

## RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste trabalho será disponibilizado somente a partir de 16/03/2018.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Campus Botucatu



**INTERAÇÃO EPÍFITO-FORÓFITO: INFLUÊNCIA DAS  
VARIÁVEIS AMBIENTAIS E DIVERSIDADE  
FILOGENÉTICA NO GRADIENTE DE UMIDADE MATA DE  
BREJO – FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECÍDUA –  
CERRADÃO**

**SABRINA ANSELMO JOANITTI**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutora no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração em Morfologia e Diversidade Vegetal.

**BOTUCATU- SP**

**2017**



**unesp**



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
Campus Botucatu



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

INTERAÇÃO EPÍFITO-FORÓFITO: INFLUÊNCIA DAS  
VARIÁVEIS AMBIENTAIS E DIVERSIDADE  
FILOGENÉTICA NO GRADIENTE DE UMIDADE MATA DE  
BREJO – FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECÍDUA –  
CERRADÃO

**SABRINA ANSELMO JOANITTI**

**PROFA. DRA. ANDRÉIA ALVES REZENDE**  
Orientadora

**PROF. DRA. VERIDIANA DE LARA WEISER BRAMANTE**  
Co-orientadora

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutora no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração em Morfologia e Diversidade Vegetal.

**BOTUCATU- SP**

**2017**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Joanitti, Sabrina Anselmo.

Interação epífita-forófito : influência das variáveis ambientais e diversidade filogenética no gradiente de umidade mata de brejo - floresta estacional semidecídua - cerrado / Sabrina Anselmo Joanitti. - Botucatu, 2017

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Andréia Alves Rezende

Coorientador: Veridiana de Lara Weiser Bramante

Capes: 20300000

1. Fisiologia vegetal. 2. Epífitas. 3. Plantas hospedeiras.  
4. Diversidade das plantas - Conservação. 5. Estresse vegetal.  
6. Fatores bióticos. 7. Fatores abióticos.

Palavras-chave: Cerradão; Conservantismo filogenético;  
Fatores bióticos; Fatores abióticos; Floresta estacional  
semidecídua; Mata de brejo; Filogenia; Plantas hospedeiras.

*Dedico...*

*Ao meu esposo, Rodrigo,  
Aos meus pais Edison e Fátima,  
Por mais essa nossa conquista.*

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço à Comissão de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior (CAPES), pela bolsa de doutorado concedida.

À Profa. Dra. Andréia Alves Rezende pelo apoio à pesquisa, atenção e prontidão com os compromissos como orientadora.

À Profa. Dra. Veridiana de Lara Weiser Bramante pela orientação deste projeto de pesquisa, incentivo e apoio durante o desenvolvimento deste trabalho em busca de melhores resultados, e pela paciência dedicada ao esclarecimento de minhas dúvidas quantos aos processos que envolveram este trabalho.

Ao Prof. Dr. Osmar Cavassan pela orientação durante a iniciação científica e pela contribuição com o desenvolvimento deste trabalho.

Ao amigo Msc. André Luiz Giles pela ajuda nas coletas, nas análises estatísticas, nas correções dos trabalhos e discussões sobre carreira acadêmica.

Ao colega Prof. Dr. Danilo Muniz Silva pela ajuda nas análises filogenéticas, discussão dos resultados e disponibilidade em sempre atender às minhas dúvidas.

À minha amiga de pós-graduação Msc. Angélica Lino Rodrigues pelo apoio durante o desenvolvimento deste trabalho, pelas discussões sobre a carreira acadêmica e pelos momentos agradáveis no departamento.

Ao diretor do Jardim Botânico Municipal de Bauru, Luiz Carlos de Almeida Neto, pela autorização concedida para a realização deste trabalho.

Ao meu esposo, Rodrigo, pelo incentivo, pelo companheirismo, pela cumplicidade e pela amizade.

Aos meus pais que me ensinaram a agir com honestidade e sempre me apoiaram ao longo da minha vida.

E a todos que direta ou indiretamente contribuíram para o desenvolvimento desta pesquisa.

A todos vocês, meus sinceros agradecimentos.

*"Acreditamos saber que existe uma saída, mas não sabemos onde está. Não havendo ninguém do lado de fora que nos possa indicá-la, devemos procurá-la por nós mesmos. O que o labirinto ensina não é onde está a saída, mas quais são os caminhos que não levam a lugar algum".*

*(Norberto Bobbio)*

## SUMÁRIO

<b>RESUMO</b> .....	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>3</b>
<b>CONSIDERAÇÕES INICIAIS</b> .....	<b>4</b>
<b>Epífitos vasculares</b> .....	<b>4</b>
<b>Interação epífito-forófito</b> .....	<b>6</b>
<b>Estudos realizados com epífitos vasculares</b> .....	<b>9</b>
<b>Diversidade filogenética</b> .....	<b>12</b>
<b>Referências bibliográficas</b> .....	<b>16</b>
<b>CAPÍTULO 1 – LUMINOSIDADE E UMIDADE DETERMINAM A DISTRIBUIÇÃO DE EPÍFITOS EM FLORESTAS NEOTROPICAIS</b> .....	<b>27</b>
<b>Resumo</b> .....	<b>27</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>29</b>
<b>Introdução</b> .....	<b>30</b>
<b>Material e métodos</b> .....	<b>31</b>
Área de estudo .....	31
Amostragem .....	32
Forma de análise dos resultados .....	33
<b>Resultados</b> .....	<b>34</b>
<b>Discussão</b> .....	<b>36</b>
<b>Conclusão</b> .....	<b>41</b>
<b>Referências bibliográficas</b> .....	<b>41</b>
<b>CAPÍTULO 2 - RELAÇÃO FILOGENÉTICA ENTRE EPÍFITOS VASCULARES E FORÓFITOS EM TRÊS FORMAÇÕES VEGETAIS</b> .....	<b>60</b>
<b>Resumo</b> .....	<b>60</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>62</b>
<b>Introdução</b> .....	<b>63</b>

<b>Material e métodos .....</b>	<b>66</b>
Área de estudo .....	66
Amostragem .....	67
Análise filogenética .....	67
Forma de análise dos resultados .....	68
<b>Resultados .....</b>	<b>69</b>
<b>Discussão .....</b>	<b>70</b>
<b>Conclusão .....</b>	<b>73</b>
<b>Referências bibliográficas .....</b>	<b>73</b>
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>94</b>
<b>ANEXOS .....</b>	<b>95</b>

## RESUMO

Epífitos vasculares são plantas autotróficas, que germinam, enraízam e crescem utilizando-se de outras plantas como suporte, e são independentes dos forófitos na obtenção de água e nutrientes. A maioria das pesquisas que abordaram a diversidade em epífitos se baseou em métodos tradicionais, como riqueza de espécies, a partir da contagem do número de espécies que ocorrem em um determinado local. Ao estimar a diversidade dessa maneira, espécies raras e comuns apresentam o mesmo peso nessa quantificação. Portanto, medidas de diversidade que incorporam informações filogenéticas sobre as espécies ou indivíduos são mais robustas do que aquelas que não o fazem. A diversidade de epífitos é determinada principalmente pelo clima, pela disponibilidade de água, pelo tamanho, pelas características da casca e pela arquitetura do forófito. A combinação de certas condições, estruturas e recursos ambientais criam microambientes que determinam a distribuição e abundância das espécies de epífitos. Nossos objetivos consistiram em compreender a importância das variáveis bióticas e abióticas na estrutura da comunidade de epífitos vasculares e a diversidade filogenética entre epífitos e forófitos em três formações vegetais: mata de brejo, floresta estacional semidecídua e cerrado, no município de Bauru, estado de São Paulo. A condição microclimática da mata de brejo explica a relação positiva entre a abundância de epífitos e o tamanho do forófito, padrão que não se repete no cerrado e na floresta estacional semidecídua. As variáveis ambientais desempenharam um papel dominante na determinação da riqueza e composição de espécies de epífitos vasculares nas três formações vegetais estudadas. Este resultado demonstra que a distribuição espacial dos epífitos vasculares e a sua diversidade são previsíveis em escalas espaciais em razão dessa condição microclimática. As espécies de epífitos vasculares são filogeneticamente próximas entre si em uma mesma formação vegetal, demonstrando a existência de um conservantismo filogenético entre as espécies. Sugerimos que na mata de brejo a competição é responsável por moldar a comunidade de epífitos vasculares. A maior diversidade filogenética de forófitos proporciona uma maior diversidade filogenética de epífitos, portanto, diferentes espécies de epífitos podem ter desenvolvido adaptações a diferentes espécies de forófitos. Além disso, as adaptações dos epífitos permanecem na sua filogenia, são passadas para os seus descendentes e estão diretamente relacionadas às características dos forófitos.

