em espécies de cactos, em que os indivíduos parasitados eram mais altos em relação aos não parasitados, sendo possível que o comportamento territorial da ave determine a infestação e reinfestação no sistema.

Observamos que as parasitas de *T. chodatianus*, nessas florestas, não apresentaram uma preferência por uma parte específica do hospedeiro para se fixar, pois foram encontradas desde o início da copa até o ápice dos indivíduos, tanto para *P. incana* como para *P. flavipila*, que, de acordo com Teodoro *et al.* (2010), pode estar relacionado com a disponibilidade de luz o que cria maior taxa de transpiração. Esse resultado foi similar ao encontrado por Amico *et al.* (2017), que estudaram a dispersão das sementes, em relação ao diâmetro do galho e cobertura do dossel, em populações de *T. corymbosus*.

A maioria de estudos analisam os padrões de resposta de espécies parasitas às variações do local, dispersão e comportamento do dispersor, em diferentes ambientes, poucos identificaram quais variáveis ambientais e do indivíduo impulsam tais respostas e como essas variáveis influenciam a presença da parasita em diferentes locais. Nossa modelagem da variável resposta (presença/ausência), em duas espécies diferentes, produziu uma relação positiva entre diâmetro e altura com a presença da parasita em *P. flavipila*. Isso sugere

que o diâmetro e altura dos indivíduos parasitados influenciaram de maneira positiva, sendo os mais fortes preditores da presença da parasita, sendo ambos significativos. Existe maior presença da parasita, em indivíduos maiores, nosso resultado corrobora Martinez del Rio *et al.* (1995), para *Tristerix aphyllus*. Em *P. incana*, essas variáveis não tiveram significância, mas a importância da altitude, como preditor da presença/ausência da hemiparasita, fornece evidências de que, nas altitudes maiores, o crescimento da hemiparasita é menor. Isso é consistente com Sylvester, Sylvester e Kessler (2014) e Zotz (2005), já que especialmente a temperatura, substrato e a disponibilidade de água são importantes, para determinar a sobrevivência das espécies.

5 CONCLUSÃO

Nosso estudo demonstrou que a altitude é a variável que determina o crescimento de *T. chodatianus*. Foi possível observar diferenças existentes, na ocorrência das espécies de *Poylepis* e que a hemiparasita tem preferência por indivíduos com maiores alturas, evidenciando uma agregação dos indivíduos nas florestas de *Poylepis*.

No Peru e especialmente nos Andes Centrais, há uma carência muito grande, na informação sobre os aspectos das hemiparasitas, o que permite fazer alguns questionamentos que precisam ser resolvidos: Qual é a relação entre a hemiparasita e o estresse hídrico? Há diferenças entre as árvores parasitadas e não parasitadas em sua anatomia em relação à altitude?.

REFERÊNCIAS

- ALCANTARA, J. M. *et al.* Factors shaping the seedfall pattern of a bird-dispersed plant. **Ecology**, Durham, v. 81, n. 7, p. 1937-1950, 2000.
- AMICO, G. C. *et al.* Consequences of disperser behaviour for seedling establishment of a mistletoe species. **Austral Ecology**, Malden, v. 42, n. 8, p. 900-907, 2017.
- AMICO, G. C. *et al.* Genetic diversity and population structure of the mistletoe *Tristerix corymbosus* (Loranthaceae). **Plant Systematics and Evolution**, New York, v. 300, n. 1, p. 153-162, Jan. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0867-x>
- AMICO, G. C.; VIDAL-RUSSELL, R.; NICKRENT, D. L. Phylogenetic relationships and ecological speciation in the mistletoe *Tristerix* (Loranthaceae): the influence of pollinators, dispersers, and hosts. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 94, n. 4, p. 558-567, 2007.
- ARRUDA, R.; CARVALHO, L. N.; DEL-CLARO, K. Host specificity of a Brazilian mistletoe, *Struthanthus* aff. *polyanthus* (Loranthaceae), in cerrado tropical savanna. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, London, v. 201, n. 2, p. 127-134, 2006.
- ATSATT, P. R. Host-parasite interactions in higher plants. *In*: LANGE, O. L.; NOBEL, P. S. (ed.). **Physiological plant ecology III: responses to the chemical and biological environment**. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 1983. p. 519-535.
- AUKEMA, J.; RIO, C. Where does a fruit-eating bird deposit mistletoe seeds? seed deposition patterns and an experiment. **Ecology**, Durham, v. 83, n. 12, p. 3489-3496, 2002.
- BATES, D. *et al.* Fitting linear mixed-effects models using lme4. **Journal of Statistical Software**, Innsbruck, v. 67, n. 1, p. 1-48, 2015.
- BOTTO-MAHAN, C. *et al.* Factors affecting the circular distribution of the leafless mistletoe *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) on the cactus *Echinopsis chilensis*. **Revista Chilena de Historia Natural**, Santiago de Chile, v. 73, p. 525-531, 2000.

