

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS

CAMILA NARDY DELGADO

**VARIAÇÃO DA ALFA E BETA DIVERSIDADE NA ESTRATIFICAÇÃO
VERTICAL E REDE DE INTERAÇÃO HORIZONTAL EPÍFITA-FORÓFITO**

ALFENAS/MG

2023

CAMILA NARDY DELGADO

**VARIAÇÃO DA ALFA E BETA DIVERSIDADE NA ESTRATIFICAÇÃO
VERTICAL E REDE DE INTERAÇÃO HORIZONTAL EPÍFITA-FORÓFITO**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Flavio Nunes Ramos
Coorientador: Prof. Dr. Luiz Menini Neto

ALFENAS/MG

2023

Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal de Alfenas
Biblioteca Central

Delgado, Camila Nardy.

VARIAÇÃO DA ALFA E BETA DIVERSIDADE NA ESTRATIFICAÇÃO
VERTICAL E REDE DE INTERAÇÃO HORIZONTAL EPIFÍTA-FORÓFITO /
Camila Nardy Delgado. - Alfenas, MG, 2023.

176 f. : il. -

Orientador(a): Flavio Nunes Ramos.

Tese (Doutorado em Ciências Ambientais) - Universidade Federal de
Alfenas, Alfenas, MG, 2023.

Bibliografia.

1. Aninhamento. 2. Comensalismo. 3. Floresta Atlântica. 4. Nanofloresta
nebulosa. 5. Substituição de espécies. I. Ramos, Flavio Nunes, orient. II.
Título.

Ficha gerada automaticamente com dados fornecidos pelo autor.

CAMILA NARDY DELGADO

"Variação da alfa e beta diversidade na estratificação vertical e rede de interação horizontal epifita-forófito"

A Banca examinadora abaixo-assinada aprova a Tese apresentada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Ciências Ambientais.

Aprovada em: 06 de setembro de 2023.

Prof. Dr. Flavio Nunes Ramos

Instituição: Universidade Federal de Alfenas (UNIFAL-MG)

Prof. Dr. André Felipe Nunes-Freitas

Instituição: Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ)

Dr. Gabriel Mendes Marcusso

Instituição: Jardim Botânico do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Jorge Luiz Waechter

Instituição: Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)

Dr. Leandro Freitas

Instituição: Jardim Botânico do Rio de Janeiro



Documento assinado eletronicamente por **Flávio Nunes Ramos, Professor do Magistério Superior**, em 06/09/2023, às 17:20, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.unifal-mg.edu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1076436** e o código CRC **0C3583E3**.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que estiveram envolvidos de uma forma direta e indireta na minha formação. Primeiramente, ao Luiz e Samyra por terem concedido os dados utilizados nesta tese. Além de todas as ideias e possibilidades para o melhor desenvolvimento deste trabalho. Sou imensamente grata pela oportunidade.

Em especial aos meus dois orientadores que foram imprescindíveis para minha formação. Ao Flavio por ter aceitado me orientar sem me conhecer e me proporcionar estímulos e oportunidade ao longo desses 4 anos, que me permitiu crescer profissionalmente. Ao Luiz por tantos anos de caminhada e mentoria, pela praticidade quando necessária, pelas correções, sugestões, mapas e figuras divinos que estão apresentados nesta tese.

Aos meus pais, Marcia e Pedro sempre presentes e me apoiando em cada aventura, auxiliando para que pudesse viver e experimentar cada momento. Às minhas irmãs Bianca e Rafaela, e sobrinhos Emanuele e Gael pelo apoio durante este processo.

Ao João Paulo, pelo companheirismo, incentivo nesse processo. Por toda ajuda com as dúvidas e questões que surgiam pelo caminho, e pelo auxílio na tradução para o inglês dos capítulos.

Ao laboratório EcoVeg, pelas trocas de conhecimento. Em especial ao João Pedro que mesmo a distância foi um ótimo colega de doutorado. Pelo menos uma vez no semestre lembrávamos dos relatórios.

Às amigas por me acompanharem por tantos momentos e fazer parte desta história.

À Amanda Taylor pelo auxílio com as análises de rede de interação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal e Ensino Superior pela bolsa de doutorado que permitiu realizar o presente trabalho – Código de financiamento 001.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais da Universidade Federal de Alfenas.

Aos integrantes da banca pela gentileza de participarem e por cada contribuição.

