

**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

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS 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

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

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

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 holoeipífitos, 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 holoeipífitos 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 epidérmicas, 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 epífito-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 epífito vascular – forófito uma interação comensal entre plantas, onde a espécie dependente (a epífito) 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; JOHNSON, 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, CADDAL, 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 intercruzamento 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.

BORGIO, 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 leve. *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 plylogenetic 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.; MIROTCNICK, 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 cheklist 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 epífitos 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.; CADDAAH, 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-phorophyte network. *Proceedings of the Royal Society Series B Biological Sciences*, London, v. 280, n. 1756, p. 20122821, Feb. 2013.

SCHIMPER, A. F. W. *Die epiphytsche 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.; McPECK, 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 revisited: 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.

Capítulo 1

Luminosidade e umidade determinam a distribuição de epífitos em florestas neotropicais

SABRINA ANSELMO JOANITTI¹, VERIDIANA DE LARA WEISER², ANDRÉIA ALVES REZENDE^{1,4}

¹*Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista – UNESP. Distrito de Rubião Junior s/n, 18618-970, Botucatu, São Paulo, Brasil; e-mail: sabrina.joanitti@gmail.com.*

²*Departamento de Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências, Universidade Estadual Paulista – UNESP. Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, 17033-360, Bauru, São Paulo, Brasil; e-mail: veriweiser@hotmail.com*

^{1,4}*Departamento de Biologia e Zootecnia, Faculdade de Engenharia, Universidade Estadual Paulista – UNESP. Rua Monção, 226, Zona Norte, 15385000, Ilha Solteira, São Paulo, Brasil; e-mail: andreiarezende@bio.feis.unesp.br.*

Resumo

Muitos fatores bióticos e abióticos determinam a abundância e a diversidade dos epífitos, como clima, disponibilidade de água, tamanho do forófito, identidade da espécie, características da casca e arquitetura do forófito. Os microambientes constituídos na superfície de um forófito são formados por diferenças nas condições ambientais, estruturais e de recursos. Um dos gradientes microclimáticos mais conspícuos ocorre na estrutura vertical das florestas, onde a luz e a umidade variam com a altura de uma árvore e formam microambientes diferenciados onde são estabelecidas e distribuídas os epífitos. Nosso objetivo foi examinar o grau em que as condições ambientais e os recursos oferecidos pelos forófitos influenciam na estruturação das comunidades de epífitos vasculares em três formações vegetais, mata de brejo, cerradão e floresta estacional semidecídua, no município de Bauru, estado de São Paulo. As análises realizadas mostraram que os fatores ambientais, umidade e luminosidade, apresentaram diferenças significativas entre os estratos verticais nas formações vegetais estudadas, contudo o fator temperatura não apresentou diferença significativa entre as

formações vegetais. Na mata de brejo, a abundância de epífitos vasculares aumentou significativamente com o tamanho do forófito, porém a riqueza não apresentou relação significativa com o tamanho do forófito. No cerradão e na floresta estacional semidecídua a abundância e a riqueza de epífitos foram as mesmas em todos os forófitos. A composição da comunidade de epífitos mudou com as variações no microambiente que acompanham o tamanho do forófito, onde algumas espécies foram mais influenciadas por microambientes específicos na superfície do forófito. Encontramos uma importância desigual dos fatores bióticos e abióticos amostrados em cada formação vegetal na determinação da abundância e composição da comunidade de epífitos vasculares. As variáveis relacionadas com o clima explicaram a maior parte da variação na diversidade de espécies entre as formações. Estes resultados demonstram que a distribuição espacial dos epífitos vasculares e a sua diversidade são previsíveis em escalas espaciais em razão da condição microclimática.

Palavras- chave: cerradão, floresta estacional semidecídua, forófito, luminosidade, mata de brejo, temperatura, umidade.

Abstract

Many biotic and abiotic factors determine the abundance and diversity of epiphytes, such as climate, water availability, host tree size, species identity, bark traits, and phorophyte architecture. The microenvironments formed on the surface of a phorophyte are formed by differences in environmental, structural and resource conditions. One of the most conspicuous microclimatic gradients occurs in the vertical stratification of forests, where light and humidity vary with the height of a tree and form differentiated microenvironments where epiphytes are established and distributed. Our objective was to examine the degree to which the environmental conditions and the resources offered by the phorophytes influence the structure of the vascular epiphyte communities in three plant formations, swamp forest, woodland savanna and semideciduous seasonal forest, in the municipality of Bauru, state of São Paulo. The analyzes showed that the environmental factors, humidity and luminosity, presented significant differences between the vertical strata in the studied plant formations, however, the temperature factor did not present a significant difference between the plant formations. In the swamp forest, the abundance of vascular epiphytes increased significantly with the size of the phorophyte, but the richness had no significant relation with the size of the phorophyte. In the woodland savanna and semideciduous seasonal forest the abundance and richness of epiphytes were the same in all phorophytes. The composition of the epiphyte community changed with variations in the microenvironment that accompany the size of the phorophyte, where some species were more influenced by specific microenvironments on the surface of the phorophyte. We found an unequal importance of the biotic and abiotic factors sampled in each plant formation in determining the abundance and composition of the vascular epiphyte community. Climatic variables explained most of the variation in species diversity among the formations. These results demonstrate that the spatial distribution of vascular epiphytes and their diversity are predictable at spatial scales due to the microclimatic condition.

Keywords: humidity, luminosity, phorophyte, semideciduous seasonal forest, swamp forest, temperature, woodland savana.

Introdução

O conhecimento atual sobre a estrutura e diversidade das florestas tropicais é baseado principalmente em estudos com árvores e arbustos (BANDA-R et al., 2016; CONDIT et al., 2002; de OLIVEIRA, DALY, 1999; PITMAN et al., 2002). Entretanto, a alta riqueza de espécies e a complexidade ecológica dos ecossistemas naturais também são atribuídas às outras formas de vida (GENTRY; DODSON, 1987) como os epífitos vasculares. Essa forma de vida cresce em florestas tropicais e subtropicais úmidas (BENZING, 1990; ROGALSKI, ZANIN, 2003) e também em florestas secas, porém em menor diversidade (FLORES-PALACIOS; GARCIA-FRANCO, 2006), contribuindo para a diversidade florística local e regional (BENZING, 1990). Juntamente com os hemiepífitos primários, isto é, plantas vasculares autotróficas que germinam em outras plantas e posteriormente se estendem e estabelecem as suas raízes no solo (MUELLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974), constituem cerca de 9% da diversidade de plantas vasculares, representando 27.614 espécies de 913 gêneros e 73 famílias (ZOTZ, 2013).

A diversidade de epífitos é determinada principalmente pelo clima, pela disponibilidade de água, pelos fatores edáficos e pelo tamanho, características da casca e arquitetura do forófito, i. e., planta portadora de epífitos (OCHSNER, 1928) (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; de la ROSA-MANZANO et al., 2014), estruturais - tamanho da árvore - (JOHANSSON, 1974; HIETZ, HIETZ-SIEFERT, 1995) 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 epifíticas (DING et al., 2016).

Um dos gradientes microclimáticos mais conspícuos ocorre dentro da estrutura vertical das florestas, onde a luz e a umidade variam com a altura de uma árvore (BENZING, 1990) e formam microambientes diferenciados onde são estabelecidos e distribuídos os epífitos. As mudanças nos gradientes do microambiente com o tamanho da árvore podem influenciar a distribuição vertical dos espécimes de epífitos, principalmente se diferentes microambientes favorecem diferentes conjuntos de espécimes (WOODS; CARDELÚS; DeWALT, 2015). Além disso, existe uma relação positiva entre a diversidade de epífitos e a altura e diâmetro do forófito (ZOTZ;

VOLLRATH, 2003). Quanto maior o tamanho do forófito, maior o tempo e a área de superfície para a colonização dos epífitos.

A região de Bauru apresenta três formações vegetais muito próximas umas das outras, mata de brejo, floresta estacional semidecídua e cerrado. Embora as formações vegetais do estudo estejam próximas e sob mesmo clima, pelo fato de serem formações vegetais diferentes, sugerimos que as condições microclimáticas de cada formação vegetal poderiam moldar de maneira diferencial a riqueza e diversidade de epífitos.

Portanto, nosso objetivo foi examinar o grau em que as condições ambientais - umidade, luminosidade e temperatura - e os recursos oferecidos pelos forófitos influenciam na estruturação das comunidades de epífitos vasculares. Para tanto, os seguintes questionamentos foram feitos: 1- Como as diferenças nos fatores umidade, luminosidade e temperatura dentro de uma escala vertical e entre as três formações vegetais, estruturam a comunidade de epífitos vasculares? 2- Em cada formação vegetal, como o tamanho dos forófitos influenciam a abundância e riqueza de epífitos vasculares? 3- As mudanças na composição das comunidades de epífitos estão associadas às variações no microambiente que acompanham a altura do forófito nas formações vegetais?

A nossa hipótese é que o aumento da restrição microclimática, com menor umidade, menor luminosidade e maior temperatura, estejam relacionados à menor abundância e diversidade de epífitos, em que as espécies de epífitos demonstram associações significativas com micro-habitats particulares na superfície do forófito. A outra hipótese é que a abundância e riqueza de epífitos vasculares estejam relacionadas com o tamanho do forófito.

Material e métodos

Área de estudo

Realizamos o trabalho em comunidades de epífitos e forófitos em três formações vegetais no município de Bauru, localizado na região centro-oeste do estado de São Paulo, no sudeste do Brasil. O clima é o Cwa de Koeppen (1948), i.e., clima subtropical úmido, com duas estações bem definidas, um inverno seco muito curto de junho a agosto e um verão chuvoso e muito quente de setembro a maio (WEISER, 2007). A área de estudo recebeu uma precipitação média anual de 1290,5 mm entre 2001 e 2015,

predominantemente durante a estação chuvosa, que apresentou precipitação mensal média de 130,4 mm. A estação mais seca recebeu uma precipitação mensal média de 39,1 mm (EMÍDIO, 2015). A temperatura média mensal foi de 23,8 °C na estação chuvosa e 19,8 °C na estação mais seca (EMÍDIO, 2015).

A floresta estacional semidecídua com influência fluvial permanente (mata de brejo) está localizada na Reserva Legal do Câmpus de Bauru da UNESP, nas coordenadas 22°20'31" a 22°21'41"S e 49°00'27" a 49°01'48"W e altitude com variação de 541 a 601 metros. A mata de brejo caracteriza-se por ser uma área de 2,3 ha, bem preservada e com poucos indícios de perturbação recente. Embora esteja próxima ao perímetro urbano e à rodovia SP 225, a mata de brejo localiza-se em área de difícil acesso por estar encravada em vegetação de cerrado (CAVASSAN, 2013) e floresta estacional semidecídua (Fig. 1). Nela ocorre uma das nascentes do córrego Vargem Limpa, afluente da margem direita do Rio Bauru, tributário do Rio Tietê, pertencendo à bacia hidrográfica Tietê-Jacaré e está sujeita à influência do lençol freático com inundações periódicas (CARBONI, 2007; CAVASSAN, 2013). O solo da mata de brejo é hidromórfico do tipo Gleissolo, ácido e com altas concentrações de matéria orgânica (CARBONI, 2007).

A floresta estacional semidecídua sem influência fluvial e o cerradão (Fig.) estão localizados na Reserva do Jardim Botânico Municipal de Bauru (JBMB), nas coordenadas 22°19'41" a 22°21'06"S e 48°59'49" a 49°01'12"W, altitude com variação de 519 a 603 metros (SFAIR et al., 2010), em áreas próximas entre si. A floresta estacional semidecídua, ocupa cinco hectares da área do JBMB, ocorre nos fundos de vale, com solos mais úmidos, próximos a riachos e córregos (PINHEIRO, 2000). O cerradão ocupa uma área de 277 hectares (WEISER, 2007) e é revestido em toda sua extensão com vegetação nativa, composta por árvores com dossel contínuo em torno de seis metros e um estrato arbustivo-herbáceo pouco desenvolvido (CAVASSAN; PINHEIRO DA SILVA; SENICIATO, 2006).

Amostragem

Para o levantamento de epífitos e forófitos estabelecemos em cada formação vegetal 20 parcelas contínuas de 10 m x 10 m, resultando em uma área retangular de 200 m x 10 m, 0,2 hectare. Em cada formação vegetal, foram analisadas as associações entre os epífitos vasculares e os microambientes na superfície dos forófitos com

perímetro do caule à altura do peito (PAP) igual ou superior a 30 cm. Para determinar se, em cada formação vegetal, a abundância e riqueza de epífitos vasculares está relacionada com o aumento do tamanho do forófito, medimos a altura e o PAP de cada indivíduo forófito.

Coletamos o material vegetativo e/ou reprodutivo de todas as espécies arbóreas e epifíticas. Identificamos as espécies utilizando a classificação de Smith et al. (2008) para as espécies de pteridófitas e Angiosperm Phylogeny Group (APG IV, 2016) e as atualizações mais recentes do Angiosperm Phylogeny Website (STEVENSON, 2001 onwards) para as angiospermas. Incorporamos o material ao acervo do Herbário do Departamento de Ciências Biológicas da Faculdade de Ciências da UNESP Câmpus de Bauru (UNBA). Verificamos a grafia dos nomes científicos de acordo com a base de dados nomenclaturais Tropicos (TROPICOS.ORG. MISSOURI BOTANICAL GARDEN, 2016), as abreviações dos autores segundo The International Plant Names Index (2012) e a validade dos nomes científicos nas bases de dados The Plant List (2013) e Flora do Brasil (2020 em construção).

Para determinar as condições microambientais nas superfícies dos forófitos, medimos os fatores abióticos, umidade relativa, luminosidade e temperatura. Utilizamos o luxímetro para coletar dados de quantidade de luz e o termohigrômetro para coletar os dados de temperatura e umidade. Em cada formação vegetal, selecionamos três pontos equidistantes e em cada ponto, obtivemos as medidas de luminosidade, temperatura e umidade, a 1 metro, 2 metros e 4 metros de altura. Efetuamos as medidas duas vezes ao mês, de abril de 2014 a maio de 2015, durante o período de 12 meses, com início em dois horários distintos, às 7h e às 13h30, considerando um intervalo máximo de uma hora entre uma área e outra, tempo este necessário para o deslocamento entre as áreas.

Forma de análise dos resultados

Para examinar quais são as diferenças nas variáveis ambientais entre as formações vegetais utilizamos o teste Kruskal-Wallis (MAHONEY; MAGEM, 1996) e o teste par a par de Mann-Whitney (MAHONEY; MAGEM, 1996). Utilizamos as formações vegetais como variáveis explanatórias e os valores de temperatura, umidade e luminosidade como variáveis respostas.

Utilizamos análise de regressão múltipla para testar se o tamanho do forófito determina maior abundância e riqueza de espécies de epífitos. Utilizamos altura e PAP

do forófito como variáveis explanatórias e riqueza e diversidade dos epífitos como variáveis repostas.

Para examinar se as mudanças na composição da comunidade de epífitos foram influenciadas pelas mudanças no microambiente que acompanham a altura da árvore, utilizamos uma análise de correspondência canônica (CCA) e uma técnica de ordenação multivariada que restringe a ordenação pelas variáveis ambientais escolhidas.

Resultados

Na mata de brejo amostramos 506 espécimes de forófitos (Tab. 1) e 1130 espécimes de epífitos (Tab. 2), no cerradão foram amostrados 36 espécimes de forófitos (Tab. 1) e 36 espécimes de epífitos (Tab. 2), na floresta estacional semidecídua foram amostrados 43 espécimes de forófitos (Tab. 1) e 43 espécimes de epífitos vasculares (Tab. 2). Dentre os fatores ambientais analisados a umidade relativa e a temperatura diferiram entre as formações vegetais nos estratos verticais estudados (Fig. 3 e Fig. 4). Entretanto, a temperatura não se modificou entre as formações vegetais nos estratos estudados (Figura 2).

O teste de Kurskal-Wallis mostrou que o fator ambiental temperatura não apresentou diferença significativa entre as formações vegetais ($H=2.78$, $p=0.24$, 1 metro; $H=2.11$, $p=0.34$, 2 metros; $H=2.41$, $p=0.29$, 4 metros; Fig. 2). Entretanto, os fatores ambientais umidade ($H=43$, $p<0.001$, 1 metro; $H=40.95$, $p<0.001$, 2 metros; $H=43.29$, $p<0.001$, 4 metros; Fig. 3) e luminosidade ($H=30.51$, $p<0.001$, 1 metro; $H=37.72$, $p<0.001$, 2 metros; $H=38.4$, $p<0.001$, 4 metros; Fig. 4) apresentaram diferenças significativas entre os estratos verticais nas formações vegetais estudadas. Considerando o fator ambiental umidade relativa, a mata de brejo apresentou valores maiores nos três estratos verticais analisados, com baixa variação de umidade durante o dia (Fig 3). Já o cerradão apresentou valores menores nos três estratos verticais analisados, porém com variação de umidade maior durante o dia (Fig. 3). Para o fator ambiental luminosidade, o cerradão apresentou valores maiores nos três estratos verticais analisados com ampla variação durante o dia (Fig. 4), enquanto a mata de brejo apresentou valores menores nos três estratos verticais analisados com baixa variação durante o dia (Fig. 4). A floresta estacional semidecídua apresentou valores intermediários para umidade e luminosidade nos estratos verticais analisados (Figs. 3 e 4).

A análise de regressão mostrou que na mata de brejo a abundância de epífitos vasculares aumentou com o tamanho do forófito ($r^2 = 0.12$, $p < 0.001$; Fig. 5), porém a riqueza não apresentou relação significativa com o tamanho do forófito (Fig. 6). No cerradão e na floresta estacional semidecídua a abundância e a riqueza de epífitos foram as mesmas em todos os forófitos.

A composição da comunidade de epífitos mudou com as variações no microambiente que acompanham o tamanho do forófito, onde algumas espécies foram mais influenciadas por microambientes específicos na superfície do forófito.

Para mata de brejo a análise de correspondência canônica (Fig. 7) revelou que no estrato de 4 metros a variável ambiental luminosidade desempenha maior influência no microambiente, onde as espécies *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker, *Tillandsia loliacea* Mart. ex Schult.f. & Schult.f., *Tillandsia pohliana* Mez, *Tillandsia tenuifolia* L., *Tillandsia recurvata* (L.) L., *Tillandsia tricholepis* Baker, *Epidendrum latilabre* Lindl. e *Pleopeltis pleopeltifolia* (Raddi) Alston predominaram. No estrato de 2 metros a variável ambiental temperatura desempenha maior influência no microambiente (Fig. 7), onde as espécies *Trichocentrum pumilum* (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams e *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de La Sota predominaram, e no estrato de 1 metro a variável ambiental que desempenha maior influência no microambiente é a umidade (Fig. 7), onde a espécie *Anathallis obovata* (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase predominou.

No cerradão, a análise de correspondência canônica (Fig. 8) revelou que no estrato de 4 metros as variáveis ambientais umidade e luminosidade desempenham maior influência no microambiente, onde as espécies *Tillandsia recurvata* (L.) L. e *Pleopeltis pleopeltifolia* (Raddi) Alston predominaram. No estrato de 1 metro a variável ambiental temperatura desempenha maior influência no microambiente (Fig. 8), onde a espécie *Tillandsia tricholeps* Baker predomina.