Palavras-chave: cerradão, conservantismo filogenético, fatores bióticos, fatores abióticos, filogenia, floresta estacional semidecídua, mata de brejo, plantas hospedeiras.

## ABSTRACT

Vascular epiphytes are autotrophic plants that germinate, root, and grow using other plants as support, and are independent of phorophytes in obtaining water and nutrients. Most studies that have addressed epiphyte diversity were based on traditional methods, such as species richness, counting the number of species that occur in a specific location. Estimating diversity in this way, rare and common species have the same weight in this quantification. Therefore, diversity measures that incorporate phylogenetic information about species or individuals are more robust than those that do not. The diversity of epiphytes is determined mainly by climate, water availability, size, bark traits and architecture of phorophytes. The combination of certain environmental conditions, structures and resources create microenvironments that determine the distribution and abundance of epiphyte species. Our aims were to understand the importance of biotic and abiotic variables in the vascular epiphytes community structure, and the phylogenetic relationship between epiphytes and phorophytes in three plant formations: swamp forest, semideciduous seasonal forest and woodland savanna, in the municipality of Bauru, state of São Paulo. The swamp forest microclimatic condition explains the positive relationship between the abundance of epiphytes and the size of the phorophytes, a pattern which does not repeat in the woodland savanna and in the semideciduous seasonal forest. The environmental variables played a dominant role in determining the richness and composition of vascular epiphyte species in the three plant formations studied. This result demonstrates that the spatial distribution of vascular epiphytes and their diversity are predictable at spatial scales due to this microclimatic condition. Phylogenetically, vascular epiphyte species are closely related in the same plant formation, demonstrating the existence of a phylogenetic conservatism among species. We suggest that, in the swamp forest, competition is responsible for shaping the community of vascular epiphytes. The higher phylogenetic diversity of phorophytes provides a higher phylogenetic diversity of epiphytes. Therefore, different epiphytes species may have developed adaptations to different phorophytes species. Besides, epiphyte adaptations remain on their own phylogeny, are passed on to the descendants, and are directly related to the characteristics of phorophytes.

Keywords: abiotic factors, biotic factors, host plants, phylogeny, phylogenetic conservatism, semideciduous seasonal forest, swamp forest, woodland savana.

## CONSIDERAÇÕES INICIAIS

### Epífitos vasculares

Os epífitos vasculares foram definidos por Mueller-Dombois e Ellenberg (1974) como plantas autotróficas, vasculares, que germinam, enraízam e crescem utilizando-se de outras como suporte. Posteriormente, Madison (1977), descreveu os “epífitos verdadeiros” como plantas que normalmente germinam na superfície de outra planta viva e passam todo o seu ciclo de vida sem se conectarem com o solo. Também incluiu na classificação a forma de vida hemiepífito, i.e., plantas autotróficas vasculares que germinam sobre outras plantas e, posteriormente, estabelecem suas raízes no solo (hemiepífito primário) ou plantas que germinam no solo, crescem sobre as árvores e, posteriormente, perdem seu contato com o solo (hemiepífito secundário) (MUELLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974), e Kress (1986) definiu os epífitos verdadeiros ou holoeépífitos, como plantas que normalmente passam todo o seu ciclo de vida “empoleiradas” em outra planta, mas que não são parasitas, pois retiram todos os nutrientes minerais de fontes não-terrestres. Benzing (1990) descreveu o epifitismo vascular como uma interação entre duas espécies, onde o epífito utiliza-se apenas do substrato fornecido pela planta suporte (forófito *sensu* OCHSNER, 1928) como base para o seu desenvolvimento. Na classificação de Benzing (1990), os epífitos vasculares foram classificadas de acordo com a sua relação com o forófito nas seguintes categorias: epífitos verdadeiros, também denominadas de holoeépífitos por Schimper (1888), como espécies em que todos os indivíduos não apresentam contato com o solo da floresta, nem com os vasos dos hospedeiros, durante todo o seu ciclo de vida; epífitos acidentais, como espécies que embora não possuam nenhuma adaptação para o hábito epifítico, podem ocasionalmente apresentarem indivíduos que podem crescer sobre outros vegetais e atingir a maturidade sem nunca enraizar no solo; epífitos facultativas, como espécies que podem apresentar indivíduos que crescem no solo e outros nos forófitos; hemiepífitos primários, plantas que germinam sobre os forófitos e, posteriormente, projetam e estabelecem suas raízes no solo; hemiepífitos secundários, plantas que germinam no solo e, posteriormente, estabelecem contato com o forófito, perdendo a ligação com o solo. Nadkarni (1994) ressaltou que os epífitos são fisicamente independentes do solo da floresta durante seu ciclo de vida e obtém apoio, mas não nutrientes dos forófitos.

Os epífitos vasculares (holoepífitos *sensu* BENZING, 1990) compreendem aproximadamente 9% da diversidade de plantas vasculares em florestas tropicais e subtropicais úmidas (BENZING, 1990; GENTRY, DODSON, 1987), e também ocorrem em florestas secas, porém em menor diversidade (FLORES-PALACIOS; GARCIA-FRANCO, 2006). Os epífitos vasculares representam um importante componente florístico, estrutural e funcional (ELLWOOD; FOSTER, 2004) e contribuem para a diversidade florística local e regional de uma comunidade vegetal (BENZING, 1990).

Em geral, são mais diversas em florestas tropicais úmidas, com elevação mediana e solos ricos em nutrientes (GENTRY; DODSON, 1987). Em ambientes com baixa umidade relativa, são representadas por espécies de famílias especializadas no epifitismo como Bromeliaceae, Cactaceae e Orchidaceae e, em condições um pouco mais úmidas, também por espécies de Polypodiaceae e Piperaceae (GENTRY, DODSON, 1987; JOANITTI et al., no prelo). Há, portanto, um decréscimo tanto em número de espécies como em número de indivíduos dos ambientes mais úmidos para os mais secos (JOHANSSON, 1974; SCHIMPER, 1888), embora a abundância de epífitos também diminua em ambientes onde a pluviosidade anual excede 2500 mm, em que o excesso de umidade pode prejudicar o estabelecimento e a sobrevivência dos epífitos (WOLF; FLAMENCO, 2003).

As espécies de epífitos vasculares apresentam inúmeras adaptações morfológicas e fisiológicas à nutrição, que foram selecionadas ao longo do processo evolutivo, tais como a formação de estolões e de grande quantidade de raízes em alguns grupos (Bromeliaceae, Cactaceae e Orchidaceae); o controle no consumo e perda de água, através de uma alta eficiência estomática ou uma dessecação natural temporária, para as espécies que ocorrem em ambientes sob intenso estresse hídrico (MANIA, 2013) como as espécies pertencentes ao gênero *Pleopeltis* (COUTINHO, 1962); a presença das vias fotossintéticas CAM na maioria das espécies (ROSA-MANZANO et al., 2014); a reserva de água, seja internamente em tecidos vivos ou mortos, seja externamente em cisternas (como na maioria das espécies de Bromeliaceae); a presença de tricomas ou escamas epidermais, em Bromeliaceae, que controlam a absorção de água da atmosfera ou da cisterna; ou a associação simbiótica com formigas (mirmecofitismo) para obtenção dos nutrientes dos excretas desses animais em troca de abrigo (Bromeliaceae) (BENZING, 1990). As folhas das espécies epifíticas da família Orchidaceae apresentam caracteres que podem ser interpretados como adaptações à economia de água, como

folhas hipostomáticas e coriáceas, elemento escasso para plantas de hábito epifítico (OLIVEIRA; SAJO, 1999).

Algumas espécies são poiquiloídricas, ou seja, resistentes à seca, quando secam, suas células, geralmente pequenas e sem vacúolo, se enrugam uniformemente, sem danificar a estrutura protoplasmática. Desta forma, permanecem viáveis, como espécies dos gêneros *Pleopeltis*, *Polypodium* e *Hymenophyllum*, sendo capazes de retornar à forma original assim que chove. Outras possuem características xeromórficas, como tricomas foliares, epiderme cutinizada, tecidos de absorção e de reserva de água, folhas e pseudobulbos suculentos, velame e disposição das folhas em forma de rosetas (COUTINHO, 1962).