RESUMO

As epífitas vasculares são um grupo de plantas especializadas em passar todo seu ciclo de vida em árvores suportes (forófitos), e contribuem significativamente com a diversidade de espécies e serviços ecossistêmicos em ambientes florestais. Este grupo possui particularidades no seu processo de colonização e crescimento nos forófitos, que permite ter um padrão de distribuição vertical (base do caule até a parte exterior da copa do forófito), e horizontal (entre espécies e espécimes de forófitos). Vários aspectos bióticos e abióticos influenciam os padrões de distribuição, entre eles a estratificação, a relação positiva idade/tamanho, onde é predito que após a morte dos forófitos há uma perda rápida de riqueza, e as interações comensalísticas. As florestas nebulares fornecem um bom modelo de estudo para este grupo, visto que é um *habitat* propício para o recrutamento e crescimento destas espécies, devido a altitude elevada e a alta umidade presente neste ambiente. O domínio Atlântico apresenta-se como um dos centros de diversidade deste grupo, pois apresenta muitas florestais nebulares. Assim, o presente estudo tem como objetivo analisar a alfa e beta diversidades (*nestness* e *turnover*) na estratificação vertical, horizontal e entre os indivíduos vivos e mortos, além da interação comensalística entre epífitas vasculares e forófitos de uma nanofloresta nebulosa com diferentes subfitofisionomias em razão da composição arbórea e distinta composição do solo de cada local. O presente trabalho foi desenvolvido no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, localizado no domínio da Floresta Atlântica, composto por um mosaico vegetacional que permite ser um dos lugares com maior riqueza epifítica deste domínio, e possui uma significativa porção de nanofloresta nebulosa. Foram estabelecidas parcelas de 20 x 10m em três subfitofisionomias (denominadas F1: tenuissólica húmida ripícola, F2: crassissólica arenosa de encosta e F3: tenuissólica arenosa de encosta), e avaliada a estratificação de Johansson ao longo dos forófitos, divididos em tronco (estratos inferiores) e copa (estratos superiores). A comunidade arbórea foi dividida em forófitos vivos x mortos para analisar a composição e riqueza epifítica, e realizada a análise de rede de interações com as métricas aninhamento, especialização, conectância, uniformidade de interação (*interaction evenness*) e robustez para compreender o padrão das espécies no local entre as subfitofisionomias e com a retirada dos indivíduos mais abundantes de forófitos. A estratificação na área foi considerada reduzida, devido à pequena diferença na composição entre os estratos, a copa apresentou maior riqueza quando comparada ao tronco, pelas características da arquitetura e a copa constituir um mosaico de *microhabitats*, e a formação F3 foi menos diversa quando comparada com as outras duas pela transição com o ambiente campestre e menor estatura dos seus indivíduos. Quando analisada a diferença na

composição e riqueza dos indivíduos mortos x vivos foi encontrado diferença entre ambos, independente da subfitofisionomia, e um padrão aninhado com a riqueza epifítica dos forófitos mortos um subgrupo dos forófitos vivos. Enquanto as redes de interação (fisionomia e subfitofisionomias) exibiram um padrão aninhado do que as expectativas ao acaso, com uma distribuição uniforme das interações, baixa especialização e robusta, mesmo com a retirada dos forófitos mais abundantes, sendo abundância de espécies e o tamanho dos forófitos justificando o padrão aninhado. Assim, este estudo demonstrou que a estratificação das espécies epífitas possui algumas peculiaridades em seus padrões, uma vez que as características bióticas e abióticas das diferentes formações da fisionomia são importantes para os processos de colonização. A alta umidade das nanoflorestas nebulares e sua altitude elevada permitem o estabelecimento das epífitas apesar da morte dos forófitos e perda do microclima. O melhor modelo explicando o aninhamento não inclui os processos neutros, mas sim os determinísticos, com o tamanho do forófito e sua abundância influenciando o estabelecimento de epífitas. Desta maneira, uma atenção especial deve ser dada às espécies com essas características, a fim de conservar essas comunidades e todos os organismos a elas associados.

PALAVRAS-CHAVE: Aninhamento, Comensalismo, Floresta Atlântica, Nanofloresta nebulosa, Substituição de espécies

ABSTRACT

Vascular epiphytes are a group of plants specialized in spending their entire life cycle on supporting trees (phorophytes) and contribute significantly to the diversity of species and ecosystem services on forest environments. This group has particularities in its process of colonization and growth in phorophytes, which allows for a vertical distribution pattern (from the base of the stem to the outer part of the phorophyte canopy), and horizontal (between species and specimens of phorophytes). Several biotic and abiotic aspects influence the distribution patterns, including stratification, and the positive age/size relationship, where it is predicted that after the death of phorophytes, there is a rapid loss of richness and commensalistic interactions. The cloud forests provide a good study model for this group, as it is a suitable habitat for the recruitment and growth of these species, due to the high altitude and high humidity present in this environment. The Atlantic Forest domain is one of the diversity centers of this group, as it has many cloud forests. Thus, the present study aims to analyze the alpha and beta diversities (nestedness and turnover) in the vertical and horizontal stratification and between living and dead tree individuals, in addition to the commensalistic interaction between vascular epiphytes and phorophytes of a dwarf cloud forest with different vegetation types due to tree composition and distinct soil composition of each site. The present work was developed in the Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, located in the Atlantic domain, composed of a vegetational mosaic that allows it to be one of the places with the greatest epiphytic richness in this domain, and has a significant portion of dwarf cloud forest. Plots of 20 x 10m were established in three vegetation types (called F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta* and F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*), and the Johansson stratification along the phorophytes was evaluated, divided into trunk (lower strata) and canopy (upper strata). The tree community was divided into live x dead phorophytes to analyze the composition and epiphytic richness and performed the analysis of the network of interactions with the metrics nesting, specialization, connectance, interaction uniformity (interaction evenness), and robustness to understand the pattern of the species in the place between the vegetation types and with the removal of the most abundant individuals of phorophytes. The stratification in the area was considered reduced, due to the small difference in the composition between the strata, the canopy presented greater richness when compared to the trunk, due to the characteristics of the architecture and the canopy constituting a mosaic of microhabitats, and the F3 formation was less diverse when compared with the other two due to the transition with the rural environment and the smaller stature of their individuals. When analyzing the difference in the composition