Na floresta estacional semidecídua a análise de correspondência canônica (Fig. 9) revelou que no estrato de 4 metros a variável ambiental luminosidade desempenha maior influência no microambiente, onde as espécies *Tillandsia tricholepis* Baker, *Tillandsia pohliana* Mez e *Bilbergia zebrina* (Herb.) Lindl. predominaram. No estrato de 1 metro a variável ambiental umidade desempenha maior influência no microambiente, onde a espécie *Pleopeltis pleopeltifolia* (Raddi) Alston predominou.

Discussão

Embora as formações vegetais estudadas estejam sob o mesmo macroclima, cada uma apresenta um microclima específico que determina a abundância, diversidade e distribuição de epífitos. Esse microclima é influenciado por fatores ambientais abióticos, como umidade, temperatura, luminosidade e, indiretamente, através de fatores bióticos como as características da comunidade arbórea (KÖSTER et al., 2011), que também determinam diretamente a distribuição dos epífitos.

Em escalas locais o microclima desempenha influência na estruturação da comunidade de epífitos vasculares (BENZING, 1990; GENTRY, DODSON, 1987; STUNTZ, SIMON, ZOTZ, 2002). Em geral, os microclimas úmidos oferecerem condições mais favoráveis para o estabelecimento de epífitos vasculares, considerando-se que a água é o principal fator relacionado ao seu crescimento vegetativo (LAUBE, ZOTZ 2003; PADMAWATHE, QURESHI, RAWAT, 2004). De fato, a variação local na umidade entre as formações vegetais teve uma forte influência sobre a riqueza e abundância de epífitos vasculares.

A condição microclimática da mata de brejo explica a diferença significativa de sua composição específica e riqueza de espécies de epífitos vasculares quando comparado às outras formações vegetais estudadas. A mata de brejo possui microclima mais úmido e com temperaturas mais amenas, pois margeia o córrego Vargem Limpa e seu lençol freático aflora, o que pode influenciar a estrutura do dossel (CHILPAGALVÁN et al., 2013), selecionando um conjunto de forófitos distintos das outras formações vegetais. Essa combinação de forófitos e de diferentes características ambientais conduz a uma diferença na composição da comunidade de epífitos vasculares. Além disso, a estabilidade da elevada umidade relativa na mata de brejo fornece água constante para o crescimento dos epífitos (CARDELUS, COLWELL, WATKINS JR, 2006; GENTRY, DODSON, 1987;). Como os epífitos são exigentes quanto à disponibilidade de água, de luz (REYES-GARCIA, MEJIA-CHANGE, GRIFFITHS, 2012; ter STEEGE, CORNELISSEN, 1989;) e temperatura (BENZING, 1990), encontraram nessa formação vegetal um ambiente mais propício para colonizarem e sobreviverem à condição de estresse hídrico (ZOTZ; HIETZ, 2001), uma vez que a composição florística é formada por espécies mais sensíveis à umidade, como as orquídeas (SANFORD, 1968). Portanto, a composição de forófitos e o ambiente

favorável da mata de brejo permitiram uma maior diversidade e abundância de epífitos quando comparado à floresta estacional semidecídua e ao cerrado.

Já no cerrado o dossel descontínuo permite a maior entrada de luz solar (RUIZ-CORDOVA; TOLEDO; FLORES, 2014), aumentando a temperatura e diminuindo a umidade relativa, as quais aumentam a transpiração e podem levar a planta à dessecação (CHILPA-GALVÁN et al., 2013). Esse microambiente menos úmido limita a colonização por diversas espécies de epífitos, assim como o número de indivíduos (PADMAWATHE; QURESHI; RAWAT, 2014), por isso a diversidade e a abundância foram menores nessa formação vegetal. A floresta estacional semidecídua apresentou valores intermediários de diversidade, pois apresenta um dossel um pouco mais fechado, porém as árvores perdem parte das folhas durante a estação seca.

As características da comunidade arbórea desempenham um papel importante na determinação da abundância e diversidade de epífitos. O efeito direto da árvore sobre a abundância dos epífitos é provavelmente resultado do tamanho do forófito (HIETZ; HIETZ-SEIFERT, 1995) que resulta no aumento na área de superfície, o tempo de colonização ou heterogeneidade do micro-habitat no dossel (WOODS; CARDELÚS; DeWALT, 2015). Muitos estudos mostram que os grandes forófitos afetam fortemente a abundância (FLORES-PALACIOS, GARCIA-FRANCO, 2006; HIETZ, HIETZ-SEIFERT, 1995) e diversidade (KÜPER et al., 2004; WOODS, CARDELÚS, DeWALT, 2015) de epífitos.

As análises na mata de brejo corroboram parcialmente com esse padrão, onde a abundância de epífitos vasculares aumentou com o tamanho do forófito, porém, a diversidade não apresentou relação com o tamanho do forófito. Esse fato pode ocorrer devido a árvores maiores apresentarem maior área disponível para colonização e interceptação de sementes e uma maior variedade de micro-habitat na superfície dos forófitos para os indivíduos epífitos se hospedarem, ficando estabelecida uma relação positiva entre grandes indivíduos forófitos com o número de espécimes de epífitos fixadas sobre ele. Contudo, a riqueza de espécies de epífitos se manteve a mesma independente do tamanho do forófito, pois a relação entre o tamanho do forófito e a riqueza de espécies de epífitos apresentou um padrão neutro (FLORES-PALACIOS; GARCÍA-FRANCO, 2006), onde ao atingir uma altura ou diâmetro máximo, os forófitos adultos não continuam a gerar novos microambientes. Neste caso, a idade do forófito desempenha o papel principal no padrão tamanho do forófito e riqueza de epífitos, em que os ramos mais antigos estão sujeitos a processos de sucessão por

epífitos primários, e durante esse período não se espera que as áreas do forófito estejam prontamente disponíveis para colonização (saturação da árvore, *sensu* LOREAU, 2000), desestimulando a chegada de novas espécies.

Para o cerrado e floresta estacional semidecídua analisados, o tamanho do forófito não teve efeito sobre a abundância e diversidade de epífitos, em que independente do tamanho da árvore o número de indivíduos e espécies de epífitos foi o mesmo. Uma possível explicação para essa diferença entre as formações vegetais é o microclima formado em cada uma, onde a menor umidade relativa encontrada no cerrado e na floresta estacional semidecídua, limitam a colonização por mais espécimes e espécies de epífitos, sendo, portanto, independente do tamanho do forófito. Por isso, podemos afirmar que nestes ambientes estudados, as variáveis abióticas desempenharam maior influência sobre a comunidade de epífitos do que os atributos dos forófitos.

A germinação e sobrevivência dos epífitos dependem de fatores que operam em diferentes escalas espaciais (ZULETA et al., 2016). Na escala local, a dinâmica de epífitos é influenciada em grande parte pela estrutura da floresta, onde a variação microclimática determinada pelo gradiente vertical do dossel das florestas cria um mosaico que afina o nicho de particionamento de umidade, luz e temperatura (JOHANSSON, 1974; KRÖMER, KESSLER, GRADSTEIN, 2007; WOODS, CARDELÚS, DEWALT, 2015). Os epífitos situados na copa das árvores poderiam experimentar maior mortalidade devido à exposição a temperaturas mais elevadas, radiação, intensidade do vento, aridez e instabilidade do substrato, em comparação com as espécies estabelecidas no sub-bosque (CHAZDON, FETCHER 1984; FREIBERG, 1997; HIETZ, 1997; WERNER, 2011). Na escala regional as variações macroclimáticas geram o filtro ambiental principal que define a composição de espécies de epífitos e seu padrão de distribuição (KREFT et al., 2004; GENTRY, DODSON 1987; WOLF, 1994;).

As diferenças nos requisitos luz, umidade e temperatura podem explicar grande parte da segregação dos epífitos observada no forófito (ZOTZ; VOLLRATH, 2003), constituindo microambientes diversos com nichos especializados aonde as espécies irão se desenvolver. Na mata de brejo a luminosidade foi determinante para a colonização pelos epífitos há 4 metros, onde cinco espécies do gênero *Tillandsia* foram amostradas, além de espécies da família Orchidaceae e Polypodiaceae. Embora os epífitos sejam adaptadas a intensidades de luz mais baixa (GRAHAM; ANDRADE, 2004), o

microambiente formado nessa região, com umidade relativa constante, faz com que os fótons de luz sejam o filtro ambiental para essas plantas, estabelecendo-se nesse microambiente apenas os espécimes capazes de tolerar a maior incidência de luz. Além disso, estes grupos também foram encontrados em estratos mais baixos, o que pode ser explicado pela sua ampla tolerância a variação de luz, tais como pouca luz em pequenas árvores de sub-bosque, bem como alta luminosidade na copa das árvores de grande porte.

A temperatura também pode influenciar distribuição dos epífitos nos microambientes formados sobre os forófitos. Se por um lado, o aumento da temperatura pode induzir ao estresse hídrico em epífitos por evapotranspiração (ZOTZ; HIETZ 2001), por outro lado, as baixas temperaturas podem aumentar a incidência de geada, limitando assim as distribuições dos epífitos (KREFT et al., 2004). Portanto, a temperatura é uma variável ambiental importante para as epífitas se estabelecerem no ambiente florestal. Há 2 metros, o que determinou o estabelecimento dos epífitos na mata de brejo foi a temperatura, uma vez que a umidade e luminosidade apresentaram níveis desejáveis para sua sobrevivência. As espécies colonizadoras desse microambiente, provavelmente, são mais sensíveis a este fator ambiental e necessitam de temperaturas amenas para que suas sementes e esporos sejam capazes de sobreviver às adversidades que o hábito epifítico apresenta. As espécies que se estabeleceram há 1 metro, onde a umidade apresentou maior influência sobre os epífitos, parecem ser mais sensíveis ao estresse hídrico e, provavelmente, suas sementes não resistiriam às condições de menor umidade.

Os níveis mais baixos de luz nos estratos inferiores da mata de brejo ocorreram provavelmente devido ao auto sombreamento pelas árvores vizinhas e ao dossel fechado pelas copas das árvores. Além disso, a densa folhagem das copas das árvores na mata de brejo podem amortecer as flutuações de temperatura e de pressão de vapor d'água e diminuir a intensidade da luz no interior da copa (CARDELÚS; CHAZDON, 2005), favorecendo a formação de um microambiente propício para a sobrevivência dos epífitos. Em contrapartida, a maior abundância de epífitos no estrato copa pode ser explicada pela elevada umidade do ambiente, em que estão associadas grandes quantidades de húmus responsáveis por fornecer e manter a umidade nesse estrato.

Para o cerradão, o fator que influenciou mais as espécies amostradas no estrato de um metro foi a temperatura, a qual não apresentou variação significativa durante o dia e nem entre os estratos. As espécies colonizadoras desse microambiente demonstram

não tolerar amplas variações de temperatura e preferem ambientes com temperaturas amenas onde suas sementes são capazes de sobreviver. Embora o cerradão apresente baixa capacidade de retenção de umidade, as espécies que habitam o microambiente há um metro, demonstram serem menos tolerantes à seca, pois, é neste estrato que se concentram os maiores índices de umidade que esta formação vegetal apresenta. No estrato de 4 metros a luminosidade e a umidade relativa desempenham maior influência na formação do microambiente para o estabelecimento dos epífitos. Nesse estrato os epífitos experimentam condições de seca, uma vez que absorvem a água da chuva e tem baixas taxas de drenagem (FREIBERG, 1996). Além disso, a evapotranspiração, que pode aumentar devido a alterações microclimáticas, é um importante fator de mortalidade dos epífitos e, portanto, importante na determinação das comunidades de epífitos (ZULETA et al., 2016). As espécies que se estabelecem nesses locais demonstram tolerância a menor umidade relativa, maior capacidade de fotoproteção e menor tolerância à sombra (GRAHAM; ANDRADE, 2004). Assim, as diferenças de estratégias para evitar (nichos específicos) ou tolerar seca (por exemplo, tricomas foliares) podem explicar a distribuição das espécies de epífitos dentro dos forófitos.

Os epífitos retiram os nutrientes e a água através da atmosfera, da precipitação, da lixiviação de folhas e cascas e pela decomposição das folhas dos forófitos (KÜPER et al., 2004). Na floresta estacional semidecídua, o microambiente formado há 1 metro apresenta a umidade relativa como variável abiótica influente sobre os epífitos, a qual desempenha um papel significativo no estabelecimento e sobrevivência dos epífitos (BENZING, 1990; GENTRY, DODSON, 1987; KREFT et al., 2004). As espécies capazes de colonizar este estrato necessitam de níveis maiores de umidade e não toleram a ampla variação deste componente ambiental, o que poderia acarretar na incapacidade dos esporos e sementes germinarem e, conseqüentemente, inviabilizar a sobrevivência dos espécimes. Portanto, neste estrato encontram-se espécies exigentes quanto a umidade e baixa incidência de fótons. No estrato de 4 metros, a luminosidade influenciou mais o microambiente para o estabelecimento dos epífitos, onde as espécies que aí habitam toleram maior incidência de fótons e são menos exigentes quanto à umidade.

Conclusão

Nossos resultados mostraram que diferentes variáveis têm papéis diferentes na diversidade de espécies de epífitos nas três formações vegetais estudadas, em que as variáveis ambientais desempenharam um papel dominante na determinação riqueza e composição de espécies de epífitos vasculares. As variáveis relacionadas com o clima explicaram a maior parte da variação na diversidade de espécies entre as formações. Este resultado demonstra que a distribuição espacial dos epífitos vasculares e a sua diversidade são previsíveis em escalas espaciais em razão da condição microclimática.

Referências bibliográficas

APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, London, v. 181, n. 1, p. 1-20, May 2016.

BANDAR-R, K.; DELGADO-SALINAS, A.; DEXTER, K. G.; LINARES-PALOMINO, R.; OLIVEIRA-FILHO, A.; PRADO, D.; PULLAN, M.; QUINTANA, C.; RIINA, R.; RODRIGUÉZ M.; G. M.; WEINTRITT, J.; ACEVEDO-RODRIGUÉZ, P.; ADARVE, J.; ÁLVAREZ, E.; ARANGUREN B., A.; ARTEAGA, J. C.; AYMARD, G.; CASTAÑO, A.; CEBALLOS-MAGO, N.; COGOLLO, A.; CUADROS, H.; DELGADO, F.; DEVIA, W.; DUEÑAS, H.; FARJADO, L.; FERNÁNDEZ, A.; FERNÁNDEZ, M. A.; FRANKLIN, J.; H.FREID, E.; GALETTI, L. A.; GONTO, R.; GONZÁLEZ-M, .; GRAVENSON, R.; HELMER, E. H.; IDÁRRAGA, A.; LÓPEZ, R.; MARCANO- VEGA, H.; MARTÍNEZ, O. G.; MATURO, H. M.; McDONALD, M.; McLAREN, K.; MELO, O.; MIJARES, F.; MOGNI, V.; MOLINA, D.; MORENO, N. del P.; NASSAR, J. M.; NEVES, D.M.; OAKLEY, L. J.; OATHAM, M.; OLVERA-LUNA, A. R.; PEZZINI, F. F.; DOMINGUEZ, O. J. R.; RÍOS, M. E.; RIVERA, O.; RODRIGUÉZ, N.; ROJAS, A.; SÄRKINEN, .; SÁNCHEZ, R.; SMITH, M.; VARGAS, C.; VILLANUEVA, B.; PENNIGTON, R. T. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, Washington, v. 353, n. 1, p. 1383-1387, 2016.

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

CARBONI, M. *Composição, estrutura e diversidade vegetal de uma floresta estacional semidecídua ribeirinha com influência fluvial permanente (mata de brejo) em Bauru - SP*. 2007. 118 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Botânica) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu. 2007.

CARDELÚS, C. L.; CHAZDON, R. L. Inner-crown microenvironments of two emergent tree species in a lowland wet forest. *Biotropica*, Gainesville, v. 37, n. 2, p. 238-244, 2005.

CARDELÚS, C. L.; COLWELL, R. K.; WATKINS JR, J. E. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology*, Washington , v. 94, n. 1, p. 144-156, 2006.

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*, Netherlands, v. 318, n. 1, p. 47-61, 2009.

CAVASSAN, O. Bauru: terra de cerrado ou floresta? *Ciência Geográfica*, Bauru, v. 17, n. 1, p. 46-54, 2013.

CAVASSAN, O.; PINHEIRO DA SILVA, P. G.; SENICIATO, T. O Ensino de Ciências, a Biodiversidade e o Cerrado. In: NABUCO DE ARAÚJO, E. S. N.; CALUZI, J. J.; CALDEIRA, A. M. A. (Orgs). *Divulgação Científica e Ensino de Ciências: estudos e experiências*. São Paulo: Escrituras, 2006. p. 190-210.

CHAZDON, R. L.; FETCHER, N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, Washington, v. 72, n. 2, p. 553-564, 1984.

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, 2013.

CONDIT, R. ; PITMAN, N.; LEIGH Jr., E. G.; CHAVE, J.; TERBORGH, J.; FOSTER, R. B.; NÚÑEZ V., P.; AGUILAR, S.; VALENCIA, R.; VILLA, G.; MULLER-LANDAU, H. C.; LOSOS, E.; HUBBELL, S. P. Beta-Diversity in tropical forest trees. *Science*, Washington, v. 5, n. 1, p. 666-669, 2002.

de la ROSA-MANZANO, E.; ANDRADE, J. L.; ZOTZ, G.; REYES-GARCIA, C. Epiphytic orchids in tropical dry forest 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.

de OLIVEIRA, A. A.; DALY, D. C. Geography distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications, for regional diversity and conservation. *Biodiversity and Conservation*, Netherlands, v. 8, n. 1, p. 1245-1259, 1999.

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, 2016.

EMÍDIO, C.P.O. *Estações do ano*. 2015. Bauru: IPMet. Available from: <<http://www.ipmet.unesp.br/4estacoes/>>. (accessed: 6 May 2016).

FLORA DO BRASIL. 2020 em construção. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available from: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. (accessed: 1 Dec. 2016).

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. 1, p. 323-330, 2006.

FREIBERG, M. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica*, Washington, v. 28, n. 3, p. 345-355, 1996.

GRAHAM, E. A.; ANDRADE, J. L. Drought tolerance associated with vertical distribution stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*, St. Luis, v. 91, n. 5, p. 699-706, 2004.

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.

HIETZ, P. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology*, Washington, v. 85, n. 6, p. 767-775, 1997.

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.

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

KOEPPEN, W. *Climatología: con un estudio de los climas de la tierra*. Mexico: Fondo de Cultura Económica, 1948. 478 p.

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

KREFT, H.; KÖSTER, N.; KÜPER, W.; NIEDER, J.; BARTHLOTT, W. Diversity and biogeography of vascular in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography*, Switzerland, v. 31, n. 1, p. 1463-1476, 2004.

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. 1, p. 261-278, 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, 2004.

LAUBE, S.; ZOTZ, G. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Functional Ecology*, London, v. 17, n. 1, p. 598-604, 2003.

LOREAU, M. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters*, Oxford, v. 3, n. 2, p. 73-76, Mar. 2000.

MAHONEY, M.; MAGEL, R. Estimation of the power of the Kruskal- Wallis test. *Biometrical Journal*, Roma, v. 38, n. 5, p. 613-630, Jan. 1996.

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

PADMAWATHE, R.; QURESHI, Q.; RAWAT, G. S. Effects of selective logging on vascular epiphyte diversity in a moist lowland forest of Eastern Himalaya, India. *Biological Conservation*, Boston, v. 119, n. 1, p. 81-92, 2004.

