

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 08/02/2020.

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

**ECOLOGIA DE METAPOPULAÇÕES E METACOMUNIDADES DE
BROMÉLIAS ATMOSFÉRICAS**

CLEBER JULIANO NEVES CHAVES

Orientador: Davi Rodrigo Rossatto
Co-orientadora: Clarisse Palma da Silva

Fevereiro - 2019



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE

**ECOLOGIA DE METAPOPLAÇÕES E METACOMUNIDADES DE BROMÉLIAS
ATMOSFÉRICAS**

CLEBER JULIANO NEVES CHAVES

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ecologia e Biodiversidade.

Orientador: Davi Rodrigo Rossatto

Co-orientadora: Clarisse Palma da Silva

Fevereiro - 2019

C512e Chaves, Cleber Juliano Neves
Ecologia de metapopulações e metacomunidades de
bromélias atmosféricas / Cleber Juliano Neves Chaves. -- Rio
Claro, 2019
161 p. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Davi Rodrigo Rossatto
Coorientadora: Clarisse Palma Silva

1. Ecologia de comunidades. 2. Metacomunidades. 3.
Genética de populações. 4. Epífitas. 5. Bromélias. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do
Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: ECOLOGIA DE METAPOPULAÇÕES E METACOMUNIDADES DE BROMÉLIAS
ATMOSFÉRICAS

AUTOR: CLEBER JULIANO NEVES CHAVES

ORIENTADOR: DAVI RODRIGO ROSSATTO

COORIENTADORA: CLARISSE PALMA DA SILVA

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em ECOLOGIA E
BIODIVERSIDADE, especialidade: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. DAVI RODRIGO ROSSATTO

Departamento de Biologia Aplicada a Agropecuária / UNESP - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias -
Jaboticabal / SP

Prof. Dr. FLAVIO NUNES RAMOS

Instituto de Ciências da Natureza / UNIFAL - Universidade Federal de Alfenas / MG



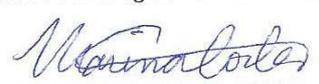
Prof. Dr. MARCUS ALOIZIO MARTINEZ DE AGUIAR

Departamento de Física do Estado Sólido e Ciência dos Materiais - Instituto de Física Gleb Wataghin /
UNICAMP - Universidade Estadual de Campinas - SP



Prof. Dr. TADEU DE SIQUEIRA BARROS

Departamento de Ecologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Profa. Dra. MARINA CORREA CORTES

Departamento de Ecologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Rio Claro, 08 de fevereiro de 2019

“Everything was fermenting, growing, rising with the magic yeast of life. The joy of living, like a gentle wind, swept in a broad surge indiscriminately through fields and towns, through walls and fences, through wood and flesh.”

Boris Pasternak – *Dr. Zhivago*

SUMÁRIO

PREFÁCIO	i
AGRADECIMENTOS	vi
RESUMO GERAL	1
INTRODUÇÃO GERAL	2
DE METAPOPLAÇÕES A METACOMUNIDADES.....	2
EPÍFITAS.....	4
BROMÉLIAS ATMOSFÉRICAS.....	5
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.....	5
ESTRUTURA DA TESE.....	7
REFERÊNCIAS.....	8
CAPÍTULO I	12
HOST TRAIT COMBINATIONS DRIVE ABUNDANCE AND CANOPY DISTRIBUTION OF ATMOSPHERIC BROMELIAD ASSEMBLAGES	
ABSTRACT.....	13
INTRODUCTION.....	14
METHODS.....	15
<i>Study site</i>	15
<i>Data collection</i>	16
<i>Distribution of atmospheric bromeliad assemblage on tree canopies</i>	16
<i>Statistical analysis</i>	16
RESULTS.....	18
<i>Atmospheric bromeliad species and differences among vegetation patches</i>	18
<i>Tree species richness, phylogenetic and functional diversity on atmospheric bromeliad assembly</i>	19
<i>Functional patterns of the host trees affecting bromeliad assembly</i>	19
DISCUSSION.....	20
CONCLUSION.....	24
REFERENCES.....	25
TABLES AND FIGURES.....	30
CAPÍTULO II	39
TREE DENSITY VARIATION IMPLIES DISTINCT EFFECTS OF TREE TRAITS AS ENVIRONMENTAL FILTERS FOR ATMOSPHERIC BROMELIADS	
ABSTRACT.....	40
INTRODUCTION.....	42
MATERIAL AND METHODS.....	44
<i>Study areas and sampling strategy</i>	44
<i>Host trees and atmospheric bromeliads traits</i>	45
<i>Individual morphophysiology and canopy position</i>	45
<i>Host selection, individual abundance, and functional diversity</i>	46
<i>Species composition</i>	47
<i>Spatial and environmental dispersal</i>	47
RESULTS.....	48
<i>Plots description</i>	48
<i>Individual morphophysiology and canopy position</i>	49
<i>Host selection, individual abundance, functional diversity, and species composition</i>	50
<i>Spatial and environmental dispersal</i>	50
DISCUSSION.....	51
CONCLUSIONS.....	53

REFERENCES.....	54
TABLES AND FIGURES.....	61
CAPÍTULO III.....	71
WHO IS AT THE TOP OF THE TREE? UNRAVELING INTRICATE INTERACTIONS AMONG EPIPHYTES WITH HIGHLY OVERLAPPING NICHES	
ABSTRACT.....	72
INTRODUCTION.....	73
MATERIAL AND METHODS.....	75
<i>Studied species</i>	75
<i>Field data collecton</i>	75
<i>Experimental design</i>	76
<i>Data analysis</i>	77
RESULTS.....	78
<i>Species niche overlap</i>	78
<i>Species interactions</i>	78
<i>Species coexistence</i>	79
DISCUSSION.....	79
<i>Species niches overlap</i>	80
<i>Species interactions</i>	80
<i>Species coexistence</i>	81
CONCLUSION.....	82
REFERENCES.....	84
TABLES AND FIGURES.....	89
CAPÍTULO IV.....	99
SPATIO-TEMPORAL DYNAMICS OF AN OPPORTUNIST PLANT BASED ON GENETIC STRUCTURE VARIATION: COMBINING GENETIC APPROACHES WITH INDIVIDUAL-BASED MODELING TO INVESTIGATE LOCAL SPREAD OF <i>TILLANDSIA RECURVATA</i> (BROMELIACEAE)	
ABSTRACT.....	100
INTRODUCTION.....	101
MATERIAL AND METHODS.....	103
<i>Empirical population genetics</i>	103
<i>Individual-based modelling</i>	104
RESULTS.....	106
<i>Empirical population genetics</i>	106
<i>Individual-based modelling</i>	106
DISCUSSION.....	107
<i>Fine-scale genetic structure</i>	108
<i>SGS over time</i>	108
<i>SGS across landscapes with distinct tree densities</i>	109
<i>Further considerations</i>	110
REFERENCES.....	111
TABLES AND FIGURES.....	118
APPENDIX A – ODD (OVERVIEW, DESIGN CONCEPTS, DETAILS) OF THE IBM MODEL OF THE ESTABLISHMENT OF A <i>TILLANDSIA RECURVATA</i> (L.) L. METAPOPOPULATION.....	126
APPENDIX B.....	138
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	141

PREFÁCIO

Esta tese foi concebida no início do declínio de uma ‘fase de ouro’ da ciência brasileira. E como todo declínio, este veio como um banho de água fria para muitos de nós, jovens pesquisadores, que, pela própria juventude e pouca vivência da história nacional, acreditávamos que a ‘fase de bonança’ não seria apenas uma fase. Não por falta de aviso de pesquisadores seniores, há que se ressaltar aqui. Durante os cinco anos que se seguiram da minha aprovação no doutorado do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biodiversidade (PPGEB) da Unesp de Rio Claro (quatro anos e meio, desde a minha matrícula), eu e muitos colegas/amigos vimos e vivemos o progressivo corte de verbas para a ciência em todo o território nacional (Fig. 1). A euforia de antes

