

INTERAÇÃO ENTRE EPÍFITAS VASCULARES E FORÓFITOS:  
ESTRUTURA E PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO

**TALITHA MAYUMI FRANCISCO**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY  
RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ  
JUNHO DE 2017

# INTERAÇÃO ENTRE EPÍFITAS VASCULARES E FORÓFITOS: ESTRUTURA E PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO

**TALITHA MAYUMI FRANCISCO**

Tese apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais.

**Orientador: PhD Carlos Rámon Ruiz-Miranda**  
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, Laboratório de Ciências Ambientais

**Coorientador: Dr. Mário Luís Garbin**  
Universidade de Vila Velha, Laboratório de Ecologia Vegetal

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ  
JUNHO DE 2017

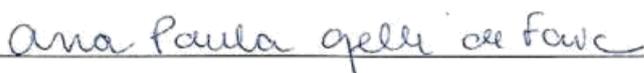
INTERAÇÃO ENTRE EPÍFITAS VASCULARES E FORÓFITOS: ESTRUTURA E  
PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO

TALITHA MAYUMI FRANCISCO

Tese apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 26 de junho de 2017.

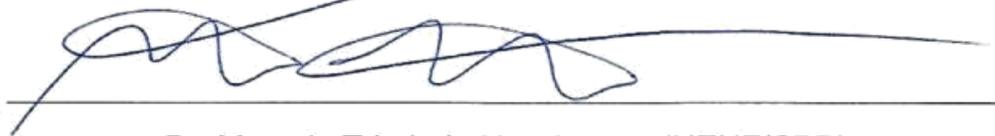
Comissão Examinadora:



Dra Ana Paula Gelli de Faria (UFJF/ICB)



Dra Maria Cristina Gaglianone (UENF/CBB)



Dr. Marcelo Trindade Nascimento (UENF/CBB)



PhD Carlos Ramón Ruiz-Miranda (UENF/CBB)  
Orientador

*Dedico...*

*A minha família, em especial a minha querida e amada mãe Edina e minha madrinha Célia (in memoriam) por serem os maiores e melhores exemplos de vida. E ao Dayvid, fonte inesgotável de amor.*

## AGRADECIMENTOS

*Essa fase que aqui se encerra foi um dos desafios mais imponente que a vida me proporcionou. Nessa fase, pude ultrapassar as barreiras da inércia, sair da “zona de conforto” e adentrar em um mundo tão vastos de informações novas. Não foi nada fácil, confesso! Mas, levo a certeza que somos capazes de vencer todos esses obstáculos que nos são apresentados para alcançarmos voos ainda mais altos.*

*Por isso, gratidão pela oportunidade, vida!*

Agradeço,

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais pela oportunidade de realização do curso de doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES pela concessão de bolsa de estudos durante o período de vigência do doutorado.

Ao Carlos Ramón Ruiz-Miranda, meu orientador, agradeço por esses anos de aprendizagem, amizade e sobretudo pela confiança. Que, embora muito resistente, permitiu a mudança do tema da minha pesquisa na metade do meu doutorado. Mesmo não tão inteirado do assunto, sempre se mostrou presente, ajudando da forma que pudesse. Gratidão, Ruiz!

Ao Mário Luiz Garbin, meu coorientador, por aceitar a parceria, pela apoio e paciência ao longo do desenvolvimento do trabalho.

Ao Carsten Dorman, Darren Evans e Marco Mello por sanar minhas dúvidas com as análises das redes ecológicas complexas.

Aos especialistas, Andrea Ferreira da Costa, Dayvid Rodrigues Couto, Claudio Nicoletti Fraga e Marcos Sobral, que ajudaram na identificação das espécies de plantas.

Ao herbário da Universidade Estadual do Norte Fluminense (UENF), da Universidade Federal do Espírito Santo (VIES), do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (MBML) e do Museu Nacional do Rio de Janeiro (Museu R).

Ao meu comitê de acompanhamento, professores Maria Cristina Ganglianone e Marcelo Trindade, pelas valiosas críticas construtivas referente ao trabalho.

Ao professor Luiz Menini Neto por revisar a tese.

Aos membros da banca pela disponibilidade em analisar e contribuir com esse trabalho.

À família Mazza e ao senhor Roberto Belato por permitirem a realização desse trabalho nesse ambiente tão fascinante e único.

À minha querida e amada mãe, Edina, por não medir esforços em me ajudar durante toda a minha fase profissional. Sempre me forneceu muito amor e carinho para que eu pudesse continuar firme nessa árdua caminhada. Compartilhou de minhas angustias, mas também das minhas conquistas e felicidades. Sou grata pelo apoio emocional e por compreender a minha ausência em tantos momentos.

Aos meus irmãos Raphael, Marcelo, Douglas e, em especial, a Larissa, minha querida irmã. Você é minha melhor amiga, caminhou lado a lado comigo, sempre me animando para que eu não desistisse.

Ao meu querido e amado Dayvid pelo amor e carinho recebidos todos os dias. Por me deixar compartilhar com você meus sonhos e desejos, dores e alegrias. Pelo inesgotável apoio em todos os momentos, me dando força para seguir em frente. E mais uma vez, gratidão pela imensurável ajuda em campo, sem você nada disso poderia acontecer.

À minha cãopanheira Amora, que me proporcionou os mais sublimes sentimentos de amor incondicional e deixou meus dias ainda mais coloridos.

À família Okamoto e a família Francisco pelo apoio e incentivo à minha realização profissional. Em especial a minha querida madrinha Célia (*in memoriam*) que esteve sempre tão presente em cada etapa da minha vida. Mas, no final do meu doutorado, repentinamente, partiu para o plano espiritual, deixando um vazio imenso, uma

tristeza profunda, além de muitas saudades. Entretanto, levo a certeza no meu coração que *não existe partida para aqueles que amamos*.

Ao meu pai Moacir, que da sua maneira me ajudou a chegar até aqui.

À minha sogra Aurelina e ao meu sogro Jamil, por acompanhar cada etapa aqui vivida.

À minha família “Campista”, amigas de todas as horas, Glazi Campbell, Nádia Fernandes e Suelen Alvarenga, por estarem sempre presente e dispostas a me ajudar nos momentos de pânico e desesperos. Por deixarem meus dias mais leves e ainda, por todo carinho, apoio e preocupação.

Às minhas amigas Alba Zicochi, Andréia Magro, Camila Mariangela Pachedo, Camila Novaes, Mayara Amescua e Wiane Meloni, que mesmo distantes fisicamente, estiverem ao mesmo tempo tão perto, principalmente naqueles momentos difíceis e de desesperos.

Às colegas de ‘laboratório’, Livia e Rafaela, pelas boas conversas.

Aos colegas da Pós-Graduação em Ecologia da UENF, em especial a Marcelita.

À MaLinda Henry por todo apoio nessa jornada.

À Deus e seus mensageiros, por estarem sempre presentes em minha vida.

E por fim, a todos aqueles que de forma direta ou indiretamente contribuíram para a realização desse trabalho.

*Gratidão!!!*

*Que foi isso, de repente? Nada; dez anos se passaram. Não diga! Se somaram? Se perderam? Algumas relações se aprofundaram? Se esgarçaram? Onde estávamos? Onde estamos? E... aonde vamos? O tempo, em lugar nenhum e em silêncio, passa. É inegável - todos temos mais dez anos agora. Ainda bem, poderíamos ter menos dez. Tudo nos aconteceu. Amamos, disso temos certeza. E fomos amados - onde encontrar a certeza? Avançamos aqui materialmente, ali não, nos realizamos neste ponto, em outros queríamos mais, algumas coisas tivemos mais do que pretendíamos ou merecíamos - mas isso é difícil de reconhecer. Perdemos alguém - "Viver é perder amigos". No meio do feio e do amargo, no tumulto e no desgaste, tivemos mil minutos de felicidade, no ar, no olhar, na palavra de afeto inesperado, que sei? Espera, eu sei. É a única lição que tenho a dar; a vida é pequena, breve e perto. Muito perto - é preciso estar atento.*

(Millôr Fernandes)

# SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	XII
LISTA DE TABELAS.....	XVII
RESUMO .....	XXII
ABSTRACT .....	XXIV
ORGANIZAÇÃO DA TESE.....	1
INTRODUÇÃO GERAL .....	3
<b>Epífitas vasculares</b> .....	5
<i>Definição</i> .....	5
<i>Relação com o forófito</i> .....	5
<i>Classificação</i> .....	7
<i>Sistemática e diversidade</i> .....	7
<i>Estratégias adaptativas</i> .....	10
<i>Importância ecológica</i> .....	13
<b>Fatores que estruturam as comunidades de epífitas vasculares</b> .....	14
<b>Distribuição espacial das epífitas vasculares</b> .....	21
<i>Distribuição horizontal</i> .....	22
<i>Distribuição vertical</i> .....	23
<b>Redes ecológicas complexas: epífitas-forófitos</b> .....	28
<b>Objetivos da tese</b> .....	32
CARACTERIZAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO .....	34
CAPÍTULO 1. The structure and robustness of an epiphyte - phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg.....	40
1.1 Abstract .....	40
1.2 Resumo.....	41
1.3 Introduction .....	42
1.4 Methods .....	45
1.4.1 Study site.....	45
1.4.2 Data collection and specimen vouchering.....	46
1.4.3 Estimation of sampling completeness of interactions .....	47
1.4.4 Construction of matrices for analysis of ecological networks.....	48
1.4.5 Network structure .....	49
1.4.6 Organization of interactions .....	50
1.4.7 Data Analysis.....	51

<b>1.5 Results</b> .....	51
1.5.1 Richness and diversity.....	51
1.5.2 Network structure .....	52
1.5.3 Organization of interactions .....	55
<b>1.6 Discussion</b> .....	57
1.6.1 Richness and diversity.....	58
1.6.2 Network structure .....	59
1.6.3 Organization of the species .....	62
<b>1.7 Conclusions</b> .....	63
<b>1.8 Supplementary material</b> .....	64
<b>CAPÍTULO 2. Modularidade e especialização nas interações entre epífitas vasculares e forófitos em uma floresta nebulosa do Domínio Atlântico</b> .....	76
<b>2.1 Resumo</b> .....	76
<b>2.2 Abstract</b> .....	77
<b>2.3 Introdução</b> .....	78
<b>2.4 Métodos</b> .....	82
2.4.1 Área de estudo .....	82
2.4.2 Coleta dos dados.....	82
2.4.3 Estimativa da amostragem das interações .....	85
2.4.4 Construção e análise da rede .....	85
2.4.5 Análises estatísticas .....	87
<b>2.5 Resultados</b> .....	88
<b>2.6 Discussão</b> .....	95
<b>2.7 Conclusão</b> .....	102
<b>2.8 Material Suplementar</b> .....	103
<b>CAPÍTULO 3. O papel de fatores espaciais e ambientais na estruturação de comunidades de epífitas vasculares em ambientes neotropicais</b> .....	113
<b>3.1 Resumo</b> .....	113
<b>3.2 Abstract</b> .....	114
<b>3.3 Introdução</b> .....	115
<b>3.4 Métodos</b> .....	118
3.4.1 Áreas de estudo .....	118
3.4.2 Amostragem e obtenção dos dados .....	120
3.4.3 Análises dos dados .....	122
3.4.3.1 Partições da variação de primeiro nível.....	122
3.4.3.2 Partições da variação de segundo nível.....	124

3.4.3.3 Seleção de modelos relacionados a diversidade de epífitas vasculares.....	125
3.4.3.4 Programas e pacotes .....	126
<b>3.5 Resultados.....</b>	<b>126</b>
3.5.1 Epífitas vasculares .....	126
3.5.2 Forófitos .....	127
3.5.3 Variação dos dados da abundância e riqueza de epífitas vasculares em componentes ambientais e espaciais .....	128
3.5.4 Diversidade .....	134
<b>3.6 Discussão .....</b>	<b>136</b>
<b>3.7 Conclusão.....</b>	<b>143</b>
<b>3.8 Material Suplementar .....</b>	<b>145</b>
<b>Discussão Geral.....</b>	<b>162</b>
<b>Refências bibliográficas .....</b>	<b>166</b>
<b>Considerações Finais .....</b>	<b>188</b>
<b>APÊNDICE .....</b>	<b>189</b>

## LISTA DE FIGURAS

### INTRODUÇÃO GERAL

**Figura 1.** Espécies de epífitas vasculares presentes nas duas áreas estudadas (*inselberg* e floresta nebulosa), no município de Mimoso do Sul, sul do Espírito Santo. (A) *Rhipsalis teres* (Vell.) Steud. (Cactaceae) sobre organossolo ('solo' de dossel). (B) *Philodendron cordatum* Kunth ex Schott. (Araceae). (C) *Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger (Polypodiaceae) assentada sobre musgo. (D) *Anthurium solitarium* Schott. (Araceae) assentada sobre organoso. (E) *Codonanthe devosiana* Lem. (Gesneriaceae). (F) *Eurystyles actinosophila* (Barb.Rodr.) Schltr. (Orchidaceae). (G) *Tillandsia gardneri* Lindl. (Bromeliaceae) assentada sobre musgos. (H) *Billbergia horrida* Regel (Bromeliaceae) assentada sobre musgos. (I) *Bulbophyllum cantagallense* (Barb.Rodr.) Cogn. (Orchidaceae). (J) *Aspasia lunata* Lindl. (Orchidaceae). (K) *Brasilidium crispum* (Lodd. ex Lindl.) Campacci (Orchidaceae). (L) *Octomeria diaphana* Lindl. (Orchidaceae). (Fotos: Talitha Mayumi Francisco)..... 9

**Figura 2.** Esquema das interações entre os fatores que influenciam a diversidade de epífitas vasculares. Os fatores estão agrupados em: nível de paisagem, locais e intrínsecos do sistema. Setas tracejadas indicam efeito indireto e setas sólidas indicam um efeito direto. (Adaptado de Bartels & Chen, 2012)..... 15

**Figura 3.** Esquema das características dos forófitos e suas influências sobre os mecanismos para o estabelecimento da flora epífita vascular (Adaptado de Wagner *et al.*, 2015). ..... 16

**Figura 4.** Ilustração da distribuição vertical das epífitas vasculares nos forófitos. (A) Distribuição vertical das epífitas no fuste e nos ramos primários do forófito. (B) Distribuição das epífitas nos ramos da copa dos forófitos. (Adaptado de: (A) Dislich, 1996 e (B) Johansson, 1974). ..... 24

**Figura 5.** Metodologias utilizadas na divisão vertical dos forófitos para o estudo da comunidade epifítica. (A) Braun-Blanquet (1932) dividiu o forófito em quatro zonas (base do forófito, parte média do fuste, base da copa e copa). (B) Johansson (1974), dividiu o forófito em cinco zonas ecológicas de acordo com as características dos forófitos: (I) parte basal do fuste (0-3m); (II) Parte mediana do fuste, a partir de 3m; (III) Parte basal na copa (1/3 do comprimento total dos ramos); (IV) Parte média da copa (1/3 do comprimento total dos ramos) e (V) Parte mais externa da copa (1/3 do comprimento total dos ramos). (C) Wang *et al.* (2016) dividiram os forófitos em quatro zonas (zona do fuste (TZ), copa interna (ICZ), copa média (MZC) e copa externa (OCZ)) (D) Kersten & Silva (2002) dividiram o forófitos em fuste baixo, fuste alto e copa. (E) Waechter (1980) utilizou a divisão em amplitude de três em três metros. (F) Schutz-Gatti (2000) empregou uma combinação dos dois métodos (zonas ecológicas e intervalos de amplitude).. ..... 27

**Figura 6.** Representação hipotética da rede comensal epífitas-forófitos. Cada vértice (círculo ou quadrado) representa as espécies e as linhas que unem esses vértices as interações entre as espécies. Espécies de epífitas só interagem com espécies de forófitos e não interagem entre si (o oposto também é verdadeiro). (A) padrão

aninhado e (B) representação de módulos, neste caso a rede apresenta dois módulos. .... 29

## CARACTERIZAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO

**Figura 7.** Mapa de localização das duas áreas de estudo, no sul do estado do Espírito Santo, região sudeste do Brasil. .... 35

**Figura 8.** Aspectos gerais do inselberg montano no município de Mimoso do Sul, sul do estado do Espírito Santo. (A) e (B) Presença de neosolo litólico, pouco profundo e predomínio de elementos típicos de inselbegs sul-americanos, como *Alcantarea* (Bromeliaceae). (C) e (D) Vegetação arborea-arbustiva esparsa, sem a formação de um dossel contínuo em grande parte do inselberg. (E) *Pseudobombax* sp. nov. (Foto: Talitha Mayumi Francisco) . .... 37

**Figura 9.** Aspectos gerais do interior da floresta nebular (floresta ombrófila densa montana) no município de Mimoso do Sul, sul do estado do Espírito Santo. Observa-se a presença de diversas espécies de epífitas nos fustes dos forófitos. (Foto: Talitha Mayumi Francisco). .... 39

## CAPÍTULO 1.

**Figure 1.** (A) Location of the granitic-gneiss inselberg studied, Espírito Santo state, southeast Brazil. (B) Presence of litholic neosolo, shallow and a vegetation arboreal-shrub sparse, without the formation of a continuous canopy in much of the inselberg and predominance of typical elements of inserlbegs South-american, as *Alcantarea* (Bromeliaceae). (C) *Pseudobombax* sp. nov. .... 46

**Figure 2.** Diversity of the main epiphytic families registered on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. The bars represent the species richness (number of species for each family) and the numbers above each bar represents the abundance of each family. .... 52

**Figure 3.** Quantitative network of interactions between vascular epiphytes and phorophytes on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. Bars represent the species of epiphytes (on top) and phorophytes (bottom). The length of the bar shows the frequency of each species in interaction network. The links represent the observed interactions, wherein the thickness is proportional to its frequency. (To identify the name of each species present in the network, see Table S1) .... 54

**Figure 4.** Extinction curve generated by 'second.extinct' for the community was through the area under the curve of extinction, the species degree method (Memmont *et al.*, 2004) for network phorophyte-epiphyte commensal interaction on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. .... 55

**Figure 5.** Richness (A) and abundance (B) of species of vascular epiphytes by species phorophytes on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. .... 56

## Material Suplementar

**Figure S1.** Rarefaction curve and richness estimations for the 138 phorophytes sampled on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil, showing the observed number of species in our dataset (black solid line), its 95% confidence interval (dotted black lines) and the number of species estimated, using two richness estimators: Chao 2 and Jackknife 1. According to the non-parametric diversity estimator Chao 2, the sampling represented 80% for epiphyte species (observed richness: 85; estimated richness: 106). The Jackknife 1 estimator resulted in a sufficient sample of 78% for epiphyte species (observed richness: 85; estimated richness: 109).....71

**Figure S2.** Phorophyte-epiphyte interaction matrix on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. Species are ordered, in rows (phorophytes) of larger size species for smaller species (DBH) and columns (epiphytes) from the most generalized to the most specializes. Black cells indicate presence of interactions. Identify the name of each phorophyte and epiphyte species see Table S1, this section.....72

**Figure S3.** Species richness of epiphytes present in each phorophytes species on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. The bars represent the species richness (number of species for each phorophytes) and the numbers above each bar corresponds to the abundance of epiphytes. PSSPNOV: *Pseudobombax* sp. nov.; GUOPP: *Guapira opposita*; EULON: *Eugenia* cf. *longipedunculata*; CLARR: *Clusia arrudea*; HASP: *Handroanthus* sp.; BASP: *Bactris* sp.; ERCRO: *Eremanthus crotonoides*; ORCAP *Oreopanax capitatus*.....73

## CAPÍTULO 2.

**Figura 1.** Divisão vertical do forófito em quatro zonas ecológicas distintas, baseadas em Johansson (1940). (Z1) fuste e (Z2, Z3 e Z4) regiões da copa segmentada em três zonas: (Z2) ramos primários; (Z3) ramos secundários e (Z4) copa externa. ....84

**Figura 2.** Rede interações qualitativa entre epífitas vasculares e forófitos. As espécies de epífitas (à esquerda) e de forófitos (à direita) estão representadas pelos círculos. O tamanho dos círculos ilustra a frequência de interação de cada espécie na rede. As ligações representam as interações observadas entre as espécies de epífitas e as espécies de forófitos. (Para identificar o nome de cada espécie presente na rede, veja a Tabela S2). ....90

**Figura 3.** Módulos de espécies de epífitas vasculares conforme a afinidade com as zonas ecológicas dos forófitos. (A) Rede ecológica ilustrando os três módulos atribuídos que representam as zonas ecológicas (Z1, Z4 e Z3\_Z2) utilizados pelas espécies de epífitas. Os vértices da rede (epífitas) são apresentados em círculos coloridos inicialmente nomeados com a letra 'v'. As cores representam o número de módulos atribuídos à espécie (vértice). Verde indicam espécies que ocorrem em apenas um módulo (periféricas), cor rosa, espécies que ocorrem em dois módulos e azul espécies ocorrem em três módulos (espécies conectoras). A espessura das linhas é proporcional à frequência das interações das espécies em cada módulo. (B) Matriz de interação. As caixas vermelhas delineiam os três módulos e as células

preenchidas dentro das caixas representam os links dentro dos módulos. As células quadradas na cor azul mais escura indicam interações mais frequentes. Os códigos das espécies estão apresentados na Tabela S3. ....93

**Figura 4.** Riqueza de espécies (A) e abundância (B) de epífitas vasculares entre as zonas ecológicas dos forófitos. Zonas ecológicas: Z1: fuste e Z2-Z4: regiões da copa segmentada em três zonas: (Z2) ramos primários; (Z3) ramos secundários e (Z4) copa externa. A barra horizontal preta representa a mediana e os traços acima e abaixo representam o primeiro e o terceiro quartil, nesta ordem.....95

## Material Suplementar

**Figura S1.** Diversidade das principais famílias epifíticas registradas. As barras representam a riqueza de espécies (número de espécies para cada família) e os números ao lado de cada barra corresponde à abundância de espécies epifítica de cada família.....111

**Figura S2.** Curva de acumulação de espécies de riqueza de epífitas baseadas nos 167 indivíduos de forófitos amostrados. Linha preta sólida exibe o número observado de espécies em nosso conjunto de dados, seu intervalo de confiança de 95% (linhas pretas pontilhadas) e o número de espécies estimadas, usando dois estimadores-não paramétricos de riqueza: Chao 2 e Jackknife 1.....112

## CAPÍTULO 3.

**Figura 1.** Mapa de localização das duas áreas de estudo, no estado do Espírito Santo, região sudeste do Brasil.....119

**Figura 2.** Modelo selecionado para o primeiro e o segundo níveis de decomposição da variação da comunidade de epífitas vasculares para o *inselberg* montano. Os círculos correspondem aos componentes explanatórios sobre as abundâncias de epífitas. As áreas numeradas correspondem às frações de variação. As setas sólidas correspondem às decomposições marginais (segundo nível) do componente de primeiro nível, enquanto as linhas tracejadas correspondem às decomposições condicionais de segundo nível (efeitos independentes do componente de primeiro nível, área hachurada). As três diferentes decomposições são classificadas como: A, Decomposição do primeiro nível dos fatores ambiente, identidade do forófito e espaço; Bm, Decomposição de nível secundário de fatores marginais de nível de ambiente; Bc, Decomposição de segundo nível de fatores condicionais de ambiente (ver seção *Métodos* para detalhes). 0, variação total explicada; e UV, variação não explicada. Frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito) .....130

**Figura 3.** Modelo selecionado para o primeiro e o segundo níveis de decomposição da variação da comunidade de epífitas vasculares para floresta nebulosa. Os círculos correspondem aos componentes explanatórios sobre as abundâncias de epífitas. As áreas numeradas correspondem às frações de variação. As setas sólidas correspondem às decomposições marginais (segundo nível) do componente de primeiro nível, enquanto as linhas tracejadas correspondem às decomposições

condicionais de segundo nível (efeitos independentes do componente de primeiro nível, área hachurada). As três diferentes decomposições são classificadas como: A, Decomposição do primeiro nível dos fatores ambiente, identidade do forófito e espaço; Bm, Decomposição de nível secundário de fatores marginais de nível de ambiente; Bc, Decomposição de segundo nível de fatores condicionais de ambiente (ver seção *Métodos* para detalhes). O, variação total explicada; e UV, variação não explicada. Frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito) .....132

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1.

**Table 1.** Mean and standard error ( $n = 20$ ) of network metrics of interactions between vascular epiphytes and phorophytes on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil.....53

**Table 2.** Values of species strength (SS) and push/pull for species phorophytes the network commensal interaction phorophyte-epiphyte recorded on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil.....57

### Material Suplementar

**Table S1.** List of vascular epiphytes, their interaction with each phorophytes present in the studied network and total number of interactions (degree ( $k$ )) on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. Code of species phorophytes: PSSPNOV (*Pseudobombax* sp. nov.); GUOPP (*Guapira opposita* (Vell.) Reitz); EULON (*Eugenia* cf. *longipedunculata* Nied.); CLARR (*Clusia arrudea* Planch. & Triana ex Engl.); HASP (*Handroanthus* sp.); BASP (*Bactris* sp.); ERCRO (*Eremanthus crotonoides* (DC.) Sch. Bip.); ORCAP (*Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch.).....64

**Table S2.** List of 85 vascular epiphytes, 44 genera distributed in 11 families followed by the number of individuals and the number of colonized phorophytes on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. In front of the names of the families, the numbers of genera and species are shown in parenthesis.....68

**Table S3.** Estimation of sampling completeness of interactions analyses for each phorophyte species from which more than five individuals were sampled.  $S_{obs}$ : number of interactions observed; Chao S (Chao2 estimator) (see methods);  $N$ : number of individuals sampled of each species. Detection: the proportion of interactions observed out of all those that are expected. Identify the name of each phorophyte species see Table S1, this section.....70

**Table S4.** Tree species sampled on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil, followed by No (number of phorophytes individuals); Trans (occurrence of species in transects), DA (absolute density); DR (relative density); FA (absolute frequency in transects); FR (relative frequency in transects). Dendrometric data: Basal area; DBH (diameter at breast height); Total tree height; Height trunk (height until the first inversion for the primary branches) and Number of primary branches.....74

## CAPÍTULO 2.

### Material Suplementar

**Tabela S1.** Lista das 22 espécies de forófitos (167 indivíduos), pertencentes a 19 gêneros e 16 famílias, seguidos do número de forófitos (No), número total de interação (grau k), bem como a riqueza e abundância de espécies de epífitas presentes em cada espécie de forófito.....103

**Tabela S2.** Lista das 66 espécies epífitas vasculares, suas interações com cada forófitos presentes na rede estudada e número total de interação (grau (k)). Código das espécies de forófitos presentes nas colunas: (1) ANSP (*Annona* sp.); (2) CAGUA (*Campomanesia guaviroba* (DC.) Kiaersk.); (3) CASP (*Casearia* sp.); (4) CLARR (*Clusia arrudea* Planch. & Triana ex Engl.); (5) EULON (*Eugenia* cf. *longipedunculata* Nied.); (6) EUPAC (*Eugenia* cf. *pachnantha* O.Berg); (7) EUROS (*Eugenia rostrata* O.Berg.); (8) EUUMB (*Eugenia* cf. *umbellata* Spreng.); (9) GUOPP (*Guapira opposita* (Vell.) Reitz); (10) ILBRE (*Ilex brevicuspis* Reissek); (11) INSP (*Inga* sp.); (12) LUDIV (*Luehea divaricata* Mart. & Zucc.); (13) MAGUI (*Matayba* cf. *guianensis* Aubl.); (14) MYSP (*Myrsine* sp.); (15) MYAET (*Myrcia aethusa* (O.Berg) N.Silveira); (16) ORCAP (*Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch.); (17) PRMYR (*Prunus myrtifolia* (L.) Urb.); (18) PSSPNOV (*Pseudobombax* sp. nov.); (19) RAFER (*Randia ferox* (Cham. & Schltdl.) DC.); (20) TREMA (*Trichilia emarginata* (Turcz.) C.DC.); (21) VOSP (*Vochysia* sp.); (22) XYSP (*Xylosma* sp.).....104

**Tabela S3.** Lista das 66 espécies epífitas vasculares (3.888 indivíduos), distribuídos em 34 gêneros e 10 famílias, seguidos do número de indivíduos, número de forófitos colonizados, código no módulo, seu papel na estrutura vertical dos forófitos e a presença nas zonas dos forófitos. Z1, Z4 e Z3\_Z2 representam módulo 1, 2 e 3, respectivamente. Z1, Z2, Z3 e Z4 indicam fuste, ramos primários, ramos secundários e copa externa, respectivamente. Ao lado das famílias indicou-se o número de gêneros e de espécies.....107

**Tabela S4.** Espécies arbóreas amostrados, seguido do No (abundância de forófitos); Trans (ocorrência das espécies nos transectos), DA (densidade absoluta); DR (densidade relativa); FA (frequência absoluta nos transectos); FR (frequência relativa nos transectos) e os dados dendométricos: Área basal; DAP (diâmetro à altura do peito); Altura total; Altura do fuste (até a inversão do fuste em ramos primários); Número de ramos primários. DP (desvio padrão). Quatro indivíduos arbóreos não foram forófitos: três de *Guapira opposita* e um de *Eugenia* cf. *longipedunculata*.....110

**Tabela S5.** Estimativa da amostragem das interações para cada espécie de forófitos com cinco ou mais indivíduos amostrados.  $S_{obs}$ : número de interações observadas; Chao S (estimador não-paramétrico de riqueza Chao2 - ver métodos); N: número de indivíduos amostrados para cada espécie de forófito. Detecção: proporção de interações observadas de todas aquelas esperadas. Para identificar o nome de cada espécie de forófito, veja Tabela S1 e Tabela S2, desta seção.....111

### CAPÍTULO 3.

**Tabela 1.** Variáveis relacionadas ao ambiente (E) e à identidade dos forófitos (F) que foram selecionadas pela função 'ordistep', comando 'forward' no primeiro nível de partições para o *inselberg* montano e para floresta nebulosa.....133

**Tabela 2.** Modelos finais significativos dos parâmetros da escala de diversidade de Rényi em função das variáveis ambientais, selecionados pelo menor AIC, para o *inselberg* montano e para a floresta nebulosa. Abreviações: Rényi refere-se aos parâmetros de escala de Rényi (ver método); DAP (diâmetro à altura do peito); Altura total é a altura total do forófito; Adj. R2 é o valor de R2 ajustado; RSS é a soma de quadrados residual do modelo final; Res. DF, os graus de liberdade residuais; Res. SE é a soma de quadrados residual; AIC, critério de informação de Akaike para modelos nulos (intercepto) e finais (m.f.); estatística-F e Pr(>F), p-value.....135

#### Material Suplementar

**Tabela S1.** Índice de iluminação da copa adaptado de Clark & Clark (1992) .....145

**Tabela S2.** Classificação dos diferentes tipos de substrato adaptado de Zhao *et al.* (2015) .....145

**Tabela S3.** Lista das 85 espécies de epífitas vasculares (5.039 indivíduos), distribuídas em 44 gêneros e 11 famílias, contabilizadas para o *inselberg* montano. Seguidos do número de indivíduos; Número de indivíduos forofíticos colonizados; Frequência absoluta sobre indivíduos forofíticos; Frequência relativa sobre indivíduos forofíticos. Em frente as famílias são apresentadas entre parênteses o número de gêneros e de espécies. Para as análises foram incluídas somente as espécies de epífitas que colonizaram mais de cinco forófitos (ver Método) .....146

**Tabela S4.** Lista das 66 espécies de epífitas vasculares (3.888 indivíduos), pertencentes a 34 gêneros e 10 famílias amostradas para a floresta nebulosa. Seguidos do número de indivíduos; Número de indivíduos forofíticos colonizados; Frequência absoluta sobre indivíduos forofíticos; Frequência relativa sobre indivíduos forofíticos. Em frente as famílias são apresentadas entre parênteses o número de gêneros e de espécies. Para a análise foram compreendidas somente as espécies de epífitas que colonizaram mais de cinco forófitos (ver Método) .....150

**Tabela S5.** Resultados das análises de redundância parcial (pRDA) empregando a identidade dos forófitos, espaço (MEMs) e ambiente para o *inselberg* montano. Abundância relativa das espécies de epífitas (P) foi utilizada como matriz resposta para três componentes principais de variação: F (identidades dos forófitos), E (variáveis do ambiente) e S (variáveis espaciais). Os passos (*steps*) e os cálculos seguiram Økland (2003). Passos: 1a-1c são os termos parciais de primeira ordem; 2a-2f, uniões parciais de segunda ordem; 3, união parcial de terceira ordem, U variação combinada e  $\cap$  variação compartilhada. Veja a seção Método para detalhes dos procedimentos dos cálculos. Frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito) .....154

**Tabela S6.** Resultados das análises de redundância parcial (pRDA) empregando a identidade dos forófitos, espaço (MEMs) e ambiente para a floresta nebulosa. Abundância relativa das espécies de epífitas (P) foi utilizada como matriz resposta para três componentes principais de variação: F (identidades dos forófitos), E (variáveis do ambiente) e S (variáveis espaciais). Os passos (*steps*) e os cálculos seguiram Økland (2003). Passos: 1a-1c são os termos parciais de primeira ordem; 2a-2f, uniões parciais de segunda ordem; 3, união parcial de terceira ordem, U variação combinada e  $\cap$  variação compartilhada. Veja a seção Método para detalhes dos procedimentos dos cálculos. Frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito) .....155

**Tabela S7.** Resultados da segunda análise de redundância parcial (pRDA) para o *inselberg* montano. Utilizamos como variáveis preditoras o tamanho do forófito (I), tipo de casca do forófito (B) e as variáveis do microambiente (M) (ver Figura 2 – Diagrama de Venn). Na partição Marginal (Bm) a abundância relativa das epífitas vasculares foram utilizadas como matriz resposta para três componentes de variação: I, B e M. Para a partição Condicional (Bc), abundância relativa das epífitas foram utilizadas como matriz respostas I, B e M adicionado as matrizes F (identidade dos forófitos) e S (variáveis espaciais) selecionadas no primeiro nível da decomposição. Os passos (*steps*) e os cálculos seguiram Økland (2003). Os passos: 1a-1c são os termos parciais de primeira ordem; 2a-2c, uniões parciais de segunda ordem; 2d-2f, intersecções parciais de segunda ordem, U variação combinada e  $\cap$  variação compartilhada. Veja a seção Método para detalhes analíticos. As frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito) .....156

**Tabela S8.** Resultados da segunda análise de redundância parcial (pRDA) para a floresta nebulosa. Utilizamos como variáveis preditoras o tamanho do forófito (I), tipo de casca do forófito (B) e as variáveis do microambiente (M) (ver Figura 2 – Diagrama de Venn). Na partição Marginal (Bm) a abundância relativa das epífitas vasculares foram utilizadas como matriz resposta para três componentes de variação: I, B e M. Para a partição Condicional (Bc), abundância relativa das epífitas foram utilizadas como matriz respostas I, B e M adicionado as matrizes F (identidade dos forófitos) e S (variáveis espaciais) selecionadas no primeiro nível da decomposição. Os passos (*steps*) e os cálculos seguiram Økland (2003). Os passos: 1a-1c são os termos parciais de primeira ordem; 2a-2c, uniões parciais de segunda ordem; 2d-2f, intersecções parciais de segunda ordem, U variação combinada e  $\cap$  variação compartilhada. Veja a seção Método para detalhes analíticos. As frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito) .....157

**Tabela S9.** Lista das 10 espécies arbóreas (143 indivíduos arbóreas), distribuídos em 10 gêneros e 9 famílias para o *inselberg* montano. Casca (tipo de casca): lisa/desc (lisa e descamante), Abund (abundância de epífitas), Riq (riqueza de epífitas), No (abundância de indivíduos arbóreas); % ocup (porcentagem de indivíduos arbóreas que foram forófitos), Trans (ocorrência das espécies nos transectos), DA (densidade absoluta); DR (densidade relativa); FA (frequência absoluta nos transectos); FR

(frequência relativa nos transectos) e os dados dendométricos: AB (área basal); DAP (diâmetro à altura do peito); Alt tot (altura total); Alt fuste (altura do fuste - até a inversão do fuste em ramos primários); RP (número de ramos primários). DP (desvio padrão). Espécies de arbóreas: BASP (*Bactris* sp.); CLARR (*Clusia arrudea* Planch. & Triana ex Engl.); CRFLO (*Croton floribundus* Spreng.); ERCRO (*Eremanthus crotonoides* (DC.) Sch. Bip.); EULON (*Eugenia* cf. *longipedunculata* Nied.); GUOPP (*Guapira opposita* (Vell.) Reitz); HASP (*Handroanthus* sp.); ORCAP (*Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch.). PSSPNOV (*Pseudobombax* sp. nov.); VEDIS (*Vernonanthura discolor* (Spreng.) H. Rob.) .....158

**Tabela S10.** Lista das 22 espécies arbóreas (171 indivíduos arbóreas), pertencentes a 19 gêneros e 16 famílias para a floresta nebulosa. Casca (tipo de casca): desc/fis (descamante e fissurada), lisa/desc (lisa e descamante), desc/asp (descamante e áspera), rug/desc (rugosa e descamante), Abund (abundância de epífitas); Riq (riqueza de epífitas); No (abundância de forófitos); % ocup (porcentagem de indivíduos arbóreas que foram forófitos); Trans (ocorrência das espécies nos transectos); DA (densidade absoluta); DR (densidade relativa); FA (frequência absoluta nos transectos); FR (frequência relativa nos transectos) e os dados dendométricos: AB (área basal); DAP (diâmetro à altura do peito); Alt tot (altura total), Alt fuste (altura do fuste - até a inversão do fuste em ramos primários); RP (número de ramos primários). DP (desvio padrão). Espécies de arbóreas: ANSP (*Annona* sp.); CAGUA (*Campomanesia guaviroba* (DC.) Kiaersk.); CASP (*Casearia* sp.); CLARR (*Clusia arrudea* Planch. & Triana ex Engl.); EULON (*Eugenia* cf. *longipedunculata* Nied.); EUPAC (*Eugenia* cf. *pachnantha* O.Berg); EUROS (*Eugenia rostata* O.Berg.); EUUMB (*Eugenia* cf. *umbellata* Spreng.); GUOPP (*Guapira opposita* (Vell.) Reitz); ILBRE (*Ilex brevicuspis* Reissek); INSP (*Inga* sp.); LUDIV (*Luehea divaricata* Mart. & Zucc.); MAGUI (*Matayba* cf. *guianensis* Aubl.); MYSP (*Myrsine* sp.); MYAET (*Myrcia aethusa* (O.Berg) N.Silveira); ORCAP (*Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch.); PRMYR (*Prunus myrtifolia* (L.) Urb.); PSSPNOV (*Pseudobombax* sp. nov.); RAFER (*Randia ferox* (Cham. & Schltld.) DC.); TREMA (*Trichilia emarginata* (Turcz.) C.DC.); VOSP (*Vochysia* sp.); XYSP (*Xylosma* sp.) .....159

## RESUMO

As epífitas vasculares germinam e crescem sobre forófitos (árvores-suporte) adquirindo uma distribuição espacial horizontal (entre as espécies de forófitos) e vertical (dentro dos forófitos, desde a base do fuste até a copa; *i.e.*, zonas ecológicas). Diversos fatores são responsáveis pelas distribuições das epífitas vasculares nos forófitos. Esses fatores são definidos por processos espaciais como demonstrado pela limitação de dispersão, por gradientes microclimáticos, pela identidade dos forófitos, suas características (tamanho e tipo de casca) ou ainda por interações bióticas. Portanto, entender os fatores que determinam a distribuição das espécies é uma questão fundamental para a ecologia desse grupo de plantas estruturalmente dependentes. As interações epífitas-forófitos podem ser descritas e analisadas como redes ecológicas, cujas análises são utilizadas para determinar padrões estruturais da comunidade epífita. Assim, o objetivo geral desta tese foi investigar a estrutura das interações entre epífitas vasculares e forófitos sob a perspectiva da teoria de redes ecológicas complexas, bem como a busca dos fatores espaciais e ambientais que influenciam a distribuição das epífitas em duas formações vegetacionais, *inselberg* de floresta estacional semidecidual montana e floresta nebulosa (floresta ombrófila densa montana), presentes no Domínio Atlântico da região Sul do estado do Espírito Santo. Mostramos que, para as duas formações vegetacionais, a estrutura da rede horizontal foi similar: aninhada e pouco especializada. O aninhamento pode ser explicado por caracteres dos forófitos (como tamanho). A baixa especificidade da rede sugere que as epífitas selecionam características específicas dos forófitos, em vez de espécies de forófitos específicos para colonização. Além disso, o *inselberg* apresentou-se sensível a perturbações, em que a extinção de uma espécie de forófito generalista pode traduzir-se na perda de diversidade local das epífitas vasculares. Na floresta nebulosa, encontramos uma rede vertical pouco modular, dado que 65% das espécies de epífitas são comuns aos três módulos. A riqueza e abundância das epífitas diferiram de acordo com as zonas ecológicas (fuste e ramos da copa) dos forófitos, sendo estes, mais elevados no fuste e na copa externa, respectivamente. Demonstramos que processos neutros e de nicho agem simultaneamente na dinâmica das espécies de epífitas. Deste modo, a limitação de dispersão, a identidade dos forófitos, assim como suas características (*e.g.*, tamanho e tipo de casca) e fatores microambientais (*e.g.*, interações com musgo, líquen e iluminação da copa)

determinam a abundância das epífitas vasculares, embora de maneiras distintas para o *inselberg* e para a floresta nebulosa. A riqueza e diversidade de epífitas aumentam com o tamanho do forófito, possivelmente, devido ao aumento da área de habitat, tempo para colonização ou ampliação na heterogeneidade de micro-habitat dentro dos forófitos. As principais espécies de epífitas vasculares para o *inselberg* foram *Tillandsia usneiode*, *T. recurvata*, *T. tenuifolia*, *V. lubbersii* e *T. gardineri*, juntas elas representam 61% das epífitas totais. *Microgramma squamulosa*, *Tillandsia stricta*, *Rhipsalis teres*, *Anthurium scandens* e *Vriesea flava* representam 59% total de espécies de epífitas para a floresta nebulosa. Os resultados deste estudo fornecem uma orientação relevante para pesquisas futuras sobre as características e os padrões de organização vertical e horizontal da rede epífitas vasculares e forófitos. Além disso, expandem o conhecimento sobre o papel de processos de dispersão e do ambiente local na promoção e manutenção de diversidade de epífitas vasculares em sistemas tropicais.

**Palavras-chave:** Conservação, ecologia de interação, facilitação, Floresta Atlântica, *inselberg*, metacomunidade, redes ecológicas complexas

## ABSTRACT

Vascular epiphytes germinate and grow on phorophytes (support-trees) acquiring a horizontal spatial distribution (among the species of phorophytes) and vertical (within the phorophytes, from the base of the tree trunk to the crown, i.e. ecological zones). Several factors are responsible for the distributions of vascular epiphytes on the phorophytes. These factors are defined by spatial processes, as demonstrated by the dispersion limitation, by microclimatic gradients, identity of the phorophytes, their characteristics (size and type of bark) or biotic interactions. Therefore, understanding the factors that determine species distribution is a key issue for the ecology of this group of structurally dependent plants. The epiphyte-phorophyte interactions can be described and analyzed as ecological networks, whose analyzes are used to determine structural patterns of the epiphytic community. Thus, the general goal of this thesis was to investigate the structure of vascular epiphytes and phorophyte interactions from the perspective of complex ecological network theory, as well as searching for spatial and environmental factors that influence the distribution of epiphytes in two vegetation types, an inselberg of semi-deciduous montane forest and a cloud forest (montane ombrophilous dense forest), present in the Atlantic Domain of the south region South region the state of Espírito Santo. We show that for the two vegetation types, the structure of horizontal network was similar: nested and low specialized. The nestedness can be explained by characters of the phorophytes (such as size). The low network specificity suggests that the epiphytes select specific characteristics of the phorophytes, instead of species of specific phorophytes for colonization. In addition, the inselberg was sensitive to disturbances, where the extinction of a specie of generalist phorophyte can translate into the loss of local diversity of the vascular epiphytes. In the cloud forest, we found a little modular vertical network once 65% of species of epiphytes are common to the three modules. The richness and abundance of epiphytes differed according to the ecological zones (trunk and branches of the crown) of the phorophytes, these being, higher in the trunk and in the outer crown, respectively. We show that neutral and niche processes act simultaneously on the dynamics of vascular epiphyte species. That way, dispersion limitation, the identity of the phorophytes, as well as their attributes (e.g., size and type bark) and microenvironmental factors (e.g., interactions with moss, lichen and crown illumination) determine the abundance of vascular epiphytes, although distinctly for

inselberg and cloud forest. The richness and diversity of epiphytes increase with the size of the phorophyte, possibly due an increase in the habitat area, time for colonization or expansion in the microhabitat heterogeneity within the phorophytes. The main species of vascular epiphytes for the inselberg were *Tillandsia usneiode*, *T. recurvata*, *T. tenuifolia*, *V. lubbersii* and *T. gardineri*, together they represent 61% of the total epiphytes. *Microgramma squamulosa*, *Tillandsia stricta*, *Rhipsalis teres*, *Anthurium scandens* and *Vriesea flava* represent 59% of total epiphyte species for the nebular forest. The results of this study provide a relevant orientation for future research on the characteristics and patterns of vertical and horizontal organization of the vascular epiphyte and phorophyte network. In addition, they expand knowledge about the role of dispersion processes and the local environment in promoting and maintaining diversity of vascular epiphytes in tropical systems.

**Keywords:** Atlantic Forest, canopy, conservation, ecological network, facilitation, interaction ecology, metacommunity, rocky outcrop

## ORGANIZAÇÃO DA TESE

---

A tese apresenta-se dividida em uma introdução geral, uma breve descrição das áreas de estudo, três capítulos independentes, discussão geral e considerações finais, além de uma seção única de referências bibliográficas. A introdução geral aborda temas estudados que permite direcionar a leitura para os capítulos subsequentes. Os capítulos subjacentes são apresentados no formato de manuscrito completo, que foi ou será submetido à publicação. Tais estudos foram organizados de forma independente, com suas respectivas seções de introdução, métodos, resultados, discussão, conclusão e material suplementar. A discussão geral tem por objetivo fazer uma junção de todos os capítulos.

No primeiro capítulo nós construímos a primeira rede epífitas vasculares-forófitos para um *inselberg* e examinamos sua estrutura e a robustez do sistema à perda simulada de espécies. A estrutura horizontal da rede exibiu um baixo grau de especialização, conectividade e robustez, no entanto apresentou um padrão aninhado. Quando a espécie de forófito mais conectada (*i.e.*, generalista) (*Pseudobombax* sp. nov.) foi removida, o número de extinções secundárias das epífitas foi elevado, devido a essa espécie de forófito resguardar um elevado número de interações únicas na rede (45%). Nosso estudo demonstra que os forófitos generalistas desempenham um papel importante na manutenção da riqueza e na robustez da rede e devem receber atenção nas atividades de conservação e restauração para prevenir um grande número de extinções secundárias, especialmente em *inselbergs*. O maior número de interações entre os forófitos e as epífitas esteve relacionado aos forófitos de maior porte, especialmente a alta riqueza e abundância encontrada sobre *Pseudobombax* sp. nov. O tamanho dos forófitos é um fator importante para predizer a estrutura da rede de interação epífita-forófito no ambiente estudado. Neste capítulo discutimos as implicações de conservação da perda de forófitos e, conseqüentemente, as extinções secundárias das epífitas para o *inselberg*.

No segundo capítulo, nossa abordagem baseada na teoria de redes ecológicas é aplicada para avaliar além da estrutura horizontal a estrutura vertical da rede epífitas-forófitos para a floresta nebulosa. A rede horizontal apresentou-se pouco conectada e exibiu um baixo grau de especialização, porém apresentou uma estrutura

aninhada. Essas são características comumente associadas a esse tipo de interação em ecossistemas florestais mundiais. Encontramos uma rede vertical pouco modular, na qual grande parte das espécies são comuns aos três módulos identificados na rede. A riqueza e abundância de epífitas vasculares diferiram de acordo com as zonas ecológicas dos forófitos. As espécies de epífitas estavam reunidas principalmente no fuste, onde podem encontrar condições mais adequadas para seu estabelecimento, crescimento e sobrevivência.

No terceiro e último capítulo, nosso objetivo foi investigar se a abundância relativa das epífitas vasculares no *inselberg* e na floresta nebulosa é determinada por processos espaciais, associado à limitação de dispersão (processos neutros), pelo ambiente, como variação microambiental e características do substrato ou pela identidade dos forófitos, que são processos determinísticos de nicho. Para isso, utilizamos a análise de redundância parcial (pRDA), uma ferramenta analítica empregada para estabelecer o efeito relativo de fatores ambientais e espaciais no padrão de distribuição das espécies. Para as duas áreas estudadas, demonstramos que processos de nicho e neutros agem simultaneamente na dinâmica das espécies de epífitas vasculares, porém distintivamente para área de *inselberg* e de floresta nebulosa. Logo, a limitação de dispersão, características dos forófitos e identidade destes são fatores importantes na estruturação destas comunidades epífíticas. Confirmamos que a riqueza e a diversidade de epífitas vasculares aumentam com o tamanho do forófito, possivelmente, devido ao aumento na área, tempo para colonização ou ampliação na heterogeneidade de micro-habitat dentro dos forófitos.

## INTRODUÇÃO GERAL

---

Interações positivas entre plantas atuam na dinâmica ecológica e afetam a estrutura, o funcionamento e a preservação da diversidade das comunidades vegetais (Tilman, 1988; Ewel & Hiremath, 2005; Berlow *et al.*, 2009; McIntire & Fajardo, 2014), sobretudo em ambientes tropicais, onde a diversidade vegetal é elevada. Tais interações têm sido descritas como redes ecológicas complexas (do inglês, *ecological networks*). A estrutura interconectada das interações epífitas-forófitos pode ser descrita e analisada como redes ecológicas (Burns, 2007; Sáyago *et al.*, 2013; Taylor & Burns, 2016), semelhantes às redes de polinização e dispersão de sementes (Bascompte *et al.*, 2003; Mello *et al.*, 2015). A vantagem de analisar as interações entre epífitas-forófitos como redes ecológicas é que métricas como aninhamento, conectância e especialização podem ser utilizadas para caracterizar a suas estruturas e propriedades, as quais podem ser comparadas com outras redes epífitas-forófitos no mundo (Burns, 2007; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016). As análises de redes ecológicas proporcionam elementos conceituais e analíticos para estudar as propriedades emergentes de sistemas complexos (Jordano, 1987). Essas propriedades (o modo como as comunidades se organizam) ajudam a explicar a complexidade dessas interações (Jordano *et al.*, 1987; Bascompte & Jordano, 2007, Burns, 2007; Mello *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016). Compreender o modo pelo qual as interações entre as espécies de epífitas e de forófitos estão organizadas e os fatores que determinam essas organizações são importantes no entendimento dos processos que geram, mantêm e restringem tal interação ecológica.

Por outro lado, uma questão fundamental da ecologia é entender os processos que controlam a distribuição das espécies no tempo e no espaço (Hubbell, 2001; Leibold *et al.*, 2004; Sutherland *et al.*, 2013). Duas teorias têm sido tradicionalmente citadas como determinantes desses fatores em comunidades ecológicas (Thompson & Townsend, 2006). De um lado, a teoria baseada em nicho (Hutchinson, 1957), que destaca a importância de processos determinísticos e enfatiza a relevância de mecanismos que envolvam adaptações específicas das espécies a fatores ambientais (Hutchinson, 1957; Silvertown, 2004; Marí *et al.*, 2016). Por outro, a teoria

baseada em processos neutros<sup>1</sup> (Hubbell, 2001) que considera que as comunidades são estruturadas principalmente pela limitação de dispersão, pelo acaso e por fatores históricos (Hubbell, 2001; Burns & Zotz, 2010). Processos determinísticos baseados em nichos e processos estocásticos (neutros) podem ser mutuamente responsáveis pela estruturação de comunidades ecológicas (Gravel *et al.*, 2006), contudo poucos estudos examinam sua importância relativa (Chave, 2004; Zotz & Schultz, 2008). A interação entre processos estocásticos e determinísticos refletem nos padrões de estrutura, composição, distribuição e funcionamento dos sistemas ecológicos (Callaway, 1995; Burns, 2007; Callaway, 2007; McIntire & Farjado, 2014). Sendo assim, os processos causais da variação de riqueza, abundância e diversidade de espécies são complexos e múltiplos fatores podem ser responsáveis por esse padrão observado (Økland, 2003; Wagner *et al.*, 2015). Compreender os processos que geram e mantêm a riqueza e abundância tem grandes implicações para a conservação da biodiversidade e para serviços ecossistêmicos (Moore *et al.*, 2008).

Uma das principais abordagens empregadas para analisar os efeitos do nicho e de processos neutros que regem os padrões das comunidades biológicas consiste em dividir a variação dos dados das espécies em componentes ambientais e espaciais (Økland, 2003; Diniz-Filho *et al.*, 2012). Essas análises da variação dos dados das espécies em componentes ambientais e espaciais têm sido utilizadas para investigar a importância relativa dos processos estruturais relacionados ao nicho e a dispersão observados em comunidades vegetais (Legendre *et al.*, 2009; Garbin *et al.*, 2012; Dislich & Mantovani, 2016; Marí *et al.*, 2016). Entretanto, esses processos que conduzem diversas comunidades de plantas tropicais têm sido bem empregados em espécies arbóreas (*e.g.*, Metzger *et al.*, 1997; Turnbull *et al.*, 2000; Condit *et al.*, 2004; Garbin *et al.*, 2012). Comparativamente, ainda existem poucos estudos relacionando para outras formas de vidas, por exemplo, para as epífitas (Mendieta-Leiva & Zotz, 2015; Wagner *et al.*, 2015; Dislich & Mantovani, 2016; Marí *et al.*, 2016). Em vista disso, poucos estudos testaram, analiticamente, se a limitação de dispersão em vez da adaptação de espécies a condições microclimáticas e os recursos explicam a estrutura de comunidades de epífitas vasculares (Zotz & Schultz, 2008; Dilisch & Mantovani, 2016; Marí *et al.*, 2016). Mesmo que evidências tenham indicado a

---

<sup>1</sup> Teoria neutra de Hubbell ou Teoria Neutra Unificada de Biodiversidade e Biogeografia (TNUBB), proposta por Stephen P. Hubbell em 2001.

limitação de dispersão como um mecanismo impulsionador da distribuição de epífitas vasculares em florestas tropicais (Vandunné, 2002; Zotz & Schultz, 2008; Cascante-Marín *et al.*, 2009; Burns & Zotz, 2010).

## **Epífitas vasculares**

### *Definição*

Epífitas vasculares são plantas que germinam e vivem sobre outras plantas (frequentemente árvores e arbustos), durante todo seu ciclo de vida (holoepífitas) ou parte dele (hemiepífitas), sem emitir estruturas haustoriais para sua nutrição (Madison, 1977; Benzing, 1990; Zotz, 2016) e, portanto, não são parasitas (Laube & Zotz, 2006; Flores-Palacios, 2016). As epífitas são distinguíveis pela capacidade de se desenvolver em substratos que não seja o solo (Madison, 1977; Genty & Dodson, 1987a; Benzing, 1990), utilizam-se somente de suporte dos forófitos (*sensu* Ochsner, 1928) em que se apoiam (Lüttge, 1989; Zotz, 2016). As epífitas se apoiam nos forófitos por meio do envolvimento de suas raízes em torno do fuste ou dos ramos da copa. Consequentemente, a ausência de conexão com o solo, requer que as epífitas obtenham nutrientes minerais e água de outras fontes (Johansson, 1974; Benzing, 1990; Zotz, 2016). As principais fontes de fornecimento de água são decorrentes da precipitação atmosférica (direto da chuva ou lixiviada da copa, orvalho, neblina e partículas em suspensão) (Nadkarni, 1986), mas pode ser adquirida da umidade do ar e das rachaduras da superfície da casca dos forófitos (Johansson, 1974; Benzing, 1990; Zotz, 2016). Os nutrientes são provenientes da precipitação atmosférica contendo substâncias dissolvidas, do acúmulo de matéria orgânica no substrato e/ou de associações com fungos micorrízicos (Johansson, 1974; Bennett, 1986; Benzing, 1990; Zotz, 2016).

### *Relação com o forófito*

Por aproveitarem melhor os recursos, as epífitas puderam ocupar a copa das árvores (Fatland, 1996). Para as epífitas, o forófito representa uma unidade de habitat. Portanto, em estudos com flora epifítica, cada forófito é adotado como unidade amostral natural que abriga uma determinada comunidade epifítica específica (Johansson, 1974; Zhao *et al.*, 2015; Mendieta-Leiva & Zotz, 2015). Esta comunidade

está isolada espacialmente das outras, mas ao mesmo tempo interligadas por dispersão, potencialmente interagindo. Podem ser consideradas, coletivamente, como uma metacomunidade (Burns, 2007; Burns & Zotz, 2010). Ainda, pode ser considerado como uma ilha, uma unidade ecológica discreta, circundada por um ambiente diferente do seu (Southwood & Kennedy, 1983; Bartels & Chen, 2012).

Apesar da grande quantidade de literatura que descreve associação entre as epífitas e seus forófitos (Johansson, 1974; Wagner *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016; Zotz, 2016), poucos trabalhos foram conduzidos com o objetivo de examinar os efeitos (positivos, negativos ou neutro) das epífitas sobre os forófitos (ver Flores-Palacios *et al.*, 2014; Soria *et al.*, 2014; Flores-Palacios, 2016). Deste modo, grande parte dos estudos são baseados em fracas evidências (Montaña *et al.*, 1997; Staton *et al.*, 2014) e não são suficientes para chegar a uma visão conclusiva sobre a definição dessa interação. Como consequência, os estudos assumem que as epífitas não são nem prejudiciais e nem benéficas para os forófitos, ou seja, as epífitas têm um efeito neutro sobre o forófito. Nesta relação de comensalismo<sup>2</sup> (+/0), os forófitos fornecem suporte físico para as epífitas e é assumido que as epífitas não possuem qualquer efeito sobre os forófitos (Burns, 2007; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016; Zotz, 2016). É aparentemente inegável o efeito positivo direto dos forófitos no fornecimento de espaço vital, acima do solo da floresta, garantindo a formação de micro-habitat heterogêneo para o estabelecimento das epífitas (Angelini & Siliman, 2014; Sanger & Kirkpatrick, 2015).

Dado esse possível efeito positivo que o forófito exerce sobre o crescimento, sobrevivência e a reprodução das epífitas essa interação pode também ser um caso de facilitação. Por definição, facilitação é uma interação positiva, não trófica entre plantas fisiologicamente independentes, na qual pelo menos um dos organismos envolvidos é beneficiado (Callaway, 2007; Brooker *et al.*, 2008). O apoio estrutural proporcionado pelas árvores nas relações epífitas-forófitos, embora pouco estudado, constitui um mecanismo direto de facilitação através da criação de um novo ecossistema (Jones *et al.*, 1994; Callaway, 2007; McIntire & Fajardo, 2014), influenciando positivamente a manutenção dos ecossistemas e contribui para essa alta diversidade (Angelini & Siliman, 2014; McIntire & Fajardo, 2014). Além disso, a

---

<sup>2</sup> Interação comensal: pelo menos um dos organismos na interação é beneficiado, enquanto que o outro não é afetado positivamente nem negativamente.

copa dos forófitos pode melhorar as condições ambientais (*e.g.*, radiação e temperatura) para as epífitas (Angelini & Siliman, 2014). A inclusão do epifitismo na teoria da facilitação expande o escopo das interações positivas, agregando uma importante dimensão ao mecanismo.

### *Classificação*

As epífitas podem ser classificadas em diferentes categorias ecológicas (Benzing, 1990). Por exemplo, conforme a fidelidade ao substrato, o grau de exposição (sol ou sombra), forma de vida (reptantes, bulbosas ou arbustivas), dependência dos forófitos (exclusiva ou preferencial) e modo de aquisição de água (poiquiloídricas e homoídricas) (Benzing, 1990). Entretanto, a fidelidade ao substrato que as epífitas ocupam tem sido a categoria amplamente aplicada nos estudos (Kersten, 2010). De acordo com essa categoria, as epífitas são divididas em dois grandes grupos: holoepífitas (ciclo completo no forófito) e hemiepífitas (somente parte do ciclo de vida no forófito) (Benzing, 1990). As holoepífitas apresentam hábito epifítico durante toda fase do seu ciclo de vida. Podendo ser divididas em características, facultativas e acidental. As holoepífitas características passam todo o ciclo de vida apoiadas sobre o forófito, não possuindo contato com o solo. As facultativas, normalmente, se estabelecem sobre o forófito, mas podem viver sobre outro tipo de substrato. Por fim a acidental, embora não possuam nenhuma adaptação para o hábito epifítico, podem, ocasionalmente, crescer sobre outras plantas. Todavia, as hemiepífitas apresentam hábito tipicamente epifítico apenas durante parte de seu ciclo vida e são subdivididas em primária e secundárias (Benzing, 1990). As hemiepífitas primárias são plantas que germinam sobre outras plantas e, a posteriori, estabelecem suas raízes no solo (*e.g.*, gênero *Ficus*), enquanto que as hemiepífitas secundárias germinam no solo, crescem sobre as árvores e, posteriormente, perdem seu contato com o solo (*e.g.*, algumas espécies de aráceas) (Benzing, 1990).

### *Sistemática e diversidade*

Epífitas vasculares incluem aráceas, bromélias, cactos, gesneriáceas, orquídeas, samambaias entre outras (Figura 1) (Benzing, 1990; Zotz, 2013; 2016). Assim, constituem um grupo bastante diversificado mundialmente, representado por

pouco mais de 27.600 espécies, 912 gêneros e 73 famílias (Zotz, 2013). Compreendem aproximadamente 10% de todas as espécies de plantas vasculares no mundo (Zotz, 2013), obtendo maior diversidade na Região Neotropical (Nieder *et al.*, 2001). Poucas famílias de plantas obtiveram sucesso em irradiar-se como epífitas (Benzing, 1990; Zotz, 2013), de modo que apenas 23 famílias representam 98% de toda a flora epifítica (Zotz, 2013).

Dentre as monocotiledôneas, as famílias mais representativas com espécies epifíticas são Orchidaceae e Bromeliaceae e dentre as eudicotiledôneas, Piperaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Rubiaceae e Cactaceae. As monocotiledôneas abrigam a maior riqueza epifítica e as eudicotiledôneas exibem o maior número de famílias (Zotz, 2013). Orchidaceae é a família que obteve o maior sucesso em colonizar o dossel, representam aproximadamente 68% (19.000) de todas as espécies de epífitas e 59% (543) de todos os gêneros (Zotz, 2013). Além disso, 69% de todas as espécies dessa família podem ser encontradas como epífitas (Zotz, 2013). Essa diversidade de espécies representada pela família Orchidaceae é consequência da ocorrência de gêneros neotropicais, que apresentam muitas espécies. Por exemplo, *Bulbophyllum* Thouars (1.866 espécies), *Dendrobium* Sw. (1.448 espécies) e *Epidendrum* L. (1.374 espécies) (Zotz, 2013). A segunda família mais representativa em termos de espécies entre as monocotiledôneas é Bromeliaceae que compreende aproximadamente 1.800 espécies, o que constituiu 56% de todas as espécies desta família. Duas subfamílias são responsáveis por resguardarem quase toda essa riqueza: Bromelioideae e Tillandsioideae. O gênero *Tillandsia* L. é o mais diverso em termos de espécies, seguido por *Vriesea* Lindl. e *Aechmea* Ruiz & Pav. (Zotz, 2013).