PINHEIRO, M. H. O. *Levantamento florístico e fitossociológico da floresta estacional semidecidual do Jardim Botânico Municipal de Bauru, São Paulo*. 2000. 162 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2000.

PITMAN, N. C. A.; TERBORGH, J. W.; SILMAN, M. R.; V. NÚÑEZ, P.; NEILL, D. A.; CERÓN, C. E.; PALACIOS, W. A.; AULESTIA, M. A comparison of tree species diversity in two upper Amazonian forests. *Ecology*, Washington, v. 3, n. 11, p. 3210-3224, 2002.

PORTAL DAS CIDADES PAULISTAS. Available from: <<http://cidadespaulistas.com.br>>. (accessed: 1 Sep. 2016).

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, 2012.

RUIZ-CORDOVA, J.P., TOLEDO-HERNÁNDEZ, V.H. & FLORES-PALACIOS, A. The effect of substrate abundance in the vertical stratification of bromeliad epiphytes in a tropical dry forest (Mexico). *Flora*, Freiberg, v. 209, n. 1, p.375-384, 2014.

SANFORD, W. W. Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in Southern Nigeria. *Journal of Ecology*, Washington, v. 56, n.1, p. 697-705, 1968.

SECRETARIA DA EDUCAÇÃO DO ESTADO DO PARANÁ. Available from: <<http://educacao.pr.gov.br>>. (accessed: 1 Sep. 2016).

SFAIR, J. C.; ROCHELLE, A. L. C.; REZENDE, A. A.; van MELIS, J.; WEISER, V. de L.; MARTINS, F. R. Nested liana-tree network in three distinct neotropical vegetation formations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, Munich, v. 12, n. 4, p. 277-281, Nov. 2010.

SMITH, A. R; PRYER, K. M; SCHUETTPELZ, E.; KORALL, P; SCHNEIDER, H; WOLF, P. G. Fern Classification. In: RANKER, T. A.; HAUFLE, C. H. (eds.). *Biology and evolution of ferns and Lycophytes*. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. p. 417-467.

STEVENS, P. F. *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 12. 2001 onwards. Available from: <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>. (accessed: 10 May 2016).

STUNTZ, S.; SIMON, U.; ZOTZ, G. Rainforest air- conditioning: the moderating influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns. *International Journal of Biometeorology*, Netherlands, v. 46, n. 2, p. 53-59, May 2002.

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

THE INTERNATIONAL PLANT NAME INDEX. *Search authors*. Version 1. 2012. Disponível em: <<http://www.ipni.org>>. Acesso em: 10 dez. 2016.

THE PLANT LIST. Version 1.1. 2013. Available from: <<http://www.theplantlist.org/>>. (accessed: 1 Sep. 2016).

TROPICOS.ORG. MISSOURI BOTANICAL GARDEN. 2016. Disponível em: <<http://www.tropicos.org/>>. Acesso em: 10 dez. 2016.

WEISER, V. de L. *Árvores, arbustos e trepadeiras do cerradão do Jardim Botânico Municipal de Bauru, SP*. 2007. 100 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2007.

WERNER, F. A. Reduce growth and survival of vascular epiphytes on isolated remnant trees in a recent tropical forest montane forest clear-cut. *Basic and Applied Ecology*, Goettingen, v. 12, n. 1, p. 172-181, 2011.

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, 1994.

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, 2015.

ZOTZ, G.; HIETZ, P. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 52, n. 364, p. 2067-2078, 2001.

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 vascular epiphyte mortality in the Andean mountains of Columbia. *Journal of Ecology*, Washington, v. 104, n. 1, p. 841-849, 2016.

Lista de figuras e tabelas

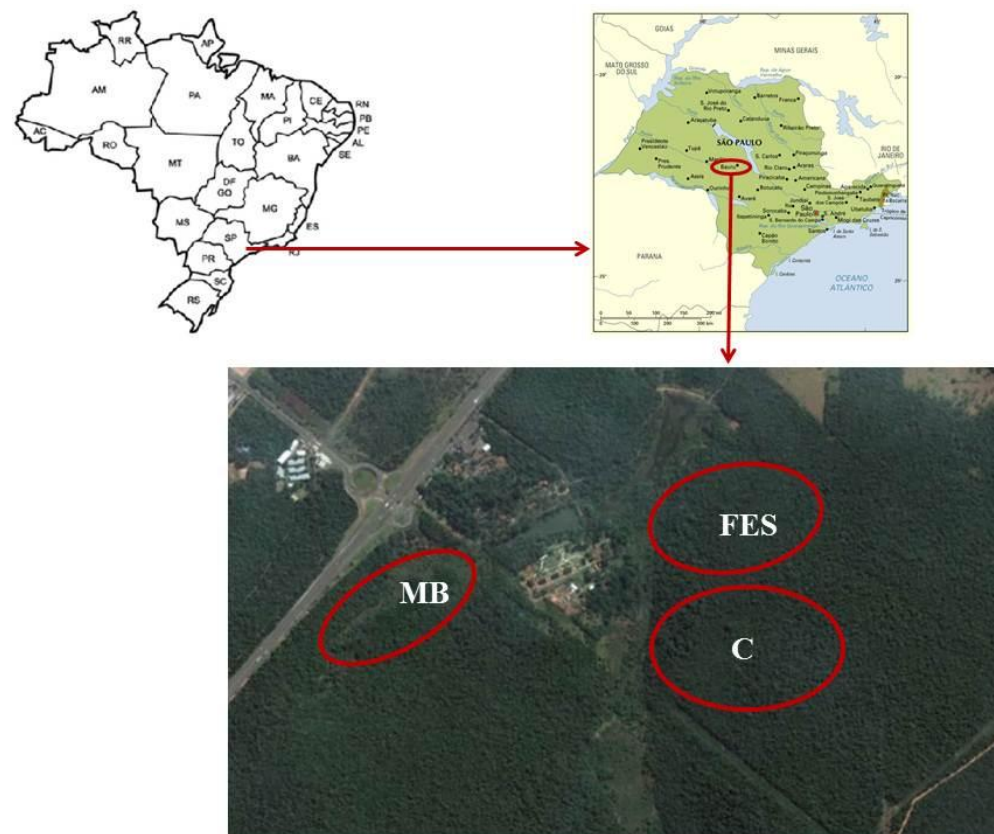


Figura 1- Localização das áreas de estudo, mata de brejo (MB) na Reserva Legal do *Campus* de Bauru da UNESP, floresta estacional semidecídua (FES) e cerradão (C) na Reserva do Jardim Botânico Municipal de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Fonte: modificado de Google (2016), site da Secretaria da Educação do Estado do Paraná e site do Portal Cidades Paulistas.

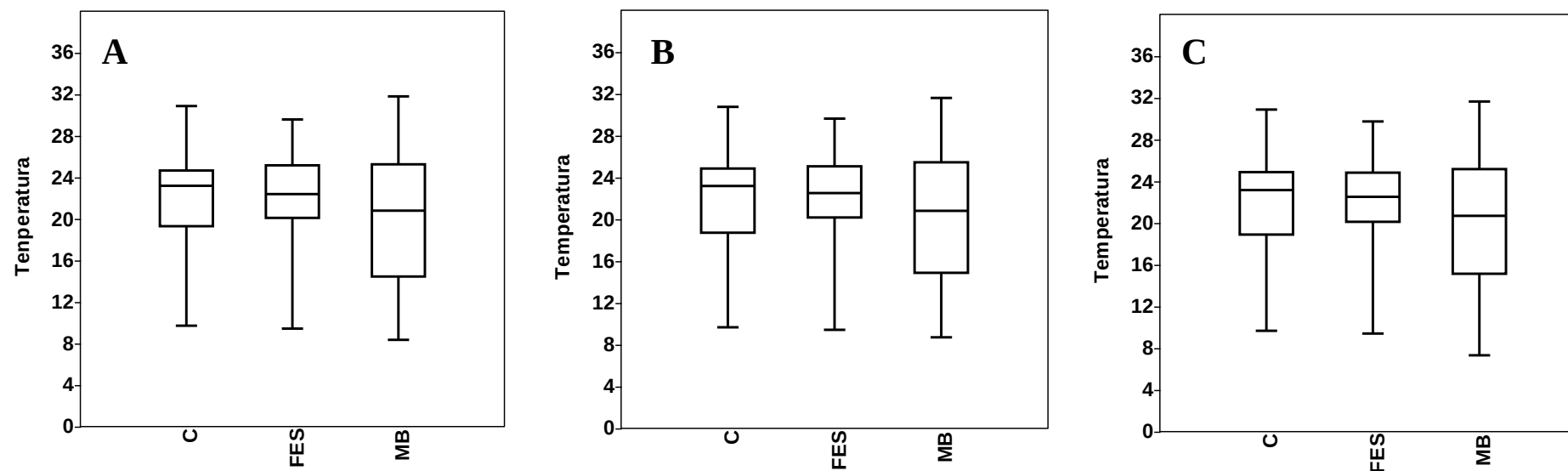


Figura 2- Boxplot representando os valores de temperatura coletados para as três formações vegetais, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. (A) Valores coletados no estrato de 1 metro ($H = 2.78$, $p = 0.24$). (B) Valores coletados no estrato de 2 metros ($H = 2.11$, $p = 0.34$). (C) Valores coletados no estrato de 4 metros ($H = 2.41$, $p = 0.29$). As linhas centrais representam as medianas, as caixas representam os *quartis* (50%) e as linhas os *percentis* (95%). Legenda: C = cerradão; FES = floresta estacional semidecídua; MB = mata de brejo.

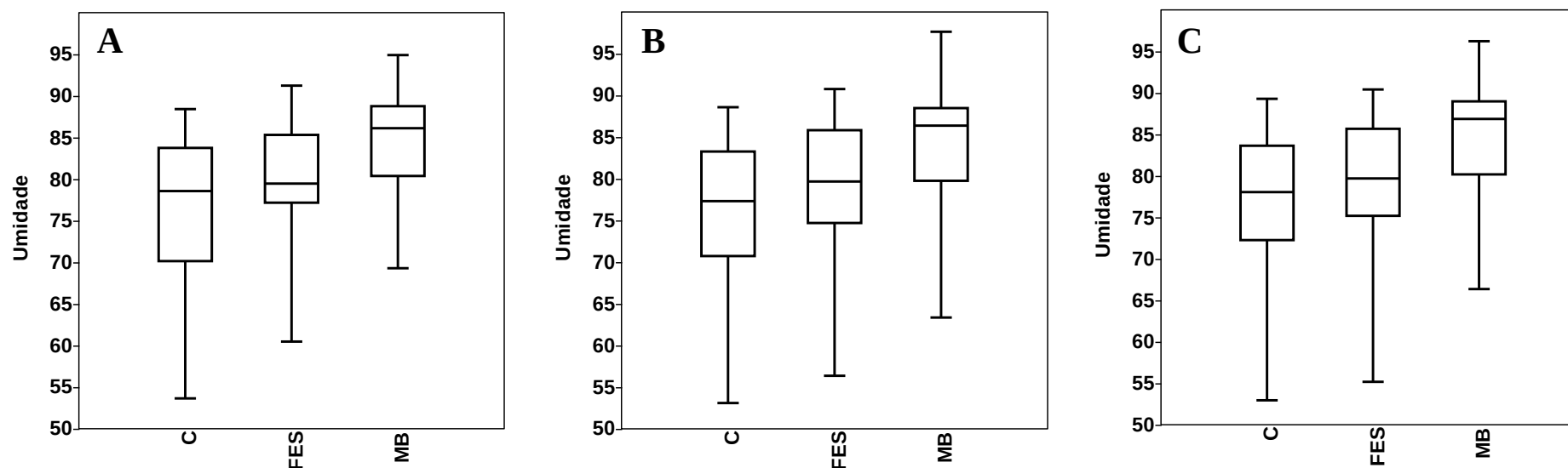


Figura 3- Boxplot representando os valores de umidade relativa coletados para as três formações vegetais, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. (A) Valores coletados no estrato de 1 metro ($H = 43$, $p < 0,001$). (B) Valores coletados no estrato de 2 metros ($H = 40.95$, $p < 0,001$). (C) Valores coletados no estrato de 4 metros ($H = 43.29$, $p < 0,001$). As linhas centrais representam as medianas, as caixas representam os *quartis* (50%) e as linhas os *percentis* (95%). Legenda: C = cerradão; FES = floresta estacional semidecídua; MB = mata de brejo.

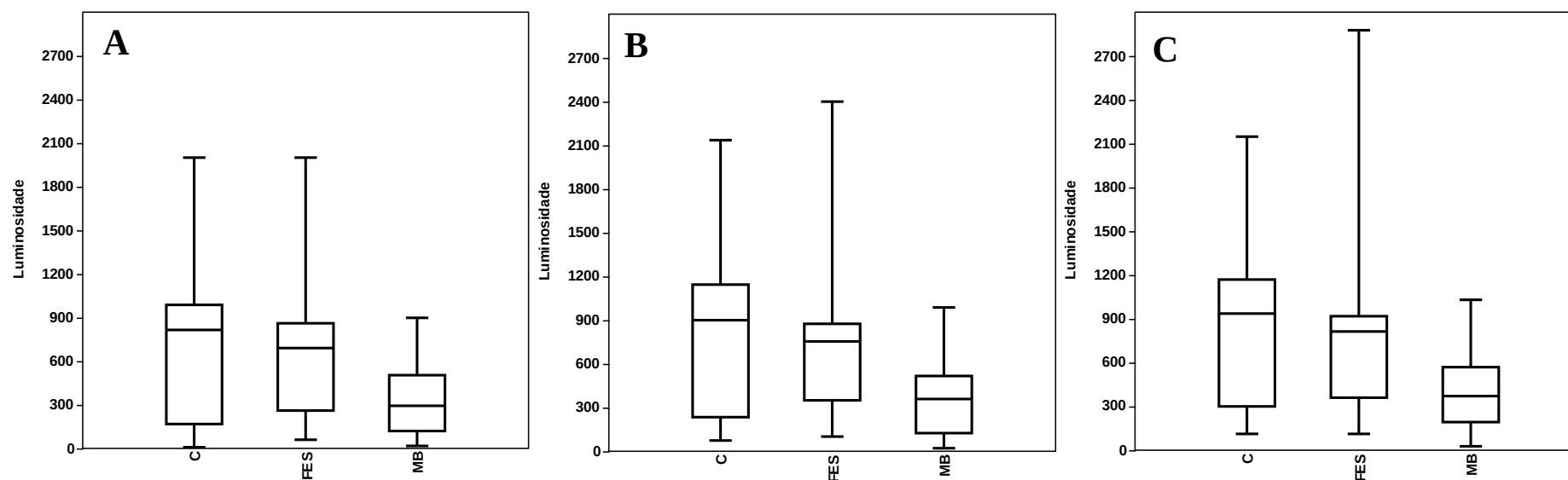


Figura 4- Boxplot representando os valores de luminosidade coletados para as três formações vegetais, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. (A) Valores coletados no estrato de 1 metro ($H= 30.51$, $p<0,001$). (B) Valores calculados no estrato de 2 metros ($H= 37.72$, $p<0,001$). (C) Valores coletados no estrato de 4 metros ($H= 38.09$, $p<0,001$). As linhas centrais representam as medianas, as caixas representam os *quartis* (50%) e as linhas os *percentis* (95%). Legenda: C = cerradão; FES = floresta estacional semidecídua; MB = mata de brejo.

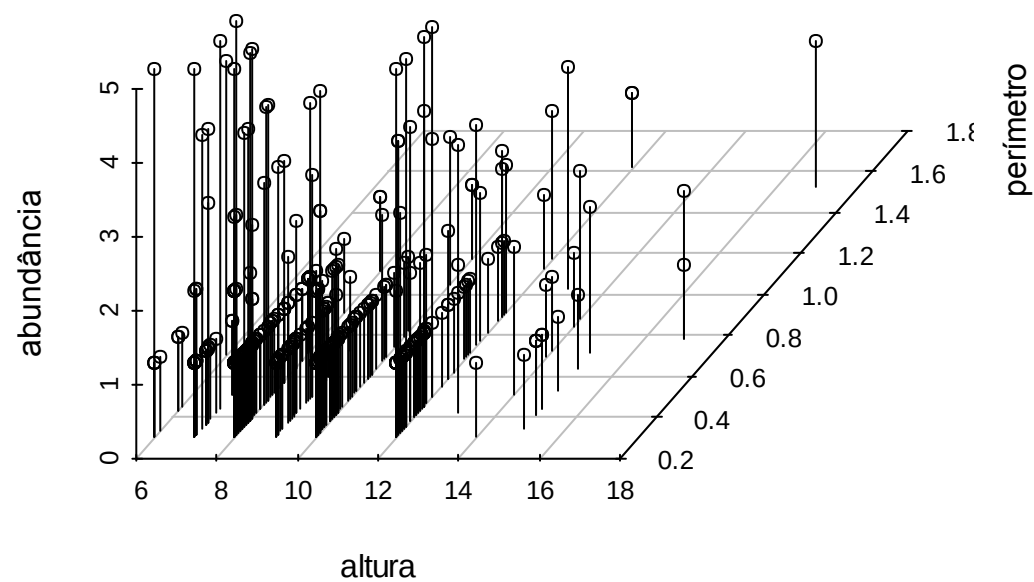


Figura 5- Relação entre a abundância dos espécimes de epífitos vasculares em função da altura e perímetro ($r^2= 0.12$, $p<0,001$) dos forófitos na mata de brejo, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Os círculos representam os indivíduos epífitos amostrados nessa formação vegetal.

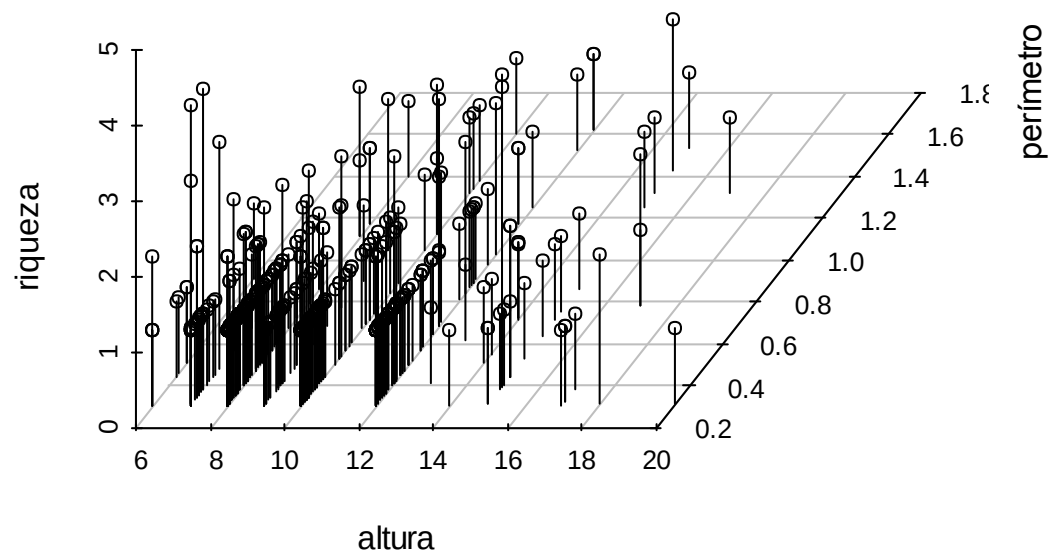


Figura 6- Relação entre a riqueza de espécies de epífitos vasculares em função da altura e perímetro ($r^2 = -0.00013$, $p = 0,49$) dos forófitos na mata de brejo, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Os círculos representam os indivíduos epífitos amostrados nessa formação vegetal.