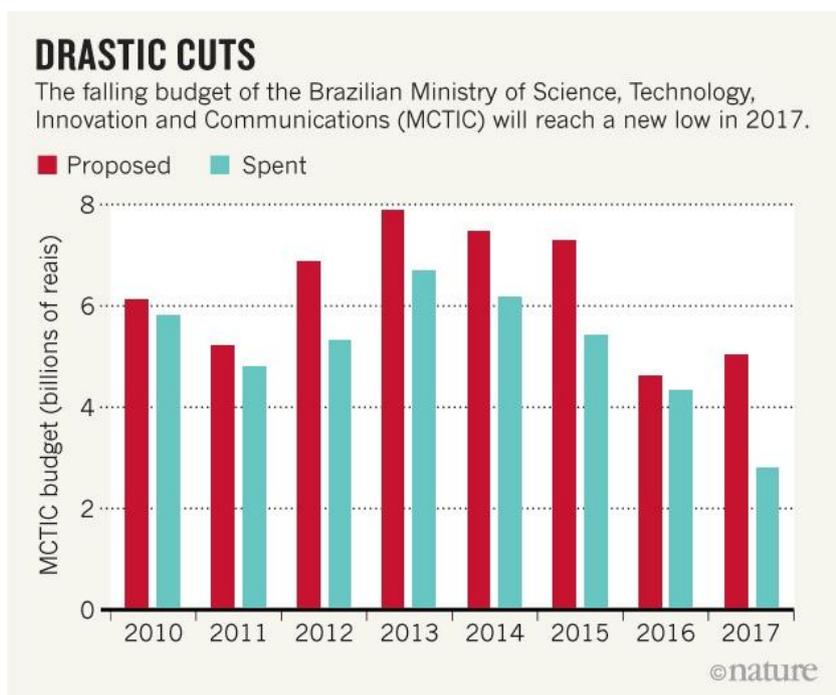


Figura 1. Ascensão e queda do orçamento previsto e gasto pelo Ministério da Ciência, Tecnologia, Inovação e Comunicações (MCTI) de 2010 a 2017. Fonte: Nature website (doi: 10.1038/nature.2017.21766). Meu doutorado se iniciou em 2014.

se reduziu a uma fuga de grandes pesquisadores para fora do Brasil ou para centros científicos nacionais mais consolidados. O próprio PPGEB, criado em 2013, que agrupava renomados nomes de diversas áreas da Ecologia e tinha o potencial para ser uma grande referência nacional na área, sofreu com o esvaziamento de professores para outros centros e com diversos mestrandos e doutorandos sem bolsa por meses ou até anos. Um corte de verba também foi vivido por mim, durante o doutorado. Mesmo recebendo uma bolsa da FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo), esta não me foi renovada e acabei recebendo por menos tempo do que esperava. Não desconsiderando a minha extrema posição privilegiada na ciência brasileira, visto que recebi a provável melhor bolsa de doutorado do país, o seu corte me custou mudanças abruptas no planejamento da presente tese e nos planos de vida seguintes a ela. O que até então estava sob controle, acarretou numa ansiedade desnecessária para o final de uma importante fase para todo pesquisador e culminou num tumor de testículo. Nada de mais, no frígido dos ovos (com o perdão do trocadilho), mas não recomendo.



Figura 2. Diferentes tipos de ambientes e substratos de comunidades epífitas dominadas por bromélias atmosféricas. Nas fotos estão retratadas comunidades formadas por *Tillandsia recurvata*, *T. tricholepis* e *T. pohliana*. Elas estão por todos os lados!

Indo ao enfoque desta tese, motivo pelo qual fez você, leitor, chegar aqui, ela trata de plantinhas diminutas que geralmente passam despercebidas pela maioria de nós: as bromélias atmosféricas. Se você é brasileiro, latino-americano (*si habla portugués*), ou mesmo sul-estadunidense (*if you can speak portuguese*), provavelmente já viu essas plantinhas amontoadas sobre árvores, postes e fios das cidades e campos (Fig. 2). Elas estão por quase todos os lados. Com algum espírito investigativo e olhando mais para o alto, você vai reparar que elas não estão distribuídas de forma uniforme pelas árvores, postes e fios, por exemplo. Certas árvores hospedam bem mais delas do que outras. Mas por quê? Antes de tentar responder, só tome cuidado para não tropeçar no meio-fio, cair num bueiro aberto, ou atravessar uma avenida movimentada sem olhar o tráfego. Esse mesmo espírito acometeu meu orientador Davi Rossatto, nos idos de 2013, e a mim mesmo, logo em seguida. Bastante atrasados, se considerarmos que essas questões vêm acometendo a outros pesquisadores desde o século XIX.

Devo confessar que, mesmo estudando ecofisiologia de bromélias-tanque durante o meu mestrado e em parte da minha graduação, as bromélias atmosféricas nunca haviam me interessado muito, afinal, ‘elas não têm tanque’. A ideia de trabalhar com elas veio depois do final do meu mestrado na UFMG (Universidade Federal de Minas Gerais), quando meu até então orientador, José Pires, me falou que Davi havia acabado de aprovar um projeto no CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) para trabalhar com *Tillandsias* – o principal gênero das bromélias atmosféricas – em Jaboticabal (SP), onde ele está lotado pela UNESP. Davi também tinha acabado de se credenciar no programa de pós de Rio Claro. Como eu ainda estava empolgado em estudar bromélias, pensei, “por que não?”. O projeto de Davi gravitava em torno da ecofisiologia de espécies de *Tillandsia*, mas, com o convívio com colegas ecólogos, e pelo ‘eco’ da ecofisiologia me instigar mais do que o restante do termo, acabei deixando um pouco de lado o que havia aprendido no mestrado para embarcar em um mundo que pouco havia estudado até então, a ecologia de comunidades. Em Rio Claro, longe do meu orientador, acabei sendo ‘pescado’ por Clarisse Palma, para ficar em seu laboratório, ao invés da até então vazia sala de alunos do programa de pós-graduação. Clarisse é uma grande pesquisadora que trabalha com evolução e genética de populações e que orientava minha parceira, Bárbara Leal, que embarcou comigo de Belo Horizonte para Rio Claro, para fazermos o doutorado juntos. O que começou como uma gentileza, rendeu, além de uma boa amizade com Clarisse, uma parceria e sua co-orientação.

Como estudar bromélias atmosféricas, ecologia de comunidades, ecofisiologia e genética de populações mantendo um mínimo de coesão que uma tese exige? Bem, a abstração de epífitas formando populações e comunidades em árvores distintas não é exatamente uma ideia nova. A saída foi então recorrer à ideia de comunidades de bromélias atmosféricas interligadas pela dispersão de suas sementes, formando metacomunidades epífitas. A teoria das Metacomunidades de Leibold et al. (2004) serviu de elo de ligação para todas essas ideias aparentemente díspares e como fio condutor

para as novas perguntas que foram aparecendo. Uma dessas perguntas começou a ser desenvolvida durante o meu estágio-sanduíche na *Technische Universität Dresden* (Alemanha), com Uta Berger. Uta é uma grande cientista e parceira de Volker Grimm e Steven Railsback, duas ‘celebridades’ da modelagem baseada no indivíduo (IBM). Foi Uta quem me possibilitou fazer, sem custos, um dos melhores cursos da área, lecionado por ela, Volker, Steven e Robert Schlicht. Esse foi, sem dúvida, o ponto alto do meu estágio-sanduíche e o melhor curso que fiz na vida (Fig. 3). O período com Uta serviu para eu aprender, quase do zero, sobre IBMs, repensar ideias e direcionar esforços no desenvolvimento de um modelo que, até então, era apenas um devaneio limitado à minha cabeça, mas que acabou se fundindo com o tema de Clarisse para se tornar o último capítulo desta tese.