and richness of dead x live phorophyte individuals, a difference was found between both, regardless of the vegetation types, and a nested pattern with the epiphytic richness of dead phorophytes a subgroup of live phorophytes. While the interaction networks (dwarf cloud forest and vegetation types) exhibited a nested pattern than chance expectations, with a uniform distribution of interactions, low specialization, and robustness, even with the removal of the most abundant phorophytes, being species abundance and the size of the phorophytes justifying the nested pattern. Thus, this study demonstrated that the stratification of epiphytic species has some peculiarities in its patterns since the biotic and abiotic characteristics of the different physiognomy formations are important for the colonization processes. The high humidity of dwarf cloud forest and their high altitude allow the establishment of epiphytes despite the death of phorophytes and loss of microclimate. The best model explaining nesting does not include neutral processes but deterministic ones, with phorophyte size and abundance influencing epiphyte establishment. In this way, special attention must be given to species with these characteristics, in order to conserve these communities and all the organisms associated with them.

KEY-WORDS: Atlantic Forest, Commensalism, Dwarf Cloud Forest, Nestedness, Turnover

LISTA DE TABELAS

Table S1. List of 128 vascular epiphytes, attributed to 64 genera and 18 families. EC – Ecological category. hlc - characteristic holoeipiphytes, hlf – facultative holoeipiphytes; hem – hemieipiphytes. Disp – Dispersion, anem: anemochoric, zoo – zoochoric. F1: *crassissóllica arenosa de encosta*; F2: *tenuissóllica arenosa de encosta*; F3: *tenuissóllica humífera de encosta*. (A) base of the trunk, (B) lower trunk, (C) inner canopy and (D) outer canopy. After the family's names in brackets are presented the number of genera and species.....62

Table 2. Number of occurrence of epiphytes species more frequente in the phorophytes individuals dead and alive at the vegetatios types - F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*. 85

Table 3. Number of occurrence of epiphytes species more frequente in the *Eremanthus erythroppapus* (“Candeia”) individuals dead and alive at the vegetatios types - F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*. 86

Table 4. List of the number of occurrences of epiphytic species in the alive and dead phorophytes in different Vegetation Types (F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*) and Dwarf Cloud Forest (DCF) .104

Table 5. List of the number of occurrences of epiphytic species alive and dead phorophytes *Eremanthus erythroppapus* (“Candeia”) in the Vegetation Types (F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*) and DCF (Dwarf Cloud Forest). 114

Tabela 6. Métricas da rede interação WNodf - temperatura de aninhamento; Nodf - grau de aninhamento; Conectância; H2 - especialização; *Int. even.* - Uniformidade de Interação; Robustez; *Generality* - Generalidade; *Vulnerability* - Vulnerabilidade; Link por espécies. NF - Fisionomia Nanofloresta Nebular; F1: *tenuissóllica humífera ripícola*; F2: *crassissóllica arenosa de encosta*; F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*; Go - rede sem os indivíduos de *Guapira opposita*; Mor - rede sem os indivíduos mortos. 133

Tabela 7. Lista de 83 espécies de forófitos (774 indivíduos), distribuídas em 53 gêneros e 33 famílias. Seguido pela abundância dos forófitos (No), número total de interações (grau k), a média do diâmetro a altura do peito (Dap(m)), a média da altura (Altura(m)) e classificação

da casca (Casca). O código foi elaborado com as iniciais dos táxons para indicar as espécies nas figuras. 151

Tabela 8. Lista das espécies de forófitos nas três subfitofisionomias (F1: tenuissólica humífera ripícola, F2: crassissólica arenosa de encosta, F3: tenuissólica arenosa de encosta). Seguida pela abundância dos forófitos (No), número total de interações (grau k) de cada uma. O código foi elaborado com as iniciais dos táxons para indicar as espécies nas figuras. 158

Tabela 9. Lista de 127 epífitas vasculares, atribuídas a 66 gêneros e 18 famílias, ao longo das três subfitofisionomias (F1: tenuissólica humífera ripícola, F2: crassissólica arenosa de encosta, F3: tenuissólica arenosa de encosta). Seguidas pelos nomes da família contém o número de gêneros e espécies, No: número de ocorrências em forófitos, Grau (k): número de forófitos colonizados. O código foi elaborado com as iniciais dos táxons para indicar as espécies nas figuras. 165