A importância ecológica do epifitismo nas comunidades florestais consiste na contribuição para a diversidade biológica e no equilíbrio interativo: as espécies epifíticas proporcionam recursos alimentares (néctar, pólen, frutos, água) e microambientes especializados para a fauna do dossel, constituída por uma infinidade de organismos voadores, arborícolas e escansoriais, os quais vivem tanto no solo como em árvores (WAECHTER, 1992). Muitos invertebrados e anfíbios dependem de depósitos de água parada, como aqueles fornecidos pelas bromélias tanque, para completarem seus ciclos de vida, dessa maneira as bromélias são espécies chaves e funcionam como elementos nucleadores para esses organismos (DAMASCENO, 2005).

### **Interação epífita-forófito**

As interações positivas, mutualismo e comensalismo, entre espécies estão presentes nas comunidades naturais e desempenham um papel importante na estruturação das comunidades vegetais. Até o presente momento, os conceitos da Ecologia mais considerados como responsáveis por moldarem uma comunidade vegetal, são o modelo de competição proposto por Lotka e Volterra (TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2010), o princípio da exclusão competitiva de Gause (TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2010) e a teoria sobre nicho de Hutchinson (TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2010). Nesse contexto, a maioria dos pesquisadores tem trabalhado apenas com a importância das interações “negativas”, competição e predação, para a estruturação das comunidades vegetais. Entretanto, estudos demonstram que a influência das interações positivas sobre a população e a comunidade, como a facilitação (BRONSTEIN, 2009; BRUNO, STACHOWICZ, BERTNESS, 2003; CALLAWAY, WALKER, 1997; VALIENTE-BANUET, VERDÚ, 2007) são tão

importantes quanto os outros fatores, tendo efeito muito forte sobre o desenvolvimento individual; o crescimento e a distribuição das populações; a diversidade e a composição de espécies e a dinâmica da comunidade (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003). Além da facilitação, outros tipos de interação positiva podem desempenhar papéis fundamentais na estruturação de uma comunidade vegetal, como o inquilinismo e o comensalismo, os quais apresentam definições conflitantes na ecologia.

As definições ecológicas atribuídas para explicar a interação entre epífitos e forófitos variam entre comensalismo (BENNETT, 1986; BURNS, 2007; SÁYAGO et al., 2013; SILVA et al., 2010; WAECHTER, 1992; WAGNER, MEDIETA-LEIVA, ZOTZ, 2015) e inquilinismo (MANIA, 2013), não havendo um consenso sobre qual seria o termo mais adequado. Na Ecologia, o inquilinismo é definido com uma interação onde apenas uma espécie (o inquilino) se beneficia, procurando abrigo ou suporte no corpo de outra espécie (o hospedeiro) sem prejudicá-lo (CAMPBELL et al., 2010). De acordo com Mania (2013), o epifitismo é considerado uma relação ecológica interespecífica harmônica do tipo inquilinismo, que ocorre entre espécies vegetais, onde uma espécie beneficia-se do substrato proporcionado por outra espécie sem prejuízo para esta última. Alguns autores (BENNETT, 1986; BENZING, 1990; BURNS, 2007; SÁYAGO et al., 2013; SILVA et al., 2010; WAECHTER, 1992; WAGNER, MEDIETA-LEIVA, ZOTZ, 2015) consideraram a relação epífita vascular – forófito uma interação comensal entre plantas, onde a espécie dependente (a epífita) beneficia-se do substrato proporcionado pela espécie de forófito, sem implicações nutricionais entre as espécies envolvidas (WAECHTER, 1992). Para suprir as suas necessidades nutritivas, os epífitos recorrem à utilização direta da atmosfera de onde obtêm a água, absorvida na forma líquida (chuva, orvalho e neblina) e os nutrientes nela dissolvidos (WALTER; BRECKLE, 1986), sem causar danos ao forófito.

Etimologicamente a palavra comensal vem do latim “commensalis” e significa "compartilhar uma mesa, uma refeição". Na Ecologia, o termo comensal originalmente diz respeito a associações entre espécies onde apenas uma das espécies é favorecida pela interação enquanto a outra não é afetada (GUREVICH, SCHEINER, FOX, 2009; JONHSON, GRAHAM, SMITH, 1997;), ou seja, uma espécie afeta benéficamente uma segunda espécie, mas a segunda não tem efeito (bom ou ruim) na primeira (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 1996). Portanto, trata-se de um tipo de interação positiva, representando, talvez, o primeiro passo em direção ao desenvolvimento de interações benéficas (ODUM, 1983).

Outro conceito que tem chamado a atenção é o de facilitação, o qual tem sido notavelmente utilizado. Alguns autores (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003) o definem como uma interação que beneficia uma espécie e não prejudica a outra, ou seja, pode ser neutro ou benéfico para a espécie facilitadora, mas não prejudicial. Em outras definições (CALLAWAY, 2007), a facilitação pode ter qualquer resultado possível (benéfico, neutro ou mesmo nocivo) para o facilitador. A facilitação, ainda é definida como uma interação na qual a presença de uma espécie altera o ambiente de maneira a favorecer o crescimento, a sobrevivência e/ou reprodução de uma segunda espécie e de acordo com algumas definições, a facilitação pode ser mutualista, antagônica ou comensal (BRONSTEIN, 2009). A facilitação também foi reconhecida como um mecanismo potencialmente importante na sucessão de plantas e a maioria das pesquisas neste campo concentram-se nas interações planta-planta (BRONSTEIN, 2009).

Essas interações facilitadoras ou positivas são consideradas encontros entre organismos que beneficiam pelo menos um dos participantes e não causam dano a nenhum dos dois (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003). Interações positivas podem ocorrer quando um organismo torna o ambiente local mais favorável para outro, quer diretamente através da redução do estresse térmico, hídrico ou nutricional (sombreamento ou simbioses nutricionais), ou indiretamente através da remoção dos competidores ou predadores (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003). Muitas espécies modificam o ambiente local e facilitam as espécies vizinhas simplesmente através da sua presença, como por exemplo, as árvores que promovem sombra no chão da floresta através de suas copas, alterando os regimes de luz e umidade para inúmeras outras espécies (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003). Considerando estudos de filogenia, a facilitação também pode atuar como regra de montagem favorecendo a dispersão filogenética das assembleias, pois espécies “facilitadoras” tendem a facilitar o estabelecimento de espécies pouco aparentadas à assembleia (VALIENTE-BAUNET; VERDÚ, 2007).

Dessa maneira, podemos considerar o forófito como um facilitador no ambiente para o crescimento dos epífitos, uma vez que cada espécie de árvore oferece um conjunto único de características fenológicas, arquitetônicas, morfológicas e químicas (ZOTZ; VOLLRATH, 2003) para as sementes ou esporos das espécies de epífitos o colonizem. Além disso, o dossel formado pelas copas das árvores pode amenizar as condições de luz, umidade e temperatura nos estratos verticais da vegetação (MANIA,

2013), fatores estes que desempenha um papel importante na fixação, germinação e manutenção das espécies de epífitos sobre os forófitos na vegetação (BENNET, 1986; GENTRY, DODSON, 1987; MANIA, 20008; ZOTZ, 2007). Portanto, nesse contexto, o forófito atua como uma espécie facilitadora para os epífitos se estabelecerem e se manterem no ambiente.

Por fim, apoiando-nos na literatura (BENNETT, 1986; BRONSTEIN, 2009; BRUNO, STACHOWICZ, BERTNESS, 2003; BURNS, 2007; SILVA et al., 2010; SÁYAGO et al., 2013; WAECHTER, 1992; WAGNER, MEDIETA-LEIVA, ZOTZ, 2015; WALTER, BRECKLE, 1986), acreditamos que o conceito mais consistente para definir a interação epífito – forófito seja o de comensal – facilitativa, onde a espécie epífito beneficia-se apenas do substrato proporcionado pela espécie forófito (BENZING, 1990), o qual pode atuar como um facilitador para as espécies de epífitos se estabelecerem na comunidade vegetal.