As monilófitas (samambaias) configuram aproximadamente 10% do total de espécies (Zotz, 2016). Polypodiaceae é a família mais representativa deste grupo, com cerca de 50% de todas as espécies de samambaias sendo epífitas (Zotz, 2013).



**Figura 1.** Espécies de epífitas vasculares presentes nas duas áreas estudadas (*inselberg* e floresta nebulosa), no município de Mimoso do Sul, sul do Espírito Santo. (A) *Rhipsalis teres* (Vell.) Steud. (Cactaceae) sobre organossolo ('solo' de dossel). (B) *Philodendron cordatum* Kunth ex Schott. (Araceae). (C) *Niphidium crassifolium* (L.) Lellinger (Polypodiaceae) assentada sobre musgo. (D) *Anthurium solitarium* Schott. (Araceae) assentada sobre organoloso. (E) *Codonanthe devosiana* Lem. (Gesneriaceae). (F) *Eurystyles actinosophila* (Barb.Rodr.) Schltr. (Orchidaceae). (G) *Tillandsia gardneri* Lindl. (Bromeliaceae) assentada sobre musgos. (H) *Billbergia horrida* Regel (Bromeliaceae) assentada sobre musgos. (I) *Bulbophyllum cantagallense* (Barb.Rodr.) Cogn. (Orchidaceae). (J) *Aspasia lunata* Lindl. (Orchidaceae). (K) *Brasilidium crispum* (Lodd. ex Lindl.) Campacci (Orchidaceae). (L) *Octomeria diaphana* Lindl. (Orchidaceae). (Fotos: Talitha Mayumi Francisco).

No Domínio Atlântico, as epífitas vasculares podem representar 15% da flora vascular (2.256 espécies de (hemi e holo) epífitas, distribuídas em 240 gêneros e 33 famílias), sendo 78% dessas espécies endêmicas do Brasil e 11% ameaçadas de extinção. A representação das epífitas vasculares está concentrada em dez famílias, que são responsáveis por cerca de 93% da diversidade de epífitas neste domínio. Apesar da concentração expressiva de espécies epifíticas em poucas famílias, outras também contribuem para a diversidade, na qual existem 33 famílias com pelo menos uma espécie. Entre as monocotiledôneas, Orchidaceae e Bromeliaceae são as famílias mais ricas com aproximadamente 73% das espécies de epífitas. A família Orchidaceae é a mais significativa (47%), seguido de Bromeliaceae (26%) e Araceae (4%). Entre as eudicotiledôneas, Cactaceae (2%) e Gesneriaceae (2%) são as mais representativas e as Magnoliídeas apenas com Piperaceae (3%). Aproximadamente um terço das espécies (38% - 852 espécies) de samambaias (monilófitas e licófitas) do Domínio Atlântico são epífitas e assim como observado mundialmente, a família Polypodiaceae é a mais representativa, com 40% das espécies entre as samambaias (Freitas *et al.*, 2016). As famílias Bromeliaceae e Polypodiaceae são mais importantes, em termo de representatividade, no Brasil do que no mundo, provavelmente devido à sua distribuição basicamente neotropical (Smith, 1962).

O mecanismo facilitador proporcionado pelos forófitos sobre as epífitas influenciam positivamente a manutenção dos ecossistemas contribuindo para a alta diversidade (Gentry & Dodson, 1987b; Angelini & Siliman, 2014). As epífitas vasculares podem representar até 50% de toda flora vascular em florestas tropicais e neotropicais (Nieder *et al.*, 2001; Kelly *et al.*, 2004; Kersten & Silva, 2006). Como consequência, as florestas tropicais são reconhecidas como um ecossistema complexo (Gentry & Dodson, 1987b). Dessa maneira, as epífitas vasculares representam um componente essencial da vegetação, tanto em termos de diversidade de espécies, bem como nas funções dos ecossistemas florestais (Gentry & Dodson, 1987b; Benzing, 1990; Burns & Dawson, 2005; Flores-Palacios & García-Franco, 2006; Zotz, 2016).

### *Estratégias adaptativas*

Como as epífitas sobrevivem sobre outras plantas de apoio, enfrentam diversas condições ambientais limitantes (e.g., baixa disponibilidade de água,

nutrientes e condições extremas de radiação) que são singularidades de ambientes de dossel (Benzing, 1990). O problema mais sério a ser resolvido pelas epífitas é a falta de água, consequência da ausência de solo para estocagem (Johansson, 1974; Gentry & Dodson, 1987a; Zotz & Hietz, 2001). Com o propósito de superar essas condições limitantes, as epífitas desenvolveram inúmeras estratégias adaptativas: morfológicas, anatômicas, fisiológicas e ecológicas (e.g., dispersão de diásporos). Dentre as adaptações morfológicas, algumas espécies de bromélias possuem folhas dispostas em forma de roseta formando uma cisterna que permite a acumulação de água e detritos orgânicos junto com seu sistema de escamas especializados nas folhas, que permite uma absorção eficiente de água e nutrientes quando esses estão disponíveis na atmosfera e/ou na cisterna (Benzing, 1990). Muitas espécies de epífitas possuem uma camada de cera sobre as suas folhas para proteger contra a perda de água durante os períodos secos e densa camada de escamas (tricomas) peltadas na superfície foliar, responsáveis pela absorção de água e nutrientes na absorção de água e nutrientes (e.g., Bromeliaceae, subfamília Tillandsioideae) (Benzing, 2000). Também podem conter cutícula espessa e estômatos especializados (se fecham para evitar a perda de água) (Benzing, 1990; Zotz, 2016).

As raízes das Orchidaceae (e, em menor grau, Araceae epífitas) são revestidas por uma camada de células mortas com textura esponjosa, de cor esbranquiçada, denominada velame para absorção, retenção de água e nutrientes (Benzing, 1990; Joca *et al.*, 2017), além de reduzir a perda de água nos períodos de baixa disponibilidade de água, atribui proteção mecânica para a raiz (Benzing, 1990). Nessas raízes instalam-se fungos micorrizos e nessa relação simbiótica entre os fungos e as raízes dessas plantas, os fungos por troca do abrigo fornecem um aumento na absorção de água e nutrientes para as epífitas (Went, 1940). Essas raízes são estruturas complexas que se ramificam, podendo penetrar nas fendas e cavidades da casca do forófito e podem absorver maior volume de água disponível, além do armazenamento de água nesta estrutura (Johansson, 1974). Além disto, os rizomas das Araceae e os pseudobulbos das Orchidaceae são estruturas responsáveis pela conservação de água (Benzing, 1990). Determinadas espécies de samambaias e avencas possuem estratégia de resistência à seca denominada poiquiloidria, ficando totalmente secas na fase de maior estresse ambiental, revitalizando no período favorável. Quando secam, suas células, normalmente pequenas e sem vacúolo, ficam enrugadas uniformemente, sem comprometer a

estrutura protoplasmática. Portanto, permanecem viáveis, e são capazes de retornar as suas necessidades vitais assim que chove (Rizzini, 1997).

Como estratégias fisiológicas possuem uma fotossíntese eficiente (Benzing 1990). Duas vias fotossintéticas são registradas por serem mais viáveis no estabelecimento e sucesso desse grupo na ocupação do dossel, as vias metabólicas CAM e C3 (Benzing, 1990). A grande maioria da flora epifítica (ca. 57% de todas as epífitas) exibem a via CAM (do inglês - *Crassulacean Acid Metabolism*) ou Metabolismo ácido das crassuláceas (MAC), plantas notadamente especializadas a regiões áridas. Essas plantas evidenciam capacidade de se ajustar a diferentes níveis de luminosidade, já que aquelas expostas à alta luminosidade não aumentam sua aptidão fotossintética, e sim sua capacidade de dissipar o excesso de energia, impedindo a fotoinibição. Essa via é a mais habilitada para essas espécies que enfrentam déficit hídrico (Benzing, 1990). A via C3 é encontrada em espécies normalmente de ambientes úmidos, frescos com nevoeiros periódicos (Benzing, 1990). Contudo, a via C4 ainda não é conhecida para nenhuma espécie de epífitas (Zotz & Hietz, 2001).

As espécies de epífitas são caracterizadas por possuírem numerosas sementes e mecanismos eficientes de dispersão (Zotz, 2016). Os mecanismos de dispersão desenvolvidos pelas epífitas são caracterizados por três modos principais (Gentry & Dodson, 1987b): (1) presença de propágulos minúsculos que se dispersam pelo vento (anemocórico), como os esporos encontrados nas samambaias, pelas orquídeas que liberam um pó fino formado pelas sementes que são provenientes de cápsula que se abre para essa finalidade; (2) ornitocoria, em que frutos indeiscentes e carnosos são dispersos por aves, na grande maioria com sementes pequenas e numerosas, como no caso de Bignoniaceae (Gentry & Dodson, 1987b). Espécie de passeriformes (*Euphonia*) possuem uma relação especializa com *Rhipsalis* spp. (Cactaceae) (Guaraldo *et al.*, 2013); (3) caracterizada por sementes aladas ou plumosa, presente na subfamília Tillandsioideae (Bromeliaceae) e nas famílias Gesneriaceae e Rubiaceae (Gentry & Dodson, 1987a). Embora essa síndrome seja anemocórica, como no primeiro caso, as sementes (aladas e plumosas) são bem maiores, demandando ventos com maior magnitude.

A habilidade de dispersão varia entre as famílias epifíticas (Geraldino *et al.*, 2010; Zotz, 2016). O mecanismo abiótico de dispersão mais comum é a anemocoria (Madison, 1977; Gentry & Dodson, 1987a; Geraldino *et al.*, 2010; Zotz, 2016). Em

Florestas Subtropicais Atlântica a síndrome anemocórica foi detectada em 67% das espécies, com maior frequência encontrada nas famílias Orchidaceae e na maioria das Bromeliaceae, além de ser comum entre as Samambaias (Geraldino *et al.*, 2010). Para a flora de *inselbergs* no Domínio Atlântico, esta estratégia pode representar mais de 70%, com maior frequência para Bromeliaceae (Porembski *et al.*, 1998). Isto se deve, provavelmente, à extremidade microclimática dessas ilhas rochosas em relação ao entorno (Barthlott *et al.*, 1993), bem como à maior exposição aos ventos e à insolação (Barthlott *et al.*, 1993; Porembski *et al.*, 1998; Porembski, 2007). Esses fatores favorecem a entrada e a colonização de espécies de síndromes abióticas da matriz circundante (Scarano, 2007). No entanto, alguns táxons epifíticos (*e.g.*, Araceae, Cactaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Piperaceae e Bromeliaceae (em partes) dependem da dispersão realizadas por animais (zoocóricas), sendo a ornitocórica um dos principais mecanismos (Zotz, 2016). Outros mecanismos zoocóricos podem ser observados, como dispersão por morcegos em espécies de *Ficus* L. (Gentry & Dodson, 1987b).

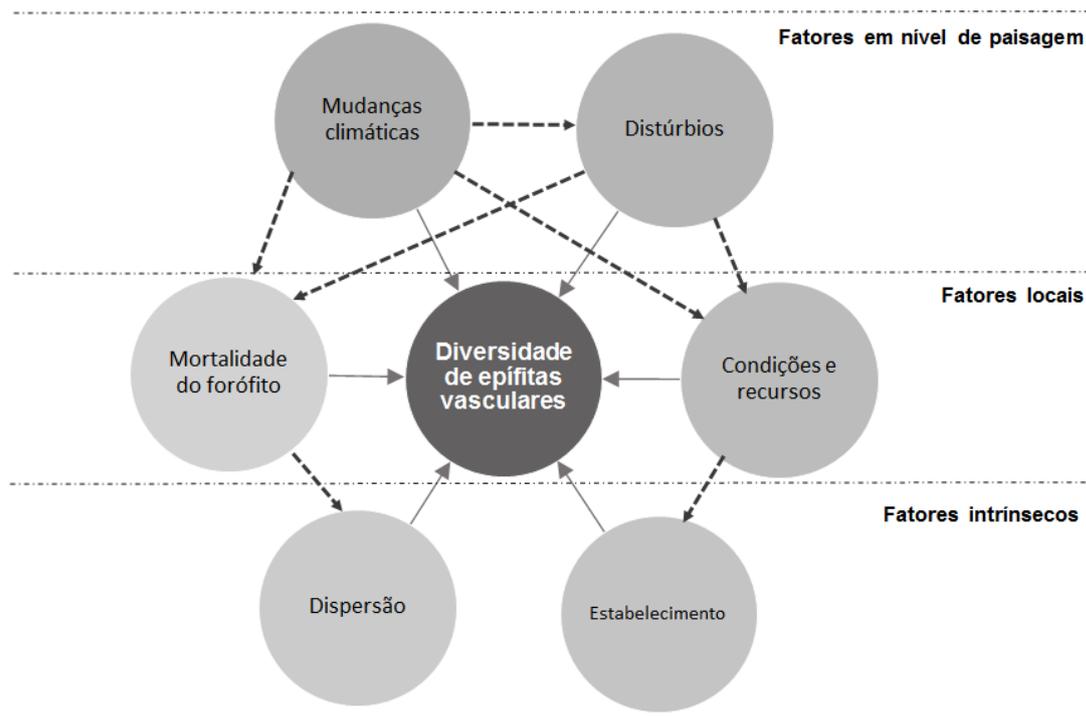
### *Importância ecológica*

Embora as epífitas vasculares fornecem pouco benefício direto para o forófito, prestam inúmeros serviços especializados para o funcionamento dos ecossistemas. Por exemplo, ajudam na fixação de carbono e nitrogênio absorvidos da atmosfera (Bermudes & Benzing, 1991). Aumentam a retenção de águas das chuvas e de nevoeiros, umidificando o ambiente por meio da evaporação de água armazenada na biomassa e pela evapotranspiração (Hoelscher *et al.*, 2004; Kersten, 2006). Também aumentam a capacidade de armazenamento de carbono das florestas e participam dos mecanismos de ciclagem de nutrientes (Nadkarni, 1984). A serapilheira originária das epífitas, em alguns ambientes, podem possuir maior concentração de nutrientes que a produzida por materiais de origem arbórea (Nadkarni, 1992; Nadkarni & Matelson, 1995). São bioindicadoras para avaliar a qualidade do ambiente florestal (Rostalds *et al.*, 2002) e de danos ecológicos (Barthlott *et al.*, 2001). Epífitas aumentam a biodiversidade, a complexidade espacial e estrutural do dossel por fornecerem substrato (acrescentando espaço físico), recurso alimentar e novos tipos de habitat para uma diversidade faunística, tais como espécies de aves, anfíbios anuros, primatas e insetos (Nadkarni & Matelson, 1989; Rylands, 1989; Angelini &

Siliman, 2014; da Rocha *et al.*, 2016; Zotz, 2016). Por exemplo, diversas espécies de vertebrados e invertebrados, depende da acumulação da água dentro das cisternas (folhas dispostas em roseta) das bromélias (*e.g.*, gêneros *Aechmea* e *Vriesea*), para completarem seus ciclos de vida (Schneider & Teixeira, 2001). Ainda, um estudo experimental realizado no sudeste dos Estados Unidos indicou que a presença de uma única espécie de epífitas (*Tillandsia usneoides* (L.) L. (Bromeliaceae)) sobre *Quercus virginiana* Mill. resultou em um aumento de 70% na riqueza de espécies de invertebrados (Angelini & Siliman, 2014). Além disso, contribuem para diversidade de espécies de plantas em muitos ambientes florestais (Zhao *et al.*, 2015) e não florestais (Couto *et al.*, 2016). Assim, o epifitismo tem uma função ecológica importante em diversos ambientes.

### **Fatores que estruturam as comunidades de epífitas vasculares**

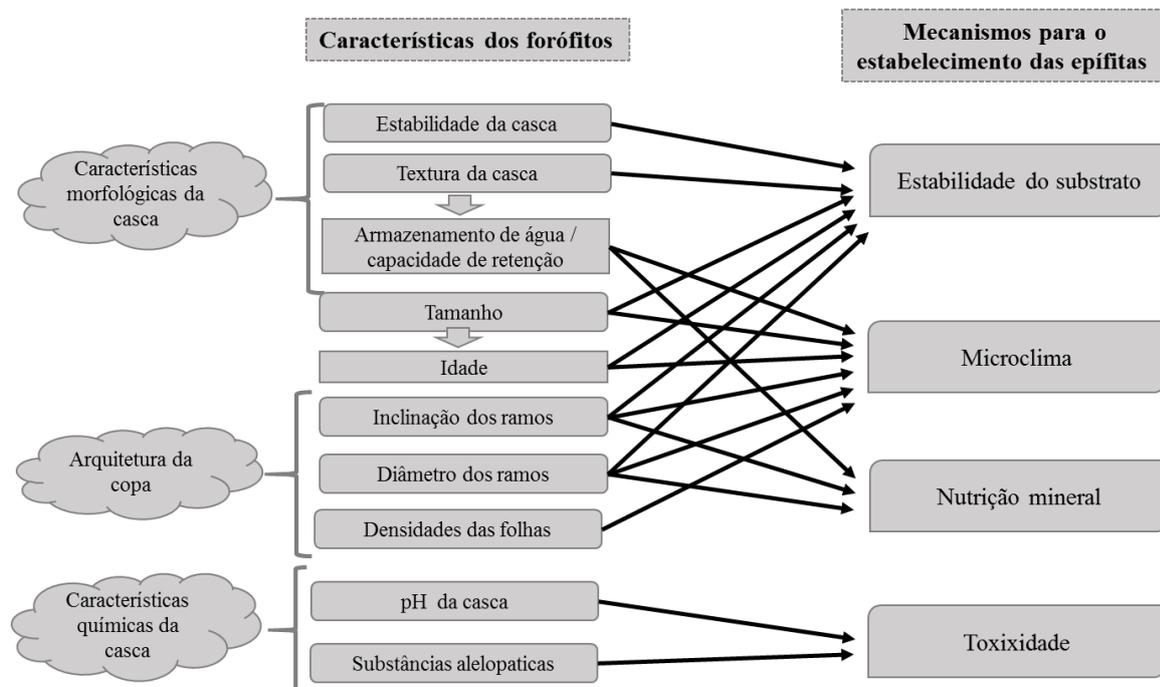
Em uma escala espacial e temporal, a coexistência das epífitas vasculares é explicada por uma combinação de fatores, não exclusivos (Figura 2). Por exemplo, arquitetura do forófito, características físicas e químicas da casca, altura do fuste, inclinação dos ramos da copa, taxa de crescimento, tamanho, idade e identidade do forófito (ter Steege & Cornelissen, 1989; Callaway *et al.*, 2002; Mehlreter *et al.*, 2005; Zotz & Schultz, 2008; Hirata *et al.*, 2009; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Wagner *et al.*, 2015; Ding *et al.*, 2016; Dislich & Mantovani, 2016; Marí *et al.*, 2016; Taylor & Burns, 2016; Wang *et al.*, 2016; de la Rosa-Monzano *et al.*, 2017; Hayward *et al.*, 2017, Wang *et al.*, 2017). Também são importantes condições edáficas (Boelter *et al.*, 2014) e ambientais (*e.g.*, umidade do ar, temperatura, ventos e radiação) (Werner, 2011), interação com epífitas avasculares (Tremblay *et al.*, 1998; Callaway *et al.*, 2001; Zhao *et al.*, 2015), distúrbios (Barthlott *et al.*, 2001; Werner & Gradstein, 2009) e mudanças climáticas (Benzing, 1998). Assim como fatores neutros, tais como a limitação de dispersão no espaço (Vandunné, 2002; Zotz & Schultz, 2008; Cascante-Marín *et al.*, 2009). O desmatamento e degradações antropogênicas influenciam de maneira negativa (Zotz, 2016; Hayward *et al.*, 2017). A figura 2 sumariza as interações entre fatores que estruturam a comunidade de epífitas vasculares e os agrupa em três níveis: paisagem, locais e intrínsecos do sistema.



**Figura 2.** Esquema das interações entre os fatores que influenciam a diversidade de epífitas vasculares. Os fatores estão agrupados em: nível de paisagem, locais e intrínsecos do sistema. Setas tracejadas indicam efeito indireto e setas sólidas indicam um efeito direto. (Adaptado de Bartels & Chen, 2012).

As epífitas vasculares são estruturalmente dependentes dos forófitos que disponibilizam substrato e uma variedade de ambientes com diferentes micro-habitat em uma única árvore (Sanger & Kirkpatrick, 2016). O sucesso do estabelecimento e da diversidade das espécies de epífitas sobre as árvores podem ser determinados por diversas características dos forófitos (ver Wagner *et al.*, 2015). Ainda que a especificidade com o forófito seja raramente observada (Tremblay *et al.*, 1998; Alves *et al.*, 2008), uma preferência pronunciada por um subconjunto particular de forófitos pode ser comum (Zimmerman & Olmsted, 1992; Callaway *et al.*, 2002; Laube & Zotz 2006; Burns & Zotz, 2010; Sáyago *et al.*, 2013; Zotz, 2016; Hayward *et al.*, 2017). Portanto, algumas árvores são melhores forófitos para epífitas do que outras (Burns, 2007; Wagner *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Zotz, 2016; de la Rosa-Monzano *et al.*, 2017). Cada espécie de forófito oferece um conjunto particular de características estruturais, químicas e fenológicas, e cada qual influencia o estabelecimento das epífitas (Figura 3). Muito dessas características não são constantes nos forófitos, sendo alteradas durante seu crescimento e idade (Einzmann *et al.*, 2014; Taylor & Burns, 2015). As mudanças ocorrem no tamanho dos forófitos (Hirata *et al.*, 2009;

Woods *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016), nas condições microclimáticas dentro do forófito (Sanger & Kirkpatrick, 2015), na arquitetura do fuste (Wang *et al.*, 2016) e da copa (Cardélus, 2007), bem como na morfologia da casca (Sáyago *et al.*, 2013).



**Figura 3.** Esquema das características dos forófitos e suas influências sobre os mecanismos para o estabelecimento da da flora epífita vascular (Adaptado de Wagner *et al.*, 2015).

Há uma relação bem estabelecida e positiva entre a diversidade de epífitas vasculares e o tamanho dos forófitos nas florestas tropicais (Yaton & Gladstone, 1982; Zimmerman & Olmsted, 1992; Flores-Palacios & Garcia-Franco, 2006; Hirata *et al.*, 2009; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ding *et al.*, 2016; Dislich & Mantovani, 2016; Wang *et al.*, 2016; Zotz, 2016; Hayward *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2017), seguindo um dos padrões mais gerais em ecologia. O tamanho do forófito, acessado normalmente pelo DAP (diâmetro à altura do peito) (Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016; Hayward *et al.*, 2017), altura total (Woods *et al.*, 2015; Dislich & Mantovani, 2016) e/ou área basal (Ding *et al.*, 2016), está relacionado ao aumento da área de habitat, o que oportuniza maior chance para colonização de grande número de diásporos (e.g., sementes, planta inteira - *Tillandsia usneoides* sementes, ou parte da planta) devido a maior área de superfície e tempo de exposição à chuva de sementes

(Callaway *et al.*, 2002; Burns & Dawson, 2005; Flores-Palacios & García-Franco, 2006; Kartzinel *et al.*, 2013; Taylor & Burns, 2015).

A altura do forófito é importante porque determina o gradiente microclimático vertical dentro do forófito e dentro da floresta como um todo (Zotz & Vollerath, 2003; Dislich & Mantovani, 2016; Sanger & Kirkpatrick, 2016). Esta estratificação microclimática permite que as epífitas encontrem diferentes áreas para sobreviver, apoiando a importância da estratificação vertical na influência da riqueza de epífitas (Johansson, 1974; Dislich & Mantovani, 2016; Sanger & Kirkpatrick, 2016). Por exemplo, Zotz & Vollerath (2003) demonstraram que o crescimento da palmeira *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl. (Aracaceae) pode ser visto como um movimento vertical de um novo 'substrato' através da floresta com o tempo, e espécies epífitas exigentes à luz, como *Niphidium crassifolium*, não se estabelecerão antes que a palmeira atinge certa altura que acompanha as condições microclimáticas adequadas. Também, Woods *et al.* (2015) testaram se a composição de espécies de epífitas estavam associadas ao tamanho (altura) *Virola koschnyi* Warb. (Myristicaceae) em floresta tropical na Costa Rica. Partiram do pressuposto que forófitos maiores apresentam maior heterogeneidade de micro-habitat. Seus resultados demonstraram que a variação na composição das espécies de epífitas estava correlacionada aos forófitos maiores. Esses forófitos apresentaram maiores diversidades de epífitas e continham diferentes espécies epifíticas em diferentes partes da copa. No entanto, existem plantas que não se estabelecem em forófitos com grandes dimensões, ocorrendo associados aos fustes de menor calibre e/ou em pequenos ramos. Por exemplo, *Vriesea oligantha* (Baker) Mez (Bromeliaceae) e *Epidendrum saxatile* Lindl. (Orchidaceae) são espécies restritas a *Vellozia* sp. (Velloziaceae) em campos rupestres em Minas Gerais (Alves *et al.*, 2008). Assim como o gênero *Pseudolaelia* (Orchidaceae) em *inselbergs* na Floresta Atlântica e campos rupestres (Menini Neto *et al.*, 2013).

A idade do forófito (geralmente assumido pelo DAP) (Flores-Palacios & García-Franco, 2006; Wang *et al.*, 2016; Woods, 2017), também provê uma exposição mais prolongada aos diásporos epifíticos aumentando a probabilidade de colonização. Além disso, a idade é importante porque a biomassa das epífitas acumula lentamente ao longo do tempo (Sillett *et al.*, 2000). Forófitos mais velhos e maiores tendem a fornecer ambientes mais propícios para epífitas, por frequentemente proporcionar uma maior variedade de micro-habitat. Wang *et al.* (2016) apoiam uma relação

positiva entre a riqueza de espécies de epífitas e o DAP (substituto para tamanho e a idade) dos forófitos em floresta nebulosa na China. Um estudo baseado em censos repetidos, revelou que os forófitos (*Annona glabra* L. (Annonaceae)) de maior porte eram os mais colonizados por novas espécies de epífitas vasculares quando comparados aos de menor porte em um mesmo período de tempo (Laube & Zotz, 2007). A diversidade e abundância sobre grandes forófitos têm implicações para a conservação, particularmente por proporcionarem uma germinação significativamente maior do que as árvores menores (Kartzinel *et al.*, 2013). Assim, o tamanho e a idade dos forófitos são fatores complexos que integram diversas características ecológicas.

A arquitetura da copa engloba três aspectos principais – diâmetro dos ramos, inclinação dos ramos e a densidade de folhas (Wagner *et al.*, 2015; Zotz, 2016). O diâmetro dos ramos também está relacionado a área de superfície citada acima, como também associado à sua estabilidade. Por exemplo, ramos mais finos estão mais propícios a danos mecânicos quando comparados com ramos de maior diâmetro (Watt *et al.*, 2005). Diâmetros maiores estão relacionados a maior idade do substrato (Wang *et al.*, 2016), que por meio dos processos de sucessão ecológica, deve favorecer o estabelecimento de espécies de epífitas diferentes (Burns, 2007; Silva *et al.*, 2010). Os ramos mais horizontais tentem a acumular maior quantidade de nutrientes quando comparados com ramos mais verticalizados (Benzing, 1990). Diâmetros maiores juntamente com inclinações menores beneficiam a interceptação de água e de nutrientes, que são mais favoráveis ao estabelecimento de epífitas. A densidade de folhas pode amenizar a temperatura e diminuir a intensidade luminosa dentro da copa, em contrapartida pode diminuir a precipitação interna (Park & Cameron, 2008).

Dentre as características morfológicas da casca dos forófitos (lisa, rugosa, fissurada, áspera e descamante), Sáyago *et al.* (2013) encontraram que bromélias epífitas parecem possuir preferência pela casca áspera e rugosa, possivelmente devido às características destes tipos de cascas que permitem maior absorção e armazenamento da água da chuva, material mineral nas rachaduras dessas superfícies nos forófitos e oferecem micro-habitats para a germinação de sementes epífitas (Johansson, 1974; Benzing, 1990; Callaway *et al.*, 2002). Por isso, esses tipos de cascas contribuem para a colonização, estabelecimento e sobrevivência (Callaway *et al.*, 2002). Outro fator de preferência pela casca está relacionado à sua

estabilidade. Por exemplo, substrato instável, como os descamantes, parece dificultar o estabelecimento e sobrevivência das epífitas. Steward & Beveridge (2010) observaram que o forófito *Agathis australis* (D.Don) Lindl. (Araucariaceae) não permitia que as epífitas persistissem por muito tempo em seu fuste devido à descamação contínua de sua casca. Em uma região subtropical no Nepal, *Dendrobium nobile* Lindl. (Orchidaceae) mostrou preferência pelos forófitos *Schima wallichii* (DC.) Korth. (Theaceae) e *Ficus religiosa* L. (Moraceae) devido à possuírem casca rugosa (Adhikari *et al.*, 2012b). Callaway *et al.* (2002) avaliaram a associação entre *Tillandsia usneoides* e *Polypodium polypodioides* (L.) E.G.Andrews & Windham (Polypodiaceae) e seus forófitos em floresta planície costeira nos Estados Unidos. Os autores encontraram que essas espécies foram altamente associadas a determinadas espécies de forófitos que apresentavam casca rugosa/áspera. No Brasil, um estudo realizado na Amazônia Central, indica que além das propriedades da casca, outras propriedades dos forófitos, como arquitetura da copa e microclima estão intimamente relacionadas à diversidade e abundância de epífitas (Boelter *et al.*, 2014).

Os forófitos podem oferecer condições diferentes de acordo com seu próprio subconjunto de características (Callaway *et al.*, 2002; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016) (Figura 3). Por exemplo, forófitos mais velhos, de maior porte e com casca áspera e/ou rugosa são mais favoráveis ao estabelecimento das epífitas (Callaway *et al.*, 2002; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015). Casca áspera e rugosa pode ter alta capacidade de aprisionar água e ser propícios para táxons de briófitas (musgos) (Figura 1G e H) que ajudam na retenção da umidade (Benzing, 1990; Laman, 1995; Tremblay *et al.*, 1998; Zhao *et al.*, 2015). Assim, diversos estudos sugerem que a presença epífitas avasculares (como musgos e líquens) podem facilitar o estabelecimento e desenvolvimento das epífitas vasculares (Laman, 1995; Fensham & Streimann, 1997; Tremblay *et al.*, 1998; Callaway *et al.*, 2001; Zotz & Vollrath, 2003; Zhao *et al.*, 2015). Em contrapartida, Vergara-Torres *et al.* (2010) em floresta tropical seca no México e Sanger & Kirkpatrick (2015) em florestas subtropicais na Austrália encontraram que a textura da casca e o tamanho dos forófitos explicaram muito pouco a distribuição das epífitas e, portanto, outros fatores podem ser mais importantes para as epífitas nesses ambientes.

Os musgos e os líquens auxiliam no estabelecimento e no desenvolvimento das epífitas vasculares por proporcionar um substrato de enraizamento nos forófitos e ajudar na fixação das sementes evitando ser carregado para outro lugar. Os líquens podem facilitar as epífitas vasculares contribuindo com nitrogênio e outros nutrientes (Callaway & Nadkarni, 1991) e os musgos com fornecimento de umidade (Laman, 1995; Tremblay *et al.*, 1998; Zhao *et al.*, 2015), uma vez que as epífitas vasculares habitam ambientes com baixos nutrientes (Benzing, 1990). Por exemplo, para Laman (1995) a germinação, o estabelecimento e a sobrevivência de *Ficus crassiramea* subsp. *stupenda* (Miq.) C.C.Berg. (Moraceae) (hemiepífita) foi melhor em tapetes de musgo e madeira em decomposição do que na casca nua. Esses substratos forneceram uma matriz para enraizamento e fixação da plântula, bem como auxiliou a retenção de água. De acordo com Tremblay *et al.* (1998) o estabelecimento ou a persistência de *Lepanthes caritensis* (Orchidaceae) nos forófitos *Micropholis guyanensis* (A. DC.) Pierre (Sapotaceae) em florestas em Porto Rico, pode ser influenciado pela disponibilidade de água no substrato por meio da presença de musgos. Além disso, Callaway *et al.* (2001) que investigou o potencial efeito indireto de líquens para *Tillandsia usneoides* no sudeste dos Estados Unidos, encontrou que diferentes espécies forófitos tiveram abundâncias substancialmente diferentes de *Tillandsia*, e essas abundâncias foram correlacionadas com a composição de comunidades de epífitas avasculares, como os líquens. Entretanto, outros estudos não encontram nenhuma associação (Söderström, 1981) ou um resultado negativo por produzir um efeito alopatóico (Callaway *et al.*, 2001). Por conseguinte, mais estudos experimentais são necessários para investigar tal fato.

O pH da casca dos forófitos, associados as substâncias alopatóicas da casca e das folhas parecem não ter qualquer efeito na abundância e diversidade das epífitas vasculares (Mehltretter *et al.*, 2005; Valencia-Díaz *et al.*, 2010; Wagner *et al.*, 2015). Por exemplo, Mehltretter *et al.* (2005) não encontraram correlação da abundância das epífitas e acidez da casca no fuste inferior. Enquanto que Valencia-Díaz *et al.* (2010) encontram que o efeito inibidor de diferentes extratos da casca foi negativamente correlacionado com a germinação de sementes de *Tillandsia recurvata* (L.) L. (Bromeliaceae).

Por outro lado, tem sido observado que o ambiente não é o único fator capaz de explicar a diversidade das comunidades epifíticas (Vandunné, 2002; Zotz & Schultz, 2008; Cascante-Marín *et al.*, 2009; Burns & Zotz, 2010). Assim, apoia um dos

pressupostos da teoria neutra (Hubbell, 2001), cujo espaço também é um fator importante a ser considerado nas investigações, visto que processos de limitação de dispersão podem controlar a distribuição das comunidades biológicas. Deste modo, alguns estudos propuseram que a limitação de dispersão, em vez da adaptação das espécies as condições microclimáticas explicam a estrutura da comunidade de epífitas (Yeaton & Gladstone, 1982; Wolf, 1994; Vandunné, 2002; Zotz & Schultz, 2008; Cascante-Marín *et al.*, 2009; Burns & Zotz, 2010; Dilisch & Mantovani, 2016; Marí *et al.*, 2016). Por exemplo, Cascante-Marín *et al.* (2009) realizaram um estudo experimental com bromélias epífitas em florestas montanas na Costa Rica e sugerem que o sucesso no estabelecimento dessas epífitas é especialmente limitado ao processo de dispersão. Zotz & Schultz (2008) encontraram que a identidade das espécies arbóreas, o tamanho do forófito e a espaço influenciaram a composição das espécies de epífitas em floresta de planície no Panamá. Entretanto, para Dilisch & Mantovani (2016) o espaço mostrou pouco ou nenhum efeito na abundância, riqueza e composição de espécies de epífitas em comparação com os efeitos ambientais (e.g., altura dos forófitos) em fragmentos urbanos de Floresta Atlântica. Sabe-se que uma dispersão eficiente é crítica para a diversidade de espécies de epífitas (Bartels & Chen, 2012). Deste modo, para uma espécie de epífita estar presente nos forófitos dependerá, principalmente, da sua capacidade de dispersar e se estabelecer, assim como a dependência de sua taxa de crescimento e de seu sucesso reprodutivo.

### **Distribuição espacial das epífitas vasculares**

A distribuição espacial das epífitas incide de modo horizontal e vertical nos forófitos. A distribuição horizontal varia entre os tipos de formações vegetacionais (e.g., formação florestal), entre os estágios sucessionais das florestas, bem como entre as espécies de forófitos (ter Steege & Cornelissen, 1989; Benzing, 1990; Schuettepelz & Trapnell, 2006; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Zotz, 2016; de la Rosa-Manzano *et al.*, 2017). Enquanto que a distribuição vertical ocorre dentro do forófito e assim, as epífitas são distribuídas desde a base do fuste até os ramos mais finos da copa dos forófitos (Johansson, 1974; Benzing, 1990; Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016; Zotz, 2016). O padrão de distribuição espacial das epífitas pode ser influenciado pela estrutura dos forófitos, disponibilidade de substrato e pelo

mecanismo de dispersão (Gentry & Dodson 1987a; Barthlott *et al.*, 2001; Zotz & Vollrath, 2003; Arévalo & Betancur, 2006; de la Rosa-Manzano *et al.*, 2017).

### *Distribuição horizontal*

Diferentes espécies de forófitos podem oferecer uma variedade de microambientes para epífitas (Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016). Portanto, a distribuição horizontal das epífitas pode variar entre as espécies de forófitos e em relação ao tipo de floresta (Barthlott *et al.*, 2001; Arévalo & Betancur, 2006; de la Rosa-Manzano *et al.*, 2017). As florestas possuem características distintas devido, principalmente, a idade, estrutura e composição das espécies arbóreas, bem como pela estratificação ambiental e distúrbios (*e.g.*, quedas de árvores) (Nieder *et al.*, 2000; Barthlott *et al.*, 2001; Flores-Palacios & García-Franco, 2006; Couto *et al.*, 2016; de la Rosa-Manzano *et al.*, 2017). Por exemplo, na maioria das vezes, a diversidade de espécies epifíticas é maior em florestas clímax do que em florestas secundárias iniciais (Barthlott *et al.*, 2001). Esse mesmo padrão foi encontrado para floresta semidecidual e floresta de pinus (de la Rosa-Manzano *et al.*, 2017). As epífitas estão horizontalmente distribuídas dentro da floresta, entre as espécies de forófitos. Desse modo, a diversidade de epífitas vasculares pode variar conforme as características de variação interindividual (como tamanho e idade) como também em relação a variação interespecífica (como textura da casca e arquitetura do forófito) (ter Steege & Cornelissen, 1989; Benzing, 1990; Schuettpelz & Trapnell, 2006; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015) (ver seção *Fatores que estruturam as comunidades de epífitas vasculares*). Para tanto, altos níveis de diversidade alpha para as epífitas vasculares pode ser frequentemente encontrada em florestas tropicais (21 espécies em Kersten & Silva, 2001; 83 em Krömer *et al.*, 2005; 126 em Schuettpelz & Trapnell, 2006; 50 em Zotz & Schultz, 2008). O maior registro foi observado por Schuettpelz & Trapnell (2006) na Costa Rica, na qual 126 espécies de epífitas podem coexistir em uma única espécie forofítica de *Pseudolmedia mollis* Standl. (Moraceae).

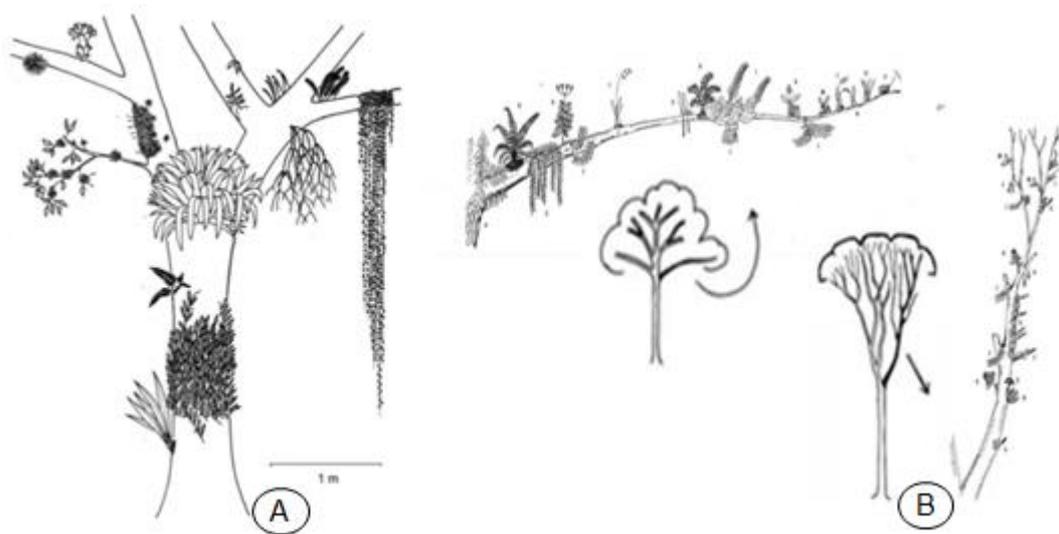
As epífitas podem ocorrer de forma agregada, aleatória ou uniforme/regular no ambiente (Nieder *et al.*, 2000; Hirata *et al.*, 2009; Burns & Zotz, 2010). Entretanto, a distribuição agregada é mais frequentemente relatada para epífitas (Nieder *et al.*, 2000; Arévalo & Betancur, 2006; Zotz, 2016). O padrão agregado sugere a possibilidade da limitação de dispersão (Burns & Zotz, 2010), baixo número de

diásporo (Zotz, 2016), além de preferência de habitat pelas epífitas (Gentry & Dodson, 1987a; Nieder *et al.*, 2000). Esse evento pode levar à similaridade das comunidades de epífitas entre forófitos próximos (Gentry & Dodson, 1987a; Hietz & Hietz-Seifert, 1995b; Nieder *et al.*, 2000). Forófitos que resguardam alta diversidade e abundância de epífitas vasculares podem representar ilhas de dispersão nas quais a abundância epifítica deve reduzir com a distância das árvores adjacentes (Nieder *et al.*, 2000). A redução no número de indivíduos epifíticos pode também ser influenciada pela direção e velocidade dos ventos bem como pela forma e tamanho das sementes, umas percorrendo maiores distâncias e outras se situando próximas à fonte (Benzing, 1990). Os forófitos fornecem substrato para as epífitas e o estabelecimento depende de uma série de outros fatores (por exemplo, condições do local e qualidade do substrato) que são determinantes na persistência das espécies de epífitas (Vergara-Torres *et al.*, 2010; Nieder *et al.*, 2000; Hernandez-Rosas, 2001). Consequentemente, a qualidade do substrato ofertado pelos forófitos parece possuir uma relação direta com a distribuição das epífitas (Nieder *et al.*, 2000).

### *Distribuição vertical*

Dentro dos forófitos, os principais mecanismos motrizes que limitam a germinação e sobrevivência de epífitas são as diferenças nas condições microclimáticas (como luz e umidade), além das características do substrato (Krömer *et al.*, 2007; Wagner *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Sanger & Kirkpatrick, 2016). Os forófitos criam micro-habitat verticais entre a base do fuste até as ramificações mais jovens do dossel, os quais representam um forte filtro ambiental para o estabelecimento da flora epifítica e permite que as espécies de epífitas encontrem diferentes habitats verticais para sobreviver (Johansson, 1974; Krömer *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2015; Woods *et al.*, 2015; Dislich & Mantovani, 2016; Marí *et al.*, 2016; Sanger & Kirkpatrick, 2016; Wang *et al.*, 2016; Woods, 2017). Assim, as distribuições verticais das epífitas são determinadas pela diversificação de condições e recursos dentro dos forófitos (Johansson, 1974; Kelly *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2007; Sanger & Kirkpatrick, 2015; Woods *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Petter *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016), tais como a intensidade de luz, temperatura, umidade do ar, velocidade do vento, acúmulo de matéria orgânica, tipo de substrato, bem como pela quantidade de ramificações, diâmetro e inclinações dos ramos (Johansson, 1974; ter Steege &

Cornelissen, 1989, Benzing, 1990; Petter *et al.*, 2016; Zotz, 2016). Portanto, dentro dos forófitos, as epífitas mostram, muitas vezes, padrões distintos de distribuição entre zonas ecológicas distintas (fuste e subdivisões da copa), na qual chamamos de estratificação ou zoneamento vertical (Figura 4) (Johansson, 1974; ter Steege & Cornelissen, 1989; Kelly *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2007; Sanger & Kirkpatrick, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Petter *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016). A divisão dos forófitos nessas zonas ecológicas tem a finalidade de compreender os padrões de ocupação da comunidade epífita em seus forófitos. Bem como diferenciar as espécies de epífitas de ocorrência restritas de espécies que utilizam todas as zonas dos forófitos.



**Figura 4.** Ilustração da distribuição vertical das epífitas vasculares nos forófitos. (A) Distribuição vertical das epífitas no fuste e nos ramos primários do forófito. (B) Distribuição das epífitas nos ramos da copa dos forófitos. (Adaptado de: (A) Dislich, 1996 e (B) Johansson, 1974).

Condições microclimáticas a partir da base inicial do fuste até a copa do forófito mudam conforme o tipo de substrato disponível (e.g., tamanho, quantidade e inclinação dos ramos da copa) e podem ser derivadas das propriedades da variação interindividual, como também interespecífica dos forófitos (e.g., tamanho, idade, arquitetura do forófito e tipo de casca) (Johansson, 1974; Wagner *et al.*, 2013; Ruiz-Cordova *et al.*, 2014; Zhao *et al.*, 2015; Dislich & Mantovani, 2016). A divisão do forófitos em zonas ecológicas evidencia que a porção mais basal do fuste (mais

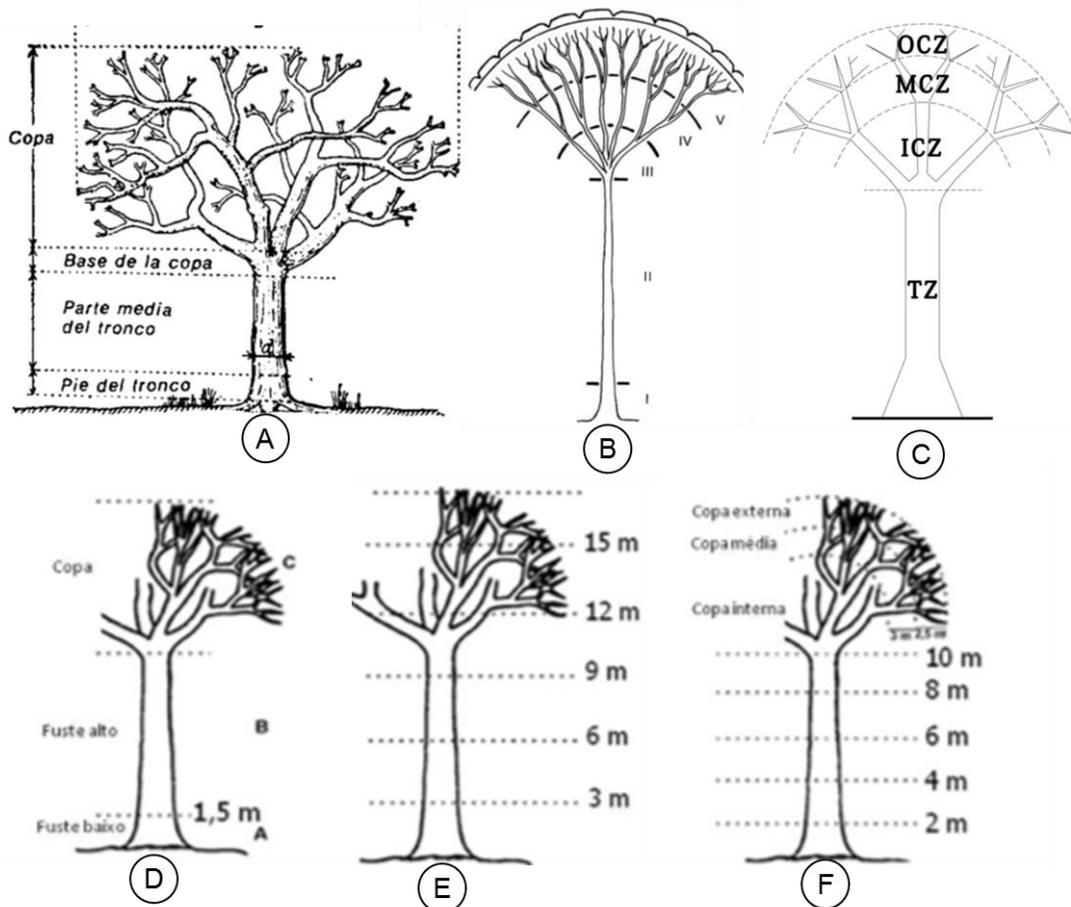
próximo do solo) é a parte em que a água escorre e permanece por mais tempo. A copa é a região que recebe mais luminosidade, sendo representada por ramos menos inclinados e pode acumular matéria orgânica, *i.e.*, 'solo' de dossel (organossolos desenvolvido a partir do acúmulo e decomposição de detritos de casca e folhas caídas) (Figura 1A e D). A abundância de 'solo' de dossel fornecedor de nutrientes e água para as epífitas tende a diminuir dos ramos mais grossos (ramos primários) para os ramos mais finos (copa externa) (Freiberg & Freiberg, 2000). Ainda, na copa das florestas, o clima para as epífitas é geralmente mais seco e mais quente do que o sub-bosque (Krömer *et al.*, 2007). Além disso, a copa também pode estar exposta a altas velocidades de vento, luminosidade e flutuações mais extremas de abastecimento de água (Madison, 1977; Petter *et al.*, 2016). Assim, o forófito pode apresentar um microclima com condições mais extremas na parte superior da copa se comparado as zonas ecológicas inferiores dos forófitos (Benzing, 1990; Petter *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016; Zotz, 2016). Dentre essas propriedades microclimáticas à umidade parece ser o principal fator limitante para o estabelecimento e o desenvolvimento de epífitas vasculares (Kersten *et al.*, 2009b; Wagner *et al.*, 2013).

Cada zona apresenta propriedades microclimáticas individualizadas e acredita-se que as epífitas vasculares estejam adaptadas para viver em uma zona ecológica com um conjunto particular de condições microclimáticas, que podem refletir na composição e distribuição das espécies em diferentes partes do forófito (Johansson, 1974; Kersten & Silva, 2002; Kelly *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2015; Petter *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016). Para as epífitas, a estratificação vertical tem sido sugerida para ser resultado da partição de nicho (Krömer *et al.*, 2007) e permite a coexistência de uma grande diversidade de espécies epifíticas (Zhao *et al.*, 2015). Além disso, um estudo recente realizado por Petter *et al.* (2016) em que avaliaram alguns traços funcionais das folhas (*e.g.*, área foliar específica,  $\delta^{13}C$ , espessura foliar) de 83 espécies de epífitas vasculares (> 1000 indivíduos) em florestas de planícies no Panamá. Evidenciaram uma correlação positiva entre a variabilidade de traços intraespecíficos e a zona vertical ocupada em várias espécies. Portanto, as características intraespecíficas podem ser influenciadas pelos gradientes ambientais verticais dos forófitos.

Em florestas, a variação microclimática muda a partir do solo em direção à copa do forófito (Freiberg, 1997; Petter *et al.*, 2016), gerando uma complexidade de microambientes nos forófitos, especialmente no dossel (Benzing, 1990; Sanger &

Kirkpatrick, 2016) que reflete na riqueza e abundância das epífitas (Krömer *et al.*, 2007). Entretanto, em ambiente abertos, como em *inselberg* e florestas sazonalmente inundáveis, não foi observada uma diferença expressiva na distribuição vertical de epífitas (Benzing, 1981; Zimmernan & Olmsted, 1992; Couto *et al.*, *submetido*). Provavelmente, devido à falta de um dossel contínuo que favorece o aumento da radiação solar no interior das árvores (entre as zonas dos forófitos) e não beneficia a formação de um gradiente expressivo de umidade e radiação.

Metodologicamente, Van Oye (1924) foi quem propôs pela primeira vez a estratificação do forófito em zonas distintas, na qual dividiu *Elaeis guineenses* Jacq (Arecaceae) em cinco zonas. Posteriormente, vários esquemas adicionais foram propostos. Por exemplo, Ochsner (1928) utilizou esse mesmo esquema de divisão para árvores com arquitetura mais complexa. Braun-Blanquet (1932) sugeriu a estratificação do forófitos em quatro zonas distintas (base do forófito, parte média do fuste, base da copa e copa) (Figura 5A). Porém, o mais comumente aceito e empregado foi desenvolvido por Johansson (1974) para forófitos na floresta úmida na África Ocidental. Este esquema não é baseado somente na altura absoluta, mas também na morfologia das zonas dos forófitos, estratificando-o nos seguintes seguimentos: basal do fuste, parte mediana do fuste, parte basal da copa, parte média da copa e parte mais externa da copa (Figura 5B). De acordo com os tipos metodológicos empregados no estudo da distribuição espacial, a copa pode ser retratada como uma única região (*e.g.*, Braun-Blanquet, 1932) assumida por pouquíssimos trabalhos, ou ser subdividida (*e.g.*, Johansson, 1974; Wang *et al.*, 2016) (Figura 5A-F), uma vez que apresentam estrutura morfológica diferenciada. Os ramos primários são constituídos pela primeira bifurcação após o fuste e engloba ramos mais velhos, grossos e protegidos. Enquanto que a copa externa possui ramos mais novos e mais expostos, os ramos secundários (copa média) estão representados entre essas (Figura 5B-C e F).



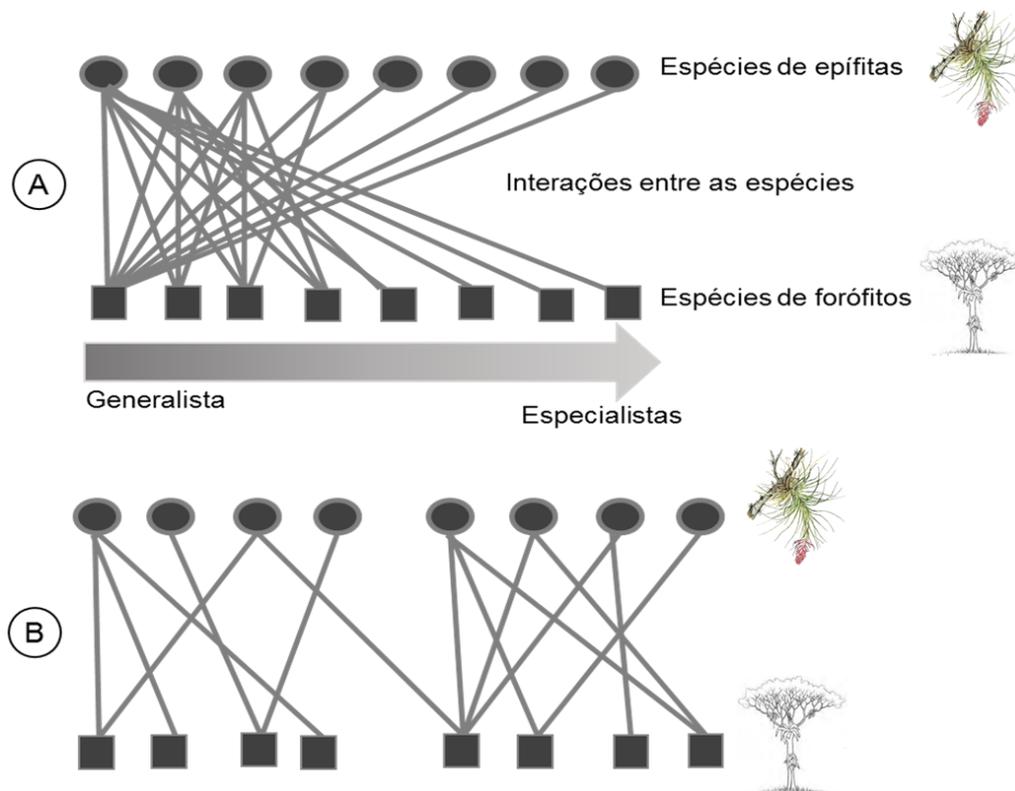
**Figura 5.** Metodologias utilizadas na divisão vertical dos forófitos para o estudo da comunidade epifítica. (A) Braun-Blanquet (1932) dividiu o forófito em quatro zonas (base do forófito, parte média do fuste, base da copa e copa). (B) Johansson (1974), dividiu o forófito em cinco zonas ecológicas de acordo com as características dos forófitos: (I) parte basal do fuste (0-3m); (II) Parte mediana do fuste, a partir de 3m; (III) Parte basal na copa (1/3 do comprimento total dos ramos); (IV) Parte media da copa (1/3 do comprimento total dos ramos) e (V) Parte mais externa da copa (1/3 do comprimento total dos ramos). (C) Wang *et al.* (2016) dividiram os forófitos em quatro zonas (zona do fuste (TZ), copa interna (ICZ), copa média (MZC) e copa externa (OCZ)) (D) Kersten & Silva (2002) dividiram o forófitos em fuste baixo, fuste alto e copa. (E) Waechter (1980) utilizou a divisão em amplitude de três em três metros. (F) Schutz-Gatti (2000) empregou uma combinação dos dois métodos (zonas ecológicas e intervalos de amplitude).

Os métodos aplicados na estratificação do forófito são baseados nas propriedades estruturais característicos de cada zona ecológica dos forófitos e por gradientes microclimáticos (Krömer *et al.*, 2007). Portanto, modificações do sistema proposto por Johansson são frequentemente aplicadas. Por exemplo, divisão do forófitos em mais ou menos zonas ecológicas (Gonçalves & Waechter, 2002; Kelly *et*

*al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2007; Kersten & Waechter, 2011b; Wang *et al.*, 2016) (Figura 5B e C) ou ainda em intervalos de amplitude (Wachter, 1992; Kersten & Silva, 2001) (Figura 5E), são frequentemente avaliados e empregados de acordo com as formações dos ecossistemas estudados. Em floresta ombrófila densa é recomendável à divisão do forófitos em mais zonas, (devido a elevada diversidade encontrada nessas florestas) em contrapartida, em formações florestais com epifitismo menos eminente três ou quatro zonas são aceitáveis. Conseqüentemente, a divisão do forófito possui relação direta com o “grau de epifitismo” da formação e com a altura média da floresta (Waechter, 1992; Kersten & Silva, 2001; Krömer *et al.*, 2007).

### **Redes ecológicas complexas: epífitas-forófitos**

As análises de redes têm sido extensivamente aplicadas às interações mutualísticas (*e.g.*, plantas e seus polinizadores ou dispersores) (Bascompte *et al.*, 2003; Bascompte & Jordano, 2007; Mello *et al.*, 2015; Gadelha *et al.*, 2016) e interações antagônicas (*e.g.*, trepadeiras-forófitos – Sfair *et al.*, 2011; herbívoros e plantas - Pires & Guimarães Jr., 2012; parasita-peixe hospedeiro - Belay *et al.*, 2013). Comparativamente, ainda existem poucos estudos de interação comensal e esses são recentes (Burns, 2007; Cockle *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016), provavelmente, devido às dificuldades logísticas associadas com a amostragem do ambiente desse grupo, o dossel florestal (Flores-Palacios & García-Franco, 2001). Todos os trabalhos de redes entre epífitas e forófitos foram realizados em ambientes florestais (Burns, 2007; Blick & Burns, 2009; Burns & Zotz, 2010; Silva *et al.*, 2010; Piazon *et al.*, 2011; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Taylor & Zotz, 2016, Ceballos *et al.*, 2016) e em partes, abrangem comunidades epifíticas relativamente pobres em espécies (Burns, 2007; Blick & Burns, 2009; Ceballos *et al.*, 2016) ou somente um subconjunto de espécies de epífitas existentes, por exemplo, orquídeas (Silva *et al.*, 2010) e bromélias (Sáyago *et al.*, 2013). A rede de interação entre epífitas-forófitos é composta por três partes: epífitas vasculares, forófitos e as interações (ligações) entre as espécies (ou indivíduos) (Figura 6).



**Figura 6.** Representação hipotética da rede comensal epífitas-forófitos. Cada vértice (círculo ou quadrado) representa as espécies e as linhas que unem esses vértices as interações entre as espécies. Espécies de epífitas só interagem com espécies de forófitos e não interagem entre si (o oposto também é verdadeiro). (A) padrão aninhado e (B) representação de módulos, neste caso a rede apresenta dois módulos.

Diversas métricas são empregadas para descrever a estrutura da rede dos mais diferentes tipos de interações ecológicas. Por exemplo, as métricas de estrutura da rede, tais como aninhamento, modularidade, tamanho da rede, conectância, especialização da rede ( $H_2'$ ) e robustez. O aninhamento<sup>3</sup> e a modularidade têm emergido como padrões consistentes encontrados em redes de interação ecológica mutualísticas e antagonistas (Bascompte *et al.*, 2003; Thébault & Fontaine, 2010; Sfair *et al.*, 2011; Pires & Guimarães Jr., 2012; Belay *et al.*, 2015; Carstensen *et al.*, 2016). O aninhamento é um processo emergente das interações comensais (epífitas-forófitos) (Figura 6A) (Burns, 2007; Blick & Burns, 2009; Fontoura *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2010; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016; Taylor &

<sup>3</sup> O aninhamento pode ser considerado também como: espécies especialistas interagindo com espécies generalistas, espécies generalistas interagem entre si e existe uma baixa frequência de interações entre espécies especialistas (Bascompte *et al.*, 2003; Guimarães *et al.*, 2006).

Zotz, 2016). Ainda que Burns (2008) em floresta no Canadá e Burns & Zotz (2010) no Panamá não tenham observado esse padrão. O aninhamento é caracterizado por um grupo de espécies com menor número de interações (especialistas)<sup>4</sup> que representam um subconjunto das espécies com maior número de interações (generalistas) (Figura 6A) (Bascompte *et al.*, 2003; Guimarães *et al.*, 2006; Burns, 2007; Verdú & Valient-Banuet, 2008; Piazzon *et al.*, 2011; Bellay *et al.*, 2013; Taylor & Burns, 2016). Alguns processos envolvidos com o aninhamento sugeridos para interação epífitas-forófitos são: a sucessão de epífitas vasculares, a abundância de espécies, as características dos forófitos, como sua dimensão e o tamanho da rede (Blick & Burns, 2009; Silva *et al.*, 2010; Ceballos *et al.*, 2016; Taylor *et al.*, 2016). Outro padrão recentemente encontrado para redes epífitas-forófitos é baixa especialização da rede (*e.g.*, Silva *et al.*, 2010; Sáyo *et al.*, 2013; Ceballos *et al.*, 2016; Taylor *et al.*, 2016). Talvez este seja o padrão mais geral em redes epífitas-forófitos (Taylor *et al.*, 2016). O baixo valor de especialização reflete o baixo grau de especialização no uso das espécies de forófitos por parte das epífitas. Entretanto, alguns forófitos possuem características mais adequadas que poderão proporcionar para as epífitas maiores probabilidades de sobrevivência (ver seção *Fatores que estruturam as comunidades de epífitas*, página 14). A modularidade é definida como um subconjunto de espécies que interagem mais entre membros do mesmo subgrupo do que com as espécies de outros subgrupos da rede (Figura 6B) (Lewinsohn *et al.*, 2006; Olesen *et al.*, 2007; Thébault & Fontaine, 2010). No entanto, padrões de modularidade não foram estudados para redes comensais.

Redes ecológicas de diferentes tipos de interações podem mostrar propriedades estruturais semelhantes (Bascompte *et al.*, 2003). Por exemplo, as interações mutualísticas, interações antagonistas e interações comensais podem exibir um padrão aninhado (Melo *et al.*, 2011b; Sfair *et al.*, 2011; Ceballos *et al.*, 2016). Embora o grau de aninhamento varie de acordo com o tipo de interação. Por exemplo, Piazzon *et al.* (2011) observou que as redes comensais (epífitas-forófitos) têm mostrado serem mais aninhadas quando comparadas às redes antagonistas, porém menos aninhada que as redes mutualísticas. No entanto, as redes mutualísticas podem se apresentar, algumas vezes, menos modulares ou compartimentalizadas

---

<sup>4</sup> Espécies que constituem poucas interações na rede são usualmente chamadas de especialistas e aquelas que estabelecem muitas interações são caracterizadas como espécies generalistas.

quando comparadas com redes antagonistas. Redes antagonistas tendem a exibir interações mais especializadas na formação de módulos (Belay *et al.*, 2013).