Figura 3. Participantes do 11th Summer School in Individual- & Agent-based modelling, em Holzgau (Alemanha). Eu sou o segundo ao fundo, da direita para esquerda (em pé), Uta Berger está em pé ao lado da escada, à esquerda. À direita da escada encontram-se Steven Railsback e Volker Grimm. Foto oficial de divulgação.

Os quatro capítulos que compõem esta tese estão, em maior ou menor grau, relacionados a cada um dos quatro paradigmas, ou arquétipos, listados por Leibold et al. (2004; Leibold and Chase 2018). Todos eles estão em inglês e no formato de artigos, pois foram escritos visando publicações internacionais. Mas a Introdução Geral e as Considerações Finais estão em português, para trazê-los à realidade brasileira. A Introdução Geral, em específico, traz um mínimo arcabouço teórico dos diferentes temas nos quais esta tese se baseia e que pode ser auxiliar na sua compreensão. Tal arcabouço foi desenvolvido durante esses quatro anos e meio de doutorado, com uma constante e crescente aquisição de conhecimento acerca dos mais variados temas da ecologia. Estou certo que muito fiz e muito aprendi, mas que tudo isso não passa de uma pincelada frente a toda riqueza de conhecimento que hoje se forma continuamente acerca desses temas. Caberá agora a você, leitor,

avaliar se esta tese é ou não do seu agrado. Que essas páginas lhe tragam boas ideias e uma agradável leitura.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ) - Código de Financiamento 471756/ 2013-0 e da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) - processos 2016/04396-4 e 2017/01559-2). O apoio concedido na forma de financiamento de projeto e de bolsas de doutorado e doutorado sanduíche por essas agências foi fundamental para o desenvolvimento desta tese. Esta tese tornou-se possível também graças aos recursos computacionais disponibilizados pelo Núcleo de Computação Científica (NCC/GridUNESP) da Universidade Estadual Paulista (UNESP).

Agradeço

- ao Davi Rossatto pela receptividade em me orientar, por me ajudar em todos os trabalhos de campo (proveitáveis), identificar todas as árvores amostradas, por acreditar em mim e nos meus ‘vai-e-vens’ de ideias mirabolantes, por me deixar livre para criar e pensar nos problemas da tese, pela compreensão nos momentos difíceis e pelo companheirismo em vários momentos;
- à Clarisse Palma por me receber em seu laboratório antes mesmo de qualquer parceria firmada, pelas ajudas nas extrações, PCRs e genotipagens, por acreditar no meu potencial desde o início do doutorado, pela constante disponibilidade, grande estímulo a parcerias, pelos seminários Charles Darwin, pela leveza no tratamento de assuntos delicados, pelo exemplo de pesquisadora, pelas diversas cervejas compartilhadas e, acima de tudo, pela amizade;
- à Uta Berger pela receptividade em me receber e orientar em Dresden (Alemanha), por me abrir as portas da modelagem baseada no indivíduo e por bancar um dos cursos mais importantes da área;
- aos funcionários da UNESP, em especial aos do Depto. de Ecologia, e da Technische Universität Dresden (TUD), que trabalham diariamente para manter os institutos funcionando da melhor forma possível;
- aos colegas que já passaram pelo Laboratório de Ecologia Molecular da UNESP (LabEMol), Bárbara Leal, Bruno Leles, Carla Sardelli, Carolina Carvalho, Débora Cavalcanti, Felipe Aoki, Fernanda Hurbath, Jordana Neri, Juliana Santin, Luiza Fonseca, Mateus Mota, Marcos Queiroz, Marília Souza e Vanessa Graciano, pelas trocas de ideias evolutivas/taxonomistas/ecológicas, companhia nas inúmeras horas de ‘não saiu nada no gel!!’, alegre convívio diário, risadas, fugas para o Sujinhos e por tornarem o meu trabalho mais leve;
- ao Sérgio Kakazu, pela genotipagem dos marcadores microsatélites no Centro de

Estudo de Insetos Sociais (CEIS/UNESP);

ao Angelo Santos e equipe do GridUNESP, pelas ajudas substanciais na utilização do servidor;

ao Vitor Saito, pelos toques na construção dos modelos do Cap. 1;

à Bárbara Leal, Caio Dutra, Júlio Dyonísio, Luíz Felipe Pinheiro, Paola Araujo (Usurpa) e Sérgio Nazareth, pelas ajudas em campo;

à Ana Paula Marques, Martin Zwanzig e Bruno Pietzsch pelas trocas de ideias e de scripts para a construção dos modelos IBM;

ao Maurício Vancine e Thadeu Sobral pelos dias de intensa troca de ideias e de rodadas de modelo de distribuição;

aos colegas do Institute of Forest Computer Sciences da TUD, Adewole Olagoke, Ana Paula Marques, Bruno Pietzsch, Jürgen Groeneveld, Mariana Vidal, Martin Zwanzig, Robert Schlicht, Ronny Peters, Suphannika Kusolchoo e Vianny Ahimbisibwe, pela companhia, conversas e cervejas durante os meus tempos em Tharandt;

ao Vianny Ahimbisibwe, por compartilhar sua sala, pela companhia e boas risadas;

ao Ronny Peters, por me iniciar na arte do volley de praia à margem do Elba seguido de umas belas cervejas em Neustadt;

ao Aluísio Wrasse, Ana Paula Marques, Débora Condé, Débora Prado, Fer Gomez, Gabriela Peterle, João Fogaça, Luíza Conejo, Paula Eveline (com Melita Vamberger e Ole Reuter), Thiago Gotelip e Willian Fernandes, por abraçarem meu estágio em Dresden, pela companhia e troca de experiências, pelos encontros à beira do Elba, em Neustadt ou nas feiras no Neumarkt e pela ânsia de conhecerem novos lugares;

ao Aluísio Wrasse e Paula Eveline, pela amizade, companhia, desabafos e, principalmente, pelas diversas bebedeiras em Neustadt;

aos meus flat-mates/WG-mates/amigos de Dresden, Franziska Müller, Johann Keinke, Patrick Pogoda, Ric Meißner e Vivien Scholze, pela receptividade incrível, pelos inúmeros jantares e cafés da manhã juntos, pela compreensão da minha deficiência no alemão, por serem as melhores pessoas para se morar durante um doutorado sanduíche, e, mais do que tudo, por me mostrarem o quão afetuosa podem ser as alemãs;

aos amigos professores e colegas dos Deptos. de Ecologia, Botânica, Zoologia e Geografia, pela convivência diária, pelas confraternizações, pelas trocas de experiências, pelas companhias nos congressos e nas horas do almoço e pelos happy hours;

aos amigos da cópula, Bárbara Leal, Bruno Borges (Gambé), Erison Monteiro, Fernanda Hurbath (Fê), Larissa Sayuri (Say), Moara Canova e Paola Tokumoto (Biz), pela amizade, por tornarem meus dias em Rio Claro ainda mais felizes e compartilharem comigo inúmeras experiências e vivências;

à Annia Susin e Talita Zupo, pela bela iniciação a Rio Claro, boas cervejas e risadas e pelos inúmeros desabafos;

à Raissa Sepulvida, Ana Crestani e André Regolin, pela bela finalização a Rio Claro;

ao Pedro Taucce (Pedrão), Marcus Thadeu Santos (Empada) e Paulo Pinheiro (Callithrix), por amineirarem Rio Claro da melhor forma;