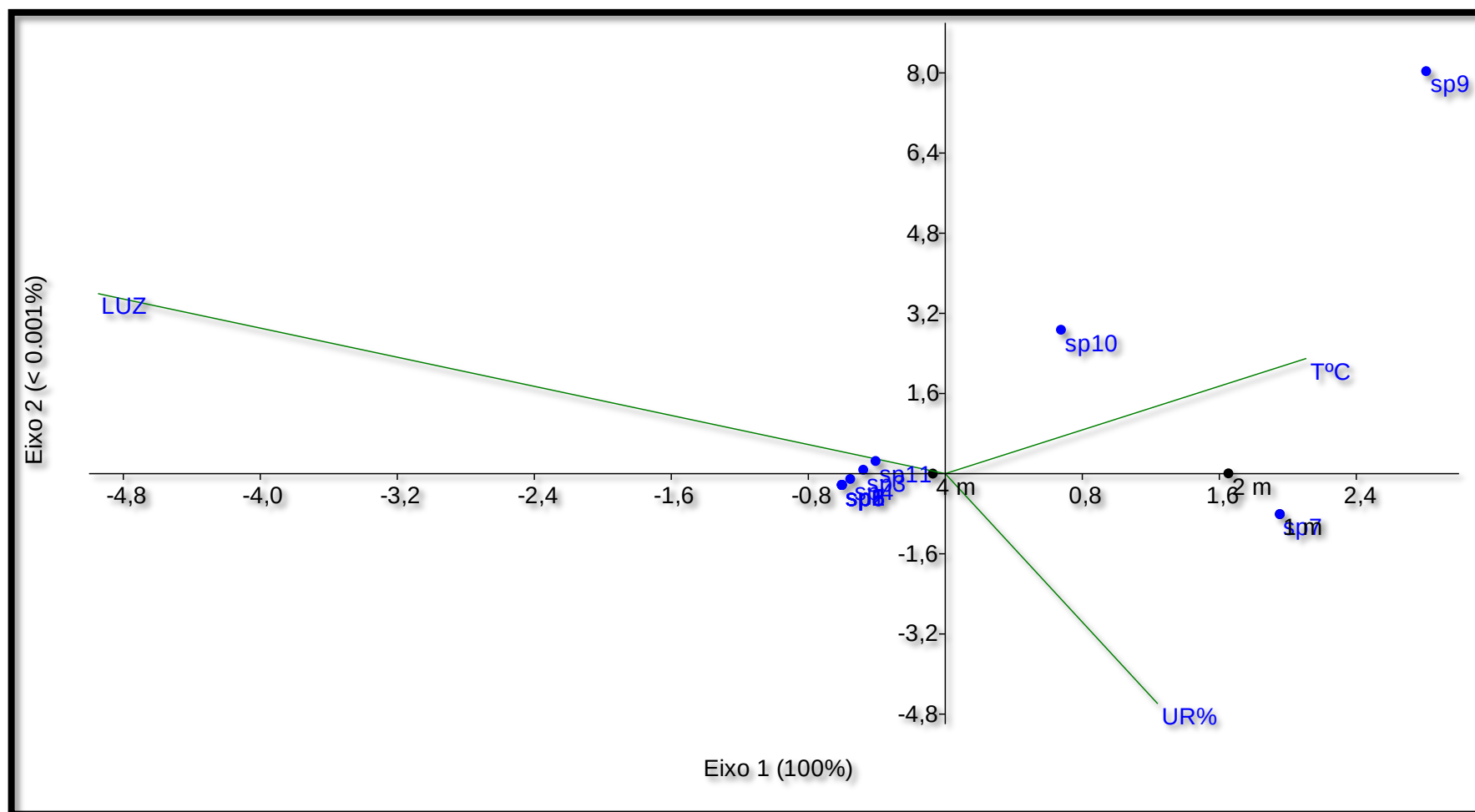


Figura 7- Biplot da análise de correspondência canônica, usando as variáveis ambientais luminosidade (LUZ), umidade (UR) e temperatura T) e a abundância das espécies de epífitos vasculares amostradas na mata de brejo, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil.

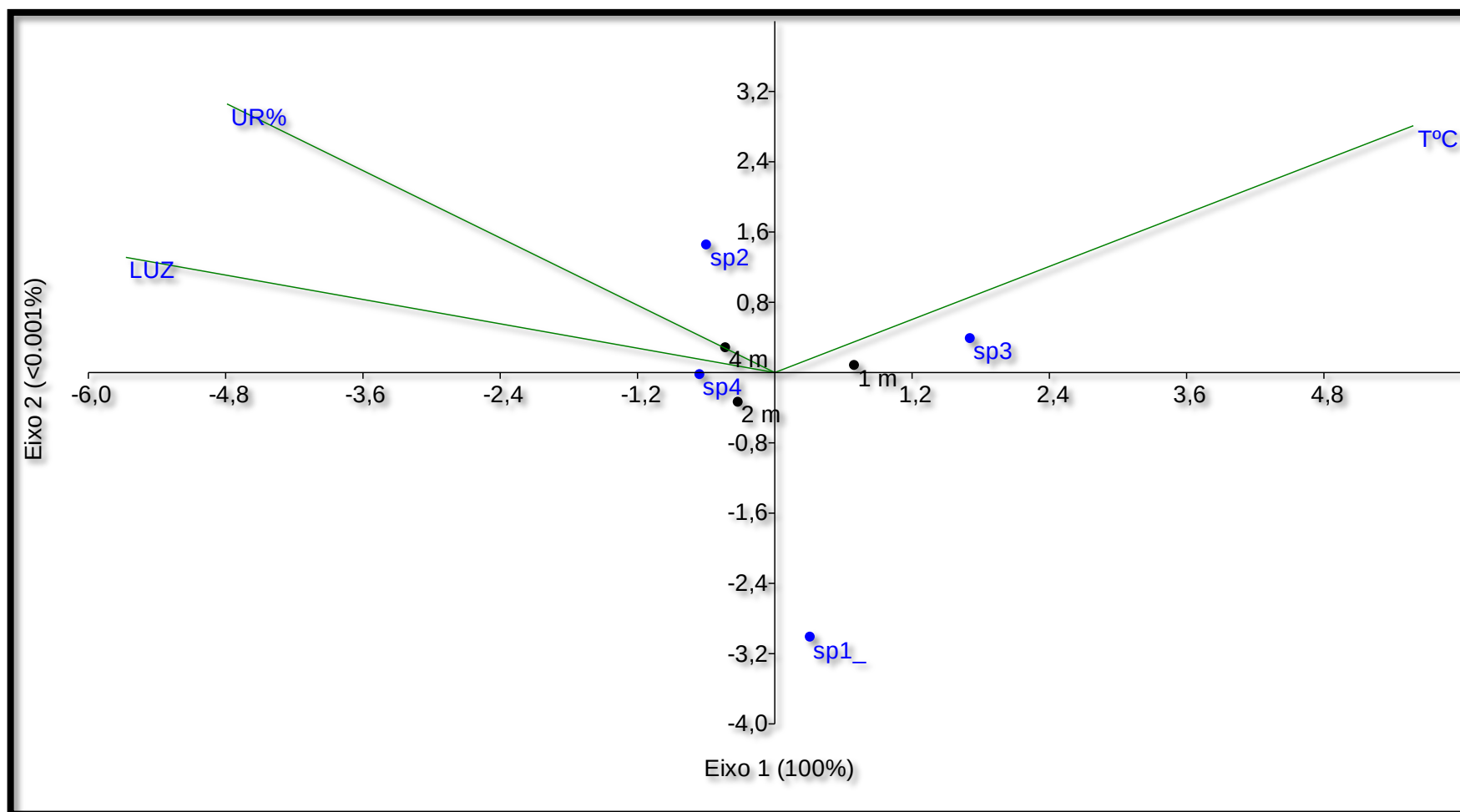


Figura 8- Biplot da análise de correspondência canônica, usando as variáveis ambientais luminosidade (LUZ), umidade (UR) e temperatura (T) e a abundância das espécies de epífitos vasculares amostradas no cerradão, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil.

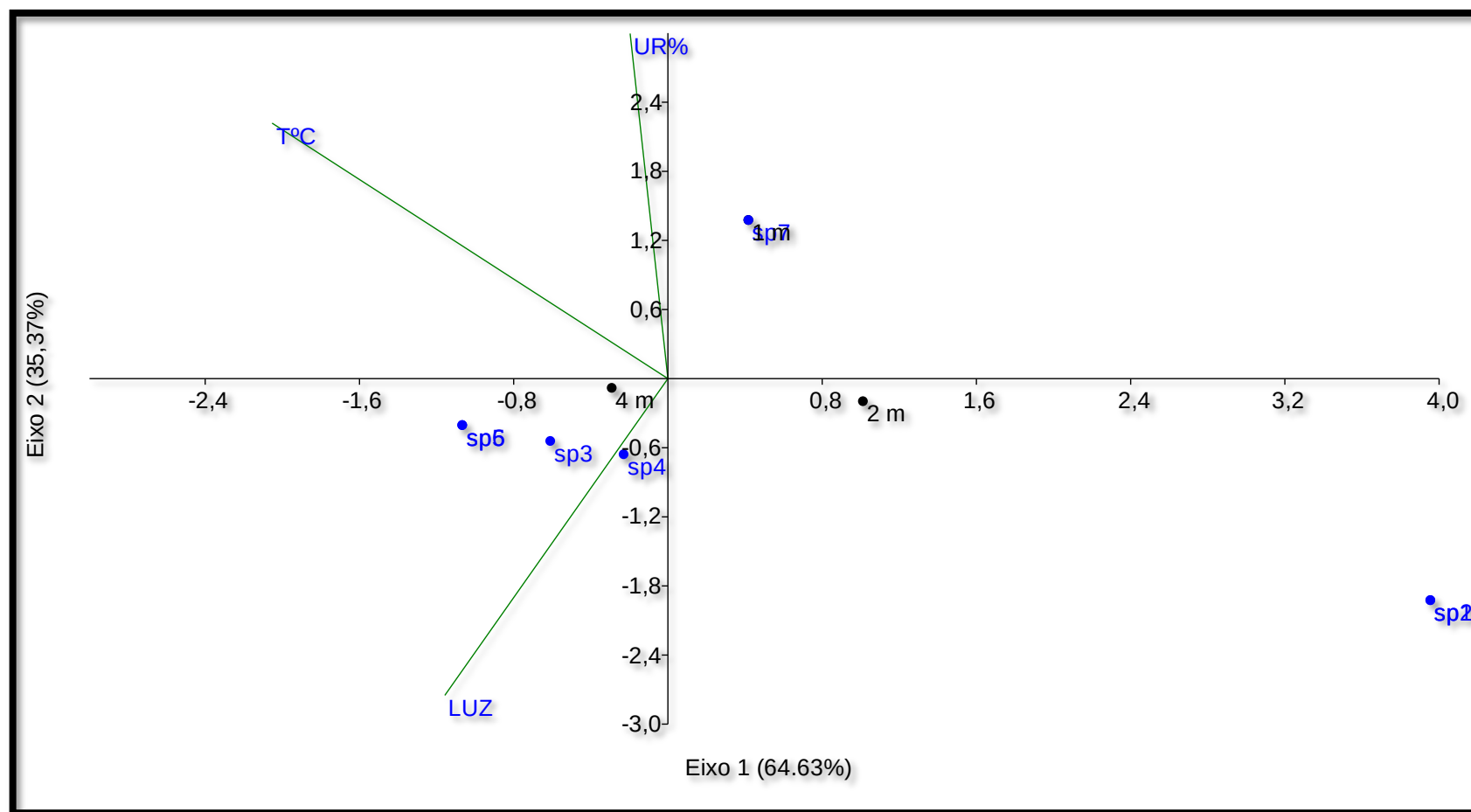


Figura 9- Biplot da análise de correspondência canônica, usando as variáveis ambientais luminosidade (LUZ), umidade (UR) e temperatura (T) e a abundância das espécies de epífitos vasculares amostradas na floresta estacional semidecídua, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil.

Tabela 1 - Lista de espécies de forófitos amostradas nas três formações vegetais, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil.

Legenda: C = cerrado; FES = floresta estacional semidecídua; MB = mata de brejo.

FAMÍLIAS	ESPÉCIES	FORMAÇÕES VEGETAIS
ANNONACEAE	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	C, FES
ANNONACEAE	<i>Xylopia emarginata</i> Mart.	MB
ANACARDIACEAE	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	C, FES, MB
ARALIACEAE	<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne. & Planch.	MB
BORAGINACEAE	<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	FES
BURSERACEAE	<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	MB
CALOPHYLLACEAE	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	MB
CARYOCARACEAE	<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	C, FES, MB
CUNONIACEA	<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	FES
FABACEAE	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	C, FES
FABACEAE	<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	C, FES
FABACEAE	<i>Platypodium elegans</i> Vogel	C, FES
LACISTEMATACEAE	<i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat	FES
LAURACEAE	<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	C, FES
MAGNOLIACEAE	<i>Magnolia ovata</i> (A.St.-Hil.) Spreng.	MB
MALVACEAE	<i>Luehea grandiflora</i> Mart.	FES
MALVACEAE	<i>Pseudobombax longiflorum</i> (Mart. & Zucc.) A.Robyns	FES
MELIACEAE	<i>Cedrela odorata</i> L.	MB
MELIACEAE	<i>Trichilia pallida</i> Sw.	FES
MORACEAE	<i>Ficus obtusiuscula</i> (Miq.) Miq.	MB
MORACEAE	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & de Boer	FES
NYCTAGINACEAE	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	C, FES
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	C, FES
STYRACACEAE	<i>Styrax pohlii</i> A.DC.	FES, MB
URTICACEAE	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	MB
VOCHYSIACEAE	<i>Qualea cordata</i> Spreng.	C, FES
VOCHYSIACEAE	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	C, FES
VOCHYSIACEAE	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	C, FES

Tabela 2 - Lista de espécies de epífitos vasculares amostradas nas três formações vegetais, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Legenda: C = cerrado; FES = floresta estacional semidecídua; MB = mata de brejo.

FAMÍLIAS	ESPÉCIES	FORMAÇÕES VEGETAIS
BROMELIACEAE	<i>Acanthostachys strobilacea</i> (Schult. & Schult.f.) Klotzsch	FES
BROMELIACEAE	<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker	FES, MB
BROMELIACEAE	<i>Billbergia zebrina</i> (Herb.) Lindl.	FES
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia loliacea</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	MB
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia pohliana</i> Mez	C, FES, MB
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	C, FES, MB
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	MB
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia tricholepis</i> Baker	C, FES, MB
ORCHIDACEAE	<i>Anathallis obovata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	MB
ORCHIDACEAE	<i>Epidendrum latilabre</i> Lindl.	MB
ORCHIDACEAE	<i>Trichocentrum pumilum</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	MB
POLYPODIACEAE	<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de La Sota	MB
POLYPODIACEAE	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i> (Raddi) Alston	C, FES, MB

Capítulo 2

Diversidade filogenética entre epífitos e forófitos em florestas neotropicais

SABRINA ANSELMO JOANITTI¹, VERIDIANA DE LARA WEISER², DANILO MUNIZ SILVA³, ANDRÉIA ALVES REZENDE^{1,4}.

¹*Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista – UNESP. Distrito de Rubião Junior s/n, 18618-970, Botucatu, São Paulo, Brasil; e-mail: sabrina.joanitti@gmail.com.*

²*Departamento de Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências, Universidade Estadual Paulista – UNESP. Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, 17033-360, Bauru, São Paulo, Brasil; e-mail: veriweiser@hotmail.com*

³*Departamento de Ciências Ambientais, Centro de Ciências Biológicas e Saúde, Universidade Federal de São Carlos – UFSCAR. Via Washington Luiz, km 235, Bairro Monjolinho, 13565905, São Carlos, São Paulo, Brasil; e-mail: danmzsilva@gmail.com*

⁴*Departamento de Biologia e Zootecnia, Faculdade de Engenharia, Universidade Estadual Paulista – UNESP. Rua Monção, 226, Zona Norte, 15385000, Ilha Solteira, São Paulo, Brasil; e-mail: andreiarezende@bio.feis.unesp.br.*

Resumo

Embora os padrões de distribuição das epífitas tenham sido relatados em todo o Brasil, ainda não se sabe como a proximidade filogenética das epífitas se relaciona com a diversidade filogenética de forófitos em diferentes formações vegetais nem como a interação epífito-forófito pode moldar a diversidade dos epífitos. Propomos neste trabalho avaliar se as espécies de epífitos vasculares são filogeneticamente próximas e se a diversidade filogenética de epífitos está relacionada com a diversidade filogenética de forófitos. Realizamos as análises em três formações vegetais – mata de brejo, floresta estacional semidecídua e cerrado – no município de Bauru, estado de São Paulo. A maioria dos índices de diversidade filogenética diferiu entre as formações vegetais tanto para epífitos quanto para forófitos. O cerrado apresentou valores menores, a floresta estacional semidecídua valores intermediários ou semelhantes ao cerrado e a mata de brejo valores maiores. A diversidade filogenética de epífitos esteve positivamente relacionada com a diversidade filogenética de forófitos. A interação entre diversidade de

forófito e tipo de vegetação não foi significativa para nenhum índice de diversidade, ou seja, a relação entre epífitos e forófitos não mudou entre as formações vegetais. Logo, a diversidade de epífitos aumenta com a diversidade de forófitos nas três formações vegetais. Os processos evolutivos que estruturam as interações entre epífitos e forófitos devem ser semelhantes nas três formações vegetais: a maior diversidade filogenética de forófitos proporciona uma maior diversidade filogenética de epífitos. Portanto, diferentes espécies de epífitos devem ter desenvolvido adaptações às diferentes espécies de forófitos.

Palavras-chave: cerrado, composição específica, conservantismo filogenético, diversidade filogenética, interações de plantas, filogenia, floresta estacional semidecídua, mata de brejo.

Abstract

Although epiphyte distribution patterns have been reported for Brazil as a whole, we do not know how the phylogenetic proximity of epiphytes relates to the phylogenetic diversity of phorophytes in different plant formations, neither do we know how the interaction epiphyte-phorophyte can shape epiphyte diversity. In this work, we propose to assess whether vascular epiphyte species are phylogenetically close and whether the phylogenetic diversity of epiphytes is related to the phylogenetic diversity of phorophytes. We carried out analyses in three plant formations – swamp forest, semideciduous seasonal forest, and woodland savanna – in the municipality of Bauru, state of São Paulo. Most phylogenetic diversity rates were different among plant formations, both for epiphytes and phorophytes. The woodland savanna had lower values, the semideciduous seasonal forest had intermediate values or values similar to those of the woodland savanna, and the swamp forest had higher values. The phylogenetic diversity of epiphytes was positively related to the phylogenetic diversity of phorophytes. The interaction between phorophyte diversity and vegetation type was not significant for any diversity rate, i.e., the relationship between epiphytes and phorophytes did not change among plant formations. Therefore, the epiphyte diversity increases with phorophyte diversity in the three plant formations. The evolutionary processes that structure the interactions between epiphytes and phorophytes seem to be similar in the three plant formations: a higher phylogenetic diversity of phorophytes provides a higher phylogenetic diversity of epiphytes. Therefore, different epiphyte species must have developed adaptations to different species of phorophytes.