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Location of Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), and the eight study areas in Minas Gerais, Brazil.....	36
Fig. 2. The dwarf cloud forest exhibits a vegetation mosaic consisting of three delineated vegetation types: F1 (<i>tenuissóllica humífera ripícola</i>), F2 (<i>crassissóllica arenosa de encosta</i>), and F3 (<i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>).....	38
Fig. 3. Vertical division of the phorophyte into four distinct ecological zones, based on Johansson (1940). (A) base of the trunk, (B) lower trunk, (C) inner canopy and (D) outer canopy.....	40
Fig. 4. Rarefaction, completeness, and sample coverage of epiphytes species in each of the vegetation types. F1 (<i>tenuissóllica humífera ripícola</i>), F2 (<i>crassissóllica arenosa de encosta</i>), F3 (<i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>). Lines of the same color show 95% confidence intervals for each vegetation type.....	41
Fig. 5. Percentage (a) and mean and standard deviation (b) of the number of epiphytic species in each phorophyte stratum (A: base of the trunk, B: lower trunk, C: inner canopy, D: outer canopy) for each vegetation type (F1: <i>tenuissóllica humífera ripícola</i> , F2: <i>crassissóllica arenosa de encosta</i> , F3: <i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>). The bars represent the standard deviation of mean epiphyte richness.	43
Fig. 6. The structure of the epiphytic assembly was analyzed using Principal Coordinate Analysis (PCoA) to visualize the Bray-Curtis dissimilarities among the three vegetation types: F1 (<i>tenuissóllica humífera ripícola</i>), F2 (<i>crassissóllica arenosa de encosta</i>), and F3 (<i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>), PCoA1 (21,8%) e PCoA (6,1%).	44
Fig. 7. Epiphyte species ordination diagram from the RDA analysis with environmental variables: altitude, bark, DAPm (mean diameter breast height), Altm (mean height) represented by blue arrows and species represented by red arrows. The vegetation types F1: <i>tenuissóllica humífera ripícola</i> , F2: <i>crassissóllica arenosa de encosta</i> , F3: <i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>	44
Fig. 8. The boxplot illustrates the height (a) and height of the first bifurcation (HFB) (b) of the phorophytes across the different vegetation types. (F1: <i>tenuissóllica humífera ripícola</i> , F2: <i>crassissóllica arenosa de encosta</i> , F3: <i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>).....	45
Fig. 9. Mean and standard deviation of trunk stratification (A: base of the trunk, B: lower trunk) and canopy (C: inner canopy, D: outer canopy) for each vegetation type (F1: <i>tenuissóllica humífera ripícola</i> , F2: <i>crassissóllica arenosa de encosta</i> , F3: <i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>).	

.....	46
Fig. 10. Mean and standard deviation of each strata A: base of the trunk, B: lower trunk, C: inner canopy, D: outer canopy for each vegetation types (F1: <i>tenuissóllica humífera ripícola</i> , F2: <i>crassissóllica arenosa de encosta</i> , F3: <i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>) in the main families Bromeliaceae, Orchidaceae, and Polypodiaceae.	46
Fig. 11. Mean and standard deviation of each strata A: base of the trunk, B: lower trunk, C: inner canopy, D: outer canopy for each vegetation types (F1: <i>tenuissóllica humífera ripícola</i> , F2: <i>crassissóllica arenosa de encosta</i> , F3: <i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>) in the family Bromeliaceae: trunk and atmospheric.	47
Fig. 12. Mean and standard deviation of ecological classification (a) and dispersion (b) of epiphytes species along the strata (A: base of the trunk, B: lower trunk, C: inner canopy, D: outer canopy) for each vegetation type (F1: <i>tenuissóllica humífera ripícola</i> , F2: <i>crassissóllica arenosa de encosta</i> , F3: <i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>). HEM – hemiepiphytes, HLC – characteristic holoepiphytes, HLF – facultative holoepiphytes, anem – anemochoric, zoo – zoochoric.	49
Figure 13. Location of Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), and the eight study areas Minas Gerais, Brazil.	74
Figure 14. Percentage of live and dead phorophytes (a) and dead <i>E. erythropappus</i> “Candeia” in the dwarf cloud forest (DCF) and vegetation types (F1: <i>tenuissóllica humífera ripícola</i> , F2: <i>crassissóllica arenosa de encosta</i> , F3: <i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>).	78
Figure 15. Mean and standard deviation of richness in each category of phorophytes (Dead x Alive) in the dwarf cloud forest.	80
Figure 16. Mean and standard deviation of richness in each category of phorophytes of the species (dead x alive) for each vegetation type (F1: <i>tenuissóllica humífera ripícola</i> , F2: <i>crassissóllica arenosa de encosta</i> , F3: <i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>).	80
Figure 17. Species ordination diagram from the RDA analysis in living phorophytes with environmental variables: altitude, bark, DBH (mean breast height diameter), Altm (mean height) represented by the gray arrows. The vegetation types F1: <i>tenuissóllica humífera ripícola</i> , F2: <i>crassissóllica arenosa de encosta</i> , F3: <i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>	81
Figure 18. Species ordering diagram from the analysis of RDA in the dead phorophyte with environmental variables: altitude, bark, DAPm (average breast height diameter), Altm (average height) represented by the gray arrows. The vegetation types F1: <i>tenuissóllica humífera ripícola</i> , F2: <i>crassissóllica arenosa de encosta</i> , F3: <i>tenuissóllica arenosa de encosta</i>	82
Figure 19. Mean and standard deviation of epiphytic richness in phorophytes of	