à Paola Tokumoto (Biz) e Nuno Moraes, pela alegria musical contagiante;

ao Erison Monteiro, pela disponibilidade em ajudar a todo momento, pelos churras na Laje e pelos momentos massa em RC, Salvador, Dresden, Berlim e Frankfurt (apesar da chuva);

ao Raul Pereira e Larissa Sayuri (Say) pelas risadas, boas comidas, bebedeiras, Jack Browns, Sushizes, Fritzes, ‘boliches do Velozo’, ‘hambúrgueres dos molhos’, rotações intermináveis nas rotatórias da cidade e nos ‘picos de Araras’ e, antes disso, pela companhia e amizade;

à Fernanda Hurbath (Fê), amiga mais do que querida, pela grande amizade, alegria constante, compartilhamento de diveeeeersos ‘não saiu nada no gel!!’, cervas no Sujos para relaxar após muitos dias estressantes e pelos carnavais mais loucos que já passei;

aos meus cachorros e gatos, Baleia, Bilbo, Pequi e Baru, pelo amor incondicional, confiança e ronronar tranquilizante;

aos meus pais e irmãos, pelo amor, por proverem o melhor ambiente para o desenvolvimento das minhas habilidades intelectuais e por me lembrarem que tudo na vida envolve sacrifícios e que o meu grande sacrifício no doutorado foi não ter vocês presentes comigo diariamente;

à Bárbara Leal, minha companheira de vida, graduação, mestrado e doutorado, pela colaboração em tudo, por suas incansáveis revisões de textos, pelas ajudas e organizações dos trabalhos de campo, por me trazer de volta à Terra quando minhas ideias só me levavam à Lua, por estar ao meu lado nos inúmeros momentos felizes e poucos, mas marcantes, momentos ruins desses quatro anos e meio. Você é a grande responsável pela maioria das coisas boas que aconteceram comigo durante o doutorado e seu amor e persistência me acalmaram, me fizeram prosseguir e me trouxeram a confiança que precisava para explorar, conhecer e vivenciar novos lugares.

RESUMO GERAL

Bromélias atmosféricas são cerca de 300 espécies do gênero *Tillandsia* que geralmente compõem o grupo de epífitas vasculares dominante das porções mais altas e externas dos dosséis florestais do continente americano. Diversas adaptações à dessecação fizeram com que essas plantas fossem conhecidas como o caso mais extremo de epifitismo vascular, chegando a formar abundantes comunidades em árvores de ambientes antropizados e se fixassem até mesmo em substratos artificiais, como postes e fios. Por serem formadas em diferentes árvores, vistas como manchas de habitat, envoltas por uma matriz inóspita para epífitas, comunidades epífitas, como as dominadas por bromélias atmosféricas, são consideradas como um ‘sistema ideal’ para o estudo empírico de metacomunidades. Sob a teoria ‘guarda-chuva’ das Metacomunidades, tratamos a cada capítulo desta tese de temas como ecologia funcional, genética de populações, modelagem ao nível individual (IBM) e ecologia de espécies invasoras, para compreender padrões naturais de distribuição e coexistência entre espécies de bromélias atmosféricas. A estruturação desta tese foi guiada de acordo com os paradigmas da teoria de metacomunidades de Leibold et al. (2004). No primeiro capítulo abordamos a influência da heterogeneidade do dossel na abundância e distribuição de bromélias atmosféricas em um ambiente antropizado com múltiplos agrupamentos funcionais arbóreos. No segundo capítulo testamos a influência de atributos arbóreos na formação de metacomunidades de bromélias atmosféricas em múltiplas escalas e como esses efeitos são influenciados pelo aumento ou redução da conectividade entre comunidades locais, resultantes de diferentes densidades arbóreas regionais. No terceiro capítulo testamos possíveis interações positivas e negativas entre três espécies de bromélias atmosféricas com grande sobreposição de nicho e averiguamos como essas interações se refletem na coexistência natural entre elas. No quarto capítulo testamos a estruturação genética de uma metapopulação de *Tillandsia recurvata* (L.) L. e descrevemos sua dinâmica espaço-temporal através de modelagens baseadas no indivíduo (IBM). Concluimos, ao longo dos quatro capítulos, que a estruturação de metacomunidades epífitas dominadas por bromélias atmosféricas depende do grau de heterogeneidade e conectividade entre suas comunidades locais. Especificamente, a formação desses sistemas está relacionada à combinação dos diferentes atributos arbóreos locais que compõem o dossel e à densidade arbórea regional.

PALAVRAS-CHAVE: Bromélias, ecologia de comunidades, epífitas, genética de populações, interações entre espécies, metacomunidades

GENERAL ABSTRACT

Atmospheric bromeliads are a group of ca. 300 species of *Tillandsia* genus, which usually is the dominant group of vascular epiphytes in upper and outer canopy layers of American forests. Many drought adaptations made these plants be known as the extremest case of vascular epiphyte, forming abundant communities on trees of anthropic environments and attaching even to abiotic substrates, as posts and wires. Due to their distribution on distinct trees, seen as habitat patches in an inhospitable matrix, epiphytic communities are regarded as 'ideal systems' for the empiric study of metacommunities. Under the Metacommunity Theory, we deal in each chapter of this thesis with topics such as functional ecology, population genetics, individual-based modelling (IBM), and ecology of weeds, to understand natural patterns of distribution and coexistence among species of atmospheric bromeliads. The structure of this thesis is according the paradigms of Metacommunity Theory of Leibold et al. (2004). In the first chapter, we address the influence of canopy heterogeneity on the abundance and distribution of atmospheric bromeliads in an anthropic environment with multiple functional groups of trees. In the second chapter, we test the influence of tree traits on the assembling of metacommunities of atmospheric bromeliads in multiple scales and whether these effects are affected by the increase or reduction on the connectivity of local communities, arising from distinct regional tree densities. In the third chapter, we test possible positive and negative interactions among three atmospheric bromeliad species with highly overlapping niches and investigate whether these interactions are reflected on their natural coexistence. In the fourth chapter, we tested the genetic structure of a *Tillandsia recurvata* (L.) L. metapopulation and described its temporal-spatial dynamics through the IBM. We concluded, in the course of the four chapter, that the structure of the epiphytic metacommunity dominated by atmospheric bromeliads depends on the heterogeneity degree and connectivity among their local communities. Specifically, the assembling of these systems is related to the local combination of distinct tree traits comprising the canopy and the regional tree density.

KEY-WORDS: Bromeliads, community ecology, epiphytes, metacommunities, population genetics, species interactions

INTRODUÇÃO GERAL

A construção desta tese foi, desde a concepção de seu projeto, pensada de uma forma interdisciplinar, visando a utilização de diferentes abordagens do estudo de ecologia de comunidades e populações. Sob a teoria ‘guarda-chuva’ das Metacomunidades (Leibold et al. 2004), tratamos a cada capítulo de temas como ecologia funcional, genética de populações, modelagem ao nível individual (IBM) e ecologia de espécies invasoras para compreender padrões naturais de distribuição e coexistência entre espécies epífitas (bromélias atmosféricas, em específico). Devido à grande interligação entre tais temas, nenhum deles é muito aprofundado, porém uma breve síntese dos tópicos centrais da tese é dada a seguir.

DE METAPOPLAÇÕES A METACOMUNIDADES

O termo ‘metapopulação’ foi criado por Levins (1969) para descrever as dinâmicas temporais de ‘uma população de populações’ de uma espécie. Segundo ele, populações podem ser definidas como um conjunto de indivíduos que interagem entre si durante um tempo de vida finito. Metapopulações, por sua vez, são sistemas nos quais populações locais estão conectadas pela dispersão de indivíduos de diversas gerações (Hanski & Gilpin 1991). O termo tem origem na noção geral de estrutura hierárquica da natureza e na abstração de paisagens formadas por redes de manchas de habitats interligadas pela dispersão entre populações locais (Hanski & Gaggiotti 2003). Da mesma forma que as dinâmicas de populações locais são definidas pelas taxas de nascimento e morte de seus indivíduos, os processos de extinção e estabelecimento de novas populações em ambientes propícios ao seu estabelecimento (i.e. *turnover*) definem, de modo geral, as dinâmicas de metapopulações (Hanski & Gilpin 1991).