Keywords: woodland savanna, specific composition, phylogenetic conservatism, phylogenetic diversity, plant interactions, phylogeny, semideciduous seasonal forest, swamp forest.

Introdução

As interações ecológicas podem variar de acordo com gradientes ambientais e com o padrão de co-ocorrência de espécies de plantas em pequenas escalas espaciais (COLLINS; KLAHR, 1991), portanto, a distribuição espacial das espécies reflete tanto seu sucesso reprodutivo quanto suas interações no uso de recursos (CONDIT et al., 2000; GÖTZENBERGER et al., 2012). Essas interações podem produzir benefícios unilaterais, sem prejuízo nem benefício para o outro organismo, como no caso de epífitos (BURNS, 2007; SILVA et al., 2010). A relação entre epífitos e seus forófitos, i.e., planta portadora de epífitos (OCHSNER, 1928), representa uma importante interação comensal, na qual uma espécie dependente, epífito, beneficia-se apenas do substrato proporcionado por uma espécie de forófito (BENNETT, 1986) sem implicações nutricionais entre as espécies envolvidas (WAECHTER, 1992). Por outro lado, essa interação também pode ser de facilitação (BRONSTEIN, 2009), pois cada espécie de forófito oferece um conjunto único de características fenológicas, arquitetônicas, morfológicas e químicas (ZOTZ; VOLLRATH, 2003) para as sementes e esporos das espécies de epífitos que as colonizam. Assim, as assembleias de epífitos fornecem um sistema notável para avaliar interações específicas em plantas, uma vez que os seus forófitos facilitam (oferecendo substrato para fixação dos epífitos) ou limitam (através de suas características arquiteturais e químicas), a sua fixação e reprodução (CALLAWAY et al., 2002; STEEL, WILSON, 2003; WAGNER, MENDIETA-LEIVA, ZOTZ, 2015).

Os epífitos são fortemente dependentes das condições criadas por traços do forófito e é esperado um determinado grau de especificidade entre epífitos e forófitos (CHAVES; DYONISIO; ROSSATTO, 2016). A especialização pode ser reforçada pela coevolução em interações antagônicas planta-herbívoros (EHRLICH; RAVEN, 1964) e no sistema mutualístico planta-polinizador, pois as plantas foram selecionadas devido a mecanismos que favorecem os polinizadores especializados os quais são mais eficazes do que os generalistas (BLÜTHGEN et al., 2007). Entretanto, as interações que envolvem epífitos e forófitos carecem de tais forças motrizes para coevolução (WAGNER; MENDIETA-LEIVA; ZOTZ, 2015). Assim, ainda é desconhecido como a interação epífito-forófito pode moldar a diversidade filogenética dos epífitos.

As espécies de forófitos diferem em muitos traços, como propriedades de casca, ramos e copa (WAGNER; MENDIETA-LEIVA; ZOTZ, 2015). Tais características particulares de cada espécie de forófito alteram as condições de crescimento das plantas

estruturalmente dependentes devido a mudanças no microambiente. A especificidade do forófito pode surgir se a demanda conflitante, ou seja, se o balanço entre a alocação de recursos limitados para determinada atividade em detrimento de outra (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2006), evitar que as espécies de plantas estruturalmente dependentes se adaptem igualmente para todos os tipos de condições encontradas em diferentes espécies de forófitos (WAGNER; MENDIETA-LEIVA; ZOTZ, 2015). Ou seja, espécies de epífitos diferentes podem ter sido selecionadas por um tipo de forófito por causa de suas características. Assim, a diversidade filogenética de forófitos pode favorecer a diversidade filogenética de epífitos da mesma forma que a diversidade de habitats afeta a distribuição de diferentes tipos de plantas.

A diversidade filogenética é uma medida de diversidade da comunidade que incorpora as relações filogenéticas das espécies (MAGURRAN, 2004). As filogenias modernas são derivadas de dados de sequências de DNA, que podem ser adquiridos para todos os organismos na árvore da vida (VELLEND et al., 2010). A distância filogenética entre duas espécies é uma estimativa da quantidade de tempo decorrido desde o mais recente ancestral comum de ambas as espécies, ou seja, o tempo que cada uma tem evoluído independentemente da outra (VELLEND et al., 2010). Sua principal premissa é que a diversidade seja maior em uma comunidade em que as espécies sejam filogeneticamente mais distintas (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009). A diversidade filogenética traz informação sobre a história evolutiva das espécies e suas relações de parentesco, portanto ela é uma medida mais completa de diversidade do que a riqueza.

Estudos recentes têm sugerido que a diversidade filogenética pode ser usada como um substituto para medidas de diversidade funcional, i. e., características funcionais distintivas 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).

Os padrões de distribuição dos epífitos foram relatados no Brasil em floresta ombrófila densa (BARBOSA et al., 2015; BATAGHIN, 2013; BREIER, 2005; SANTOS, 2008), floresta ombrófila mista (BERNARDI, BUDKE, 2010; BORGO, SILVA, 2003; CERVI, BORGO, 2007; GERALDINO, CAXAMBÚ, SOUZA, 2010; HEFLER, FAUSTIONI, 2004; KERSTEN, KUNYOSHI, 2009; KERSTEN, KUNYOSHI, RODERJAN, 2009; KERSTEN, SILVA, 2002), floresta estacional

semidecídua (BATAGHIN, 2013; BATAGHIN, BARROS, PIRES, 2010; BERNARDI, BUDKE, 2010; BREIER, 2005; CERVI, BORGO, 2007; CHAVES, DYONISIO, ROSSATTO, 2016; DETTKE, ORFRINI, MILANEZE-GUTIERRE, 2008; DISLICH, 1996; GERALDINO, CAXAMBÚ, SOUZA, 2010; ROSA, MONTEIRO, 2012; SANTOS, 2008), floresta estacional decídua (ROGALSKI; ZANIN, 2003), floresta de galeria (GIONGO; WAECHTER, 2004), restinga (BREIER, 2005; GONÇALVES, WAECHTER, 2003; KERSTEN, SILVA, 2001; MANIA, MONTEIRO, 2010; QUARESMA, JARDIM, 2014; SUHOGUSOFF, 2006) e cerrado (BATAGHIN, 2013; BREIER, 2005; CAVASSAN, WEISER, 2015; JOANITTI et al., no prelo). Contudo, existem poucos trabalhos com epífitos que considerem a proximidade filogenética das espécies (SÁYAGO et al., 2013; SILVA et al., 2010) em formações vegetais distintas.

A região de Bauru apresenta três formações vegetais muito próximas umas das outras, mata de brejo, floresta estacional semidecídua e cerrado. Essas formações apresentam diferenças na riqueza específica de árvores com potencial para serem forófitos. A mata de brejo apresenta menor riqueza de árvores (CARBONI, 2007), quando comparada à floresta estacional semidecídua (PINHEIRO, 2000) e ao cerrado, que apresenta maior riqueza (WEISER, 2007), contudo o índice de infestação pelos epífitos pode não seguir esse padrão. Embora as formações vegetais estudadas estejam próximas e sob mesmo clima, pelo fato de serem formações vegetais diferentes, sugerimos que as condições microclimáticas poderiam moldar de maneira diferencial a relação entre epífitos e forófitos.

Nossos objetivos foram avaliar se as espécies de epífitos vasculares são filogeneticamente próximas entre si em uma mesma formação vegetal e se a diversidade filogenética de epífitos está relacionada com a diversidade filogenética de forófitos. Portanto, os seguintes questionamentos são feitos: 1 – As espécies de epífitos vasculares são filogeneticamente próximas em uma mesma formação vegetal? 2 – Qual formação vegetal apresenta táxons mais aparentados e por quê? 3 – A maior diversidade filogenética de forófitos resulta em uma maior diversidade filogenética de epífitos?

Esperamos que as espécies de epífitos sejam filogeneticamente próximas, pois acreditamos que exista um conservantismo filogenético que facilita a ocorrências das espécies nessa forma de vida. Além disso, esperamos que a diversidade filogenética seja maior na mata de brejo, pois as espécies tendem a explorar de forma semelhante o ambiente mais homogêneo, no que se refere à umidade, aumentando as chances de competição e consequente exclusão competitiva e, aumentando o espaço que pode ser

ocupado por táxons mais distintos, aumentando assim a diversidade filogenética. Também acreditamos que como a ocorrência dos epífitos está relacionada às características dos forófitos e ambos devem estar adaptados ao mesmo ambiente, uma maior diversidade filogenética de forófitos significa uma maior possibilidade da comunidade de forófitos ter traços que permitam maiores oportunidades de colonização pelos epífitos, isto é, maior diversidade filogenética de epífitos.

Material e métodos

Área de estudo

Realizamos o trabalho em comunidades de epífitos e forófitos em três formações vegetais no município de Bauru, localizado na região centro-oeste do estado de São Paulo, no sudeste do Brasil. O clima é o Cwa de Koeppen (1948), i.e., clima subtropical úmido, com duas estações bem definidas, um inverno seco muito curto de junho a agosto e um verão chuvoso e muito quente de setembro a maio (WEISER, 2007). A área de estudo recebeu uma precipitação média anual de 1290,5 mm entre 2001 e 2015, predominantemente durante a estação chuvosa, que apresentou precipitação mensal média de 130,4 mm. A estação mais seca recebeu uma precipitação mensal média de 39,1 mm (EMÍDIO, 2015). A temperatura média mensal foi de 23,8 °C na estação chuvosa e 19,8 °C na estação mais seca (EMÍDIO, 2015).

A floresta estacional semidecídua com influência fluvial permanente (mata de brejo) está localizada na Reserva Legal do Câmpus de Bauru da UNESP, nas coordenadas 22°20'31" a 22°21'41"S e 49°00'27" a 49°01'48"W e altitude com variação de 541 a 601 metros. A mata de brejo caracteriza-se por ser uma área de 2,3 ha, bem preservada e com poucos indícios de perturbação recente. Embora esteja próxima ao perímetro urbano e à rodovia SP 225, a mata de brejo localiza-se em área de difícil acesso por estar encravada em vegetação de cerrado (CAVASSAN, 2013) e floresta estacional semidecídua (Fig. 1). Nela ocorre uma das nascentes do córrego Vargem Limpa, afluente da margem direita do Rio Bauru, tributário do Rio Tietê, pertencendo à bacia hidrográfica Tietê- Jacaré e está sujeita à influência do lençol freático com inundações periódicas (CARBONI, 2007; CAVASSAN, 2013).

A floresta estacional semidecídua sem influência fluvial e o cerradão (Fig. 1) estão localizados na Reserva do Jardim Botânico Municipal de Bauru (JBMB), nas coordenadas 22°19'41" a 22°21'06"S e 48°59'49" a 49°01'12"W, altitude com variação de 519 a 603 metros (SFAIR et al., 2010), em áreas próximas entre si. A floresta

estacional semidecídua ocorre nos fundos de vale, ou seja, em solos mais úmidos, próximos aos cursos de água, o que parece ser um padrão da região (PINHEIRO, 2000). O cerradão é revestido em toda sua extensão com vegetação nativa, composta por uma grande diversidade de árvores, com dossel em torno de seis metros e um estrato arbustivo-herbáceo pouco desenvolvido (CAVASSAN; PINHEIRO DA SILVA; SENICIATO, 2006).

Amostragem

Para o levantamento de epífitos e forófitos estabelecemos em cada formação vegetal 20 parcelas contínuas de 10 m x 10 m, resultando em uma área retangular de 200 m x 10 m, 0,2 hectare. Amostramos todos os forófitos com perímetro do caule à altura do peito (PAP) igual ou superior a 30 cm. Registramos todos os indivíduos epífitos encontrados sobre o caule ou ramos dos forófitos utilizando binóculo ou câmera digital. Contamos os indivíduos de cada espécie epifítica, mas, quando não foi possível determinar os indivíduos, contamos estandes (*sensu* SANFORD, 1968), tratando cada estande como um indivíduo (BARTHLOTT et al., 2001).

Consideramos epífitos vasculares (holoepífitos *sensu* BENZING, 1990), as plantas autotróficas, que germinam, enraízam e crescem utilizando-se de outras plantas como suporte (MUELLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974).

Coletamos o material vegetativo e/ou reprodutivo de todas as espécies arbóreas e epifíticas. Identificamos as espécies utilizando a classificação de Smith et al. (2008) para as espécies de pteridófitas e Angiosperm Phylogeny Group (APG IV, 2016) e as atualizações mais recentes do Angiosperm Phylogeny Website (STEVENS, 2001 onwards) para as angiospermas. Incorporamos o material ao acervo do Herbário do Departamento de Ciências Biológicas da Faculdade de Ciências da UNESP Câmpus de Bauru (UNBA). Verificamos a grafia dos nomes científicos de acordo com a base de dados nomenclaturais Tropicos (TROPICOS.ORG. MISSOURI BOTANICAL GARDEN, 2016), as abreviações dos autores segundo The International Plant Names Index (2012) e a validade dos nomes científicos nas bases de dados The Plant List (2013) e Flora do Brasil (2020 em construção).

Análise filogenética

Construímos uma árvore filogenética para as espécies de forófitos das três formações vegetais e uma para as espécies de epífitos das três formações vegetais (Fig.

2), baseadas na mega-árvore (R20120829.new) para angiospermas atualizada de acordo com a APG III (2009), no programa Phylocom (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008). Estimamos o tamanho dos ramos na filogenia a partir das idades de nós datados (WIKSTRÖM; SAVOLAINEN; CHASE, 2001). Fixamos as idades para os nós datados e distribuímos os nós não datados igualmente espaçados entre os nós datados e as pontas da árvore (WEBB; ACKERLY; KEMBEL, 2008). Para as espécies de epífitos incluímos informação adicional baseada em filogenias publicadas recentemente para Orchidaceae (ÁLVAREZ-MOLINA, CAMERON, 2009; BARROS, 2005; CAMERON et al., 1999; CAMERON, MOLINA, 2006; CHIRON, GUIARD, van den BERG, 2012; COZZOLINO, WIDMER, 2005; MONDRAGÓN-PALOMINO, THEIBEN, 2008; NEUBIG et al., 2009; PRIDGEON, SOLANO, CHASE, 2001; RAMÍREZ et al., 2007; van den BERG et al., 2005; van den BERG et al., 2009), Bromeliaceae (BARFUSS et al., 2005; CRAYN, WINTER, SMITH, 2004; GIVNISH et al., 2007; GIVNISH et al., 2011; REX et al., 2009; SASS, SPECHT, 2010; SCHULTE, BARFUSS, ZIZKA, 2009; TERRY, BROWN, OLMSTEAD, 1997) e Polypodiaceae (JANSSEN, KREIER, SCHNEIDER, 2007; OTTO et al., 2009; PRYER et al., 2004; SCHNEIDER et al., 2004; SCHUETTPELZ, PRYER, 2009; SUNDUE et al., 2014).

A partir dessas árvores filogenéticas e com base na matriz de presença e ausência das espécies nas áreas, calculamos dois índices de diversidade filogenética tanto para as espécies de forófitos quanto para as espécies de epífitos: 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 a 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).

Forma de análise dos resultados

Para testar a diferença na composição específica de forófitos e epífitos entre os três tipos vegetacionais, realizamos uma análise de variância multivariada aplicada a matriz de abundâncias, um agrupamento hierárquico e um escalonamento

multidimensional não métrico (NMDS) (JONGMAN; BRAAK; TONGEREN, 1995). Para testar se houve diferenças na diversidade entre os tipos vegetacionais, realizamos uma análise de variância, seguida de um pós-teste de Tukey (ZAR, 1999).

Realizamos regressões simples para testar se existe relação entre a diversidade de epífitos e a diversidade de forófitos: utilizamos cada medida de diversidade dos epífitos (riqueza de Margalef, diversidade de Simpson, diversidade filogenética, MPD e MNTD) como variável resposta e cada medida de diversidade dos forófitos como variável explanatória. Todas as análises foram realizadas no programa computacional R (R Development Core Team, 2012).

Resultados

A composição florística diferiu entre a mata de brejo e as outras formações vegetais, mas foi semelhante entre o cerradão e a floresta estacional semidecídua, tanto para os forófitos (Tab. 1) quanto para os epífitos (Tab. 2). De um modo geral, as composições das parcelas no cerradão e na floresta estacional semidecídua se sobrepõem (Figs. 3 e 4), o que sugere semelhança entre elas e diferenças entre a composição florística de suas parcelas em relação as da mata de brejo. Esse padrão foi mais evidente para os epífitos (Fig. 4) do que para os forófitos (Fig. 3). A composição específica de forófitos das comunidades de cerradão e floresta estacional semidecídua variaram amplamente, enquanto que na comunidade de mata de brejo foi mais coesa (Fig. 5).

Considerando a comunidade de forófitos, a abundância, número de espécies, riqueza de Margalef, diversidade de Simpson, diversidade filogenética, MPD e a MNTD foram semelhantes entre as formações vegetais cerradão e floresta estacional semidecídua (Tab. 3). O cerradão e a mata de brejo diferiram em todos os índices (Tab. 3). A riqueza de Margalef e a MNTD também foram semelhantes entre as formações floresta estacional semidecídua e mata de brejo (Tab. 3).

Do mesmo modo, na comunidade de epífitos, o número de espécies e a riqueza de Margalef foram diferentes nas três formações vegetais, sendo os valores mais baixos no cerradão e os mais altos na mata de brejo (Tab. 3). A abundância, a diversidade de Simpson, a diversidade filogenética e a MPD foram semelhantes entre as formações vegetais cerradão e floresta estacional semidecídua (Tab. 3). A MPD também foi

semelhante entre as formações vegetais floresta estacional semidecídua e mata de brejo (Tab. 3). A MNTD não foi significativa para a comunidade de epífitos (Tab. 3).

A abundância ($r^2 = 0.3$, $p < 0.001$), número de espécies ($r^2 = 0.78$, $p < 0.001$), riqueza de Margalef ($r^2 = 0.1$, $p < 0.001$), diversidade de Simpson ($r^2 = 0.63$, $p < 0.001$), diversidade filogenética ($r^2 = 0.94$, $p < 0.001$) e MPD ($r^2 = 0.82$, $p < 0.001$) de epífitos estiveram positivamente relacionadas com a abundância, número de espécies, riqueza de Margalef, diversidade de Simpson, diversidade filogenética e MPD de forófitos (Fig. 6). A interação entre diversidade filogenética de epífitos e a diversidade filogenética de forófitos com o tipo de vegetação não foi significativa para nenhum índice de diversidade, ou seja, a relação dos epífitos com os forófitos não mudou entre as formações. Logo, a diversidade filogenética de epífitos aumenta com a diversidade filogenética de forófitos nas três formações vegetais.

Discussão

A semelhança na composição florística das espécies de forófitos e epífitos entre o cerrado e a floresta estacional semidecídua pode ser atribuída ao fato dessas formações vegetais serem próximas e o intercâmbio de propágulos entre essas comunidades ser muito elevado. A diferença na composição florística das espécies de forófitos e epífitos dessas formações com a mata de brejo, pode ser devido ao fato dessa formação encontrar-se mais distante das outras e apresentar características microambientais típicas, que selecionaram forófitos e epífitos adaptados às essas condições.