### **Estudos realizados com epífitos vasculares**

O primeiro estudo realizado com a flora de epífitos foi publicado por Schimper (1888), *Die epiphytsche vegetation Amerikas*, que abordou a descrição sistemática dos epífitos nas Américas, as adaptações sobre o local em que se encontram e sua distribuição geográfica. Desde então, essa forma de vida tornou-se interesse de inúmeras pesquisas, principalmente as de diversidade biológica e as interações de espécies. No decorrer das últimas décadas, os estudos que abordam os epífitos vasculares consistiam em levantamentos florísticos e fitossociológicos, objetivando o registro de floras completas, a descrição da distribuição dos epífitos nos diferentes tipos de vegetação e sua distribuição vertical sobre os forófitos (ARÉVALO, BETANCUR, 2006; ASSIS, THOMAZ, PEREIRA, 2004; BARBOSA, et al., 2015; BARTHLOTT, et al., 2001; BENZING, 1986; GNIGLER, CADDAAH, 2015; HUS, WOLF, 2008; KRÖMER, KESSLER, GRADSTEIN, 2007; NIEDER, PROSPERÍ, MICHALOUD, 2001; SCHNEIDER, SCHMITT, 2011). Estudos mais recentes tratam a preferência dos epífitos por determinados forófitos, a preferência por estratos verticais dentro do forófito (CHAVES, DYONISIO, ROSSATTO, 2016; FLORES-PALACIOS, GARCÍA-FRANCO, 2006; FLORES-PALACIOS, GARCÍA-FRANCO, CAPISTRÁN-BARRADAS, 2015; LAUBE, ZOTZ, 2006; VERGARA-TORRES, PACHECO-ÁLVAREZ, FLORES-PALACIOS, 2010; WAGNER, MENDIETA-LEIVA, ZOTZ, 2015), a relação com variáveis ambientais, os efeitos do substrato na germinação das

sementes e análises de redes de interação entre epífitos e forófitos (REYES-GARCÍA et al., 2008; ROSA-MANZANO et al., 2014; SÁYAGO et al., 2013; SILVA et al., 2010; TAYLOR, BURNS, 2016; WOODS, CARDELÚS, DeWALT, 2015; ZULETA et al., 2016).

O recente reconhecimento do dossel das florestas tropicais como um dos celeiros da biodiversidade do planeta tem incentivado estudos que procuram entender os processos ligados à comunidade epifítica, destacando o seu papel na funcionalidade dos ecossistemas (OLIVEIRA, 2004).

Em virtude da dependência estrutural dos epífitos vasculares pelo componente arbóreo, a conversão da vegetação florestal original em vegetação sem árvores resulta na exclusão dos epífitos na área afetada. Sendo assim, o estudo da comunidade epifítica reflete a estrutura e o grau de conservação da área avaliada, e a relação epífito-forófito passa a ser vista como uma importante aliada na averiguação dos estádios de conservação da floresta, bem como da ação antrópica exercida sobre ela. A sensibilidade dos epífitos quanto à umidade associada à dependência do substrato do forófito, permite que elas atuem como boas indicadoras ecológicas de qualidade e estágio dos ecossistemas quanto às variações ambientais (KERSTEN, 2006).

As propriedades do forófito podem afetar os epífitos em vários processos, através do hábito de crescimento, porosidade e composição química da casca. Assim, a importância da rugosidade da casca pode estar conectada com o estabelecimento de sementes, em que uma casca com uma fissura mais profunda fornece um microclima adequado tanto para a germinação de sementes e esporos, como também para evitar que sementes jovens sejam carregadas pela água (JOHANSSON, 1974). Outras características dos forófitos, como PAP e altura, são consideradas importantes para o estabelecimento dos epífitos. Acredita-se que forófitos com maiores dimensões possam oferecer maior área para fixação dos epífitos, maior possibilidade de formação de microclimas diversos, como também devem estar a um período maior de tempo crescendo na floresta, resultando numa forte relação dos grandes indivíduos arbóreos com a quantidade de epífitos fixados (HIETZ, HIETZ-SEIFERT, 1995; LAUBE, ZOTZ, 2006; MANIA, 2008; YEATON, GLADSTONE, 1982).

A identidade da árvore é um importante fator biótico que afeta comunidade de epífitos (EINZMANN, 2014). O fato de que cada espécie de forófito oferece um conjunto diferente de traços arquitetônicos (ângulos de ramificação e diâmetros), características químicas e morfológicas da casca, padrões fenológicos ou regimes

microclimáticos, sugere que poderia haver conjuntos de epífitos únicos em cada espécie de forófito, o que Zotz (1999) chamou de associações de espectro epífito-forófito específico (LAUBE; ZOTZ, 2006).

As raízes dos epífitos permitem sua fixação no forófito (BENZING, 1990), mas a permanência dos epífitos sobre o forófito decorre da capacidade fisiológica (CHILPA-GALVÁN et al., 2013) de cada espécie de obter recursos como luz, água e nutrientes inorgânicos (BENZING, 1990). Esses recursos (REYES-GARCÍA et al., 2008, 2012; SCHIMPER, 1888; TER STEEGE, CORNELISSEN 1989; WOODS, CARDELÚS, DeWALT, 2015) associados às características do forófito (BLUM, 2010; HIETZ, HIETZ-SEIFERT 1995; ROSA-MANZANO et al., 2014) e ao clima da região (WOLF, 1994) são determinantes na distribuição das espécies de epífitos nas comunidades vegetais tropicais e subtropicais.

A variação na composição de espécies de epífitos sobre os forófitos está relacionada às condições hídricas e fóticas (MANIA, 2008). Considerando-se o sentido vertical, da base para o topo do forófito, os epífitos ocupam posições como fuste baixo, fuste alto e copa (KERSTEN; SILVA, 2002). Assim, dentro de uma comunidade vegetal, à medida que se avança da superfície do solo para o dossel a umidade diminui e a luminosidade aumenta, formando um gradiente microclimático que interfere na distribuição das espécies de epífitos ao longo do forófito (MANIA, 2008). A maior disponibilidade de luz e mudanças do microclima à medida que a altura do tronco aumenta, pode, por exemplo, permitir a colonização por espécies de epífitos com maior exigência de luz (LAUBE; ZOTZ, 2006). O dossel, embora ofereça maior luminosidade quando comparado ao subosque, apresenta recursos limitantes nas copas, como a relativa escassez de nutrientes, devido ao pouco solo suspenso, a instabilidade do substrato e, principalmente, o estresse hídrico (LÜTTGE, 1989).

A distribuição vertical dos epífitos nas comunidades vegetais florestais está relacionada aos gradientes de umidade e irradiação (BENZING, 1990; KRÖMER et al., 2007; MANIA, 2008; ter STEEGE, CORNELISSEN, 1989; WOLF, 1994). Em florestas ombrófilas, a umidade atmosférica é elevada e constante (IBGE, 2012), e a irradiação solar parece ser o fator mais limitante para a distribuição de epífitas neste tipo de vegetação, uma vez que o dossel da floresta ombrófila é mais fechado que o das florestas estacionais e a irradiação diminui nos estratos inferiores da vegetação, fazendo com que os epífitos se concentrem em estratos mais elevados (BENZING, 1990). Nas florestas estacionais, o dossel é mais aberto (REYES-GARCÍA et al., 2008) do que nas

florestas ombrófilas, especialmente na estação mais seca, e a irradiação atinge os estratos mais baixos de forma mais intensa. Nessa formação, os níveis variáveis de umidade ao longo das estações (IBGE, 2012) podem determinar um padrão de distribuição vertical diferente, o que permite que os epífitos sujeitos ao maior estresse hídrico usem a umidade de forma mais eficiente (GENTRY, DODSON, 1987; JOHANSSON, 1974). De acordo com Petter et al. (2011) os gradientes ambientais verticais em uma vegetação influenciam fortemente os traços dos epífitos vasculares.

### **Diversidade filogenética**

Historicamente, os estudos de biodiversidade têm focado em medidas onde a diversidade de uma assembleia depende do número de espécies e de suas abundâncias relativas (SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012). Entretanto, a dificuldade em chegar a previsões gerais juntamente com o acesso a características detalhadas da história de vida das espécies tem levado a novas abordagens na caracterização da biodiversidade (SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012). Nesse contexto, as medidas de diversidade filogenética têm emergido a partir da ideia de que as distâncias filogenéticas entre as espécies podem ser incluídas nas medidas de biodiversidade (COUSINS, 1991).

A diversidade filogenética é uma medida de diversidade da comunidade que incorpora as relações filogenéticas das espécies (MAGURRAN, 2004) e traz informação sobre a história evolutiva das espécies e suas relações de parentesco, sendo, portanto, uma medida mais completa de diversidade do que a riqueza. Sua premissa principal é de que a diversidade é maior em uma comunidade em que as espécies são filogeneticamente mais distintas (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009). Assim, espécies que coexistem devem diferir (diferenças filogenéticas e funcionais) significativamente de maneira que não haja exclusão competitiva e a maior parte da variação entre espécies aparentadas trata-se de uma resposta adaptativa à competição no passado, quando os traços não diferiam (HARVEY; RAMBAUT, 2000). Ainda, a análise da estrutura filogenética de uma comunidade pode fornecer uma visão sobre os processos ecológicos que organizam a comunidade (WEBB, 2000).