Se duas ou mais espécies coexistem em ambientes interligados, elas formam uma comunidade de metapopulações, ou uma metacomunidade. Metacomunidades podem ser vistas como redes compostas por comunidades ligadas entre si pela dispersão (Wilson 1992). De modo geral, metacomunidades são formadas em duas escalas: uma escala regional maior, composta por várias escalas locais menores e potencialmente heterogêneas conectadas pela dispersão (Leibold and Chase 2018). Possíveis interações entre espécies geralmente ocorrem nas escalas menores, mas a coexistência local e regional delas será também um resultado da dispersão e heterogeneidade espacial (Ricklefs 1987; Leibold and Chase 2018). Além da escala, a ecologia de metacomunidades se difere da ecologia de comunidades tradicional pelo reconhecimento explícito da dispersão e heterogeneidade (McGill 2010; Vellend 2010; Leibold and Chase 2018). A interação desses três fatores resulta nos padrões de ocorrência e coexistência de espécies que nós observamos na natureza. Uma das tentativas de se entender os padrões de composição de espécies em comunidades locais se baseia em quatro modelos [ou paradigmas] conceituais indissociáveis que incluem alguns dos mais importantes fatores da ecologia de comunidades (e.g. seleção de nicho, dispersão, estocasticidade,

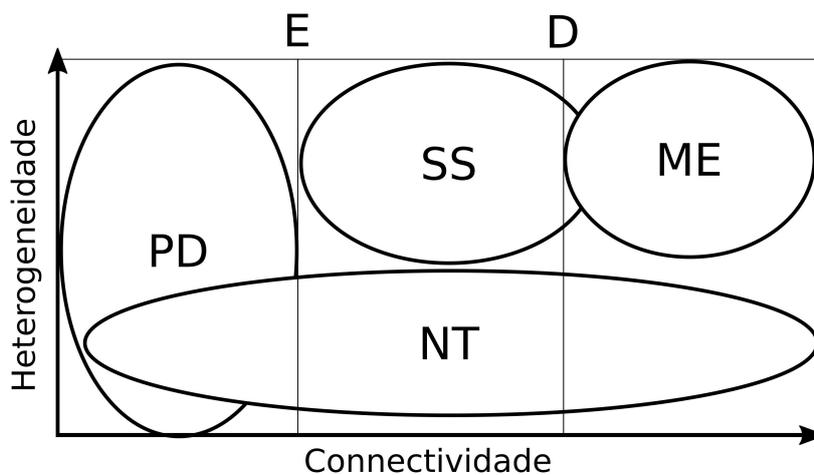
processos de extinção-colonização; Leibold et al. 2004; Holyoak et al. 2005; Leibold and Chase 2018):

(SS) “*species-sorting*” (heterogeneidade ambiental) – pressupõe uma heterogeneidade ambiental que seleciona espécies com capacidades de crescimento e estabelecimento diferenciadas para cada mancha de habitat (Leibold and Chase 2003);

(ME) “*mass-effect*” (fonte-dreno) – pressupõe que as manchas de habitat são interconectadas pela dispersão frequente de comunidades maiores, formadas em ambientes com menores taxas de extinção (i.e. fontes), para comunidades menores, formadas em ambientes com maiores taxas de extinção (i.e. dreno; Mouquet and Loreau 2003);

(PD) “*patch-dynamic*” (competição-dispersão) – pressupõe que as espécies que coexistem em manchas de habitats ambientalmente homogêneas exibem diferentes taxas de dispersão que levam a *trade-offs* relacionados a suas estratégias de vida (e.g. colonizadores X dominantes; Loreau and Mouquet 1999);

(NT) “*neutral-model*” (estocasticidade) – pressupõe que as espécies não diferem na exploração de recursos e que a formação de comunidades se deve exclusivamente à estocasticidade relacionada à demografia, colonização, extinção e dispersão entre comunidades locais (Hubbell 2001).



A importância de cada um desses paradigmas pode ser disposta em dois eixos relacionados ao grau de heterogeneidade e conectividade entre comunidades locais (Fig. XX; Leibold and Chase 2018). Enquanto a baixa heterogeneidade entre manchas de habitat aumenta o efeito da estocasticidade (NT), a

Figura 1. A importância dos quatro paradigmas da teoria de metacomunidades (Leibold et al. 2004) em relação à heterogeneidade e conectividade entre comunidades locais (Figura adaptada de Leibold and Chase 2018). À esquerda de E, as comunidades são limitadas pela dispersão. À direita de D, as comunidades possuem um excesso de dispersão. A diferenciação dos efeitos de SS, ME e PD, sob alta heterogeneidade, dependerá do grau de conectividade entre as comunidades locais (Fig. 1). Por outro lado, cada um dos paradigmas possui diferentes premissas acerca de processos locais (utilização de recursos, interações biológicas, estocasticidade demográfica, deriva) e regionais (heterogeneidade ambiental, dispersão; Leibold and Chase 2018) e a interação de tais processos molda a estrutura de metacomunidades que podem ser classificadas de acordo com a distribuição e coexistência de suas espécies (e.g. tabuleiro de xadrez, aninhado e randômico; Leibold and Mikkelsen 2002).

A maioria dos estudos teóricos considera metacomunidades como sistemas discretos, onde processos locais ocorrem dentro de manchas de habitat definidas e a dispersão entre elas ocorre através de uma matriz inóspita. Estudos empíricos, no entanto, são muitas vezes realizados em sistemas naturais distribuídos em paisagens onde a matriz é habitável ou inexistente, ou se restringem a sistemas clássicos (e.g. arquipélagos, sistemas de lagos, poças de água, bacias hidrográficas). Apesar de pouco estudadas, comunidades epífitas formadas em diferentes árvores também podem ser concebidas como um sistema discreto de metacomunidades, onde cada árvore é vista como uma mancha de habitat imerso em uma matriz completamente inóspita (Burns 2007; Burns and Zotz 2010). Apesar de comunidades epífitas poderem ser vistas como um ‘sistema ideal’ para o estudo empírico de metacomunidades (Burns 2007), o entendimento da complexidade e particularidade desses sistemas é vital para se entender como eles são moldados pelos diferentes fatores e paradigmas que compõem a teoria de metacomunidades.

EPÍFITAS

Epífitas (*epi* = sobre, *phytón* = planta), de modo geral, são plantas que nascem e se desenvolvem em cima de outras sem prejudicá-las (ver Mirbel 1815; Benzing 1990). Este grupo vegetal engloba diferentes tipos de plantas, desde algas aquáticas, hepáticas e musgos até frondosas bromélias que abrigam microcosmos nos tanques de água formado pelo entrelaçamento de suas folhas (i.e. fitotelmas; Kitching 2000). No entanto, diferentemente das epífitas aquáticas que necessitam apenas de adaptações para agarrarem-se a outras plantas, a história da ocupação de ambientes epifíticos terrestres envolveu diversos desafios relacionados à polinização e dispersão de propágulos, ao estabelecimento de juvenis e, principalmente, ao suprimento de água e nutrientes (Lüttge 1989). Uma vez que ambientes epifíticos terrestres estão mecanicamente desacoplados do solo, a falta de ligação direta com um reservatório constante de água é o principal fator limitante para a colonização dos dosséis florestais (Lüttge 1989; Zotz and Bader 2009; Benzing 2012). Por esse mesmo motivo, epífitas são tidas como um dos grupos vegetais mais vulneráveis aos atuais distúrbios antrópicos e às mudanças climáticas (Benzing 1990).