A estrutura da rede pode ser correlacionada com o tamanho da rede (número de espécies). Por exemplo, redes mutualísticas ricas em espécies têm apresentado baixo valor de conectância (razão entre o número de interações observadas na rede e o número de interações possíveis) (Olesen & Jordano, 2002; Campbell *et al.*, 2015; Gadelha *et al.*, 2016), esse mesmo padrão segue para redes comensais epífitas-forófitos (Piazon *et al.*, 2011; Ceballos *et al.*, 2016; capítulos 1 e 2). Em estudo com redes mutualísticas, Jordano (1987) observou que quando se adicionava espécies à rede o valor de conectância diminuía. Fato também notado por Olesen & Jordano (2002), cujas redes mutualísticas com poucas espécies, normalmente, apresentavam maior valor de conectância que redes com mais espécies. Portanto, parece que o tamanho da rede é inversamente proporcional a conectância, pois, possivelmente, aumentaria o número de interações proibidas. Maior conectância parecem promover persistência e resiliência a perturbações das redes ecológicas (Thébault & Fontaine, 2010; Piazzon *et al.*, 2011). Essa resistência das redes pode ser mensurada por meio da robustez, que é uma métrica relacionada a fragilidade do sistema para a extinção de espécies (Dunne *et al.*, 2002; Memmott *et al.*, 2004). Diversos estudos de redes ecológicas tendem a se concentrar sobre o papel desempenhado pelas interações entre espécies a fim de avaliar a estabilidade funcional do sistema estudado (Dunne *et al.*, 2002; Memmott *et al.*, 2004; Ings *et al.*, 2008; Bascompte, 2010). Além de prever as consequências das perturbações da comunidade, por meio dos seus parâmetros estruturais, quando uma espécie ou um grupo de espécies são perdidos (Dunne *et al.*, 2002; Memmott *et al.*, 2004; Bascompte, 2009a; Pocock *et al.*, 2012). Por exemplo, por meio da extinção de espécies altamente conectadas (Memmott *et al.*, 2004). Esses estudos têm colaborado para o aumento da compreensão das redes mutualísticas nos últimos anos (Memmott, 1999; Memmott *et al.*, 2004; Bascompte & Jordano, 2007). Entretanto, para interação epífita-forófitos esse fato ainda não foi abordado e, conseqüentemente é pouco compreendido.

Embora menos usual, também é possível descrever o padrão da interação de cada espécie que compõe a rede. A métrica mais básica para uma espécie é o grau da espécie (número de interações). Outras métricas, como medidas de centralidade (importância relativa de cada espécie da rede) (Mello *et al.*, 2015) e força de interação (relacionado a dependências de uma espécie por outra) (Bascompte *et al.*, 2006;

Vázquez *et al.*, 2007; Bellay *et al.*, 2015) são utilizadas. Embora forneça informações importantes, essa abordagem em nível específico na rede ainda não foi aplicada para os estudos de redes comensais epífitas-forófitos.

As análises de redes ecológicas têm-se mostrado uma importante ferramenta para o entendimento dos padrões e processos nas comunidades ecológicas, pois, possibilita avaliar e visualizar as interações ecológicas entre espécies e/ou indivíduos (Jordano, 1987; Burns, 2007; Tylianakis *et al.*, 2007; Pocock *et al.*, 2012; Evans *et al.*, 2013). Por exemplo, fornece uma compreensão sobre a estrutura das interações, identifica os mecanismos que influenciam a estabilidade dos ecossistemas, da preservação da biodiversidade, partição de nicho e divisão de recursos (Dunne *et al.*, 2002; Memmott *et al.*, 2004; Tylianakis *et al.*, 2007; Evans *et al.*, 2013; Mello *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016). Permite testar a significância de padrões não aleatórios das interações em um sistema complexo (Burns, 2007; Belay *et al.*, 2015). Proporciona identificar o papel de cada espécie na organização da rede, permitindo uma representação mais precisa dos diferentes padrões das interações (Belay *et al.*, 2015; Mello *et al.*, 2015). Também, possibilita medir a importância das interações sob uma perspectiva de comunidade ou até mesmo de metacomunidade e suas implicações ecológicas (Memmott *et al.*, 2004; Burns, 2007).

## **Objetivos da tese**

Esta tese teve como objetivo geral investigar a estrutura da interação entre epífitas vasculares (holo e hemiepífitas) e forófitos utilizando abordagem baseada na teoria de redes ecológicas complexas, bem como a busca dos fatores que influenciam a distribuição das epífitas vasculares em duas formações vegetacionais: *inselberg* montano e floresta nebulosa, no Domínio Atlântico da região sul do Espírito Santo, sudeste do Brasil.

Especificamente, os objetivos foram:

- 1) Quantificar a distribuição das epífitas vasculares nos forófitos para avaliar as estruturas das redes de interação epífitas-forófitos.
- 2) Identificar a importância relativa da identidade dos forófitos, ambiente e espaço em explicar as abundâncias relativas das epífitas vasculares.

No objetivo específico de número 2, a relação com o forófito testa os padrões de distribuição das epífitas determinados pela associação com forófitos específicos. O ambiente está relacionado ao substrato proporcionado pelo forófito, bem como a fatores microambientais. Por exemplo, tamanho do forófito, tipo de casca, índice de iluminação, presença de musgo entre outros. O espaço está relacionado com os processos de dispersão (limitação de dispersão no espaço), que é especialmente importante para testar o papel relativo da neutralidade em explicar padrões espaciais em comunidades. Essa separação é adequada para o entendimento de padrões estruturais de comunidades biológicas.

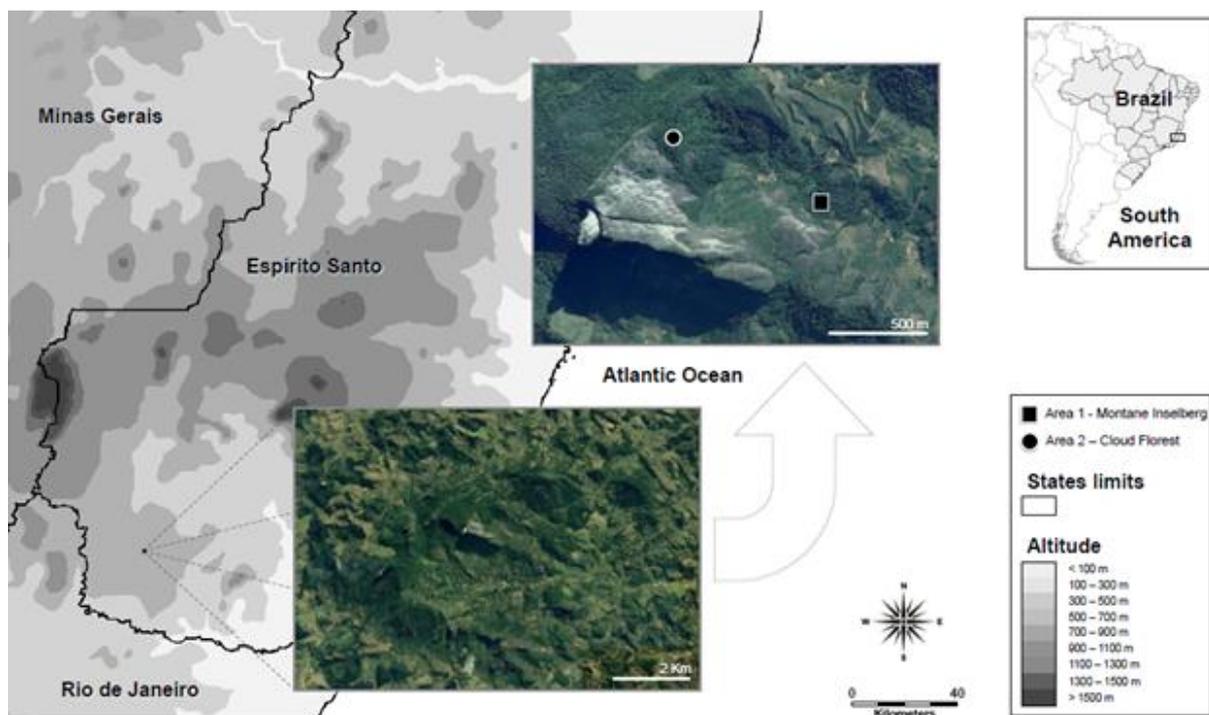
Hipóteses gerais:

- As redes de interação epífitas e forófitos possuem baixa especialização ( $H_2$ ) e estrutura aninhada.
- Propriedades relacionadas ao tamanho (altura total e/ou DAP) são importantes em determinar a estrutura das comunidades de epífitas. Esperamos que forófitos com maiores dimensões apresentem maior riqueza e diversidade de epífitas.

## CARACTERIZAÇÃO DAS ÁREAS DE ESTUDO

---

O estudo foi conduzido na localidade de Pedra dos Pontões ou Pontões de Mimoso do Sul (20°56' S e 41°32' W), no município de Mimoso do Sul, sul do estado do Espírito Santo (Figura 7). Está inserida na sub-bacia do Rio Muqui do Sul, que é um contribuinte da Bacia Hidrográfica do Itabapoana. A localidade apresenta cerca de 350 ha e um gradiente que varia de 700 a 1.400 m de altitude (Couto *et al.*, 2013; 2017). O clima da região, segundo a classificação de Köppen (1948), é do tipo Cwb (subtropical moderado úmido), mesotérmico úmido, com verões chuvosos e invernos secos, apresentando déficit hídrico no período de maio a setembro (estação fria e seca) e excedente de precipitação entre dezembro e março (estação quente e chuvosa). A pluviosidade média anual (série histórica de 30 anos) de 1.375 mm e temperatura média de 21°C. A flora é predominantemente composta por vegetação herbácea, arbustivo-arbórea, representada por famílias típicas destes ambientes, tais como Asteraceae, Bromeliaceae, Cyperaceae, Velloziaceae, Malvaceae, Melastomataceae e Orchidaceae, dentre outras (Couto *et al.*, 2017). Este estudo foi conduzido em duas formações vegetacionais no Domínio Atlântico, a saber: um afloramento rochoso ou *inselberg* granítico de floresta estacional semidecidual montana e uma floresta nebulosa (floresta ombrófila densa montana).



**Figura 7.** Mapa de localização das duas áreas de estudo, no sul do estado do Espírito Santo, região sudeste do Brasil.

*Inselbergs* graníticos e gnássicos são geologicamente e geomorfologicamente antigos e ocorrem ao longo de um extenso espectro de zonas climáticas (Porembski, 2007). Eles formam sítios característicos com condições microclimáticas e edáficas xéricas, e podem compor uma vegetação altamente especializada (Porembski, 2007). O *inselberg* granítico-gnaiss de floresta estacional semidecidual montana estudado ( $20^{\circ}56'19.94''S$  e  $41^{\circ}32'39.77''W$ ), situa-se a 782 m de altitude e é conhecido localmente como 'afloramento do Toti'. Área de aproximadamente 2,5 ha é coberto com vegetação rupestre assentada sobre solos muito rasos (Neossolo litólico húmico) (Embrapa, 2009), onde em alguns pontos, exibe pequena camada de serapilheira, assentada sobre uma espessa camada de solo. É coberto por um complexo de vegetação herbácea, arbustivo-arbórea, com árvores esparsas, sem formação de um dossel contíguo (Figura 8A), com alguns indivíduos de grande porte como *Pseudobombax* sp. nov. (Malvaceae, Bombacoideae), que pode alcançar 200cm de perímetro e resguarda elevada diversidade de epífitas vasculares (Figura 8B) (Couto *et al.*, 2016). Em Pedra dos Pontões, os *inselbergs* são responsáveis por elevada riqueza, e por endemismo restrito, tais como membros da família Bromeliaceae *Neoregelia dayvidiana* Leme & A.P.Fontana e *Pitcairnia abyssicola* Leme & L.

Kollmann (Couto *et al.*, 2013; 2017) e do *Pseudobombax* sp. nov. que está em fase de descrição. Além de espécies ameaçadas de extinção, por exemplo, *Acianthera saurocephala* (Lodd.) Pridgeon & M.W.Chase (Orchidaceae), *Begonia curtii* L.B.Sm. & B.G.Schub (Begoniaceae) e *Codonanthe devosiana* Lem. (Gesneriaceae).

O *inselberg* é bem conservado e está inserido em uma área de transição entre a floresta estacional semidecidual montana e floresta ombrófila densa (Veloso *et al.*, 1991). Quanto às formações florestais, as florestas são bem estruturadas, sendo predominantemente primárias e com poucos distúrbios antrópico. Essa mesma característica segue para área da floresta nebulosa. As áreas de estudos estão inseridas em uma matriz antrópica, principalmente de plantações de café (*Coffea arabica* L.), pastagens e silvicultura de eucalipto (Couto *et al.*, 2013).



**Figura 8.** Aspectos gerais do *inselberg* montano no município de Mimosa do Sul, sul do estado do Espírito Santo. (A) e (B) Presença de neosolo litólico, pouco profundo e predomínio de elementos típicos de *inselbergs* sul-americanos, como *Alcantarea* (Bromeliaceae). (C) e (D) Vegetação arborea-arbustiva esparsa, sem a formação de um dossel contínuo em grande parte do *inselberg*. (E) *Pseudobombax* sp. nov. (Foto: Talitha Mayumi Francisco).

A floresta nebulosa compõe um tipo de floresta ombrófila densa montana, (20°56'12,53"S e 41°33'12,27"W), situado a 1150 m de altitude. A floresta nebulosa estudada possui área de aproximadamente 2,5 ha, sendo uma floresta primária (sem histórico de perturbação antropogênica). A formação vegetacional é caracterizada por árvores de pequeno porte (em média 6 m de altura e menos de 15 cm de DAP), solo pouco profundo, dossel contíguo, com troncos cobertos por grande quantidade de epífitas não vasculares (musgos e líquens) e vasculares, além de poucas trepadeiras lenhosas. O sub-bosque é rico em espécies herbáceas e ervas. A presença de nevoeiro e uma intensa precipitação horizontal são frequentemente observados, características desse tipo de ambiente (Bruijnzeel *et al.*, 2010) (Figura 9). Esses ambientes são de grande importância para a biodiversidade, especialmente para as epífitas (Gentry & Dodson, 1987a; Hietz & Hietz-Seifert, 1995b; Mehlreter *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2016) e avasculares (Normann *et al.*, 2010).



**Figura 9.** Aspectos gerais do interior da floresta nebulosa (floresta ombrófila densa montana) no município de Mimoso do Sul, sul do estado do Espírito Santo. Observa-se a presença de diversas espécies de epífitas nos fustes dos forófitos. (Foto: Talitha Mayumi Francisco).

# CAPÍTULO 1

---

## The structure and robustness of an epiphyte - phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg

### 1.1 Abstract

Ecological networks describe the interactions between species, the underlying structure of communities, the function and stability of ecosystems. To date, network analyses have been extensively applied to understand mutualistic and antagonistic interactions, few have examined commensal interactions, particularly in neotropical regions. The inselbergs of southeastern Brazil are considered one of the three most important regions in the world in terms of species diversity and endemism but are poorly studied. In this study, we constructed the first epiphyte-phorophyte commensalistic network in a Brazilian inselberg and examined its structure and robustness to simulated species loss. A total of 138 phorophyte individuals belonging to eight species were observed in 20 2 m × 50 m transects, interacting with 5,039 individuals of vascular epiphytes belonging to 85 species. The epiphyte-phorophyte network structure exhibited a low degree of specialization ( $H_2'$ ), low connectance and robustness; when the most connected phorophyte species were sequentially removed the number of secondary extinctions was high. One generalist phorophyte, *Pseudobombax* sp. nov., was particularly important, hosting a high number of epiphyte species. A single phorophyte individual supported 46% of the total richness of the epiphyte community studied. Our results demonstrate that the richness and abundance of epiphytes was correlated with phorophyte diameter (DBH, diameter at breast height), probably due to increased habitat area and the time available for colonization. We conclude that phorophyte size and species are an important factor for predicting the structure of epiphyte-phorophyte interaction networks. We discuss the conservation implications of phorophyte loss and secondary extinctions of epiphytes in Atlantic Forest inselbergs.

**Keywords:** Atlantic Forest, biodiversity hotspot, canopy biology, conservation, facilitation, host tree, meta-community

## 1.2 Resumo

Redes ecológicas descrevem as interações entre as espécies, a estrutura subjacente das comunidades, a função e estabilidade dos ecossistemas. Até o momento, as análises de rede têm sido extensivamente aplicadas para compreender as interações mutualistas e antagonísticas, poucas têm investigado as interações comensais, particularmente em regiões neotropicais. Os *inselbergs* do sudeste do Brasil são considerados uma das três regiões mais importantes do mundo em termos de diversidade de espécies e endemismo, contudo são pouco estudados. Neste estudo, construímos a primeira rede comensal epífitas-forófitos em um *inselberg* brasileiro e examinamos sua estrutura e robustez à perda simulada de espécies. Um total de 138 indivíduos forofíticos pertencentes a oito espécies foram observados em 20 transectos de 2 m x 50 m, interagindo com 5.039 indivíduos de epífitas vasculares, pertencentes a 85 espécies. A estrutura da rede epífita-forófito exibiu um baixo grau de especialização ( $H_2'$ ), conectividade e robustez; quando as espécies de forófitos mais conectadas foram sequencialmente removidas, o número de extinções secundárias foi elevado. Um forófito generalista, *Pseudobombax* sp. nov., foi particularmente importante, interagindo com um elevado número de espécies de epífitas. Um único indivíduo de forófito resguardou 46% da riqueza total da comunidade de epífitas estudada. Nossos resultados demonstram que a riqueza e a abundância de epífitas foram correlacionadas com o diâmetro do forófito (DAP, diâmetro à altura do peito), provavelmente devido à maior área de habitat e ao tempo disponível para colonização. Nós concluímos que o tamanho das espécies forofíticas é um importante fator para predizer a estrutura da rede de interação epífitas-forófitos. Nós discutimos as implicações para a conservação da perda de forófitos e extinções secundárias de epífitas em *inselbergs* do Domínio Atlântico.

**Palavras-chaves:** Árvore hospedeira, biologia de dossel, conservação, Domínio Atlântico, facilitação, *hotspot* de biodiversidade, metacomunidade

### 1.3 Introduction

Inselbergs are isolated rock outcrops of granite-gneiss that rise abruptly above the landscapes that surround them (Porembski & Barthlott, 2000) and are characteristic mainly of tropical and subtropical regions. The inselbergs of southeastern Brazil are considered one of the three most important regions in the world in terms of species diversity and endemism (Porembski, 2007). Due to insular nature and abiotic factors limit found, such as, high temperatures and radiation, and low water and nutrient contents in the soil (Gaff, 1987; Barthlott *et al.*, 1993), the inselbergs support a highly specialized vegetation (Porembski & Barthlott, 2000; Werneck & Espírito-Santo, 2002; Porembski, 2007; De Paula *et al.*, 2016; Couto *et al.*, 2017), but remain poorly studied. The inselbergs in the Brazilian Atlantic Forest are threatened by habitat loss, invasions and bromeliad collection (Galindo-Leal *et al.*, 2003; Martinelli, 2007; Couto *et al.*, 2016; De Paula *et al.*, 2016). Moreover, the positive effect of inselberg trees for the maintenance of overall species diversity in these systems has received little attention (Yarranton & Morrison, 1974; Couto *et al.*, 2016). This knowledge would be a source of basic information for both the conservation and restoration of these unique environments, because removal of tree species, and hence changes in forest cover, could be highly damaging to the epiphytic communities they support.

Vascular epiphytes are plants that germinate and live on other plants (phorophytes) during some stage of their life cycle without projecting haustoria for nutrition (Madison, 1977; Benzing, 1990). Therefore, they are not considered parasites (Flores-Palacios, 2016). Examples of vascular epiphytes are bromeliads, orchids, ferns, cacti, aroids, and gesneriads (Benzing, 1990; Zotz, 2013; 2016). They constitute a very diverse group representing 9% of all vascular plant species in the world (Zotz, 2013). Importantly, they may represent up to 25% of all vascular flora in neotropical forests (Nieder *et al.*, 2001). Vascular epiphytes are structurally dependent on phorophytes that provide substrate and a variety of environments with different microhabitats in a single tree (Sanger & Kirkpatrick, 2016). Thus, epiphyte-phorophyte interactions represent a type of commensalistic network, which have been poorly studied by ecologists.

Network analyses have mostly focused on mutualistic interactions (e.g., plants and their pollinators and seed dispersers) (Bascompte *et al.*, 2003; Evans *et al.*, 2013;

Mello *et al.*, 2015) or antagonistic interactions (e.g., herbivores and plants - Thébaud & Fontaine, 2010; host-parasite - Belay *et al.*, 2015). By comparison, there are few studies of commensal interactions (Cockle *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016), particularly among epiphytes-phanerophytes. This is possibly due to the logistical difficulties associated with the sampling of this group in the forest canopy. This also makes species identification difficult and hampers complete inventories of the epiphytic flora. Of the few studies of epiphyte-phanerophyte interactions, all have been conducted in forest environments (Burns, 2007; Burns & Zotz, 2010; Silva *et al.*, 2010; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016; Taylor *et al.*, 2016). Nevertheless, some studies comprise low species richness communities (Burns, 2007; Blick & Burns, 2009; Ceballos *et al.*, 2016), or considering only a subset of the existing epiphytic species, as orchids (Silva *et al.*, 2010) or bromeliads (Sáyago *et al.*, 2013) for instance.

Network analyses of epiphyte-phanerophyte interactions have found nested structures for different forests (Burns, 2007; Piazon *et al.*, 2011; Sáyago *et al.*, 2013; Ceballos *et al.*, 2016). In a nested network, specialist species with fewer interactions (specialists) are connected with species that have many interactions (generalists) (Bascompte *et al.*, 2003). Epiphyte-phanerophyte networks also exhibit low levels of specialization (Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016; Taylor *et al.*, 2016). Low specialization values may result from the selection of epiphytes by specific characteristics of the phanerophytes (Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016) and several species may be appropriate phanerophytes, making the epiphytes less vulnerable to perturbations. For instance, Sáyago *et al.* (2013) studied epiphyte bromeliads associated with phanerophytes and found that individual traits (woody individual's size) and species traits (bark texture and wood density) of the phanerophytes predicted network structure (e.g., specialization). Similarly, Zhao *et al.* (2015) studying vascular epiphyte-phanerophyte interactions found that the size of the phanerophyte (DBH) was the most important factor in predicting network structure (e.g., nested).

In addition, the phanerophyte can be considered as an 'island', a discrete ecological unit, surrounded by an environment different from its own (Southwood & Kennedy, 1983). Thus, a species-area relationship leads to a basic prediction that larger trees will support more epiphytes than smaller ones. Phanerophyte size has been related to diversity and abundance of vascular epiphytes (Yeaton & Gladstone, 1982;

Arévalo & Betancur, 2006; Sáyago *et al.*, 2013; Woods *et al.*, 2015; Taylor & Burns, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Ding *et al.*, 2016; Dislich & Mantovani, 2016; Wang *et al.*, 2016). Phorophyte diameter has been used to demonstrate the age and size of the phorophytes (Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016), and is related to the increase in habitat area, which affords greater opportunities for colonization by a diverse set of epiphytic species. For these reasons, phorophytes size is a determining factor in the richness and abundance of epiphytes in tropical forests (Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015), even though other biotic and abiotic factors can be influenced by the richness and abundance of epiphytes (ter Steege & Cornelissen, 1989; Boelter *et al.*, 2014; Ding *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016).

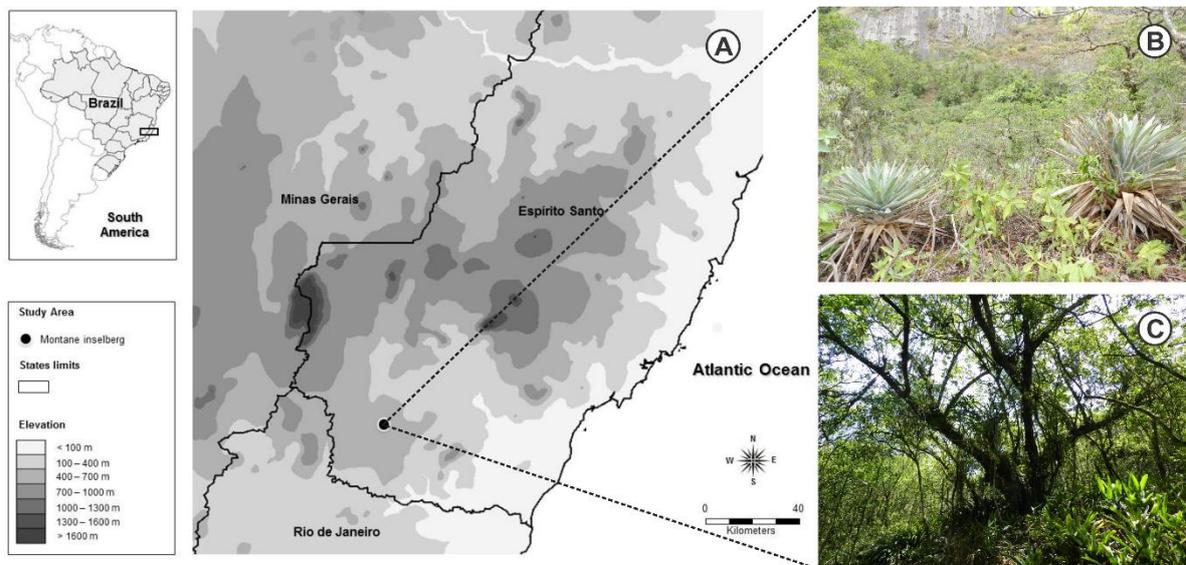
The few studies of epiphyte-phorophyte networks have described complexity and structure, but none, to our knowledge, have examined the tolerance of the network to species extinctions (Dunne *et al.*, 2002; Memmott *et al.*, 2004). The phorophytes are facilitator organisms for epiphytes, as they create and modify the environment (Angelini & Siliman, 2014) assuring the formation of a heterogeneous microhabitat for the establishment of a vascular epiphytic community. Moreover, increase habitat complexity, biodiversity and trophic interactions (Angelini & Siliman, 2014). The 'robustness' of the commensalistic network can be assessed by sequentially removing primary phorophyte species from the network and calculating the number of epiphyte secondary extinctions that occur as a result (Dunne *et al.*, 2002; Memmott *et al.*, 2004; Ings *et al.*, 2008).

In this study, we investigated the network structure and robustness of an epiphyte-phorophyte commensalistic network in an inselberg in Southeastern Brazil, a tropical system of great ecological importance (Porembski, 2007). We also evaluated how the properties of the species (different weights of the links) in the network can influence the structure of the system. Our expectation was that the network structure is nested, with a low degree of specialization. We also predicted that the size (DBH) of the phorophyte is the best predictor of interaction frequencies and metrics of the vascular epiphyte-phorophytes network. Phorophyte size represents a number of aspects that affect vascular epiphyte richness and abundance, including mainly age (the time available for establishment of epiphytes) and surface area and microhabitats available for colonization of epiphytes (Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016). We also tested the hypothesis that the size of phorophytes correlates with the richness and abundance of species of epiphytes in the inselberg.

## 1.4 Methods

### 1.4.1 Study site

The study was conducted in a montane granite-gneiss inselberg in the State of Espírito Santo, southeastern Brazil (20°56'19.94"S and 41°32'39.77"W), situated at 782 m of altitude (Figure 1) in September 2015. This inselberg has an area of about 2.5 ha covered with rupestrian vegetation growing on very shallow soils (litholic humic neosol) (Embrapa, 2009), which at some points, shows a small layer of leaf litter, seated on a thick layer of soil. The inselberg is well preserved and is inserted in a transition matrix between semi-deciduous mountain forest, dense ombrophilous forest and anthropogenic areas, namely coffee plantations (*Coffea arabica* L.), grasslands and eucalyptus forests (Couto *et al.*, 2013; 2016; 2017). It has sparse trees without formation of a continuous canopy, with some large individuals such as *Pseudobombax* sp. nov., which can reach 117 cm diameter and host a high diversity of vascular epiphytes (Couto *et al.*, 2016). Climate is Cwb (Köppen, 1948) moderate humid subtropical, mesothermal humid, with rainy summers and dry winters. It shows water deficit from May to September (cold and dry season) and surplus of precipitation between December and March (hot and rainy season). The average annual rainfall (historical series of 30 years) is 1.38 mm and average temperature is 21°C.



**Figure 1.** (A) Location of the montane granitic-gneiss inselberg studied, Espirito Santo state, southeast Brazil. (B) Presence of litholic neosoil, shallow and a vegetation arboreal-shrub sparse, without the formation of a continuous canopy in much of the inselberg and predominance of typical elements of inselbergs south-american, as *Alcantarea* (Bromeliaceae). (C) *Pseudobombax* sp. nov.

#### 1.4.2 Data collection and specimen vouchering

We sampled epiphytes (holo and hemi-epiphytes) and phorophytes in 20 linear transects of 50 m x 2 m distributed systematically at parallel intervals of 10 m and vertically at 5 m (see Gentry, 1982). This arrangement allowed us to maximize environmental variation in the sampling. This methodology has been applied in several other studies because of its efficacy for the detection of ecological information (Phillips *et al.*, 2003; Magnusson *et al.*, 2005; Martini *et al.*, 2007). All phorophytes (shrubs/arboreal) present in the transects with DBH (diameter at breast height)  $\geq$  5 cm were sampled.

For each phorophyte we recorded the presence and abundance of vascular epiphyte species. The counting of individual epiphytes present in trees is particularly difficult. Many epiphytes species such as, *Bulbophyllum* (Orchidaceae), develop 'moss' of pseudobulbs connected by long rhizomes. Other species such as *Microgramma* sp. (Polypodiaceae) exhibit a long reptant growth type, making it difficult to determine where a plant ends and another begins. When it was not possible to distinguish individuals, the arrangement was counted as an individual 'stand' (Sanford, 1968). Moreover, groups of rosettes (Bromeliaceae), leaves (ferns) or pseudobulbs (Orchidaceae), a single epiphyte species spatially separated from another group of

the same species by a space in the tree devoid of epiphytes or occupied by another species were also considered as a stand. In a case where a mixture of more than one species occupies the same area, a '*stand*' was counted for each species present. All plant sizes were included except small seedlings, which cannot be commonly identified at the species level.

One of the biggest problems in the study of epiphytes is access to the canopy. This logistical challenge usually makes identification difficult and hampers complete inventories of epiphytic flora as well as the quantification of abundances. Here, we used canopy sampling techniques, including mountaineering procedures applied for the safe and accurate collection of data at heights (Perry, 1978). Through this procedure, we could access the most inaccessible parts of the canopy, which allowed us to correctly identify and quantify epiphytes. The list of vascular epiphytes occurring in the inselberg was based on Couto *et al.* (2016) with reference materials deposited in the herbarium of the Biology Museum Prof. Mello Leitão (Museu de Biologia Professor Mello Leitão - MBML) and in the herbarium of the Federal University of Espírito Santo (VIES). The nomenclature of the angiosperms (magnoliids, monocotyledons and eudicots) followed the suggestions of APG IV (The Angiosperm Phylogeny Group, 2016) and ferns (monilophytes) following PPG I (The Pteridophyte Phylogeny Group, 2016). The names of the species were reviewed following to BGF (2015) or, when necessary, verified in other specialized sites, like Tropicos (available at [www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)) and/or Royal Botanic Gardens (available at [www.epic.kew.org](http://www.epic.kew.org)).

#### 1.4.3 Estimation of sampling completeness of interactions

We plotted the number of accumulated interactions as sampling effort increased for each phorophyte species to estimate network sampling completeness. We adapted the methodology of Chacoff *et al.* (2011) and Traveset *et al.* (2015) for each of the eight phorophytes species from which more than five individuals were sampled. We calculated the asymptotic estimated epiphyte richness (SE) using the non-parametric diversity estimation Chao 2 (Chao, 2005; Gotelli & Colwell, 2011). Posteriorly, we calculated the percentage of estimated asymptotic richness detected (% S<sub>OBS</sub>):

$$\% S_{OBS} = 100 * S_{OBS} / SE$$

where  $S_{OBS}$  is the observed epiphytes richness in the samples (phorophytes linkage level) and SE is the epiphyte richness estimated with Chao 2. The Chao 2 estimator is based on species presence / absence of data that quantifies rarity or the number of singletons (species that appear in only) and duplicates (species that occur in two samples). Chao 2 was applied because it is the more robust estimator for small sample sizes (Chao *et al.*, 2009). Chao 2 was estimated using the R statistical software (R Development Core Team, 2016) with the 'vegan' package (Oksanen *et al.*, 2016).

Additionally, species accumulation curves were constructed to verify the sampling sufficiency in each phorophyte. Two non-parametric diversity estimators, Chao 2 and Jackknife 1 (Gotelli & Colwell, 2011), were used to estimate the total species richness by phorophyte performed 100 randomizations based on a matrix of presence and absence of epiphytes on phorophytes to generate a confidence interval, using EstimateS software (Colwell, 2013).

#### 1.4.4 Construction of matrices for analysis of ecological networks

The interactions recorded between epiphytes and phorophytes were used to construct adjacency matrices. The species of phorophytes are represented in lines ( $i$ ) and the species of epiphytes in columns ( $j$ ). The interactions between them are expressed by  $a_{ij}$  elements of this matrix (Jordano, 1987), representing a bipartite epiphyte-phorophyte network. These matrices were binary (qualitative) and weighted (quantitative) (Corso *et al.*, 2015). A binary matrix is organized considering only the presence or absence of interaction and all recorded interactions are treated as ecologically equivalent (Jordano *et al.*, 2003). In order, to  $a_{ij} = 0$  when no interaction occurs and  $a_{ij} = 1$  when interaction occurs. However, the weighted matrix considers the number of times each species of epiphyte was found on a particular species of phorophyte, taking into account the relative importance of each specific interaction. Thus, there is a value associated with each line that considers the amount of interactions between a pair of vertices. In this study, the weighted matrix was constructed using the number of records of abundance of each species of epiphyte as a parameter (Bascompte *et al.*, 2006). The use of binary matrix or weighted varies according with the metric

#### 1.4.5 Network structure

We examined the structure and complexity of the networks using common metrics (for ease of comparison with similar bipartite networks) calculated by the function 'network level' from the package 'bipartite' (Dormann *et al.*, 2008) in R statistical software (R Development Core Team, 2016). The metrics calculated were connectance,  $H_2'$ , generality, vulnerability, nestedness (*NODF*) and robustness. The connectance (*C*) consists of the actual number of observed interactions in relation to the number of theoretically possible interactions in the network. It varies from 0 (without interaction) to 1 (all species linked to each other) (Jordano, 1987). We used the specialization index ( $H_2'$ ), to evaluate the network specialization (Blüthgen *et al.*, 2006), by selectivity in the use of resources of the whole network, which varies between 0 (full generalization) and 1 (full specialization). The significance of  $H_2'$  was estimated by randomization (1000 iterations), using the Patefield null model (Blüthgen *et al.*, 2006). Generality and vulnerability (Bersier *et al.*, 2002) were used to examine epiphyte-photophyte interaction asymmetries of interactions. Generality is the weighted average number of photophytes connected to epiphytes, and vulnerability estimates the epiphytes connected to photophytes (Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015).

To describe species composition patterns, we examined network nestedness by *NODF* (nested metric based on overlap and decreasing fill) (Almeida-Neto *et al.*, 2008). It consists of a structural pattern in which few connected species (specialists) interact with a subset of very connected species (generalists), generalist species interact among themselves and there is a low frequency interaction between specialist species (Bascompte *et al.*, 2003; Guimarães *et al.*, 2006). For epiphyte-photophyte networks, nestedness represents photophyte species with low interactions forming a subset of species that maintains large numbers of interactions. It varies from 0 (non-nested) to 100 (fully nested) (Almeida-Neto & Ulrich, 2011). The calculation of nestedness was carried out using ANINHADO version 3.0.2 (Guimarães-Jr & Guimarães, 2006) and significance was tested using empirical values from the null distribution. For this, we calculated 1000 random matrices using the null model 2 (CE) proposed by Bascompte *et al.* (2003), producing a matrix of the same size and the same number of interactions than the one produced, and we tested the probability of

an interaction occurring considering the number of occurrences in the rows and columns.

Robustness ( $R$ ) was used to measure the tolerance of the network to species extinctions (Dunne *et al.*, 2002; Memmott *et al.*, 2004). Although sampling biases are likely to affect network-level analyses such as this, our aim was to provide the first measure of the ‘fragility’ of the networks for the region. Robustness was calculated by considering the secondary extinction of epiphytic species resulting from the extinction of primary species of phorophytes.  $R \rightarrow 0$  corresponds to a very rapid reduction in the slope of the curve, reflecting a disturbed system after the first species are removed; whereas  $R \rightarrow 1$  represents of a very robust system. The robustness measured for the community was through the area below the extinction curve (Memmott *et al.*, 2004; Burgos *et al.*, 2007), by sequentially deleting the most connected (generalist) to less connected (specialists) phorophytes. Using this method, it is also possible to verify if the generalist species of phorophytes that are removed leads to the removal of the species of epiphytes that interact only with this host. It was generated from extinction curves through the function *second.extinct* (1000 randomizations).

#### 1.4.6 Organization of interactions

Metrics to measure species interaction were quantitative (push/pull and species strength) and qualitative (the vertex degree). The species’ degree ( $k_i$ ) is defined by the number of interactions that each species has. Degree is calculated based on a binary interaction matrix and thus describes specialization in a qualitative way. In general, species with few interactions, that is species with low degree value, are usually referred to as specialists, whereas those that establish many interactions (high degree value) are regarded generalists. The push/pull (PP) was calculated to characterize the direction of asymmetric interactions based in the dependences of the species (Vázquez *et al.*, 2007). This metric ranges from -1 to 1 and the closer to 1 the greater the dependence. Species strength (SS), suggested by Bascompte *et al.* (2006), has a high correlation with the degree of the species and is understood as the sum of the dependencies of the epiphyte species for a phorophyte species. The higher the value, the more generalized the phorophyte because more epiphyte species depend on it. We use the metric push/pull and species strength only considering the relationship of epiphytes to phorophytes, because in this network, if the species of epiphytes become

extinct, the phorophytes are expected to survive (unlike mutualistic networks). Analyses were carried out using the function 'species level' from the 'bipartite' package (Dormann *et al.*, 2008) in R statistical software (R Development Core Team, 2016).

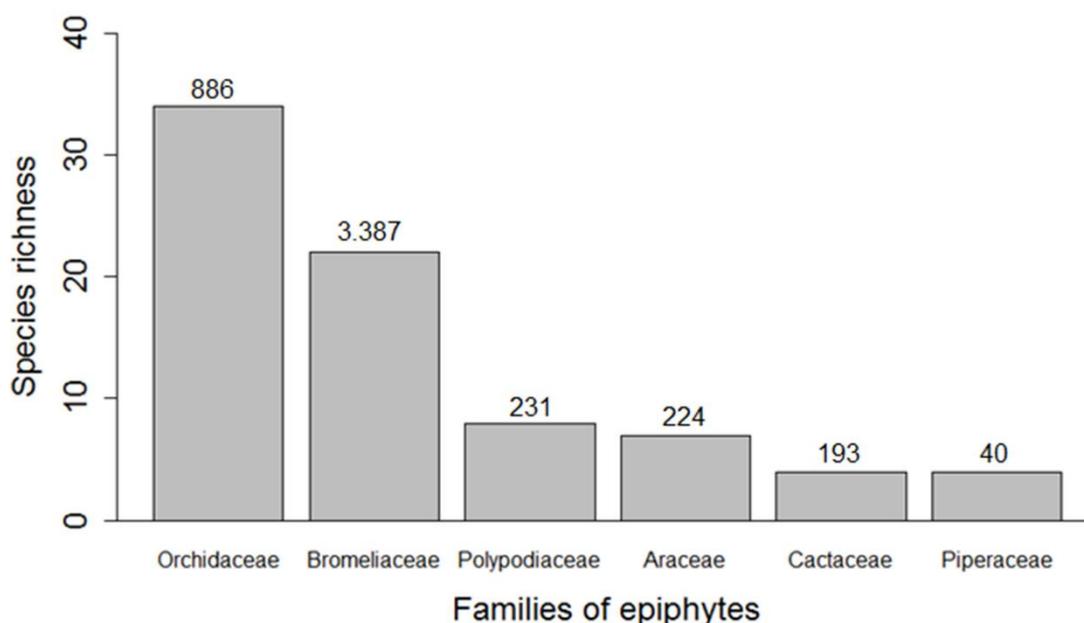
#### 1.4.7 Data Analysis

Spearman's rank correlations were calculated between the epiphytes richness and the abundance and tree diameter at breast height (DBH) using R statistical software (R Development Core Team, 2016).

### 1.5 Results

#### 1.5.1 Richness and diversity

The analysis of 138 phorophytes, belonging to eight species and eight families, showed the occurrence of 85 species of vascular epiphytes, belonging to 44 genera and 11 families (Table S1). In these phorophytes, we recorded 5,039 individuals of vascular epiphytes. The epiphytic families most represented were Orchidaceae (34 species, 40%), Bromeliaceae (22 species, 26%) and Polypodiaceae (8 species, 10%) (Figure 2; Table S2).



**Figure 2.** Diversity of the main epiphytic families registered on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. The bars represent the species richness (number of species for each family) and the numbers above each bar represents the abundance of each family.

The richness and abundance of epiphytes showed high correlation with the size (and therefore possibly with the age) of phorophytes. The richness of epiphytes increases significantly with DBH (Spearman's correlation;  $r^2 = 0.64$ ,  $p < 0.001$ ), as does the abundance of epiphytes (Spearman's correlation;  $r^2 = 0.55$ ,  $p < 0.001$ ).

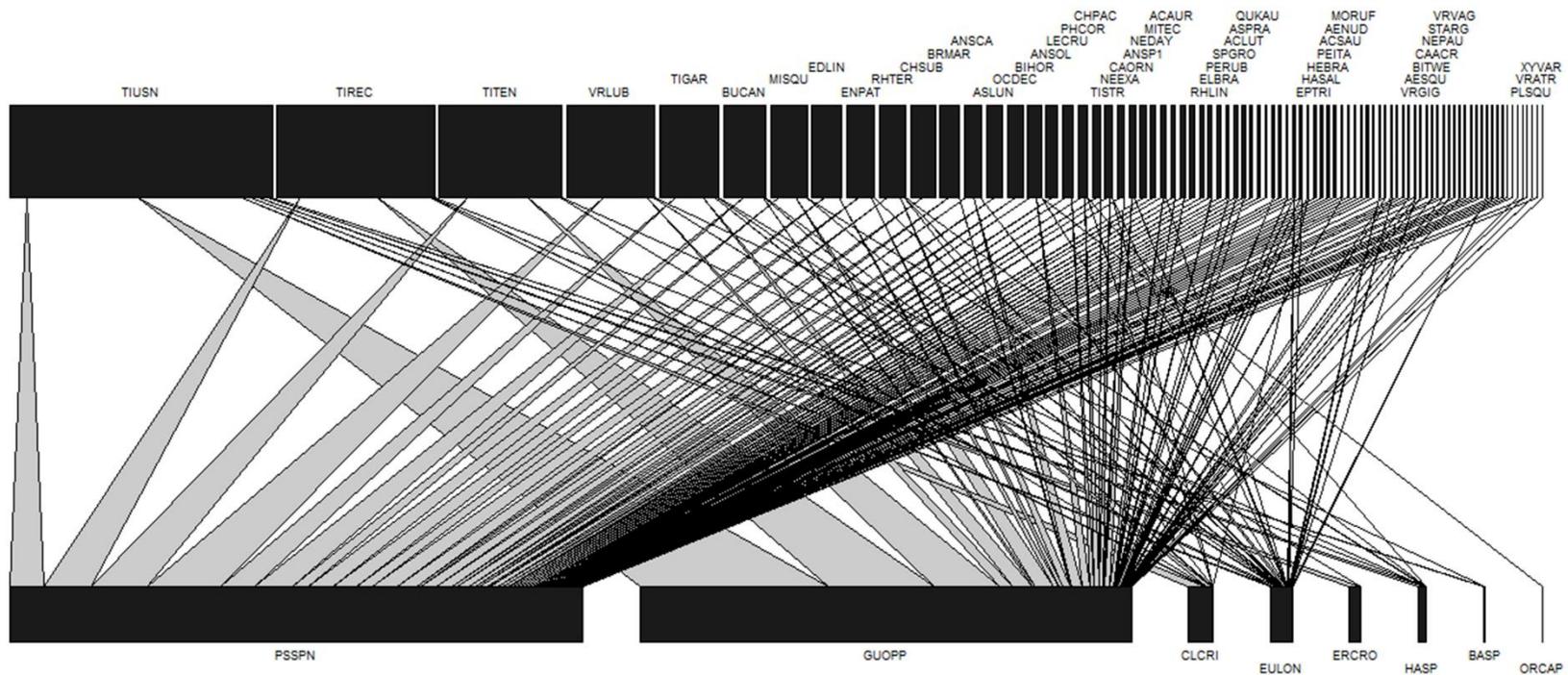
### 1.5.2 Network structure

Estimation of sampling completeness showed that the sampling effort was adequate. We detected a large proportion of all interactions for the whole epiphyte-phorophyte network (~ 80%) (Figure S1; Table S3). Variation in network structure across transects was low (Table 1). We found low specialization ( $H_2' = 0.30$ ;  $p < 0.01$ ) between epiphytes and phorophytes, and low connectance ( $C = 0.23$ ). Theoretically, 680 interactions between species of epiphytes and phorophytes are possible, but only 156 interactions (23%) were recorded (Figures 3 and S2). The phorophyte-epiphyte network was nested ( $NODF = 57.50$ ;  $p < 0.01$ ), showing an asymmetry in the

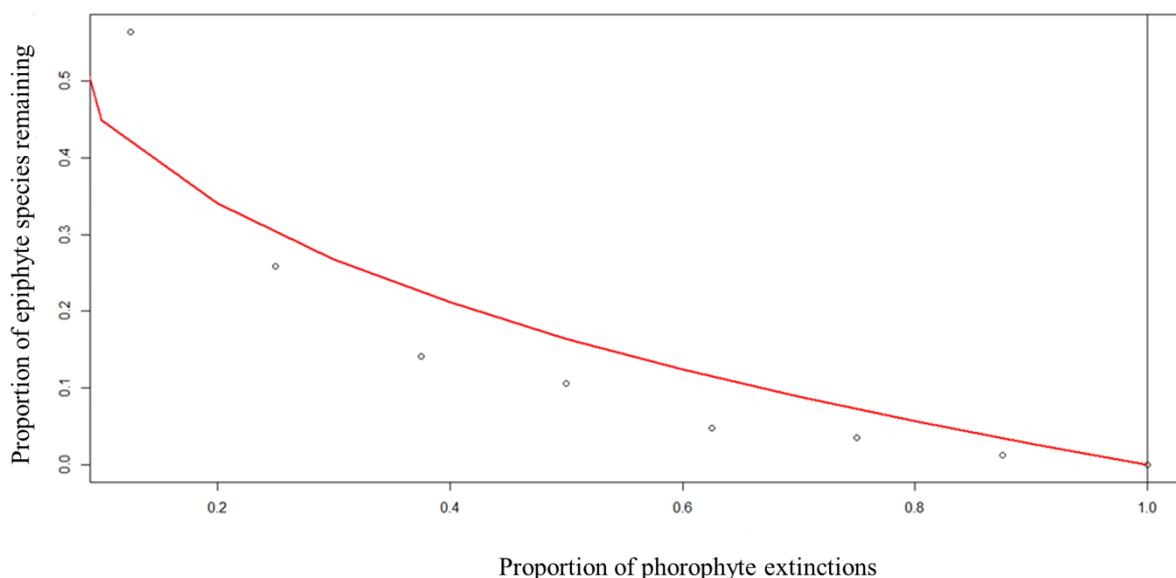
interactions (Figure S2). The interactions between epiphytes and phorophytes were asymmetric, where the species of epiphytes interacted on average with two species (2.05 species) of phorophytes (generality), while the eight species of phorophytes interacted on average with eighteen (18.01) species of epiphytes (vulnerability). The network exhibited low robustness ( $R = 0.21$ ; the degree method) (Figure 4), meaning phorophyte-epiphyte interactions are fragile and sensitive to perturbations and has implications for extinction risk. For this commensalistic network, the loss of the most generalist phorophyte, *Pseudobombax* sp. nov., led to a reduction of approximately 45% of the species of epiphytes (Figures 4 and S2).

**Table 1.** Mean and standard error ( $n = 20$ ) of network metrics of interactions between vascular epiphytes and phorophytes on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil.

<b>Metrics</b>	<b>Mean (<math>\pm</math>standard error)</b>
Connectance	0.53 $\pm$ 0.02
$H_2'$	0.47 $\pm$ 0.04
Generality	1.53 $\pm$ 0.08
Vulnerability	6.57 $\pm$ 1.03
<i>NODF</i>	41.41 $\pm$ 3.55



**Figure 3.** Quantitative network of interactions between vascular epiphytes and phorophytes on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. Bars represent the species of epiphytes (on top) and phorophytes (bottom). The length of the bar shows the frequency of each species in interaction network. The links represent the observed interactions, wherein the thickness is proportional to its frequency. (To identify the name of each species present in the network, see Table S1).



**Figure 4.** Extinction curve generated by 'second.extinct' for the community was through the area under the curve of extinction, the species degree method (Memmont *et al.*, 2004) for network phorophyte-epiphyte commensal interaction on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil.

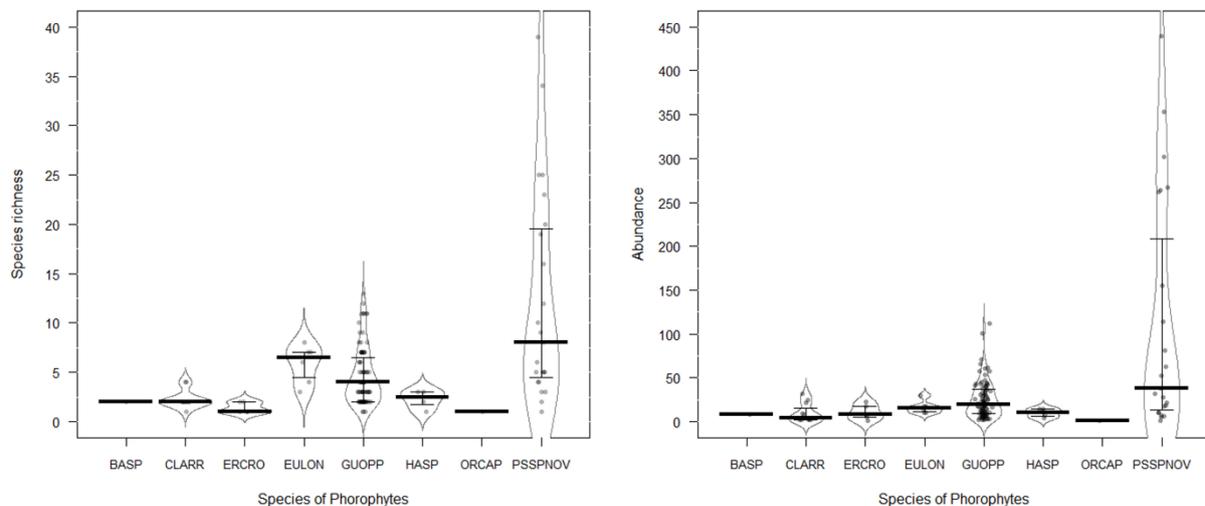
### 1.5.3 Organization of interactions

In our study, the number of interactions (degree) for phorophytes species varied from 1 to 71 (Tables 2 and S1). The phorophyte *Pseudobombax* sp. nov. showed the greatest number of interactions in the network (71 species of epiphytes – 46% of 156 interactions) (Figures 3 and S2; Table S1). Of these, 38 (45%) were exclusive species for this phorophyte, being 16 (42%) species of Orchidaceae, eight (21%) species of Bromeliaceae, four (10%) species of Araceae, four (10%) species of Polypodiaceae, two (5%) species of Aspleniaceae and one (3%) species each at Araliaceae, Begoniaceae, Cactaceae and Piperaceae. In addition, *Pseudobombax* sp. nov. phorophyte interacted with several endangered species (Table S2). While *Oreopanax capitatus* (ORCAP) interacted with one species of vascular epiphyte, *Billbergia horrida* Regel, that was also present in *Pseudobombax* sp. nov. (PSSPN); *Guapira opposita* (GUOPP) and *Eugenia* cf. *longipedunculata* (EULON) (Figures 3 and S2; Table S1). Five species of phorophytes, *Bactris* sp. (BASP), *Clusia arrudea* (CLARR), *Eremanthus crotonoides* (ERCRO), *Handroanthus* sp. (HASP) and *Oreopanax capitatus* interacted between one to nine species of epiphytes (Tables 2 and S1).

Two species of phorophytes, *Pseudobombax* sp. nov. and *G. opposita*, interacted together, with approximately 100% epiphyte recorded in this study (Figures

3 and S2). *Guapira opposita* was the most abundant phorophyte (88 individuals, 62%) (Table S4) and interacted with 46 vascular epiphytes (Figures 3 and S2), with nine exclusive species: *Billbergia tweedieana* Baker, *Campylocentrum brachycarpum* Cogn., *Epidendrum campaccii* Hágsater & L.Sánchez, *Gomesa recurva* R.Br., *Monstera adansonii* Schott, *Pleopeltis squalida* (Vell.), *Stelis argentata* Lindl., *Vriesea gigantea* Gaudich e *Xylobium variegatum* (Ruiz & Pav.) Garay & Dunst., and two endangered species for the Espírito Santo state flora (*Acianthera saurocephala* and *Bulbophyllum cantagallense*) (Tables S1 and S2).

We observed that epiphytic richness per individual phorophyte varies from one (on *Oreopanax capitatus*) to 39 species (46%) recorded on a single individual *Pseudobombax* sp. nov. (Figure 5). *Pseudobombax* sp. nov. was the most generalist phorophyte species (degree = 71). When compared with all other phorophytes species, the dependence of epiphytes species for this phorophyte becomes evident (species strength = 58.7) and (push/pull = 0.8) (Table 2). It was also the largest sized phorophyte (Table S4).



**Figure 5.** Richness (A) and abundance (B) of species of vascular epiphytes by species phorophytes on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil.

**Table 2.** Values of species strength (SS) and push/pull for species phorophytes the network commensal interaction phorophyte-epiphyte recorded on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil.

Phorophytes species	Code	Species		
		strength	Push pull	Degree (k)
<i>Pseudobombax</i> sp. nov.	PSSPNOV	57.68	0.80	71
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	GUOPP	22.52	0.47	46
<i>Clusia arrudea</i> Planch. & Triana ex Engl.	CLARR	0.34	-0.07	9
<i>Eugenia</i> cf. <i>longipedunculata</i> Nied.	EULON	4.27	0.17	19
<i>Eremanthus crotonoides</i> (DC.) Sch. Bip.	ERCRO	0.06	-0.47	2
<i>Handroanthus</i> sp.	HASP	0.09	-0.15	6
<i>Bactris</i> sp.	BASP	0.01	-0.49	2
<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch	ORCAP	0.02	-0.98	1

The most important phorophytes for the epiphytic flora in the inselberg were *Pseudobombax* sp nov. and *Guapira opposita* which together interact with approximately 100% of epiphytes and exclusively interacted with 14 (16%) epiphytic species (Figures 3, S2 and S3). These phorophytes share 33 (39%) species of vascular epiphytes (Figure S2). The other phorophytes interacted an epiphytic flora arising from these two phorophytes (Figures 3 and S2).

The most abundant vascular epiphytes were *Tillandsia usneoides* (1.167 individuals, 23%) followed by *Tillandsia recurvata* (L.) L. (699 individuals, 14%), *T. tenuifolia* L. (543 individuals, 11%) and *Vriesea lubbersii* (Baker) E.Morren (392 individuals, 8%) (Table S2). All belong to the family Bromeliaceae, subfamily Tillandsioideae. The epiphyte *T. usneoides* was the most generalist (high vertex degree value) species and occurred in seven of the eight species of phorophytes (Figure 3; Table S1).

## 1.6 Discussion

The present study is, to our knowledge, the first to use ecological network analysis to investigate the structure and complexity of epiphyte-phorophyte commensalistic interactions in a inselberg. We found a diverse epiphytic community, an unexpected feature for this type of environment (Porembski *et al.*, 1998; Werneck

& Espírito-Santo, 2002). *Pseudobombax* sp. nov. was the most generalist phorophyte and presented individuals with large diameters. Together with the phorophyte size, the morphology of its crown and probably the presence of surface roots exposed in the rock surface (Couto *et al.*, 2016) are important factors for the establishment of epiphytic flora (Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2015, Couto *et al.*, 2016). The other phorophytes exhibit an epiphytic flora probably provided from *Pseudobombax* sp. nov. individuals. Our results support the hypothesis that phorophytes with larger dimensions would show greater diversity of epiphytes and are the ones that most interact with the epiphytes. In addition, we showed that phorophyte size is an important factor for predicting the structure of the epiphyte-phorophyte interaction network in an inselberg. We found a nested pattern and low degree of specialization for the network, as has been found for other epiphyte-phorophyte networks in forest ecosystems in the world (Burns, 2007; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015). Moreover, specialist epiphytes were interacting predominantly with generalist phorophytes species.

#### 1.6.1 Richness and diversity

The richness of vascular epiphytes in this study corroborates the data obtained by Couto *et al.* (2016) and showed relatively high richness recorded in studies that quantify the epiphytic flora in Brazilian rocky environments (Werneck & Espírito-Santo, 2002; Conceição *et al.*, 2007; Alves *et al.*, 2008). This result certainly is related to the presence of large trees in the studied inselberg such as, some individuals of *Pseudobombax* sp. nov. (Table S4), in a theoretically unsuitable environment for the establishment of large arboreal individuals (Porembski *et al.*, 1998; Porembski & Barthlott, 2000).

As expected, we found a positive and significant correlation between richness and abundance of the epiphytic community with the size of phorophytes. This result is supported by other studies that show the relative importance of large phorophytes for the diversity of epiphyte species (Yeaton & Gladstone, 1982; Arévalo & Betancur, 2006; Sáyago *et al.*, 2013; Woods *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Ding *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016). The phorophyte size produces a complexity of ecological factors that are intimately related with the distribution of the epiphyte community. Large trees are usually older (Wang *et al.*, 2016) and therefore they are exposed for a longer time to diaspore settlement events through seeds or plant parts (e.g., *Tillandsia usneoides*).

This is due to the greater surface area exposed to receive the seed rain and for seedling establishment, the greater heterogeneity of microhabitat available, and the improvement in bark quality and larger exposition to air moisture and luminosity. These specific features of older phorophytes, in conjunction, are directly responsible for the greatest diversity and composition of epiphytic species in specific phorophytes (Gentry & Dodson, 1987a; Krömer *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2015; Woods *et al.*, 2015; Taylor & Burns, 2015; Ding *et al.*, 2016). In contrast, small trees are generally young and have a small area available for colonization, with little variation in the environmental conditions (Woods *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016). Although there are species that will rarely establish on great phorophytes. For instance, *Vriesea oligantha* (Baker) Mez (Bromeliaceae) and *Epidendrum saxatile* Lindl. (Orchidaceae) are restricted to *Vellozia* sp. phorophytes in Brazilian *campo rupestre* (Alves *et al.*, 2008) as well as the genus *Pseudolaelia* (Orchidaceae) (Menini Neto *et al.*, 2013).

The vascular epiphyte families with highest richness in this study (Orchidaceae, Bromeliaceae and Polypodiaceae) are also the richest worldwide (Benzing, 1990; Zotz, 2013) in neotropical regions (Gentry & Dodson, 1987b; Kelly *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2007; Boelter, *et al.*, 2014; Freitas *et al.*, 2016). These families have a wide distribution in ecosystems associated with the Brazilian Atlantic Forest (Kersten, 2010; Couto *et al.*, 2016; Freitas *et al.*, 2016). Orchidaceae, the richest family in this study, is also the richest epiphytic family in several surveys carried out worldwide (Gentry & Dodson, 1987b; Benzing, 1990; Zotz, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ding *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016). It is also the dominant epiphytic family in the tropical rainforest of the Brazilian Amazon (Boelter *et al.*, 2014) and is the most diverse family of the Brazilian Atlantic forest canopy (Freitas *et al.*, 2016), being responsible for the high diversity found in its different associated ecosystems such as inselbergs (Almeida *et al.*, 2007; Couto *et al.*, 2016) and *restinga* forests (Quaresma & Jardim, 2014). In flora inventory of inselbergs, Orchidaceae is among the ten families with higher specific richness (Safford & Martinelli, 2000; Gomes & Alves, 2009; Couto *et al.*, 2016).

### 1.6.2 Network structure

The epiphyte-phorophyte network showed a low connectance and degree of specialization and nested structure. This result is consistent with other studies of epiphyte-phorophyte networks in forest ecosystems (Burns, 2007; Sáyago *et al.*, 2013;

Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016). The epiphyte-phorophyte network showed little connection. The little connection is similar to some antagonistic parasite-host networks (Belay *et al.*, 2015) and mutualistic plant-pollinators networks (Blüthgen *et al.*, 2006; Viana & Kleinert, 2006), and for commensal networks (Ceballos *et al.*, 2016). Greater connectance can promote the persistence and resilience of mutualistic networks (Thébault & Fontaine, 2010). There was a low degree of specialization in the use of phorophytes by the epiphytes. This is an expected pattern to structurally dependent plants, such as the epiphytes (Wagner *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016). Ecological theory does not predict strong interactions between commensal species, which are generally established between epiphytic and phorophyte species (Burns, 2007; Sáyago *et al.*, 2013, Zhao *et al.*, 2016; Zotz, 2016).

In general, the low value of specialization demonstrates that the representativeness of the phorophytes occurs similarly among the species of epiphytes. Two species of generalist phorophytes, *Pseudobombax* sp. nov. and *G. opposita*, interacted with approximately 100% of the epiphyte species recorded in this study. The degree of specialization in commensal networks of epiphytes and phorophytes may be a result of the preference of epiphytes for specific characteristics of phorophytes (Sáyago *et al.*, 2013; Taylor *et al.*, 2016). Although phorophyte specificity is uncommon (Alves *et al.*, 2008), often some trees are better phorophytes for epiphytes than others (Benzing, 1990; Laube & Zotz, 2006; Wyse & Burns, 2011; Sanger & Kirkpatrick, 2016) due to their structural properties (Zotz *et al.*, 2005; Wagner *et al.*, 2015) or a combination of these factors (Sáyago *et al.*, 2013; Boelter *et al.*, 2014) which may vary among individual trees according to age (Burns & Zotz, 2010; Taylor & Burns, 2015). However, Callaway *et al.* (2002) and Wagner *et al.* (2015) suggest that epiphyte species should show more evident phorophyte specificity in habitats where climatic conditions are suboptimal for their performance, like rocky outcrops. These habitats have low diversity of potential phorophytes and low abundance of non-vascular epiphytes (such as mosses) and phorophyte specificity is more evident (see Wagner *et al.*, 2015).

The specific environmental characteristics present in the study area, such as total or partial absence of soil, scarcity of water and nutrients, and direct exposure to radiation and winds (Porembski, 2007), can favor the existing asymmetry between the interactions of epiphytes and phorophytes species. The rocky environment does not favor the establishment of diverse and structured arboreal and shrubby strata

(Porembski *et al.*, 1998; Porembski & Barthlott, 2000). Furthermore, sparse shrub/tree vegetation characterizes the community, not favoring the formation of a dense canopy. Here, we found that many epiphytic species were connected to few phorophyte species (generality = 2.05). Nevertheless, the phorophytes were associated with a lot more epiphytes species (vulnerability = 18.01) on average. The low value of generality (2.05) differs from that found in other studies of epiphyte-phorophyte networks in tropical forests (8.8 in Sáyago *et al.*, 2013; 7.2 in Zhao *et al.*, 2015; 8.47 in Ceballos *et al.*, 2016). Tropical forests are highly homogenous at regional scales, favoring the presence of more phorophytes, and providing a greater variety of habitats for epiphytes from the trunk base (including the understory trees and shrubs) to the upper crown (Gentry & Dodson, 1987a; Krömer *et al.*, 2007; Woods *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015). Consequently, the epiphytes interact with a greater number of phorophytes (Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016).