Eremanthus erythropappus - “Candeia” in each category (Dead x Alive) in the dwarf cloud forest 83

Figure 20. Mean and standard deviation of richness in each category of phorophytes of the species *Eremanthus erythropappus* “Candeia” (Dead, Alive) by each vegetation type (F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*)..... 83

Figure 21. Epiphytes species occurring at the Parque Estadual do Ibitipoca. A: *Dichaea cogniauxiana*; B: *Nidularium ferdinandocoburgii*; C: *Peperomia tetraphylla*; D: *Pleopeltis hirssutissima*; E: *Prosthechea allemanooides*; F: *Vriesea penduliflora*. Photo: Luiz Menini Neto. 87

Figura 22. Localização do Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), Minas Gerais, Brasil e detalhe de suas fitofisionomias, segundo Oliveira-Filho et al. (2013). 125

Figura 23. As subfitofisionomias da nanofloresta nebulosa no Parque Estadual do Ibitipoca. A: *tenuissóllica humífera ripícola* - F1; B - *crassissóllica arenosa de encosta* - F2; C: *tenuissóllica arenosa de encosta* - F3. Foto: Samyra Gomes Furtado 127

Figura 24. Espécies epíficas ocorrem no Parque Estadual do Ibitipoca. A: *Bifrenaria vitellina*; B: *Epidendrum paranaense*; C: *Pleopeltis macrocarpa*; D: *Serpocaulon catharinae*; E: *Tillandsia stricta*; F: *Vriesea friburgensis*. Foto: A, B, C, E, F - Luiz Menini Neto; D - Samyra Gomes Furtado. 132

Figura 25. Rede de Interação epífita-forófito. A caixa representa as espécies de forófitos (esquerda) e epífitas (direita). O tamanho da caixa ilustra a frequência de interação de cada espécie na rede. Linhas cinzas representam interações observadas entre espécies epífitas e forófitos. 134

Figura 26. Rede de Interação epífita-forófito. A caixa representa as espécies de epífitas (esquerda) e de forófitos (direita). O tamanho da caixa ilustra a frequência de interação de cada espécie na rede. Linhas cinzas representam interações observadas entre espécies epífitas e forófitos. A - F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, B - F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, C - F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*. 135

Figura 27. Rede de Interação epífita-forófito. A caixa representa as espécies de epífitas (esquerda) e de forófitos (direita). O tamanho da caixa ilustra a frequência de interação de cada espécie na rede. Linhas cinzas representam interações observadas entre espécies epífitas e forófitos. Esquerda - Sem indivíduos da *Guapira opposita*. Direita - sem indivíduos Mortos. 136

Figura 28. Valores dos modelo da AIC usados para prever a estrutura da rede.

Abreviações: A (abundância), Al (Altura), C (Casca), D (Diâmetro altura do peito). 137

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	18
REFERÊNCIAS:	22
<i>CAPÍTULO 1 - EXPLORADORES VERTICAIS: DESVENDANDO PADRÕES VERTICAIS E HORIZONTAIS DA DIVERSIDADE EPÍFITA VASCULAR EM UMA NANOFLORESTA NEBULAR.....</i>	30
Vertical Explorers: Unraveling Vertical and Horizontal Patterns of Vascular Epiphyte Diversity in a Dwarf Cloud Forest.....	31
RESUMO.....	32
ABSTRACT	32
INTRODUCTION	33
MATERIALS AND METHODS	36
2.1 Study area	36
2.3. Statistical analyses	41
4. DISCUSSION.....	49
4.1. Difference among vegetation types	49
4.2. Stratification	50
4.3. Importance of findings for conservation	52
4.4. Conclusion.....	53
REFERENCES	53
SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	62
<i>CAPÍTULO 2 - HÁ VIDA APÓS A MORTE? IMPACTOS DE FORÓFITOS MORTOS NA RIQUEZA E COMPOSIÇÃO DE EPÍFITAS VASCULARES.....</i>	69
Is there life after death? Impacts of Dead Phorophytes on Vascular Epiphyte Richness and Composition.....	70
RESUMO.....	71
ABSTRACT	71
INTRODUCTION	72
MATERIALS AND METHODS	73
Study area	73
Data collect	76

Statistical analyses	76
RESULTS	77
DISCUSSION.....	88
Decrease in richness	88
Nested pattern	90
<i>Eremanthus erythropappus</i> - “Candeia”	92
Inference	93
Conclusions.....	93
REFERENCES	94
SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	104

***CAPÍTULO 3 – A ABUNDÂNCIA E O TAMANHO DOS FORÓFITOS
INFLUENCIAM O ANINHAMENTO EM REDES DE INTERAÇÃO EPÍFITICA EM
UMA FLORESTA NEBULAR..... 118***

The abundance and size of phorophytes influence nesting in epiphytic interaction networks at a cloud forest	119
RESUMO.....	120
ABSTRACT	120
1. INTRODUÇÃO.....	121
2. MÉTODOS.....	124
2.1. Área de estudo:	124
2.2. Coleta de dados.....	128
2.3. Análises estatísticas	128
3. RESULTADOS	130
4. DISCUSSÃO:.....	138
5. REFERÊNCIAS:.....	142
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	151
<i>CONCLUSÃO GERAL..... 173</i>	173