Epífitas, representam 9% de todas as plantas vasculares (Zotz 2013), sendo 55% delas nativas das Américas (Benzing 2012). Em florestas neotropicais, em especial, as epífitas são a forma de vida mais diversa, abrangendo cerca de 50% da flora vascular local e até 15% de sua biomassa total (Hofstede et al. 1993; Foster 2001). É principalmente nesses ambientes que as epífitas possuem um maior papel ecológico, abrigando outros organismos e tendo uma função vital na hidrologia e no fluxo de nutrientes florestal (ver Benzing 1990, 2000, 2012; Zotz and Bader 2009). Dessa forma, qualquer impacto negativo advindo da grande vulnerabilidade de epífitas às mudanças ambientais pode afetar consideravelmente outros componentes dos ecossistemas em que elas estão inseridas.

De mecanismos para estocar água em tecidos suculentos à plantas revivescentes, a limitação

hídrica típica do ambiente epifítico foi contornada por diversas adaptações surgidas em plantas vasculares (ver Benzing 2012). Dosséis vegetais são formados por troncos, galhos e coberturas foliares com características distintas que levam ao cruzamento de diferentes gradientes de luz, temperatura, humidade e suprimento nutricional (Zotz 2016). Essa heterogeneidade de habitats nos dosséis vegetais vai muito além de sua limitação hídrica e levou à seleção de espécies epífitas com diferentes necessidades fisiológicas. A variação vertical na composição de espécies ao longo de dosséis florestais, por exemplo, é um fato continuamente reportado na literatura (e.g. Pittendrigh 1948; Ruiz-Cordova et al. 2014). Esses estudos mostram que as porções superiores dos dosséis são, geralmente, habitadas por plantas mais tolerantes à dessecação, e as porções mais inferiores são habitadas por plantas mais tolerantes ao sombreamento .

BROMÉLIAS ATMOSFÉRICAS

Bromélias atmosféricas geralmente compõem o grupo de epífitas vasculares dominante das porções mais altas e externas dos dosséis florestais do continente Americano (e.g. Pittendrigh 1948; Ruiz-Cordova et al. 2014). Esse grupo abrange cerca de 300 espécies do gênero *Tillandsia* L. (Benzing 2012) e se originou entre 5 e 10 milhões de anos a partir de modificações heterocrônicas (i.e. quando organismos adultos exibem as características juvenis de seus ancestrais; Haeckel 1875) de bromélias-tanque que habitavam paisagens áridas da porção norte da cordilheira dos Andes (ver Benzing 2012). Devido a isso, tais plantas passaram a apresentar tamanhos reduzidos e raízes que raramente se desenvolvem além da sua função de fixação mecânica na planta hospedeira (Benzing 2012). Isso, somado a características como suculência foliar, metabolismo fotossintético CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*), folhas cobertas por tricomas, que absorvem água e nutrientes diretamente da atmosfera (resumido por Benzing 2012), e até mecanismos de transporte hídrico extra-foliar (Herppich et al. 2018), fez com que as bromélias atmosféricas fossem conhecidas como, possivelmente, o caso mais extremo de epifitismo vascular (Benzing 2012). Tantas adaptações contra a dessecação fez com que elas dispensassem plantas hospedeiras e se fixassem até mesmo em substratos artificiais, como postes e fios de eletricidade, se espalhando em diversas paisagens antrópicas (e.g. Puente and Bashan 1994; Wester and Zotz 2010; Benzing 2012).

Tillandsia recurvata (L.) L.

Conhecida por diversos nomes (e.g. *ball-moss*, *Jamaican ball moss*, *musgo de bola*, *heno de bola* e *galinita*) que refletem sua ampla distribuição no continente Americano – desde a Argentina até o sul dos Estados Unidos (Smith and Downs 1977; Global Biodiversity Information Facility: <http://www.gbif.org>) – *Tillandsia recurvata* está entre as espécies de bromélias atmosféricas mais abundantes e conhecidas popularmente. Tal fato se deve à sua grande capacidade de colonização de paisagens antrópicas, onde é capaz de formar populações de milhares de indivíduos em árvores, postes, cercas e até fios elétricos (e.g. Puente and Bashan 1994). *Tillandsia recurvata* se destaca das

outras bromélias atmosféricas por ser a mais xerófita das epífitas tropicais e subtropicais (Biebl 1964) e, talvez, a planta com maior capacidade adaptativa do ocidente (Foster 1945), pelo seu ciclo de vida rápido, auto-fecundação espontânea e intenso crescimento vegetativo por clonagem, que lhes confere o aspecto típico de ‘bola’ (Soltis et al. 1987; Smith et al. 1989; Orozco-Ibarrola et al. 2015; Chilpa-Galván et al. 2018).

Ao contrário de outras epífitas, *T. recurvata* é apontada como beneficiada pelos distúrbios antrópicos e pelas mudanças climáticas atuais (e.g. Caldiz et al. 1993; Guevara-Escobar et al. 2011), que estão levando a um rápido aumento de sua distribuição geográfica (McWilliams 1992). A rápida capacidade de colonização de novas áreas fez com *T. recurvata* se tornasse um conhecido elemento de paisagens antrópicas, atraindo o interesse de pesquisadores de diversas áreas do conhecimento que identificaram desde sua ação antiangiogênica (Lowe et al. 2012, 2014) até o seu uso como bioindicadora (Smodiš et al. 2004; Bermudez et al. 2009). Por outro lado, isso também fez com ela seja considerada danosa para plantas ornamentais e nativas. Em um estudo feito por Birge (1911), no Texas (EUA), por exemplo, o autor relata que era “do conhecimento local que as *ball moss* retiram gradualmente a vida de suas hospedeiras”. Claver et al. (1983), por sua vez, reportou que as populações de *T. recurvata* tiveram “um rápido crescimento nos últimos 10 a 15 anos que causou sérios danos às florestas e plantas ornamentais do entorno de La Plata (Argentina)”, as classificando como uma ‘planta daninha epífita’ (*epiphytic weed*). Tal concepção estimulou o desenvolvimento de diversas técnicas visando o combate ao seu crescimento, incluindo o uso de herbicidas (e.g. Caldiz and Beltrano 1989; Kaplan 2004; Aguilar-Rodriguez et al. 2016). De fato, apesar de não ser uma planta parasita, alguns estudos indicam que grandes populações de *T. recurvata* podem chegar a competir por luz com os ramos de suas hospedeiras, modificar suas cascas e até afetar, por alelopatia, o crescimento de suas plântulas ou de outras epífitas (e.g. Valencia-Diaz et al. 2012; Flores-Palacios et al. 2015; Aguilar-Rodriguez et al. 2016). Apesar da ação direta de *T. recurvata* sobre suas hospedeiras ainda carecer de investigações aprofundadas, esses estudos demonstram a grande capacidade oportunística da espécie para colonizarem rapidamente áreas antropicamente perturbadas.

ESTRUTURA DA TESE

A estruturação desta tese foi guiada de acordo com os paradigmas da teoria de metacomunidades de Leibold et al. (2004). Os temas de cada capítulo são brevemente colocados a seguir em conjunto com os paradigmas da teoria mais abordados por eles (ver siglas):

Capítulo 1 – paradigma SS – Neste capítulo utilizamos o ambiente antropizado de um campus de universidade (UNESP / FCAV em Jaboticabal, SP) que possui plantações de árvores de diferentes tipos funcionais (e.g. *Eucaliptus*, *Pinus*, ipês) como um ‘laboratório’ para detectar possíveis preferências na ocorrência e abundância de bromélias atmosféricas.