The epiphyte-phorophyte network in the studied inselberg was nested, although the nested structure is commonly associated with mutualistic interaction networks (Jordano, 1987; Bascompte *et al.*, 2003; Campbell *et al.*, 2015). This pattern has recently been found in commensalistic networks of cavity-vertebrate nesters (Cockle *et al.*, 2015) and for phorophytes-epiphyte in forest environments (Burns, 2007; Blick & Burns, 2009; Silva *et al.*, 2010; Piazon *et al.*, 2011; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016) and suggests that processes such as network size, vascular epiphyte succession, species abundance and phorophytes traits are important. We found that the phorophyte species with low interactions were also the phorophytes that had smaller diameters and contained epiphyte communities that are subsets of the communities found in larger phorophytes, which showed higher interactions. Zhao *et al.* (2015) for montane tropical forests in southeastern China reported a similar result. Specialist epiphytes can only occur in older host trees (Bruns, 2007), contributing then to the nested pattern. *Pseudobombax* sp. nov. has a high diversity of specialist epiphytes, and other phorophytes have an epiphytic flora that derive from this phorophyte, leading the epiphyte-phorophyte interaction to a nested pattern. However, another factor that can contribute to the nestedness is a sequential colonization by epiphytes; so that pioneer species are beneficial to the specialist epiphytes species (see Burns, 2007; Silva *et al.*, 2010; Ceballos *et al.*, 2016). Nevertheless, in our study it was not possible to observe this event.

In this study, the community appears sensitive to disturbance, showing to be a fragile system, in which the removal of the generalist phorophyte species, *Pseudobombax* sp. nov, can rapidly lead to a collapse in the system, leading to low epiphyte diversity. This pattern was also found with antagonist networks, predator-prey (Dunne *et al.*, 2002), host-parasite (Solé & Montoya, 2001), and mutualistic plant-ant networks (Barriga *et al.*, 2015). Nevertheless, removal of specialist species usually has little effect on the network structure (Dunne *et al.*, 2002). Therefore, the way species are removed from the network may affect ecosystems in different ways, and this is related to the nature of the interaction among the removed species. Moreover, *Pseudobombax* sp. nov. presents unique interactions in the network, with 45% of species of epiphytes occurring exclusively on this phorophyte, besides the extinction of many endangered species. Although pollinator networks appear to be particularly fragile (Pocock *et al.*, 2013), mutualistic networks in farmland habitats in SW England exhibit, in general, high robustness because the habitats are similar in terms of the composition of plant species and possess few unique interactions (Evans *et al.*, 2013). These results show the importance of the identification and protection of highly connected species to maintain the stability of ecological communities (Solé & Montoya, 2001). The generalist species play an important role in maintaining the richness and robustness of the network and should receive special attention in the conservation of the ecological process that maintain diversity (Memmott *et al.*, 2004). The inselberg flora is naturally fragile (Martinelli, 2007). The inselbergs in the Brazilian Atlantic Forest are exposed to a number of threats, ranging from the loss and fragmentation of marginal habitats (Galindo-Leal *et al.*, 2003), by quarrying (Martinelli, 2007; Couto *et al.*, 2016), by the invasion by exotic species (Martinelli, 2007, De Paula *et al.*, 2016) and indiscriminate collection of species for horticultural purposes (e.g. attractive giant bromeliads, such the genus *Alcantarea* (Versieux & Wanderley, 2015).

### 1.6.3 Organization of the species

In the studied inselberg, the lowest richness and abundance was present in individuals of perennial phorophytes with low longevity, as *Eremanthus crotonoides*. In Brazilian *campos rupestres* (Werneck & Espírito-Santo, 2002; Alves *et al.*, 2008), the most important phorophytes for epiphytes were also those with greater longevity as epiphytes were rarely observed in tree species with lower longevity. The age of the

phorophyte (usually indicated by DBH; Wang *et al.*, 2016) provides a more prolonged exposure to epiphytic seed rain increasing the chances of colonization.

In this study, an individual of species *Pseudobombax* sp. nov. (9 m in height and 117 of the DBH), hosted the highest species richness (39 species). Thus, the alpha diversity for epiphytes on individuals of phorophytes was intermediate, than that observed in studies in tropical forest environments (21 in Kersten & Silva, 2001; 30 in Kersten *et al.*, 2009; 83 in Krömer *et al.*, 2005; 126 in Schuettpelz & Trapnell, 2006; 50 in Zotz & Schultz, 2008). *Pseudobombax* sp. nov. has crown branches with larger diameters and less inclination than the other phorophyte species. Moreover, the presence of exposed roots of considerable thickness on the rocky surface provides an important site for colonization by epiphytes (Couto *et al.*, 2016).

## 1.7 Conclusions

We observed that generalist phorophytes play an important role in maintaining the richness and robustness of the network and need to receive protection in conservation and restoration activities to prevent many secondary extinctions (Memmott *et al.*, 2004), especially in inselbergs. There was a strong relationship between the number of interactions among phorophytes and epiphytes and the phorophyte size, increasing the diversity and abundance of epiphytes, especially in *Pseudobombax* sp. nov. This demonstrates the importance of this arboreal rupicolous species as a biodiversity promoter in inselbergs. The removal of this species in the inselberg will cause a significant negative impact on the epiphytic community.

## 1.8 Supplementary material

**Table S1.** List of vascular epiphytes, their interaction with each phorophytes present in the studied network and total number of interactions (degree (k)) on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. Code of species phorophytes: PSSPNOV (*Pseudobombax* sp. nov.); GUOPP (*Guapira opposita* (Vell.) Reitz); EULON (*Eugenia* cf. *longipedunculata* Nied.); CLARR (*Clusia arrudea* Planch. & Triana ex Engl.); HASP (*Handroanthus* sp.); BASP (*Bactris* sp.); ERCRO (*Eremanthus crotonoides* (DC.) Sch. Bip.); ORCAP (*Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch.).

Code	Species of vascular epiphytes	Species phorophytes								Grau (k)
		PSSPNOV	GUOPP	EULON	CLARR	HASP	BASP	ERCRO	ORCAP	
ACAUR	<i>Acianthera auriculata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	■	■							2
ACBRA.	<i>Acianthera bragae</i> (Ruschi) F.Barros	■								1
ACLUT	<i>Acianthera luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	■	■							2
ACSAU	<i>Acianthera saurocephala</i> (Lodd.) Pridgeon & M.W.Chase	■	■							2
AESQU	<i>Aechmea</i> aff. <i>squarrosa</i> Baker	■	■							1
AENUD	<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	■	■							1
AERAM	<i>Aechmea ramosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	■	■							2
ANSCA	<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	■	■	■						3
ANSOL	<i>Anthurium solitarium</i> Schott	■	■							1
ANSP1	<i>Anthurium</i> sp.1	■	■							1
ANSP2	<i>Anthurium</i> sp.2	■	■							1
ASLUN	<i>Aspasia lunata</i> Lindl.	■	■							1
ASAUR	<i>Asplenium auritum</i> Sw.	■	■							1
ASPRA	<i>Asplenium praemorsum</i> Sw.	■	■							1
BALIE	<i>Baptistonia lietzei</i> (Regel) Chiron & V.P.Castro	■	■	■						2
BASPI	<i>Barbosella spiritusanctensis</i> (Pabst) F.Barros & Toscano	■	■							1

Code	Species of vascular epiphytes	Species phorophytes								Grau (k)
		PSSPNOV	GUOPP	EULON	CLARR	HASP	BASP	ERCRO	ORCAP	
BEREN	<i>Begonia reniformis</i> Dryand.									1
BIHOR	<i>Billbergia horrida</i> Regel									4
BITWE	<i>Billbergia tweedieana</i> Baker									1
BIZEB	<i>Billbergia zebrina</i> (Herb.) Lindl.									1
BRMAR	<i>Brasiliorchis marginata</i> (Lindl.) R.B.Singer et al.									2
BRPHO	<i>Brasiliorchis phoenicanthera</i> (Barb.Rodr.) R.B.Singer et al.									1
BUCAN	<i>Bulbophyllum cantagallense</i> (Barb.Rodr.) Cogn.									4
CABRA	<i>Campylocentrum brachycarpum</i> Cogn.									1
CAORN	<i>Campylocentrum ornithorrhynchum</i> (Lindl.) Rolfe									2
CAACR	<i>Campyloneurum acrocarpon</i> Fée									1
CACEN	<i>Campyloneurum centrobrasilianum</i> Lellinger									1
CASES	<i>Catopsis sessiliflora</i> (Ruiz and Pav.) Mez									1
CHPAC	<i>Christensonella pachyphylla</i> (Schltr. ex Hoehne) Szlach. et al.									2
CHSUB	<i>Christensonella subulata</i> (Lindl.) Szlach. et al.									1
EDLIN	<i>Edmundoa lindenii</i> (Regel) Leme									2
ELBRA	<i>Elleanthus brasiliensis</i> (Lindl.) Rchb.f.									1
ENPAT	<i>Encyclia patens</i> Hook.									3
EPAVI	<i>Epidendrum avicula</i> Lindl.									2
EPCAM	<i>Epidendrum campaccii</i> Hágsater & L.Sánchez									1
EPRIG	<i>Epidendrum rigidum</i> Jacq.									1
EPTRI	<i>Epidendrum tridactylum</i> Lindl.									1
EUACT	<i>Eurystyles actinosophila</i> (Barb.Rodr.) Schltr.									1
GOREC	<i>Gomesa recurva</i> R.Br.									1
HASAL	<i>Hatiora salicornioides</i> (Haw.) Britton & Rose									1
HEBRA	<i>Heterotaxis brasiliensis</i> (Brieger & Illg) F.Barros									1
ISLIN	<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R.Br.									1
LECRU	<i>Lepismium cruciforme</i> (Vell.) Miq.									2

Code	Species of vascular epiphytes	Species phorophytes								Grau (k)
		PSSPNOV	GUOPP	EULON	CLARR	HASP	BASP	ERCRO	ORCAP	
MAATL	<i>Markea atlantica</i> Stehmann & Giacomini									2
MISQU	<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota									4
MITEC	<i>Microgramma tecta</i> (Kaulf.) Alston									3
MIVAC	<i>Microgramma vacciniifolia</i> (Langsd. & Fisch.) Copel.									1
MOADA	<i>Monstera adansonii</i> Schott									1
MORUF	<i>Mormolyca rufescens</i> (Lindl.) M.A.Blanco									1
NEDAY	<i>Neoregelia dayvidiana</i> Leme & A.P.Fontana									1
NEPAU	<i>Neoregelia pauciflora</i> L.B.Sm.									2
NEEXA	<i>Nephrolepis exaltata</i> (L.) Schott									2
NICRA	<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger									1
OCDEC	<i>Octomeria decumbens</i> Cogn.									1
OCDEN	<i>Octomeria densiflora</i> Barb.Rodr.									1
ORCAP	<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch.									1
PEITA	<i>Peperomia itatiaiana</i> Yunck.									1
PEROT	<i>Peperomia rotundifolia</i> (L.) Kunth									2
PERUB	<i>Peperomia rubricaulis</i> (Nees) A.Dietr.									2
PETET	<i>Peperomia tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.									2
PHCOR	<i>Philodendron cordatum</i> Kunth ex Schott									4
PHEDM	<i>Philodendron edmundoi</i> G.M.Barroso									1
PLHIR	<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota									1
PLMIN	<i>Pleopeltis minima</i> (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai									1
PLPLE	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i> (Raddi) Alston									3
PLSQU	<i>Pleopeltis squalida</i> (Vell.) de la Sota									1
POCON	<i>Polystachya concreta</i> (Jacq.) Garay & Sweet									3
QUARV	<i>Quesnelia arvensis</i> (Vell.) Mez									3

Code	Species of vascular epiphytes	Species phorophytes								Grau (k)
		PSSPNOV	GUOPP	EULON	CLARR	HASP	BASP	ERCRO	ORCAP	
QUKAU	<i>Quesnelia kautskyi</i> C.M.Vieira	■								1
QUSTRO	<i>Quesnelia strobilispica</i> Wawra	■								1
RHLIN	<i>Rhipsalis lindbergiana</i> K.Schum.	■	■							2
RHTER	<i>Rhipsalis teres</i> (Vell.) Steud.	■	■	■	■	■				5
SPGRO	<i>Specklinia grobyi</i> (Batem. ex Lindl.) F.Barros	■	■							2
STARG	<i>Stelis argentata</i> Lindl.	■								1
TIGAR	<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	■	■	■	■			■		5
TILOL	<i>Tillandsia loliacea</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	■	■	■						2
TIREC	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	■	■	■	■	■				5
TISTR	<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	■	■	■						4
TITEN	<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	■	■	■	■	■				4
TIUSN	<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	■	■	■	■	■	■	■	■	7
VRATR	<i>Vriesea atra</i> Mez	■								1
VRGIG	<i>Vriesea gigantea</i> Gaudich.	■	■							1
VRLUB	<i>Vriesea lubbersii</i> (Baker) E.Morren	■	■	■				■		4
VRVAG	<i>Vriesea vagans</i> (L.B.Sm.) L.B.Sm.	■								1
XYVAR	<i>Xylobium variegatum</i> (Ruiz & Pav.) Garay & Dunst.	■	■							1
<b>Degree (k) of the phorophytes</b>		71	46	19	9	6	2	2	1	

**Table S2.** List of 85 vascular epiphytes, 44 genera distributed in 11 families followed by the number of individuals and the number of colonized phorophytes on a montane inselberg, Espirito Santo state, Brazil. In front of the names of the families, the numbers of genera and species are shown in parenthesis.

Code	Family / Species	No individuals	No colonized phorophytes
<b>Araceae Juss. (3/7)</b>			
ANSCA	<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	79	17
ANSOL	<i>Anthurium solitarium</i> Schott	51	6
ANSP1	<i>Anthurium</i> sp.1	24	3
ANSP2	<i>Anthurium</i> sp.2	7	2
MOADA	<i>Monstera adansonii</i> Schott	3	2
PHCOR	<i>Philodendron cordatum</i> Kunth ex Schott	42	22
PHEDM	<i>Philodendron edmundoi</i> G.M.Barroso	18	3
<b>Araliaceae Juss. (1/1)</b>			
ORCAP	<sup>b</sup> <i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch.	1	1
<b>Aspleniaceae Newman (1/2)</b>			
ASPRA	<i>Asplenium praemorsum</i> Sw.	12	1
ASaur	<i>Asplenium auritum</i> Sw.	10	2
<b>Begoniaceae C.Agardh (1/1)</b>			
BEREN	<i>Begonia reniformis</i> Dryand.	1	1
<b>Bromeliaceae A.Juss. (7/22)</b>			
AESQU	<i>Aechmea</i> aff. <i>squarrosa</i> Baker	4	1
AENUD	<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	8	1
AERAM	<i>Aechmea ramosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	5	2
BIHOR	<i>Billbergia horrida</i> Regel	60	25
BIZEB	<i>Billbergia zebrina</i> (Herb.) Lindl.	6	3
BITWE	<i>Billbergia tweedieana</i> Baker	4	2
EDLIN	<i>Edmundoa lindenbergii</i> (Regel) Leme	134	15
NEDAY	<i>Neoregelia dayvidiana</i> Leme & A.P.Fontana	24	1
NEPAU	<i>Neoregelia pauciflora</i> L.B.Sm.	4	2
QUARV	<i>Quesnelia arvensis</i> (Vell.) Mez	5	3
QUKAU	<sup>a,b</sup> <i>Quesnelia kautskyi</i> C.M.Vieira	11	1
QUSTRO	<i>Quesnelia strobilispica</i> Wawra	3	1
TIGAR	<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	265	76
TILOL	<i>Tillandsia loliacea</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	10	5
TIREC	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	699	42
TISTR	<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	33	17
TITEN	<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	543	63
TIUSN	<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	1167	87

VRATR	<i>Vriesea atra</i> Mez	1	1
VRGIG	<i>Vriesea gigantea</i> Gaudich.	5	4
VRLUB	<i>Vriesea lubbersii</i> (Baker) E.Morren	392	36
VRVAG	<i>Vriesea vagans</i> (L.B.Sm.) L.B.Sm.	4	2
<b>Cactaceae Juss. (3/4)</b>			
HASAL	<i>Hatiora salicornioides</i> (Haw.) Britton & Rose	9	3
LECRU	<i>Lepismium cruciforme</i> (Vell.) Miq.	49	17
RHLIN	<i>Rhipsalis lindbergiana</i> K.Schum.	18	7
RHTER	<i>Rhipsalis teres</i> (Vell.) Steud.	117	40
<b>Lomariopsidaceae Alston (1/1)</b>			
NEEXA	<i>Nephrolepis exaltata</i> (L.) Schott	32	9
<b>Orchidaceae A.Juss. (22/34)</b>			
ACAUR	<sup>a,b</sup> <i>Acianthera auriculata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	22	4
ACBRA	<i>Acianthera braggae</i> (Ruschi) F.Barros	2	1
ACLUT	<i>Acianthera luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	14	5
ACSAU	<sup>a,b</sup> <i>Acianthera saurocephala</i> (Lodd.) Pridgeon & M.W.Chase	8	3
ASLUN	<i>Aspasia lunata</i> Lindl.	71	3
BALIE	<i>Baptistonia lietzei</i> (Regel) Chiron & V.P.Castro	5	4
BASPI	<sup>a,b</sup> <i>Barbosella spiritusanctensis</i> (Pabst) F.Barros & Toscano	7	2
BRMAR	<i>Brasiliorchis marginata</i> (Lindl.) R.B.Singer et al.	85	8
BRPHO	<i>Brasiliorchis phoenicanthera</i> (Barb.Rodr.) R.B.Singer et al.	1	1
BUCAN	<sup>a,b</sup> <i>Bulbophyllum cantagallense</i> (Barb.Rodr.) Cogn.	188	24
CABRA	<i>Campylocentrum brachycarpum</i> Cogn.	1	1
CAORN	<i>Campylocentrum ornithorrhynchum</i> (Lindl.) Rolfe	29	7
CAACR	<i>Campyloneurum acrocarpon</i> Fée	4	1
CACEN	<i>Campyloneurum centrobrasilianum</i> Lellinger	2	1
CASES	<i>Catopsis sessiliflora</i> (Ruiz and Pav.) Mez	2	1
CHPAC	<i>Christensonella pachyphylla</i> (Schltr. ex Hoehne) Szlach. et al.	35	5
CHSUB	<i>Christensonella subulata</i> (Lindl.) Szlach. et al.	109	4
ELBRA	<i>Elleanthus brasiliensis</i> (Lindl.) Rchb.f.	17	6
ENPAT	<i>Encyclia patens</i> Hook.	125	23
EPAVI	<i>Epidendrum avicula</i> Lindl.	2	2
EPCAM	<i>Epidendrum campaccii</i> Hágsater & L.Sánchez	1	1
EPRIG	<i>Epidendrum rigidum</i> Jacq.	2	1
EPTRI	<i>Epidendrum tridactylum</i> Lindl.	9	4
EUACT	<i>Eurystyles actinosophila</i> (Barb.Rodr.) Schltr.	6	1
GOREC	<i>Gomesa recurva</i> R.Br.	10	5
HEBRA	<i>Heterotaxis brasiliensis</i> (Brieger & Illg) F.Barros	9	2
ISLIN	<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R.Br.	5	2
MORUF	<i>Mormolyca rufescens</i> (Lindl.) M.A.Blanco	8	3
OCDEC	<i>Octomeria decumbens</i> Cogn.	71	6
OCDEN	<i>Octomeria densiflora</i> Barb.Rodr.	5	1
POCON	<i>Polystachya concreta</i> (Jacq.) Garay & Sweet	10	7

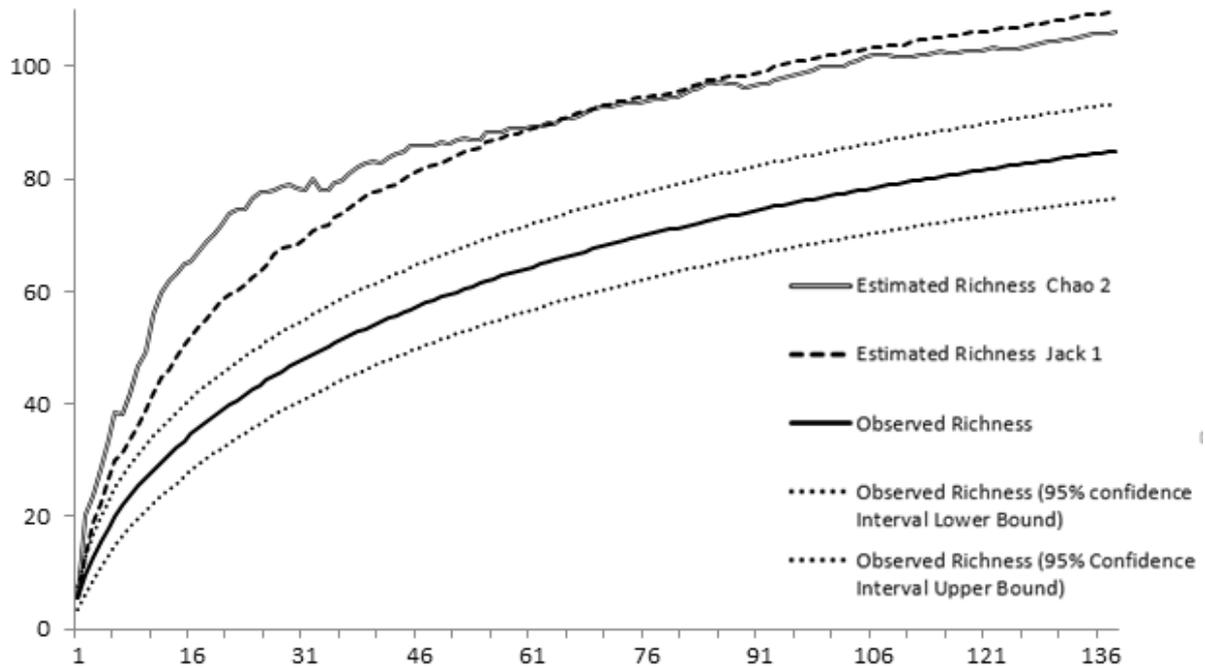
SPGRO	<i>Specklinia grobyi</i> (Batem. ex Lindl.) F.Barros	16	6
STARG	<i>Stelis argentata</i> Lindl.	4	1
XYVAR	<i>Xylobium variegatum</i> (Ruiz & Pav.) Garay & Dunst.	1	1
<b>Piperaceae Giseke (1/4)</b>			
PEITA	<i>Peperomia itatiaiana</i> Yunck.	9	2
PEROT	<i>Peperomia rotundifolia</i> (L.) Kunth	5	3
PERUB	<i>Peperomia rubricaulis</i> (Nees) A.Dietr.	16	4
PETET	<i>Peperomia tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.	10	4
<b>Polypodiaceae J.Presl (3/8)</b>			
MISQU	<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	160	47
MIVAC	<i>Microgramma vacciniifolia</i> (Langsd. & Fisch.) Copel.	21	1
MITEC	<i>Microgramma tecta</i> (Kaulf.) Alston	23	9
NICRA	<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	10	2
PLHIR	<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	3	1
PLMIN	<i>Pleopeltis minima</i> (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai	3	1
PLPLE	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i> (Raddi) Alston	10	7
PLSQU	<i>Pleopeltis squalida</i> (Vell.) de la Sota	1	1
<b>Solanaceae A.Juss. (1/1)</b>			
MAATL	<i>Markea atlantica</i> Stehmann & Giacomini	22	8

<sup>a</sup>Species threatened of the extinction for Brazil (according MMA, 2104).

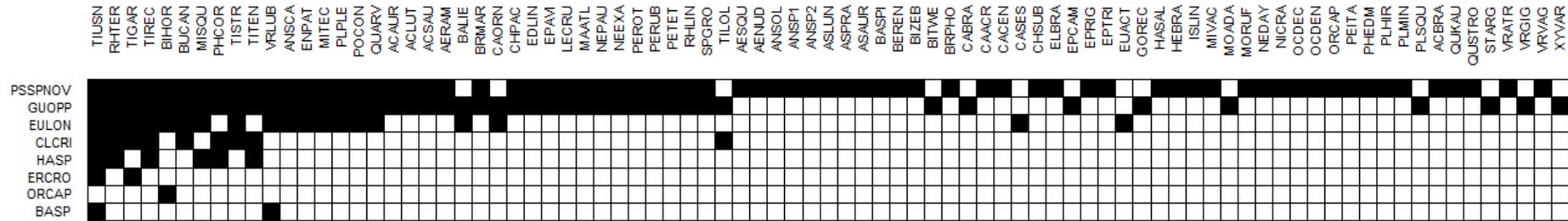
<sup>b</sup>Species threatened of the extinction for Espírito-Santo (according Kollmann *et al.*, 2007).

**Table S3.** Estimation of sampling completeness of interactions analyses for each phorophyte species from which more than five individuals were sampled.  $S_{obs}$ : number of interactions observed; Chao S (Chao2 estimator) (see methods); N: number of individuals sampled of each species. Detection: the proportion of interactions observed out of all those that are expected. Identify the name of each phorophyte species see Table S1, this section.

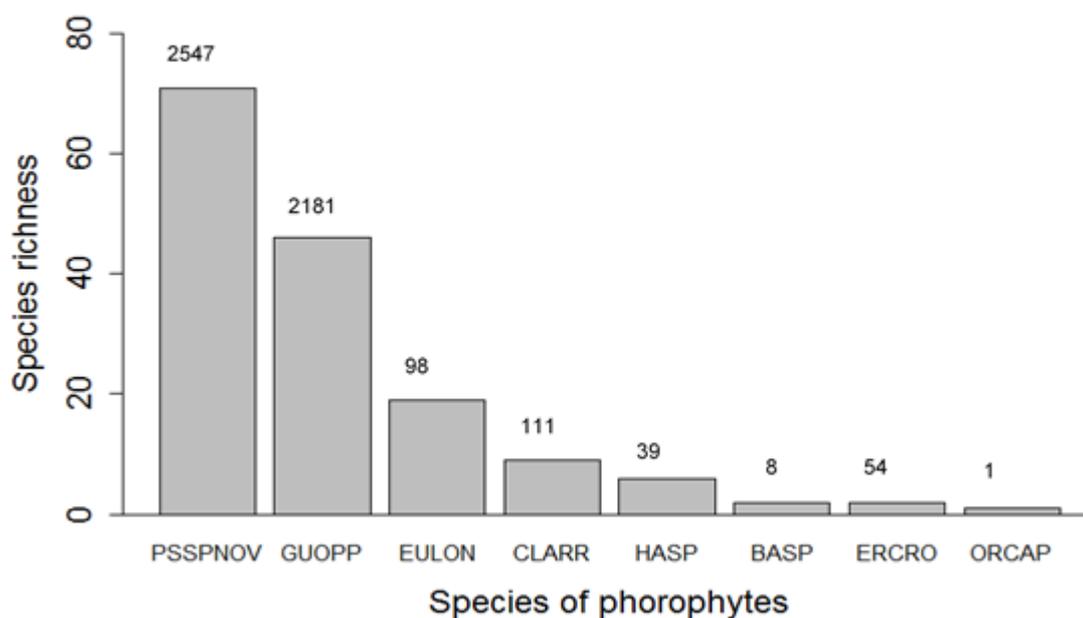
	CLARR	ERCRO	EULON	GUOPP	PSSPNOV
<b><math>S_{obs}</math></b>	9	2	19	46	71
<b>Chao S</b>	20	2	27	61	71
<b>N</b>	12	6	6	88	23
<b>Detection (%<math>S_{obs}</math>)</b>	0.45	1	0.70	0.75	1



**Figure S1.** Species accumulation curve and richness estimations for the 138 phorophytes sampled on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil, showing the observed number of species in our dataset (black solid line), its 95% confidence interval (dotted black lines) and the number of species estimated, using two richness estimators: Chao 2 and Jackknife 1. According to the non-parametric diversity estimator Chao 2, the sampling represented 80% for epiphyte species (observed richness: 85; estimated richness: 106). The Jackknife 1 estimator resulted in a sufficient sample of 78% for epiphyte species (observed richness: 85; estimated richness: 109).



**Figure S2.** Phorophyte-epiphyte interaction matrix on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. Species are ordered, in rows (phorophytes) of larger size species for smaller species (DBH) and columns (epiphytes) from the most generalized to the most specializes. Black cells indicate presence of interactions. Identify the name of each phorophyte and epiphyte species see Table S1, this section.



**Figure S3.** Species richness of epiphytes present in each phorophytes species on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil. The bars represent the species richness (number of species for each phorophytes) and the numbers above each bar corresponds to the abundance of epiphytes. PSSPNOV: *Pseudobombax* sp. nov.; GUOPP: *Guapira opposita*; EULON: *Eugenia* cf. *longipedunculata*; CLARR: *Clusia arrudea*; HASP; *Handroanthus* sp.; BASP: *Bactris* sp.; ERCRO: *Eremanthus crotonoides*; ORCAP *Oreopanax capitatus*.

**Table S4.** Tree species sampled on a montane inselberg, Espírito Santo state, Brazil, followed by No (number of phorophytes individuals); Trans (occurrence of species in transects), DA (absolute density); DR (relative density); FA (absolute frequency in transects); FR (relative frequency in transects). Dentrometric data: Basal area; DBH (diameter at breast height); Total tree height; Height trunk (height until the first inversion for the primary branches) and Number of primary branches.

Tree species	No	Trans	DA (ind./ha)	DR (%)	FA	FR (%)	Basal area (m <sup>2</sup> / ha)	DBH ±DP(cm)	Tree height±DP(m)	Height trunk ±DP(m)	Number of primary branches ±DP
<i>Bactris</i> sp.	1	1	5	0.69	5	1.72	0.0089	4.77	6.00	0	0
<i>Clusia arrudea</i>	12	8	60	8.39	40	13.80	0.3886	8.68 ± 2.80	6.00 ± 1.50	0.95 ± 0.40	3±1.10
<i>Croton floribundus</i> *	1	1	5	0.69	5	1.72	0.0159	6.37	6.10	5.00	2
<sup>a</sup> <i>Eremanthus crotonoides</i>	6	5	30	4.20	25	8.62	0.0636	5.19 ± 0.20	5.00 ± 1.50	2.24 ± 0.80	3±0.80
<i>Eugenia</i> cf. <i>longipedunculata</i>	6	6	30	4.20	30	10.34	0.2845	9.90 ± 5.20	6.78 ± 1.90	2.97 ± 1.70	2±0.80
<i>Guapira opposita</i>	88	19	440	61.54	95	32.76	5.3898	11.16 ± 5.60	5.99 ± 1.60	2.59 ± 1.40	2±1.00
<i>Handroanthus</i> sp.	4	2	20	2.81	10	3.45	0.0543	5.80 ± 1.10	3.58 ± 0.80	3.00 ± 0.80	2
<sup>a</sup> <i>Oreopanax capitatus</i>	1	1	5	0.69	5	1.72	0.0631	12.68	5.00	3.00	2
<i>Pseudobombax</i> sp. nov.	23	14	115	16.10	70	24.14	24.6977	40.67 ± 33.60	8.00 ± 3.00	4.60±3.90	3±0.80
<i>Vernonanthura discolor</i> *	1	1	5	0.69	5	1.72	0.2298	24.19	11.00	7.00	2

\*Species that were not phorophytes.

<sup>a</sup>Species threatened of the extinction for Espírito-Santo (according Kollmann *et al.*, 2007).

## References supplementary material

KOLLMANN, L. J. C, FONTANA, A. P., SIMONELLI, M., FRAGA, C. N. 2007. As angiospermas ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo. *In*: Simonelli, M., Fraga, C.N. (Orgs.). Espécies da flora ameaçadas de extinção no estado Espírito Santo. IPEMA, Vitória, pp. 105-137.

MMA (MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE). 2014. Portaria N° 443, 17/12/2014. Recognizes the official national list of endangered plant species. Available in: <http://www.mma.gov.br/biodiversidade/especies-ameacadas-de-extincao/atualizacao-das-listas-de-especies-ameacadas>. Access in: 15 de October de 2016.

## CAPÍTULO 2

---

### **Modularidade e especialização nas interações entre epífitas vasculares e forófitos em uma floresta nebulosa do Domínio Atlântico**

#### **2.1 Resumo**

Diferentes interações entre espécies estruturam as comunidades naturais e têm sido descritas como redes ecológicas complexas. A estrutura interconectada das epífitas-forófitos pode ser descrita como rede ecológica, na qual as epífitas vasculares germinam e crescem sobre forófitos (árvores-suporte) assumindo uma distribuição horizontal (entre as espécies de forófitos) e vertical (dentro dos forófitos, desde a base do fuste até a copa; *i.e.*, zonas ecológicas). Os forófitos criam micro-habitats verticais que são ocupados pelas epífitas e sua divisão em zonas ecológicas tem a finalidade de compreender os padrões de ocupação da comunidade epifítica. Neste estudo, a abordagem de redes ecológicas é aplicada para avaliar os padrões gerais de organização da estrutura horizontal e vertical das interações entre epífitas-forófitos em uma floresta nebulosa, no estado do Espírito Santo, Brasil. Testamos três hipóteses principais. Primeira, a rede possui uma baixa especialização ( $H_2'$ ) e uma estrutura aninhada. Segunda, esperamos que a estrutura vertical da rede seja modular, e que a formação de módulos (subgrupos de interação) pelas epífitas seja explicada pelo padrão de ocupação vertical nos forófitos. Desta maneira, as espécies de epífitas mais generalistas em relação ao habitat serão prováveis conectoras desses módulos. Terceira, as epífitas serão encontradas em zonas ecológicas específicas nos forófitos. Assim, maior riqueza será observada nas porções inferiores em relação às porções superiores dos forófitos, já que nessas últimas as condições microclimáticas podem ser mais extremas. A rede exibiu uma estrutura aninhada e pouco especializada, apresentando propriedades compartilhadas com outras redes epífitas vasculares e forófitos em ambiente de florestas no mundo. Encontramos uma rede vertical pouco modular, dado que 65% das espécies são comuns aos três módulos, que refletem a organização vertical no forófito. A riqueza e abundância de epífitas vasculares diferiram de acordo com as zonas ecológicas dos forófitos. A riqueza e abundância das epífitas foram maiores no fuste e na copa externa, respectivamente. O tamanho

dos indivíduos de forófitos (representado pelo DAP, diâmetro à altura do peito) foi um fator importante influenciando na estrutura da rede, possivelmente devido ao aumento da área de habitat, tempo disponível para a colonização das epífitas e maior número de microambientes. Nossos resultados suportam a importância do tamanho dos forófitos para a estrutura da rede. Além disso, fornece uma orientação relevante para pesquisas futuras sobre as características e os padrões de organização vertical e horizontal da rede epífitas vasculares e forófitos.

**Palavras-chave:** Aninhamento, comensalismo, estratificação vertical, facilitação, Floresta Atlântica, interação planta-planta, metacomunidade

## 2.2 Abstract

Different interactions between species structure natural communities and have been described as complex ecological networks. The interconnected structure of the epiphytes-phorophytes can be described as ecological networks, in which the vascular epiphytes germinate and grow on phorophytes (support-trees) assuming a horizontal distribution (among the species of phorophytes) and vertical (within the phorophytes, from the base of the tree trunk to the crown, i.e. ecological zones). Phorophytes create vertical microhabitats that are occupied by epiphytes and their division into ecological zones has the purpose of understanding the occupancy patterns of the epiphytic community. In this study, the ecological network approach is applied to evaluate the general organization patterns of the horizontal and vertical structure of the interaction between epiphyte-phorophyte in a cloud forest, Espírito Santo state, Brazil. We tested three main hypotheses. First, the network has a low specialization ( $H_2'$ ) and a nested structure. Second, we expect the vertical structure of the network to be modular and that the formation of modules (subgroups of interaction) by the epiphytes is explained by the pattern of vertical occupation on the phorophytes. In this way, the most generalist species of epiphytes in relation to the habitat will be possible connectors of these modules. Third, the epiphytes will be found at specific ecological zones on the phorophytes. Thus, greater richness will be observed in the lower portions in relation to the upper portions of the phorophytes. The network exhibited a nested and low specialized structure, presenting shared properties with other vascular epiphytes and phorophytes networks in forest environments around the world. We found a little

modular vertical network, once 65% of the species are common to the three modules, which reflect the vertical organization on the phorophyte. The richness and abundance of vascular epiphytes differed according to the ecological zones of the phorophytes. The richness and abundance of the epiphytes were higher in the trunk and in the outer crown, respectively. The size of the individuals of phorophytes (represented by DBH, diameter at breast height) was an important factor influencing the structure of the network, possibly due to the increase in habitat area, time available for colonization of epiphytes and greater number of microenvironments. Our results support the importance of the size of the phorophytes for the network structure. In addition, provides a relevant guidance for future research on the characteristics and the vertical and horizontal organization patterns of the vascular epiphyte and phorophyte network

**Keywords:** Atlantic Forest, commensalism, facilitation, metacommunity, nestedness, plant-plant interaction, vertical stratification

### 2.3 Introdução

Redes ecológicas complexas descrevem as interações entre espécies, estrutura e propriedades subjacentes das comunidades ecológicas (Jordano, 1987; Evans *et al.*, 2013; Ceballos *et al.*, 2016). São caracterizadas por duas propriedades gerais: o número de interações que cada espécie mantém na rede e a composição das espécies unidas pelas interações (Burns, 2007; Silva *et al.*, 2016; Taylor & Zotz, 2016). Diversas métricas (*e.g.*, conectância, especialização da rede, aninhamento e a modularidade) são empregadas para descrever a estrutura dos diferentes tipos de interação (Jordano, 1987; Silva *et al.*, 2010; Belay *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016). Comparativamente, a conectância e a especialização da rede ainda são poucos explorados, sendo a organização das interações entre espécies frequentemente averiguadas por padrões de aninhamento e modularidade. O aninhamento é caracterizado por um grupo de espécies com menor número de interações (especialistas) que representam um subconjunto das espécies com maior número de interações (generalistas) (Almeida-Neto *et al.*, 2008), também consiste em um padrão estrutural em que espécies pouco conectadas (especialistas) interagem com um subconjunto de espécies muito conectadas (generalistas), espécies generalistas interagem entre si e existe uma baixa frequência de interações entre espécies

especialistas (Bascompte *et al.*, 2003; Guimarães *et al.*, 2006). Por sua vez, a modularidade trata da divisão de uma rede em compartimentos, ou módulos, em que as espécies dentro dos módulos interagem mais fortemente umas com as outras do que com as espécies de outros módulos. Os módulos representam, assim, sub-redes dentro de uma rede (Guimerà & Amaral, 2005a,b; Olesen *et al.*, 2007; Dormann & Strauss, 2014; Carstensen *et al.*, 2016).

O aninhamento e a modularidade têm emergido como padrões consistentes encontrados em redes de interações mutualísticas (*e.g.*, plantas e seus polinizadores ou dispersores) e antagonistas (*e.g.*, parasitos-peixes hospedeiro; trepadeiras-forófitos) (Bascompte *et al.*, 2003; Thébaud & Fontaine, 2010; Sfair *et al.*, 2011; Pires & Guimarães Jr., 2012; Belay *et al.*, 2015; Carstensen *et al.*, 2016). O principal processo emergente das interações comensais, como as que as epífitas e forófitos apresentam, é o aninhamento (Burns, 2007; Blick & Burns, 2009; Silva *et al.*, 2010; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016; Taylor & Zotz, 2016). Alguns processos sugeridos relacionados ao aninhamento nas redes epífitas-forófitos são a sucessão das epífitas vasculares, a abundância de espécies, as características dos forófitos (*e.g.*, tamanho - DAP) e o tamanho da rede (Burns, 2007; Blick & Burns, 2009; Silva *et al.*, 2010; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016; Taylor *et al.*, 2016). Por exemplo, a colonização sequencial de espécies de epífitas pioneiras generalistas pode facilitar a colonização de outras espécies epífitas especialistas (Burns, 2007; Silva *et al.*, 2010; Ceballos *et al.*, 2016; Taylor *et al.*, 2016). Alternativamente, Zhao *et al.* (2015) realizaram um estudo em florestas tropicais montanas no sudeste da China e observaram que espécies de forófitos com baixa interação apresentavam menor tamanho e continham subconjuntos das comunidades de epífitas presentes nos forófitos maiores que conseqüentemente apresentaram maiores interações.

As redes mutualísticas podem se apresentar menos modulares ou compartimentalizadas quando comparadas com redes antagonistas. Já redes antagonistas tendem a exibir interações mais especializadas na formação de módulos (Belay *et al.*, 2013; Belay *et al.*, 2015). A modularidade tem sido detectada em tipos distintos de redes de interações, incluindo polinizador-planta (Olesen *et al.*, 2007; Carstensen *et al.*, 2016), predador-presa (Krause *et al.*, 2003), parasita-hospedeiro (Sfair *et al.*, 2010; Belay *et al.*, 2013; Pinheiro *et al.*, 2016), redes planta-frugívoro

(morcegos e aves) (Mello *et al.*, 2011a). Porém, para nosso conhecimento, padrões de modularidade ainda são desconhecidos para redes de comensalismo.

Nas interações epífitas-forófitos a existência de módulos poderia refletir as respostas por parte de algumas espécies de epífitas as diferentes características ambientais dentro dos forófitos (da base até a copa externa). As epífitas necessitam obrigatoriamente de suporte físico dos forófitos, mas não de seus nutrientes e água que são fornecidos pelo ar úmido ou pela chuva (Johansson, 1974; Benzing, 1990; Zotz, 2016). Os forófitos são organismos facilitadores para as epífitas, pois eles criam e modificam o ambiente (McIntire & Farjano, 2014), garantindo a formação de ambientes com diferentes micro-habitats em uma única árvore (Sanger & Kirkpatrick, 2016). Os forófitos criam micro-habitats verticais compostos por variações microclimáticas, que estão presentes entre a base dos forófitos até as ramificações mais jovens da copa, os quais representam um forte filtro ambiental para o estabelecimento da flora epifítica e permite que as espécies de epífitas encontrem diferentes habitats verticais para sobreviver (Johansson, 1974; Krömer *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2015; Woods *et al.*, 2015; Sanger & Kirkpatrick, 2016; Wang *et al.*, 2016). Desse modo, a distribuição vertical das epífitas é determinada pela diversificação de condições e recursos dentro dos forófitos (Johansson, 1974; Kelly *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2007; Sanger & Kirkpatrick, 2015; Woods *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Petter *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016), tais como a intensidade de luz, temperatura, umidade do ar, velocidade do vento, acúmulo de matéria orgânica e tipo de substrato (ter Steege & Cornelissen 1989, Benzing, 1990; Petter *et al.*, 2016; Zotz, 2016).

Para a distribuição vertical das epífitas vasculares o emprego das chamadas zonas ecológicas (Johansson, 1974), que consiste na divisão dos forófitos em 'zonas' naturais conforme as condições ambientais, têm sido frequentemente aplicado para capturar a estratificação vertical das epífitas (por exemplo, ter Steege & Cornelissen, 1989; Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016). As diferenças nas condições microclimáticas têm sido sugeridas como os principais mecanismos para germinação e sobrevivência de epífitas nos estratos verticais e também em diferentes tipos de forófitos e de florestas (Krömer *et al.*, 2007; Wagner *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Sanger & Kirkpatrick, 2016). A distribuição espacial das epífitas vasculares varia de acordo com os gradientes ecológicos verticais e horizontais (*e.g.*, entre diferentes espécies de forófitos) (ter Steege & Cornelissen, 1989; Benzing, 1990; Nieder *et al.*, 2001; Zhao *et al.*, 2015; Zotz, 2016).

As epífitas abrangem uma fração importante da diversidade de plantas tropicais e subtropicais (Zotz, 2013; Zotz 2016), contribuindo com 50% em algumas florestas montanas (Kelly *et al.*, 2004). Considerando a importância das epífitas vasculares, recentes esforços têm sido realizados para compreender a ocorrência dos padrões gerais em redes epífitas-forófitos (Burns, 2007; Silva *et al.*, 2010; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Taylor & Zotz, 2016). No entanto, grande parte desses estudos investigam subconjuntos de comunidades relativamente pobres em algumas espécies (Burns, 2007; Blick & Burns, 2009; Ceballos *et al.*, 2016) ou grupos específicos, como bromélias (Sáyago *et al.*, 2013) e orquídeas (Silva *et al.*, 2010). Além disso, esses estudos foram realizados para compreender a estrutura horizontal da interação (Burns, 2007; Zhao *et al.*, 2015; Caballos *et al.*, 2016). Mesmo que os estudos de redes comensais tenham sido realizado em ambientes florestais, nenhum estudo caracterizou essa interação em florestas nebulares. As florestas nebulares tropicais e subtropicais compreendem florestas de maiores altitudes, onde são frequentemente cobertas por nevoeiros. Outras características ambientais importantes são os elevados níveis de precipitação horizontal e umidade do ar (Brujinzeel *et al.*, 2010). Conseqüentemente, esses ambientes são de grande importância para a biodiversidade de plantas, especialmente para as epífitas vasculares (Gentry & Dodson, 1987a; Mehltreter *et al.*, 2005; Furtado & Menini Neto, 2016; Wang *et al.*, 2016) e avasculares (Normann *et al.*, 2010).

Neste estudo, nós investigamos os padrões gerais de organização da estrutura horizontal e vertical das interações epífitas-forófitos em uma floresta nebulosa (floresta ombrófila densa montana), no estado do Espírito Santo, sudeste do Brasil. Testamos três hipóteses principais. Primeira, a rede possui uma baixa especialização ( $H_2'$ ) e uma estrutura aninhada. Segunda, esperamos que a estrutura vertical da rede seja modular, e que a formação de módulos pelas epífitas seja explicada pelo padrão de ocupação vertical nos forófitos. Desta maneira, as espécies de epífitas mais generalistas em relação ao habitat serão prováveis conectoras desses módulos. Terceira, as epífitas serão encontradas em zonas ecológicas específicas nos forófitos. Portanto, maior riqueza será observada nas porções inferiores em relação às porções superiores dos forófitos, já que nessas últimas as condições microclimáticas podem ser mais extremas (ver Steege & Cornelissen 1989, Benzing, 1990; Zotz, 2016). Partimos do pressuposto que variações microclimáticas a partir da base até o dossel do forófito influenciam a distribuição vertical das epífitas (Krömer *et al.*, 2007; Zhao *et*

*al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016), na qual a umidade pode ser o principal fator limitante para o estabelecimento e o desenvolvimento de epífitas vasculares (Kersten *et al.*, 2009b; Wagner *et al.*, 2013).

## **2.4 Métodos**

### **2.4.1 Área de estudo**

O estudo foi conduzido na localidade de Pedra dos Pontões ou Pontões de Mimoso do Sul (20°56'S e 41°32'W), no município de Mimoso do Sul, sul do estado do Espírito Santo, sudeste do Brasil. Está inserida na sub-bacia do Rio Muqui do Sul, que é um contribuinte da Bacia Hidrográfica do Itabapoana. A área florestal apresenta cerca de 350 ha que abrangem um amplo gradiente de altitude (700 - 1.400 m, Couto *et al.*, 2013). O clima, segundo a classificação de Köppen (1948), é do tipo Cwb (subtropical moderado úmido), mesotérmico úmido, com verões chuvosos e invernos secos, apresentando déficit hídrico no período de maio a setembro (estação fria e seca) e excedente de precipitação entre dezembro e março (estação quente e chuvosa). A pluviosidade média anual dos últimos 30 anos é de 1.375 mm e a temperatura média é de 21°C.

A floresta nebulosa estudada compõe um tipo de uma floresta ombrófila densa montana (20°56'12,53"S e 41°33'12,27"W), situado a 1150 m de altitude. Esta floresta nebulosa é primária (sem histórico de perturbação antropogênica). A formação vegetacional é caracterizada por árvores de pequeno porte (em média 6 m de altura e menos de 15 cm de DAP), solo pouco profundo, dossel contíguo, com troncos cobertos por grande quantidade de epífitas não vasculares (musgos e líquens) e vasculares, além de poucas trepadeiras lenhosas. O sub-bosque é rico em espécies herbáceas e ervas. A presença de nevoeiro e uma intensa precipitação horizontal são regularmente observados.

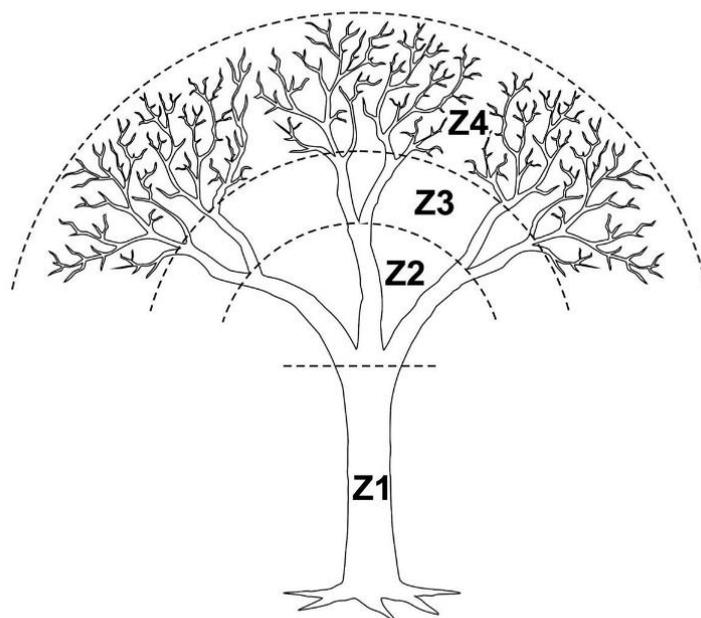
### **2.4.2 Coleta dos dados**

A ocorrência de espécies de epífitas (holo e hemiepífitas) e seus forófitos foram quantificados em 20 transectos lineares (50 x 2 m) (Gentry, 1982) dispostos paralelamente em intervalos de 10 m e verticalmente em 5 m, ocupando uma área de aproximadamente 1 ha. Estes foram alocados de modo sistemático e em intervalos

regulares, de forma a envolver com precisão a máxima variação ambiental. Esta metodologia tem sido aplicada em diversos estudos, em que destacam a eficácia deste método quanto à detenção de informação ecológica (Phillips *et al.*, 2003; Magnusson *et al.*, 2005; Martini *et al.*, 2007). Todos os forófitos (arbustivos e arbóreos) presentes nos transectos com DAP (diâmetro à altura do peito, 1,30 m)  $\geq$  5 cm foram amostrados.

Quando não foi possível distinguir os indivíduos de epífitas, nós contamos 'stand' (Sanford, 1968) como um indivíduo. Isso foi feito porque a contagem dos indivíduos de epífitas vasculares é notadamente difícil, sendo impossível muitas das vezes, determinar onde termina uma planta e começa outra. Muitas espécies, tais como *Acianthera luteola* (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase (Orchidaceae), formam 'moitas' conectadas por longos rizomas; enquanto que outras espécies, como *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (Polypodiaceae), possuem crescimento do tipo longo reptante e *Tillandsia usneiode* (L.) L. (Bromeliaceae) indivíduos que crescem de forma aglomerada. Dessa maneira, foram considerados como um 'stand' um grupo de rosetas (Bromeliaceae), folhas (samambaias) ou pseudobulbos (Orchidaceae) de uma única espécie epífita separadas espacialmente de outro grupo das mesmas espécies por um espaço na árvore desprovido de epífitas, ou, ocupada por outra espécie. Nos casos em que a mesma área é ocupada por uma mescla de mais do que uma espécie, o 'stand' foi contado para cada espécie presente. Todos os tamanhos de plantas epífitas foram incluídos, exceto para pequenas plântulas, que não puderam ser identificadas em nível de espécie.

Os registros de ocorrência das espécies de epífitas também foram anotados para cada zona ecológica presente nos forófitos. Os forófitos foram divididos em quatro zonas ecológicas naturais (adaptado de Johansson, 1974): fuste, ramos primários, ramos secundários e copa externa (Figura 1). A divisão do forófito em quatro zonas ecológicas também foi realizado por Wang *et al.* (2016) para uma floresta nebulosa na China. Esta metodologia baseia-se no pressuposto de que existe um gradiente microclimático da base ao ápice dos forófitos, o que pode resultar em diferentes composições da vegetação epifítica em cada zona ecológica (Nieder *et al.*, 1999).



**Figura 1.** Divisão vertical do forófito em quatro zonas ecológicas distintas, baseadas em Johansson (1940). (Z1) fuste e (Z2, Z3 e Z4) regiões da copa segmentada em três zonas: (Z2) ramos primários; (Z3) ramos secundários e (Z4) copa externa.

Neste estudo, optamos por técnicas de amostragem em dossel, com a utilização de procedimentos de montanhismo aplicados para a coleta segura e precisa de dados em altura (Perry, 1978). Por meio deste procedimento, conseguimos acessar as partes mais inacessíveis da copa dos forófitos, o que nos possibilitou a correta identificação e quantificação das epífitas.

A identificação do material botânico foi realizada empregando-se chaves analíticas de classificação taxonômica, comparação com material de herbário e envio de exsicatas a especialista em cada família. As exsicatas encontram-se tombadas, em grande parte no herbário do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (MBML) e Universidade Federal do Espírito Santo (VIES), sendo os materiais mais recentes depositados no herbário do Museu Nacional do Rio de Janeiro (R). A nomenclatura das angiospermas (magnoliídeas, monocotiledôneas e eudicotiledôneas) seguiu as sugestões da APG IV (The Angiosperm Phylogeny Group, 2016) e as samambaias (monilófitas) segundo PPG I (The Pteridophyte Phylogeny Group, 2016). Os nomes das espécies foram revisados de acordo com BGF (2015) ou, quando necessário, verificado em sites especializados, como Tropicos (disponível em - [www.tropicos.org](http://www.tropicos.org)) e/ou Royal Botanic Gardens (disponível em - [www.epic.kew.org](http://www.epic.kew.org)).

### 2.4.3 Estimativa da amostragem das interações

Para estimar suficiência amostral das interações na rede, nós utilizamos o número de interações acumuladas representando o esforço de amostragem separadamente para cada espécie de forófito que contivessem no mínimo cinco indivíduos amostrados (método adaptado de Chacoff *et al.*, 2011 e Traveset *et al.*, 2015). Calculamos a porcentagem de riqueza assintótica estimada como ‘Detecção’ ( $\% S_{OBS}$ ):

$$\% S_{OBS} = 100 * S_{OBS} / S_E$$

Onde  $S_{OBS}$  é a riqueza de espécies de epífitas observada (nível de interação com forófitos) e  $S_E$  é a riqueza assintótica estimada de epífitas, considerando forófitos. Nós calculamos  $S_E$  usando o estimador de diversidade não-paramétrico Chao 2 (Chao, 2005; Gotelli & Colwell, 2011). Chao 2 é um estimador robusto para pequenas amostras (Chao *et al.*, 2009). As estimativas de Chao 2 foram calculadas empregando o software R (R Development Core Team, 2016) utilizando o pacote ‘vegan’ (Oksanen *et al.*, 2016).

Adicionalmente, curvas de acumulação de espécies também foram construídas para verificar a suficiência amostral em cada forófito. Empregamos dois estimadores de diversidade não-paramétrico, Chao 2 e Jackknife 1 (Gotelli & Colwell, 2011), para estimar a riqueza total de espécies por forófito. Foram realizadas 100 aleatorizações baseada em uma matriz de presença e ausência de epífitas sobre forófitos para gerar um intervalo de confiança. Nesta análise, utilizamos o software EstimateS (Colwell, 2013).

### 2.4.4 Construção e análise da rede

Foram construídas matrizes de adjacência binária (qualitativa) e ponderada (quantitativa) considerando a interação entre as espécies de epífitas e forófitos, que produziram elementos  $a_{ij}$  dessas matrizes (Jordano, 1987; Corso *et al.*, 2015). A matriz binária é organizada considerando apenas a presença ou não da epífita sobre o forófito e todas as interações são tratadas de forma equivalente (Jordano *et al.*, 2003). Assim,  $a_{ij} = 0$  quando não ocorre a interação e  $a_{ij} = 1$  quando ocorre a interação. No entanto, na matriz ponderada utilizamos como parâmetro os registros de

abundância (Bascompte *et al.*, 2006) de cada espécie de epífitas. Assim, há um valor associado a cada linha que pondera a quantidade de interação entre um par de espécies (Bascompte *et al.*, 2006). A utilização da matriz binária ou ponderada varia de acordo com a métrica de rede.

Nós calculamos métricas que descrevem a estrutura da rede em termos de conectância ( $C$ ) que consiste no número real de interações observado em relação ao número de interações teoricamente possíveis na rede.  $C$  varia de 0 (sem interações) à 1 (todas as espécies ligadas umas às outras) (Jordano, 1987). Calculamos também o índice de especialização complementar ( $H_2'$ ) (Blüthgen *et al.*, 2006), que leva em consideração apenas o número de interações estabelecidas por uma espécie dentro de uma rede (isto é, seu grau) o quão diferentes essas interações são entre as espécies. Quanto mais exclusivas forem as interações, maior será o valor  $H_2'$  para a rede (*i.e.*, uma rede altamente especializada).  $H_2'$  varia de 0 (todas as espécies interagindo com os mesmos vértices) à 1 (cada espécie interage com um subconjunto particular de vértices). A significância de  $H_2'$  foi estimada por meio do método de Monte Carlo (1000 randomizações), utilizando o modelo nulo de Patefield (Blüthgen *et al.*, 2006). *Generality* e *Vulnerability* representam a diversidade de parceiros com os quais cada espécie interage. São conceitos originados a partir de estudos de cadeia alimentar (Bersier *et al.*, 2002). Aqui, *Vulnerability* é a média ponderada de espécies de forófitos conectados às espécies epífitas e *Generality* espécies epífitas conectadas as espécies de forófitos (Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016).

A determinação de módulos dentro da rede auxilia a encontrar espécies que compartilham propriedades parecidas. Para testar a hipótese da existência de módulos de interação das epífitas na rede de acordo com o padrão de ocupação vertical nas zonas ecológicas dos forófitos, foi calculado o índice quantitativo  $Q$ . Desse modo, checamos se as redes de epífitas-forófitos apresentam módulos de acordo com zonas ecológicas dos forófitos que ocupam. A modularidade varia entre 0 a 1, valores próximos de 0 indicam a ausência de módulos enquanto que valores próximos a 1 sugerem uma rede fortemente modular. A modularidade quantitativa ( $Q$ ) foi determinada por meio do algoritmo QuanBiMo (Dormann & Strauss, 2014) usando a função *computeModules*. Este algoritmo detecta a presença de módulos em redes bipartidas ponderadas baseada em uma representação hierárquica de frequências de interações e alocação ótima de espécies em módulos (Dormann & Strauss, 2014). O

valor absoluto de  $Q$  é dependente do tamanho da rede, número de interações e da intensidade da amostragem (Dormann & Strauss, 2014). Valores absolutos foram corrigidos utilizando modelos nulos (Patefield, 1981). Por isso testámos as estimativas de modularidade  $Q$  com 1000 aleatorizações geradas pelo modelo nulo de Patefield (*r2dtable*), que utiliza os totais marginais fixos para distribuir as interações e produzir um conjunto de redes em que todas as espécies estão associadas aleatoriamente (Blüthgen *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2016). As espécies de epífitas na rede da estratificação vertical foram identificadas conforme o tipo de interação apresentada, sendo classificada em periféricas e conectoras. Uma espécie é denominada periférica quando não interagem com outros módulos e uma espécie conectora interage com dois ou mais módulos. Métricas de rede até aqui descritas foram calculadas utilizando o pacote 'bipartite' (Dormann *et al.*, 2008) no software R (R Development Core Team, 2016). A visualização da rede vertical foi feita utilizando o programa Gephi 0.8.2 beta (Cherven, 2013).

Nós estimamos o grau do aninhamento na rede utilizando a métrica *NODF* (*nested metric based on overlap and decreasing fill*) (Almeida-Neto *et al.*, 2008). O *NODF* varia de zero (sem aninhamento) a 100 (totalmente aninhada). A significância do *NODF* foi estimada com um procedimento de Monte Carlo (1.000 aleatorizações), utilizando o modelo nulo CE (modelo nulo 2 *sensu* Bascompte *et al.*, 2003), em que mantêm os totais de linha e coluna da matriz original fixos. A análise do aninhamento e o procedimento do modelo nulo foram realizados no programa ANINHADO versão 3.0.2 (Guimarães-Jr & Guimarães, 2006).

#### 2.4.5 Análises estatísticas

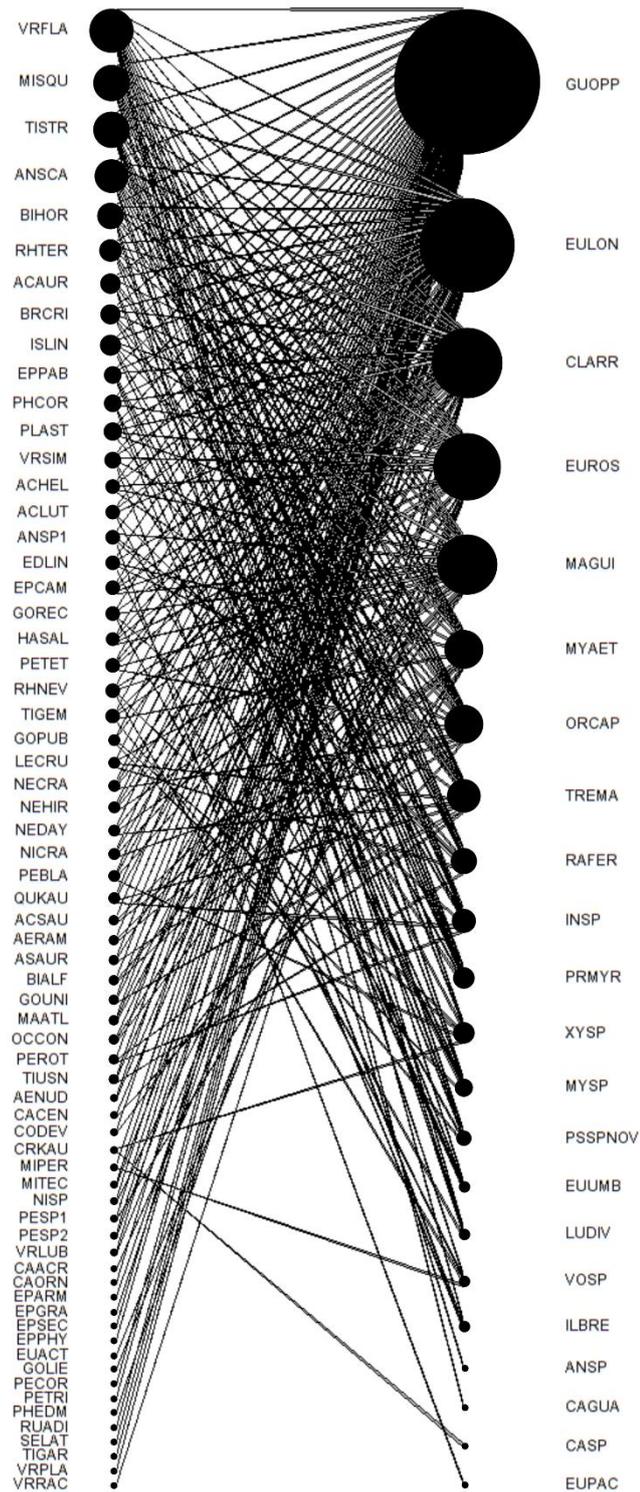
A correlação entre número de interações e o tamanho (DAP) das espécies de forófitos foi analisada utilizando a correlação de Spearman (Zar, 2010). Para testar se a formação dos módulos é explicada pelas zonas ecológica dos forófitos, nós utilizamos o teste de correlação de Mantel (Legendre & Legendre, 2012), com 10.000 permutações. Para isso, foram correlacionadas duas matrizes de similaridade, sendo uma matriz ponderada das epífitas e nos seus respectivos módulos, geradas pela algoritmo QuanBiMod e outra matriz ponderada das epífitas nas zonas ecológicas dos forófitos.