CALDER, M.; BERNHARDT, P. **The biology of mistletoes**. Cambridge: Academic, 1983.

CALVIN, C. L.; WILSON, C. A. Comparative morphology of epicortical roots in Old and New World Loranthaceae with reference to root types, origin, patterns of longitudinal extension and potential for clonal growth. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, London, v. 201, n. 1, p. 51-64, 2006.

CIERJACKS, A. *et al.* Effects of altitude and livestock on the regeneration of two tree line forming *Polylepis* species in Ecuador. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 194, n. 2, p. 207-221, Feb. 2008. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9285-x>

CONSEJAN NACIONAL DE CIENCIA, TECNOLOGIA E INNOVACION TECNOLÓGICA. **Programa nacional transversal de ciencia, tecnología e innovación tecnológica de valorización de la biodiversidad 2015 - 2021**. Lima: CONCYTEC, 2016. 48 p.

FADINI, R. F. Non-overlap of hosts used by three congeneric and sympatric loranthaceous mistletoe species in an Amazonian savanna: host generalization to extreme specialization. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 25, p. 337-345, 2011.

FERNÁNDEZ, M. *et al.* Estructura y composición florística de un fragmento boscoso de *Polylepis besseri* hieron subsp. *besseri* en Sacha Loma (Cochabamba). **Revista Boliviana de Ecología**, Santa Cruz, v. 9, p. 15-27, 2001.

GARCÍA, D.; RODRÍGUEZ-CABAL, M. A.; AMICO, G. C. Seed dispersal by a frugivorous marsupial shapes the spatial scale of a mistletoe population. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 97, n. 2, p. 217-229, 2009.

GLATZEL, G.; GEILS, B. W. Mistletoe ecophysiology: host-parasite interactions. **Botany**, Ottawa, v. 87, p. 10-15, 2009.

HAASE, P. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: introduction and methods of edge correction. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 6, p. 575-582, 1995.

HENSEN, I. Estudios ecológicos y fenológicos sobre *Polylepis besseri* Hieron en la Cordillera Oriental Boliviana. **Ecología en Bolivia**, La Paz, n. 23, p. 21-31, 1994.

HOFFMANN, A. *et al.* *Tristerix tetrandrus* (Loranthaceae) and its host-plants in the Chilean Matorral: patterns and mechanisms. **Oecologia**, Berlin, v. 69, n. 2, p. 202-206, 1986.

INSTITUTO NACIONAL DE RECURSOS NATURALES. **Reserva paisajística nor Yauyos Cochabamba**. Lima: INRENA, 2001. 263 p.

KESSLER, M.; SCHMIDT-LEBUHN, A. Taxonomical and distributional notes on *Polylepis* (Rosaceae). **Organisms Diversity & Evolution**, Berlin, v. 6, n. 1, p. 67-69, 2006.

KÖRNER, C.; PAULSEN, J. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 31, n. 5, p. 713-732, 2004.