As espécies de epífitos vasculares são filogeneticamente próximas em uma mesma formação vegetal e, provavelmente, apresentam um alto grau de estase evolutiva (QIAN; RICKLEFS, 2004), i. e., as características dos organismos permanecem praticamente inalteradas durante todo o período do registro fóssil. Também apresentam conservantismo filogenético de traços relacionados à tolerância das condições ambientais (PRINZING et al., 2001), como tricomas foliares, cisternas acumuladoras de água e suculência de raízes e folhas. Esses traços representam a bagagem filogenética recebida como herança de seus ancestrais (THOMPSON, 1994), que permite a ocorrência das espécies nessa forma de vida.

No entanto, as diversidades filogenéticas de forófitos e epífitos entre as formações vegetais foram diferentes. A mata de brejo apresentou valores de diversidade

filogenética maior, tanto para forófitos quanto para epífitos, muito provavelmente em função da existência do córrego Vargem Limpa e do afloramento do lençol freático (CARBONI, 2007), que conferem um microclima específico nessa formação. Os forófitos da mata de brejo foram selecionados e, embora apresentem similaridade nas adaptações às condições da mata de brejo, pertencem a linhagens filogenéticas diferentes. Considerando que a mata de brejo é um ambiente mais homogêneo no que se refere à umidade, as espécies de epífitos tendem a explorá-lo de maneira semelhante o que aumenta as chances de competição, e consequentemente, pode levar à exclusão competitiva, a qual tende a ser mais forte entre espécies intimamente relacionadas e que compartilham um grande número de traços (WEBB et al., 2002). Nesse contexto, a exclusão competitiva, pode limitar a coexistência de espécies estreitamente relacionadas com nichos semelhantes (VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2007), porque a exclusão competitiva implica em um limite de similaridade entre as espécies competidoras e, portanto, um limite de espécies que podem coexistir em uma dada comunidade até a saturação do espaço do nicho (BEGON; HARPER; TOWNSEND, 1996). Isso amplia o espaço disponível para ser ocupado por táxons epifíticos mais distintos e, consequentemente, a diversidade filogenética aumenta. Os epífitos da mata de brejo apresentaram maior complementaridade filogenética e funcional, isto é, diferentes espécies desempenharam papéis diferentes na comunidade vegetal.

Em contrapartida, os forófitos que compõem o cerradão e a floresta estacional semidecídua apresentam similaridade nas adaptações às condições das formações vegetais e, consequentemente, pertencem a linhagens filogenéticas semelhantes. As associações de espécies de epífitos são mais restritas devido à maior tolerância ao dessecamento, que funciona como um filtro ambiental que seleciona as espécies capazes de sobreviver. Se parentes próximos compartilham tolerâncias de habitats semelhantes, ou seja, conservantismo filogenético (LOSOS, 2008; WIENS, GRAHAM, 2005), essas comunidades apresentam espécies que são filogeneticamente mais próximas entre si (VELLEND et al., 2010) e, portanto, pertencentes a táxons mais aparentados. Nessas formações, a menor MPD, somada a menor abundância e riqueza tornam os poucos indivíduos de epífitos um recurso escasso de muita importância para os mutualistas e comensais de nicho especializado.

Por outro lado, a pouca diferença na MNTD, com valores baixos para as três formações vegetais indica que nenhum táxon está isolado na filogenia. Isso possibilita um grau de redundância entre as espécies, aumentando a resiliência da comunidade, ou

seja, a ausência de uma espécie pode ser suprida pela presença de outra espécie filogeneticamente próxima, garantindo a sobrevivência dos mutualistas. Nesse contexto, as duas espécies filogeneticamente mais originais, isto é, isoladas das outras espécies na árvore filogenética, pertencem à família Polypodiaceae. Como as espécies dessa família foram as menos abundantes, se forem extintas, a riqueza filogenética do ambiente diminuirá drasticamente o que pode comprometer as funções da comunidade (WILLIAMS; HUMPHRIES; VANE-WRIGHT, 1991).

Na relação epífito-forófito, a pressão seletiva para manutenção da interação ocorre apenas sobre os epífitos, selecionando as espécies capazes de colonizar os forófitos de acordo com seus atributos funcionais, como altura e PAP (WAGNER; MENDIETA-LEIVA; ZOTZ, 2015), os determinantes da distribuição dos espécimes de epífitos. Dessa maneira, algumas espécies de forófitos podem apresentar traços específicos, como casca rugosa, que criam um hábitat para os epífitos se estabelecerem, crescerem e reproduzirem, que por sua vez aumenta a sua abundância. As combinações de traços individuais de um forófito, assim como a sua interação com os vizinhos (sombreamento ou mudança na forma da copa), podem aumentar a sua capacidade de acolhimento (CHAVES; DYONISIO; ROSSATTO, 2016). Portanto, os traços das espécies de forófitos irão determinar o local em que os epífitos se estabelecerão, modificando a abundância total de epífitos (CHAVES; DYONISIO; ROSSATTO, 2016) na comunidade.

Esses traços dos forófitos podem propagar ou limitar a presença de epífitos. Entre os atributos dos forófitos que estão relacionados com a elevada densidade de epífitos são aqueles que podem aumentar a probabilidade de colonização, tais como idade, tamanho, arquitetura e textura da casca (WAGNER; MENDIETA-LEIVA; ZOTZ, 2015) e aqueles que podem influenciar o microambiente, a diferenciação de nicho, como a altura do forófito (HIETZ, HIETZ-SEIFERT, 1995; REYES-GARCÍA et al., 2008). Por exemplo, forófitos maiores têm estruturas de superfície mais complexas disponíveis para receber sementes de epífitos (BENAVIDES et al., 2011; BENZING, 1990); forófitos com casca áspera e rugosa podem aumentar o estabelecimento de sementes e melhorar a absorção de água (CASCANTE-MARIN et al., 2009; WAGNER, MENDIETA-LEIVA, ZOTZ, 2015). Dessa maneira, sugerimos que muitas dessas características podem estar filogeneticamente conservadas nas espécies, de forma que forófitos não aparentados tendem a ser diferentes.

Além disso, sugerimos que as condições ambientais limitam a divergência de capacidade das espécies de epífitos usarem as espécies de forófitos por isso algumas espécies de epífitos de cerrados e florestas tropicais secas são restritas a poucas espécies de forófitos (VERGARA-TORRES; PACHECO-ÁLVAREZ; FLORES-PALACIOS, 2010). Dessa forma, uma comunidade diversa de forófitos representa um ambiente heterogêneo para a comunidade de epífitos, possibilitando a colonização por mais espécies, inclusive de espécies filogeneticamente diferentes. E espécies arbóreas que são filogeneticamente relacionadas podem servir de forófito para espécies de epífitos semelhantes (CHAVES; DYONISIO; ROSSATTO, 2016).

As espécies de forófitos filogeneticamente isoladas podem representar ambientes únicos para os epífitos na comunidade vegetal. Possivelmente, na ausência desses forófitos esses ambientes nem existiriam. Além disso, a variação das espécies de forófitos dentro das comunidades vegetais diversifica as características morfológicas, portanto quanto maior a diversidade filogenética de forófitos maior será a diversidade filogenética de epífitos, pois haverá uma maior variedade de condições para os epífitos se estabelecerem.

Conclusão

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. Contudo, entre as formações vegetais a diversidade filogenética não é a mesma, pois os processos que estruturam as comunidades são diferentes. Sugerimos que na mata de brejo, a competição é responsável por moldar a comunidade de epífitos vasculares.

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, as adaptações dos epífitos permanecem na sua própria filogenia, são passadas para os seus descendentes e estão diretamente relacionadas às características dos forófitos.

Referências bibliográficas

ÁLVAREZ-MOLINA, A.; CAMERON, K. M. Molecular phylogenetics of Prescottiinae S.L. and their close allies (Orchidaceae, Cranichideae) inferred from plastid and nuclear ribosomal DNA sequences. *American Journal of Botany*, Baltimore, v. 96, n. 5, p. 1020-1040, May 2009.

APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, London, v. 161, n. 2, p. 105-121, Oct. 2009.

APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, London, v. 181, n. 1, p. 1-20, May 2016.

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.

BARFUSS, M. H. J.; SAMUEL, R.; TILL, W.; STUESSY, T. F. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany*, Baltimore, v. 92, n. 2, p. 337-351, Feb. 2005.

BARROS, F. Notas taxonômicas para espécies brasileiras dos gêneros *Acianthera*, *Anathallis*, *Specklinia* e *Heterotaxis* (Orchidaceae). *Hoehnea*, São Paulo, v. 32, n. 3, p. 421-428, jul./set. 2005.

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.

BATAGHIN, F. A. *Epifitismo vascular como indicador do estado de conservação de fragmentos florestais presentes na paisagem da Bacia Hidrográfica do Sorocaba/Médio Tietê, São Paulo, Brasil*. 2013. 229 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 2013.

BATAGHIN, F. A.; BARROS, F.; PIRES, J. S. R. Distribuição da comunidade de epífitas vasculares em sítios sob diferentes graus de perturbação na Floresta Nacional de Ipanema, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 33, n. 3, p. 501-512, jul./set. 2010.

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

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. Ecology: from individuals to ecosystems. 4th. ed. Oxford: Blackwell Science, 2006. 738 p.

BENAVIDES, A. M.; VASCO, A.; DUQUE, A. J.; DUIVENVOORDEN, J. F. Association of vascular epiphytes with landscape units and phorophytes in humid lowland forest of Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, v. 27, n. 3, p. 223-237, May 2011.

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

BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F.; HOVESTADT, T.; FIALA, B.; BLÜTHGEN, N. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*, London, v. 17, n. 4, p. 341-346, Feb. 2007.

BORGIO, 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.

BREIER, T. B. *O epifitismo vascular em florestas do sudeste do Brasil*. 2005. 139 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2005.

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

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.; REINHART, K. O.; MOORE, G. W.; MOORE, D. J.; PENNING, S. C. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, Berlin, v. 132, n. 2, p. 221-230, Jul. 2002.

CAMERON, A. D.; RIDDERSTRÖM, M.; OLIN, B.; KAVARANA, M. J.; CREIGHTON, D. J.; MANNERVIK, B. Reaction mechanism of glyoxalase I explored

by X-ray crystallographic analysis of the human enzyme in complex with a transition state analogue. *Biochemistry*, Washington, v. 38, n. 41, p. 13480-13490, Oct. 1999.

CAMERON, K. M.; MOLINA, M. C. Photosystem II gene sequences of *psbB* and *psbC* clarify the phylogenetic position of *Vanilla* (Vanilloideae, Orchidaceae). *Cladistics*, London, v. 22, n. 3, p. 239-248, Jun. 2006.

CARBONI, M. *Composição, estrutura e diversidade vegetal de uma floresta estacional semidecídua ribeirinha com influência fluvial permanente (mata de brejo) em Bauru - SP*. 2007. 118 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Botânica) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu. 2007.

CASCANTE-MARÍN, A.; von MEIJENFELDT, N.; de LEEUW, H. M. H.; WOLF, J. H. D.; OOSTERMEIJER, J. G. B.; den NIJS, J. C. M. Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, v. 25, n. 1, p. 63-73, Jan. 2009.

CAVASSAN, O. Bauru: terra de cerrado ou floresta? *Ciência Geográfica*, Bauru, v. 17, n. 1, p. 46-54, 2013.

CAVASSAN, O.; PINHEIRO DA SILVA, P. G.; SENICIATO, T. O Ensino de Ciências, a Biodiversidade e o Cerrado. In: NABUCO DE ARAÚJO, E. S. N.; CALUZI, J. J.; CALDEIRA, A. M. A. (Orgs). *Divulgação Científica e Ensino de Ciências: estudos e experiências*. São Paulo: Escrituras, 2006. p. 190-210.

CAVASSAN, O.; WEISER, V. de L. Vascular flora of *cerrado* of Bauru-SP. *Biota Neotropica*, Campinas, v. 15, n. 3, p. 1-14, Oct. 2015.

CERVI, A. C.; BORGIO, M. Epífitos vasculares no Parque Nacional do Iguaçu, Paraná (Brasil). Levantamento preliminar. *Fontqueria*, Madrid, v. 55, n. 51, p. 415-422, Feb. 2007.

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

CHIRON, G. R.; GUIARD, J.; van den BERG, C. Phylogenetic relationships in Brazilian *Pleurothallis sensu lato* (Pleurothallidinae, Orchidaceae): evidence from nuclear ITS rDNA sequences. *Phytotaxa*, Auckland, v. 46, n. 1, p. 34-58, Feb. 2012.

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.

COLLINS, S. L.; KLAHR, S. C. Tree dispersion in oak-dominated forests along an environmental gradient. *Oecologia*, Berlin, v. 86, n. 4, p. 471-477, May 1991.

CONDIT, R.; ASHTON, P. S.; BAKER, P.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; GUNATILLEKE, S.; GUNATILLEKE, N.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B.; ITOH, A.; LaFRANKIE, J. V.; LEE, H. S.; LOSOS, E.; MANOKARAN, N.; SUKUMAR, R.; YAMAKURA, T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, Washington, v. 288, n. 5470, p. 1414-1418, May 2000.

COZZOLINO, S.; WIDMER, A. Orchid diversity: an evolutionary consequence or deception? *Trends in Ecology and Evolution*, Cambridge, v. 20, n. 9, p. 487-494, Sep. 2005.

CRAYN, D. M.; WINTER, K.; SMITH, A. C. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *PNAS*, Washington, v. 101, n. 10, p. 3703-3708, Mar. 2004.

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.

DISLICH, R. *Florística e estrutura do componente epifítico vascular na mata da Reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira", São Paulo, SP*. 1996. 175 f. Dissertação (Mestrado em Ciências - Ecologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 1996.

EHRLICH, P. R.; RAVEN, P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, Malden, v. 18, n. 4, p. 586-608, Dec. 1964.

EMÍDIO, C.P.O. *Estações do ano*. 2015. Bauru: IPMet. Available from: <<http://www.ipmet.unesp.br/4estacoes/>>. (accessed: 6 May 2016).

FLORA DO BRASIL. 2020 em construção. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available from: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. (accessed: 1 Dec. 2016).

FLYNN, D. F. B.; MIROTECHNICK, 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.

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 epífitos 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.

GIVNISH, T. J.; BARFUSS, M. H. J.; VAN EE, B.; RIINA, R.; SCHULTE, K.; HORRES, R.; GONSISKA, P. A.; JABAILY, R. S.; CRAYN, D. M.; SMITH, A. C.; WINTER, K.; BROWN, G. K.; EVANS, T. M.; HOLST, B. K.; LUTHER, H.; TILL, W.; ZIZKA, G.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, Baltimore, v. 98, n. 5, p. 872-895, May 2011.

GIVNISH, T. J.; MILLAM, K. C.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae Inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, Claremont, v. 23, n. 1, p. 3-26, Dec. 2007.

GONÇALVES, C. N.; WAECHTER, J. L. Aspectos florísticos e ecológicos de epífitos vasculares sobre figueiras isoladas no norte da planície costeira do Rio Grande do Sul. *Acta Botanica Brasilica*, São Paulo, v. 17, n. 1, p. 89-100, jan./mar. 2003.

GOOGLE. Google Earth. 2016. Available from: <<http://earth.google.com>>. (accessed: 1 Sep. 2016).

GÖTZENBERGER, L.; BELLO, F. de.; BRATHEN, K. A.; DAVISON, J.; DUBUIS, A.; GUIBAN, A.; LEPS, J.; LINDBORG, R.; MOORA, M.; PÄRTEL, M.; PELLISSIER, L.; POTTIER, J.; VITTOZ, P.; ZOBEL, K.; ZOBEL, M. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, London, v. 87, n. 1, p. 111-127, Feb. 2012.

HEFLER, S. M.; FAUSTIONI, P. Levantamento florístico de epífitos vasculares do Bosque São Cristóvão – Curitiba – Paraná – Brasil. *Revista Estudos de Biologia*, Curitiba, v. 26, n. 54, p. 11-19, jan./mar. 2004.

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.

JANSSEN, T.; KREIER, H-P.; SCHNEIDER, H. Origin and diversification of African ferns with special emphasis on Polypodiaceae. *Brittonia*, New York, v. 59, n. 2, p. 159-181, Jun. 2007.

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.

JONGMAN, R. H. G.; Ter BRAAK, C. J. F.; van TONGEREN, O. F. R. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 299 p.

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.; KUNIYOSHI, Y. S.; RODERJAN, C. V. Epífitas vasculares em duas formações ribeirinhas adjacentes na bacia do rio Iguaçu – terceiro planalto paranaense. *Iheringia*, Série Botânica, Porto Alegre, v. 64, n. 1, p. 33-43, jan./jun. 2009.

KERSTEN, R. A.; SILVA, S. M. Composição florística e estrutura do componente de epifítico vascular em floresta da planície litorânea na Ilha do Mel, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 24, n. 2, p. 213-226, jun. 2001.

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.

KOEPPEN, W. *Climatología: con un estudio de los climas de la tierra*. Mexico: Fondo de Cultura Económica, 1948. 478 p.

LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, Oxford, v. 11, n. 10, p. 995-1003, Jul. 2008.

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

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.

MONDRAGÓN-PALOMINO, M.; THEIßEN, G. MADS about the evolution of orchid flowers. *Trends in Plant Science*, Oxford, v. 13, n. 2, p. 51-59, Feb. 2008.

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

NEUBIG, K. M.; WILLIAMS, N. H.; WHITTEN, W. M.; PUPULIN, F. Molecular phylogenetics and the evolution of fruit and leaf morphology of *Dichaea* (Orchidaceae: Zygopetalinae). *Annals of Botany*, London, v. 104, n. 3, p. 457-467, Aug. 2009.

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

OTTO, E. M.; JANßEN, T.; KREIER, H. P.; SCHNEIDER, H. New insights into the phylogeny of *Pleopeltis* and related Neotropical genera (Polypodiaceae, Polypodiopsida). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, San Diego, v. 53, n. 1, p. 190-201, Oct. 2009.

PINHEIRO, M. H. O. *Levantamento florístico e fitossociológico da floresta estacional semidecidual do Jardim Botânico Municipal de Bauru, São Paulo*. 2000. 162 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2000.

PORTAL DAS CIDADES PAULISTAS. Available from: <<http://cidadespaulistas.com.br>>. (accessed: 1 Sep. 2016).

PRIDGEON, A. M.; SOLANO, R.; CHASE, M. W. Phylogenetic relationships in Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences. *American Journal of Botany*, Baltimore, v. 88, n. 12, p. 2286-2308, Dec. 2001.

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.

PRYER, K. M.; SCHUETTPELZ, E.; WOLF, P. G.; SCHNEIDER, H.; SMITH, A. R.; CRANFILL, R. Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early Leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany*, Baltimore, v. 91, n. 10, p. 1582-1598, Oct. 2004.

QIAN, H.; RICKLEFS, R. E. Geographical distribution and ecological conservatism of disjunct genera of vascular plants in Eastern Asia and Eastern North America. *Journal of Ecology*, Oxford, v. 92, n. 2, p. 253-265, Apr. 2004.

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.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing – Version 2.15. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

Available from: <www.R-project.org>. 2012. ISBN 3-900051-07-0. (accessed: 20 May 2016).

RAMÍREZ, S. R.; GRAVENDEEL, B.; SINGER, R. B.; MARSHALL, C. R.; PIERCE, N. E. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature*, London, v. 448, n. 7157, p. 1042-1045, Aug. 2007.

REX, M.; SHULTE, K.; ZIZKA, G.; PETERS, J.; VÁSQUEZ, R.; IBISCH, P. L.; WEISING, K. Phylogenetic analysis of *Fosterella* L.B.Sm. (Pitcairnioideae, Bromeliaceae) based on four chloroplast DNA regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, San Diego, v. 51, n. 3, p. 472-485, Jun. 2009.