Os dados da abundância e riqueza de epífitas nas zonas ecológicas dos forófitos foram avaliados quanto à normalidade e a homogeneidade de variância por meio do teste de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente. Como os dados não seguiram os pressupostos dos testes de normalidade, o teste não-paramétrico de Kruskal–Wallis (Zar, 2010) foi aplicado com a finalidade de verificar diferenças entre a abundância e a riqueza das espécies epifíticas e as zonas ecológicas dos forófitos. As comparações de par-a-par foram conduzidas utilizando o teste *post hoc* de Tukey entre as zonas ecológicas. As diferenças foram consideradas significativas para  $p < 0,05$ . As análises estatísticas foram realizadas utilizando o software R (R Development Core Team, 2016). O pacote ‘vegan’ (Oksanen *et al.*, 2016) foi utilizado para construção das matrizes de similaridades e para o teste de Mantel.

## 2.5 Resultados

Um total de 3.888 indivíduos de epífitas vasculares foi registrado em 167 forófitos (Tabela S1). A rede de interação apresentou 261 interações (Figura 2; Tabela S2) entre 66 espécies de epífitas vasculares, distribuídas em 34 gêneros e 10 famílias (Tabela S3) e 22 espécies de forófitos, pertencentes a 19 gêneros e 16 famílias (Tabela S1). As espécies de epífitas vasculares que interagem com um maior número de espécies de forófitos foram: *Vriesea flava* A.F. Costa et al. (Bromeliaceae, 16 espécies); *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (Polypodiaceae, 13 espécies), *Tillandsia stricta* Sol. (Bromeliaceae, 13 espécies), *Anthurium scandens* (Aubl.) Engl. (Araceae, 12 espécies), *Billbergia horrida* Regel (Bromeliaceae, 9 espécies), *Rhipsalis teres* (Vell.) Steud. (Bromeliaceae, 8 espécies) (Figura 2; Tabela S2). As espécies de forófitos que interagiu com maior número de espécies de epífitas vasculares foram: *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae, 56 espécies), *Eugenia cf. longipedunculata* Nied. (Myrtaceae, 34 espécies), *Clusia arrudea* Planch. & Triana ex Engl. (Clusiaceae, 25 espécies), *Eugenia rostata* O.Berg (Myrtaceae, 24 espécies) e *Matayba cf. guianensis* Aubl. (Sapindaceae, 21 espécies) (Figura 2; Tabela S2). A família de forófito mais representativa neste estudo foi Myrtaceae que apresentou seis espécies (Tabela S1 e Tabela S4). A espécie forofítica mais abundante foi *Guapira opposita*, sendo responsável por 107 indivíduos (64%) de forofíticos amostrados, seguido por *Eugenia cf. longipedunculata* com 12 indivíduos (7%) e *Clusia arrudea* com sete indivíduos (4%). *Guapira opposita*, além de mais

abundante é a mais frequente e dominante entre as espécies de forófitos (Tabela S4). O número de interações mostrou alta correlação com o tamanho (DAP) das espécies forofíticas (correlação Spearman;  $r = 0,70$ ,  $p < 0,001$ ).



**Figura 2.** Rede interações qualitativa entre epífitas vasculares e forófitos. As espécies de epífitas (à esquerda) e de forófitos (à direita) estão representadas pelos círculos. O tamanho dos círculos ilustra a frequência de interação de cada espécie na rede. As ligações representam as interações observadas entre as espécies de epífitas e as espécies de forófitos. (Para identificar o nome de cada espécie presente na rede, veja a Tabela S2).

As famílias epifíticas mais representativas em termos de número de espécies foram Orchidaceae (21 espécies, 32%), Bromeliaceae (17 espécies, 26%), Piperaceae (7 espécies, 11%) e Polypodiaceae (6 espécies, 9%) (Figura S1; Tabela S3). Bromeliaceae foi também a família mais dominante, com 1.626 indivíduos (42%), seguida por Polypodiaceae (22%) e Orchidaceae (12%) (Figura S1). Normalmente, Orchidaceae é caracterizada por apresentar espécies raras, enquanto Bromeliaceae destaca-se pela abundância de indivíduos em algumas poucas espécies, por exemplo do gênero *Tillandsia* (Tabela S3). Os gêneros de epífitas com maior representação foram: *Peperomia* (7 espécies), *Epidendrum* e *Vriesea* (ambas com 5 espécies) e *Acianthera*, *Gomesa* e *Tillandsia* (com 4 espécies) (Tabela S3). As espécies de epífitas mais abundantes foram *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (758 indivíduos) e *Tillandsia stricta* Sol. (748 indivíduos) (Tabela S3).

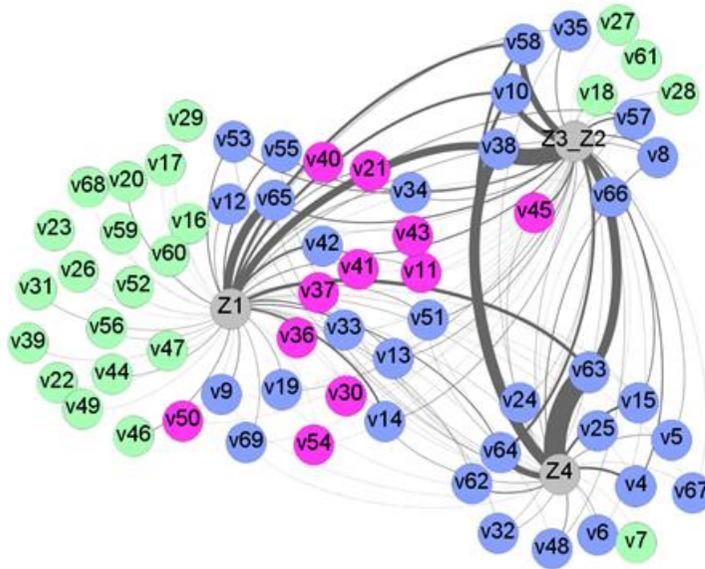
A rede apresentou aproximadamente 54% de todas as interações possíveis para a rede epífitas-forófitos (Tabela S5). Esse valor pode estar relacionado ao método utilizado, que considerou apenas espécies de forófitos que apresentaram mais de cinco indivíduos. Neste estudo, 73% das espécies de forófitos (16) não contém mais de cinco indivíduos. Entre os seis forófitos utilizados para detectar a integridade das interações, 67% das espécies tiveram mais de 50% das interações com as epífitas esperadas detectadas (Tabela S5). Entretanto, de acordo com o estimador de diversidade não-paramétrico Chao 2, a amostragem representou 84% das espécies de epífitas (riqueza observada: 66; riqueza estimada: 79) e para Jackknife 1, a amostragem suficiente foi de 83% para as espécies de epífitas (riqueza observada: 66; riqueza estimada: 80) (Figura S2).

A rede epífitas-forófitos apresentou baixa conectância (0,18 ou 18%). O índice de especialização foi baixo,  $H_2' = 0,26$ ;  $p < 0,01$ . A rede exibe uma estrutura aninhada ( $NODF = 59,23$ ;  $p < 0,001$ ), com assimetria nas interações. As 66 espécies de epífitas vasculares interagiram em média com 2,48 espécies de forófitos (*Generality*), enquanto que as 22 espécies de forófitos interagiram em média com 14,75 espécies de epífitas vasculares (*Vulnerability*).

Com relação à estratificação vertical, a rede apresentou uma estrutura modular significativa ( $Q = 0,25$ ;  $p < 0,01$ ), com a presença de três módulos com número de espécies de epífitas entre 12 a 41 (Figura 3A e 3B). O módulo 1 (representado pelo fuste) apresentou maior riqueza de epífitas. O valor de modularidade foi baixo e pode estar relacionado ao fato de que 43 espécies de epífitas (65%) foram atribuídas aos

três módulos. Todavia, 35% das espécies de epífitas foram encontradas somente em módulos específicos dos forófitos. (Figura 3; Tabela S3). Essas foram, essencialmente, as espécies com menor número de indivíduos (Tabela S3). Por conseguinte, as espécies conectoras dos módulos foram, de maneira geral, as espécies mais abundantes (Tabela S3). Encontramos uma correlação entre a formação dos módulos pelas epífitas vasculares e as zonas ecológicas dos forófitos (Mantel;  $r = 0,3186$ ;  $p = 0,001$ ).

(A)

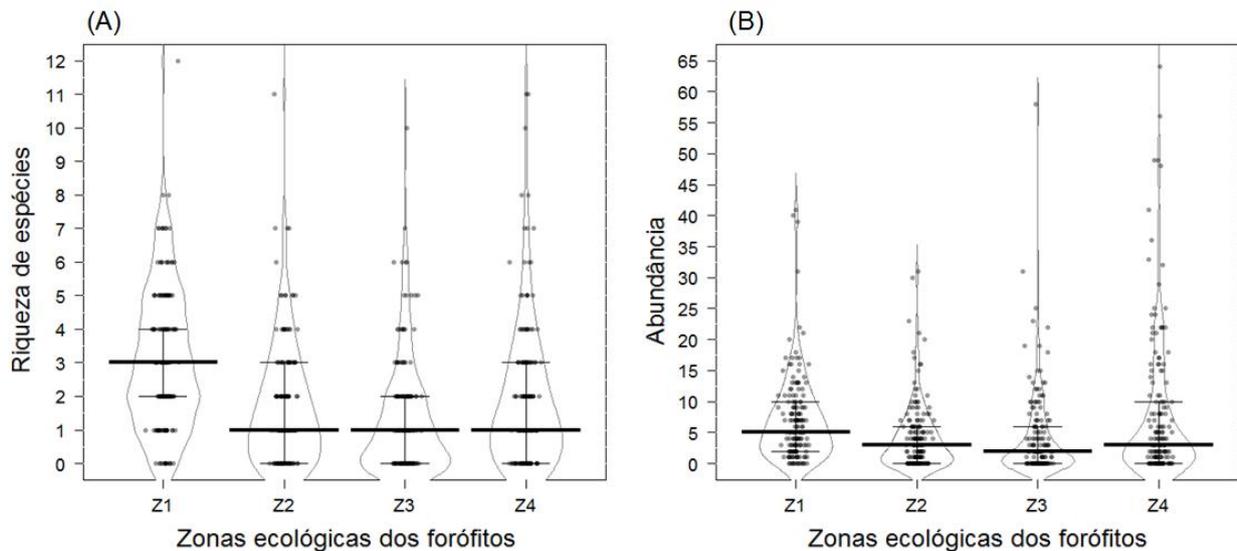


(B)



**Figura 3.** Módulos de espécies de epífitas vasculares conforme a afinidade com as zonas ecológicas dos forófitos. (A) Rede ecológica ilustrando os três módulos atribuídos que representam as zonas ecológicas (Z1, Z4 e Z3\_Z2) utilizados pelas espécies de epífitas. Os vértices da rede (epífitas) são apresentados em círculos coloridos inicialmente nomeados com a letra 'v'. As cores representam o número de módulos atribuídos à espécie (vértice). Verde indicam espécies que ocorrem em apenas um módulo (periféricas), cor rosa, espécies que ocorrem em dois módulos e azul espécies ocorrem em três módulos (espécies conectoras). A espessura das linhas é proporcional à frequência das interações das espécies em cada módulo. (B) Matriz de interação. As caixas vermelhas delimitam os três módulos e as células preenchidas dentro das caixas representam os links dentro dos módulos. As células quadradas na cor azul mais escura indicam interações mais frequentes. Os códigos das espécies estão apresentados na Tabela S3.

Ainda sobre o gradiente vertical (Figura 4A e 4B), houve diferença significativa entre a riqueza de espécies (Kruskal–Wallis:  $H=78,60$ ,  $df = 3$ ,  $p<0,001$ ) e abundância de epífitas vasculares (Kruskal–Wallis:  $H=42,78$ ,  $df = 3$ ,  $p<0,001$ ) entre as zonas ecológicas dos forófitos. O fuste (Z1) apresentou maior riqueza de espécies (60 espécies, 91%) e diferiu das demais zonas ecológicas (Teste *post hoc* de Tukey,  $p<0,05$ ). Seguido pelos ramos primários (Z2) com 44 espécies (67%), copa externa (Z4) com 34 espécies (51%) e ramos secundários (Z3) com 31 espécies (47%). Das 66 espécies, apenas seis não foram observadas no fuste (Tabela S3). Entretanto, a copa externa exibiu maior abundância absoluta de epífitas (34%), seguido pelo fuste (30%), ramos primários e secundários (18%). A maior abundância das epífitas na copa externa pode estar relacionada a três espécies relativamente abundantes nesta zona, como *Tillandsia stricta* Sol. (com 465 indivíduos), *Microgramma squamulosa* (com 225 indivíduos) e *Tillandsia usneoides* (135 indivíduos), que representam juntas 64% dos indivíduos presentes nesta zona. Entre as zonas da copa, a copa externa diferiu dos ramos secundários com relação a riqueza e abundância das epífitas (Teste *post hoc* de Tukey,  $p<0,05$ ).



**Figura 4.** Riqueza de espécies (A) e abundância (B) de epífitas vasculares entre as zonas ecológicas dos forófitos. Zonas ecológicas: Z1: fuste e Z2-Z4: regiões da copa segmentada em três zonas: (Z2) ramos primários; (Z3) ramos secundários e (Z4) copa externa. A barra horizontal preta representa a mediana e os traços acima e abaixo representam o primeiro e o terceiro quartil, nesta ordem.

## 2.6 Discussão

Neste estudo, nossa abordagem sobre redes ecológicas complexas foi aplicada para elucidar padrões gerais na estrutura horizontal da rede comensal epífitas-forófitos. Além disso, para o nosso conhecimento, este é o primeiro estudo a aplicar esse enfoque na análise vertical das interações epífitas-forófitos. Para a estrutura horizontal, nossos resultados indicam uma rede pouco conectada e pouco especializada, mas com uma estrutura aninhada. Já a rede vertical apresentou-se pouco modular, em que muitas espécies de epífitas compartilharam dois ou mais módulos. Como esperado, as espécies de epífitas formaram módulos seguindo um padrão de ocupação vertical nos forófitos. Encontramos uma diferença na distribuição das espécies de epífitas nas zonas ecológicas dos forófitos, com maior riqueza observada nas porções inferiores e maior abundância nas porções superiores dos forófitos.

A composição das espécies por família no presente estudo seguiu um padrão encontrado em diversos estudos, na qual muitas espécies estão concentradas em poucas famílias (Bøgh, 1992; Barthlott, *et al.*, 2001; Kelly *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2007; Boelter, *et al.*, 2014; Zhao *et al.*, 2015; Couto *et al.*, 2016; Freitas *et al.*, 2016).

Orchidaceae e Bromeliaceae representaram juntas 58% do total de espécies epifíticas, semelhantes a outros estudos realizados na região neotropical (Bøgh, 1992; Barthlott, *et al.*, 2001; Kelly *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2007; Fontoura *et al.*, 2009; Boelter, *et al.*, 2014; Freitas *et al.*, 2016). Esse padrão também tem sido encontrado no Domínio Atlântico brasileiro (Freitas *et al.*, 2016), em florestas ombrófilas densas (Fontoura *et al.*, 1997; Waechter, 1998) e seus ecossistemas associados (Kersten, 2010; Couto *et al.*, 2016; Freitas *et al.*, 2016). Orchidaceae, a família mais rica em espécies neste estudo, é considerada a família mais representativa no dossel das florestas tropicais, com destaque para a região neotropical onde assume grande relevância (Gentry & Dodson, 1987b; Bøgh, 1992; Kersten & Silva, 2001; Borgo & Silva, 2003; Zhao *et al.*, 2015; Couto *et al.*, 2016; Ding *et al.*, 2016; Furtado & Menini Neto, 2016; Wang *et al.*, 2016). Orchidaceae também é a família mais rica em florestas ombrófilas densas (Kersten, 2010) e, em muitos casos, pode contribuir com até 50% da diversidade epifítica em muitas florestas montanas no mundo (Barthlott *et al.*, 2001; Kelly *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2007). Igualmente importante, é a elevada representatividade de Bromeliaceae nas zonas neotropicais, com expressivo número de espécies epifíticas (Gentry & Dodson, 1987b; Benzing, 1990; Zotz, 2013; Zotz, 2016). A família Polypodiaceae representa ca. 50% de todas as espécies de samambaias epífitas no mundo (Zotz, 2016). Exibe relevância na comunidade epifítica nas florestas tropicais e subtropicais (Xu & Liu, 2005; Geraldino *et al.*, 2010), e foi a principal família entre as samambaias epífitas neste estudo.

A rede apresentou um baixo nível de especialização e um padrão estrutural aninhado. Estes resultados também são consistentes com outros estudos sobre redes ecológicas epífitas-forófitos realizados no mundo (Burns, 2007; Silva *et al.*, 2010; Piazon *et al.*, 2011; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016). Além disso, a rede apresentou-se pouco conectada (0,18), com muitas interações restritas a poucas espécies de forófitos, corroborando outros três estudos de redes epífitas-forófitos que apresentam essa métrica (0,12 em Fontoura *et al.*, 2009; 0,35 em Sáyago *et al.*, 2013; 0,26 em Ceballos *et al.*, 2016). Assim como para o *inselberg* estudado (capítulo 1). Baixa conectividade também tem sido encontrada em sistemas mutualísticos (Passmore *et al.*, 2012; Gadelha *et al.*, 2016). As epífitas interagiram em média com 2,48 espécies de forófitos (*Generality*), e essas interações estavam,

principalmente, naquelas espécies de forófitos mais abundantes, como *Guapira opposita*; *Eugenia* cf. *longipedunculata*, *Clusia arrudea* e *Eugenia rostata*. A primeira foi a espécie mais abundante, frequente e dominante neste estudo interagindo com maior número de espécies de epífitas vasculares. Esta espécie tem sido relatada por resguardar elevada riqueza e abundância epifítica em diversos ecossistemas atlânticos (Kersten & Silva, 2001; Bonnet, 2007; Fontoura *et al.*, 2009). Por exemplo, Bonnet (2007) destaca a importância de *G. opposita* em formações secundárias da floresta ombrófila densa em Santa Catarina como um dos forófitos com maior registro de espécies de bromélias. Este resultado é similar ao encontrado por Sáyago *et al.* (2013), na floresta tropical seca na costa ocidental do México, em que bromélias epífitas eram mais comuns em forófitos que são mais abundantes. Neste estudo, *G. opposita* também foi a espécie de forófito que interagiu com a maioria das espécies de bromélias (94%).

O valor registrado para a especialização (0,26) foi intermediário daqueles reportados anteriormente para outras redes epífitas vasculares e forófitos (0,24 em Sáyago *et al.*, 2013; 0,50 em Zhao *et al.*, 2015; 0,084 em Ceballos *et al.*, 2016; 0,10 e 0,11 em Taylor *et al.*, 2016). O baixo valor de especialização reflete o baixo grau de especialização no uso das espécies de forófitos por parte das epífitas. Sugerindo que as epífitas selecionam características específicas dos forófitos, em vez de espécies de forófitos específicas para colonização (Sáyago *et al.*, 2013; Taylor *et al.*, 2016). Embora a especificidade das epífitas com os forófitos seja rara (Zotz, 2016), algumas árvores são melhores forófitos para epífitas do que outras (Benzing, 1990; Sáyago *et al.*, 2013; Sanger & Kirkpatrick, 2016). De acordo com Sáyago *et al.* (2013) e Taylor *et al.* (2016) níveis baixos de especialização para rede epífitas-forófitos podem ser resultados da especialização das epífitas por características individuais dos forófito (e.g., tamanho) resultado da variação interindividual, bem como de uma relevante variação interespecífica, como textura da casca e arquitetura da copa. Desta maneira, diferenças ecológicas entre as epífitas podem levar a diferenciação no uso do forófito (Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Taylor *et al.*, 2016), porque algumas espécies de epífitas diferem nas respostas por níveis de luminosidade e umidade, bem como pelo tipo de substrato que variam entre os forófitos (Sáyago *et al.*, 2013; Wagner *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016). Os forófitos oferecem forte gradiente de luz e umidade, com diversos microclimas diferentes, desde os ramos mais externos até a base do fuste, que é mais úmido e sombreado (ter Steege & Cornelissen, 1989;

Krömer *et al.*; 2007; Woods *et al.*, 2015; Sanger & Kirkpatrick, 2016). As características morfológicas dos forófitos podem ser alteradas de acordo com seu crescimento e idade (Einzmann *et al.*, 2014; Taylor & Burns, 2015), conforme as árvores crescem, suas características e as condições microclimáticas mudam de maneiras que podem influenciar a ocupação das espécies de epífitas (Benzing, 1990; Taylor & Burns, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Dilisch & Mantovani, 2016) e conseqüentemente a suas interações.

Comunidades epifíticas podem ser contextualizadas como metacomunidades (Burns, 2007). Cada forófito abriga uma comunidade de epífitas espacialmente estruturada e interligada às outras comunidades de epífitas estabelecidas em outros forófitos pelos processos de dispersão numa dinâmica de colonização e extinção entre elas (Burns, 2007; Zotz & Schultz, 2008; Burns & Zotz, 2010). A baixa especialização encontrada neste estudo nos leva a supor que a estrutura de comunidade de epífitas pode ser determinada pelo processo de dispersão, como a limitação de dispersão. Além disso, devido à aparente neutralidade da interação para o forófito e generalidade por parte do comensal, a teoria ecológica não prevê forte estruturação entre essas espécies (Sáyago *et al.*, 2013; Zotz, 2016). Portanto, espera-se que a especificidade com o forófito seja relativamente fraca (Wagner *et al.*, 2015). A baixa especialização, também relacionada a 'baixa intimidade', parece ser uma propriedade comum para algumas redes mutualísticas de dispersão de sementes (Jordano 1987; Blüthgen *et al.*, 2007; Mello *et al.*, 2011b) e entre formigas e nectários extraflorais (Costa *et al.*, 2016). Isso contrasta com outros tipos de interações que são muito mais propícias a levar a especificidade, como a interações antagonistas patógenos-plantas hospedeiras (Benítez-Malvido & Dáttilo, 2015), parasitas-peixes hospedeiros (Belay *et al.*, 2015) e em alguns sistemas mutualísticos de planta e polinizadores, em que as plantas parecem responder mais efetivamente em função de polinizadores especialistas do que generalistas (Blüthgen *et al.*, 2007). Assim, o índice de especialização varia entre os diferentes tipos de interação e parece depender do tipo de relação entre os organismos (Blüthgen *et al.*, 2007).

A rede epífitas-forófitos na floresta nebulosa estudada apresentou-se aninhada. A estrutura aninhada tem sido uma característica comum encontrada para interações epífitas-forófitos, independentemente do tipo de ambiente estudado (*e.g.*, floresta ou *inselberg*) (Burns, 2007; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016 e capítulo 1). A sucessão, por meio da colonização sequencial das espécies de

epífitas, é um dos processos mais discutidos em vários estudos de rede entre epífitas vasculares e forófitos (Blick & Burns, 2009; Burns, 2007; Silva *et al.*, 2010; Ceballos *et al.*, 2016; Taylor *et al.*, 2016), na qual algumas espécies pioneiras generalistas facilitam a colonização de outras espécies epifíticas especialistas. Por exemplo, Burns (2007) com o objetivo de quantificar a distribuição de epífitas em uma floresta da Nova Zelândia, observou que processos determinísticos são gerados por uma sequência previsível de sucessão, onde colonizadores melhoraram as condições ambientais dentro do forófito para a colonização das espécies sucessionais tardias, dando origem a uma rede altamente aninhada. Estudos em floresta subtropical na Argentina (Ceballos *et al.*, 2016) e em florestas temperadas na Nova Zelândia (Taylor *et al.*, 2016), sugerem que algumas espécies de epífitas vasculares acumulam água e detritos orgânicos e permitem o estabelecimento de outras espécies de epífitas. No entanto, este conceito ainda é especulativo e precisa ser melhor investigado.

Outro fator biológico que influencia o estabelecimento de interações é o tamanho dos forófitos. Recentemente, Zhao *et al.* (2015) e Ceballos *et al.* (2016) relatam que o aninhamento pode ocorrer quando comunidade de epífitas em forófito de pequeno tamanho formam subconjuntos de comunidade de epífitas em forófitos de maior porte. Esse mesmo padrão foi encontrado para o *inselberg* estudado (capítulo 1). Na floresta nebulosa estudada, o tamanho dos forófitos pode explicar o aninhamento, uma vez que os forófitos com mais espécies de epífitas vasculares eram frequentemente aqueles com diâmetros maiores, enquanto que espécies de forófitos com diâmetros menores continham menos espécies. Alternativamente, a estrutura aninhada pode ser explicada pela abundância das espécies, o que sugere que a frequência das interações são proporcionais às abundâncias relativas de espécies. A abundância foi citada como um fator importante para explicar a estrutura de outras redes de epífitas vasculares-forófitos influenciando na colonização e na sequência de estabelecimentos das epífitas (Burns, 2007; Piazzon *et al.*, 2011; Sáyago *et al.*, 2013; Ceballos *et al.*, 2016), e para outros tipos de redes de interação entre plantas (Verdú & Valiente-Banuet, 2008; Marcilio-Silva *et al.*, 2015).

A rede vertical exibiu uma organização pouco modular, uma vez que grande parte das espécies compartilham os três módulos verticais como, por exemplo, *Anthurium scandens* (Aubl.) Engl. (v10), *Epidendrum pabstii* A.D.Hawkes (v25), *Microgramma squamulosa* (v38) e *Tillandsia stricta* (v63). Algumas espécies, contudo, ocorreram exclusivamente em determinada zona dos forófitos, como

*Eurystyles actinosophila* (Barb.Rodr.) Schltr., (v28) *Campylocentrum ornithorrhynchum* Rolfe (v18) e *Acianthera saurocephala* (Lodd.) Pridgeon & M.W.Chase (v7), que foram encontradas somente nos ramos da copa (módulos Z3\_Z2 e Z4, respectivamente). Enquanto que *Epidendrum campaccii* Hágsater & L.Sánchez (v23), *Gomesa recurva* R.Br. (v31), *Nidularium* sp. (v44) e *Peperomia blanda* (Jacq.) Kunth (v46) entre outras, estiveram presentes somente no fuste, módulo Z1. De maneira geral, as epífitas foram melhores representadas pelas zonas mais basais e externas dos forófitos, embora a riqueza de espécies de epífitas no fuste seja maior que na copa externa. Essa maior representatividade no fuste pode estar relacionada a evasão de fatores abióticos como aumento da radiação e da temperatura, velocidade do vento, diminuição da umidade relativa do ar, que exercem influência direta sobre a riqueza epifítica (Zotz, 2016). Portanto, flutuações dessas condições ambientais devem definir a distribuição vertical das epífitas nos forófitos (Petter *et al.*, 2016). Comparado com a copa, o fuste proporciona condições microclimáticas relativamente constantes (Johansson, 1974). Entretanto, apresenta menor disponibilidade de substrato devido a verticalidade desta zona, e como consequência deveria apresentar menor riqueza (ter Steege & Cornelissen, 1989; Krömer *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2015). Por outro lado, o fuste é o estrato mais protegido da radiação direta, retêm maior umidade e acúmulo de sedimentos na sua base, assim favorecem o desenvolvimento de espécies com preferência a sombra, como *Nidularium* sp.. Ainda, a porção mais basal do fuste (mais próximo do solo) é a parte em que a água escorre e permanece por mais tempo. Além de estar mais próximo do solo, que é mais úmido do que o dossel (Johansson, 1974). Dentre essas propriedades microclimáticas, a umidade do ar pode ser o principal fator para o estabelecimento e o desenvolvimento de epífitas vasculares (Kersten *et al.*, 2009b; Wagner *et al.*, 2013).

Nossos resultados corroboram o estudo realizado por Wang *et al.* (2016) em uma floresta nebulosa na China, na qual encontraram maior riqueza de epífitas no fuste em comparação com os estratos da copa. Maior riqueza epifítica no fuste também tem sido encontrada em diferentes ecossistemas do domínio Atlântico brasileiro - *e.g.*, florestas de restingas (Quaresma & Jardim, 2014) e florestas de planícies litorâneas (Kersten & Silva, 2001). Entretanto, estudos em floresta de várzea na Guiana (ter Steege & Cornelissen, 1989), floresta ombrófila mista aluvial no Brasil (Kersten & Silva, 2002), florestas montanas e submontanas na Bolívia (Krömer *et al.*, 2007) e

florestas montanas e submontanas na China (Zhao *et al.*, 2015) não encontraram uma representatividade de espécies epífita para esta zona. Sabe-se que diferentes fatores ambientais podem limitar o crescimento das epífitas, uma vez que cada espécie ou grupo de espécies possui um conjunto único de características, as quais responderão de maneiras diferentes aos fatores ambientais intrínsecos de cada ecossistema. Provavelmente, devido a isso as florestas tropicais apresentam padrões distintos de distribuição vertical de epífitas, e uma abordagem que avalie as diferenças funcionais (Petter *et al.*, 2016) entre as espécies pode elucidar os mecanismos pelos quais a estrutura vertical da rede é formada.

Em contraste, na copa externa, onde a abundância de epífitas foi mais elevada, o número de ramos disponíveis para o estabelecimento é maior. Neste estudo, a alta abundância encontrada na copa externa pode estar relacionada a alta abundância de bromélias xéricas, especialmente do gênero *Tillandsia* L. (*Tillandsia stricta* e *T. usneoides*). As espécies de *Tillandsia* tendem a ocupar suportes de menores diâmetros, como ramos da copa externa (Zimmerman & Olmsted, 1992). São espécies que possuem pequeno porte e retiram água e nutrientes diretamente da atmosfera (Smith & Downs, 1977; Zotz, 1997). Estas espécies apresentam adaptações às condições de déficit hídrico (xerofitismo), com densa camada de escamas peltadas na superfície foliar, responsáveis pela absorção de água e nutrientes o que lhes permitiu o sucesso adaptativo nos mais diversos ambientes naturais, como o dossel (Benzing, 2000). Igualmente, as outras espécies encontradas na copa externa apresentam em comum, pequeno porte e lidam com a perda de água como a poiquiloidria em samambaias (Benzing 1990). No entanto, como discutido por Kersten & Silva (2001), a copa externa também pode dificultar o desenvolvimento de algumas espécies, por causa de questões mecânicas, espaciais e microclimática. Os ramos são geralmente mais finos, a variabilidade microclimática é elevada, apresentando uma intensidade de luz alta, umidade do ar baixa e ao mesmo tempo altas temperaturas e os ventos podem ser mais fortes do que nas outras zonas (Krömer *et al.*, 2007). Nossos resultados diferem do encontrados por Wang *et al.* (2016) em floresta nebulosa e por de la Rosa-Manzano *et al.* (2017) em floresta semidecídua, onde esses autores evidenciaram menor abundância de epífitas nas partes mais externas dos forófitos.

## 2.7 Conclusão

Os resultados deste estudo aprimoram nossa compreensão da estrutura da rede epífitas vasculares-forófitos. Observamos que a rede de interação entre epífitas-forófitos em uma floresta nebulosa Atlântica exibiu uma baixa especialização e uma estrutura aninhada, o que sugere, junto a resultados de outras localidades, que esse pode ser um padrão geral de estrutura de redes comensais. Nossos resultados demonstram que a ocorrência de epífitas não foi limitada pelo número de espécies arbóreas, mas por características intrínsecas dos forófitos - como seu tamanho - provavelmente devido ao aumento da área de habitat, tempo disponível para a colonização e maior número de microambientes (Zhao *et al.*, 2015; Sanger & Kirkpatrick, 2016; Wang *et al.*, 2016). Evidenciamos uma rede vertical pouco modular, com grande parte das espécies de epífitas compartilhando os três módulos da rede que refletem a organização vertical nos forófitos. As espécies de epífitas estavam concentradas principalmente no fuste, onde podem encontrar condições mais adequadas para seu estabelecimento, crescimento e sobrevivência.

## 2.8 Material Suplementar

**Tabela S1.** Lista das 22 espécies de forófitos (167 indivíduos), pertencentes a 19 gêneros e 16 famílias, seguidos do número de forófitos (No), número total de interação (grau k), bem como a riqueza e abundância de espécies de epífitas presentes em cada espécie de forófito para a floresta nebulosa.

Código	Espécie	Família	No	Grau (k)	Abundância de epífitas	Riqueza de epífitas
ANSP	<i>Annona</i> sp.	Annonaceae	1	1	1	1
CAGUA	<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaersk.	Myrtaceae	1	1	10	1
CASP	<i>Casearia</i> sp.	Salicaceae	1	1	6	1
CLARR	<i>Clusia arrudea</i> Planch. & Triana ex Engl.	Clusiaceae	7	25	133	25
EULON	<i>Eugenia</i> cf. <i>longipedunculata</i> Nied.	Myrtaceae	12	34	241	34
EUPAC	<i>Eugenia</i> cf. <i>pachnantha</i> O.Berg	Myrtaceae	1	1	1	1
EUROS	<i>Eugenia rostata</i> O.Berg	Myrtaceae	6	24	98	24
EUUMB	<i>Eugenia</i> cf. <i>umbellata</i> Spreng.	Myrtaceae	1	4	8	4
GUOPP	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae	107	56	2919	56
ILBRE	<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	Aquifoliaceae	1	3	11	3
INSP	<i>Inga</i> sp.	Fabaceae	3	8	29	8
LUDIV	<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.	Malvaceae	1	4	6	4
MAGUI	<i>Matayba</i> cf. <i>guianensis</i> Aubl.	Sapindaceae	4	21	171	21
MYAET	<i>Myrcia aethusa</i> (O.Berg) N.Silveira	Myrtaceae	6	14	49	14
MYSP	<i>Myrsine</i> sp.	Primulaceae	1	6	12	6
ORCAP	* <i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch.	Araliaceae	1	14	39	14
PRMYR	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	Rosaceae	3	7	19	7
PSSPNOV	<i>Pseudobombax</i> sp. nov.	Malvaceae	2	5	25	5
RAFER	<i>Randia ferox</i> (Cham. & Schltld.) DC.	Rubiaceae	5	9	26	9
TREMA	<i>Trichilia emarginata</i> (Turcz.) C.DC.	Meliaceae	1	12	46	12
VOSP	<i>Vochysia</i> sp.	Vochysiaceae	1	4	12	4
XYSP	<i>Xylosma</i> sp.	Salicaceae	1	7	26	7

\*Espécies ameaçadas de extinção para o Espírito-Santo (conforme Kollmann *et al.*, 2007)

**Tabela S2.** Lista das 66 espécies epífitas vasculares, suas interações com cada forófitos presentes na floresta nebulosa estudada e número total de interação (grau (k)). Código das espécies de forófitos presentes nas colunas: (1) ANSP (*Annona* sp.); (2) CAGUA (*Campomanesia guaviroba* (DC.) Kiaersk.); (3) CASP (*Casearia* sp.); (4) CLARR (*Clusia arrudea* Planch. & Triana ex Engl.); (5) EULON (*Eugenia* cf. *longipedunculata* Nied.); (6) EUPAC (*Eugenia* cf. *pachnantha* O.Berg); (7) EUROS (*Eugenia rostrata* O.Berg.); (8) EUUMB (*Eugenia* cf. *umbellata* Spreng.); (9) GUOPP (*Guapira opposita* (Vell.) Reitz); (10) ILBRE (*Ilex brevicuspis* Reissek); (11) INSP (*Inga* sp.); (12) LUDIV (*Luehea divaricata* Mart. & Zucc.); (13) MAGUI (*Matayba* cf. *guianensis* Aubl.); (14) MYSP (*Myrsine* sp.); (15) MYAET (*Myrcia aethusa* (O.Berg) N.Silveira); (16) ORCAP (*Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch.); (17) PRMYR (*Prunus myrtifolia* (L.) Urb.); (18) PSSPNOV (*Pseudobombax* sp. nov.); (19) RAFER (*Randia ferox* (Cham. & Schltdl.) DC.); (20) TREMA (*Trichilia emarginata* (Turcz.) C.DC.); (21) VOSP (*Vochysia* sp.); (22) XYSP (*Xylosma* sp.).

Código	Epífitas / Forófitos	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	Grau (k)	
ACAUR	<i>Acianthera auriculata</i>																							7	
ACHEL	<i>Acianthera heliconiscapa</i>																								5
ACLUT	<i>Acianthera luteola</i>																								5
ACSAU	<i>Acianthera saurocephala</i>																								3
AENUD	<i>Aechmea nudicaulis</i>																								2
AERAM	<i>Aechmea ramosa</i>																								3
ANSCA	<i>Anthurium scandens</i>																								12
ANSP1	<i>Anthurium</i> sp.																								5
ASAUR	<i>Asplenium auritum</i>																								3
BIALF	<i>Billbergia alfonsijoannis</i>																								3
BIHOR	<i>Billbergia horrida</i>																								9
BRCRI	<i>Brasilidium crispum</i>																								7
CAORN	<i>Campylocentrum ornithorrhynchum</i>																								1
CAACR	<i>Campyloneurum acrocarpon</i>																								1
CACEN	<i>C. centrobrasiliense</i>																								2
CODEV	<i>Codonanthe devosiana</i>																								2
CRKAU	<i>Cryptophoranthus kautskyi</i>																								2
EDLIN	<i>Edmundoa lindenii</i>																								5
EPARM	<i>Epidendrum armeniacum</i>																								1

Código	Epífitas / Forófitos	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	Grau (k)	
EPCAM	<i>Epidendrum campaccii</i>																							5	
EPGRA	<i>Epidendrum grandiflorum</i>																								1
EPPAB	<i>Epidendrum pabstii</i>																								6
EPSEC	<i>Epidendrum secundum</i>																								1
EPPHY	<i>Epiphyllum phyllanthus</i>																								1
EUACT	<i>Eurystyles actinosophila</i>																								1
GOLIE	<i>Gomesa lietzei</i>																								1
GOPUB	<i>Gomesa pubes</i>																								4
GOREC	<i>Gomesa recurva</i>																								5
GOUNI	<i>Gomesa uniflora</i>																								3
HASAL	<i>Hatiora salicornioides</i>																								5
ISLIN	<i>Isochilus linearis</i>																								7
LECRU	<i>Lepismium cruciforme</i>																								4
MAATL	<i>Markea atlantica</i>																								3
MIPER	<i>Microgramma percussa</i>																								2
MISQU	<i>Microgramma squamulosa</i>																								13
MITEC	<i>Microgramma tecta</i>																								2
NECRA	<i>Nematanthus crassifolius</i>																								4
NEHIR	<i>Nematanthus cf. hirtellus</i>																								4
NEDAY	<i>Neoregelia dayvidiana</i>																								4
NICRA	<i>Niphidium crassifolium</i>																								4
NISP	<i>Nidularium sp.</i>																								2
OCCON	<i>Octomeria concolor</i>																								3
PEBLA	<i>Peperomia blanda</i>																								4
PECOR	<i>Peperomia corcovadensis</i>																								1
PEROT	<i>Peperomia rotundifolia</i>																								3
PESP1	<i>Peperomia sp.1</i>																								2
PESP2	<i>Peperomia sp.2</i>																								2
PETET	<i>Peperomia tetraphylla</i>																								5

Código	Epífitas / Forófitos	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	Grau (k)
PETRI	<i>Peperomia trinervis</i>									■														1
PHCOR	<i>Philodendron cordatum</i>				■	■	■	■	■	■	■													6
PHEDM	<i>Philodendron edmundoi</i>				■																			1
PLAST	<i>Pleopeltis astrolepis</i>				■	■		■		■				■						■				6
QUKAU	<i>Quesnelia kautskyi</i>				■					■		■									■			4
RHNEV	<i>Rhipsalis neves-armondii</i>				■			■						■								■	■	5
RHTER	<i>Rhipsalis teres</i>				■	■		■				■		■					■		■			8
RUADI	<i>Rumohra adiantiformis</i>									■														1
SELAT	<i>Serpocaulon latipes</i>									■														1
TIGAR	<i>Tillandsia gardneri</i>									■														1
TIGEM	<i>Tillandsia geminiflora</i>				■			■		■					■				■					5
TISTR	<i>Tillandsia stricta</i>				■	■		■		■		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		■	13
TIUSN	<i>Tillandsia usneoides</i>				■	■		■		■											■			3
VRFLA	<i>Vriesea flava</i>		■		■	■		■		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	16
VRLUB	<i>Vriesea lubbersii</i>				■					■														2
VRPLA	<i>Vriesea platynema</i>				■					■														1
VRRAC	<i>Vriesea racinae</i>				■																			1
VRSIM	<i>Vriesea simplex</i>					■		■		■	■				■				■					6
<b>Grau (k)</b>		1	1	1	25	34	1	24	4	56	3	8	4	21	6	14	14	7	5	9	12	4	7	

**Tabela S3.** Lista das 66 espécies epífitas vasculares (3.888 indivíduos), distribuídos em 34 gêneros e 10 famílias na floresta nebulosa, seguidos do número de indivíduos, número de forófitos colonizados, código no módulo, seu papel na estrutura vertical dos forófitos e a presença nas zonas dos forófitos. Z1, Z4 e Z3\_Z2 representam módulo 1, 2 e 3, respectivamente. Z1, Z2, Z3 e Z4 indicam fuste, ramos primários, ramos secundários e copa externa, respectivamente. Ao lado das famílias indicou-se o número de gêneros e de espécies.

Famílias / Espécies	Abundância	No forófitos colonizados	Código módulo	Módulos	Papel da espécie	Zonas dos forófitos
<b>Araceae Juss. (2/4)</b>						
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	267	63	v10	Z3_Z2	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Anthurium</i> sp.1	17	14	v11	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z3
<i>Philodendron cordatum</i> Kunth ex Schott	59	28	v53	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Philodendron edmundoi</i> G.M.Barroso	4	1	v54	Z1	Conectora	Z1, Z2
<b>Aspleniaceae Newman (1/1)</b>						
<i>Asplenium auritum</i> Sw.	25	1	v12	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<b>Bromeliaceae A.Juss. (8/17)</b>						
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	66	15	v8	Z3_Z2	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Aechmea ramosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	23	8	v9	Z1	Conectora	Z1, Z3, Z4
<i>Billbergia alfonsjoannis</i> Reitz	37	11	v13	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Billbergia horrida</i> Regel	74	26	v14	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Edmundoa lindenii</i> (Regel) Leme	23	15	v21	Z1	Conectora	Z1, Z2
<i>Neoregelia dayvidiana</i> Leme & A.P.Fontana	85	21	v42	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Nidularium</i> sp.	11	5	v44	Z1	Periférica	Z1
<sup>a,b</sup> <i>Quesnelia kautskyi</i> C.M.Vieira	8	4	v56	Z1	Periférica	Z1
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	3	1	v61	Z3_Z2	Periférica	Z2
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	46	14	v62	Z4	Conectora	Z1, Z2, Z4
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	748	133	v63	Z4	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	223	29	v64	Z4	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Vriesea flava</i> A.F.Costa et al.	236	53	v65	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Vriesea lubbersii</i> (Baker) E.Morren	13	5	v66	Z3_Z2	Conectora	Z1, Z1, Z4

Famílias / Espécies	Abundância	No forófitos colonizados	Código módulo	Módulos	Papel da espécie	Zonas dos forófitos
<i>Vriesea platynema</i> Gaudich.	12	3	v67	Z4	Conectora	Z1, Z3, Z4
<sup>a,b</sup> <i>Vriesea racinae</i> L.B.Sm.	1	1	v68	Z1	Periférica	Z1
<i>Vriesea simplex</i> (Vell.) Beer	18	10	v69	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<b>Cactaceae Juss. (4/5)</b>						
<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw.	1	1	v27	Z3_Z2	Periférica	Z2
<i>Hatiora salicornioides</i> (Haw.) Britton & Rose	31	18	v33	Z1	Conectora	Z1, Z1, Z4
<i>Lepismium cruciforme</i> (Vell.) Miq.	44	18	v35	Z3_Z2	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Rhipsalis neves-armondii</i> K.Schum.	71	27	v57	Z3_Z2	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Rhipsalis teres</i> (Vell.) Steud.	279	68	v58	Z3_Z2	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<b>Dryopteridaceae Herter (1/1)</b>						
<i>Rumohra adiantiformis</i> (G.Forst.) Ching	1	1	v59	Z1	Periférica	Z1
<b>Gesneriaceae Rich. &amp; Juss. ex DC. (2/3)</b>						
<sup>b</sup> <i>Codonanthe devosiana</i> Lem.	28	4	v19	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z4
<sup>b</sup> <i>Nematanthus crassifolius</i> (Schott) Wiehler	12	8	v40	Z1	Conectora	Z1, Z2
<sup>b</sup> <i>Nematanthus</i> cf. <i>hirtellus</i>	13	11	v41	Z1	Conectora	Z1, Z2
<b>Orchidaceae A.Juss. (9/21)</b>						
<sup>b</sup> <i>Acianthera auriculata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	89	33	v4	Z4	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Acianthera heliconiscapa</i> (Hoehne) F.Barros	32	10	v5	Z4	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Acianthera luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	24	7	v6	Z4	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<sup>b</sup> <i>Acianthera saurocephala</i> (Lodd.) Pridgeon & M.W.Chase	3	3	v7	Z4	Periférica	
<i>Brasilidium crispum</i> (Lodd. ex Lindl.) Campacci	84	46	v15	Z4	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Campyloneurum acrocarpon</i> Fée	2	1	v16	Z1	Periférica	Z1
<i>Campyloneurum centrobrasiliense</i> Lellinger	3	2	v17	Z1	Periférica	Z1
<i>Campylocentrum ornithorrhynchum</i> (Lindl.) Rolfe	8	1	v18	Z3_Z2	Periférica	Z3
<sup>b</sup> <i>Cryptophoranthus kautskyi</i> Pabst	16	2	v20	Z1	Periférica	Z1
<i>Epidendrum armeniacum</i> Lindl.	1	1	v22	Z1	Periférica	Z1
<i>Epidendrum grandiflorum</i> (Aubl.) Poir.	1	1	v23	Z1	Periférica	Z1
<i>Epidendrum campaccii</i> Hágsater & L.Sánchez	38	19	v24	Z4	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4

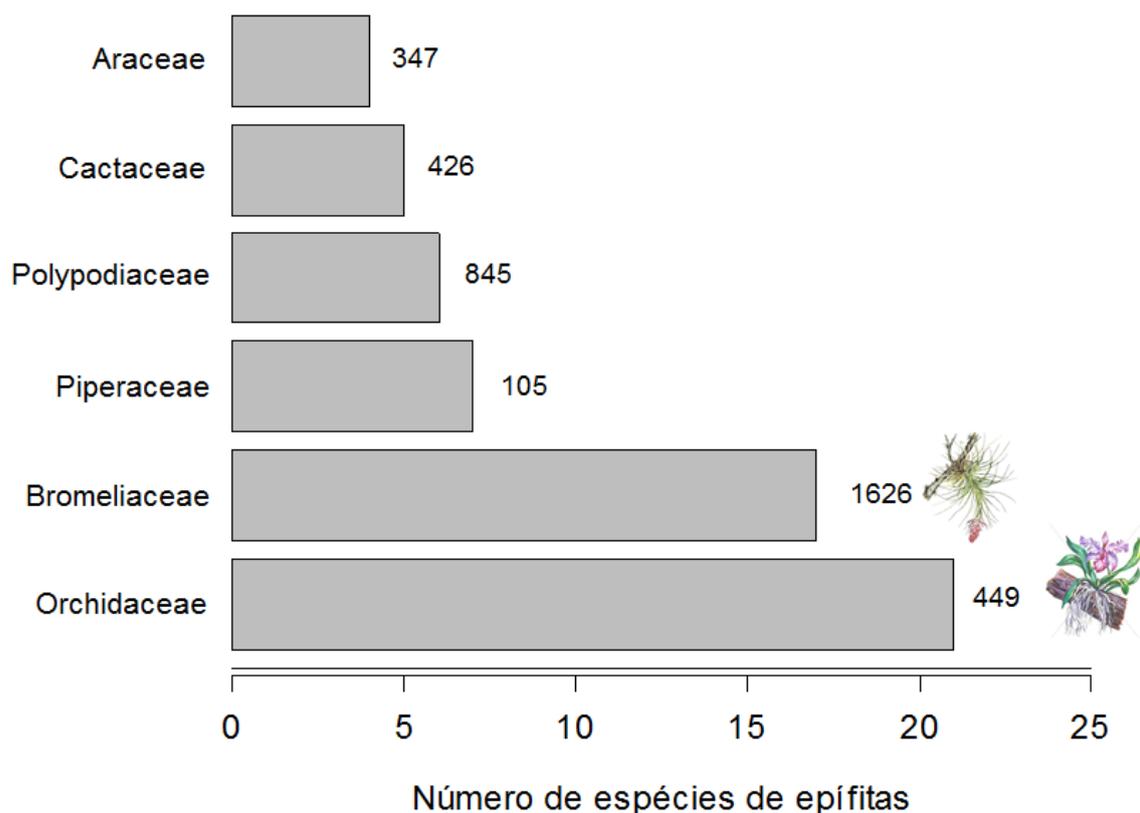
Famílias / Espécies	Abundância	No forófitos colonizados	Código módulo	Módulos	Papel da espécie	Zonas dos forófitos
<i>Epidendrum pabstii</i> A.D.Hawkes	13	10	v25	Z4	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Epidendrum secundum</i> Jacq.	1	1	v26	Z1	Periférica	Z1
<i>Eurystyles actinosophila</i> (Barb.Rodr.) Schltr.	7	1	v28	Z3_Z2	Periférica	Z2
<i>Gomesa lietzei</i> (Regel) M.W.Chase & N.H.Williams	1	1	v29	Z1	Periférica	Z1
<i>Gomesa pubes</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	5	5	v30	Z1	Conectora	Z1, Z2
<i>Gomesa recurva</i> R.Br.	10	9	v31	Z1	Periférica	Z1
<i>Gomesa uniflora</i> (Booth ex Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	26	5	v32	Z4	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R.Br.	36	13	v34	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Octomeria concolor</i> Barb.Rodr.	49	5	v45	Z3_Z2	Conectora	Z2, Z3, Z4
<b>Piperaceae Giseke (1/7)</b>						
<i>Peperomia blanda</i> (Jacq.) Kunth	17	5	v46	Z1	Periférica	Z1
<i>Peperomia corcovadensis</i> Gardner	1	1	v47	Z1	Periférica	Z1
<i>Peperomia rotundifolia</i> (L.) Kunth	36	7	v48	Z4	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Peperomia</i> sp1	4	2	v49	Z1	Periférica	Z1
<i>Peperomia</i> sp2	6	3	v50	Z1	Conectora	Z1, Z2
<i>Peperomia tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.	40	14	v51	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Peperomia trinervis</i> Ruiz & Pav.	1	1	v52	Z1	Periférica	Z1
<b>Polypodiaceae J.Presl (4/6)</b>						
<i>Microgramma percussa</i> (Cav.) de la Sota	8	2	v37	Z1	Conectora	Z1, Z2
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	758	95	v38	Z3_Z2	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Microgramma tecta</i> (Kaulf.) Alston	6	2	v39	Z1	Periférica	Z1
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	7	4	v43	Z1	Conectora	Z1, Z2
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E.Fourn.	64	17	v55	Z1	Conectora	Z1, Z2, Z3, Z4
<i>Serpocaulon latipes</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	2	2	v60	Z1	Periférica	Z1
<b>Solanaceae A.Juss. (1/1)</b>						
<i>Markea atlantica</i> Stehmann & Giacomini	10	7	v36	Z1	Conectora	Z1, Z2

<sup>a</sup>Espécies ameaçadas de extinção para o Brasil (coforme MMA, 2104)

<sup>b</sup>Espécies ameaçadas de extinção para o Espírito-Santo (conforme Kollmann *et al.*, 2007)

**Tabela S4.** Espécies arbóreas amostrados na floresta nebulosa, seguido do No (abundância de forófitos); Trans (ocorrência das espécies nos transectos), DA (densidade absoluta); DR (densidade relativa); FA (frequência absoluta nos transectos); FR (frequência relativa nos transectos) e os dados dendométricos: Área basal; DAP (diâmetro à altura do peito); Altura total; Altura do fuste (até a inversão do fuste em ramos primários); Número de ramos primários. DP (desvio padrão). Quatro indivíduos arbóreos não foram forófitos: três de *Guapira opposita* e um de *Eugenia cf. longipedunculata*.

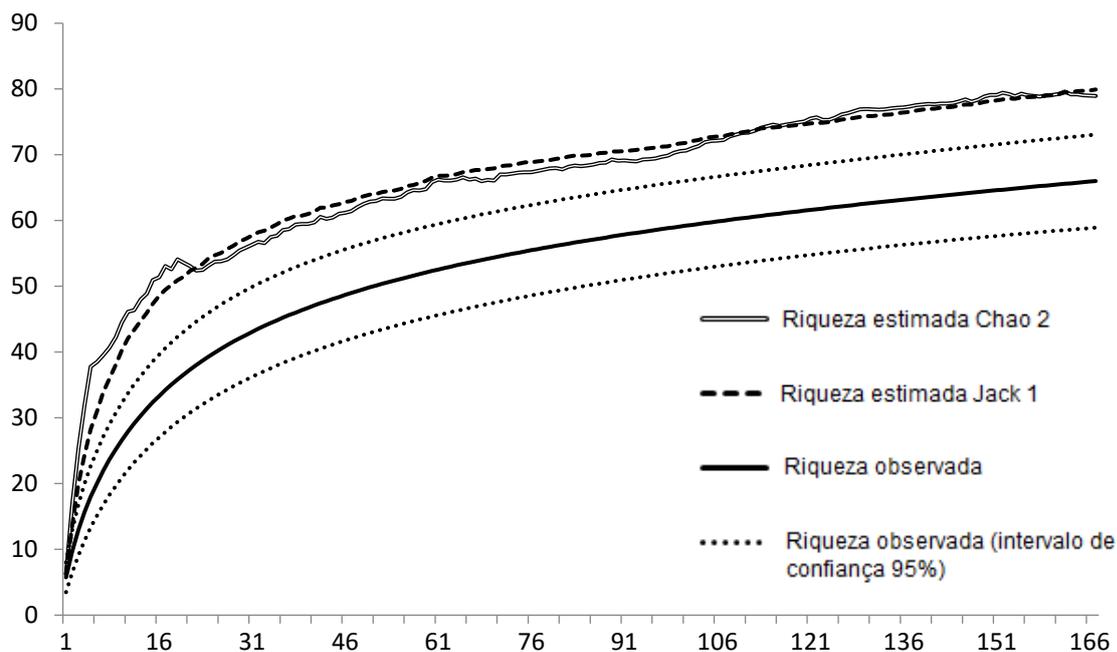
Código	Espécie	No	DA (ind/ha)	DR (%)	Trans	FA	FR (%)	Área basal (m <sup>2</sup> / ha)	DAP ±DP(cm)	Altura total±DP(m)	Altura do fuste±DP(m)	Ramos primário ±DP
ANSP	<i>Annona</i> sp.	1	5	0,58	1	5	1,49	0,0108	5,25	9,00	-	-
CAGUA	<i>Campomanesia guaviroba</i>	1	5	0,58	1	5	1,49	0,0211	7,32	3,50	2,0	2
CASP	<i>Casearia</i> sp.	1	5	0,58	1	5	1,49	0,0460	10,83	10,00	8,50	2
CLARR	<i>Clusia arrudea</i>	7	35	4,09	6	30	8,96	0,9263	17,71±4,53	7,27±2,06	3,31±1,41	2
EULON	<i>Eugenia cf. longipedunculata</i>	13	65	7,67	9	45	13,43	0,6159	9,95±5,86	7,15±1,59	3,35±1,21	2
EUPAC	<i>Eugenia cf. pachnantha</i>	1	5	0,58	1	5	1,49	0,0136	5,89	4,00	2,50	2
EUROS	<i>Eugenia rostrata</i>	6	30	3,51	6	30	8,96	0,1864	8,47±2,97	6,31±2,58	2,22±1,52	2
EUUMB	<i>Eugenia cf. umbellata</i>	1	5	0,58	1	5	1,49	0,0211	7,32	6,00	4,00	2
GUOPP	<i>Guapira opposita</i>	110	550	64,33	19	95	28,36	8,5094	12,92±5,91	5,99 ±1,92	2,19±1,28	2±0,92
ILBRE	<i>Ilex brevicuspis</i>	1	5	0,58	1	5	1,49	0,0249	7,96	10	-	-
INSP	<i>Inga</i> sp.	3	15	1,75	2	10	2,99	0,1274	8,28±5,26	6,55±0,86	3,20±2,30	2±0,57
LUDIV	<i>Luehea divaricata</i>	1	5	0,58	1	5	1,49	0,0358	9,55	8,00	7,00	2
MAGUI	<i>Matayba cf. guianensis</i>	4	20	2,34	4	20	5,97	0,2062	10,47±5,37	8,25±0,64	5,32±1,66	2
MYAET	<i>Myrcia aethusa</i>	6	30	3,51	2	10	2,99	0,1758	8,34±2,45	6,63±2,04	2,22±2,04	3±2,04
MYSP	<i>Myrsine</i> sp.	1	5	0,58	1	5	1,49	0,1077	16,56	10,00	5,00	2
ORCAP	<i>Oreopanax capitatus</i>	1	5	0,58	1	5	1,49	0,1688	20,73	8,00	0,60	3
PRMYR	<i>Prunus myrtifolia</i>	3	15	1,75	2	10	2,99	0,1934	11,53±6,84	9,00±1,00	4,26±2,44	2
PSSPNOV	<i>Pseudobombax</i> sp. nov.	2	10	1,17	1	5	1,49	0,0942	10,87±1,86	5,75±1,06	1,70±1,83	4±2,83
RAFER	<i>Randia ferox</i>	5	25	2,92	4	20	5,97	0,0554	5,28±0,57	5,40±1,51	3,42±1,75	2±0,54
TREMA	<i>Trichilia emarginata</i>	1	5	0,58	1	5	1,49	0,2181	23,57	9,00	1,70	2
VOSP	<i>Vochysia</i> sp.	1	5	0,58	1	5	1,49	0,4063	32,17	12,00	8,00	2
XYSP	<i>Xylosma</i> sp.	1	5	0,58	1	5	1,49	0,0843	14,65	8,00	5,00	2



**Figura S1.** Diversidade das principais famílias epifíticas registradas na floresta nebulosa. As barras representam a riqueza de espécies (número de espécies para cada família) e os números ao lado de cada barra correspondem à abundância de espécies epifítica de cada família.

**Tabela S5.** Estimativa da amostragem das interações para cada espécie de forófito com cinco ou mais indivíduos amostrados na floresta nebulosa.  $S_{obs}$ : número de interações observadas; Chao S (estimador não-paramétrico de riqueza Chao2 - ver métodos); N: número de indivíduos amostrados para cada espécie de forófito. Detecção: proporção de interações observadas de todas aquelas esperadas. Para identificar o nome de cada espécie de forófito, veja Tabela S1 e Tabela S2, desta seção.

	CLARR	EULON	EUROS	GUOPP	MYAET	RAFER
<b><math>S_{obs}</math></b>	25	34	24	56	14	9
<b>Chao S</b>	46	74,42	39,62	72,17	25,25	31,4
<b>N</b>	7	12	6	107	6	5
<b>Detecção (%<math>S_{obs}</math>)</b>	0,54	0,46	0,61	0,78	0,55	0,29



**Figura S2.** Curva de acumulação de espécies de riqueza de epífitas baseadas nos 167 indivíduos de forófitos amostrados na floresta nebulosa. Linha preta sólida exibe o número observado de espécies em nosso conjunto de dados, seu intervalo de confiança de 95% (linhas pretas pontilhadas) e o número de espécies estimadas, usando dois estimadores-não paramétricos de riqueza: Chao 2 e Jackknife 1.

## REFERÊNCIAS

KOLLMANN, L. J. C.; FONTANA, A. P.; SIMONELLI, M.; FRAGA, C. N. 2007. As angiospermas ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo. In: Simonelli, M. & Fraga, C. N. (orgs.). *Espécies da flora ameaçadas de extinção no estado Espírito Santo*. IPEMA, Vitória. p. 105-137.

MMA (MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE). 2014. Portaria Nº 443, 17/12/2014. Reconhece a lista nacional oficial de espécies da flora ameaçada de extinção. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/biodiversidade/especies-ameacadas-de-extincao/atualizacao-das-listas-de-especies-ameacadas>. Acesso em: 15 de Outubro de 2016.

## CAPÍTULO 3

---

### O papel de fatores espaciais e ambientais na estruturação de comunidades de epífitas vasculares em ambientes neotropicais

#### 3.1 Resumo

Vários fatores são responsáveis pela distribuição espacial das epífitas vasculares. Nós identificamos a importância relativa da identidade dos forófitos (árvores-suporte), ambiente e espaço em explicar as abundâncias de epífitas vasculares em um *inselberg* de floresta estacional semidecidual montana e em uma floresta nebulosa, no sudeste do Brasil. Testamos a hipótese de que propriedades relacionadas ao tamanho (altura total e/ou DAP - diâmetro à altura do peito) são importantes em determinar a estrutura das comunidades de epífitas. Esperamos que forófitos com maiores dimensões apresentem maior riqueza e diversidade de epífitas. A análise de redundância parcial (pRDA) foi empregada para decompor hierarquicamente as abundâncias relativas das epífitas vasculares em três componentes: associação com a identidade dos forófitos, ambiente e espaço (Mapas de *Eigenvectors de Moran*, MEM's). Modelos lineares foram utilizados para avaliar a relação entre a riqueza e diversidade epifítica e os descritores do ambiente. Demonstramos que processos neutros e de nicho agem simultaneamente na dinâmica das espécies de epífitas vasculares. Portanto, a limitação de dispersão, a identidade dos forófitos, bem como suas características (*e.g.*, tamanho e tipo de casca) e fatores microambientais (*e.g.*, interações com musgo, líquen e iluminação da copa) determinam a abundância das epífitas vasculares, porém distintivamente para o *inselberg* e para floresta nebulosa. Nossos resultados corroboram com a hipótese de que a riqueza e a diversidade de epífitas vasculares aumentam com o tamanho do forófito, provavelmente, devido ao aumento na área, tempo para colonização ou ampliação na heterogeneidade de micro-habitat dentro dos forófitos. Os resultados ampliam o conhecimento sobre o papel de processos de dispersão e do ambiente local na promoção e manutenção de diversidade de epífitas vasculares em sistemas tropicais.

**Palavras-chave:** Facilitação, Floresta Atlântica, floresta nebulosa, *inselberg*, limitação de dispersão, metacomunidade, ordenações canônicas parciais, teoria de nicho

### 3.2 Abstract

Several factors are responsible for the spatial distribution of vascular epiphytes. We identified the relative importance of the phorophyte identity, environment and space in explaining the abundances of vascular epiphytes in an *inselberg* of semi-deciduous montane forest and a cloud forest in southeastern Brazil. We tested the hypothesis that properties related to phorophyte size (total height and/or DBH - diameter at breast height) are important in determining the structure of epiphyte communities. We expect larger phorophytes to exhibit greater richness and diversity of epiphytes. Partial redundancy analysis (pRDA) was used to hierarchically decompose the relative abundances of vascular epiphytes into three components: association with the identity of the phorophytes, environment and space (Moran's eigenvector maps, MEM's). Linear models were used to evaluate the relationship between richness and epiphytic diversity and environmental descriptors. We show that neutral and niche processes act simultaneously on the dynamics of vascular epiphyte species. Therefore, dispersion limitation, the identity of the phorophytes, as well as, their attributes (e.g., size and type bark) and microenvironmental factors (e.g., interactions with moss, lichen and crown illumination) determine the abundance of vascular epiphytes, but distinctly for *inselberg* and cloud forest. Our results corroborate the hypothesis that the richness and diversity of vascular epiphytes increase with the size of the phorophyte, probably due an increase in the area, time to colonization or increase in microhabitat heterogeneity within the phorophytes. These results add to the knowledge about the role of dispersion processes and the local environment in the promotion and maintenance of vascular epiphyte diversity in tropical systems.