Se considerarmos uma comunidade vegetal hipotética, qualquer mudança ambiental que repusesse uma comunidade em que as espécies pertencessem a gêneros distintos por outra em que a maioria das espécies pertencesse ao mesmo gênero, mantendo o mesmo número de espécies e a mesma distribuição de abundâncias, as análises tradicionais de diversidade não revelariam nenhum efeito da mudança sobre a

comunidade (CIANCIRUSO; SILVA; BATALHA, 2009). Dessa maneira, medidas de diversidade que incorporam informações sobre as relações filogenéticas entre as espécies (RICOTTA et al., 2005; WEBB, 2000) provavelmente são mais robustas do que as medidas tradicionais.

A melhor maneira de medir a relação filogenética entre duas espécies é tempo de evolução ocorrido a partir do evento de especiação sofrido pelo ancestral em comum (HARVEY; PAGEL, 1991). As espécies possuem uma história evolutiva que diz como elas evoluíram a partir de ancestrais comuns até as espécies presentes a partir do processo de especiação (WEBB, 2000). Antes do evento de especiação as espécies compartilhavam o mesmo conteúdo genético e nesse momento dizemos que as espécies apresentam a mesma história evolutiva. A partir do evento de especiação cada espécie apresenta o seu próprio reservatório genético, que é independente do reservatório da outra espécie, pois a evolução favoreceu atributos que impedem o inter cruzamento entre essas espécies (TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2010).

A partir do processo de especiação, cada espécie formada tem uma história evolutiva independente da outra, com processos evolutivos independentemente em cada espécie. Assim, a distância filogenética entre pares de espécies é a estimativa da quantidade de tempo desde o mais recente antepassado comum de ambas as espécies, ou seja, o tempo que cada uma evoluiu independentemente da outra (VELLEND et al., 2010). Portanto, o tempo desde a especiação a partir do ancestral comum até a espécie atual representa uma história evolutiva exclusiva daquela espécie (HARVEY; PAGEL, 1991).

Uma medida de diversidade filogenética baseada na idade da especiação foi proposta por Faith (1992) e denominada de PD (*phylogenetic diversity*). Essa medida leva em consideração o comprimento dos braços das árvores filogenéticas, o qual contém toda a informação necessária para prever a diversidade de características (FAITH, 1992), onde braços mais longos correspondem a tempos evolutivos maiores, e provavelmente, a grupos taxonômicos distintos (CIANCIRUSO; SILVA; BATALHA, 2009). Táxons relacionados provavelmente compartilham traços ecológicos de seus ancestrais, incluindo a extensão geográfica e tolerâncias aos extremos climáticos, ao menos em épocas passadas (WEBB et al., 2002).

Existem duas medidas de diversidade baseadas na classificação filogenética das angiospermas, a distância média par a par (MPD, do inglês *Mean Pairwise Distance*, WEBB et al., 2002) e a distância média do táxon mais próximo (MNTD, do inglês

*Mean Nearest Taxon Distance*, WEBB et al., 2002). A MPD leva em consideração toda a topologia da árvore e, portanto, todas as relações de parentesco das espécies (WEBB et al., 2002). Quanto maior o valor de MPD maior a diversidade filogenética da área (WEBB et al., 2002). Já a MNTD foca nas pontas da árvore filogenética, levando em consideração o isolamento filogenético das espécies. Quanto maior o valor de MNTD, menos aparentadas são as espécies na área (WEBB et al., 2002). Essas duas medidas são complementares e devem ser utilizadas em conjunto (WEBB et al., 2002).

Alguns estudos (HARVEY, RAMBAUT, 2000; PRINZING et al., 2001) mostraram que muitas linhagens apresentam um conservantismo dos traços ecológicos dominantes, i. e., os traços tendem a se manter ao longo dessas linhagens evolutivas. As explicações mais plausíveis para esse fato são: a inércia filogenética (FELSENTEIN, 1985), i. e., o tempo de evolução de diferenças entre táxons filogeneticamente próximos é menor que entre táxons filogeneticamente distantes; as restrições estruturais (WAKE; LARSON, 1987), i. e., os padrões arquiteturais, fisiológicos e ontológicos podem enviesar os tipos de traços que podem evoluir; as restrições adaptativas (WRIGHT, 1982), i. e., o baixo valor adaptativo das formas transicionais restringe a diversidade de traços que podem evoluir.

As medidas de diversidade filogenética podem ser utilizadas para inferirmos os processos de montagem das assembleias a partir das relações filogenéticas entre as espécies presentes no banco regional (SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012). Tais relações correspondem à estrutura filogenética das assembleias e podem exibir três padrões contrastantes: atração, dispersão e estrutura igual à esperada ao acaso (aleatória) (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009). A atração filogenética surge quando espécies co-ocorrentes são mais similares filogeneticamente do que o esperado ao acaso, dado as relações filogenéticas do banco regional de espécies (SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012), onde o filtro ambiental constitui um processo ecológico importante na estruturação da comunidade vegetal (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009). Por outro lado, a dispersão filogenética ocorre quando as espécies co-ocorrentes são mais distintas filogeneticamente do que o esperado ao acaso (SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012), o que implica que a similaridade limitante deve ter um efeito predominante na estruturação da comunidade (SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012). Por fim, quando espécies co-ocorrentes não exibem uma estrutura igual à esperada ao acaso isso pode indicar que processos que independem do parentesco ou das características das espécies (limitação de dispersão e processos neutros) podem ser

mais importantes na estruturação da assembleia (PAUSAS; VERDÚ, 2010) ou que tanto a similaridade limitante e os filtros ambientais operam simultaneamente na seleção das espécies que podem ocorrer na assembleia em estudo (SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012).

Estudos recentes têm sugerido que a diversidade filogenética pode ser usada como um substituto para medidas de diversidade funcional (característica funcional distintiva em uma comunidade) (FLYNN et al., 2011). Essa relação entre diversidade funcional e diversidade filogenética tem como premissa a suposição de que a diversificação evolutiva gerou a diversificação das características, que por sua vez pode resultar em uma maior complementaridade de nicho (FLYNN et al., 2011). Ainda, as diversidades filogenética e funcional têm se mostrado mais sensíveis em relação às medidas tradicionais de diversidade, para detectar respostas das comunidades às mudanças ambientais (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009).

A diversidade de epífitos é determinada principalmente pelo clima, pela disponibilidade de água, pelo tamanho, características e arquitetura do forófito (KÖSTER, NIEDER, BARTHLOTT, 2011; KÜPER et al., 2004). A combinação de determinadas condições ambientais (umidade relativa e déficit de pressão de vapor) (CARDELÚS, CHAZDON, 2005; ROSA-MANZANO et al., 2014), estruturais (tamanho da árvore) (HIETZ, HIETZ-SIEFERT, 1995; JOHANSSON, 1974) e de recursos (deposição atmosférica e gradientes em luz) (BENZING, 1990; CARDELÚS et al., 2009) criam microambientes que determinam a distribuição e abundância das espécies (DING et al., 2016).

Embora os padrões de distribuição dos epífitos tenham sido relatados em todo o Brasil, principalmente na floresta ombrófila (BONNET, QUEIROZ, 2006; BORG, SILVA, 2003; KERSTEN, SILVA, 2001; KERSTEN, SILVA, 2002; MANIA, MONTEIRO, 2010; OLIVEIRA, 2004; QUARESMA, JARDIM, 2014), desconhecemos trabalhos que considerem a proximidade filogenética de suas espécies e a importância das variáveis bióticas e abióticas na estruturação da comunidade de epífitos vasculares em ambientes regidos sob o mesmo clima, porém com características microambientais distintas. Portanto, essa tese investiga as seguintes hipóteses: 1) As espécies que constituem cada formação vegetal são filogeneticamente próximas? 2) A maior diversidade filogenética de forófitos resulta em maior diversidade filogenética de epífitos? 3) Como as condições ambientais umidade, luminosidade e temperatura influenciam na estruturação das comunidades de epífitos vasculares? 4) Como os

recursos oferecidos pelos forófitos influenciam na estruturação da sinúsia de epífitos vasculares?