Capítulo 2 – paradigmas SS, ME e NT – Neste capítulo buscamos compreender o efeito da combinação de diferentes atributos arbóreos da formação de metacomunidades de bromélias atmosféricas em múltiplas escalas (variação funcional individual, distribuição no dossel, seleção de hospedeiro, abundância, diversidade funcional e composição de espécies). Buscamos também desvendar como esses efeitos são influenciados pelo aumento ou redução da conectividade entre comunidades locais, resultantes de diferentes densidades arbóreas regionais.

Capítulo 3 – paradigma PD – Diferentemente dos capítulos anteriores, neste capítulo deixamos de desconsiderar as espécies de bromélias atmosféricas e buscamos, através de levantamentos em campo e experimentos, medir a sobreposição de seus nichos, testar possíveis interações positivas e negativas e averiguar como essas interações se refletem na coexistência natural entre elas.

Capítulo 4 – paradigma NT – Para excluirmos os efeitos da heterogeneidade ambiental e preferências de nichos, o foco deste capítulo passou de metacomunidades para metapopulações. Em um grupo de árvores de espécies aparentadas e com idades similares, testamos, através de marcadores genéticos e modelagem IBM, a estruturação populacional em escala fina de *Tillandsia recurvata* e descrevemos sua dinâmica espaço-temporal. O enfoque em apenas uma espécie nos permitiu explorar mais o caráter oportunístico de uma das bromélias atmosféricas mais abundantes e amplamente distribuídas do continente americano.

REFERÊNCIAS

- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., ... Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601–613. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15, 237–240.
- Hanski, I., & Gilpin, M. E. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 3–16. doi:https://doi.org/10.1016/B978-0-12-284120-0.50004-8
- Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2003). Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology*, 64, 119–127.
- Wilson, D. S. (1992). Complex Interactions in Metacommunities, with Implications for Biodiversity and Higher Levels of Selection. *Ecology*, 73(6), 1984–2000. doi:10.2307/1941449
- Leibold, M. A., & Chase, J. M. (2018). *Metacommunity Ecology*. New Jersey: Princeton University Press.
- Ricklefs, R. E. (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science (New York, N.Y.)*, 235(4785), 167–71. doi:10.1126/science.235.4785.167
- McGill, B. J. (2010). Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters*, 13(5), 627–642. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01449.x
- Vellend, M. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183–206.
- Holyoak, M., Leibold, M. A., & Holt, R. D. (Eds.). (2005). *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press.
- Leibold, M. A., & Chase, J. M. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Mouquet, N., & Loreau, M. (2003). Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. *The American Naturalist*, 162(5), 544–557. doi:10.1086/378857
- Loreau, M., & Mouquet, N. (1999). Immigration and the Maintenance of Local Species Diversity. *The American Naturalist*, 154(4), 427–440. doi:10.1086/303252
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press.
- Leibold, M. A., & Mikkelsen, G. M. (2002). Coherence, Species Turnover, and Boundary Clumping: Elements of Meta-Community Structure. *Oikos*, 97(2), 237–250.
- Burns, K. C., & Zotz, G. (2010). A hierarchical frameworks for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale. *Ecology*, 91(2), 377–385.

- Burns, K. C. (2007). Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology*, 95(5), 1142–1151.
- Mirbel, C. F. B. (1815). *Éléments de physiologie végétale et de botanique*. Magimel.
- Benzing, D. H. (1990). *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge University Press.
- Benzing, D. H. (2012). *Air Plants: epiphytes and aerial gardens*. New York, NY: Cornell University Press.
- Benzing, D. H. (2000). *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Benzing, D. H. (2008). *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Kitching, R. L. (2000). *Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata*. Cambridge University Press.
- Lüttge, U. (1989). Vascular epiphytes: setting the scene. In U. Lüttge (Ed.), *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology. Ecological studies* (pp. 1–14). Berlin: Springer.
- Zotz, G., & Bader, M. Y. (2009). Epiphytic Plants in a Changing World-Global: Change Effects on Vascular and Non-Vascular. *Progress in Botany*, 70, 147–170.
- Hofstede, R. G., Wolf, J. H., & Benzing, D. H. (1993). Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian upper montane rain forest. *Selbyana*, 37–45.
- Foster, P. (2001). The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, 55(1–2), 73–106. doi:10.1016/S0012-8252(01)00056-3
- Zotz, G. (2016). Epiphyte Communities. In *Plants on Plants—The Biology of Vascular Epiphytes* (pp. 167–202). Springer.
- Pittendrigh, C. S. (1948). The bromeliad-Anopheles-malaria complex in Trinidad. I-The bromeliad flora. *Evolution*, 2(1), 58–89.
- Ruiz-Cordova, J. P., Toledo-Hernández, V. H., & Flores-Palacios, A. (2014). The effect of substrate abundance in the vertical stratification of bromeliad epiphytes in a tropical dry forest (Mexico). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(8), 375–384. doi:10.1016/j.flora.2014.06.003
- Haeckel, E. (1875). Die Gastrula and die Eifurchung der Thiere, Iena z. *Naturwiss*, 9, 402–508.
- Herppich, W. B., Martin, C. E., Tötze, C., Manke, I., & Kardjilov, N. (2018). External water transport is more important than vascular transport in the extreme atmospheric epiphyte *Tillandsia usneoides* (Spanish moss). *Plant, Cell and Environment*, 2. doi:10.1111/pce.13496
- Puente, M. E., & Bashan, Y. (1994). The desert epiphyte *Tillandsia recurvata* harbours the nitrogen-fixing bacterium *Pseudomonas stutzeri*. *Canadian Journal Of Botany*, 72(3), 406–408. doi:10.1109/ISMAR.2003.1240713

- Wester, S., & Zotz, G. (2010). Growth and survival of *Tillandsia flexuosa* on electrical cables in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 26(1), 123–126. doi:10.1017/S0266467409990459
- Smith, L. B., & Downs, R. J. (1977). Tillandsioideae (Bromeliaceae). In *Flora Neotropica* (pp. 661–1178).
- Biebl, R. (1964). Zum Wasserhaushalt von *Tillandsia recurvata* L. und *Tillandsia usneoides* L. auf Puerto Rico. *Protoplasma*, 58(3), 345–368. doi:10.1007/BF01253007
- Foster, M. D. (1945). Blueprint of the jungle as depicted by the altitude of growth of the Bromeliads with notes on the culture of certain tropical epiphytes. *Bulletin of New York Botanical Garden*, 46, 9–16.
- Soltis, D. E., Gilmartin, A. J., Rieseberg, L., & Gardner, S. (1987). Genetic Variation in the Epiphytes *Tillandsia ionantha* and *T. recurvata* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany*, 74(4), 531–537.
- Smith, A. K., Martin, C. E., & Lüttge, U. (1989). Gas exchange and water vapor uptake in the atmospheric CAM bromeliad *Tillandsia recurvata* L.: the influence of trichomes. *Botanica Acta*, 102, 80–84.
- Orozco-Ibarrola, O. A., Flores-Hernández, P. S., Victoriano-Romero, E., Corona-López, A. M., & Flores-Palacios, A. (2015). Are breeding system and florivory associated with the abundance of *Tillandsia* species (Bromeliaceae)? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177(1), 50–65. doi:10.1111/boj.12225
- Chilpa-Galván, N., Márquez-Guzmán, J., Zotz, G., Echevarría-Machado, I., Andrade, J. L., Espadas-Manrique, C., & Reyes-García, C. (2018). Seed traits favouring dispersal and establishment of six epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae) species. *Seed Science Research*, 1–11. doi:10.1017/S0960258518000247
- Caldiz, D. O., Beltrano, J., Fernández, L. V., & Andía, I. (1993). Survey of *Tillandsia recurvata* L.: preference, abundance and its significance for natural forests. *Forest Ecology and Management*, 57, 161–168.
- Guevara-Escobar, A., Cervantes-Jiménez, M., Suzán-Azpiri, H., González-Sosa, E., Hernández-Sandoval, L., Malda-Barrera, G., & Martínez-Díaz, M. (2011). Fog interception by Ball moss (*Tillandsia recurvata*). *Hydrology and Earth System Sciences*, 15, 2509–2518. doi:10.5194/hess-15-2509-2011
- McWilliams, E. (1992). *Chronology of the natural range expansion of Tillandsia recurvata (Bromeliaceae) in Texas. Contributions to Botany (Vol. 15)*.
- Lowe, H. I. C., Watson, C. T., Badal, S., Toyang, N. J., & Bryant, J. (2012). Kinase inhibition by the Jamaican ball moss, *Tillandsia recurvata* L. *Anticancer Research*, 32(10), 4419–4422.
- Lowe, H. I. C., Toyang, N. J., Watson, C. T., Ayeah, K. N. N., & Bryant, J. (2014). Antileukemic