**Keywords:** Atlantic Forest, cloud forest, dispersion limitation, facilitation, metacommunity, niche theory, partial canonical ordinations, rocky outcrop

### 3.3 Introdução

Epífitas vasculares são plantas que vegetam sobre outras plantas (frequentemente árvores e arbustos), durante todo seu ciclo de vida ou parte dele, sem emitir estruturas haustoriais para sua nutrição (Madison, 1977; Benzing, 1990; Zotz, 2016) e, portanto, não são parasitas (Laube & Zotz 2006; Flores-Palacios, 2016). Elas constituem um grupo bastante diversificado, representando 10% de todas as espécies de plantas vasculares no mundo (ca. de 28.000 espécies) (Zotz, 2013) e atingem sua maior diversidade nos neotropicos (Nieder *et al.*, 2001). Podem representar 25% de toda flora vascular em florestas tropicais (Nieder *et al.*, 2001) e contribuir com até 50% em florestas montanas neotropicais (Kelly *et al.*, 2004). O mecanismo facilitador proporcionado pelos forófitos sobre as epífitas influenciam positivamente a manutenção dos ecossistemas e colaboram para essa alta diversidade (Angelini & Siliman, 2014; McIntire & Fajardo, 2014). Entretanto, embora sejam substancialmente notáveis em florestas, os padrões de riqueza de espécies de epífitas são ainda mal compreendidos quando comparados com os de outras plantas terrestres (Mendieta-Leiva & Zotz, 2015; Wagner *et al.*, 2015; Zuleta *et al.*, 2016). Para as epífitas, o forófito representa uma unidade de habitat (Johansson, 1974; Mendieta-Leiva & Zotz, 2015). Portanto, em estudos com flora epifítica, cada forófito é adotado como unidade amostral natural que abriga uma determinada comunidade epifítica específica (Johansson, 1974; Burns, 2007; Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016). Esta comunidade está isolada espacialmente das outras, mas ao mesmo tempo interligadas por dispersão, potencialmente interagindo e podem ser consideradas, coletivamente, como uma metacomunidade (Burns, 2007; Burns & Zotz, 2010).

As epífitas vasculares utilizam as árvores como suporte estrutural e diferentes fatores, não mutuamente exclusivos, podem explicar a diversidade e coexistência deste grupo diverso de plantas. Em uma escala espacial e temporal, as distribuições e diversidade das espécies de epífitas podem ser explicadas por processos de dispersão (processos neutros) (Vandunné, 2002; Zotz & Schultz, 2008; Cascante-Marín *et al.*, 2009) e por mecanismos que envolvem adaptações específicas das epífitas vasculares a fatores ambientais (processos determinísticos baseados em nicho) (Dislich & Mantovani, 2016; Marí *et al.*, 2016). Por exemplo, características dos forófitos que exibem variação interindividual, assim como variações interespecíficas

são fatores importantes envolvidos no processo de distribuição das epífitas em florestas temperadas e tropicais. Estes incluem: arquitetura do forófito, taxa de crescimento, tamanho, idade e identidade do forófito, características físicas e químicas da casca, altura do fuste e inclinação dos ramos da copa (ter Steege & Cornelissen, 1989; Callaway *et al.*, 2002; Zotz & Schultz, 2008; Hirata *et al.*, 2009; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Wagner *et al.*, 2015; Ding *et al.*, 2016; Dislich & Mantovani, 2016; Marí *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016; Hayward *et al.*, 2017). Além deles, são também importantes as condições edáficas (Boelter *et al.*, 2014) e ambientais (*e.g.*, umidade do ar, temperatura, ventos e radiação) (Werner, 2011), a associação com epífitas avasculares (musgos e líquens) (Tremblay *et al.*, 1998; Callaway *et al.*, 2001; Zhao *et al.*, 2015), mudanças climáticas (Benzing, 1998) e distúrbios (Werner & Gradstein, 2009).

Embora a especificidade das epífitas vasculares pelos forófitos seja raramente observada (Tremblay *et al.*, 1998; Alves *et al.*, 2008), algumas árvores são melhores forófitos para epífitas do que outras, por variarem amplamente em sua qualidade como substrato (Burns, 2007; Woods *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Zotz, 2016). Uma espécie de forófito proporciona um conjunto de características estruturais, químicas e fenológicas que são particulares e alteradas de acordo com o seu crescimento e idade (Zotz & Vollrath, 2003; Cardélus, 2007; Einzmann *et al.*, 2014; Taylor & Burns, 2015; Dislich & Mantovani, 2016; Wang *et al.*, 2016). Existe uma relação bem estabelecida e positiva entre a diversidade de epífitas e o tamanho da árvore (Yaton & Gladstone, 1982; Zimmerman & Olmsted, 1992; Zotz & Schultz, 2008; Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016; Hayward *et al.*, 2017). Grandes forófitos (em altura ou diâmetro), provavelmente os mais velhos, favorecem maior chance de colonização de um maior número de espécies de epífitas devido a maior área de superfície exposta à chuva de semente, o que oportuniza maior chance para colonização (Callaway *et al.*, 2002; Burns & Dawson, 2005; Taylor & Burns, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Woods, 2017). Oferecem também maior quantidade de microambientes (Zotz & Vollrath, 2003; Dislich & Mantovani, 2016; Marí *et al.*, 2016; Sanger & Kirkpatrick, 2016). Tem sido repetidamente demonstrado que a riqueza de epífitas aumenta com o tamanho dos forófitos, conforme predito pela Teoria de Biogeografia de Ilhas (Taylor & Burns, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016). Dessa maneira, o tamanho do forófito é um fator complexo que integra diversas características ecológicas.

Os forófitos podem oferecer condições diferentes de acordo com seu próprio subconjunto de características. De fato, ao analisar a comunidade epífita em florestas tropicais, Sáyago *et al.* (2013) e Zhao *et al.* (2015) mostraram que forófitos mais velhos, de maior porte e com casca áspera e/ou rugosa são mais favoráveis ao estabelecimento das epífitas. Casca áspera e rugosa pode ser propícia para táxons de briófitas (musgos) (Benzing, 1990; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015). O substrato composto por musgos tem a capacidade de reter maior umidade, favorecendo o estabelecimento e a sobrevivência das espécies de epífitas (Benzing, 1990; Tremblay *et al.*, 1998; Zhao *et al.*, 2015). Todos esses fatores que afetam a diversidade de epífitas podem ser integrados (Hirata *et al.*, 2009; Sáyago, *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015). Como consequência, eles devem ser levados, simultaneamente, em consideração ao analisar os dados sobre a distribuição das epífitas. Os fatores mais importantes são aqueles determinados por processos espaciais, como evidenciado pela limitação da dispersão, pelo ambiente, dado pela variação de microambiente e características do substrato (área, idade do substrato, tipo de casca, entre outros) e pela identidade do forófito (Wagner *et al.*, 2015). Evidências apontam para a limitação da dispersão como um mecanismo importante em determinar a distribuição de epífitas vasculares (Vandunné, 2002; Zotz & Schultz, 2008; Cascante-Marín *et al.*, 2009). No entanto, poucos estudos avaliaram o papel relativo da limitação de dispersão em relação à resposta das espécies às condições microclimáticas criadas pelos forófitos em explicar a estruturação da comunidade de epífitas (Zotz & Schultz, 2008; Dislich & Mantovani, 2016; Marí *et al.*, 2016). Não obstante, pouco se sabe sobre o papel relativo de diferentes fatores em explicar como comunidades de epífitas se organizam no espaço em sistemas tropicais.

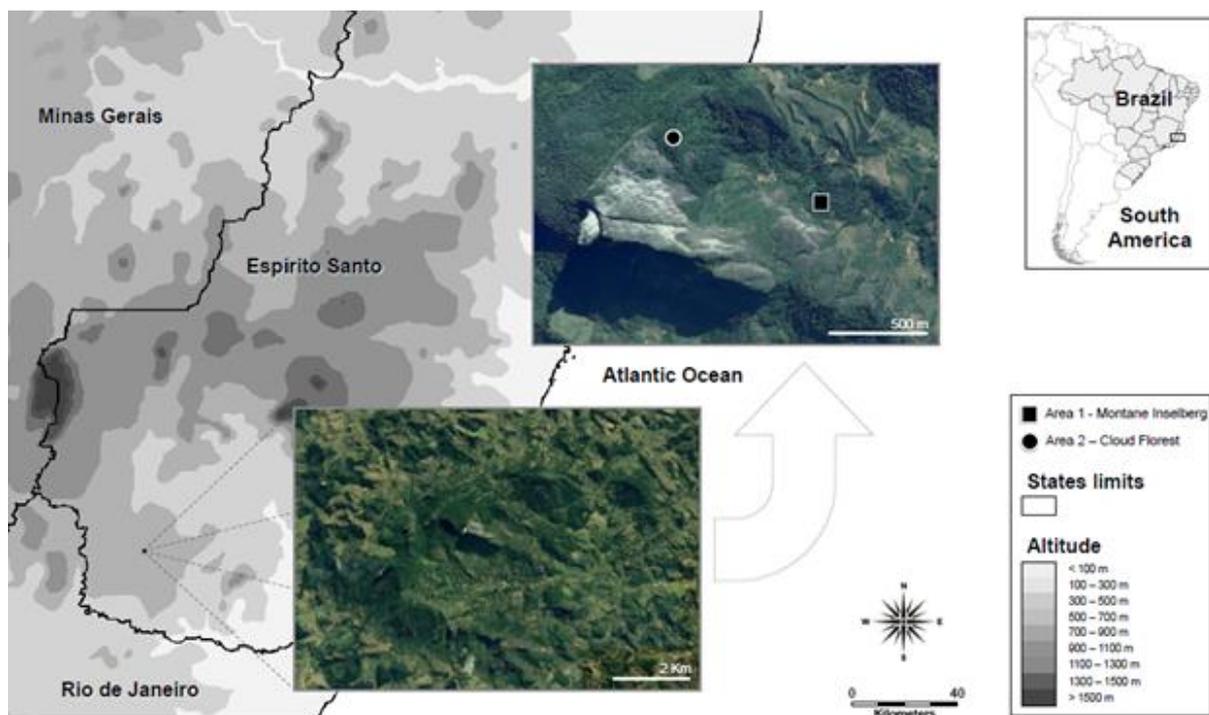
Neste estudo, nós identificamos a importância relativa da identidade dos forófitos, ambiente e espaço em explicar as abundâncias relativas de epífitas vasculares em duas formações vegetacionais no domínio da Mata Atlântica brasileira, um *inselberg* granítico de floresta estacional semidecidual montana e uma floresta nebulosa (floresta ombrófila densa montana), no sul do Espírito Santo, Brasil. A relação com o forófito testa os padrões de distribuição de epífitas causados pela associação com forófitos específicos. O ambiente está relacionado ao substrato proporcionado pelo forófito, bem como a fatores microambientais. Por exemplo, tamanho, tipo de casca, índice de iluminação entre outros. O espaço está relacionado com os processos de dispersão (limitação de dispersão no espaço), importantes para testar

o papel de fatores neutros em explicar padrões espaciais em comunidades biológicas (Hubbell, 2001). Aqui, expresso por meio da distância espacial entre os forófitos. Testamos a hipótese de que propriedades relacionadas ao tamanho (altura total e/ou DAP) são mais importantes em determinar a estrutura das comunidades de epífitas. Esperamos que forófitos com maiores dimensões apresentem maior riqueza e diversidade de epífitas.

### **3.4 Métodos**

#### **3.4.1 Áreas de estudo**

O estudo foi conduzido na localidade de Pedra dos Pontões ou Pontões de Mimoso do Sul (20°56'S e 41°32'W - Figura 1), no município de Mimoso do Sul, sul do estado do Espírito Santo. Está inserida na sub-bacia do Rio Muqui do Sul, que é um contribuinte da Bacia Hidrográfica do Itabapoana. A localidade apresenta cerca de 350 ha e um gradiente que varia 700-1.400 m de altitude (Couto *et al.*, 2013; 2017). De acordo com a classificação de Köppen (1948), o clima da região é do tipo Cwb (subtropical moderado úmido), mesotérmico úmido, com verões chuvosos e invernos secos, apresentando déficit hídrico no período de maio a setembro (estação fria e seca) e excedente de precipitação entre dezembro e março (estação quente e chuvosa). A pluviosidade média anual (série histórica de 30 anos) de 1.375 mm e temperatura média de 21°C. A flora é predominantemente composta por vegetação herbácea, arbustivo-arbórea, representada por famílias típicas destes ambientes, tais como Asteraceae, Bromeliaceae, Cyperaceae, Velloziaceae, Malvaceae, Melastomataceae e Orchidaceae, dentre outras (Couto *et al.*, 2017).



**Figura 1.** Mapa de localização das duas áreas de estudo, no estado do Espírito Santo, região sudeste do Brasil.

O *inselberg* granítico-gnáissico de floresta estacional semidecidual montana ( $20^{\circ}56'19,94''S$  e  $41^{\circ}32'39,77''W$ ), está situado a 782 m de altitude (Figura 1). Possui uma área de aproximadamente 2,5 ha, onde é coberto com vegetação rupestre assentada sobre solos muito rasos (neossolo litólico húmico) (Embrapa, 2009). Em alguns pontos, exibe pequena camada de serapilheira, assentada sobre uma espessa camada de solo. O *inselberg* é bem conservado e está inserido em uma matriz de transição entre a floresta estacional semidecidual montana, floresta ombrófila densa e áreas antropizadas, principalmente por plantações de café (*Coffea arabica* L.), pastagens e silvicultura de eucalipto (Couto *et al.*, 2013; 2016; 2017). Possui árvores esparsas, sem formação de um dossel contíguo, com alguns indivíduos de grande porte como *Pseudobombax* sp. nov, que podem alcançar 117 cm de diâmetro e resguarda elevada diversidade de epífitas vasculares (Couto *et al.*, 2016).

A floresta nebulosa compõe um tipo de floresta ombrófila densa montana, ( $20^{\circ}56'12,53''S$  e  $41^{\circ}33'12,27''W$ ), situado a 1150 m de altitude (Figura 1). Apresenta uma área de aproximadamente 2 ha. A floresta nebulosa estudada é primária (sem histórico de perturbação antropogênica). Esta formação vegetal ocorre nas partes mais altas e é caracterizada por árvores de pequeno porte (em média 6 m de altura e

menos de 15 cm de diâmetro), solo pouco profundo, dossel contíguo, com troncos cobertos por grande quantidade de epífitas avasculares (musgos e líquens) e com epifitismo vascular abundante. O sub-bosque é rico em espécies herbáceas e a presença de nevoeiro pode ser constantemente observada.

#### 3.4.2 Amostragem e obtenção dos dados

Para cada formação vegetal estudada, nós quantificamos a ocorrência de espécies de epífitas (holo e hemiepífitas) e seus forófitos em uma área de aproximadamente 1 ha. Vinte transectos lineares (50 x 2 m) foram distribuídos de modo sistemático e em intervalos regulares, dispostos paralelamente em intervalos de 10 m e verticalmente em 5 m (ver Gentry, 1982). Estes transectos foram alocados de forma a envolver com precisão a máxima variação ambiental. Esta metodologia tem sido aplicada em diversos estudos, devido a eficácia deste método quanto à detecção de informação ecológica (Phillips *et al.*, 2003; Magnusson *et al.*, 2005; Martini *et al.*, 2007). Todos os forófitos (arbustivos / arbóreos) presentes nos transectos com DAP (diâmetro à altura do peito, 1,30 m)  $\geq$  5 cm foram amostrados.

Para cada forófito amostrado, registrou-se a presença e abundância das espécies de epífitas vasculares. A contagem dos indivíduos das epífitas presentes em árvores é especialmente difícil. Muitas espécies de plantas, tais como *Bulbophyllum cantagallense* (Orchidaceae) que formam ‘tapetes’ de pseudobulbos conectados por longos rizomas. Outras espécies tais como *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (Polypodiaceae) possuem crescimento do tipo longo reptante e *Tillandsia usneiode* (L.) L. (Bromeliaceae) constituem indivíduos que crescem de forma aglomerada. Portanto, por muitas vezes, é impossível determinar onde termina um indivíduo e começa outro. Quando não foi possível distinguir indivíduos, eles foram contados como um ‘stand’ (Sanford, 1968). ‘Stand’ é um grupo de rosetas (Bromeliaceae), folhas (samambaias) ou pseudobulbos (Orchidaceae) de uma única espécie de epífita separada espacialmente de outro grupo da mesma espécie por um espaço no forófito desprovido de epífitas ou ocupada por outra espécie. Nos casos em que a mesma área era ocupada por uma mescla de mais do que uma espécie, o ‘stand’ foi contado para cada espécie presente. Todos os tamanhos de plantas foram incluídos, com a exceção de pequenas plântulas, que não podem ser comumente identificadas em nível de espécie.

Para cada forófito amostrado, nós registramos os dados dendrométricos: altura total, DAP, área basal (Wang *et al.*, 2016), altura do fuste (Benavides *et al.*, 2011) e número de ramos primários. Mensuramos a altura total e a altura do fuste por meio de um hipsômetro (Suunto PM-5, Finlândia). Para o DAP, foi utilizada uma fita métrica. Os forófitos com fustes múltiplos tiveram cada fuste mensurado separadamente e calculados a área basal individualmente. Posteriormente, estes valores individuais foram somados para obter a área basal do indivíduo forofítico (Durigan, 2003). As características da casca foram registradas em campo e categorizadas em: lisa, rugosa, fissurada, áspera e descamante (Vergana-Torres *et al.*, 2010; Sáyago *et al.*, 2013; Boelter *et al.*, 2014), bem como com combinações dessas categorias, por exemplo, lisa e descamante, que foi encontrada em algumas espécies de Myrtaceae. Fatores microambientais compreenderam o índice de iluminação e o tipo substrato. Índice de iluminação da copa foi utilizado para verificar a quantidade de luz que atinge a copa do forófito (Clark & Clark, 1992), que consiste em cinco categorias (Tabela S1). O tipo de substrato foi registrado como liso, solo de dossel, tapete de musgo, líquen ou tapete de musgo associados a líquens (adaptado de Zhao *et al.*, 2015) (Tabela S2). As coordenadas locais x e y (latitude e longitude) de cada forófito foram obtidas com auxílio de uma trena e de fita métrica, na qual foram registradas as distâncias em metros para cada forófito dentro da área total amostrada.

Para este estudo, optamos por técnicas de amostragem em dossel, com a utilização de procedimentos de montanhismo aplicados para uma coleta segura e precisa de dados em altura (Perry, 1978). Por meio deste procedimento, conseguimos acessar as partes mais inacessíveis da copa dos forófitos, o que nos possibilitou a correta identificação e quantificação das epífitas. A identificação do material botânico foi realizada empregando-se chaves analíticas de classificação taxonômica, comparação com material de herbário e envio de exsicatas a especialista em cada família. As exsicatas encontram-se tombadas, em grande parte no herbário do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão (MBML) e Universidade Federal do Espírito Santo (VIES), sendo os materiais botânicos mais recentes depositados no herbário do Museu Nacional do Rio de Janeiro (R). A nomenclatura das angiospermas (magnoliídeas, monocotiledôneas e eudicotiledôneas) seguiu as sugestões da APG IV (The Angiosperm Phylogeny Group, 2016) e as samambaias (monilófitas) segundo PPG I (The Pteridophyte Phylogeny Group, 2016). Os nomes das espécies foram revisados de acordo com BGF (2015) e, quando necessário, verificado em outros sites

especializados, como Tropicos (disponível em - [www.tropicos.org](http://www.tropicos.org) e/ou Royal Botanic Gardens (disponível em - [www.epic.kew.org](http://www.epic.kew.org)).

### 3.4.3 Análises dos dados

Nós seguimos os mesmos passos de análises dos dados para as duas formações vegetacionais estudadas (*inselberg* e floresta nebulosa). As análises de redundância parcial (pRDA) (Borcard *et al.*, 1992; Legendre & Legendre, 2012) foram baseadas em quatro matrizes: 1) (AR) - matriz com os dados de abundância das epífitas vasculares; 2) (F) - matriz com os dados da identidade dos forófitos; 3) (E) - matriz com as variáveis ambientais (características dos forófitos e do microambiente) e 4) (S) - matriz com as coordenadas espaciais (x e y) dos forófitos. Nessas matrizes, as linhas representaram as unidades amostrais e as colunas as variáveis. A partição de variação foi realizada hierarquicamente de acordo com a abordagem proposta por McGarigal & Cushman (2002). O particionamento hierárquico se deu em dois níveis (do inglês, *tier*). O primeiro nível é a partição tradicional de dados resposta nos três componentes causais, enquanto a segunda camada particionou os dados da matriz resposta em subgrupos de variáveis a partir dos componentes do primeiro nível. Estas frações de segundo nível foram adquiridas através de partições marginais e condicionais. A diferença entre as partições marginais e condicionais nos procedimentos do segundo nível é que os componentes do primeiro nível (F, E ou S) são usados como covariáveis nas partições condicionais (McGarigal & Cushman, 2002). No primeiro nível, a análise de pRDA foi utilizada para decompor a abundância relativa das epífitas vasculares em três componentes (Økland, 2003): associação com a identidade dos forófitos, ambiente e o espaço (Mapas de *Eigenvectors de Moran*, MEM's - Griffith & Peres-Neto, 2006; Borcard *et al.*, 2011). Essa análise nos permitiu quantificar o quanto da partição da variação na matriz de abundância das epífitas é explicado pelas matrizes de identidade dos forófitos, ambiente e pelo espaço.

#### 3.4.3.1 Partições da variação de primeiro nível

As abundâncias relativas (AR) das epífitas foram calculadas como o número de ocorrências desta espécie dividido pelo número total de ocorrências de todas as espécies epifíticas. Todas as espécies de epífitas com menos de cinco ocorrências

foram removidas (Tabela S3 e S4) a fim obter melhores parâmetros de regressão (Wagner, 2003; Garbin *et al.*, 2012). Isto resultou em uma matriz (P) com 138 unidades amostrais (forófitos) e 31 espécies de epífitas vasculares para o *inselberg* e 167 forófitos e 40 espécies de epífitas para a floresta nebulosa (Tabela S3 e S4). A matriz P foi normalizada de acordo com Legendre & Legendre (2012). Para cada área estudada temos uma matriz de identidade dos forófitos (F), sendo no *inselberg* composto por 8 espécies de forófitos e a floresta nebulosa por 22 espécies.

O número de variáveis ambientais que compõe a matriz E variou de acordo com a área de estudada. No *inselberg*, tivemos 16 variáveis: DAP, área basal (AB), altura total (Alt\_total), altura do fuste (Alt\_fust), número de ramos primário (N\_RP), áspero (Aspero), descamante (Desc), liso, liso e descamante (Liso\_Desc), rugoso (Rugoso), índice de iluminação da copa (IND\_Copa), liso (Liso), organossolo (Organ\_solo), musgo (Musgo), líquen (Liquen) e musgo e líquen (Musgo\_liq). E para a floresta nebulosa, além dessas variáveis nós tivemos mais quatro relacionadas ao tipo de casca: descamante e fissurado (Desc\_fis), fissurado (Fissurado), descamante e áspero (desc\_asp) e rugoso e descamante (rug\_desc), contudo duas não foram registradas: descamante (Desc) e rugoso (Rugoso) (ver seção *Coleta de dados*). A matriz E foi padronizada e o maior valor negativo subtraído de cada valor para produzir apenas valores positivos (ver Legendre & Legendre, 2012).

O componente espacial foi incluído na análise utilizando a matriz de coordenadas espaciais (S) composta pelas coordenadas locais x e y dos forófitos. A filtragem foi realizada utilizando o Mapeamento de Moran (MEM's) (Griffith & Peres-Neto, 2006; Bocard *et al.*, 2011; Dray *et al.*, 2012). Esta abordagem permitiu modelar a relação entre os forófitos e o ambiente, garantindo a independência entre as unidades amostrais e a modelação de estruturas espaciais mais complexas num contexto de métodos canônicos (Borcard *et al.*, 2011; Legendre & Legendre, 2012). Desta forma, a dependência espacial foi filtrada por *detrending*. Porém, a informação pode ser explorada a partir dessas estruturas espaciais, pois pode revelar a presença de processos não avaliados (McIntire & Fajardo, 2009; Dray *et al.*, 2012). Filtros espaciais foram modelados empregando as coordenadas principais da matriz de vizinhança pelo de ordenação PCNM (*principal coordinates of neighbour matrices*), também chamado de '*distance-based Moran's Eigenvector Maps dbMEM*' (Legendre & Legendre, 2012).

A partição de primeiro nível foi realizada utilizando a matriz P como resposta e as matrizes F, E e S como preditoras. Antes dos procedimentos de particionamento, utilizamos a função *ordistep* no *vegan* por meio da opção '*forward*', para selecionar as espécies de forófitos (matriz F), as variáveis do ambiente (matriz E) e o espaço (matriz S) (MEM's) maximamente relacionadas com a abundância relativa das espécies de epífitas (matriz P). O modelo conceitual de decomposição pode ser visualizado no Diagrama de Venn (Figuras 2 e 3). A partição tem sete componentes discretos da variação explicada da comunidade (Figuras 2 e 3). Os números referem-se aos componentes descritos nas Figuras 2 e 3 e nas Tabelas S5 e S6, esses são: (1a) efeito puro do ambiente E (*i.e.*, variação da comunidade de epífitas explicada por E variáveis, que também não é explicado por F e S); (1b) efeito puro do espaço S; (1c) efeito puro da identidade do forófito F; (2a) combinação do efeito das variáveis E e S (*i.e.*, a comunidade é explicada de maneira conjunta pelos fatores E e S, e independem de F); (2b) combinação dos efeitos das variáveis F e E; (2c) combinação dos efeitos das variáveis E e S; (3a) efeito compartilhado entre as variáveis F, E e S (*i.e.*, a comunidade que é simultaneamente explicada pelas variáveis F, E e S). Os outros cálculos podem ser vistos nas Tabelas S5 e S6. Para as frações puras do espaço, foi realizado o teste de Mantel segundo abordagem desenvolvida por Diniz-Filho *et al.* (2012), que objetivou avaliar se a variância explicada pelo componente espacial reflete uma dinâmica neutra de estruturação das comunidades via dispersão aleatória ou por variáveis ambientais que não foram incorporadas ou selecionada ao estudo (Cottenie, 2005). Uma ausência de correlação demonstra, conforme as previsões do protocolo, que a estrutura espacial da comunidade de epífitas, por meio dos correlogramas gerados pelo I de Moran, não são correlacionados aos mapas de abundância das espécies com nichos similares. Consequentemente, a variação das comunidades explicadas pelo espaço não pode ser associada às variáveis ambientais não mensuradas, e sim por fatores neutros de dispersão.

#### 3.4.3.2 Partições da variação de segundo nível

O segundo nível de decomposição da variação da comunidade é dado por subconjuntos de variáveis pré-definidas a partir dos conjuntos de primeiro nível levando a uma hierarquização na decomposição da variação (McGarigal & Cushman, 2002). No segundo nível de decomposição, as variáveis da matriz E foram divididas

em três componentes: o tamanho do forófito (I), tipo de casca (B) e condições microambientais (M). A área do *inselberg* foi composta pelos dados 'DAP', 'AB', 'Alt\_total', 'Alt\_Fust' e 'N\_RP' na variável I, 'Aspero', 'Desc', 'Liso', 'Liso\_Desc', 'Rugoso' na variável B e 'IND\_Copa', 'Sub\_Liso', 'Organ\_solo', 'Musgo', 'Liquen' e 'Musgo\_Liq'. A floresta nebulosa foi composta por todas essas variáveis acima, mais 'desc\_asp', 'desc\_fisur', 'fissurado' e 'rug\_desc' e menos 'Desc' e 'Rugoso' na variável B. O mesmo procedimento de seleção das variáveis maximamente relacionadas com a abundância relativa das espécies de epífitas efetuado na partição de primeiro nível foi realizado. A sigla BM refere-se ao efeito dos componentes marginais das variáveis E (*i.e.*, variação explicada pelos efeitos puros de I, B e M, compartilhando o efeito de I, B e M, sem levar em consideração a variação dos componentes de primeira ordem F e S). BC se refere ao efeito dos componentes condicionais das variáveis E (*i.e.*, variação explicada apenas pelo efeito puro I, B e M e sua fração compartilhada, mas considerando os componentes de primeira ordem F e S como covariáveis).

#### 3.4.3.3 Seleção de modelos relacionados a diversidade de epífitas vasculares

Com o objetivo de investigar as relações entre variáveis ambientais e escalas de parâmetros de diversidade, foram utilizados os índices de diversidade da entropia geral de Rényi (Rényi, 1961; Anand & Orlóci, 1996). A entropia de Rényi varia de acordo com a escala e permite uma série de possibilidades de medidas de diversidade conforme o parâmetro  $\alpha$ . Por exemplo, quando  $\alpha=0$ ,  $H$  corresponde ao número total de espécies presentes (riqueza) na comunidade; quando é igual a 1, à diversidade de Shannon; quando é igual a 2, ao índice de Simpson. À medida que o valor de  $\alpha$  aumenta, as abundâncias das espécies adquirem mais peso no cálculo da diversidade. Uma matriz contendo parâmetros  $\alpha$  de Rényi 0, 1, 2, 3, 5, 10 e 12 (ver Oksanen *et al.*, 2016 para detalhes dos cálculos) por unidade amostral (forófito) foi calculada usando todas as espécies de epífitas amostradas já que as variáveis respostas são, neste caso, vetores descrevendo a diversidade. Modelos lineares foram utilizados para relacionar as variáveis ambientais com cada vetor de diversidade de Rényi. O conjunto de variáveis preditoras compreendeu as variáveis da matriz E após a sua padronização.

#### 3.4.3.4 Programas e pacotes

Todas as análises foram conduzidas no software R (R Development Core Team, 2016). Empregamos o pacote ‘vegan’ (Oksanen *et al.*, 2016) para as transformações e padronizações dos dados, para as análises de pRDA, para as partições das variações, para a seleção de modelos, para o teste de Mantel e para os cálculos dos parâmetros da escala de Rényi. Os cálculos de abundância das epífitas foram realizadas com o pacote ‘BiodiversityR’ (Kindt & Coe, 2005). Foram selecionadas as variáveis maximamente relacionadas com as abundâncias das epífitas vasculares para cada matriz preditora usando a função *ordistep* por meio da opção ‘forward’. A função utiliza o critério de informação de Akaike (AIC) como critério de seleção das variáveis predictoras (Crawley, 2002; Venables & Ripley, 2002). Nós utilizamos o pacote ‘ncf’ (Bjørnstad, 2016) para realizar o teste de Mantel de acordo com Diniz-Filho *et al.* (2012). Os filtros espaciais foram gerados com o uso pacote ‘PCNM’ (Legendre *et al.*, 2013), ‘ade4’ (Dray *et al.*, 2007) e ‘spdep’ (Bivand & Piras, 2015). Em todas as partições, a função quadrada R foi utilizada (*RsquareAdj*) no pacote *vegan* para obter estimativas imparciais das frações (Peres-Neto *et al.*, 2006; Borcard *et al.*, 2011). A relação entre variáveis ambientais e os diferentes parâmetros da escala de Rényi foram investigadas utilizando a seleção de variáveis feita da mesma maneira descrita acima para a seleção de variáveis para as análises de redundância parcial, porém utilizando mais um comando ‘backward’ e o AIC como critério de seleção (Crawley, 2002; 2007; Venables & Ripley, 2002). As variáveis selecionadas foram testadas contra um modelo nulo, intercepto, usando a função *anova* com testes F.

### 3.5 Resultados

#### 3.5.1 Epífitas vasculares

Para o *inselberg*, nós contabilizamos 5.039 indivíduos de epífitas vasculares, pertencentes a 85 espécies de epífitas, 45 gêneros e 11 famílias. As famílias epífitas mais representativas em termos de número de espécies foram Orchidaceae (34 espécies, 40%), Bromeliaceae (22 espécies, 26%); Polypodiaceae (8 espécies, 9%), Araceae (7 espécies, 8%), Piperaceae e Cactaceae (4 espécies, 5%). No entanto,

Bromeliaceae foi a mais dominante com (3.387 indivíduos, 67%), seguido por Orchidaceae (886 indivíduos, 18%), Polypodiaceae (231 indivíduos, 5%) (Tabela S3). Para as análises, todas as espécies de epífitas com menos de cinco ocorrências foram removidas (ver método). Logo, 4.427 indivíduos de epífitas vasculares, pertencentes a 31 espécies, 23 gêneros e 7 famílias foram analisadas (Tabela S3). Dentre as sete famílias epifíticas, as mais frequentes foram Orchidaceae (11 espécies, 35%), Bromeliaceae (9 espécies, 29%); Araceae, Cacataceae e Polypodiaceae (3 espécies, 10%). O gênero mais representativo foi *Tillandsia* com 6 espécies, sendo que três dessas espécies *T. usneoides*, *T. recurvata* (L.) L e *T. tenuifolia* (Bromeliaceae) representaram 48% total de espécie de epífitas para o *inselberg*. Também foram as espécies mais frequentes, onde *T. usneoides* estava presente em 63% dos forófitos (Tabela S3).

Na floresta nebulosa, registramos a ocorrência de 3.888 indivíduos de epífitas vasculares em 66 espécies, distribuídos em 34 gêneros e 10 famílias (Tabela S4). Orchidaceae contribuiu com 21 espécies (32%), seguido de Bromeliaceae com 17 espécies (26%), Piperaceae com 7 espécies (11%) e Polypodiaceae com 6 espécies (9%). Juntas essas famílias compreenderam a quase 80% da flora epífita na floresta nebulosa. Bromeliaceae, assim como no *inselberg*, foi a família mais dominante, com 1.626 indivíduos (42%), seguido por Polypodiaceae (845 indivíduos, 22%) e Orchidaceae (449 indivíduos, 12%). Seguindo o método, foram analisadas 3.690 indivíduos, 40 espécies, 23 gêneros e 7 famílias de epífitas vasculares. Das sete famílias as mais ricas em espécies foram Bromeliaceae (13 espécies, 33%), Orchidaceae (11 espécies, 28%), Cactaceae (4 espécies, 10%), Araceae e Piperaceae (3 espécies, 8%). As espécies de epífitas mais abundantes foram *Microgramma squamulosa* e *Tillandsia stricta* Sol. (Bromeliaceae). Juntas elas representam 39% das epífitas totais, sendo *T. stricta* a espécie epifítica mais frequente presente em 80% dos forófitos amostrados (Tabela S4).

### 3.5.2 Forófitos

No *inselberg*, nós registramos 143 indivíduos arbóreos, pertencentes a dez espécies, dez gêneros e nove famílias. Destes, 97% (138) continham epífitas vasculares (Tabela S9). A área amostrada apresentou uma área basal total de 30,89 m<sup>2</sup>/ha e densidade de 715 ind./ha de árvores com DAP ≥ 5 cm. Um total de 88% dos

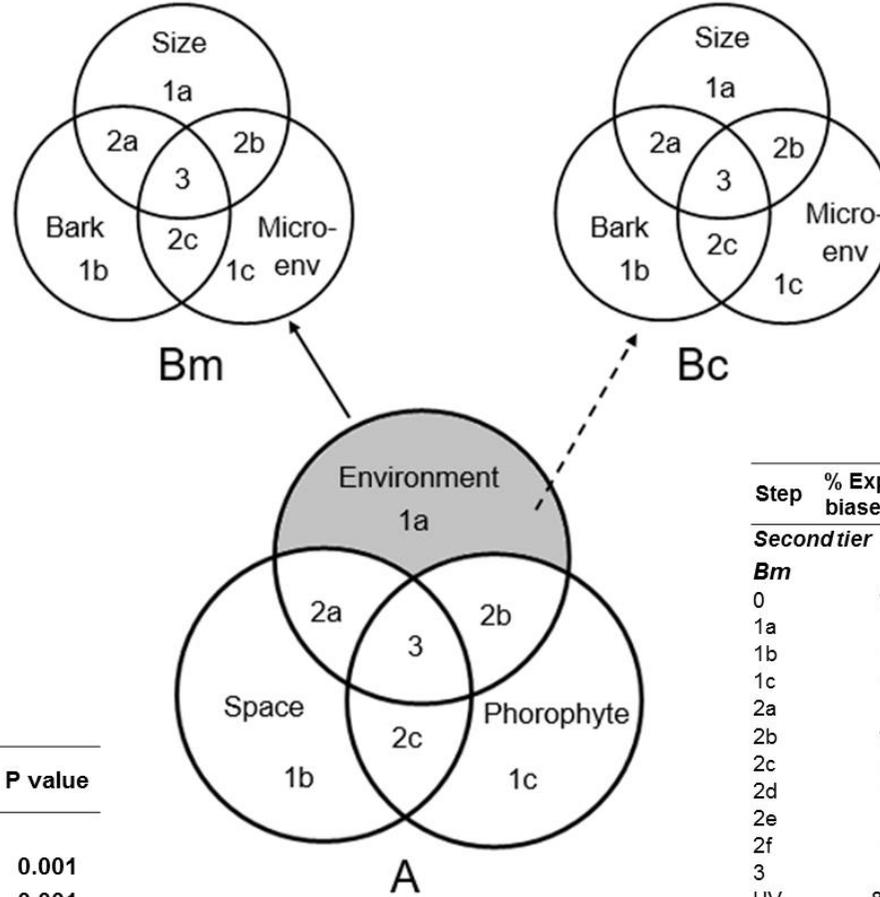
indivíduos amostrados no *inselberg* pertencem a três famílias, destacando a família Nyctaginaceae, que representa 53% do total dos indivíduos presentes na área, bem como Malvaceae e Clusiaceae (Tabela S9). Duas espécies de forófitos, *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) e *Pseudobombax* sp. nov. (Malvaceae), resguardaram, praticamente, 100% da flora epifítica total. A espécie de forófito mais abundante e dominante foi *Guapira opposita* que representou 63% dos indivíduos para a área, seguido de *Pseudobombax* sp. nov. O DAP dos forófitos variaram de 4,77 cm, registrado para um único indivíduo de *Bactris* sp. (Arecaceae), a 116,86 cm em *Pseudobombax* sp. nov. (média 15,45 cm). A altura total dos forófitos variaram de 2,50 m para um indivíduo de *Guapira opposita* a 15 m para *Pseudobombax* sp. nov. (média 6,20 m) (Tabela S9).

Para a floresta nebulosa, um total de 171 indivíduos arbóreos, distribuídos em 22 espécies, 19 gêneros e 16 famílias foram registrados. Destes, 98% das árvores (167) resguardavam epífitas vasculares (Tabela S10). A área amostrada exibiu uma área basal total de 12,22 m<sup>2</sup>/ha e densidade de 855 ind./ha de árvores com DAP ≥ 5 cm. Três famílias contribuíram com 81% do número total de indivíduos, com ênfase para a família Nyctaginaceae, com 64% do total dos indivíduos presentes na floresta nebulosa, além de Myrtaceae e Clusiaceae (Tabela S10). A espécie de forófito mais abundante e dominante, assim como no *inselberg*, foi *Guapira opposita* que representou 64% dos indivíduos para a floresta nebulosa, seguido de *Eugenia* cf. *longipedunculata* Nied. (Myrtaceae), enquanto 12 espécies forofíticas (55%) foram representadas por um único indivíduo. A família de forófito dominante foi Myrtaceae com seis espécies, 27% do total de espécies de forófitos observados (Tabela S10). O DAP dos forófitos variou de 4,78 cm, registrado em um indivíduo de *Randia ferox* (Cham. & Schltdl.) DC. (Rubiaceae) a 32,17 cm em *Vochysia* sp. (média 12,23 cm). A altura total dos forófitos variaram de 2,50 m para um indivíduo de *Eugenia rostata* O.Berg (Myrtaceae) a 12 m para *Vochysia* sp. (Vochysiaceae) (média 6,42 m) (Tabela S10).

### 3.5.3 Variação dos dados da abundância e riqueza de epífitas vasculares em componentes ambientais e espaciais

Nós observamos, no primeiro nível de decomposição da variação, que da variação total explicada para o *inselberg*, entre os componentes puros, 13,44% foi

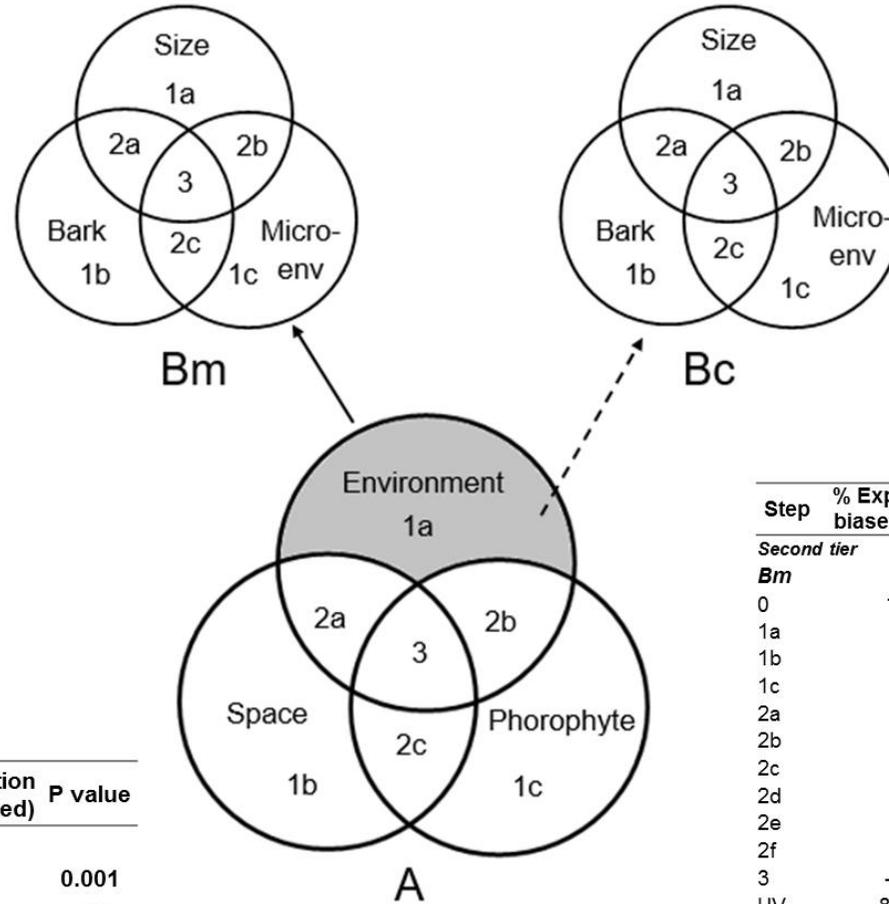
espaço (S), 3,88 % ambiente (E) e 1,68% foi identidade dos forófitos (F) (Figura 2; Tabela S5). Para a floresta nebulosa, 6,19% foi espaço (S), 4,56% ambiente (E) e 1,98% foi a identidade dos forófitos (F) (Figura 3; Tabela S6). Tanto para o *inselberg* quanto para a floresta nebulosa, o espaço foi responsável pela maior fração pura da variação da abundância relativa das epífitas vasculares, sendo mais expressiva no *inselberg*. Juntamente com o espaço, a identidade do forófito e o ambiente tiveram uma importância significativa na abundância relativa das comunidades epifíticas nas duas áreas. Entretanto, o ambiente puro mostrou maior proporção de variação explicada do que para as espécies de forófitos (Figuras 2 e 3). Todos os componentes de variação foram significativos e os valores das frações combinada e partilhada podem ser verificados nas Figuras 2 e 3 e nas Tabelas S5 e S6. As frações conjuntas dos componentes ambiente e espaço e identidade do forófito e o espaço também foram significativas (Figuras 2 e 3; Tabelas S5 e S6). O ambiente puro, somado à identidade dos forófitos puro e a variação compartilhada entre ambiente e forófito (E∩F) somam 10,02% para o *inselberg* e 8,23% para floresta nebulosa e, portanto, parte da explicação também é aplicada a processos determinísticos de nicho (Tabelas S5 e S6). Como resultado do espaço como componente de maior fração pura de explicação, aplicamos as correlações do teste de Mantel proposto por Diniz-Filho *et al.* (2012). Os resultados do teste não foram significativos para o *inselberg* -0,12 ( $p = 0,938$ ) e nem para a floresta nebulosa -0,07 ( $p = 0,961$ ) mostrando que as frações espaciais refletem processos neutros de dispersão e não variáveis ambientais não incluídas nas análises. As variáveis selecionadas pelos modelos na primeira partição a partir da matriz E e F estão representadas na Tabela 1.



Step	% Explained variation biased and (adjusted)	P value
<b>First tier</b>		
0	34.78 (23.63)	0.001
1a	6.24 (3.88)	0.001
1b	18.69 (13.44)	0.001
1c	3.71 (1.68)	0.022
2a	25.64 (17.54)	0.001
2b	14.23 (10.02)	0.001
2c	24.06 (16.69)	0.001
2d	1.01 (0.21)	
2e	4.28 (4.46)	
2f	1.66 (1.17)	
3	-0.81 (-1.21)	
UV	65.22 (76.37)	

Step	% Explained variation biased and (adjusted)	P value
<b>Second tier</b>		
<b>Bm</b>		
0	12.70 (7.99)	0.001
1a	1.82 (0.49)	0.176
1b	0.83 (0.17)	0.26
1c	6.94 (4.35)	0.001
2a	3.07 (1.09)	0.07
2b	10.46 (6.48)	0.001
2c	8.02 (4.73)	0.001
2d	0.43 (0.43)	
2e	1.71 (1.64)	
2f	0.25 (0.22)	
3	0.72 (0.69)	
UV	87.30 (92.01)	
<b>Bc</b>		
0	7.68 (4.26)	0.002
1a	1.56 (0.52)	0.141
1b	0.43 (-0.15)	0.546
1c	4.81 (2.99)	0.001
2a	2.11 (0.51)	0.176
2b	7.15 (4.33)	0.001
2c	5.15 (2.72)	0.003
2d	0.12 (0.14)	
2e	0.78 (0.81)	
2f	-0.09 (-0.12)	
3	0.07 (0.07)	
UV	92.32 (95.74)	

**Figura 2.** Modelo selecionado para o primeiro e o segundo níveis de decomposição da variação da comunidade de epífitas vasculares para o *inselberg* montano. Os círculos correspondem aos componentes explanatórios sobre as abundâncias de epífitas. As áreas numeradas correspondem às frações de variação. As setas sólidas correspondem às decomposições marginais (segundo nível) do componente de primeiro nível, enquanto as linhas tracejadas correspondem às decomposições condicionais de segundo nível (efeitos independentes do componente de primeiro nível, área hachurada). As três diferentes decomposições são classificadas como: A, Decomposição do primeiro nível dos fatores ambiente, identidade do forófito e espaço; Bm, Decomposição de nível secundário de fatores marginais de nível de ambiente; Bc, Decomposição de segundo nível de fatores condicionais de ambiente (ver seção *Métodos* para detalhes). 0, variação total explicada; e UV, variação não explicada. Frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito).



Step	% Explained variation biased and (adjusted)	P value
<i>First tier</i>		
0	27.64 (15.95)	0.001
1a	7.14 (4.56)	0.001
1b	10.79 (6.19)	0.001
1c	4.83 (1.98)	0.007
2a	19.19 (11.53)	0.001
2b	14.34 (8.22)	0.001
2c	16.12 (8.32)	0.001
2d	1.25 (0.79)	
2e	2.37 (1.69)	
2f	0.50 (0.16)	
3	0.76 (0.58)	
UV	72.36 (84.05)	

Step	% Explained variation biased and (adjusted)	P value
<i>Second tier</i>		
<b>Bm</b>		
0	13.32 (7.74)	0.001
1a	4.68 (2.54)	0.001
1b	3.37 (2.37)	0.001
1c	4.17 (2.01)	0.004
2a	8.21 (4.98)	0.001
2b	9.77 (5.36)	0.001
2c	7.66 (4.41)	0.001
2d	0.16 (0.70)	
2e	0.92 (0.82)	
2f	0.11 (0.03)	
3	-0.09 (-0.10)	
UV	86.68 (92.26)	
<b>Bc</b>		
0	8.50 (4.37)	0.001
1a	3.20 (1.34)	0.013
1b	1.13 (0.73)	0.018
1c	3.20 (1.34)	0.018
2a	4.26 (1.95)	0.004
2b	7.45 (3.78)	0.001
2c	4.45 (2.18)	0.004
2d	-0.08 (-0.12)	
2e	1.04 (1.10)	
2f	0.12 (0.11)	
3	-0.11 (-0.13)	
UV	91.50 (95.63)	

**Figura 3.** Modelo selecionado para o primeiro e o segundo níveis de decomposição da variação da comunidade de epífitas vasculares para floresta nebular. Os círculos correspondem aos componentes explanatórios sobre as abundâncias de epífitas. As áreas numeradas correspondem às frações de variação. As setas sólidas correspondem às decomposições marginais (segundo nível) do componente de primeiro nível, enquanto as linhas tracejadas correspondem às decomposições condicionais de segundo nível (efeitos independentes do componente de primeiro nível, área hachurada). As três diferentes decomposições são classificadas como: A, Decomposição do primeiro nível dos fatores ambiente, identidade do forófito e espaço; Bm, Decomposição de nível secundário de fatores marginais de nível de ambiente; Bc, Decomposição de segundo nível de fatores condicionais de ambiente (ver seção *Métodos* para detalhes). 0, variação total explicada; e UV, variação não explicada. Frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito).

**Tabela 1.** Variáveis relacionadas ao ambiente (E) e à identidade dos forófitos (F) que foram selecionadas pela função ‘*ordistep*’, comando ‘*forward*’ no primeiro nível de partições para o *inselberg* montano e para floresta nebular.

<b>Formações vegetacionais</b>	<b>Identidade dos forófitos</b>	<b>Ambiente</b>
<i>Inselberg</i>	PSSPNOV ( <i>Pseudobombax</i> sp. nov.)	Alt_total (altura total)
	GUOPP ( <i>Guapira opposita</i> )	AB (área basal)
	ORCAP ( <i>Oreopanax capitatus</i> )	IND_Copa (índice de iluminação da copa)
	CLARR ( <i>Clusia arrudea</i> )	liso.1 (Substrato liso) musgo (substrato musgo)
Floresta nebular	CLARR ( <i>Clusia arrudea</i> )	Alt_fust (altura do fuste)
	GUOPP ( <i>Guapira opposita</i> )	DAP (diâmetro à altura do peito)
	PSSPNOV ( <i>Pseudobombax</i> sp. nov.)	Alt_total (altura total)
	EUPAC ( <i>Eugenia</i> cf. <i>pachnantha</i> )	liquen (substrato líquen)
	EUROS ( <i>Eugenia rostata</i> )	aspero (casca áspera)
	EULON ( <i>Eugenia</i> cf. <i>longipedunculata</i> )	rug_des (casca rugosa e descamante)
	VOSP ( <i>Vochysia</i> sp.)	
	ANSP ( <i>Annona</i> sp.)	

De acordo com as análises do segundo nível de decomposição da variação, no *inselberg*, encontramos que o microambiente puro (M) foi o componente de variação que mais explicou a abundância relativa das epífitas vasculares, enquanto que o tamanho (I) e o tipo da casca (B) tiveram frações menores de explicação e não foram significativos (Figura 2; Tabela S7). Para a floresta nebulosa, todos os componentes dentro do ambiente explicaram igualmente e significativamente a variável resposta independentemente do tipo de partição - marginal (BM) e condicional (BC). Entretanto, o tamanho dos forófitos teve a maior fração de explicação (Figura 3; Tabela S8).

#### 3.5.4 Diversidade

A seleção do modelo dos parâmetros de diversidade de Rényi evidenciou que a dimensão dos forófitos foi associada com a riqueza e diversidade de espécies de epífitas vasculares nas duas áreas estudadas (Tabela 2).

**Tabela 2.** Modelos finais significativos dos parâmetros da escala de diversidade de Rényi em função das variáveis ambientais, selecionados pelo menor AIC, para o *inselberg* montano e para a floresta nebulosa. Abreviações: Rényi refere-se aos parâmetros de escala de Rényi (ver método); DAP (diâmetro à altura do peito); Altura total é a altura total do forófito; Adj. R2 é o valor de R2 ajustado; RSS é a soma de quadrados residual do modelo final; Res. DF, os graus de liberdade residuais; Res. SE é a soma de quadrados residual; AIC, critério de informação de Akaike para modelos nulos (intercepto) e finais (m.f.); estatística-F e Pr(>F), p-value.

Rényi scale parameter	Final model	Adj. R2	RSS f.m.	Res. DF	Res. SE	AIC null	AIC f.m.	F	Pr (>F)
<b><i>Inselberg</i></b>									
0	DAP, altura total	0.3898	42.208	134	0.5612	-90.26	-155.48	30.17	<0.001
1	DAP, altura total	0.3839	31.407	134	0.4841	-132.38	-196.27	29.455	<0.001
2	DAP, altura total	0.3319	27.647	134	0.4542	-161.16	-213.87	23.682	<0.001
5	DAP, altura total	0.2795	21.674	134	0.4022	-205.17	-247.46	18.715	<0.001
12	DAP, altura total	0.2631	18.463	134	0.3712	-230.4	-269.58	17.3	<0.001
<b>Floresta Nebular</b>									
0	DAP	0.357	55.245	164	0.5804	-106.31	-178.64	92.624	<0.001
1	DAP	0.339	43.094	164	0.5126	-152.13	-219.87	85.634	<0.001
2	DAP	0.3086	38.026	164	0.4815	-180.37	-240.64	74.641	<0.001
5	DAP	0.2666	31.722	164	0.4398	-220.24	-270.73	60.992	<0.001
12	DAP	0.2486	27.824	164	0.4119	-246.04	-292.49	55.588	<0.001

### 3.6 Discussão

Nossos resultados evidenciaram um forte papel do componente espacial na distribuição das epífitas vasculares em ambas as áreas estudadas. No entanto, o espaço puro foi mais expressivo no *inselberg* do que na floresta nebulosa. Além dos processos estocásticos (neutros, relacionados à dinâmica interna das populações), nossos resultados também demonstraram que a estrutura das comunidades de epífitas é moldada por processos determinísticos de nicho (identidade dos forófitos, suas características e fatores microambientais). Deste modo, processos determinísticos e estocásticos não foram mutuamente excludentes em explicar a abundância de epífitas. Nossa hipótese de que a riqueza e a diversidade de epífitas aumentam com o tamanho do forófito foi confirmada. Isto se deveu, possivelmente, ao aumento na área, tempo para colonização e/ou um aumento na heterogeneidade de micro-habitat dentro dos forófitos (Woods *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016; Woods, 2017).

A riqueza de espécies de epífitas por família seguiu um padrão global encontrados em diversos estudos, no qual muitas espécies estão concentradas em poucas famílias (Bøgh, 1992; Kelly *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2007; Boelter, *et al.*, 2014; Zhao *et al.*, 2015; Couto *et al.*, 2016; Freitas *et al.*, 2016; Furtado & Menini Neto, 2016). Orchidaceae, a família mais rica em espécies, é considerada a família mais representativa nas florestas tropicais e neotropicais (Gentry & Dodson, 1987b; Bøgh, 1992; Hietz & Hietz-Seifer, 1995a; ter Steege & Cornelissen, 1989; Borgo & Silva, 2003; Zhao *et al.*, 2015; Couto *et al.*, 2016; Ding *et al.*, 2016; Furtado & Menini Neto, 2016; Wang *et al.*, 2016). É também a família epifítica mais diversa na floresta Atlântica brasileira (Freitas *et al.*, 2016; Furtado & Menini Neto, 2016), sendo responsável pela elevada diversidade encontrada em seus diferentes ecossistemas associados, como por exemplo nos *inselbergs* (Almeida *et al.*, 2007; Couto *et al.*, 2016) e florestas de restinga (Quaresma & Jardim, 2014). Além disso, é importante salientar a elevada representatividade de Bromeliaceae nas zonas neotropicais, com expressivo número de espécies epifíticas (Gentry & Dodson, 1987b; Benzing, 1990; Zotz, 2013). Como observado por Giongo & Waechter (2004), de maneira geral, Bromeliaceae destaca-se pela abundância, sobretudo das espécies do gênero *Tillandsia* L.. A família Polypodiaceae representa aproximadamente 50% de todas as espécies de samambaias epífitas no mundo (Zotz, 2016). Exibe relevância na

comunidade epifítica nas florestas tropicais e subtropicais (Xu & Liu, 2005; Geraldino *et al.*, 2010), e foi a principal família entre as samambaias epifitas nas duas áreas estudadas.

As três espécies de epifitas vasculares mais abundantes no *inselberg* foram *Tillandsia usneoides*, *T. recurvata* e *T. tenuifolia*. O gênero *Tillandsia* é responsável por 21% das espécies de Bromeliaceae e 95% das *Tillandsia* spp. são epifitas (Zotz, 2013). Este gênero foi relativamente representativo em termos de número de espécies em área de ecótono entre floresta estacional semidecidual e floresta ombrófila mista no estado do Paraná (Geraldino *et al.*, 2010). Estão entre as espécies de Bromeliaceae com maior distribuição pelas Américas atingindo a América do Norte (Smith & Downs, 1977). Suas espécies apresentam adaptações às condições de déficit hídrico (*e.g.*, presença de densa camada de escamas peltadas na superfície foliar) o que lhes permitiu o sucesso adaptativo nos mais diversos ambientes naturais, como o dossel (Benzing, 2000). Para a floresta nebulosa, *Microgramma squamulosa* e *Tillandsia stricta* foram as espécies mais abundantes. *M. squamulosa* foi também dominante em outras florestas ombrófilas (Kersten & Silva, 2006; Dislich & Mantovani, 2016), em floresta estacional semidecidual (Geraldino *et al.*, 2010), bem como em florestas ombrófilas mistas (Kersten & Silva, 2002; Geraldino *et al.*, 2010). Dislich & Mantovani (1998) sugeriram que a espécie tem ampla faixa de distribuição geográfica, atingindo toda a extensão latitudinal do neotrópico.

As comunidades epifíticas no *inselberg* e na floresta nebulosa apresentaram um padrão semelhante de resposta aos componentes explanatórios definidos. Entretanto, no *inselberg*, ainda que a identidade do forófito e o ambiente apresentem uma importância significativa na abundância relativa das epifitas, as frações puras explicadas foram relativamente mais baixas quando comparadas com o espaço. Esses resultados evidenciam que as diferenças de nicho entre as epifitas podem ser mais sutis do que tradicionalmente se espera (Benzing, 1990; ter Steege & Cornelissen, 1989; Dislich & Mantovani, 2016). Embora, certamente a heterogeneidade de micro-habitats presente no forófito (Woods *et al.*, 2015; Marí *et al.*, 2016), os gradientes ambientais, como a luminosidade (Dislich & Mantovani, 2016), as características dos forófitos (Benzing 1990; Callaway *et al.*, 2002; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015) e a identidade destes (Zotz & Schultz, 2008) também determinam a estrutura das comunidades de epifitas vasculares. O ambiente puro mostrou maior proporção de variação explicada em relação à identidade das espécies

de forófitos. Uma possível elucidação para este resultado é a rara especificidade encontrada entre as espécies de epífitas e de forófitos (Tremblay *et al.*, 1998; Alves *et al.*, 2008), embora tenha sido comumente observado uma preferência relevante por parte de algumas espécies de epífitas por um subconjunto específico de forófitos (Zotz & Schultz, 2008; Sáyago *et al.*, 2013; Wagner *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015). É possível que algumas das espécies de epífitas tenham requisitos específicos que só são atendidos por poucas espécies locais de árvores. Os nossos resultados corroboram o estudo de Zotz & Schultz (2008), que demonstraram que a identidade das espécies arbóreas, o tamanho e o espaço são fatores determinantes na composição das espécies de epífitas em floresta de planície no Panamá. Logo, a influência simultânea dos processos de dispersão, recursos e condições ambientais, podem ser utilizados para explicar os padrões locais de diversidade e ampliam o nosso conhecimento de como estes fatores agem em conjunto (Gravel *et al.*, 2006; Thompson & Townsend, 2006; Dumbrell *et al.*, 2010; Guéze *et al.*, 2013; Matthews & Whittaker, 2014).

Dentre os processos neutros (limitação de dispersão, imigração e extinção aleatória e especiação) relacionados à dinâmica de comunidades biológicas (Hubbell, 2001; Gaston & Chown, 2005), tem sido encontrado que a dispersão dos indivíduos é um fator chave na estruturação das comunidades (Hubbell, 2001; Zotz & Schultz, 2008; Grönroos *et al.*, 2013). A limitação de dispersão pode levar à estruturação espacial de comunidades a despeito de variações nas condições ambientais (Hubbell, 2006). Organismos sesséis possuem um conjunto de restrições que podem beneficiar a limitação da dispersão e, assim, a neutralidade (Thompson & Townsend, 2006; Guéze *et al.*, 2013). De fato, evidências dão suporte à limitação de dispersão como mecanismo a explicar a distribuição de epífitas vasculares em florestas tropicais (Vandunné, 2002; Cascade-Marín *et al.*, 2009; Burns & Zotz, 2010). Em nosso estudo, a limitação de dispersão foi mais evidente no *inselberg* quando comparado com a floresta nebulosa. No *inselberg* as árvores estão mais isoladas, enquanto que na floresta nebulosa as árvores tendem a estar mais próximas umas das outras, apresentando uma maior conectividade entre elas. Dessa maneira, levanta-se a hipótese que o potencial para uma epífita ocupar todos os ambientes (forófitos) favoráveis ao seu estabelecimento é maior na floresta porque há uma maior conectividade oferecida pelas árvores. Como no *inselberg* as árvores estão mais separadas, pode ser mais difícil uma epífita alcançar um forófito favorável.

Os forófitos que resguardam alta riqueza e abundância de epífitas vasculares podem representar ilhas de dispersão nas quais a riqueza epifítica pode reduzir com a distância das árvores adjacentes (Nieder *et al.*, 2000). Em nosso estudo, esses 'forófitos nucleadores' parecem ser os maiores em dimensões, sendo responsáveis por criar um ambiente adequado, atraindo uma grande riqueza e diversidade de epífitas vasculares nas áreas estudadas (*e.g.*, *Pseudobombax* sp. nov. - 117 cm de DAP - resguardou sozinho 39 espécies de epífitas, isto é, 46% da riqueza total no *inselberg*). Nós sugerimos que esses forófitos devem funcionar como fontes de propágulos para a dispersão das epífitas para o entorno imediato dos forófitos, gerando estruturas espaciais não relacionadas com os componentes ambientais. Portanto, estas estruturas espaciais parecem ocorrer independentemente do tipo de forófito e do ambiente. Esse entorno é composto por outros forófitos que possuem qualquer característica ambiental ou identidade, devido a isso não se detectou frações compartilhadas altas. Sendo assim, forófitos individuais representam oportunidades de colonização (Laube & Zotz, 2006). Nesta perspectiva, os forófitos possuem condições ambientais e estruturais diferentes e estariam conectados pela dispersão das epífitas, potencialmente interagindo, podendo resultar numa relação fonte-dreno (do inglês, 'source-sink') (Burns, 2007; Burns & Zotz, 2010). Deste modo, cada forófito resguarda uma comunidade de epífitas específicas e estão isolados espacialmente de outros forófitos, mas ao mesmo tempo interligados por processos de dispersão numa dinâmica de colonização e extinção (Burns, 2007; Zotz & Schultz, 2008; Burns & Zotz, 2010). O estabelecimento das epífitas sobre os forófitos depende de uma série de outros fatores (*e.g.*, condições do local e qualidade do suporte) que são determinantes para a persistência da grande maioria de espécies de epífitas, já que podem existir espécies forofíticas pouco favoráveis e que dificultem o epifitismo (Nieder *et al.*, 2000; Hernandez-Rosas, 2001; Vergara-Torres *et al.*, 2010).