KUIJT, J. Five new species, one new name, and transfers in Neotropical Mistletoes (Loranthaceae), Miscellaneous Notes, 61-68. **Novon: a Journal for Botanical Nomenclature**, Washington, DC, v. 23, n. 2, p. 176-186, 2014. DOI: <https://doi.org/10.3417/2012042>

KUIJT, J. Revision of *Tristerix* (Loranthaceae). **Systematic Botany Monographs**, Ann Arbor, v. 19, p. 1-61, 1988.

LA TORRE-CUADROS, M. A. **Estado del arte científico sobre el manejo de bosques andinos en el Perú**. Lima: CONDESAN, 2016.

LEÓN, B. Loranthaceae endémicas del Perú. **Revista Peruana de Biología**, Lima, v. 13, n. 2, p. 403-405, 2006.

MARTINEZ DEL RIO, C. *et al.* The influence of cactus size and previous infection on bird deposition of mistletoe seeds. **Australian Journal of Ecology**, Carlton, v. 20, n. 4, p. 571-576, 1995.

MEDEL, R. *et al.* Effects of vector behavior and host resistance on mistletoe aggregation. **Ecology**, Durham, v. 85, n. 1, p. 120-126, 2004.

MEDEL, R. *et al.* Historia natural cuantitativa de una relación parásito-hospedero: el sistema *Tristerix*-cactáceas en Chile semiárido. **Revista Chilena de Historia Natural**, Santiago de Chile, v. 75, p. 127-140, 2002.

MOEUR, M. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. **Forest Science**, Bethesda, v. 39, n. 4, p. 756-775, 1993.

PARKER, T. A. Distribution and biology of the white-cheeked cotinga *zaratornis-stresemanni* a high andean frugivore. **Bulletin of the British Ornithologists' Club**, London, v. 101, p. 256-265, 1981.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2015.

ROXBURH, L.; NICOLSON, S. W. Patterns of host use in two African mistletoes: the importance of mistletoe-host compatibility and avian disperser behaviour. **Functional Ecology**, Oxford, v. 19, n. 5, p. 865-873, 2005.

SCHUPP, E. W. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. **Vegetatio**, The Hague, v. 107, n. 1, p. 15-29, June 1993. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00052209>

SIMPSON, B. **A revision of the Genus Polylepis (Rosaceae: Sanguisorbeae)**. Washington, DC: Smithsonian Contributions to Botany, 1979.

STOTZ, D. F.; INTERNATIONAL, C.; HISTORY, F. M. O. N. **Neotropical birds: ecology and conservation**. Chicago: University of Chicago Press, 1996.

SYLVESTER, S. P.; SYLVESTER, M. D. P. V.; KESSLER, M. The world's highest vascular epiphytes found in the Peruvian Andes. **Alpine Botany**, Basel, v. 124, n. 2, p. 179-185, Oct. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00035-014-0130-2>

TEODORO, G. S. *et al.* How does a *Psittacanthus robustus* Mart. population structure relate to a *Vochysia thyrsoidea* Pohl. host population? **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, London, v. 205, n. 12, p. 797-801, 2010.

THORSTEN, K. *et al.* Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 32, n. 10, p. 1799-1809, 2005.

TRINIDAD, H.; CANO, A. Composición florística de los bosques de *Polylepis Yauyinazo* y *Chaqsi-Chaqsi*, reserva paisajística nor Yauyos-Cochas, Lima. **Revista Peruana de Biología**, Lima, v. 23, n. 3, p. 16, 2016.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. Hoboken: Prentice Hall, 2010.

ZOTZ, G. Vascular epiphytes in the temperate zones: a review. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 176, n. 2, p. 173-183, Mar. 2005. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-004-0066-5>

ZUTTA, B. R. *et al.* Prediciendo la distribución de Polylepis: bosques Andinos vulnerables y cada vez más importantes. **Revista Peruana de Biología**, Lima, v. 19, n. 2, p. 205-212, 2012.

ZUUR, A. *et al.* **Mixed effects models and extensions in ecology with R**. New York: Springer, 2009.