INTRODUÇÃO GERAL

As florestas localizadas em montanhas tropicais em elevações médias e superiores a 1000m costumam apresentar manchas isoladas de habitat nitidamente com mais névoa, quando comparado com elevações mais baixas. Sob essas condições, milhares de espécies únicas evoluíram no que é conhecido como florestas nebulares tropicais montanas (BRUIJNZEEL *et al.*, 2011). As mudanças climáticas, a fragmentação florestal e outras perturbações antrópicas impactam essas florestas (HIGUCHI *et al.*, 2013), influenciando no papel dessas florestas na manutenção da água doce de qualidade em virtude da captura e condensação das nuvens e neblinas que estão frequentemente presentes nestes locais (BRUIJNZEEL *et al.*, 2010), e afetando diretamente a biodiversidade, por muitas dessas espécies serem extremamente restritas a esses ambientes, portanto vulneráveis à perda de habitat (BETTS *et al.*, 2017). Visto que, esses ambientes se adaptaram e suportaram de maneira única uma complexa e rica biodiversidade (GENTRY, 1992; DOUMENGE *et al.*, 1995; HAMILTON *et al.*, 1995; FORSTER, 2001; BRUIJNZEEL *et al.*, 2011; CADOTTE *et al.*, 2011; PONCE-REYES *et al.*, 2012), no qual abrigam a maior diversidade mundial de epífitas, musgos, samambaias, líquens, bromélias e orquídeas (GENTRY, 1992; GOULD *et al.*, 2006; BRUIJNZEEL *et al.*, 2011; CADOTTE *et al.*, 2011; PONCE-REYES *et al.*, 2012; SWENSON *et al.*, 2012) e por sua vez, uma variedade de animais adaptados a eles para alimentação e habitat que fornecem funções críticas do ecossistema. As florestas nebulares da Floresta Atlântica brasileira são caracterizadas como um hotspot da biodiversidade global (MYERS *et al.*, 2000), onde apresentam um conjunto único de espécies endêmicas, apesar do menor número de espécies em comparação com locais de menor altitude (HIGUCHI *et al.*, 2012).

As epífitas são um grupo de espécies ocorrentes nas florestas tropicais, entre elas as florestas nebulares, com grande número de espécies nas florestas neotropicais (ZOTZ, 2003; KELLY *et al.*, 2014), que apresenta interação comensal com sua árvore suporte (JOHANSSON, 1974; WAGNER *et al.*, 2015; WANG *et al.*, 2016; ZOTZ 2016). Elas constituem aproximadamente 10% de toda a flora vascular mundial, com representantes de mais de 80 famílias, em que Orchidaceae, Bromeliaceae, Araceae, Polypodiaceae, Aspleniaceae e Hymenophyllaceae são as mais ricas (BENZING, 1987; ZOTZ, 2021). Onde os serviços ecossistêmicos que elas desempenham, contribuem para sua diversidade, visto suas interações com outros grupos de seres vivos da flora e fauna (RAMOS *et al.*, 2021).

Dentre toda biodiversidade da flora mundial, as assembleias de epífitas possuem

particularidades que podem ser influenciadas tanto por fatores climáticos, como por exemplo, umidade, luminosidade e temperatura e pelas interações que elas estabelecem com as árvores hospedeiras, tanto no seu gradiente vertical (base das árvores até o dossel) quanto pelo gradiente horizontal (entre os indivíduos e espécies de árvores), além do tamanho, idade e tipo de casca que influenciam os padrões de diversidade e distribuição das espécies (BENZING, 1990; 1995; GARCÍA-SUÁREZ *et al.*, 2003; WOODS *et al.*, 2015). Mas poucos trabalhos estudam seus efeitos neutros, positivos ou negativos (FLORES-PALÁCIOS *et al.*, 2014; SORIA *et al.*, 2014; FLORES-PALÁCIOS, 2016; FRANCISCO *et al.*, 2019), sendo grande parte dos estudos sem uma visão conclusiva ou suficiente para destacar evidências desta relação (MONTAÑA *et al.*, 1997; STATON *et al.*, 2014; FRANCISCO *et al.*, 2018).

A análise da riqueza por forófito, como a diversidade alfa, pode ser a base para comparações da diversidade beta, comparando a riqueza entre os fragmentos e/ou regiões florestais, (GENTRY & DODSON, 1987; HIETZ-SEIFERT *et al.*, 1996; DUNN, 2000; BARTHLOTT *et al.*, 2001; LEIMBECK & BALSLEV, 2001; NKONGMENECK *et al.*, 2002; WOLF & FLAMENCO, 2003; BENAVIDES *et al.*, 2006), ou então em que a diversidade beta fosse comparada ao nível do forófito (ZOTZ *et al.*, 1999; SCHUETTELPELZ & TRAPNELL, 2006; FLORES-PALÁCIOS & GARCÍA-FRANCO, 2006; WOLF & FLAMENCO, 2003), ou aos níveis de estratificação vertical, sendo esse menos significativos o número de estudos feitos (PARRA-SANCHEZ & BANKS-LEITE, 2020), ou a níveis de comparação dos forófitos vivos versus mortos em pé, não sendo encontrado estudo sobre o tema.