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.

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, A. E. M.; MONTEIRO, R. Bromeliaceae na APA Santuário Ecológico da Pedra Branca, Caldas, Minas Gerais. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, São Paulo, v. 30, n. 1, p. 5-21, 2012.

SANFORD, W. W. Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in southern Nigeria. *Journal of Ecology*, Oxford, v. 56, n. 3, p. 697-705, Nov. 1968.

SANTOS, A. C. L. *Composição florística e estrutura da comunidade de epífitas vasculares associadas a trilhas no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP, Brasil*. 2008. 56 f. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente) – Instituto de Botânica, Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo. 2008.

SASS, C.; SPECHT, C. D. Phylogenetic estimation of the core Bromelioids with an emphasis on the genus *Aechmea* (Bromeliaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, San Diego, v. 55, n. 2, p. 559-571, May 2010.

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-phorophyte network. *Proceedings of the Royal Society Series B Biological Sciences*, London, v. 280, n. 1756, p. 20122821, Feb. 2013.

SCHNEIDER, H.; SMITH, A. R.; CRANFILL, R.; HILDEBRAND, T. J.; HAUFLE, C. H.; RANKER, T. A. Unraveling the phylogeny of polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of

epiphytic plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, San Diego, v. 31, n. 3, p. 1041-1063, Jun. 2004.

SCHUETTPELZ, E.; PRYER, K. M. Evidence for a Cenozoic radiation of ferns in an angiosperm-dominated canopy. *PNAS*, Washington, v. 106, n. 27, p. 11200- 11205, Jul. 2009.

SECRETARIA DA EDUCAÇÃO DO ESTADO DO PARANÁ. Available from: <<http://educacao.pr.gov.br>>. (accessed: 1 Sep. 2016).

SFAIR, J. C.; ROCHELLE, A. L. C.; REZENDE, A. A.; van MELIS, J.; WEISER, V. de L.; MARTINS, F. R. Nested liana-tree network in three distinct neotropical vegetation formations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, Munich, v. 12, n. 4, p. 277-281, Nov. 2010.

SHULTE, K.; BARFUSS, M. H. J.; ZIZKA, G. Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, San Diego, v. 50, n. 2, p. 327-339, Feb. 2009.

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.

SMITH, A. R.; PRYER, K. M.; SCHUETTPELZ, E.; KORALL, P.; SCHNEIDER, H.; WOLF, P. G. Fern Classification. In: RANKER, T. A.; HAUFLER, C. H. (eds.). *Biology and evolution of ferns and Lycophytes*. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. p. 417-467.

STEEL, J. B.; WILSON, J. B. Which is the phyte in epiphyte? *Folia Geobotanica*, Czech Republic, v. 38, n.1, p. 97-99, Mar. 2003.

STEVENS, P. F. *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 12. 2001 onwards. Available from: <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>. (accessed: 10 May 2016).

SUHOGUSOFF, V. G. *Epífitas vasculares do Parque Estadual da Ilha Anchieta (PEIA), Ubatuba, SP, Brasil: composição florística, fitossociologia e aspectos de ecofisiologia*. 2006. 145 f. Tese (Doutorado em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente) – Instituto de Botânica, Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo. 2006.

SUNDUE, M. A.; PARRIS, B. S.; RANKER, T. A.; SMITH, A. R.; FUJIMOTO, E. L.; ZAMORA-CROSBY, D.; MORDEN, C. W.; CHIOU, W.-L.; CHEN, C.-W.; ROUHAN, G.; HIRAI, R. Y.; PRADO, J. Global phylogeny and biogeography of

grammitid ferns (Polypodiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, San Diego, v. 81, p. 195-206, Dec. 2014.

TERRY, R. G.; BROWN, G. K.; OLMSTEAD R. G. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *American Journal of Botany*, Baltimore, v. 84, n. 5, p. 664-670, May 1997.

THE INTERNATIONAL PLANT NAME INDEX. *Search authors*. Version 1. 2012. Available from: <<http://www.ipni.org>>. (accessed: 10 May 2016).

THE PLANT LIST. Version 1.1. 2013. Available from: <<http://www.theplantlist.org/>>. (accessed: 1 Sep. 2016).

THOMPSON, J. N. *The coevolutionary process*. Chicago: University of Chicago Press, 1994. 376 p.

TROPICOS.ORG. MISSOURI BOTANICAL GARDEN. 2012. Available from: <<http://www.tropicos.org/>>. (accessed: 10 May 2016).

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.

van den BERG, C.; GOLDMAN, D. H.; FREUDENSTEIN, J. V.; PRIDGEON, A. M.; CAMERON, K. M.; CHASE, M. W. An overview of the phylogenetic relationships within Epidendroideae inferred from multiple DNA regions and recircumscription of Epidendreae and Arethuseae (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, Baltimore, v. 92, n. 4, p. 613-624, Apr. 2005.

van den BERG, C.; HIGGINS, W. E.; DRESSLER, R. L.; WHITTEN, W. M.; SOTO-ARENAS, M. A.; CHASE, M. W. A phylogenetic study of Laeliinae (Orchidaceae) based on combined nuclear and plastid DNA sequences. *Annals of Botany*, London, v. 104, n. 3, p. 417-430, Aug. 2009.

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.

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.

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.; McPECK, 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.

WEISER, V. de L. *Árvores, arbustos e trepadeiras do cerradão do Jardim Botânico Municipal de Bauru, SP*. 2007. 100 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2007.

WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Palo Alto, v. 36, n. 1, p. 519-539, Aug. 2005.

WIKSTRÖM, N.; SAVOLAINEN, V.; CHASE, M. W. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society Series B Biological Sciences*, London, v. 268, n. 1, p. 2211-2220, Jun. 2001.

WILLIAMS, P. H.; HUMPHRIES, C. J.; VANE-WRIGHT, R. I. Measuring biodiversity: taxonomic relatedness for conservation priorities. *Australian Systematic Botany*, East Melbourne, v. 4, n. 4, p. 665-679, Nov. 1991.

ZAR, J. H. *Bioestatistical Analysis*. Upper Saddle River: N.J. Prentice Hall, 1999. 663 p.

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.

Lista de figuras e tabelas

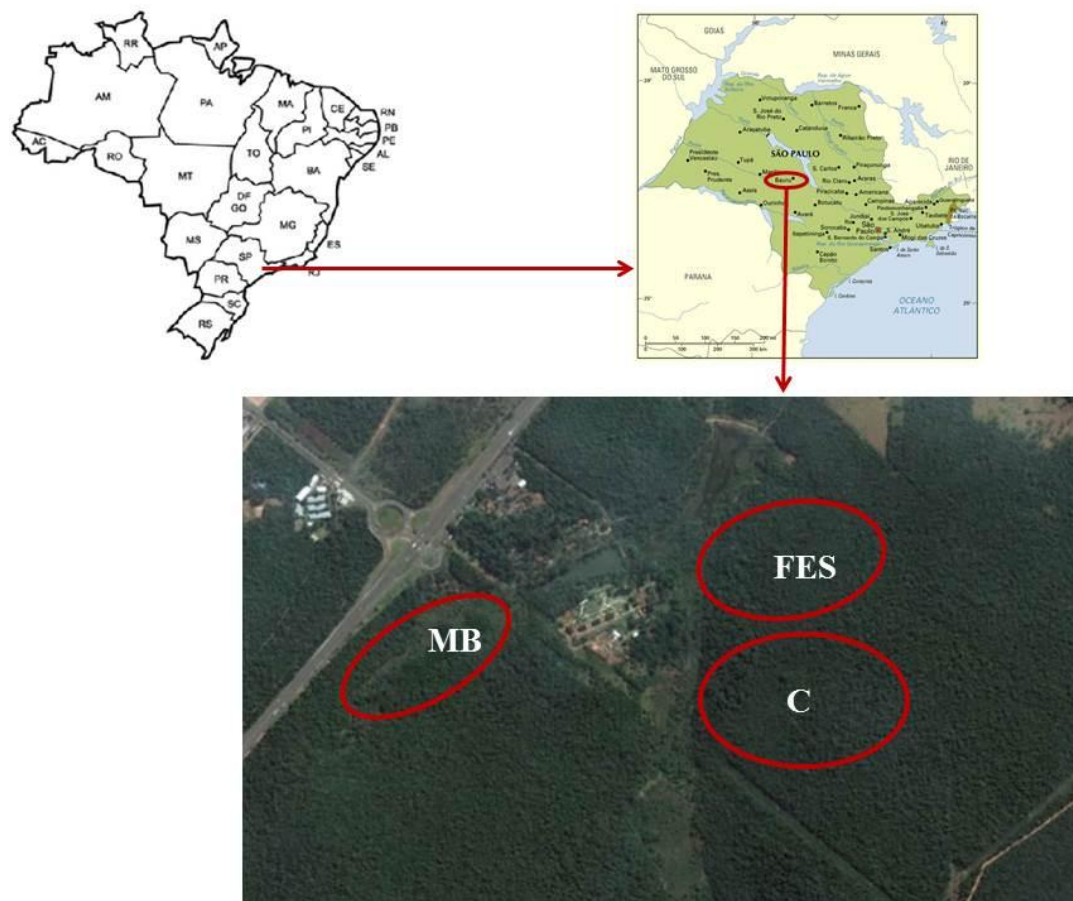


Figura 1 - Localização das áreas de estudo, mata de brejo (MB) na Reserva Legal do Câmpus de Bauri da UNESP, floresta estacional semidecídua (FES) e cerradão (C) na Reserva do Jardim Botânico Municipal de Bauri, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Fonte: modificado de Google (2016), site da Secretaria da Educação do Estado do Paraná e site do Portal Cidades Paulistas.

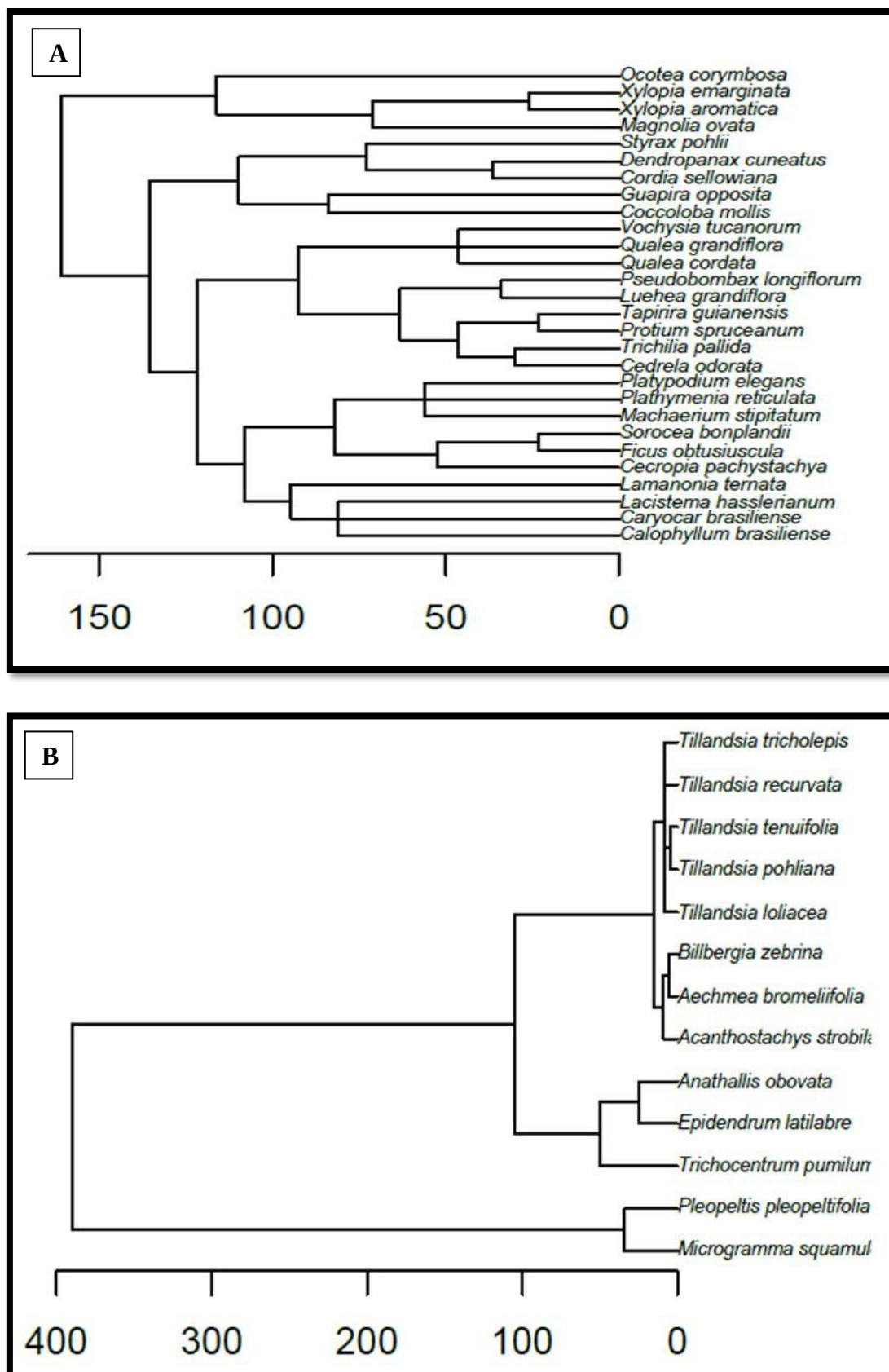


Figura 2 - Árvores filogenéticas para as espécies de forófitos (A) e epífitos vasculares (B) das três formações vegetais no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil.

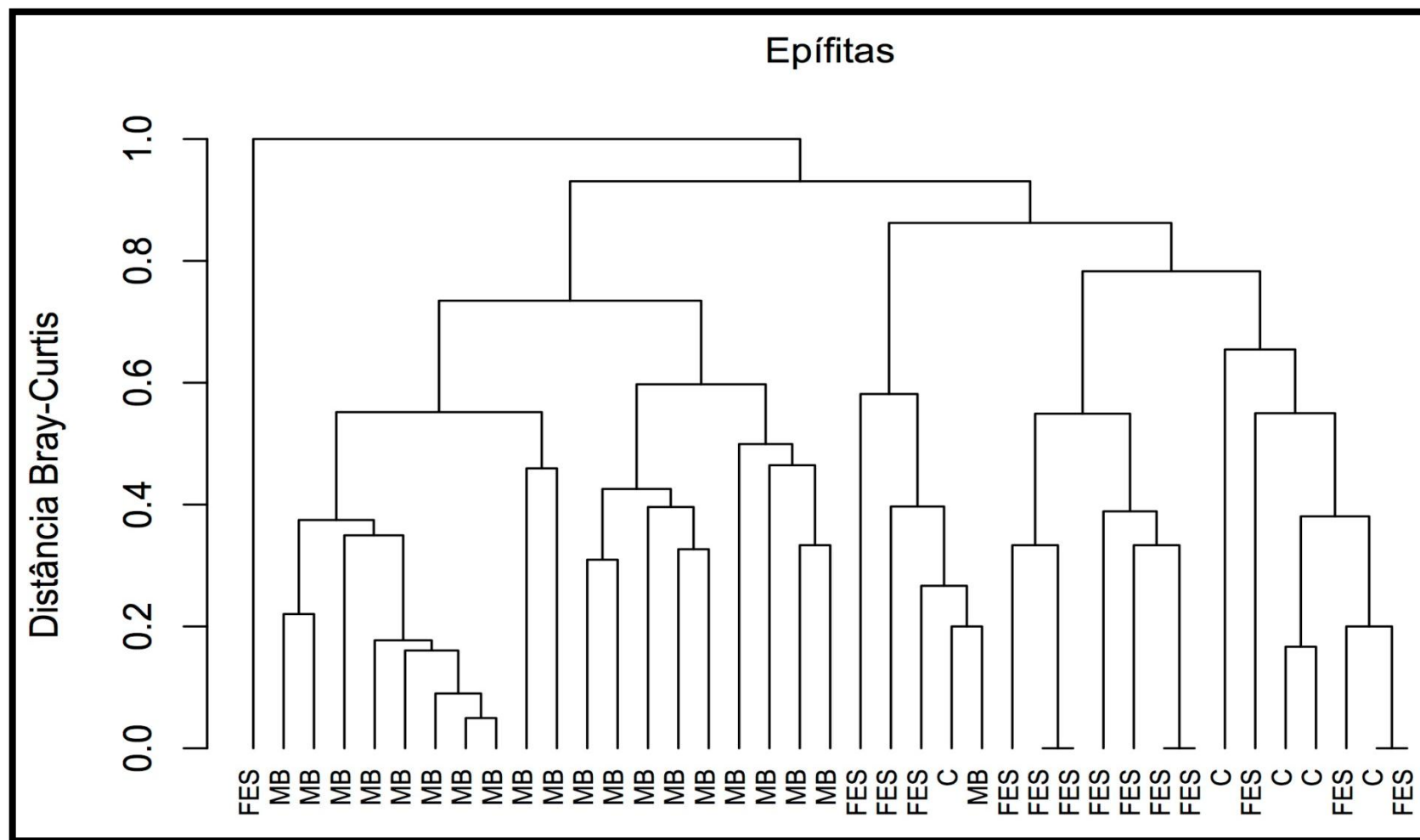


Figura 4 - Agrupamento hierárquico das parcelas com epífitos vasculares amostrados nas três formações vegetais, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Legenda: C = cerradão; FES = floresta estacional semidecídua; MB = mata de brejo.

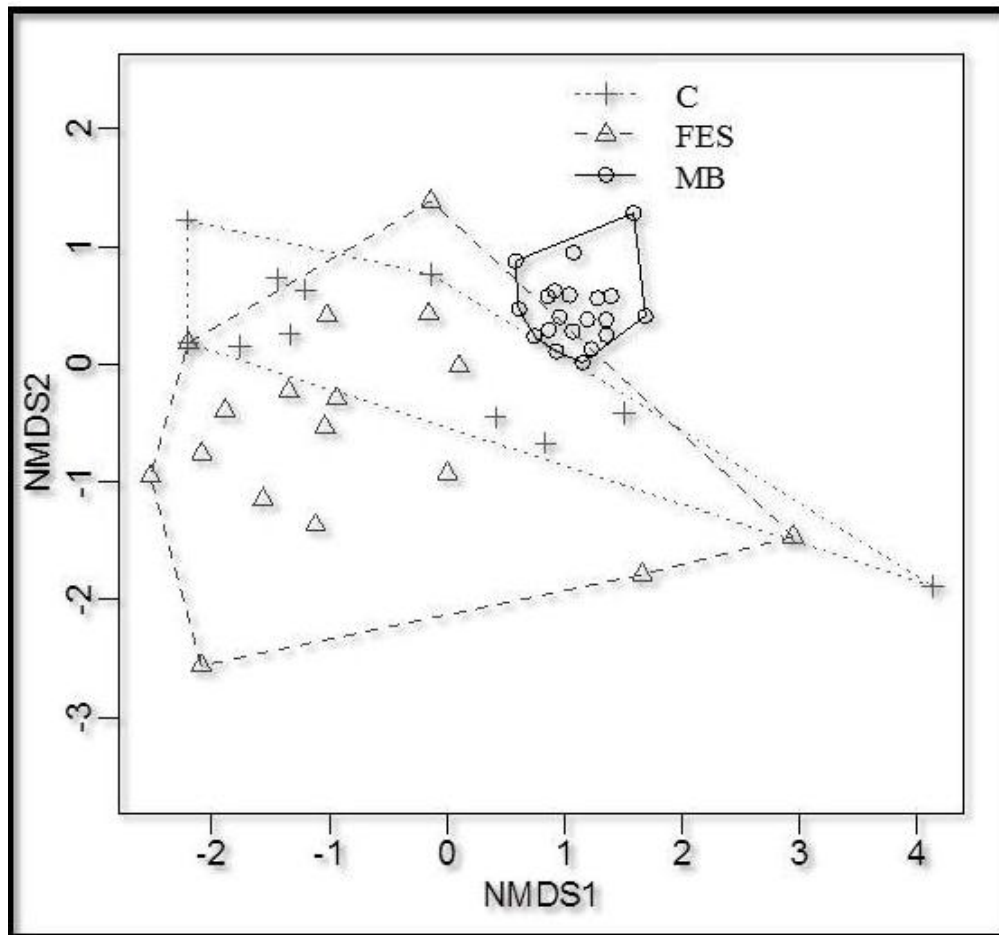


Figura 5 - Diagrama de ordenação das espécies de forófitos nas três formações vegetais, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Legenda: C = cerradão; FES = floresta estacional semidecídua; MB = mata de brejo.