Em nosso estudo, as espécies mais frequentes foram *Tillandsia usneoides* no *inselberg* e *T. stricta* na floresta nebulosa. São espécies que possuem sementes plumosas (Smith & Downs, 1997), e a anemocoria do gênero *Tillandsia* pode promover uma dispersão mais agregada (Sáyago *et al.*, 2013), produzindo subsídio para estrutura espacial nas áreas estudadas. Ainda, algumas espécies de epífitas são bastante oportunistas na escolha dos locais de crescimento (Zotz, 2016). Por exemplo, as espécies do gênero *Tillandsia* podem ser vastamente abundantes em forófitos de florestas de silvicultura, habitats antrópicos e até mesmo em substratos

abióticos, como cabos telefônicos e linhas elétricas (Wester & Zotz, 2010). Desta forma, essas plantas devem ser capazes de colonizar qualquer tipo de substrato (Callaway *et al.*, 2002; Wester & Zotz, 2010). Embora suas abundâncias, provavelmente, serão promovidas por substratos que otimizam ou limitam seu crescimento e reprodução (Vergara-Torres *et al.*, 2010). A dispersão de bromélias epífitas é um fator importante no estabelecimento e ampliação dessas populações no interior da floresta (Cascante-Marín *et al.*, 2009). Em ambientes mais extremos, como os *inselbegs*, a dominância de espécies de *Tillandsia*, espécies de Orchidaceae e Samambaias (Couto *et al.*, 2016), como ressaltado por Benzing (1990) é devido a síndrome de dispersão anemocórica. Portanto, o modo de dispersão pode ter um efeito importante na estruturação de comunidades biológicas (Grönroos *et al.*, 2013). De acordo com as distâncias de dispersão, a estruturação espacial pode ser mais evidente para espécies que dispersam apenas em curtas distâncias em comparação com espécies que potencialmente conseguem dispersar para distâncias maiores (Thompson & Townsend, 2006). Conseqüentemente, a intensidade deste processo também pode variar dependendo dos traços das espécies (por exemplo, elementos de dispersão ou diásporo) (Grönroos *et al.*, 2013).

Experimentalmente, estudos indicam que a limitação de dispersão pode explicar o sucesso do estabelecimento de bromélias epífitas (subfamília Tillandsioideae) em florestas montanas na Costa Rica (Cascante & Martín *et al.*, 2009). Além disso, a evidência do crescimento de plântulas em torno da planta-mãe por meio de experimentos de campo também aponta para a limitação de dispersão, pelo menos para epífitas com dispersão pelo vento (Vandunné, 2002). Analiticamente, Zotz & Schultz (2008) encontraram que o espaço influenciou a composição das espécies de epífitas. Entretanto, Dislich & Mantovani (2016), não observaram um efeito espacial sobre a estrutura de epífitas vasculares e propõem que a disponibilidade de micro-habitat por meio da estratificação vertical, ao contrário da limitação de dispersão, é o mecanismo mais importante na estruturação de comunidades em fragmentos urbanos de Floresta Atlântica. Da mesma maneira, Marín *et al.* (2016) indicaram que a disponibilidade de micro-habitat, ao contrário da limitação de dispersão, é o mecanismo mais importantes na estruturação das comunidades de epífitas vasculares em florestas insulares na Amazônia central. Os poucos estudos existentes que abordaram claramente a limitação de dispersão pelas epífitas refletem metodologias, escalas espaciais, grupos taxonômicos e tipos de

vegetação diferentes, o que não nos proporcionam, ainda, uma clareza dos mecanismos envolvidos nesse processo.

A presença das epífitas vasculares também foi associada às características dos forófitos. As características da casca dos forófitos, por exemplo, têm influenciado o estabelecimento e sobrevivência de epífitas em diversas florestas tropicais e temperadas (Benzing 1990; Callaway *et al.*, 2002; Laube & Zotz, 2006, López-Villalobos *et al.*, 2008; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015). A casca áspera e rugosa além de fornecer mais estabilidade (Zotz, 2016), oferece micro-habitats para o estabelecimento e germinação de sementes epifíticas (Benzing, 1990; Zimmerman & Olmsted, 1992; Callaway *et al.*, 2002; López-Villalobos *et al.*, 2008). Elas também possuem maior capacidade para captação de água (Johansson, 1974; Mehltreter *et al.*, 2005), sendo propícia para táxons de briófitas (musgos) que retêm maior umidade (Benzing, 1990; Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015). Outro estudo realizado na Amazônia Central indica que, além das propriedades da casca, outras características dos forófitos, como arquitetura da copa e microclima, também estão intimamente relacionadas à diversidade e abundância de epífitas (Boelter *et al.*, 2014). Em contrapartida, Vergara-Torres *et al.* (2010) encontraram que o tipo de casca não pode ser usado para prever a distribuição de epífitas em floresta tropical seca no México; assim, outros fatores podem ter mais importância nesse ambiente.

Interações bióticas influenciaram a abundância das epífitas vasculares nas áreas estudadas. Epífitas avasculares, como musgos e líquens, podem auxiliar no armazenamento de água e, portanto, facilitar o estabelecimento de epífitas vasculares (Tremblay *et al.*, 1998) e nutrientes (Callaway *et al.*, 2001). Nessa associação positiva, os musgos e os líquens auxiliam no estabelecimento e no desenvolvimento das epífitas vasculares por proporcionarem um substrato propício para o enraizamento e fixação nos forófitos (Laman, 1995; Fensham & Streimann, 1997; Tremblay *et al.*, 1998; Callaway *et al.*, 2001; Zotz & Vollrath, 2003; Zhao *et al.*, 2015). Por exemplo, para Laman (1995) a germinação, o estabelecimento e a sobrevivência de *Ficus crassiramea* subsp. *stupenda* (Miq.) C.C.Berg. (Moraceae) (hemiepífita) foi melhor em tapetes de musgo e madeira em decomposição do que na casca nua. Esses substratos forneceram uma matriz para enraizamento e fixação da plântula e, auxiliaram na retenção de água. Para Tremblay *et al.* (1998) o estabelecimento ou a persistência de *Lepanthes caritensis* R.L. Tremblay & J.D. Ackerman (Orchidaceae) nos forófitos de *Micropholis guyanensis* (A. DC.) Pierre (Sapotaceae) em florestas em

Porto Rico foi influenciado pela disponibilidade de água no substrato por meio da presença de musgos. Enquanto que para Callaway *et al.* (2001) que investigaram o efeito potencial indireto de comunidades de epífitas avasculares para *Tillandsia usneoides* no sudeste dos Estados Unidos, encontraram que diferentes espécies de forófitos tiveram abundâncias substancialmente diferentes de *Tillandsia*, e essas abundâncias foram correlacionadas com a composição de líquens e não pela as características dos forófitos. Entretanto, outros estudos não encontraram nenhuma associação entre epífitas vasculares e avasculares (Söderström, 1981) ou um resultado negativo, devido a determinada espécie de líquen produzir um efeito alopático (Callaway *et al.*, 2001).

Neste estudo, confirmamos que forófitos com grandes dimensões resguardam maior riqueza e diversidade de epífitas vasculares nas duas áreas estudadas. *Pseudobombax* sp. nov. no *inselberg*, apresenta-se como grandes árvores em um ambiente teoricamente impróprio ao estabelecimento de grandes indivíduos arbóreos (Porembski & Barthlott, 2000; Couto *et al.*, 2016). Esta espécie exhibe ramos da copa bem desenvolvidos e menos inclinados, além da presença de raízes expostas de espessura considerável na superfície rochosa, formando assim, um local propício para a colonização por epífitas (Couto *et al.*, 2016). Em florestas tropicais, a riqueza e diversidade de epífitas aumentam com o tamanho do forófito (Yaton & Gladstone, 1982; Zimmerman & Olmsted, 1992; Zotz & Schultz, 2008; Sáyago *et al.*, 2013; Woods *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Ding *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016). Um estudo baseado em censos repetidos de espécies de epífitas evidenciou que as árvores maiores eram mais colonizadas do que as menores em um mesmo período de tempo (Laube & Zotz, 2007). Normalmente, forófitos de grande porte são os mais velhos (Wang *et al.*, 2016; Woods, 2017) e, conseqüentemente, estão expostos por maior tempo aos eventos de colonização de diásporos epifítico (Woods, 2017). Além disso, devido à maior área de superfície exposta, forófitos de grande porte possuem maior heterogeneidade de micro-habitat disponíveis, melhorias na qualidade da casca e maior exposição a umidade e luminosidade (Zotz, 2016).

A altura também é importante, porque determina o gradiente microclimático vertical dentro do forófito e dentro da floresta (Zotz & Vollrath, 2003; Dislich & Mantovani, 2016; Sanger & Kirkpatrick, 2016). Esta estratificação microclimática permite que as epífitas encontrem diferentes áreas para sobreviver (Johansson, 1974; Dislich & Mantovani, 2016; Sanger & Kirkpatrick, 2016). Portanto, o tamanho do

forófito gera uma complexidade de fatores ecológicos, que em conjunto, estão intimamente relacionados com a distribuição das comunidades de epífitas (Gentry & Dodson, 1987a; Callaway *et al.*, 2002; Zotz & Vollrath, 2003; Krömer *et al.*, 2007; Taylor & Burns, 2015; Woods *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015; Ding *et al.*, 2016; Hayward *et al.*, 2017; Woods, 2017). Em contraste, árvores pequenas, frequentemente são jovens e possuem uma pequena área disponível para colonização. Além disso, têm pouca variação nas condições ambientais e por consequência apresentam baixa riqueza de epífitas vasculares (Laube & Zotz, 2007; Woods *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015). Embora algumas plantas não se estabelecem em forófitos muito grandes, ocorrendo associados aos fustes de menor calibre e/ou em pequenos ramos (e.g., *Vriesea oligantha* (Baker) Mez (Bromeliaceae) e *Epidendrum saxatile* Lindl. (Orchidaceae) - Alves *et al.*, 2008 e *Pseudolaelia* sp. - Menini Neto *et al.*, 2013).

### 3.7 Conclusão

Neste estudo, demonstramos que processos de nicho e neutros agem simultaneamente na dinâmica das espécies de epífitas vasculares, porém diferencialmente para áreas de *inselberg* e de floresta nebulosa, ampliando nosso conhecimento sobre como comunidades de plantas epífitas se estruturam em sistemas tropicais. Entender a interação simultânea desses processos é particularmente importante à luz do crescente interesse em analisar a influência combinada de processos de nicho e neutros (Gravel *et al.*, 2006; Guèze *et al.*, 2013; Matthews & Whittaker, 2014). Nós observamos que alguns forófitos foram mais importantes que outros em nuclear a comunidade de epífitas. Esses forófitos apresentam grandes dimensões e são os mais altos, atraindo uma grande riqueza e diversidade de epífitas. A partir desses forófitos as epífitas são dispersas para o entorno, gerando uma estrutura espacial independente das características ambientais e da identidade dos forófitos, especialmente no *inselberg*. A diversidade e abundância sobre grandes forófitos têm implicações para a conservação, especialmente por oferecerem uma germinação expressivamente maior do que as árvores menores (Kartzinel *et al.*, 2013; Woods, 2017). Um padrão emergente dos processos neutros é chamado de ‘declínio com a distância’ (do inglês, ‘*distance decay*’) (Hubbell, 2001). Isto implica que as comunidades mais próximas entre si devem ser mais semelhantes do que as comunidades mais distantes (Hubbell, 2001; Gaston & Chown, 2005),

devido a limitação de dispersão. Possivelmente existe uma maior similaridade das associações de epífitas em forófitos próximos (Gentry & Dodson, 1987a; Hietz & Hietz-Seifert, 1995b; Nieder *et al.*, 2000). No entanto, trabalhos futuros que abordem o mapeamento desses forófitos com maior riqueza e diversidade serão importantes para detectar as estruturas espaciais.

### 3.8 Material Suplementar

**Tabela S1.** Índice de iluminação da copa adaptado de Clark & Clark (1992).

Índ.	Definição
1	Copa sem luz direta, área escura, copa do forófito sob alto dossel fechado: árvores de sub-bosque.
2	Copa iluminada somente lateralmente. Luz lateral média: nenhuma luz direta em cima e luz lateral parcialmente bloqueada pela copa dos vizinhos.
3	Alguma luz em cima; <50% da área da copa exposta à luz em cima. Copa lateralmente iluminada: luz lateral alta (ou seja, copas vizinhas não ocultando a luz lateral).
4	Luz em cima completa; >90% da projeção da copa exposta à luz vertical. Luz lateral parcialmente bloqueada no interior.
5	Copa completamente exposta: copa emergente.

**Tabela S2.** Classificação dos diferentes tipos de substrato adaptado de Zhao *et al.* (2015).

Categoria	Definição
1	Casca lisa e nua, sem nenhuma cobertura vegetal
2	Solo de dossel que se refere a organossolos desenvolvido a partir apenas do acúmulo e decomposição de detritos casca e folhas caídas
3	Tapete de musgo
4	Líquen
5	Tapete de musgo e líquen

**Tabela S3.** Lista das 85 espécies de epífitas vasculares (5.039 indivíduos), distribuídas em 44 gêneros e 11 famílias, contabilizadas para o *inselberg* montano. Seguidos do número de indivíduos; Número de indivíduos forofíticos colonizados; Frequência absoluta sobre indivíduos forofíticos; Frequência relativa sobre indivíduos forofíticos. Em frente as famílias são apresentadas entre parênteses o número de gêneros e de espécies. Para as análises foram incluídas somente as espécies de epífitas que colonizaram mais de cinco forófitos (ver Método).

Famílias / Espécies	Abundância	No forófitos colonizados	Frequência absoluta (%)	Frequência relativa (%)
<b>Araceae Juss. (3/7)</b>				
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	79	17	12,32	2,23
<i>Anthurium solitarium</i> Schott	51	6	4,35	0,79
<i>Anthurium</i> sp.1	24	3	2,17	0,39
<i>Anthurium</i> sp.2	7	2	1,45	0,26
<i>Monstera adansonii</i> Schott	3	2	1,45	0,26
<i>Philodendron cordatum</i> Kunth ex Schott	42	22	15,94	2,88
<i>Philodendron edmundoi</i> G.M.Barroso	18	3	2,17	0,39
<b>Araliaceae Juss. (1/1)</b>				
<sup>b</sup> <i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch.	1	1	0,72	0,13
<b>Aspleniaceae Newman (1/2)</b>				
<i>Asplenium praemorsum</i> Sw.	12	1	0,72	0,13
<i>Asplenium auritum</i> Sw.	10	2	1,45	0,26
<b>Begoniaceae C.Agardh (1/1)</b>				
<i>Begonia reniformis</i> Dryand.	1	1	0,72	0,13
<b>Bromeliaceae A.Juss. (7/22)</b>				
<i>Aechmea</i> aff. <i>squarrosa</i> Baker	4	1	0,72	0,13
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	8	1	0,72	0,13

Famílias / Espécies	Abundância	No forófitos colonizados	Frequência absoluta (%)	Frequência relativa (%)
<i>Aechmea ramosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	5	2	1,45	0,26
<i>Billbergia horrida</i> Regel	60	25	18,12	3,28
<i>Billbergia zebrina</i> (Herb.) Lindl.	6	3	2,17	0,39
<i>Billbergia tweedieana</i> Baker	4	2	1,45	0,26
<i>Edmundoa lindenii</i> (Regel) Leme	134	15	10,87	1,97
<i>Neoregelia dayvidiana</i> Leme & A.P.Fontana	24	1	0,72	0,13
<i>Neoregelia pauciflora</i> L.B.Sm.	4	2	1,45	0,26
<i>Quesnelia arvensis</i> (Vell.) Mez	5	3	2,17	0,39
<sup>a,b</sup> <i>Quesnelia kautskyi</i> C.M.Vieira	11	1	0,72	0,13
<i>Quesnelia strobilispica</i> Wawra	3	1	0,72	0,13
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	265	76	55,07	9,96
<i>Tillandsia loliacea</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	10	5	3,62	0,66
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	699	42	30,43	5,50
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	33	17	12,32	2,23
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	543	63	45,65	8,26
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	1167	87	63,04	11,4
<i>Vriesea atra</i> Mez	1	1	0,72	0,13
<i>Vriesea gigantea</i> Gaudich.	5	4	2,9	0,52
<i>Vriesea lubbersii</i> (Baker) E.Morren	392	36	26,09	4,72
<i>Vriesea vagans</i> (L.B.Sm.) L.B.Sm.	4	2	1,45	0,26
<b>Cactaceae Juss. (3/4)</b>				
<i>Hatiora salicornioides</i> (Haw.) Britton & Rose	9	3	2,17	0,39
<i>Lepismium cruciforme</i> (Vell.) Miq.	49	17	12,32	2,23
<i>Rhipsalis lindbergiana</i> K.Schum.	18	7	5,07	0,92
<i>Rhipsalis teres</i> (Vell.) Steud.	117	40	28,99	5,24
<b>Lomariopsidaceae Alston (1/1)</b>				
<i>Nephrolepis exaltata</i> (L.) Schott	32	9	6,52	1,18

Famílias / Espécies	Abundância	No forófitos colonizados	Frequência absoluta (%)	Frequência relativa (%)
<b>Orchidaceae A.Juss. (22/34)</b>				
<sup>a,b</sup> <i>Acianthera auriculata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	22	4	2,9	0,52
<i>Acianthera bragae</i> (Ruschi) F.Barros	2	1	0,72	0,13
<i>Acianthera luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	14	5	3,62	0,66
<sup>a,b</sup> <i>Acianthera saurocephala</i> (Lodd.) Pridgeon & M.W.Chase	8	3	2,17	0,39
<i>Aspasia lunata</i> Lindl.	71	3	2,17	0,39
<i>Baptistonia lietzei</i> (Regel) Chiron & V.P.Castro	5	4	2,9	0,52
<sup>a,b</sup> <i>Barbosella spiritusanctensis</i> (Pabst) F.Barros & Toscano	7	2	1,45	0,26
<i>Brasiliorchis marginata</i> (Lindl.) R.B.Singer et al.	85	8	5,8	1,05
<i>Brasiliorchis phoenicanthera</i> (Barb.Rodr.) R.B.Singer et al.	1	1	0,72	0,13
<sup>a,b</sup> <i>Bulbophyllum cantagallense</i> (Barb.Rodr.) Cogn.	188	24	17,39	3,15
<i>Campylocentrum brachycarpum</i> Cogn.	1	1	0,72	0,13
<i>Campylocentrum ornithorrhynchum</i> (Lindl.) Rolfe	29	7	5,07	0,92
<i>Campyloneurum acrocarpon</i> Fée	4	1	0,72	0,13
<i>Campyloneurum centrobrasilianum</i> Lellinger	2	1	0,72	0,13
<i>Catopsis sessiliflora</i> (Ruiz and Pav.) Mez	2	1	0,72	0,13
<i>Christensonella pachyphylla</i> (Schltr. ex Hoehne) Szlach. et al.	35	5	3,62	0,66
<i>Christensonella subulata</i> (Lindl.) Szlach. et al.	109	4	2,9	0,52
<i>Elleanthus brasiliensis</i> (Lindl.) Rchb.f.	17	6	4,35	0,79
<i>Encyclia patens</i> Hook.	125	23	16,67	3,01
<i>Epidendrum avicula</i> Lindl.	2	2	1,45	0,26
<i>Epidendrum campaccii</i> Hágsater & L.Sánchez	1	1	0,72	0,13
<i>Epidendrum rigidum</i> Jacq.	2	1	0,72	0,13
<i>Epidendrum tridactylum</i> Lindl.	9	4	2,9	0,52
<i>Eurystyles actinosophila</i> (Barb.Rodr.) Schltr.	6	1	0,72	0,13
<i>Gomesa recurva</i> R.Br.	10	5	3,62	0,66
<i>Heterotaxis brasiliensis</i> (Brieger & Illg) F.Barros	9	2	1,45	0,26
<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R.Br.	5	2	1,45	0,26
<i>Mormolyca rufescens</i> (Lindl.) M.A.Blanco	8	3	2,17	0,39

Famílias / Espécies	Abundância	No forófitos colonizados	Frequência absoluta (%)	Frequência relativa (%)
<i>Octomeria decumbens</i> Cogn.	71	6	4,35	0,79
<i>Octomeria densiflora</i> Barb.Rodr.	5	1	0,72	0,13
<i>Polystachya concreta</i> (Jacq.) Garay & Sweet	10	7	5,07	0,92
<i>Specklinia grobyi</i> (Batem. ex Lindl.) F.Barros	16	6	4,35	0,79
<i>Stelis argentata</i> Lindl.	4	1	0,72	0,13
<i>Xylobium variegatum</i> (Ruiz & Pav.) Garay & Dunst.	1	1	0,72	0,13
<b>Piperaceae Giseke (1/4)</b>				
<i>Peperomia itatiaiana</i> Yunck.	9	2	1,45	0,26
<i>Peperomia rotundifolia</i> (L.) Kunth	5	3	2,17	0,39
<i>Peperomia rubricaulis</i> (Nees) A.Dietr.	16	4	2,9	0,52
<i>Peperomia tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.	10	4	2,9	0,52
<b>Polypodiaceae J.Presl (3/8)</b>				
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	160	47	34,06	6,16
<i>Microgramma vacciniifolia</i> (Langsd. & Fisch.) Copel.	21	1	0,72	0,13
<i>Microgramma tecta</i> (Kaulf.) Alston	23	9	6,52	1,18
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	10	2	1,45	0,26
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	3	1	0,72	0,13
<i>Pleopeltis minima</i> (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai	3	1	0,72	0,13
<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i> (Raddi) Alston	10	7	5,07	0,92
<i>Pleopeltis squalida</i> (Vell.) de la Sota	1	1	0,72	0,13
<b>Solanaceae A.Juss. (1/1)</b>				
<i>Markea atlantica</i> Stehmann & Giacomini	22	8	5,8	1,05

<sup>a</sup>Espécies ameaçadas de extinção para o Brasil (coforme MMA, 2104)

<sup>b</sup>Espécies ameaçadas de extinção para o Espírito-Santo (conforme Kollmann *et al.*, 2007)

**Tabela S4.** Lista das 66 espécies de epífitas vasculares (3.888 indivíduos), pertencentes a 34 gêneros e 10 famílias amostradas para a floresta nebulosa. Seguidos do número de indivíduos; Número de indivíduos forofíticos colonizados; Frequência absoluta sobre indivíduos forofíticos; Frequência relativa sobre indivíduos forofíticos. Em frente as famílias são apresentadas entre parênteses o número de gêneros e de espécies. Para a análise foram compreendidas somente as espécies de epífitas que colonizaram mais de cinco forófitos (ver Método).

<b>Espécies/Famílias</b>	<b>Abundância</b>	<b>No forófitos colonizados</b>	<b>Frequência absoluta (%)</b>	<b>Frequência relativa (%)</b>
<b>Araceae Juss. (2/4)</b>				
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	267	63	37,72	6,60
<i>Anthurium</i> sp.1	17	14	8,38	1,47
<i>Philodendron cordatum</i> Kunth ex Schott	59	28	16,77	2,93
<i>Philodendron edmundoi</i> G.M.Barroso	4	1	0,60	0,10
<b>Aspleniaceae Newman (1/1)</b>				
<i>Asplenium auritum</i> Sw.	25	1	0,60	0,10
<b>Bromeliaceae A.Juss. (8/17)</b>				
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	66	15	8,98	1,57
<i>Aechmea ramosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	23	8	4,79	0,84
<i>Billbergia alfonsijoannis</i> Reitz	37	11	6,59	1,15
<i>Billbergia horrida</i> Regel	74	26	15,57	2,72
<i>Edmundoa lindenii</i> (Regel) Leme	23	15	8,98	1,57
<i>Neoregelia dayvidiana</i> Leme & A.P.Fontana	85	21	12,57	2,20
<i>Nidularium</i> sp.	11	5	2,99	0,52
<sup>a,b</sup> <i>Quesnelia kautskyi</i> C.M.Vieira	8	4	2,40	0,42
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	3	1	0,60	0,10
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	46	14	8,38	1,47
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	748	133	79,64	13,93
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	223	29	17,37	3,04

<b>Espécies/Famílias</b>	<b>Abundância</b>	<b>No forófitos colonizados</b>	<b>Frequência absoluta (%)</b>	<b>Frequência relativa (%)</b>
<i>Vriesea flava</i> A.F.Costa et al.	236	53	31,74	5,55
<i>Vriesea lubbersii</i> (Baker) E.Morren	13	5	2,99	0,52
<i>Vriesea platynema</i> Gaudich.	12	3	1,80	0,31
<sup>a,b</sup> <i>Vriesea racinae</i> L.B.Sm.	1	1	0,60	0,10
<i>Vriesea simplex</i> (Vell.) Beer	18	10	5,99	1,05
<b>Cactaceae Juss. (4/5)</b>				
<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw.	1	1	0,60	0,10
<i>Hatiora salicornioides</i> (Haw.) Britton & Rose	31	18	10,78	1,88
<i>Lepismium cruciforme</i> (Vell.) Miq.	44	18	10,78	1,88
<i>Rhipsalis neves-armondii</i> K.Schum.	71	27	16,17	2,83
<i>Rhipsalis teres</i> (Vell.) Steud.	279	68	40,72	7,12
<b>Dryopteridaceae Herter (1/1)</b>				
<i>Rumohra adiantiformis</i> (G.Forst.) Ching	1	1	0,60	0,10
<b>Gesneriaceae Rich. &amp; Juss. ex DC. (2/3)</b>				
<sup>b</sup> <i>Codonanthe devosiana</i> Lem.	28	4	2,40	0,42
<sup>b</sup> <i>Nematanthus crassifolius</i> (Schott) Wiehler	12	8	4,79	0,84
<sup>b</sup> <i>Nematanthus</i> cf. <i>hirtellus</i>	13	11	6,59	1,15
<b>Orchidaceae A.Juss. (9/21)</b>				
<sup>b</sup> <i>Acianthera auriculata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	89	33	19,76	3,46
<i>Acianthera heliconiscapa</i> (Hoehne) F.Barros	32	10	5,99	1,05
<i>Acianthera luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	24	7	4,19	0,73
<sup>b</sup> <i>Acianthera saurocephala</i> (Lodd.) Pridgeon & M.W.Chase	3	3	1,80	0,31
<i>Brasilidium crispum</i> (Lodd. ex Lindl.) Campacci	84	46	27,54	4,82

Espécies/Famílias	Abundância	No forófitos colonizados	Frequência absoluta (%)	Frequência relativa (%)
<i>Campylocentrum ornithorrhynchum</i> (Lindl.) Rolfe	8	1	0,60	0,10
<i>Campyloneurum acrocarpon</i> Fée	2	1	0,60	0,10
<i>Campyloneurum centrobrasilianum</i> Lellinger	3	2	1,20	0,21
<sup>b</sup> <i>Cryptophoranthus kautskyi</i> Pabst	16	2	1,20	0,21
<i>Epidendrum armeniacum</i> Lindl.	1	1	0,60	0,10
<i>Epidendrum campaccii</i> Hágsater & L.Sánchez	38	19	11,38	1,99
<i>Epidendrum grandiflorum</i> (Aubl.) Poir.	1	1	0,60	0,10
<i>Epidendrum pabstii</i> A.D.Hawkes	13	10	5,99	1,05
<i>Epidendrum secundum</i> Jacq.	1	1	0,60	0,10
<i>Eurystyles actinosophila</i> (Barb.Rodr.) Schltr.	7	1	0,60	0,10
<i>Gomesa lietzei</i> (Regel) M.W.Chase & N.H.Williams	1	1	0,60	0,10
<i>Gomesa pubes</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	5	5	2,99	0,52
<i>Gomesa recurva</i> R.Br.	10	9	5,39	0,94
<i>Gomesa uniflora</i> (Booth ex Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	26	5	2,99	0,52
<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R.Br.	36	13	7,78	1,36
<i>Octomeria concolor</i> Barb.Rodr.	49	5	2,99	0,52
<b>Piperaceae Giseke (1/7)</b>				
<i>Peperomia blanda</i> (Jacq.) Kunth	17	5	2,99	0,52
<i>Peperomia corcovadensis</i> Gardner	1	1	0,60	0,10
<i>Peperomia rotundifolia</i> (L.) Kunth	36	7	4,19	0,73
<i>Peperomia</i> sp1	4	2	1,20	0,21
<i>Peperomia</i> sp2	6	3	1,80	0,31
<i>Peperomia tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.	40	14	8,38	1,47
<i>Peperomia trinervis</i> Ruiz & Pav.	1	1	0,60	0,10
<b>Polypodiaceae J.Presl (4/6)</b>				
<i>Microgramma percussa</i> (Cav.) de la Sota	8	2	1,20	0,21

<b>Espécies/Famílias</b>	<b>Abundância</b>	<b>No forófitos colonizados</b>	<b>Frequência absoluta (%)</b>	<b>Frequência relativa (%)</b>
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	758	95	56,89	9,95
<i>Microgramma tecta</i> (Kaulf.) Alston	6	2	1,20	0,21
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	7	4	2,4	0,42
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E.Fourn.	64	17	10,18	1,78
<i>Serpocaulon latipes</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	2	2	1,20	0,21
<b>Solanaceae A.Juss. (1/1)</b>				
<i>Markea atlantica</i> Stehmann & Giacomini	10	7	4,19	0,73

<sup>a</sup>Espécies ameaçadas de extinção para o Brasil (coforme MMA, 2104)

<sup>b</sup>Espécies ameaçadas de extinção para o Espírito-Santo (conforme Kollmann *et al.*, 2007)

**Tabela S5.** Resultados das análises de redundância parcial (pRDA) empregando a identidade dos forófitos, espaço (MEMs) e ambiente para o *inselberg* montano. Abundância relativa das espécies de epífitas (P) foi utilizada como matriz resposta para três componentes principais de variação: F (identidades dos forófitos), E (variáveis do ambiente) e S (variáveis espaciais). Os passos (*steps*) e os cálculos seguiram Økland (2003). Passos: 1a-1c são os termos parciais de primeira ordem; 2a-2f, uniões parciais de segunda ordem; 3, união parcial de terceira ordem, U variação combinada e  $\cap$  variação compartilhada. Veja a seção Método para detalhes dos procedimentos dos cálculos. Frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito).

Passos ( <i>steps</i> )	Componentes da variação	Cálculo	% Variação explicada e (ajustada)	% Explicação ajustada (st)	P-valor
<i>Primeiro nível</i>					
0	Variação total explicada (TVE)	$P(E \cup F \cup S)$	34,78 (23,63)	100	<b>0,001</b>
1a	Ambiente (E) Puro	$P((E)   F \cup S)$	6,24 (3,88)	16,40	<b>0,001</b>
1b	Espaço (S) Puro	$P((S)   E \cup F)$	18,69 (13,44)	56,87	<b>0,001</b>
1c	Espécies de forófito (F) Puro	$P((F)   S \cup E)$	3,71 (1,68)	7,11	<b>0,022</b>
2a	$E \cup S$	$P((E \cup S)   F)$	25,64 (17,54)		<b>0,001</b>
2b	$E \cup F$	$P((E \cup F)   S)$	14,23 (10,02)		<b>0,001</b>
2c	$S \cup F$	$P((S \cup F)   E)$	24,06 (16,69)		<b>0,001</b>
2d	$E \cap S$	$2a - (1a + 1b)$	1,01 (0,21)	0,91	
2e	$E \cap F$	$2b - (1a + 1c)$	4,28 (4,46)	18,89	
2f	$S \cap F$	$2c - (1b + 1c)$	1,66 (1,17)	4,95	
3	$E \cap S \cap F$	$TVE - (1a+1b+1c+2a+2b+2c)$	-0,81 (-1,21)	-5,12	
	Variação não explicada (UV)	$UV / TVE * 100$	65,22 (76,37)		

**Tabela S6.** Resultados das análises de redundância parcial (pRDA) empregando a identidade dos forófitos, espaço (MEMs) e ambiente para a floresta nebulosa. Abundância relativa das espécies de epífitas (P) foi utilizada como matriz resposta para três componentes principais de variação: F (identidades dos forófitos), E (variáveis do ambiente) e S (variáveis espaciais). Os passos (*steps*) e os cálculos seguiram Økland (2003). Passos: 1a-1c são os termos parciais de primeira ordem; 2a-2f, uniões parciais de segunda ordem; 3, união parcial de terceira ordem, U variação combinada e  $\cap$  variação compartilhada. Veja a seção Método para detalhes dos procedimentos dos cálculos. Frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito).

Passos ( <i>steps</i> )	Componentes da variação	Cálculo	% Variação explicada e (ajustada)	% Explicação ajustada (st)	P-valor
<i>Primeiro nível</i>					
0	Variação total explicada (TVE)	$P(E \cup F \cup S)$	27,64 (15,95)	100	<b>0,001</b>
1a	Ambiente (E) Puro	$P((E)   F \cup S)$	7,14 (4,56)	28,61	<b>0,001</b>
1b	Espaço (S) Puro	$P((S)   E \cup F)$	10,79 (6,19)	38,82	<b>0,001</b>
1c	Espécies de forófito (F) Puro	$P((F)   S \cup E)$	4,83 (1,98)	12,40	<b>0,007</b>
2a	$E \cup S$	$P((E \cup S)   F)$	19,19 (11,53)		<b>0,001</b>
2b	$E \cup F$	$P((E \cup F)   S)$	14,34 (8,22)		<b>0,001</b>
2c	$S \cup F$	$P((S \cup F)   E)$	16,12 (8,32)		<b>0,001</b>
2d	$E \cap S$	$2a - (1a + 1b)$	1,25 (0,79)	4,94	
2e	$E \cap F$	$2b - (1a + 1c)$	2,37 (1,69)	10,58	
2f	$S \cap F$	$2c - (1b + 1c)$	0,50 (0,16)	0,99	
3	$E \cap S \cap F$	$TVE - (1a+1b+1c+2a+2b+2c)$	0,76 (0,58)	3,66	
	Variação não explicada (UV)	$UV / TVE * 100$	72,36 (84,05)		

**Tabela S7.** Resultados da segunda análise de redundância parcial (pRDA) para o *inselberg* montano. Utilizamos como variáveis preditoras o tamanho do forófito (I), tipo de casca do forófito (B) e as variáveis do microambiente (M) (ver Figura 2 – Diagrama de Venn). Na partição Marginal (Bm) a abundância relativa das epífitas vasculares foram utilizadas como matriz resposta para três componentes de variação: I, B e M. Para a partição Condicional (Bc), abundância relativa das epífitas foram utilizadas como matriz respostas I, B e M adicionado as matrizes F (identidade dos forófitos) e S (variáveis espaciais) selecionadas no primeiro nível da decomposição. Os passos (*steps*) e os cálculos seguiram Økland (2003). Os passos: 1a-1c são os termos parciais de primeira ordem; 2a-2c, uniões parciais de segunda ordem; 2d-2f, intersecções parciais de segunda ordem, U variação combinada e  $\cap$  variação compartilhada. Veja a seção Método para detalhes analíticos. As frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito).

Passos ( <i>steps</i> )	Componentes da variação	Cálculos	% Variação explicada e (ajustada)	P-valor
<i>Segundo nível (Bm):</i>				
<i>Fatores marginais</i>				
0	Varição total explicada (TVE)	$P(I \cup B \cup M)$	12,70 (7,99)	<b>0,001</b>
1a	Tamanho (I) Puro	$P(I B \cup M)$	1,82 (0,49)	0,176
1b	Casca (B) Puro	$P(B I \cup M)$	0,83 (0,17)	0,26
1c	Microambiente (M) Puro	$P(M B \cup I)$	6,94 (4,35)	<b>0,001</b>
2a	$I \cup B$	$P((I \cup B) M)$	3,07 (1,09)	0,07
2b	$I \cup M$	$P((I \cup M) B)$	10,46 (6,48)	<b>0,001</b>
2c	$B \cup M$	$P((B \cup M) I)$	8,02 (4,73)	<b>0,001</b>
2d	$I \cap B$	$2a - (1a + 1b)$	0,43 (0,43)	
2e	$I \cap M$	$2b - (1a + 1c)$	1,71 (1,64)	
2f	$B \cap M$	$2c - (1b + 1c)$	0,25 (0,22)	
3	$I \cap B \cap M$	$0 - (1a + 1b + 1c + 2d + 2e + 2f)$	0,72 (0,69)	
	Varição não explicada (UV)	$UV / TVE * 100$	87,30 (92,01)	
<i>Segundo nível (Bc):</i>				
<i>Fatores condicionais</i>				
0	Varição total explicada (TVE)	$P(I \cup B \cup M \cup S \cup F)$	7,68 (4,26)	<b>0,002</b>
1a	Tamanho (I) Puro	$P(I B \cup M \cup S \cup F)$	1,56 (0,52)	0,141
1b	Casca (B) Puro	$P(B I \cup M \cup S \cup F)$	0,43 (-0,15)	0,546
1c	Microambiente (M) Puro	$P(M B \cup I \cup S \cup F)$	4,81 (2,99)	<b>0,001</b>
2a	$I \cup B$	$P((I \cup B) M \cup S \cup F)$	2,11 (0,51)	0,176
2b	$I \cup M$	$P((I \cup M) B \cup S \cup F)$	7,15 (4,33)	<b>0,001</b>
2c	$B \cup M$	$P((B \cup M) I \cup S \cup F)$	5,15 (2,72)	<b>0,003</b>
2d	$I \cap B$	$2a - (1a + 1b)$	0,12 (0,14)	
2e	$I \cap M$	$2b - (1a + 1c)$	0,78 (0,81)	
2f	$B \cap M$	$2c - (1b + 1c)$	-0,09 (-0,12)	
3	$I \cap B \cap M$	$0 - (1a + 1b + 1c + 2d + 2e + 2f)$	0,07 (0,07)	
	Varição não explicada (UV)	$UV / TVE * 100$	92,32 (95,74)	

**Tabela S8.** Resultados da segunda análise de redundância parcial (pRDA) para a floresta nebulosa. Utilizamos como variáveis preditoras o tamanho do forófito (I), tipo de casca do forófito (B) e as variáveis do microambiente (M) (ver Figura 2 – Diagrama de Venn). Na partição Marginal (Bm) a abundância relativa das epífitas vasculares foram utilizadas como matriz resposta para três componentes de variação: I, B e M. Para a partição Condicional (Bc), abundância relativa das epífitas foram utilizadas como matriz respostas I, B e M adicionado as matrizes F (identidade dos forófitos) e S (variáveis espaciais) selecionadas no primeiro nível da decomposição. Os passos (*steps*) e os cálculos seguiram Økland (2003). Os passos: 1a-1c são os termos parciais de primeira ordem; 2a-2c, uniões parciais de segunda ordem; 2d-2f, intersecções parciais de segunda ordem, U variação combinada e  $\cap$  variação compartilhada. Veja a seção Método para detalhes analíticos. As frações negativas foram interpretadas como zeros (ver Legendre & Legendre, 2012). A significância assumida foi de  $p \leq 0,05$  (em negrito).

Passos ( <i>steps</i> )	Componentes da variação	Cálculos	% Variação explicada e (ajustada)	P-valor
<i>Segundo nível (Bm):</i>				
<i>Fatores marginais</i>				
0	Variação total explicada (TVE)	$P(I \cup B \cup M)$	13,32 (7,74)	<b>0,001</b>
1a	Tamanho (I) Puro	$P((I)  B \cup M)$	4,68 (2,54)	<b>0,001</b>
1b	Casca (B) Puro	$P((B)  I \cup M)$	3,37 (2,37)	<b>0,001</b>
1c	Microambiente (M) Puro	$P((M)  B \cup I)$	4,17 (2,01)	<b>0,004</b>
2a	$I \cup B$	$P((I \cup B)  M)$	8,21 (4,98)	<b>0,001</b>
2b	$I \cup M$	$P((I \cup M)  B)$	9,77 (5,36)	<b>0,001</b>
2c	$B \cup M$	$P((B \cup M)  I)$	7,66 (4,41)	<b>0,001</b>
2d	$I \cap B$	$2a - (1a + 1b)$	0,16 (0,70)	
2e	$I \cap M$	$2b - (1a + 1c)$	0,92 (0,82)	
2f	$B \cap M$	$2c - (1b + 1c)$	0,11 (0,03)	
3	$I \cap B \cap M$	$0 - (1a + 1b + 1c + 2d + 2e + 2f)$	-0,09 (-0,10)	
	Variação não explicada (UV)	$UV / TVE * 100$	86,68 (92,26)	
<i>Segundo nível (Bc):</i>				
<i>Fatores condicionais</i>				
0	Variação total explicada (TVE)	$P(I \cup B \cup M \cup S \cup F)$	8,50 (4,37)	<b>0,001</b>
1a	Tamanho (I) Puro	$P((I)  B \cup M \cup S \cup F)$	3,20 (1,34)	<b>0,013</b>
1b	Casca (B) Puro	$P((B)  I \cup M \cup S \cup F)$	1,13 (0,73)	<b>0,018</b>
1c	Microambiente (M) Puro	$P((M)  B \cup I \cup S \cup F)$	3,20 (1,34)	<b>0,018</b>
2a	$I \cup B$	$P((I \cup B)  M \cup S \cup F)$	4,26 (1,95)	<b>0,004</b>
2b	$I \cup M$	$P((I \cup M)  B \cup S \cup F)$	7,45 (3,78)	<b>0,001</b>
2c	$B \cup M$	$P((B \cup M)  I \cup S \cup F)$	4,45 (2,18)	<b>0,004</b>
2d	$I \cap B$	$2a - (1a + 1b)$	-0,08 (-0,12)	
2e	$I \cap M$	$2b - (1a + 1c)$	1,04 (1,10)	
2f	$B \cap M$	$2c - (1b + 1c)$	0,12 (0,11)	
3	$I \cap B \cap M$	$0 - (1a + 1b + 1c + 2d + 2e + 2f)$	-0,11 (-0,13)	
	Variação não explicada (UV)	$UV / TVE * 100$	91,50 (95,63)	

**Tabela S9.** Lista das 10 espécies arbóreas (143 indivíduos arbóreas), distribuídos em 10 gêneros e 9 famílias para o *inselberg* montano. Casca (tipo de casca): lisa/desc (lisa e descamante), Abund (abundância de epífitas), Riq (riqueza de epífitas), No (abundância de indivíduos arbóreas); % ocup (porcentagem de indivíduos arbóreas que foram forófitos), Trans (ocorrência das espécies nos transectos), DA (densidade absoluta); DR (densidade relativa); FA (frequência absoluta nos transectos); FR (frequência relativa nos transectos) e os dados dendométricos: AB (área basal); DAP (diâmetro à altura do peito); Alt tot (Altura total); Alt fuste (Altura do fuste - até a inversão do fuste em ramos primários); RP (número de ramos primários). DP (desvio padrão). Espécies de arbóreas: BASP (*Bactris* sp.); CLARR (*Clusia arrudea* Planch. & Triana ex Engl.); CRFLO (*Croton floribundus* Spreng.); ERCRO (*Eremanthus crotonoides* (DC.) Sch. Bip.); EULON (*Eugenia* cf. *longipedunculata* Nied.); GUOPP (*Guapira opposita* (Vell.) Reitz); HASP (*Handroanthus* sp.); ORCAP (*Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch.). PSSPNOV (*Pseudobombax* sp. nov.); VEDIS (*Vernonanthura discolor* (Spreng.) H. Rob.).

Famílias	Espécies	Casca	Abund	Riq	No	% ocup	DA (ind/ha)	DR (%)	Trans	FA	FR (%)	AB (m <sup>2</sup> /ha)	DAP ±DP(cm)	Alt tot±DP(m)	Alt fuste ±DP(m)	RP ±DP
Arecaceae	BASP	lisa	8	2	1	100	5	0,69	1	5	1,72	0,0089	4,77	6,00	0	0
Clusiaceae	CLARR	áspera	111	9	12	91,60	60	8,39	8	40	13,80	0,3886	8,68 ± 2,80	6,00 ± 1,50	0,95 ± 0,40	3±1,10
Euphorbiaceae	CRFLO*	áspera	0	0	1	0	5	0,69	1	5	1,72	0,0159	6,37	6,10	5,00	2
Asteraceae	<sup>a</sup> ERCRO	rugosa	54	2	6	83,30	30	4,20	5	25	8,62	0,0636	5,19 ± 0,20	5,00 ± 1,50	2,24 ± 0,80	3±0,80
Myrtaceae	EULON	Lisa/desc	98	19	6	100	30	4,20	6	30	10,34	0,2845	9,90 ± 5,20	6,78 ± 1,90	2,97 ± 1,70	2±0,80
Nyctaginaceae	GUOPP	áspera	2181	46	88	98,80	440	61,54	19	95	32,76	5,3898	11,16 ± 5,60	5,99 ± 1,60	2,59 ± 1,40	2±1,00
Bignoniaceae	HASP	rugosa	39	6	4	100	20	2,81	2	10	3,45	0,0543	5,80 ± 1,10	3,58 ± 0,80	3,00 ± 0,80	2
Araliaceae	<sup>a</sup> ORCAP	lisa	1	1	1	100	5	0,69	1	5	1,72	0,0631	12,68	5,00	3,00	2
Malvaceae	PSNOV	rugosa	2547	71	23	100	115	16,10	14	70	24,14	24,6977	40,67 ± 33,60	8,00 ± 3,00	4,60±3,90	3±0,80
Asteraceae	VEDIS*	lisa	0	0	1	0	5	0,69	1	5	1,72	0,2298	24,19	11,00	7,00	2

\*Espécies que não foram forófitos.

<sup>a</sup>Espécies ameaças de extinção para o estado do Espírito-Santo (conforme Kollmann *et al.*, 2007).

Cinco indivíduos arbóreas não foram forófitos: um indivíduo de *Clusia arrudea*, *Croton floribundus*, *Eremanthus crotonoides*, *Guapira opposita* e *Vernonanthura discolor*.

**Tabela S10.** Lista das 22 espécies arbóreas (171 indivíduos arbóreos), pertencentes a 19 gêneros e 16 famílias para a floresta nebulosa. Casca (tipo de casca): desc/fis (descamante e fissurada), lisa/desc (lisa e descamante), desc/asp (descamante e áspera), rug/desc (rugosa e descamante), Abund (abundância de epífitas); Riq (riqueza de epífitas); No (abundância de forófitos); % ocup (porcentagem de indivíduos arbóreos que foram forófitos); Trans (ocorrência das espécies nos transectos); DA (densidade absoluta); DR (densidade relativa); FA (frequência absoluta nos transectos); FR (frequência relativa nos transectos) e os dados dendométricos: AB (área basal); DAP (diâmetro à altura do peito); Alt tot (Altura total), Alt fuste (altura do fuste - até a inversão do fuste em ramos primários); RP (número de ramos primários). DP (desvio padrão). Espécies de arbóreas: ANSP (*Annona* sp.); CAGUA (*Campomanesia guaviroba* (DC.) Kiaersk.); CASP (*Casearia* sp.); CLARR (*Clusia arrudea* Planch. & Triana ex Engl.); EULON (*Eugenia* cf. *longipedunculata* Nied.); EUPAC (*Eugenia* cf. *pachnantha* O.Berg); EUROS (*Eugenia rostrata* O.Berg.); EUUMB (*Eugenia* cf. *umbellata* Spreng.); GUOPP (*Guapira opposita* (Vell.) Reitz); ILBRE (*Ilex brevicuspis* Reissek); INSP (*Inga* sp.); LUDIV (*Luehea divaricata* Mart. & Zucc.); MAGUI (*Matayba* cf. *guianensis* Aubl.); MYSP (*Myrsine* sp.); MYAET (*Myrcia aethusa* (O.Berg) N.Silveira); ORCAP (*Oreopanax capitatus* (Jacq.) Decne. & Planch.); PRMYR (*Prunus myrtifolia* (L.) Urb.); PSSPNOV (*Pseudobombax* sp. nov.); RAFER (*Randia ferox* (Cham. & Schltdl.) DC.); TREMA (*Trichilia emarginata* (Turcz.) C.DC.); VOSP (*Vochysia* sp.); XYSP (*Xylosma* sp.)

Família	Espécie	Casca	Abund	Riq	No	% ocup	DA (ind/ha)	DR (%)	Trans	FA	FR (%)	AB (m <sup>2</sup> /ha)	DAP ±DP(cm)	Alt tot±DP (m)	Alt fuste ±DP(m)	RP ±DP
Annonaceae	ANSP	áspera	1	1	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,0108	5,25	9,00	-	-
Myrtaceae	CAGUA	desc/fis	10	1	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,0211	7,32	3,50	2,00	2
Salicaceae	CASP	áspera	6	1	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,0460	10,83	10,00	8,50	2
Clusiaceae	CLARR	áspera	133	25	7	100	35	4,09	6	30	8,96	0,9263	17,71±4,53	7,27±2,06	3,31±1,41	2
Myrtaceae	EULON	lisa/desc	241	34	13	92,80	65	7,67	9	45	13,43	0,6159	9,95±5,86	7,15±1,59	3,35±1,21	2
Myrtaceae	EUPAC	lisa	1	1	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,0136	5,89	4,00	2,50	2
Myrtaceae	EUROS	desc/fis	98	24	6	100	30	3,51	6	30	8,96	0,1864	8,47±2,97	6,31±2,58	2,22±1,52	2
Myrtaceae	EUUMB	lisa	8	4	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,0211	7,32	6,00	4,00	2
Nyctaginaceae	GUOPP	áspera	2919	56	110	97,20	550	64,33	19	95	28,36	8,5094	12,92±5,91	5,99 ±1,92	2,19±1,28	2±0,92
Aquifoliaceae	ILBRE	áspera	11	3	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,0249	7,96	10,00	-	-

Família	Espécie	Casca	Abund	Riq	No	% ocup	DA (ind/ha)	DR (%)	Trans	FA	FR (%)	AB (m <sup>2</sup> /ha)	DAP ±DP(cm)	Alt tot±DP (m)	Alt fuste ±DP(m)	RP ±DP
Fabaceae	INSP	áspera	29	8	3	100	15	1,75	2	10	2,99	0,1274	8,28±5,26	6,55±0,86	3,20±2,30	2±0,57
Malvaceae	LUDIV	áspera	6	4	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,0358	9,55	8,00	7,00	2
Sapindaceae	MAGUI	desc/asp	171	21	4	100	20	2,34	4	20	5,97	0,2062	10,47±5,37	8,25±0,64	5,32±1,66	2
Myrtaceae	MYAET	lisa	49	14	6	100	30	3,51	2	10	2,99	0,1758	8,34±2,45	6,63±2,04	2,22±2,04	3±2,04
Primulaceae	MYSP	áspera	12	6	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,1077	16,56	10,00	5,00	2
Araliaceae	*ORCAP	lisa	39	14	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,1688	20,73	8,00	0,60	3
Rosaceae	PRMYR	áspera	19	7	3	100	15	1,75	2	10	2,99	0,1934	11,53±6,84	9,00±1,00	4,26±2,44	2
Malvaceae	PSSPNOV	rugosa	25	5	2	100	10	1,17	1	5	1,49	0,0942	10,87±1,86	5,75±1,06	1,70±1,83	4±2,83
Rubiaceae	RAFER	áspera	26	9	5	100	25	2,92	4	20	5,97	0,0554	5,28±0,57	5,40±1,51	3,42±1,75	2±0,54
Meliaceae	TREMA	áspera	46	12	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,2181	23,57	9,00	1,70	2
Vochysiaceae	VOSP	rug/desc	12	4	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,4063	32,17	12,00	8,00	2
Salicaceae	XYSP	áspera	26	7	1	100	5	0,58	1	5	1,49	0,0843	14,65	8,00	5,00	2

\*Espécies ameaçadas de extinção para o Espírito-Santo (conforme Kollmann *et al.*, 2007).

Quatro indivíduos arbóreos não foram forófitos: três de *Guapira opposita* e um de *Eugenia cf. longipedunculata*.

## Referências

CLARK, D. A. & CLARK, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*. v. 62, n. 3, p. 315-344.

KOLLMANN, L. J. C; FONTANA, A. P.; SIMONELLI, M.; FRAGA, C.N. 2007. As angiospermas ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo. In: Simonelli, M. & Fraga, C. N. (orgs.). *Espécies da flora ameaçadas de extinção no estado Espírito Santo*. IPEMA, Vitória. p. 105-137.

MMA (MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE). 2014. Portaria Nº 443, 17/12/2014. Reconhece a lista nacional oficial de espécies da flora ameaçada de extinção. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/biodiversidade/especies-ameacadas-de-extincao/atualizacao-das-listas-de-especies-ameacadas>. Acesso em: 15 de Outubro de 2016.

ZHAO, M.; GEEKIYANAGE, N.; XU, J.; KHIN, M. M.; NURDIANA, D. R.; PAUDEL, E.; HARRISON, R. D. 2015. Structure of the Epiphyte Community in a Tropical Montane Forest in SW China. *PLoS ONE*, v. 10, n. 4, e0122210. doi:10.1371/journal.pone.0122210.

## DISCUSSÃO GERAL

---

O *inselberg* e a floresta nebulosa apresentaram alguns resultados diferenciados com relação a riqueza de espécies de epífitas e de forófitos. Nós encontramos uma maior riqueza e abundância epifítica para o *inselberg* quando comparado com a floresta nebulosa. Este resultado certamente relaciona-se à presença de espécies de grande porte, possivelmente muito antigas, no *inselberg*. Um único indivíduo de grande porte de *Pseudobombax* sp. nov., com 117 cm de DAP e nove metros de altura, resguardou 39 espécies e 439 indivíduos de epífitas vasculares. A presença de grandes árvores não é comum em *inselbergs*, devido as características ambientais que teoricamente, são impróprios ao estabelecimento de grandes indivíduos arbóreos (Porembski *et al.*, 1998; Porembski & Barthlott, 2000). *Pseudobombax* sp. nov. exibe ramos da copa com diâmetros maiores e menos inclinados, além da presença de raízes expostas de espessura considerável na superfície rochosa, formando assim, um local importante para a colonização por epífitas (Couto *et al.*, 2016). Levando em consideração a arquitetura complexa de *Pseudobombax* sp. nov. que pode fornecer uma ampla variedade de microambientes os quais foram exclusivamente utilizados por quase metade de todas as espécies de epífitas vasculares no *inselberg*. Ainda, somado ao endemismo encontrado e o número de espécies de epífitas ameaçadas de extinção, fica evidente que esta espécie forofítica representa uma estrutura ecológica crucial para a manutenção da biodiversidade em *inselbergs* do sudeste brasileiro.

A baixa riqueza de forófitos registrada para o *inselberg*, quando comparada com a floresta nebulosa, pode estar relacionada ao ambiente rochoso, que não favorece o estabelecimento de um estrato arbóreo e arbustivo diversificado e estruturado, restringindo o número de espécies forofíticas de grande porte (Porembski *et al.*, 1998; Porembski & Barthlott, 2000). Isto se deve as características ambientais específicas deste ambiente, como ausência total ou parcial de solo, escassez de água e nutrientes, exposição direta a radiação e ventos (Porembski, 2007) que limitam o estabelecimento e a longevidade de árvores, possivelmente aquelas com maiores dimensões, que são mais propícias ao estabelecimento da flora epifítica (Johansson, 1974; Gentry & Dodson, 1987b; Krömer *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016). Com relação a abundância das espécies de forófitos, *Guapira opposita* foi o

forófito mais abundante nas duas áreas estudadas. Essa espécie arbórea é característica de floresta ombrófila densa (Lorenzi, 2002). A espécie contribuiu para a manutenção da flora epifítica local, já que ela se apresentou favorável ao epifitismo nas duas áreas, sendo a espécie com maior número de interação com as epífitas na floresta nebulosa e a segunda no *inselberg*. Para Kersten & Silva (2001) *G. opposita* foi o forófito que apresentou maior número de espécie de epífitas em floresta na planície litorânea na Ilha do Mel, no Paraná. Assim como para Bonnet (2007), cujo *G. opposita* foi um dos forófitos a resguardar alta riqueza de espécies de bromélias, em formações secundárias da floresta ombrófila densa em Santa Catarina.

A similaridade florística de epífitas vasculares para as duas formações estudadas foi baixa (28%). Das 85 espécies epifíticas registrada no *inselberg* e 66 na floresta nebulosa, somente 32 espécies foram compartilhadas (Apêndice A). Provavelmente, essa baixa similaridade se deve as diferenças ambientais encontradas nas duas áreas. As espécies de epífitas que foram compartilhadas nesses dois ambientes são espécies com distribuições amplas em florestas montanas e outros tipos de formações vegetacionais (Apêndice A). No *inselberg*, as epífitas vasculares são características de ambientes florestais, não sendo registrada a presença de gêneros tipicamente epifíticos de *inselbergs* (e.g., o gênero *Pseudolaelia* e *Epidendrum saxatile* (Orchidaceae); *Vriesea vellozicola* Leme & J.A. Siqueira e *V. oligantha* (Bromeliaceae)). O *inselberg* exerce um papel importante na preservação da biodiversidade epifítica local e pode ser considerado um refúgio para as espécies de epífitas, por abrigar elementos da flora abundante na matriz e que por vezes concebem as únicas chances de sobrevivência para epífitas nativas (Couto *et al.*, 2016). Este papel de refúgio dos *inselbergs* também foi observado por Burke (2002) na Namíbia, África do Sul, onde os ambientes favoráveis oferecidos pelos *inselbergs* serviram para preservação de espécies que vegetavam as planícies desérticas do entorno. No caso do nosso estudo, é possível que *Pseudobombax* sp. nov., por reunir indivíduos forofíticos de grande porte (possivelmente os mais velhos), tenha resguardado uma flora epifítica pretérita, advinda das florestas que faziam contato com os limites do *inselberg* estudado (Couto *et al.*, 2016). Isso pode ter favorecido o estabelecimento da flora epifítica diversificada nesse ambiente.

De modo geral, os padrões estruturais das redes comensais epífitas-forófitos são comuns para as duas formações vegetacionais estudadas. As redes epífitas-forófitos exibiram estrutura aninhada e pouco especializada, seguindo um padrão

geral encontrado para outras redes epífitas-forófitos em ecossistemas florestais (Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015; Ceballos *et al.*, 2016). Isso indica que esse pode ser um padrão típico de estrutura de redes comensais epífitas-forófitos. A baixa especialização encontrada nas redes estudadas evidencia que as epífitas selecionam características específicas dos forófitos, em vez de espécies de forófitos específicas para colonização (Sáyago *et al.*, 2013; Taylor *et al.*, 2016). Nesse contexto, forófitos com características adequadas podem proporcionar maiores probabilidades de colonização, estabelecimento e sobrevivência de epífitas vasculares nos ecossistemas. Por exemplo, uma árvore jovem, de pequeno porte, pode não apresentar locais adequados, enquanto que um indivíduo mais velho e de maior dimensão da mesma espécie pode proporcionar maior heterogeneidade de micro-habitat disponíveis, além de maior exposição de umidade e luminosidade (Zotz, 2016). Por isso, identificar corretamente as espécies forofíticas se torna uma tarefa de primordial importância para proposição de medidas para a conservação e manejo de plantas epífitas em ambientes naturais.

A comunidade epifítica no *inselberg* apresentou-se sensível à perturbação, mostrando ser um sistema frágil. A perda da espécie de forófito mais generalistas, *Pseudobombax* sp. nov. reflete drasticamente na perda de diversidade local. O contrário pode ser observado na floresta nebulosa, que apresentou maior diversidade de forófitos, o que pode garantir maior disponibilidade de habitats para colonização pelas epífitas, uma vez que várias espécies podem ser forófitos adequados, fazendo com que o ambiente sofra menor pressão pela perda de forófitos (Sáyago *et al.*, 2013).

Na floresta nebulosa, evidenciamos uma rede vertical pouco modular, com grande parte das espécies de epífitas compartilhando o uso dos três módulos da rede que refletem a organização vertical do forófito. As espécies de epífitas estavam concentradas principalmente no fuste, onde podem encontrar condições mais adequadas para seu estabelecimento, crescimento e sobrevivência. A abordagem de rede comensalista aplicada neste estudo amplia o escopo do papel da interação comensal na estruturação de comunidades e nas redes ecológicas, já que grande parte da teoria ecológica de rede é baseada, principalmente, nas interações mutualísticas (Jordano, 1987; Bascompte *et al.*, 2003; Bascompte & Jordano, 2007; Melo *et al.*, 2015).

A análise canônica de redundância parcial revelou que o espaço foi um fator importante na abundância relativa das espécies de epífitas nas duas áreas estudadas.

Contudo, a estrutura das comunidades de epífitas também foi moldada por processos determinísticos. Nessa perspectiva, mostramos que processos determinísticos e estocásticos não são mutuamente excludentes para explicar a distribuição das epífitas vasculares. Compreender a interação simultânea dessas duas perspectivas é especialmente importante à luz do crescente interesse em analisar a influência combinada de processos de nicho e neutros. Os forófitos com grandes dimensões e os mais altos foram responsáveis por atrair e abrigar uma elevada riqueza e diversidade de epífitas, na qual, a partir desses as epífitas são dispersas para o entorno, ocasionando uma estrutura espacial independente das características e da identidade dos forófitos. Os resultados ressaltam que abundância de epífitas vasculares podem ser facilitadas indiretamente pelas epífitas avasculares. Este estudo proporcionou uma contribuição importante para esclarecer os padrões de distribuição espacial das espécies de epífitas vasculares e expande os nossos conhecimentos sobre como comunidades de plantas epífitas se estruturam em sistemas tropicais. Trabalhos futuros que abordem o mapeamento dos forófitos com maior riqueza e diversidade serão importantes para detectar estruturas espaciais.

## Refências bibliográficas

- ADHIKARI, Y. P.; FISCHER, H. S.; FISCHER, A. 2012b. Host tree utilization by epiphytic orchids in different land-use intensities in Kathmandu Valley, Nepal. *Plant Ecology*, v. 213, p. 1393–1412.
- ALMEIDA, A.; FELIX, W. P.; ANDRADE, L. A.; FELI, L. P. 2007. A família Orchidaceae em inselbergues na Paraíba, Nordeste Brasil. *Revista brasileira de Biociências*, v.5, n. 2, p. 753-755.
- ALMEIDA-NETO, M. & ULRICH, W. 2011 A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, v. 26, n. 2, p. 173-178.
- ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P.; GUIMARÃES, P. R.; LOYOLA, R. D.; ULRICH, W., 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, v. 117, n. 8, p. 1227–1239.
- ALVES, R. J. V.; KOLBEK, J.; BECKER, J. 2008. Vascular epiphyte vegetation in rocky savannas of southeastern Brazil. *Nordic Journal of Botany*, v. 26, p. 101–117.
- ANAND, M. & ORLÓCI, L. 1996. Complexity in plant communities: the notion and quantification. *Journal of Theoretical Biology*, v. 179, n. 2, 179–186.
- ANGELINI, C. & SILLIMAN, B.R. 2014. Secondary foundation species as drivers of trophic and functional diversity: evidence from a tree–epiphyte system. *Ecology*, v. 95, n.1, 185-196.
- ARÉVALO, R. & BETANCOURT, J. 2006. Vertical distribution of vascular epiphytes in four forest types of the Serrania de Chiribiquete, Colombian Guayana. *Selbyana*, v. 27, p. 175–185.
- BARRIGA, P. O.; DORMANN, C. F.; GBUR, E .E.; SAGERS, C. R. 2015. Community structure and ecological specialization in plant- ant interactions. *Journal of Tropical Ecology*, v. 31, n. 4, p. 325–334.
- BARTELS, S. S. & CHEN, H. Y. H .2012. Mechanisms regulating epiphytic plant diversity. *Critical Reviews in Plant Sciences*, v. 31, n. 5, p.391–400.
- BARTHLOTT, W.; GRÖGER, A.; POREMBSKI, S. 1993. Some remarks on the vegetation of tropical inselbergs: diversity and ecological differentiation. *Biogéographica*, v. 69, p. 105–124.
- BARTHLOTT, W.; SCHMIT-NEUERBURG, V.; NIEDER, J; ENGWALD, S. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, v. 152, n. 2, p. 145–156.
- BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. 2007 Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 38, p.567–93.
- BASCOMPTE, J. 2009a. Disentangling the web of life. *Science*, v. 325, n. 5939, p. 416-419.