Os estudos ecológicos visam entender os processos que influenciam a distribuição espacial das espécies ao longo do espaço e tempo (HUBBELL, 2001; LEIBOLD *et al.*, 2004; SUTHERLAND *et al.*, 2013), baseando-se na premissa de que o ambiente molda a assembleia e a distribuição de espécies (ter STEEGE, 2010), e esta distribuição dentro da comunidade pode ser formada pela ausência de pressões no ambiente (processos neutros) ou por meio de processos determinísticos (KADMON & ALLOUCH, 2007). Inicialmente as teorias compreendiam que as relações entre os organismos atuavam como uma unidade e os fatores bióticos, abióticos e a história local eram os que determinavam a estrutura da comunidade (GLEASON, 1926). Entretanto, uma teoria determinística têm sido particularmente usadas: de um lado a Teoria de Nicho, postulada como a composição de um conjunto de características ambientais (fatores abióticos e bióticos), que vão delimitar a distribuição de espécies e conseqüentemente construir a comunidade (HUTCHINSON, 1957; SILVERTOWN, 2004; MARÍ *et al.*, 2016), e do outro a Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia, defendendo

que as comunidades são estruturadas pelo acaso, fatores históricos e limitações de dispersão (HUBBELL, 2001; BURNS & ZOTZ, 2010) sendo ela fundamentada na Teoria da Biogeografia de Ilhas onde os organismos são funcionalmente equivalentes, possuem a mesma probabilidade de se estabelecer e se manter em uma comunidade dependendo da sua capacidade de dispersão (HUBBELL, 2001; MACARTHUR & WILSON, 1963; 1967).

A variação dos dados das espécies nos elementos ambientais e espaciais é uma das principais abordagens para análise dos efeitos de nicho e processos neutros (DINIZ-FILHO *et al.*, 2012). Esses estudos das variações dos dados das espécies em elementos espaciais e ambientais são utilizados para pesquisar a importância dos processos estruturais relacionados ao nicho e a dispersão em comunidades vegetais (LEGENDRE *et al.*, 2009; GARBIN *et al.*, 2012; DISLICH & MANTOVANI, 2016; MARÍ *et al.*, 2016).

Contudo, a heterogeneidade do ambiente e as limitações da dispersão proporcionam distribuições de espécies não homogêneas em grandes escalas. Mesmo em áreas fisionomicamente semelhantes pode ocorrer uma substituição gradual de espécies na comunidade (TUOMISTO *et al.*, 2003). Até em escalas menores, como em *micro-habitats* verticais, que são constituídas por variações microclimáticas, por exemplo, desde a base de árvores até ramificações mais jovens da copa, representando um forte filtro ambiental para flora no estabelecimento de epífitas vasculares e avasculares, visto que permitem encontrar diferentes *habitats* verticais para se estabelecer e desenvolver (JOHANSSON, 1974; KRÖMER *et al.*, 2007; ZHAO *et al.*, 2015; WANG *et al.*, 2016).

Com o crescimento dos forófitos as características morfológicas e fisiológicas se modificam influenciando o desenvolvimento da assembleia epifítica (BENZING, 1990). Essas modificações incluem a arquitetura das árvores, características da casca, química do solo da copa, condições microclimáticas e o tamanho da árvore (BENNETT, 1987; LOPEZ-VILLALOBOS *et al.*, 2008; GUSTAFSSON & ERIKSSON, 1995; FLORES-PALACIOS & GARCIA-FRANCO, 2006). Durante o estágio inicial de sucessão com o envelhecimento das árvores, as epífitas passam por um processo de sucessão primária, onde demonstram a relação linear positiva entre a riqueza de epífitas e o tamanho das árvores (HIETZ-SEIFERT *et al.*, 1996; BURNS & DAWSON, 2005; FLORES-PALÁCIOS & GARCIA-FRANCO, 2006; HIRATA *et al.*, 2008). Seguido por uma segunda fase com o aumento da riqueza epifítica pelos fatores de dispersão, e estrutura da copa e características da casca (MENDIETA-LEIVA & ZOTZ, 2015; PATIÑO *et al.*, 2009; PATIÑO *et al.*, 2018), e por último o estágio onde as assembleias decaem após a morte destes forófitos (TAYLOR *et al.*, 2015; PATIÑO *et al.*, 2018).

Nessa perspectiva, em busca de uma estrutura que permita analisar a contribuição dos fatores ecológicos e históricos para determinar padrões de diversidade, os componentes de aninhamento e substituição de espécies da diversidade beta, se oferecem como ferramentas fundamentais (BASELGA, 2010). Em ambientes naturais a biodiversidade pode ser medida em três escalas: “a diversidade alfa (α) ou diversidade local de um *habitat* ou comunidade específica; diversidade gama (γ) ou diversidade em todos os *habitats* de uma determinada região, e diversidade beta (β), que é a de mudança na composição de espécies ao longo de um gradiente ambiental ou entre *habitats*” (MAGURRAN, 2004).