### Referências bibliográficas

ARÉVALO, R.; BETANCUR, J. Vertical distribution of vascular epiphytes in four forest types of the Serranía de Chiribiquete, Colombian, Guayana. *Selbyana*, Sarasota, v. 27, n. 2, p. 175-185, 2006.

ASSIS, A. M.; THOMAZ, L. D.; PEREIRA, O. J. Florística de um trecho de floresta de restinga no município de Guarapari, Espírito Santo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, São Paulo, v. 18, n. 1, p. 191-201, Jan./Mar. 2004.

BARBOSA, M. D.; BECKER, D. F. P.; CUNHA, S.; DROSTE, A.; SCHIMITT, J. L. Vascular epiphytes of the Atlantic Forest in the Sinos River basin, state of Rio Grande do Sul, Brazil: richness, floristic composition and community structure. *Brazilian Journal of Biology*, São Paulo, v. 75, n. 2 (suppl.), p. S25-S35, May 2015.

BARTHLOTT, W.; NEUERBURG, V. S.; NIEDER, J.; ENGWALD, S. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, Dordrecht, v. 152, n. 2, p. 145-156, Feb. 2001.

BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3rd. ed. Oxford: Blackwell Science, 1996. 1068 p.

BENNETT, B. C. Patchiness, diversity, and abundance relationships of vascular epiphytes. *Selbyana*, Sarasota, v. 9, n. 1, p. 70-75, 1986.

BENZING, D. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana*, Sarasota, v. 9, n. 1, p. 23-43, Oct. 1986.

BENZING, D. H. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 354 p.

BERNARDI, S.; BUDKE, J. C. Estrutura da sinúsia epifítica e efeito de borda em uma área de transição entre floresta estacional semidecídua e floresta ombrófila mista. *Floresta*, Curitiba, v. 40, n. 1, p. 81-92, jan./mar. 2010.

BLUM, C. T. *Os componentes epifítico vascular e herbáceo terrícola da floresta ombrófila densa ao longo de um gradiente altitudinal na serra da prata, Paraná*. 2010.182 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal – Conservação da Natureza) – Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 2010.

BONNET, A.; CURCIO, G. B.; GALVÃO, F.; KOZERA, C. Diversidade e distribuição espacial de bromeliáceas epifíticas do altíssimo rio Tibagi – Paraná – Brasil. *Floresta*, Curitiba, v. 40, n. 1, p. 71-80, jan./mar. 2010.

BONNET, A.; QUEIROZ, M. H. Estratificação vertical de bromélias epifíticas em diferentes estádios sucessionais da floresta ombrófila densa, Ilha de Santa Catarina, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 29, n. 2, p. 218-228, abri/ jun. 2006.

BONNET, A.; QUEIROZ, M. H.; LAVORANTI, O. J. Relações de bromélias epifíticas com características dos forófitos em diferentes estádios sucessionais da floresta ombrófila densa, Santa Catarina, Brasil. *Floresta*, Curitiba, v. 37, n. 1, p. 83-94, jan./abr. 2007.

BORGO, M.; SILVA, S. M. Epífitos vasculares em fragmentos de floresta ombrófila mista, Curitiba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 26, n. 3, p. 391-401, jul./set. 2003.

BROSTEIN, J. L. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology*, Oxford, v. 97, n. 6, p. 1160-1170, Oct. 2009.

BRUNO, J. F.; STACHOWICZ, J. J.; BERTNESS, M. D. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, Maryland Heights, v. 18, n. 3, p. 119-125, Mar. 2003.

BURNS, K. C. Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology*, Oxford, v. 95, n. 5, p. 1142-1151, Sep. 2007.

CALLAWAY, R. M. *Positive interactions and interdependence in plant communities*. The Netherlands: Springer, 2007. 418p.

CALLAWAY, R. M.; WALKER, L. R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, Oxford, v. 78, n. 7, p. 1958-1965, Oct. 1997.

CAMPBELL, A. A.; REECE, J. B.; URRY, L. A.; CAIN, M. L.; WASSERMANN, P. V.; MINORSKY, P. V.; JACKSON, R. B. *Biologia de Campbell*. Porto Alegre: Artmed, 2010. 1464 p.

CARDELÚS, C. L.; CHADZON, R. L. Inner- crown Microenvironments of Two Emergent Tree Species in a Lowland Wet Forest. *Biotropica*, Washington DC, v. 37, n. 2, p. 238-244, Jun. 2005

CARDELÚS, C. L.; MACK, M. C.; WOODS, C.; DeMARCO, J.; TRESEDER, K. K. The influence of tree species on canopy soil nutrient status in a tropical lowland wet forest in Costa Rica. *Plant Soil*, Crawley, v. 318, n. 1, p. 47-61, May 2009.

CHAVES, C. J. N.; DYONISIO, J. C.; ROSSATTO, D. R. Host trait combinations drive abundance and canopy distribution of atmospheric bromeliads assemblages. *AoBPlants*, Oxford, v. 8, plw. 010, Mar. 2016. doi:10.1093/aobpla/plw010.

CHILPA-GALVÁN, N., TAMAYO-CHIM, M., ANDRADE, J.L. & REYES-GARCÍA, C. Water table depth may influence the asymmetric arrangement of epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Plant Ecology*, Netherlands, v. 214, n. 1, p. 1037-1048, Aug. 2013.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, Campinas, v. 9, n. 3, p. 93-103, Jun. 2009.

COUSINS, S. H. Species diversity measurement: choosing the right index. *Trends in Ecology and Evolution*, Cambridge, v. 6, n. 6, p. 190-192, Jun. 1991.

COUTINHO, L. M. Contribuição ao conhecimento da ecologia da mata pluvial tropical. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo*, São Paulo, v. 18, n. 1, p. 13-218, Jan. 1962.

DAMASCENO, A. C. F. *Macrofauna edáfica, regeneração natural de espécies arbóreas, lianas e epífitas em florestas em processo de restauração com diferentes idades no Pontal do Paranapanema*. 2005.108 f. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais - Conservação de Ecossistemas Florestais) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiróz, Universidade de São Paulo, Piracicaba. 2005.

DETTKE, G. A.; ORFRINI, A. C.; MILANEZE-GUTIERRE, M. A. Composição florística e distribuição de epífitas vasculares em um remanescente alterado de floresta estacional semidecidual no Paraná, Brasil. *Rodriguésia*, Rio de Janeiro, v. 59, n. 4, p. 859-872, out./dez. 2008.

DÍAZ, I. A.; SIEVING, K. E.; PEÑA-FOXON, M. E.; LARRAÍN, J.; ARMESTO, J. J. Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forest: a neglected functional component. *Forest Ecology and Management*, Netherlands, v. 259, n. 8 p. 1490-1501, Jan. 2010.

DING, Y.; LIU, G.; ZANG, R.; ZHANG, J.; LU, X.; HUANG, J. Distribution of vascular epiphytes along a tropical elevational gradient: disentangling abiotic and biotic determinants. *Scientific Reports*, London, v. 6, n. 19706, p. 1-11, Jan. 2016.

EINZMANN, H. J. R.; BEYSCHLAG, J.; HOFHANSL, F.; WANEK, W.; ZOZT, G. Host tree phenology affects vascular epiphytes at the physiological, demography and community level. *AoB Plants*, Oxford, v. 7, n. 1, p. 1-16, Nov. 2014.

ELLWOOD, M. D. F.; FOSTER, W. A. Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature*, London, v. 429, n. 1, p. 549-551, 2004.

FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, Boston, v. 61, n. 1, p. 1-10, Dec. 1992.

FELSENTEIN, J. Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist*, Chicago, v. 125, n. 1, p. 1-15, Jan. 1985.

FLYNN, D. F. B.; MIROTCHEV, N.; JAIN, M.; PALMER, M. I.; NAEEM, S. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, Washington, v. 92, n. 8, p. 1573-1581, Aug. 2011.

FLORES-PALACIOS, A.; GARCÍA-FRANCO, J. G. The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography*, Switzerland, v. 33, n. 2, p. 323-330, Jan. 2006.

FLORES-PALACIOS, A.; GARCÍA-FRANCO, J. G.; CAPÍSTRAN-BARRADAS, A. Biomass, phorophyte specificity and distribution of *Tillandsia recurvata* in a tropical semi-desert environment (Chihuahuan Desert, Mexico). *Plant Ecology and Evolution*, CIDADE, v. 148, n. 1, p. 68-75, Mar. 2015.