- BASCOMPTE, J. 2010. Structure and dynamics of ecological networks. **Science**, v. 329, n. 5993, p. 765–766.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C.; OLESEN, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 16, p. 9383–9387.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; OLESEN, J. M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. **Science**, v. 312, p. 431-433.
- BELLAY, S.; OLIVEIRA, E. F.; ALMEIDA-NETO, M.; ABDALLAH, V. D.; AZEVEDO, R. K.; TAKEMOTO, R. M.; LUQUE, J. L. 2015. The patterns of organization and structure of interactions in a fish-parasite network of a neotropical river. **International Journal for Parasitology**, v. 45, n. 8, p. 549–557.
- BELLAY, S.; OLIVEIRA, E. F.; ALMEIDA-NETO, M.; LIMA JUNIOR, D. P.; TAKEMOTO, R. M.; LUQUE, J. L. 2013. Developmental stage of parasites influences the structure of fish-parasite networks. **PloS One**, 8, e75710.
- BENAVIDES, A. M.; VASCO, A.; DUQUE, A. J.; DUIVENVOORDEN, J. F. 2011. Association of vascular epiphytes with landscape units and phorophytes in humid lowland forests of Colombian Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, n. 3, p. 223–237.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. & DÁTTILO, W. 2015. Interaction intimacy of pathogens and herbivores with their host plants influences the topological structure of ecological networks in different ways. **American Journal of Botany**, v. 102, n. 4, p. 512-519.
- BENNET, B. C. 1986. Patchiness, diversity, and abundance relationships of vascular epiphytes. **Selbyana**, v. 9, n. 1, p. 70-75.
- BENZING, D. H. 1981. Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a hypothesis. **Selbyana**, v. 5, n. 3/4, p. 258-255.
- BENZING, D. H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge. 354 p.
- BENZING, D. H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: The significance of resident epiphytes. **Climatic Change**, v. 39, n. 2, p. 519–540.
- BENZING, D.H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BERLOW, E. L.; DUNNE, J. A.; MARTINEZ, N. D.; STARKE, P. B.; WILLIAM, R. J.; BROS, U. 2009. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 1, p. 187–91.
- BERMUDES, D. & BENZING, D. H. 1991. Nitrogen fixation in association with Ecuadorean bromeliads. **Journal of Ecology**, v. 7, p. 531–536.
- BERSIER L. F.; BANASEK-RICHTER, C.; CATTIN, M. F. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. **Ecology**, v. 83, n. 9, p. 2394–2407.
- BFG – The Brazil Flora Group. 2015. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. **Rodriguésia**, 66, v. 4, p. 1085-1113.

- BIVAND, R. & PIRAS, G. 2015. Comparing implementations of estimation methods for spatial econometrics. *Journal of Statistical Software*, v. 63, n. 18, p. 1–36.
- BJØRNSTAD, O. N. 2016. ncf: Spatial Nonparametric Covariance Functions. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=ncf>
- BLICK R. & BURNS K. 2009. Network properties of arboreal plants: are epiphytes, mistletoes and lianas structured similarly? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 11, n. 1, p. 41–52.
- BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F.; BLÜTHGEN, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, v. 6, n.1, doi:10.1186/1472-6785-6-9.
- BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F.; HOVESTADT, T.; FIALA, B.; BLUTHGEN, N. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*, v. 17, n. 4, p. 341-346.
- BOELTER, C. R.; DAMBROS, C. S. NASCIMENTO, H. E. M.; ZARTMAN, C. E. 2014. A tangled web in tropical tree-tops: effects of edaphic variation, neighbourhood phorophyte composition and bark characteristics on epiphytes in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*, v. 25, n.4, p. 1090-1099.
- BOELTER, C. R.; DAMBROS, C. S.; NASCIMENTO, H. E.; ZARTMAN, C. E. 2014. A tangled web in tropical treetops: Effects of edaphic variation, neighbourhood phorophyte composition and bark characteristics on epiphytes in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*, v. 25, n. 4, p. 1090-1099.
- BØGH A. 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian montane rain forest. *Selbyana*, v. 13, p. 25-34.
- BONNET, A.; QUEIROZ, M. H.; LAVORANTI, O. J. 2007. Relações de bromélias epifíticas com características dos forófitos em diferentes estádios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa, Santa Catarina, Brasil. *Floresta*, v. 37, n. 1, p. 83-94.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. 2011. *Numerical Ecology with R*. New York, NY: Springer New York. 306p.
- BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; DRAPEAU, P. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, v. 73, p. 1045–1055.
- BORGIO M. & SILVA S. M. 2003. Epífitos vasculares em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 26, n. 3, p. 391-401.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1932. *Plant sociology: the study of plant communities*. New York: McGraw-Hill. 439p.
- BROOKER, R. W.; MAESTRE, F. T.; CALLAWAY, R. M.; LORTIE, C. J.; CAVIERES, L. A.; KUNSTLER, G.; LIANCOURT, P., TIELBORGER, K., TRAVIS, J. M. J.; ANTHELME, F. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, v. 96, n. 1, p. 18–34.
- BRUIJNZEEL, L. A.; SCATENA, F.; HAMILTON, L. S. 2010. *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- BURGOS, E. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, v. 249, n. 2, p. 307–13.
- BURKE, A. 2002. Island–matrix relationships in Nama Karoo inselberg landscapes. Part I: Do inselbergs provide a refuge for matrix species? *Plant Ecology*, v. 160, p. 79–90.
- BURNS K. 2008. Meta-community structure of vascular epiphytes in a temperate rainforest. *Botany*, v. 86, p. 1252–1259.
- BURNS, K. C. & ZOTZ, G. 2010. A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale. *Ecology*, v.91, n. 2, p. 377–385
- BURNS, K. C. 2007. Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology*, v. 95, n. 5, p. 1142–1151.
- BURNS, K. C. & DAWSON, J. 2005. Patterns in the diversity and distribution of epiphytes and vines in a New Zealand forest. *Austral Ecology*, v. 30, n. 8, p. 883–891.
- CALLAWAY, R. M. & NADKARNI, N. M. 1991. Seasonal patterns of nutrient deposition under *Quercus douglasii* canopies. *Plant Soil*, v. 137, p. 209–222.
- CALLAWAY, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, v. 61, p. 306–349.
- CALLAWAY, R. M. 2007. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer, Dordrech. 404p.
- CALLAWAY, R. M.; REINHART, K. O.; MOORE, G. W.; MOORE, D. J.; PENNING, S. C. 2002 Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, v.132, n 4, p.221–230.
- CALLAWAY, R. M.; REINHART, K. O.; TUCKER, S. C.; PENNING, S. C. 2001. Effects of epiphytic lichens on host preference of the vascular epiphyte *Tillandsia usneoides*. *Oikos*, v. 94, n. 3, p. 433–441.
- CAMPBELL, C.; YANG, S.; ALBERT, R; SHEA K. 2015. Plant–pollinator community network response to species invasion depends on both invader and community characteristics. *Oikos*, v. 124, n. 4, p 406–413.
- CARDELUS C. L. 2007. Vascular epiphyte communities in the inner-crown of *Hieronima alchorneoides* and *Lecythis ampla* at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Biotropica*, v. 39, n.2, p. 171–176.
- CARSTENSEN, D. W.; SABATINO, M.; MORELLATO, L. P. C. 2016. Modularity, pollination systems, and interaction turnover in plant–pollinator networks across space. *Ecology*, v. 97, n. 5, p. 1298–1306.
- CASCANTE-MARÍN, A.; VON MEIJENFELDT, N.; DE LEEUW, H. M. H.; WOLF, J. H. D.; OOSTERMEIJER, J. G. B.; DEN NIJS, J. C. M. 2009. Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *Journal of Tropical Ecology*, v. 25, n. 1, p. 63–73.

- CEBALLOS, S. J.; CHACOFF, N. P.; MALIZIA, A. 2016. Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical forest. *Acta Oecologica*, v. 77, p. 152-159.
- CHACOFF, N. P.; VÁZQUEZ, D. P.; LOMÁSCOLO, S. B.; STEVANI, E. L.; DORADO, J.; PADRÓN B. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, v. 81, n. 1, p. 190–200.
- CHAO, A. 2005 *Encyclopedia of Statistical Sciences*. Wiley, New York. p. 7909–7916.
- CHAO, A.; COLWELL, R. K.; LIN, C. W.; GOTELLI, N. J. 2009 Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. *Ecology*, v. 90, n. 4, p. 1125–1133.
- CHAVE J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, v. 7, p. 241–253.
- CHERVEN, K. 2013. *Network graph analysis and visualization with Gephi*. Birmingham, UK: Packt Publishing Limited. 116p.
- CLARK, D. A. & CLARK, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*, v. 62, n. 3, p. 315-344.
- COCKLE, K. & MARTIN, K. 2015. Temporal dynamics of a commensal network of cavity-nesting vertebrates: increased diversity during an insect outbreak. *Ecology*, v. 96, n. 4, p. 1093–1104.
- COLWELL, R. K. 2013. *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples*, Version 9.
- CONCEIÇÃO, A. A.; GIULIETTI, A. M.; MEIRELLES, S. T. 2007. Ilhas de vegetação em afloramentos de quartzito-arenito no Morro do Pai Inácio, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 21, n. 2, p. 335-347.
- CONDIT, R.; AGUILAR, S.; HERNANDEZ, A.; PEREZ, R.; LAO, S.; ANGEHR, G.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. 2004. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. *Journal of Tropical Ecology*, v. 20, n.1, p. 51–72.
- CORSO, G.; CRUZ, C. P. T.; PINTO, M. P.; ALMEIDA, A. M.; LEWINSOHN, T. M. 2015. Binary versus weighted interaction networks. *Ecological Complexity*, v. 23, p. 68–72.
- COSTA, F. V.; MELLO, M. A. R.; BRONSTEIN, J. L.; GUERRA, T. J.; MUYLAERT, R. L.; LEITE, A. C.; NEVES, F. S. 2016. Few ant species play a central role linking different plant resources in a network in rupestrian grasslands. *PLoS ONE*, v. 11, n. 12, e0167161.
- COTTENIE, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, v. 8, n. 11, p. 1175–1182.
- COUTO, D. R.; DIAS, H. M.; PEREIRA, M. C. A.; FRAGA, C. N.; PEZZOPANE, J. E. M. 2016. Vascular epiphytes on *Pseudobombax* (Malvaceae) in rocky outcrops (inselbergs) in Brazilian Atlantic Rainforest: basis for conservation of a threatened ecosystem. *Rodriguésia*, v. 67, n. 3, p. 583-601.
- COUTO, D. R.; FRANCISCO, T. M.; DIAS, H. M.; PEREIRA, M. C. A.; MENINI-NETO, L.; FRAGA, C. N.; PEZZOPANE, E. M. Vertical stratification of vascular epiphytes

in inselbergs of the Brazilian Atlantic Forest: the importance of surface roots. Submetido para **Journal of Tropical Ecology**.

- COUTO, D. R.; FRANCISCO, T. M.; MANHÃES, V. C.; DIAS, H. M.; PEREIRA, M. C. A. 2017. Floristic composition of a neotropical inselberg from the state of Espírito Santo, Brazil: a relevant area for conservation. **Check List the Journal of Biodiversity data**, v. 13, n. 1, doi: <https://doi.org/10.15560/13.1.2043>
- COUTO, D. R.; MANHÃES, V. C.; CAMPANHARO, F. F.; FARIA, A. P. G. 2013. Checklist of the Bromeliaceae from Pedra dos Pontões, Mimoso do Sul, Espírito Santo, Brazil, with four first records for the state. **Biota Neotropical**, v. 13, n. 4, p. 113-120.
- CRAWLEY, M. J. 2002. *Statistical computing - An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons, West Sussex. 772p.
- CRAWLEY, M. J. 2007. *The R Book*. L. John Wiley & Sons, Ed. Wiley. 942p.
- DA ROCHA, W. D.; NEVES, F. S.; DÁTILLO, W.; DELABIE, J. H. C. 2016. Epiphytic bromeliads as key components for maintenance of ant diversity and ant–bromeliad interactions in agroforestry system canopies. **Forest Ecology and Management**, v. 372, p. 128–136.
- DE LA ROSA-MANZANO, E.; GUERRA-PÉREZ, A.; MENDIETA-LEIVA, G.; MORAOLIVO, A.; MARTÍNEZ-ÁVALOS, J. G.; ARELLANO-MÉNDE, L. U. 2017. Vascular epiphyte diversity in two forest types of “El Cielo” Biosphere Reserve, México. **Botany**, 10.1139/cjb-2016-0184.
- DE PAULA, L. F. A.; FORZZA, R. C.; NERI, A. V.; BUENO, M.; POREMBSKI, S. 2016. Sugar Loaf Land in south-eastern Brazil: a centre of diversity for mat-forming bromeliads on inselbergs. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 3, p. 459-476.
- DING, Y.; LIU, G.; ZANG, R; ZHANG, J.; LU, X.; JIHONG HUANG, J. 2016. Distribution of vascular epiphytes along a tropical elevational gradient: disentangling abiotic and biotic determinants. **Scientific Reports**, v. 6:19706. DOI: 10.1038/srep19706.
- DINIZ-FILHO, J. A. F.; SIQUEIRA, T.; PADIAL, A. A.; RANGEL, T. F.; LANDEIRO, V. L.; BINI, L. M. 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. **Oikos**, v. 121, n. 2, p. 201–210.
- DISLICH .R. & MANTOVANI, W. 2016. Vascular epiphyte assemblages in a Brazilian Atlantic Forest fragment: investigating the effect of host tree features. **Plant Ecology**, v. 217, n. 1, p.1–12.
- DISLICH, R. & MANTOVANI, W. 1998. Aflora de epífitas vasculares da Reserva da Cidade Universitária “Armando de Salles Oliveira” (São Paulo, Brasil). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v. 17, p. 61–83.
- DORMANN, C. F. & STRAUSS, R. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, p. 90–98.
- DORMANN, C. F.; GRUBER, B.; FRUND, J. 2008. Introducing the bipartite package: analyzing ecological networks. **R News**, v. 8, n. 2, p. 8–11.

- DRAY, S.; DUFOUR, A. B.; CHESSEL, D. 2007. The ade4 package- $\{II\}$ :  $\{T\}$ wo-table and  $\{K\}$ -table methods. **R News**, v. 7, n. 2, p. 47–52.
- DRAY, S.; PÉLISSIER, R.; COUTERON, P.; FORTIN, M.-J.; LEGENDRE, P.; PERES-NETO, P. R.; BELLIER, E.; BIVAND, R.; BLANCHET, F. G.; DE CÁCERES, M.; DUFOUR, A.-B.; HEEGAARD, E.; JOMBART, T.; MUNOZ, F.; OKSANEN, J.; THIOULOUSE, J.; WAGNER, H. H.; BIOLOGY, E.; CENTRE-VILLE, S.; SAINT-PAUL, D.; FOREST, N. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. **Ecological Monographs**, v. 82, n. 3, p. 257–275.
- DUMBRELL, A. J.; NELSON, M.; HELGASON, T.; DYTHAM, C.; FITTER, A. H. 2010. Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. **The ISME Journal**, v. 4, p. 337–34.
- DUNNE, J. A.; WILLIAMS, R. J.; MARTINEZ, N. D. 2002 Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. **Ecology Letters**, v. 5, n. 4, p. 558–567.
- DURIGAN, G. 2003. Métodos para análise de vegetação arbórea. In: CULLEN JR., L., RUDRAN, R., PADUA-VALLADARES, C. (Orgs.) *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo da vida silvestre*. Curitiba: UFPR/Fundação o Boticário de Proteção à Natureza. p. 455-479.
- EINZMANN, H. J. R.; BEYSCHLAG, J.; HOFHANSL, F.; WANER, W.; ZOTZ, G. 2014. Host tree phenology affects vascular epiphytes at the physiological, demographic and community level. **AoB PLANTS**, plu073. doi: 10.1093/aobpla/plu073.
- EMBRAPA. 2009. *Sistema brasileiro de Classificação de solos*. Centro nacional de pesquisas de Solos, Rio de Janeiro. 412p.
- EVANS, D. M.; POCOCK, M. J. O.; MEMMOTT, J. 2013. The robustness of a network of ecological networks to habitat loss. **Ecology Letters**, v. 16, n. 7, p. 844–852.
- EWEL, J. J.; HIREMATH, A. J. 2005 Plant-Plant interactions in tropical forest. pp: 3-34. In: Burslem, D. F. R. P, Pinard, M. A., Hartley, S. E. Biotic interactions in the Tropics: their role in the maintenance of species diversity. Cambridge University Press.
- FENSHAM, R. J. & STREIMANN, H. 1997. Broad landscape relations of the moss flora from inland dry rainforest in north Queensland, Australia. **The Bryologist**, v. 100, p. 56–64.
- FLORES-PALACIOS, A. & GARCÍA-FRANCO, G. 2006. The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 2, p. 323-330.
- FLORES-PALACIOS, A. & GARCÍA-FRANCO, J. G. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. **Selbyana** v. 22, p. 181–191.
- FLORES-PALACIOS, A. 2016. Does structural parasitism by epiphytes exist? A case study between *Tillandsia recurvata* and *Parkinsonia praecox*. **Plant Biology**, v. 18, n.3, p. 463–470.

- FLORES-PALACIOS, A.; BARBOSA-DUCHATEAU, C. L.; VALENCIA-DIAZ, S.; CAPISTRÁN-BARRADAS, A.; GARCÍA-FRANCO J. G. 2014. Direct and indirect effects of *Tillandsia recurvata* on *Prosopis laevigata* in the Chihuahua desert scrubland of San Luis Potosi, Mexico. **Journal of Arid Environments**, v. 104, p. 88–95.
- FONTOURA, F.; SYLVESTRE, L. S.; VAZ, A. M. S. & VIEIRA, C. M. 1997. Epífitas vasculares, hemiepífitas e hemiparasitas da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. *In*: LIMA, H. C & R. R. GUEDES, R. R (eds.), Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. p. 89-110.
- FONTOURA, T.; ROCCA, M. A.; SCHILLING, A. C.; REINERT, F. 2009. Epífitas da floresta seca da Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, sudeste do Brasil: Relações com a comunidade arbórea. **Rodriguésia**, v. 60, n.1, p. 171-185.
- FREIBERG, M. & FREIBERG, E. 2000. Epiphyte diversity and biomass in the canopy of lowland and montane forest in Ecuador. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, n. 5, p. 673 - 688.
- FREIBERG, M. 1997. Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. **Selbyana**, v. 18, n.1, p. 77-84.
- FREITAS, L.; SALINO, A.; NETO, L. M.; ALMEIDA, T. E.; MORTARA, S. R.; STEHMANN, J. R.; AMORIM, A. M.; GUIMARAES, E. F.; COELHO, M. N.; ZANIN, A.; FORZZA, R. C. 2016. A comprehensive checklist of vascular epiphytes of the Atlantic Forest reveals outstanding endemic rates. **Phytokeys**, v. 58, p. 65-79.
- FURTADO, S. G.; MENINI NETO, L. 2016. Vascular epiphytic flora of a high montane environment of Brazilian Atlantic Forest: composition and floristic relationships with other ombrophilous forests. **Acta Botanica Brasilica**, v. 30, n. 3, p. 422-436.
- GADELHA, Y. E. A.; DÁTILLO, W.; EVANGELISTA, O.; LOPES, B. C. 2016. Structure of mutualistic ant–treehopper interactions in the Brazilian Atlantic Forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 32, n. 3, p. 250-259.
- GAFF, D. F. 1987. Desiccation tolerant plants in South American. **Oecologia** v. 74, n. 1, p. 133-136.
- GALINDO-LEAL, C.; JACOBSEN, T. R.; LANGHAMMER, P. F.; OLIVIERI, S. 2003. State of the hotspots: the dynamics of biodiversity loss. *In*: GALINDO-LEAL, C. & DE CÂMARA, I.G., (eds). The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook. Center for Applied Biodiversity Science and Island Press, Washington, pp. 12–23.
- GARBIN, M. L.; CARRIJO, T. T.; SANSEVERO, J. B. B.; SÁNCHEZ-TAPIA, A. S.; SCARANO, F. R. 2012. Subordinate, not dominant, woody species promote the diversity of climbing plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 14, p. 257-265.
- GASTON, K. J. & CHOWN, S. L. 2005. Neutrality and the niche. **Functional Ecology**, v. 19, p.1-6.

- GENTRY, A. H. & DODSON, C. H. 1987a. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, v. 74, n. 2, p. 205-233.
- GENTRY, A. H. & DODSON, C. H. 1987b. Contribution of non trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*, v.19, n. 2, p 149-156.
- GENTRY, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* v. 15, p. 1-84.
- GERALDINO, H. C. L.; CAXAMBÚ, M. G.; SOUZA, D. C. 2010. Composição florística e estrutura da comunidade de epífitas vasculares em uma área de ecótono em Campo Mourão, PR, Brasil. *Acta Botânica Brasileira*, v. 24, n. 2, p. 469-482.
- GIONGO, C. & WAECHTER, J. L. 2004. 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*, v. 27, n. 3, p.563-572.
- GOMES, P. & ALVES, M. 2009. Floristic and vegetational aspects of an inselberg in the semi-arid region of Northeast Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, v. 66, n.2, p. 329-346.
- GONÇALVES, C. N. & WAECHTER, J. L. 2002. Epífitos vasculares sobre espécimes de *Ficus organensis* isoladas no norte da planície costeira do Rio Grande do Sul: padrões de abundância e distribuição. *Acta Botanica Brasileira*, v. 16, n. 4, p. 429-441.
- GOTELLI, N. J. & COLWELL, R. K. 2011. Estimating species richness. *In: MAGURRAN, A. E. & McGill, B. J. (eds). Biological diversity: frontiers in measurement and assessment. Oxford University Press, Oxford. p. 39-54.*
- GRAVEL, D.; CANHAM, C.D.; BEAUDET, M.; MESSIER C. 2006. Reconciling niche and neutrality: The continuum hypothesis. *Ecology Letters*, v. 9, n. 4, p. 399-409.
- GRIFFITH, D. A., & PERES-NETO, P. 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, v. 87, n. 10, p. 2603–2613.
- GRÖNROOS, M.; HEINO, J.; SIQUEIRA, T.; LANDEIRO, V. L.; KOTANEN, J.; BINI, L. M. 2013. Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution*, v. 3, n. 13, p. 4473–4487.
- GUÈZE, M.; PANEQUE-GÁLVEZ, J.; LUZ, A. C.; PINO, J.; ORTA-MARTÍNEZ, M.; REYES-GARCÍA, V.; MACÍA, M. J. 2013. Determinants of tree species turnover in a southern Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science*, v. 24, n. 2, p. 284–295.
- GUIMARÃES JR, P. R. & GUIMARÃES, P. R. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software*, v. 21, n. 10, p. 1512–1513.
- GUIMARÃES, P. R.; RICO-GRAY, V.; DOSREIS, S. F.; THOMPSON, J. N. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, v. 273, n. 1597, p. 2041–2047.

- GUIMERÀ, R. & AMARAL, L. A. N. 2005a. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, v. 433, p. 895–900.
- GUIMERÀ, R. & AMARAL, L. A. N. 2005b. Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics*, P02001, p. 1–13.
- HAYWARD, R. M.; MARTIN, T. E.; UTTERIDGE, T. M. A.; MUSTARI, A. H.; MARSHALL, A. R. 2017. Are neotropical predictors of forest epiphyte–host relationships consistent in Indonesia? *Journal of Tropical Ecology*, DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467416000626>.
- HERNÁNDEZ-ROSAS, J. 2001. Ocupación de los portadores por epifitas vasculares en un bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, v. 52, p. 292-303.
- HIETZ, P. & HIETZ-SEIFERT, U. 1995a. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, v. 6, n. 4, p. 487-498.
- HIETZ, P. & HIETZ-SEIFERT, U. 1995b. Intra and interspecific relations within an epiphyte community in a Mexican humid montane forest. *Selbyana*, v. 16, n. 2, p. 35-140.
- HIRATA, A.; KAMIJO, T., SAITO, S. 2009. Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. *Plant Ecology*, v. 201, n. 1, p. 247-254.
- HOELSCHER, D.; KOEHLER, L.; VAN DIJK, A. I. J. M.; BRUIJNZEEL, L. A. 2004. The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Hydrology*, v. 292, p. 308-322.
- HUBBELL, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (monographs in population biology). Princeton University Press, Princeton. 375p.
- HUBBELL, S. P. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, v. 87, n.6, p. 1387-1398.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Springs *Harbor Symposia on Quantitative Biology*, v. 22, p. 415–427.
- INGS, T. C.; MONTOYA, J. M.; BASCOMPT, J.; BLÜTHGEN, N.; BROWN, L.; DORMANN, C. F.; EDWARDS, F.; FIGUEROA, D.; JACOB, U.; JONES, J. I.; LAURIDSEN, R. B., LEDGER, M. E, LEWIS, H. M., OLESEN, J. M., VEEN, F. J. F.; WARREN, P. H.; WOODWARD, G. 2008. Ecological networks – beyond food webs. *Journal Animal Ecology*, v. 78, n.1, p. 253-269.
- JOCA, T. A. C.; DE OLIVEIRA, D. C.; ZOTZ, G.; WINKLER, U.; MOREIRA, A. S. F. P. 2017. The velamen of epiphytic orchids: variation in structure and correlations with nutrient absorption. *Flora* <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2017.03.009>
- JOHANSSON, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in western African forest. *Acta Phytogeography*, v. 59, p. 1-136.
- JONES, C. G., LAWTON, J. H., SHACHAK, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, v. 69, n. 3, p. 373–386.

- JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, v. 129, n. 5, p. 657–677.
- JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; OLESEN, J. M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant animal interactions. *Ecology Letters*, v. 6, n. 1, p. 69–81.
- KARTZINEL, T. R.; TRAPNELL, D. W.; SHEFFERSON, R. P. 2013. Critical importance of large native trees for conservation of a rare Neotropical epiphyte. *Journal of Ecology*, v. 101, n. 6, p. 1429–1438.
- KELLY, D. L.; DONOVAN, G.; FEEHAN, J.; MURPHY, S.; DRANGEID, S.O.; MARCANO-BERTI, L. 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology*, v. 20, n. 6, p. 643-666.
- KERSTEN, R. A. & SILVA, S. M. 2006. The floristic compositions of vascular epiphytes of a seasonally inundated forest on the coastal plain of Ilha do Mel Island, Brazil. *Revista de Biología Tropical*, v. 54, n. 3, p. 935-942.
- KERSTEN, R. A & SILVA, S. M. 2002. Florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta ombrófila mista aluvial do rio Barigüi, Paraná, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, v. 25, n. 3, p. 259-267.
- KERSTEN, R. A. & SILVA, S.M. 2001. Composição florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta da planície litorânea na Ilha do Mel, Paraná, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, v. 24, n. 2, p. 213-226.
- KERSTEN, R. A. & WAECHTER, H. L. 2011a. Métodos quantitativos no estudo de comunidades epifíticas. pp. 231-254. . In: FELFILI, J. M.; EISENLOHR, P. V.; MELO, M. M. R. F.; ANDRADE, L. A.; MEIRA NETO, J. A. A. (Ed.). Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos. Viçosa: Editora UFV.
- KERSTEN, R. A. & WAECHTER, H. L. 2011b. Florística e estrutura de epífitos vasculares na transição entre as florestas ombrófilas densa e mista da vertente da Serra do Mar paranaense, Brasil. pp. 479-503. In: FELFILI, J. M.; EISENLOHR, P. V.; MELO, M. M. R. F.; ANDRADE, L. A.; MEIRA NETO, J. A. A. (Ed.). Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos. Viçosa: Editora UFV.
- KERSTEN, R. A. 2006. Epifitismo vascular na bacia do alto Iguaçu. *Tese de Doutorado*. Universidade Federal do Paraná, Brasil, p. 218.
- KERSTEN, R. A. 2010. Epífitas vasculares – histórico, participação taxonômica e aspectos relevantes, com ênfase na Mata Atlântica. *Hoehnea*, v. 37, n.1, p. 9-38.
- KERSTEN, R. A.; BORGIO, M.; SILVA, S. M. 2009a. Diversity and distribution of vascular epiphytes in an insular Brazilian coastal forest. *International Journal of Tropical Biology*, v. 57, v.3, p. 749-759.
- KERSTEN, R. A.; BORGIO, M.; SILVA, S. M. 2009b. Diversity and distribution of vascular epiphytes in an insular Brazilian coastal forest. *International Journal of Tropical Biology*, v. 57, n 3, p. 749-759.
- KINDT, R., & COE, R. 2005. *Tree diversity analysis: A manual and software for*

- common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Mexico, Fondo de Cultura Económica. 438p.
- KRAUSE, A. E.; FRANK, K. A., MASON, D. M., ULANOWICZ, R. E.; TAYLOR, W. W. 2003. Compartments revealed in food-web structure. **Nature**, v. 426, p. 282–285.
- KRÖMER, T.; KESSLER, M.; GRADSTEIN, R. S. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. **Plant Ecology**, v.189, n. 2, p. 261-278.
- KRÖMER, T.; KESSLER, M.; GRADSTEIN, S.R.; ACEBEY, A. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. **Journal of Biogeography**, v. 32, n. 10, p. 1799-1809.
- LAMAN, T. G. 1995 *Ficus stupenda* germination and seedling establishment in a Bornean rain forest canopy. **Ecology**, v. 76, p. 2617–2626.
- LAUBE, S. & ZOTZ, G. 2006. Neither host-specific nor random: vascular epiphytes on three tree species in a Panamanian lowland forest. **Annals of Botany**, v. 97, n. 6, p: 1103-1114.
- LAUBE, S. & ZOTZ, G. 2007. A metapopulation approach to the analysis of long-term changes in the epiphyte vegetation on the host tree *Annona glabra*. **Journal of Vegetation Science**, v. 18, n. 5, p. 613–624.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 2012. *Numerical ecology. Developments in Environmental Modelling*. 3. ed. Amsterdam, Netherlands: Elsevier Science B.V., 2012. 990p.
- LEGENDRE, P. et al. 2013. PCNM: MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses. Disponível em: <https://r-forge.r-project.org/projects/sedar/>.
- LEGENDRE, P.; MI, X.; REN, H.; MA K, YU. M.; SUN, I. F.; HE, F. 2009. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of china. **Ecology**, v. 90, n. 3, p. 663–67
- LEIBOLD, M. A. HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPEES, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, R., TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613.
- LEWINSOHN, T. M. & PRADO, P. I. 2006 Structure in plant-animal interaction assemblages. **Oikos**, v. 113, n. 1, p. 174–184.
- LÓPEZ-VILLALOBOS, A.; FLORES-PALACIOS, A.; ORTIZ-PULIDO, R. 2008. The relationship between bark peeling rate and the distribution and mortality of two epiphyte species. **Plant Ecology**, v. 198, p. 265–274.
- LORENZI, H. 2002. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa:Plantarum, v.2, 368p.
- LÜTTGE, U. 1989: *Vascular Plants as Epiphytes. Evolution and Ecophysiology*. Springer Verlag, Berlin.

- MADISON, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, v. 2, n. 1, p. 1-13.
- MAGNUSSON, W. E.; LIMA, A. P.; LUIZÃO, R.; LUIZÃO, F.; COSTA, R. R. C.; CASTILHO, C. V.; KINUPP, V. F. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, v. 5, n. 2, bn01005022005
- MARCILIO-SILVA, V.; CAVALIN, P. O.; VARASSIN, I. G.; OLIVEIRA, R. A. C.; DE SOUZA, J. M. T.; MUSCHNER, V. C.; MARQUES, M.C.M. 2015. Nurse abundance determines plant facilitation networks of subtropical forest-grassland ecotone. *Austral Ecology*, v. 40, n. 8, 898e908
- MARÍ, M. L. G.; TOLEDO, J. J.; NASCIMENTO, H. E. M.; ZARTMAN, C. E. 2016. Regional and fine scale variation of holoepiphyte community structure in Central Amazonian white-sand forests. *Biotropica*, v. 48, n.1, p. 70-80.
- MARTINELLI, G. 2007. Mountain biodiversity in Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, v. 30, n. 4, p. 587-597.
- MARTINI, A. M. Z.; FIASCHI, P.; AMORIM, A. M. A.; PAIXÃO, J. L. D. 2007. A hot-point within a hot spot: a high diversity site in Brazil's Atlantic Forest. *Biodiversity Conservation*, v. 16, n. 11, p. 3111–3128.
- MATTHEWS, T. J. & WHITTAKER, R. J. 2014. Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. *Ecology and Evolution*, v. 4, n. 11, p. 2263–2277.
- MCGARIGAL, K. & CUSHMAN, S. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological applications*, v. 12, n. 2, p. 335–345.
- MCINTIRE, E. J. B. & FAJARDO, A. 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology*, v. 90, n. 1, p. 46–56.
- MCINTIRE, E. J. B. & FAJARDO, A. 2014. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist*, v. 201, n 2, p. 403–416.
- MEHLTRETER, K., FLORES-PALACIOS, A.; GARCÍA-FRANCO, J. G. 2005. Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, v. 21, n. 6, p. 651–660.
- MELLO, M. A. R.; MARQUITTI, F. M. D.; GUIMARÃES JR., P. R.; KALKO, E. K. V.; JORDANO, P.; AGUIAR, M.A. M. 2011a. The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat – and bird – fruit networks. *Oecologia*, v. 167, p. 131 – 140.
- MELLO, M. A. R.; MARQUITTI F. M. D.; GUIMARÃES, P. R. JR.; KALKO, E. K. V.; JORDANO, P.; AGUIAR, M. A. M. 2011b. The Missing Part of Seed Dispersal Networks: Structure and Robustness of Bat-Fruit Interactions. *PLoS ONE*, v. 6, n. 2, e17395.
- MELLO, M. A. R.; RODRIGUES, F. A.; COSTA, L. F.; KISSLING, W. D.; ŞEKERCIOĞLU, Ç. H.; MARQUITTI, F. M. D.; KALKO, E. K. V. 2015. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, v. 124, n. 8, p. 1031–1039.

- MEMMOTT, J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters*, v. 2, p. 276 – 280.
- MEMMOTT, J.; WASER, N. M.; PRICE, M. V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceeding of the Royal Society Biological Sciences*, v. 271, n. 1557, p. 2605–2611.
- MENDIETA-LEIVA, G. & ZOTZ, G., 2015. A conceptual framework for the analysis of vascular epiphyte assemblages. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 17, n. 6, p. 510-521.
- MENINI NETO, L.; VAN DEN BERG, C.; FORZZA, R. C. 2013. Taxonomic revision of *Pseudolaelia* Porto & Brade (Laeliinae, Orchidaceae). *Acta Botânica Brasilica*, v. 27, n. 2, p. 418-435.
- METZGER, J. P., BERNACCI, L. C., GOLDENBERG, R. 1997. Pattern of tree species diversity in riparian forest fragments of different widths (SE Brazil). *Plant Ecology*, v. 133, n. 2, p. 135–152.
- MONTANÃ C.; DIRZO, R.; FLORES, A. 1997 Structural parasitism of an epiphytic Bromeliad upon *Cercidium praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. *Biotropica*, v. 29, p. 517–521.
- MOORE, R. P.; ROBINSON, W. D.; LOVETTE, I. J.; ROBINSON, T. R. 2008. Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds. *Ecology Letters*, v. 11, n. 9, p. 960–968.
- NADKARNI, N. M. 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a Neotropical Montane forest, Costa Rica. *Biotropica*, v. 24, n. 1, p. 24-30.
- NADKARNI, N. M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica*, v. 16, n. 4, p. 249-256.
- NADKARNI, N. M. 1986. An ecological overview and checklist of vascular epiphytes in the Monteverde cloud forest reserve, Costa Rica. *Brenesia*, v. 24, n. 1, p. 55-632.
- NADKARNI, N. M.; MATELSON, T. J.; HABER, W. A. 1995. Structural characteristics and floristic composition of a Neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Journal Tropical Ecology*, v. 11, n. 4, p. 481-495.
- NADKARNI, N. M. & MATELSON, T. J. 1989. Bird use of epiphyte resource in neotropical trees. *The Condor*, v. 91, n. 4, p. 891-907.
- NIEDER, J. S.; ENGWALD, M. K.; BARTHLOTT, W. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian rain forest (Surumoni crane plot) of Southern Venezuela. *Biotropica*, v. 32, n. 3, p. 385-396.
- NIEDER, J.; ENGWALD, S.; BARTHLOTT, W. 1999. Patterns of Neotropical epiphyte diversity. *Selbyana*, v. 20, n. 1, p. 66–7
- NIEDER, J.; PROSPERÍ, J.; MICHALOUD, G. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology*, v. 153, n. 1/2, p. 51-63.
- NORMANN, F.; WEIGELT, P.; GEHRIG-DOWNIE, C.; GRADSTEIN, S. R.; SIPMAN, H. J.; OBREGON, A.; BENDIX, J. 2010. Diversity and vertical distribution of

- epiphytic macrolichens in lowland rain forest and lowland cloud forest of French Guiana. *Ecological Indicators* v. 10, p. 1111-1118.
- OCHSNER, F. 1928. Studien über die Epiphyten vegetation der Schweiz. *Jahrbuchder St.Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft*, v. 63, n. 2, p. 1-108.
- ØKLAND, R. H. 2003. Partitioning the variation in a plot-by-species data matrix that is related to n sets of explanatory variables. *Journal of Vegetation. Science*, v. 14, n.5, p. 693–700.
- OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; MICHAEL FRIENDLY, KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R.G.; SIMPSON, G.L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; SZOECES, E.; WAGNER, H. 2016. **vegan: Community Ecology Package**, Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=vegan>>
- OLESEN, J. M. & JORDANO, P. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, v. 83, n. 9, p. 2416–2424.
- OLESEN, J. M.; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y. L.; JORDANO, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 104, n. 50, p. 19891–19896.
- PARK, A. & CAMERON, J. L. 2008. The influence of canopy traits on through all and stemflow in five tropical trees growing in a Panamanian plantation. *Forest Ecology and Management*, v. 255, n. 5-6, p.1915–1925.
- PASSMORE, H. A.; BRUNA, E. M.; HEREDIA, S. M.; VASCONCELOS, H. L. 2012 Resilient Networks of Ant-Plant Mutualists in Amazonian Forest Fragments. *PLoS ONE*, v. 7, n. 8, e40803.
- PATEFIELD, W. M. 1981. An efficient method of generating random RxC tables with given row and column totals. *Applied Statistics*, v. 30, p. 91–97.
- PERES-NETO, P. R.; LEGENDRE, P.; DRAY, S.; BORCARD, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, v. 87, n. 10, p. 2614-2625.
- PERRY, D. R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica*, v. 10, n. 2, p. 155-157.
- PETTER, G.; WAGNER, K.; WANEK, W.; SÁNCHEZ-DELGADO, E. J.; ZOTZ, G.; CABRAL, J. S.; KREFT, H. 2016. Functional leaf traits of vascular epiphytes: vertical trends within the forest, intraand interspecific trait variability, and taxonomic signals. *Functional Ecology*, v. 30, p. 188-198.
- PHILLIPS, O. L.; MARTÍNEZ, R. V.; VARGAS, P. N.; MONTEAGUDO, A. L. ZANS, M. E. C.; SÁNCHEZ, W. G.; CRUZ, A. P.; TIMANÁ, M.; YLI-HALLA, ROSE, S. 2003. Efficient plot-based floristic assessment of tropical forests. *Journal Tropical Ecology*, v. 19, n. 6, p. 629-645.
- PIAZZON, M.; LARRINAGA, A. R.; SANTAMARÍA, L. 2011 Are nested networks more robust to disturbance? A test using epiphyte-tree, comensalistic networks. *PLoS ONE*, v. 6, n. 55, e19637. doi:10.1371/journal.pone.0019637

- PINHEIRO, R. B. P.; FERREIRA, G. F. M.; CHAVES, A. V.; LACORTE, G. A.; SANTOS, F. R.; BRAGA, E. M.; MELLO, M. A. R. 2016. Trade-offs and resource breadth processes as drivers of performance and specificity in a host-parasite system: a new integrative hypothesis. ***International Journal for Parasitology***, v. 46, n. 2, p. 115-121.
- PIRES, M. M. & GUIMARÃES Jr, P. R. 2012. Interaction intimacy organizes networks of antagonistic interactions in different ways. ***Journal of the Royal Society Interface***, v. 10, n. 78, doi: 10.1098/rsif.2012.0649
- POCOCK, M. J. O.; EVANS, D. M.; MEMMOTT, J. 2012. The robustness and restorations of a network of ecological networks. ***Science***, v. 335, n. 6071, p. 973–977.
- POREMBSKI S.; MARTINELLI G.; OHLEMÜLLER, R. & BARTHLOTT, W. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. ***Diversity and Distributions***, v. 4, n. 3, p.107-119.
- POREMBSKI, S. & BARTHLOTT, W. 2000. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. ***Plant Ecology***, v. 151, n. 1, p. 19-28.
- POREMBSKI, S. 2007. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. ***Revista Brasileira de Botânica***, v. 20, n. 4, p. 579-586.
- QUARESMA, A. C.; JARDIM, M. A. G. 2014. Floristic composition and spatial distribution of vascular epiphytes in the restingas of Maracanã, Brazil. ***Acta Botânica Brasileira***, v. 28, n. 1, p. 68–75.
- R CORE TEAM. 2016. R: *A Language and Environment for Statistical Computing* Vienna, Austria. Disponível em: <<https://www.r-project.org/>>
- RÉNYI, A. 1961. On measures of entropy and information. In Neyman, J. (ed.), *Proceedings of the 4th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*, pp. 547–561. Proceedings of the 4th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability. University of California Press, Berkeley, CA.
- RIZZINI, C. T. 1997. Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos. 2 Ed. Rio de Janeiro. Âmbito Cultural Edições.
- ROLSTAD, J.; GJERDE, I.; GUNDERSON, V. S.; SAETERSDAL, M. 2002. Use of indicator species to assess forest continuity. ***Conservation Biology***, v. 16, n. 1, p. 253-257.
- ROYAL BOTANIC GARDENS, KEW (2002). electronic Plant Information Centre. Published on the Internet. Disponível em:<<http://epic.kew.org/epic/>>. Acesso em 17 Jan 2017.
- RUIZ-CORDOVA, J. P; TOLEDO-HERNÁNDEZ, V. H.; FLORES-PALACIOS A. 2014. The effect of substrate abundance in the vertical stratification of bromeliad epiphytes in a tropical dry forest (Mexico). ***Flora***, v. 209, n. 8, p. 375–384
- RYLANDS, A. B 1989. Sympatric Brazilian callitrichids: the black tufted-ear marmoset, *Callithrix kuhli*, and the golden-headed lion tamarin, *Leontopithecus chrysomelas*. ***Journal of Human Evolution***, v. 18, n. 7, p. 679-695.

- SAFFORD, H. D.; MARTINELLI, G. 2000. Southeast Brazil. *In*: POREMBSKI, S., BARTHLOTT, W. (eds) Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. Berlin: Springer-Verlag. pp. 339-390.
- SANFORD, W. W. 1968. Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in southern Nigeria. *Journal of Ecology*, v. 56, n. 3, p. 697-705.
- SANGER, J. C. & KIRKPATRICK, J. B. 2015. Moss and vascular epiphyte distributions over host tree and elevation gradients in Australian subtropical rainforest. *Australian Journal of Botany*, v. 63, n. 8, p. 696–704.
- SANGER, J. C. & KIRKPATRICK, J. B. 2016. Fine partitioning of epiphyte habitat within Johansson zones in tropical Australian rain forest trees. *Biotropica*, doi: 10.1111/btp.12351.
- SÁYAGO, R.; LOPEZARAIZA-MIKEL, M.; QUESADA, M.; ÁLVAREZ-ANORVE, M. Y.; CASCANTE-MARÍN, A.; BASTIDA, J. M. 2013. Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte-photosynthetic network. *Proceedings of the Royal Society Biological Science*, v. 280, 20122821. doi: 10.1098/rspb.2012.2821.
- SCARANO, F. R. 2007. Rock outcrop vegetation in Brazil. a brief overview. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 30, n. 4, p. 561-568.
- SCHUETTPELZ, E. & TRAPNELL, D. W. 2006. Exceptional epiphyte diversity on a single tree in Costa Rica. *Selbyana*, v. 27, n. 1, p. 65-71.
- SCHÜTZ-GATTI, A. L. 2000. *O componente epifítico vascular na Reserva Salto Morato, Guaraqueçaba, PR. Curitiba. Dissertação de Mestrado.* Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- SFAIR, J. C.; ROCHELLE, A. L. C.; REZENDE, A. A.; VAN MELIS, J.; WEISERD, V. L.; MARTINS, F. R. 2011. Nested liana-tree network in three distinct neotropical vegetation formations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, v. 12, p. 277-281.
- SILLETT, S. C., MCCUNE, B.; PECK, J. E.; RAMBO, T. R.; RUCHTY, A.. 2000. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old growth forests. *Ecological Applications*, v. 10, n. 3, p. 789–799.
- SILVA, A. M.; MARUYAMA, P. K.; PANIAGO, L. P. M; MELO, C. 2016. Modularity in ecological networks between frugivorous birds and congeneric plant species. *Journal of Tropical Ecology*, v. 32, n. 6, p. 526-535.
- SILVA, I. A.; FERREIRA, A. W. C.; LIMA, M. I. S.; SOARES, J. J. 2010. Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. *Journal Tropical Ecology*, v. 26, n. 2, p. 127-137.
- SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 19, n. 11, p. 605–611.
- SMITH, L. B. & DOWNS, R. J. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph*, v.14, p. 663-1492.

- SMITH, L. B. 1962. Origins of the flora of Southern Brazil. ***Contributions from the United States National Herbarium***, v. 35, n. 3, p. 215- 249.
- SÖDERSTRÖM, L. 1981. Distribution of bryophytes in spruce forests on hill slopes in central Sweden. ***Wahlenbergia***, v. 7, p. 141–153.
- SOLÉ, R. V. & MONTOYA, J. M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. ***Proceedings of the Royal Society Biological Science***, v. 268, p. 2039–2045.
- SORIA, N. F.; TORRES, C.; GALETTO, L. 2014. Experimental evidence of an increased leaf production in *Prosopis* after removal of epiphytes (*Tillandsia*). ***Flora***, v. 209, p. 580–586.
- SOUTHWOOD T. R. E. & KENNEDY C. E. J. 1983. Trees as islands. ***Oikos***, v. 41, n. 3, p. 359-371.
- STATON, D. E.; CHÁVEZ, J. H.; VILLEGAS, L.; VILLASANTE, F.; ARMESTO, J.; HEIDIN, L. O.; HORN, H. 2014. Epiphytes improve host plant water use by microenvironmental modification. ***Functional Ecology***, v. 28, p. 1274–1283.
- STEWART, G. A. & BEVERIDGE, A. E. 2010. A review of New Zealand kauri (*Agathis australis* (D. Don) Lindl.): its ecology, history, growth and potential for management for timber. ***New Zealand Journal of Forestry Science***, v. 40, p. 33–59.
- SUTHERLAND, W. J.; FRECKLETON, R. P.; GODFRAY, H. C. J.; BEISSINGER, S. R.; BENTON, T.; CAMERON, D. D.; CARMEL, Y.; COOMES, D. A.; COULSON, T.; EMMERSON, M. C.; HAILS, R. S.; HAYS, G. C.; HODGSON, D. J.; HUTCHINGS, M. J.; JOHNSON, D.; JONES, J. P. G.; KEELING, M. J.; KOKKO, H.; KUNIN, W. E.; LAMBIN, X.; LEWIS, O. T.; MALHI, Y.; MIESZKOWSKA, N.; MILNER-GULLAND, E. J.; NORRIS, K.; PHILLIMORE, A. B.; PURVES, D. W.; REID, J. M.; REUMAN, D. C.; THOMPSON, K.; TRAVIS, J. M. J.; TURNBULL, L. A.; WARDLE, D. A.; WIEGAND, T. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. ***Journal of Ecology***, v. 101, n. 1, p. 58–67.
- TAYLOR, A. & BURNS, K. 2015. Epiphyte community development throughout tree ontogeny: an island ontogeny framework. ***Journal of Vegetation Science***, v. 46, n. 5, p. 902-910
- TAYLOR, A. & BURNS, K. 2016. Radial distributions of air plants: a comparison between epiphytes and mistletoes. ***Ecology***, v. 97, n. 4, p. 819–825.
- TAYLOR, A.; SALDAÑA, A.; ZOTZ, G.; BURNS, K. 2016. Composition patterns and network structure of epiphyte–host interactions in Chilean and New Zealand temperate forests. ***New Zealand Journal of Botany***. v. 54, n. 2, p. 204-222.
- TER STEEGE, H. & CORNELISSEN, J. H. C. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. ***Biotropica***, v. 21, n. 4, p. 331-339.
- THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. ***Botanical Journal of the Linnean Society***, v. 181, n. 2, p. 1-20.

- THE PTERIDOPHYTE PHYLOGENY GROUP. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. PPG I. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 54, n. 6, p. 563-603.
- THÉBAULT, E. & FONTAINE, C. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. **Science**, v. 329, n. 5993, p 853-856.
- THOMPSON, R. & TOWNSEND, C. 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. **Journal of Animal Ecology**, v. 75, n. 2, p. 476–484.
- TILMAN, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 360p.
- TRAVESET, A.; OLESEN, J. M.; NOGALES, M.; VARGAS, P.; JARAMILLO, P.; ANTOLÍN, E.; TRIGO, M. M; HELENO, R. 2015. Bird-flower networks in the Galápagos unveil a widespread interaction release. **Nature Communications**, v. 6, 6376.
- TREMBLAY, R. L.; ZIMMERMAN, J. K.; LEBRON, L.; BAYMAN, P.; SASTRE, I.; AXELROD, F.; ALERS-GARCÍA, J. 1998. Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. **Biological Conservation**, v. 85, p. 297–304.
- TROPICOS.ORG. 2017. Missouri Botanical Garden. Disponível em: <<http://www.tropicos.org>>. Acesso em 15 Jan 2017.
- TURNBULL, L. A.; CRAWLEY, M. J.; REES, M (2000) Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. **Oikos**, v. 88, n. 2, p. 225-238.
- TYLIANAKIS, J. M., TSCHARNTKE, T., LEWIS, O. T. 2007 Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. **Nature**, v. 445, p. 202-205.
- VALENCIA-DÍAZ, S.; FLORES-PALACIOS, A.; RODRÍGUEZ-LOPEZ, V.; VENTURAZAPATA, E.; JIMENEZ-APARICIO, A. R. 2010. Effect of host-bark extracts on seed germination in *Tillandsia recurvata*, an epiphytic bromeliad. **Journal Tropical Ecology**, v. 26, n. 6, p.571–581.
- VAN OYE, P. 1924. Sur l'écologie des epiphytes à la surface des troncs d'arbres à Java. **Revue Generale Botanique**, v. 36, p. 1-30.
- VANDUNNÉ, H. J. F. 2002. Effects of the spatial distribution of trees, conspecific epiphytes and geomorphology on the distribution of epiphytic bromeliads in a secondary montane forest (Cordillera Central, Colombia). **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, n. 2, p. 193–213.
- VÁZQUEZ, D. P.; MELIAN, C. J.; WILLIAMS, N. M., BLUTHGEN, N.; KRASNOV, B. R., POULIN, R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. **Oikos**, v. 116, p. 1120–1127.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.

- VENABLES, W. N., & RIPLEY, B. D. 2002. *Modern Applied Statistics with S-PLUS*. Springer-Verlag, New York.
- VERDÚ, M. & VALIENT-BANUET, A. 2008. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *The American Naturalist*, v. 172, n. 6, p. 751-760.
- VERGARA-TORRES, C. A.; PACHECO-ALVAREZ, M. C.; FLORES-PALACIOS, A. 2010. Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, v. 26, n. 6, 563–570.
- VERSIEUX, L. M. & WANDERLEY, M.G.L. 2015. *Bromélias-gigantes do Brasil*. Capim Macio & Offset Gráfica e Editora Ltda. Natal. 200p.
- VIANA, B. F. & KLEINERT, A. M. P. 2006. Structure of bee-flower system in the coastal sand dune of Abaeté, northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 50, n. 1, p. 53-63.
- WAECHTER, J. L. 1980. *Estudo fitossociológico das orquídeas epifíticas da mata paludosa do Faxinal, Torres, Rio Grande do Sul*. Porto Alegre. **Dissertação de mestrado**, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre
- WAECHTER, J. L. 1992. *O epifitismo vascular na Planície Costeira do Rio Grande do Sul. Tese de Doutorado*. Universidade de São Carlos, São Carlos.
- WAECHTER, J. L. 1998. Epifitismo vascular em uma floresta de restinga do Brasil Subtropical. *Revista Ciência e Natura*, v. 20, p. 43-66.
- WAGNER, H. H. 2003. Spatial covariance in plant communities: Integrating ordination, geostatistics, and variance testing. *Ecology*, v. 84, n. 4, p. 1045–1057.
- WAGNER, K.; BOGUSCH, W.; ZOTZ, G. 2013. The role of regeneration niche for the vertical stratification of vascular epiphytes. *Journal of Tropical Ecology*, v. 29, n. 4, p. 277–290
- WAGNER, K.; MENDIETA-LEIVA, G.; ZOTZ, G. 2015. Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. **AoB PLANTS 7**, plu092.
- WANG, Q.; GUAN, W.; WONG, M. H. G.; RANJITKAR S.; SUN, W.; PAN, Y. A.; EL-KASSABY, Y.; SHEN, L. 2017. Tree size predicts vascular epiphytic richness of traditional cultivated tea plantations in Southwestern China. *Global Ecology and Conservation*, v. 10, p. 147–153.
- WANG, X.; LONG, W.; SCHAMP, B. S.; YANG, X.; KANG, Y.; XIE, Z.; XIONG, M. 2016. Vascular epiphyte diversity differs with host crown zone and diameter, but not orientation in a tropical cloud forest. **PLoS ONE**, v. 11, n. 7, e0158548. doi:10.1371/journal.pone.0158548.
- WATT, M. S.; MOORE, J. R.; MCKINLAY, B. 2005. The influence of wind on branch characteristics of *Pinus radiata*. *Trees*, v. 19, n. 1, p. 58–65.
- WENT, F. W. 1940. Soziologie der Epiphyten eines tropischen Regenwaldes. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, v. 50, p. 1-98.

- WERNECK, M. S. & ESPÍRITO-SANTO, M. M. 2002. Species diversity and abundance of vascular epiphytes on *Vellozia piresiana* in Brasil. ***Biotropica***, v. 34, n. 1, p. 51-57.
- WERNER, F. A. & GRADSTEIN, S. R. 2009. Diversity of dry forest epiphytes along a gradient of human disturbance in the tropical Andes. ***Journal Vegetation Science***, v. 20, n. 1, p. 59–68.
- WERNER, F. A. 2011. Reduced growth and survival of vascular epiphytes on isolated remnant trees in a recent tropical montane forest clear-cut. ***Basic and Applied Ecology***, v. 12, p. 172–181.
- WESTER, S. & ZOTZ G. 2010. Growth and survival of *Tillandsia flexuosa* on electrical cables in Panama. ***Journal of Tropical Ecology***, v. 26, n. 1, p. 123–126.
- WOLF, J. H. D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. ***Vegetatio***, v. 112, p. 15–28.
- WOODS, C. L. 2017. Primary ecological succession in vascular epiphytes: The species accumulation model. ***Biotropica***. Doi: 10.1111/btp.12443
- WOODS, C. L.; CARDELÚS, C. L.; DEWALT, S. J. 2015. Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. ***Journal of Ecology***, v. 103, n. 2, p. 421–430.
- WYSE, S. V. & BURNS, B. R. 2011. Do host bark traits influence trunk epiphyte communities? ***New Zealand Journal of Ecology***, v. 35, n. 3, p. 296-301.
- XU, H. Q. & LIU, W. Y. 2005. Species diversity and distribution of epiphytes in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain, Yunnan. ***Biodiversity Science***, v. 13, n. 2, p. 137–147.
- YARRANTON, G. A. & MORRISON, R. G. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. ***Journal of Ecology***, v. 62, n. 2, p. 417-428.
- YEATON, R. I. & GLADSTONE, D. E. 1982. The patterns of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* H.B.K.) in Guanacaste province, Costa Rica. ***Biotropica***, v. 14, p. 137-140
- ZAR, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Pearson Education Inc., Upper Saddle River, USA: 5 edition. 944 p.
- ZHAO, M.; GEEKIYANAGE, N.; XU, J.; KHIN, M. M.; NURDIANA, D. R.; PAUDEL, E.; HARRISON, R. D. 2015. Structure of the epiphyte community in a tropical montane forest in SW China. ***PLoS ONE***, v. 10, n. 4, e0122210. doi:10.1371/journal.pone.0122210.
- ZIMMERMAN, J. K. & OLMSTED, I. C. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. ***Biotropica***, v. 24, n. 3, p. 402-407.
- ZOTZ, G. & HIETZ, P. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. ***Journal of Experiment Botany***, v. 52, n. 364, p. 2067-2078.
- ZOTZ, G. & SCHULTZ, S. 2008. The vascular epiphytes of a lowland forest in Panama—species composition and spatial structure. ***Plant Ecology***, v.195, p. 131-141.

- ZOTZ, G. & VOLLRATH B. 2003. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza*—correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. ***Journal of Tropical Ecology***, v. 19, p. 81–90.
- ZOTZ, G. 2007. Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. ***Journal of Vegetation Science***, v. 18, p. 123-130.
- ZOTZ, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes—a critical update. ***Botanical Journal of the Linnean Society***, 171, n. 3, p. 453-481.
- ZOTZ, G. 2016. *Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes*. Springer International, Germany. 282p.
- ZULETA, D., BENAVIDES, A., LÓPEZ-RIOS, V.; DUQUE, A. 2016. Local and regional determinants of vascular epiphyte mortality in the Andean mountains of Colombia. ***Journal of Ecology***, v, 104, n. 3, p. 841-849.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

---

As duas formações vegetacionais, *inselberg* montano e floresta nebulosa, desempenham um papel de grande importância na região estudada. Nessas áreas estão reunidas uma considerável riqueza e abundância epifítica, além de diversas espécies endêmicas e ameaçadas de extinção. O estado do Espírito Santo é o maior explorador de rochas ornamentais da América Latina, cujo os ecossistemas rochosos vêm sendo drasticamente impactados com perda acentuada de habitats, principalmente na região Sul do Espírito Santo. Portanto, é necessário o conhecimento de espécies arbóreas potenciais a serem facilitadoras em *inselbergs*, ou seja, aquelas capazes de propiciar condições para a colonização de outras formas de vida antes não esperada para esses ambientes. Esse conhecimento gera fonte de informação básica para restauração desses ambientes singulares, pois alterações na cobertura florestal podem resultar na remoção completa das comunidades de epífitas. Entretanto, informações sobre a diversidade de forófitos potenciais em *inselbergs* é escassa, em especial para as regiões montanhosas do Sul do estado do Espírito Santo (entre os municípios de Cachoeiro do Itapemirim, Alegre e Mimoso do Sul), onde têm sido listadas como prioritárias para estudos florísticos, devido à lacuna parcial ou total de informações biológicas.

## APÊNDICE

**Apêndice A.** Lista das 32 espécies de epífitas vasculares e o tipo de vegetação encontradas que foram compartilhadas entre o *inselberg* montano e a floresta nebulosa, no município de Mimoso do Sul, sul do estado do Espírito Santo. Índice de Similaridade de Jaccard (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974) entre os ambientes foi de 0,28 ou 28%. Espécies não identificadas a nível de espécie (sp.) foram excluídas. Tipo de vegetação: AA: área antrópica; CA: campo de altitude; CAA: caatinga (lato sensu); CR: campo rupestre; CE: cerrado (lato sensu); FC: floresta ciliar; FEP: floresta estacional perenifólia; FED: floresta Estacional decidual; FES: floresta estacional semidecidual; FI: floresta de igapó; FO: floresta ombrófila; FOM: floresta ombrófila mista; FTF: floresta de terra firme, FV: floresta de várzea; MA: manguezal; RE: restinga; VSI: vegetação sobre *inselberg*.

Espécies de epífitas vasculares	Tipo de vegetação
<i>Acianthera auriculata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	FO
<i>Acianthera luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	FES e FO
<i>Acianthera saurocephala</i> (Lodd.) Pridgeon & M.W.Chase	FC, FES, FO, FOM
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	CE, FO, FES, VSI
<i>Aechmea ramosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	FES e FO
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	FES e FO
<i>Asplenium auritum</i> Sw.	FC, FI, FES, FEP, FO, FOM, FTF, FV
<i>Billbergia horrida</i> Regel	FO
<i>Campylocentrum ornithorrhynchum</i> Rolfe	FO
<i>Campyloneurum acrocarpon</i> Fée	FO
<i>Campyloneurum centrobrasillianum</i> Lellinger	CE, FES, FO
<i>Edmundoa lindenii</i> (Regel) Leme	FES e FO
<i>Epidendrum campaccii</i> Hágsater & L.Sánchez	FC, FES, FO, RE
<i>Eurystyles actinosophila</i> (Barb.Rodr.) Schltr.	FC, FES, FO
<i>Gomesa recurva</i> R.Br.	FC, FES, FO
<i>Hatiora salicornioides</i> (Haw.) Britton & Rose	CA, CR, FC, FEP, FES, FO, FOM
<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R.Br.	FC, FES, FO
<i>Lepismium cruciforme</i> (Vell.) Miq.	FC, FES, FO, FOM, RE, VSI

<b>Espécies de epífitas vasculares</b>	<b>Tipo de vegetação</b>
<i>Markea atlantica</i> Stehmann & Giacomini	FO
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	FC, FES, FO, FOM
<i>Microgramma tecta</i> (Kaulf.) Alston	FC, FES, FO, FOM, FTF
<i>Neoregelia dayvidiana</i> Leme & A.P.Fontana	FO
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	CE, FEP, FO, FOM, FTF
<i>Peperomia rotundifolia</i> (L.) Kunth	FI, FO, FV
<i>Peperomia tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.	CA, CR, FES, FO, FOM
<i>Philodendron cordatum</i> Kunth ex Schott	FO, RE, VSI
<i>Philodendron edmundoi</i> G.M.Barroso	CA, FO, VSI
<i>Quesnelia kautskyi</i> C.M.Vieira	FO
<i>Rhipsalis teres</i> (Vell.) Steud.	FC, FES, FO, FOM, RE
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	CR, FES, FO, FOM, MA, RE, VSI
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	AA, CR, CE, FC, FED, FES, FO, FOM, MA, RE, VSI
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	AA, CA, CAA, CE, FC, FED, FEP, FES, FO, FOM, MA, RE, VSI