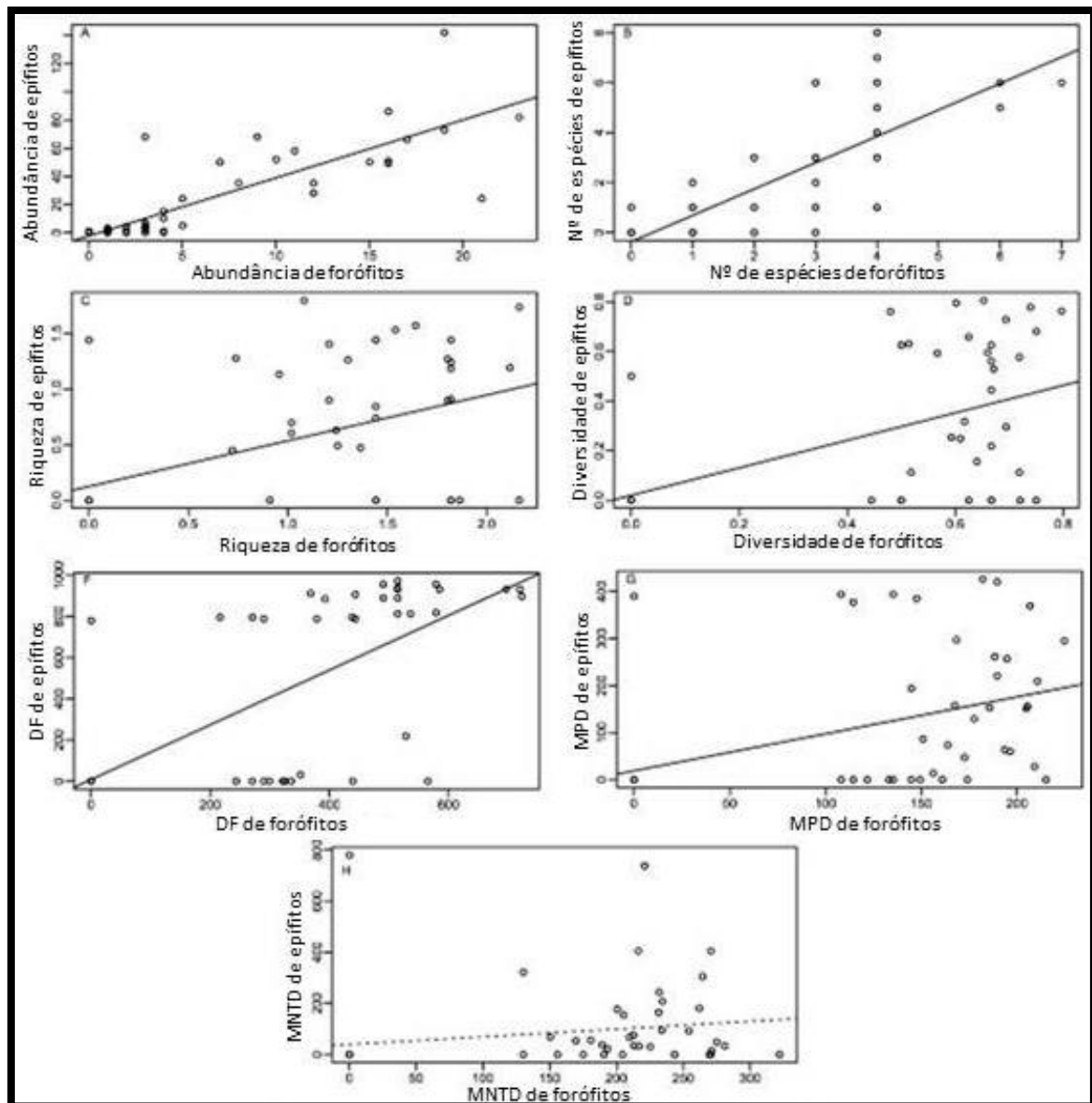


Figura 6 - Análise de regressão entre abundância ($r^2 = 0.3$, $p < 0.001$), número de espécies ($r^2 = 0.78$, $p < 0.001$), riqueza de Margalef ($r^2 = 0.1$, $p < 0.001$), diversidade de epífitos ($r^2 = 0.63$, $p < 0.001$), diversidade filogenética (DF, $r^2 = 0.94$, $p < 0.001$), MPD ($r^2 = 0.82$, $p < 0.001$) e MNTD ($r^2 = 0.08$, $p < 0.001$) dos epífitos vasculares como variável resposta e dos forófitos como variável explanatória nas três formações vegetais, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil.

Tabela 1 - Lista de espécies de forófitos amostradas nas três formações vegetais, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil.

Legenda: C = cerrado; FES = floresta estacional semidecídua; MB = mata de brejo.

FAMÍLIAS	ESPÉCIES	FORMAÇÕES VEGETAIS
ANNONACEAE	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	C, FES
ANNONACEAE	<i>Xylopia emarginata</i> Mart.	MB
ANACARDIACEAE	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	C, FES, MB
ARALIACEAE	<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne. & Planch.	MB
BORAGINACEAE	<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	FES
BURSERACEAE	<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	MB
CALOPHYLLACEAE	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	MB
CARYOCARACEAE	<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	C, FES, MB
CUNONIACEA	<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	FES
FABACEAE	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	C, FES
FABACEAE	<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	C, FES
FABACEAE	<i>Platypodium elegans</i> Vogel	C, FES
LACISTEMATACEAE	<i>Lacistema hasslerianum</i> Chodat	FES
LAURACEAE	<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	C, FES
MAGNOLIACEAE	<i>Magnolia ovata</i> (A.St.-Hil.) Spreng.	MB
MALVACEAE	<i>Luehea grandiflora</i> Mart.	FES
MALVACEAE	<i>Pseudobombax longiflorum</i> (Mart. & Zucc.) A.Robyns	FES
MELIACEAE	<i>Cedrela odorata</i> L.	MB
MELIACEAE	<i>Trichilia pallida</i> Sw.	FES
MORACEAE	<i>Ficus obtusiuscula</i> (Miq.) Miq.	MB
MORACEAE	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & de Boer	FES
NYCTAGINACEAE	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	C, FES
POLYGONACEAE	<i>Coccoloba mollis</i> Casar.	C, FES
STYRACACEAE	<i>Styrax pohlii</i> A.DC.	FES, MB
URTICACEAE	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	MB
VOCHYSIACEAE	<i>Qualea cordata</i> Spreng.	C, FES
VOCHYSIACEAE	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	C, FES
VOCHYSIACEAE	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	C, FES

Tabela 2 - Lista de espécies de epífitos vasculares amostradas nas três formações vegetais, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Legenda: C = cerrado; FES = floresta estacional semidecídua; MB = mata de brejo.

FAMÍLIAS	ESPÉCIES	FORMAÇÕES VEGETAIS
BROMELIACEAE	<i>Acanthostachys strobilacea</i> (Schult. & Schult.f.) Klotzsch	FES
BROMELIACEAE	<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker	FES, MB
BROMELIACEAE	<i>Billbergia zebrina</i> (Herb.) Lindl.	FES
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia loliacea</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	MB
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia pohliana</i> Mez	C, FES, MB
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	C, FES, MB
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	MB
BROMELIACEAE	<i>Tillandsia tricholepis</i> Baker	C, FES, MB
ORCHIDACEAE	<i>Anathallis obovata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	MB
ORCHIDACEAE	<i>Epidendrum latilabre</i> Lindl.	MB
ORCHIDACEAE	<i>Trichocentrum pumilum</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	MB
POLYPODIACEAE	<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de La Sota	MB
POLYPODIACEAE	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i> (Raddi) Alston	C, FES, MB

Tabela 3 - Abundância, número de espécies, riqueza de Margalef e índices de diversidade das comunidades de forófitos e epífitos vasculares nas formações vegetais, cerrado, floresta estacional semidecídua e mata de brejo no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Letras iguais indicam que não houve diferenças entre as áreas. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; * * * $P < 0.001$

	Cerradão	Floresta Estacional Semidecídua	Mata de Brejo	$F_{(2, 57)}$
Forófitos				
Abundância	1.70 (1.52) a	1.85 (1.27) a	12.80 (6.03) b	60.3***
Número de espécies	1.35 (1.18) a	1.85 (1.27) a	4.10 (1.33) b	26.9***
Riqueza de Margalef	0.51 (0.74) a	0.96 (0.91) ab	1.26 (0.47) b	5.2**
Diversidade de Simpson	0.20 (0.29) a	0.34 (0.32) a	0.60 (0.16) b	11.6***
Diversidade filogenética	112.67 (169.48) a	194 (192.02) a	506.47 (152.71) b	29.2***
Distância media par a par	48.40 (71.00) a	86.59 (82.83) a	175.35 (46.72) b	18.1***
Distância media do táxon mais próximo	74.74 (112.71) a	130.28 (124.70) ab	208.58 (60.68) b	8.5***
Epífitos				
Abundância	1.65 (3.72) a	2.15 (2.45) a	56.45 (30.21) b	63.8***
Número de espécies	0.35 (0.75) a	1.40 (1.39) b	4.85 (1.73) c	60.8***
Riqueza de Margalef	0.04 (0.17) a	0.48 (0.69) b	0.98 (0.46) c	18.8***
Diversidade de Simpson	0.03 (0.14) a	0.20 (0.28) a	0.46 (0.27) b	15.8***
Diversidade filogenética	39.43 (176.36) a	239.93 (372.67) a	825.34 (252.19) b	42.8***
Distância media par a par	18.87 (84.41) a	94.82 (155.55) ab	186.96 (134.57) b	8.6***
Distância media do táxon mais próximo	16.12 (72.10)	105.26 (205.37)	120.97 (165.97)	2.6

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.

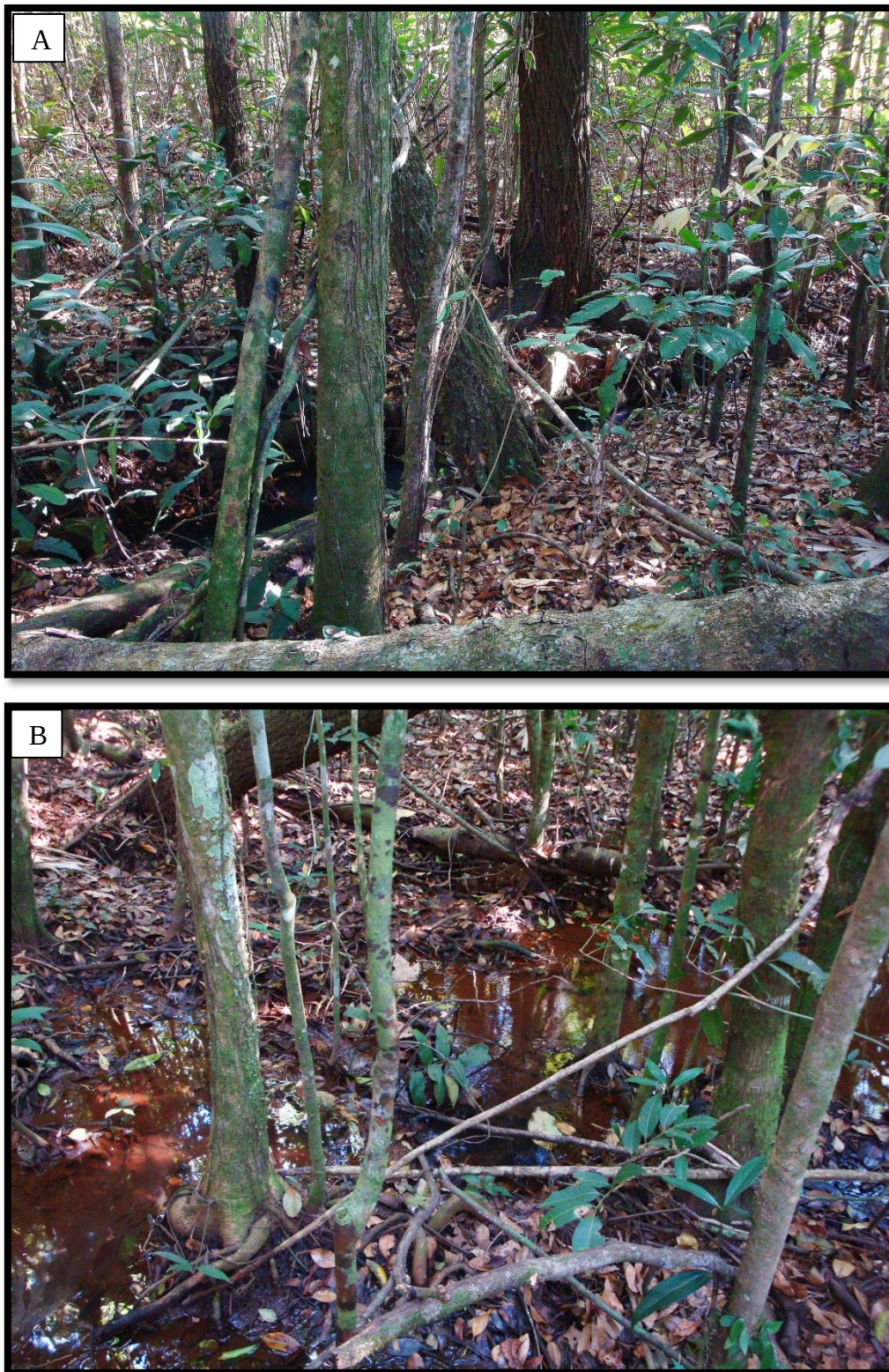
Embora as formações vegetais estejam próximas e sob o mesmo clima, características particulares de cada uma delas faz com que sejam diferentes uma das outras, onde as variáveis microclimáticas são as principais responsáveis por estruturar de maneira diferencial a comunidade de epífitos e forófitos e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

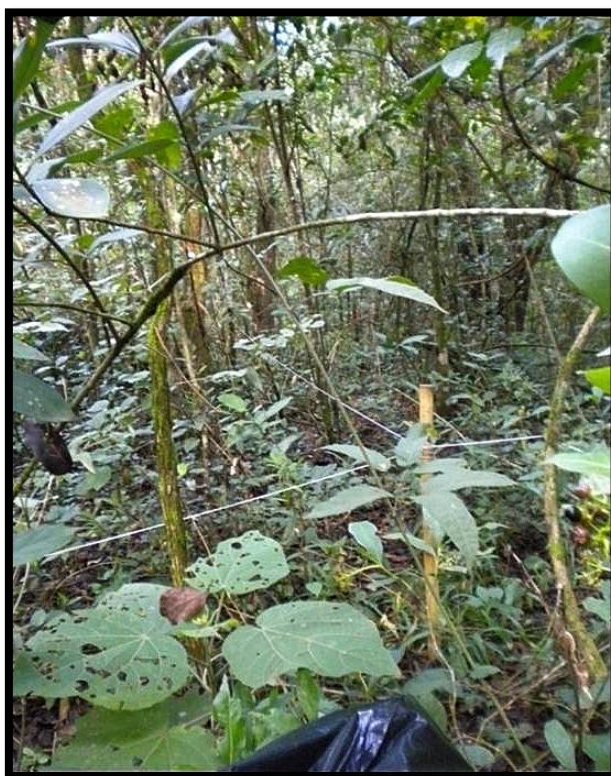
Anexos



Anexo 1- Interior da mata de brejo na Reserva Legal do Câmpus de Bauru da UNESP, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. A- Detalhe do córrego Vargem Limpa que atravessa a mata de brejo. B- Detalhe do afloramento do lençol freático. Fotos: Sabrina Anselmo Joanitti.



Anexo 2- Interior da floresta estacional semidecídua na Reserva do Jardim Botânico Municipal de Bauru, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Foto: Sabrina Anselmo Joanitti.



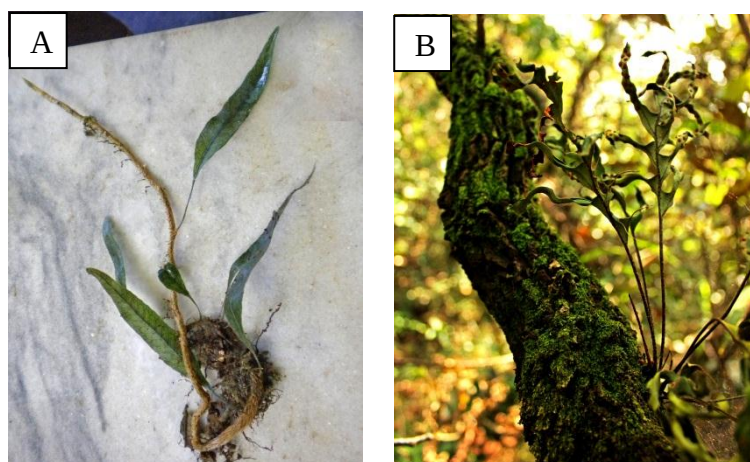
Anexo 3- Interior do cerradão na Reserva do Jardim Botânico Municipal de Bauru, no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Foto: Sabrina Anselmo Joanitti.



Anexo 4- Espécies de epífitos vasculares da família Bromeliaceae inventariadas em três formações vegetais no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. A. *Acanthostachys strobilacea*, B. *Aechmea bromeliifolia*, C. *Billbergia zebrina*, D. *Tillandsia loliacea*, E. *Tillandsia pohliana*, F. *Tillandsia recurvata*, G. *Tillandsia tenuifolia* e H. *Tillandsia tricholepis*. Fotos A, B, C, D, F,G: Sabrina Anselmo Joanitti. Foto E: Verdiana de Lara Weiser Bramante. Foto H: André Luiz Giles.



Anexo 5 - Espécies de epífitos vasculares da família Orchidaceae inventariadas em três formações vegetais no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. A. *Anathallis obovata*, B. *Epidendrum latilabre* e C. *Trichocentrum pumilum*. Fotos: Sabrina Anselmo Joanitti.



Anexo 6 - Espécies de epífitos vasculares da família Polypodiaceae inventariadas em três formações vegetais no município de Bauru, estado de São Paulo, sudeste do Brasil. A. *Microgramma squamulosa*. B. *Pleopeltis pleopeltifolia*. Fotos: Sabrina Anselmo Joanitti.