- activity of *Tillandsia recurvata* and some of its cycloartanes. *Anticancer Research*, 34(7), 3505–3509.
- Smodiš, B., Pignata, M. L., Saiki, M., Cortés, E., Bangfa, N., Markert, B., ... Frontasyeva, M. (2004). Validation and application of plants as biomonitors of trace element atmospheric pollution - A Co-Ordinated effort in 14 countries. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 49(1–3), 3–13. doi:10.1007/s10874-004-1210-2
- Bermudez, G. M. A., Rodriguez, J. H., & Pignata, M. L. (2009). Comparison of the air pollution biomonitoring ability of three *Tillandsia* species and the lichen *Ramalina celastri* in Argentina. *Environmental Research*, 109(1), 6–14. doi:10.1016/j.envres.2008.08.014
- Birge, W. I. (1911). The anatomy and some biological aspects of the “ball moss”, *tillandsia recurvata* L. *Bulletin of The University of Texas*, 194(20).
- Claver, F. K., Alaniz, J. R., & Caldiz, D. O. (1983). *Tillandsia* spp.: Epiphytic weeds of trees and bushes. *Forest Ecology and Management*, 6(4), 367–372. doi:10.1016/0378-1127(83)90044-0
- Caldiz, D. O., Beltrano, J., Fernández, L. V., & Andía, I. (1993). Survey of *Tillandsia recurvata* L.: preference, abundance and its significance for natural forests. *Forest Ecology and Management*, 57, 161–168.
- Kaplan, J. (1999). 5,981,434. United States.
- Aguilar-Rodríguez, S., Terrazas, T., Huidobro-Salas, M. E., & Aguirre-León, E. (2016). Anatomical and histochemical bark changes due to growth of *Tillandsia recurvata* (ball moss). *Botanical Sciences*, 94(3), 551–562. doi:10.17129/botsci.531
- Valencia-Díaz, S., Flores-Palacios, A., Rodríguez-López, V., & Jiménez-Aparicio, A. R. (2012). Effects of *Tillandsia recurvata* extracts on the seed germination of *Tillandsia* spp. *Allelopathy Journal*, 29, 125–136.
- Flores-Palacios, A., García-Franco, J. G., & Capistrán-Barradas, A. (2015). Biomass, phorophyte specificity and distribution of *Tillandsia recurvata* in a tropical semi-desert environment (Chihuahuan Desert, Mexico). *Plant Ecology and Evolution*, 148(1), 68–75. doi:10.5091/plecevo.2015.874
- Aguilar-Rodríguez, S., Terrazas, T., Huidobro-Salas, M. E., & Aguirre-León, E. (2016). Anatomical and histochemical bark changes due to growth of *Tillandsia recurvata* (ball moss). *Botanical Sciences*, 94(3), 551–562. doi:10.17129/botsci.531

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Concluimos, ao longo dos quatro capítulos que compõem essa tese, que a estruturação de metacomunidades epífitas dominadas por bromélias atmosféricas depende do grau de heterogeneidade e conectividade entre suas comunidades locais. Especificamente, a formação desses sistemas está relacionada à combinação dos diferentes atributos arbóreos locais que compõem o dossel e à densidade arbórea regional. Observamos que:

(I) a interação de múltiplos atributos arbóreos pode gerar diferentes microclimas no interior dos dosséis e atuar como um importante fator ambiental na montagem de comunidades locais. Mas diferentes combinações de atributos arbóreos podem resultar em diferentes abundâncias e distribuições de bromélias atmosféricas nas árvores hospedeiras;

(II) diferentes combinações de atributos arbóreos afetam diferentemente a morfofisiologia (e o fitness) de bromélias atmosféricas, influenciando sua distribuição no dossel, sua seleção de hospedeiro, sua abundância e sua composição funcional e de espécies na metacomunidade. Mas, a limitação ou incremento da dispersão de suas sementes pelo vento (efeito de massa), resultante de diferentes densidades arbóreas regionais, pode reduzir a contribuição relativa dos atributos arbóreos na formação das metacomunidades;

(III) espécies de bromélias atmosféricas com grande sobreposições de nichos apresentam interações locais complexas entre si, mas a coexistência entre elas também dependerá do grau de conectividade entre as comunidades locais. Em ambientes com dispersão limitada, a interação local será reduzida e não refletirá na coexistência global entre as espécies. Em ambientes com uma dispersão maciça, enquanto o efeito de interações positivas é refletido na coexistência global entre elas, o efeito de interações negativas é sobrepujado pelo efeito de massa entre as comunidades locais;

(IV) a auto fecundação espontânea e crescimento clonal de muitas bromélias atmosféricas, como *Tillandsia recurvata*, podem acelerar a colonização de novos ambientes e que um rápido e eficiente ciclo de vida contribui para reduzir o efeito da endogamia, alta estruturação e baixa diversidade genética oriundos desses tipos de reprodução. Além disso, baixas densidades arbóreas podem reduzir a estruturação de populações de bromélias atmosféricas e contribuir para o seu rápido espalhamento em novas paisagens.

Os resultados gerados nesta tese demonstram que comunidades de bromélias atmosféricas possuem um grande potencial para o estudo de metacomunidades devido ao fácil acesso a múltiplas comunidades locais (próximos ou dentro de centros urbanos). A grande abundância de indivíduos em cada comunidade, apesar da baixa diversidade de espécies, também é um facilitador, pois reduz o efeito de muitas espécies raras que são de difícil localização e triagem. Além disso, a biologia reprodutiva e a rápida colonização de novos ambientes por muitas bromélias atmosféricas

demonstra que esses sistemas podem ser utilizados como modelo para o estudo da dinâmica de espalhamento de espécies oportunistas. De fato, observamos ao longo dos quatro capítulos dessa tese que o rápido espalhamento de bromélias atmosféricas pode ser estimulado por interações positivas entre elas e, principalmente, pela redução da densidade arbórea (i.e. deflorestamento), que (i) seleciona árvores com maiores capacidades hospedeiras; (ii) aumenta a velocidade do vento entre as árvores, aumentando o fluxo e as distâncias de dispersão entre comunidades locais e reduzindo a estruturação genética entre populações; e (iii) reduz o efeito de interações locais negativas. Ressalta-se que o espalhamento de bromélias atmosféricas, ao contrário de muitas outras epífitas vasculares, é de fato beneficiada por ações antrópicas indiretas, como o deflorestamento, e ações diretas como transplantes entre árvores, construção de componentes abióticos que possivelmente atuam como conectores entre comunidades (e.g. postes e fios de eletricidade), ou até mesmo pelo uso como objetos decorativos. Novos estudos poderiam, portanto, explicar as diferenças ecológicas existentes entre diferentes grupos de epífitas e elucidar as diferenças de distribuição e abundância existentes entre espécies de bromélias atmosféricas.