FREITAS, L.; SALINO, A.; NETO, L. M.; ALMEIDA, T. E.; MORTARA, S. R.; STEHMANN, J. R.; AMORIM, A. M.; GUIMARÃES, E. F.; COELHO, M. N.; ZANIN, A.; FORZZA, R. C. A comprehensive checklist of vascular epiphytes of the Atlantic Forest reveals outstanding endemic rates. *PhytoKeys*, Sofia, v. 58, n. 1, p. 65-79, Jan. 2016.

GENTRY, A. H.; DODSON, C. H. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, St. Louis, v. 74, n. 2, p. 205-233, Summer 1987.

GERALDINO, H. C. L.; CAXAMBÚ, M. G.; SOUZA, D. C. Composição florística e estrutura da comunidade de epífitas vasculares em uma área de ecótono em Campo Mourão, PR, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, São Paulo, v. 24, n. 2, p. 469-482, abr./jun. 2010.

GIONGO, C.; WAECHTER, J. L. Composição florística e estrutura comunitária de epífitas vasculares em uma floresta de galeria na depressão central do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 27, n. 3, p. 563-572, jul./set. 2004.

GNINGLER, L. B.; CADDAH, M. K. Vascular species composition of a contact zone between Seasonal and Araucaria forests in Guaraciaba, Far West of Santa Catarina state, southern Brazil. *Check List*, Porto Alegre, v. 11, n. 1, p. 1-6, Jan. 2015.

GUREVICH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. *Ecologia Vegetal*. Artmed Editora: Porto Alegre, 2009. 592p.

HARVEY, P. H.; PAGEL, M. D. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press: Oxford, 1991. 235p.

HARVEY, P. H.; RAMBAUT, A. Comparative analyses for adaptive radiations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, London, v. 355, n. 1, p. 1599-1605, Nov. 2000.

HIETZ, P.; HIETZ-SEIFERT, U. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, Uppsala, v. 6, n. 4, p. 487-498, Aug. 1995.

HUS, R.; WOLF, J. H. D. Diversity and phytogeography of vascular epiphytes in a tropical-subtropical transition island, Taiwan. *Flora*, Freiberg, v. 204, n. 8, p. 612-627, May 2009.

IBGE – *INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA*. Manual técnico da vegetação brasileira. Manuais Técnicos em Geociências. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística: Rio de Janeiro, 2012. 275 p.

JOANITTI, S. A.; WEISER, V. de L.; CAVASSAN, O.; GILES, A. L. Vascular epiphytes in a woodland savanna forest in southeastern Brazil. *Journal of the Torrey Botanical Society*. No prelo.

JOHANSSON, D. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*, Uppsala, v. 59, n. 1, p. 1-136, 1974.

JOHNSON, N. C.; GRAHAM, J. H.; SMITH, F. A. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist*, Lancaster, v. 135, n. 4, p. 575-585, Apr. 1997.

KERSTEN, R. A. *Epifitismo vascular na Bacia do Alto Iguaçu, Paraná*. 2006. 218 f. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal – Conservação da Natureza) - Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 2006.

KERSTEN, R. A.; KUNIYOSHI, Y. S. Conservação das florestas na bacia do Alto Iguaçu, Paraná – avaliação da comunidade de epífitas vasculares em diferentes estágios serais. *Floresta*, Curitiba, v. 39, n. 1, p. 51-66, jan./mar. 2009.

KERSTEN, R. A.; SILVA, S. M. Florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta ombrófila mista aluvial do rio Barigüi, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 25, n. 3, p. 259-267, set. 2002.

KÖSTER, N.; NIEDER, J.; BARTHLOTT, W. Effect of host tree traits on epiphyte diversity in natural and anthropogenic habitats in Ecuador. *Biotropica*, Washington DC, v. 43, n. 6, p. 685-694, Mar. 2011.

KRESS, W. J. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana*, Sarasota, v. 9, n. 1, p. 2-22, Oct. 1986.

KRÖMER, T.; KESSLER, M.; GRADSTEIN, S. R. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology*, Netherlands, v. 189, n. 2, p. 261-278, Apr. 2007.

KÜPER, W.; KREFT, H.; NIEDER, J.; KÖSTER, N.; BARTHLOTT, W. Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography*, Switzerland, v. 31, n. 1, p. 1477-1487, Sep. 2004.

LAUBE, S.; ZOTZ, G. Long-term changes of the vascular epiphyte assemblage on the palm *Socratea exorrhiza* in a lowland forest in Panama. *Journal of Vegetation Science*, Uppsala, v. 17, n. 1, p. 307-314, Jun. 2006.

LÜTTGE, U. Vascular epiphytes: setting the scene. In: U. Lüttge (Ed.). *Ecological Studies 79: vascular plants as epiphytes*. New York: Springer-Verlag, 1989. p.1-12.

MADSON, M. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, Sarasota, v. 2, n. 1, p. 1-13, Aug. 1977.

MAGURRAN, A. E. *Measuring biological diversity*. Malden: Blackwell Science, 2004. 256 p.

MANIA, L. F. *Composição florística de comunidades epifíticas vasculares em unidades de conservação no Estado de São Paulo*. 2013. 145 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas – Biologia Vegetal) - Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal), Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro. 2013.

MANIA, L. F. *Florística e distribuição de epífitas vasculares em floresta alta de restinga na planície litorânea da praia da fazenda, núcleo Picinguaba, Parque*

*Estadual Serra do Mar, município de Ubatuba, SP. 2008. 113 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Biologia Vegetal) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro. 2008.*

MANIA, L. F.; MONTEIRO, R. Florística e ecologia de epífitas vasculares em um fragmento de floresta de restinga, Ubatuba, SP, Brasil. *Rodriguésia*, Rio de Janeiro, v. 61, n. 4, p. 705-713, out./dez. 2010.

MARTINS, F. R.; BATALHA, M. A. Formas de vida e espectro biológico de Raunkiaer e fisionomia da vegetação. In: FELFILI, J. M.; EISENLOHR, P. V.; MELO, M. M. R. F.; ANDRADE, L. A.; MEIRA NETO, J. A. A. (Orgs.). *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de caso*. Viçosa: Editora UFV, 2011. p. 44-85.

MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. *Aims and methods of vegetation ecology*. New York: Wiley, 1974. 547 p.

NADKARNI, N. M. Diversity of species and interactions in the Upper Tree Canopy of Forest Ecosystems. *American Zoologist*, Oxford, v. 34, n.1, p. 70-78, Feb. 1994.

NIEDER, J.; PROSPERÍ, J.; MICHALOUD, G. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology*, Netherlands, v. 153, n. 1/2, p. 51-63, Apr. 2001.

OBERMÜLLER, F. A.; SILVEIRA, M.; SALIMON, C. I.; DALY, D. C. Epiphytic (including hemiepiphyte) diversity in three timber species in the southwestern Amazon, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, Netherlands, v. 21, n. 2, p. 565-575, Feb. 2012.

OCHSNER, F. Studien über die epiphytenvegetation der Schweiz. *Jahrbuch der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft*, St. Gallen, v. 63, n. 2, p. 1-108, 1928.

ODUM, E. P. *Ecologia*. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan S. A., 1983. 434 p.

OLIVEIRA, R. R. Importância das bromélias epífitas na ciclagem de nutrientes da floresta atlântica. *Acta Botanica Brasilica*, São Paulo, v. 18, n. 4, p. 793-799, out./dez. 2004.

OLIVEIRA, V. DEL C.; SAJO, M. G. Anatomia foliar de espécies de epífitas de Orchidaceae. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 22, n. 3, p. 365-374, dez. 1999.

PAUSAS, J. G.; VERDÚ, M. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, Washington, v. 60, n. 8, p. 614-625, Sep. 2010.

PETTER, G.; WAGNER, K.; WANEK, W.; DELGADO, E. J. S.; ZOTZ, G.; CABRAL, J. S.; KREFT, H. Functional leaf traits of vascular epiphytes: vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals. *Functional Ecology*, London, v. 30, n. 1, p. 188-198, Jun. 2015.

PRINZING, A.; DURKA, W.; KLOTZ, S.; BRANDL, R. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society Series B Biological Sciences*, London, v. 268, n. 1483, p. 2383-2389, Nov. 2001.

QUARESMA, A. C.; JARDIM, M. A. G. Floristic composition and spatial distribution of vascular epiphytes in the restingas of Maracanã, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, São Paulo, v. 28, n. 1, p. 68-75, Jan./Mar. 2014.

RAÜNKIAER, C. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

REYES-GARCÍA, C., GRIFFITHS, H., RINCÓN, E.; HUANTE, P. Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica*, Washington, v. 40, n. 2, p. 168-175, Mar. 2008.

REYES-GARCÍA, C., MEJIA-CHANG, M. & GRIFFITHS, H. High but not dry: diverse epiphytic bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytologist*, Lancaster, v. 193, n. 1, p. 745-754, Feb. 2012.

RICOTTA, C. Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica*, Netherlands, v. 53, n. 1, p. 29-38, Apr. 2005.

ROGALSKI, J. M.; ZANIN, E. M. Composição florística de epífitos vasculares no estreito de Augusto César, floresta estacional decidual do rio Uruguai, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 26, n. 4, p. 551-556, out./dez. 2003.

ROSA-MANZANO, E. de la., ANDRADE, J.L.; ZOTZ, G.; REYES-GARCÍA, C. Epiphytic orchids in tropical dry forests of Yucatan, Mexico – Species occurrence, abundance and correlations with host tree characteristics and environmental conditions. *Flora*, Freiberg, v. 209, n. 1, p. 100-109, 2014.

SÁYAGO, R.; LOPEZARAIZA-MIKEL, M.; QUESADA, M.; ÁLVAREZ-AÑORVE, M.Y.; CASCANTE-MARÍN, A.; BASTIDA, J. M. Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte-phanerophyte network. *Proceedings of the Royal Society Series B Biological Sciences*, London, v. 280, n. 1756, p. 20122821, Feb. 2013.

SCHIMPER, A. F. W. *Die epiphytische vegetation Amerikas*. Jena: Verlag von Gustav Fisher, 1888. 194 p.

SCHNEIDER, P. H.; SCHMITT, J. L. Composition, community structure and vertical distribution of epiphytic ferns on *Alsophyla setosa* Kaulf., in a Semideciduous Seasonal Forest, Morro Reuter, RS, Brazil. *Acta Botanica Brazilica*, São Paulo, v. 25, n. 3, p. 557- 565, Jul./Sep. 2011.

SILVA, I. A.; FERREIRA, A. W. C.; LIMA, M. I. S.; SOARES, J. J. Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazillian gallery forests. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, v. 26, n. 2, p. 127-137, Mar. 2010.

SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Estrutura filogenética e funcional de assembleias: (re)montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. *Bioscience Journal*, Umuarama, v, 28, n. 4, p. 617-631, Jul./Aug. 2012.

TAYLOR, A.; BURNS, K. Radial distribution of air plants: a comparison between epiphytes and mistletoes. *Ecology*, Oxford, v. 97, n. 4, p. 819-825, Feb. 2016.

ter STEEGE, H.; CORNELISSEN, J. H. C. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica*, Washington DC, v. 21, n. 4, p. 331-339, Dec. 1989.

TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. *Fundamentos em Ecologia*. Porto Alegre: Artmed, 2010. 576 p.

VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plants communities. *Ecology Letters*, Oxford, v. 10, n. 11, p. 1029-1036, Aug. 2007.

VELLEND, M.; CORNWELL, W. K.; MAGNUSON-FORD, K.; MOOERS, A. Ø. Measuring phylogenetic biodiversity. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. (eds). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press, 2010. p. 194-207.

VELOSO, H. P. Sistema Fitogeográfico. In: *Manual Técnico de Vegetação Brasileira*. Manual Técnico de Geociências, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. Rio de Janeiro: IBGE, 1992. p. 9-38.

VERGARA-TORRES, C. A.; PACHEGO-ÁLVAREZ, M. C.; FLORES-PALACIOS, A. Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, v. 26, n. 6, p. 563-570, Nov. 2010.

WAECHTER, J. L. *O epifitismo vascular na planície costeira do Rio Grande do Sul*. 1992. 160 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 1992.

WAGNER, K.; MENDIETA-LEIVA, G.; ZOTZ, G. Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB Plants*, Oxford, v. 7, plu. 092, Jan. 2015. doi: 10.1093/aobpla/plu092.

WAKE, D. B.; LARSON, A. Multidimensional Analysis of an Evolving Lineage. *Science*, Washington, v. 238, n. 4823, p. 42-48, Oct. 1987.

WALTER, H.; BRECKLE, S.W. *Ecological Systems of the Geobiosphere: Tropical and Subtropical Zonobiomes*. Berlin: Springer Verlag, 1986. 465 p.

WARDLE, D. A.; YEATES, G. W.; BARKER, G. M.; BELLINGHAM, P. J.; BONNER, K. I.; WILLIAMSON, W. M. Island Biology and Ecosystem Functioning in Epiphytic Soil Communities. *Science*, Washington, v. 301, n. 1, p. 1717-1720, Sep. 2003.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, Oxford, v. 24, n. 18, p. 2098-2100, Aug. 2008.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; McPEEK, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 475-505, Nov. 2002.

WOLF, J. H. D. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio*, Belgium, v. 112, n. 1, p. 15-28, May 1994.

WOLF, J. H. D.; FLAMENCO, A. Patterns, in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *Journal of Biogeography*, v. 30, n. 1, p. 1689-1707, 2003.

WOODS, C. L.; CARDELÚS, C. L.; DeWALT, S. J. Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *Journal of Ecology*, Washington, v. 103, n. 1, p. 421-430, Jan. 2015.

WRIGHT, S. Character Change, Speciation, and the Higher Taxa. *Evolution*, Malden, v. 36, n. 3, p. 427-443, May 1982.

YEATON, R. I.; GLADSTONE, D. E. The pattern of colonization of epiphytes on Calabash trees (*Crescentia alata* HBK.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica*, Washington DC, v. 14, n. 2, p. 137-140, Jun. 1982.

ZOTZ, G. Altitudinal Changes in Diversity and aAbundance of Non-Vascular Epiphytes in the Tropics- An Ecophysiological Explanation. *Selbyana*, Sarasota, v. 20, n. 2, p. 256-260, May 1999.

ZOTZ, G. Johansson revisitade: the spatial structure of epiphyte assemblages. *Journal of Vegetation Science*, Uppsala, v. 18, n. 1, p. 123-130, Feb. 2007.

ZOTZ, G. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, London, v. 171, n. 1, p. 453-481, Jan. 2013.

ZOTZ, G.; VOLLRATH, B. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza*: correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, v. 19, n. 1, p. 81-90, Jan. 2003.

ZULETA, D.; BENAVIDES, A. M.; LÓPEZ-RIOS, V.; DUQUE, A. Local and regional determinants of vacular epiphyte mortality in the Andean mountains of Columbia. *Journal of Ecology*, Washington ,v. 104, n. 1, p. 841-849, Mar. 2016.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho contribuiu para a compreensão de como as relações filogenéticas entre os epífitos vasculares e os seus forófitos, e as variáveis bióticas e abióticas do ambiente influenciam na estruturação da comunidade de epífitos vasculares em três formações vegetais, floresta estacional semidecídua com influência fluvial permanente (mata de brejo), floresta estacional semidecídua sem influência fluvial e cerradão, ocorrentes em uma mesma região, no município de Bauru, estado de São Paulo, onde não há constância de umidade relativa do ar ao longo do ano.

Embora as formações vegetais estejam próximas e sob o mesmo clima, características particulares de cada uma delas faz com que sejam diferentes uma das outras, onde as variáveis microclimáticas são as principais responsáveis por estruturar de maneira diferencial a comunidade de epífitos e forófitos e as relações entre eles.

Os índices de diversidade filogenética diferiram entre as formações vegetais e os processos que estruturam as comunidades de epífitos são diferentes, onde na mata de brejo a competição é responsável por moldar a comunidade de epífitos vasculares. Além disso, a proximidade filogenética entre as espécies em uma mesma formação vegetal sugere a existência um conservantismo filogenético entre as espécies que compõem cada formação vegetal.

Os processos evolutivos que estruturam as interações entre epífitos e forófitos são semelhantes nas três formações vegetais, isto é, a maior diversidade filogenética de forófitos proporciona uma maior diversidade filogenética de epífitos. Portanto, diferentes espécies de epífitos podem ter desenvolvido adaptações a diferentes espécies de forófitos. Além disso, essas adaptações devem ser refletidas nas filogenias dos epífitos em relação à filogenia dos forófitos.

As características microambientais de cada formação vegetal determinaram de maneira diferencial a composição da sinúsia de epífitos e forófitos. Nossos resultados mostraram que diferentes variáveis têm papéis diferentes na diversidade de espécies de epífitos nas três formações vegetais estudadas, porém, as variáveis ambientais desempenharam um papel dominante na determinação riqueza e composição de espécies de epífitos vasculares.