As redes ecológicas que descrevem as interações entre espécies, e são uma ferramenta útil na compreensão de processos ecológicos que integram as comunidades (BLÜTHGEN, 2010). As interações ecológicas podem ser recíprocas como o antagonismo, exemplificado pelas relações de competição e mutualismo, ou unilaterais como amensalismo e comensalismo (MOUGI, 2016). Dentre essas interações diversas métricas (e.g., conectância, especialização da rede, aninhamento e a modularidade) são empregadas para descrever a estrutura destes diferentes tipos de relação (SILVA *et al.*, 2010; 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). 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 (GUIMERÀ & AMARAL, 2005; OLESEN *et al.*, 2007; DORMANN & STRAUSS, 2014; CARSTENSEN *et al.*, 2016).

Desta forma, com o intuito de entender as interações positivas (mutualísticas) entre as espécies vegetais que atuam (afetam) a dinâmica e estrutura do funcionamento das comunidades e por consequente a conservação da diversidade vegetal, em especial ambientes tropicais (BERLOW *et al.*, 2009; MCINTIRE & FAJARDO, 2014), as utilizações de diferentes metodologias podem ser empregadas para que se aprofunde o conhecimento. Entre as metodologias já descritas temos a diversidade beta (BASELGA, 2012), a estratificação vertical dos forófitos (JOHANSSON, 1974) e o padrão de diversidade após a morte dos mesmos, assim como a rede de interação horizontal de uma assembleia de epífitas vasculares.

Para esse propósito, esta tese será dividida em três capítulos, incluindo esta introdução

geral e conclusão geral. No primeiro capítulo o objetivo é analisar se a distribuição horizontal e vertical de epífitas vasculares são diferentes entre as subfitofisionomias da nanofloresta nebulosa, uma vez que apresentam diferentes habitats, características do solo, bem como composição e estrutura arbórea. O segundo capítulo tem como objetivo avaliar quais características dos forófitos vivos e dos forófitos mortos em pé têm influência no processo de colonização e desenvolvimento de epífitas em diferentes subfitofisionomias na nanofloresta nebulosa. O terceiro capítulo o objetivo é avaliar quais os padrões de organização das interações epífitas-forófitos em três subfitofisionomias de uma nanofloresta nebulosa de um local megadiverso. No final da tese são apresentadas as conclusões finais, referentes aos estudos desenvolvidos nos capítulos anteriores.

REFERÊNCIAS:

ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P.; GUIMARÃES, P.R.; LOYOLA, R. D.; ULRICH, W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, v. 117, n. 8, p. 1227–1239, 2008.

BARTHLOTT W., SCHMIT-NEUERBURG V., NIEDER J.; ENGWALD S. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. **Plant Ecology**, v. 152, p. 145- 156, 2001. doi:10.1023/A:1011483901452

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecol. Biogeogr.**, v. 19, p. 134–143, 2010.

BENAVIDES, A.M.; WOLF, J.H.D.; DUIVENVOORDEN J.F. Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows. **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, p. 705–717, 2006. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003580>

BENNETT, B.C. Spatial distribution of *Catopsis* and *Guzmania* (Bromeliaceae) in southern Florida. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 114, p. 265–271, 1987.

BENZING, D.H. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. **Selbyana**, v. 16, p. 159–168, 1995.

BENZING, D.H. **Vascular epiphytes**. Cambridge University Press, New York, 372p. 1990.

BRAY, J.R. & CURTIS, J.T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. **Ecological Monographs**, v. 27, p. 325-349, 1957.

BERLOW, E.L.; DUNNE, J.A.; MARTINEZ, N.D.; STARKE, P.B.; WILLIAM. R.J.;

BROS, U. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 1, p. 187–91, 2009.

BETTS, M.G. *et al.* Global forest loss disproportionately erodes biodiversity in intact landscapes. **Nature**, v. 547, p. 441–444, 2017.

BLÜTHGEN, N. Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. **Basic and Applied Ecology**, v. 11, n. 3, p. 185–195, 2010.

BENZING, D.H. Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 74, p. 183–204, 1987.

BRUIJNZEEL, L.A.; KAPPELLE, M.; MULLIGAN, M.; SCATENA, F.N. Tropical montane cloud forests: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world. *In*: BRUIJNZEEL, L.A.; SCATENA, F.N.; HAMILTON, L.S. (eds.). **Tropical Montane Cloud Forests: science for conservation and management**. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 691–700, 2010

BRUIJNZEEL, L.A.; SCATENA, F.N.; HAMILTON, L.S. **Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management**. Cambridge Univ. Press, 2011. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778384>

BURNS, K.C.; ZOTZ, G. A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale. **Ecology**, v. 91, p. 377–385, 2010. Doi: 10.1890/08-2004.1

BURNS, K.C.; DAWSON, J. Patterns in the diversity and distribution of epiphytes and vines in a New Zealand forest. **Austral Ecology**, v. 30, p. 891–899, 2005.

CADOTTE, M.W.; CARSCADDEN, K. & MIROTCHNICK, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **J. Appl. Ecol.**, v. 48, p. 1079–1087, 2011.

CARSTENSEN, D.W.; SABATINO, M.; MORELLATO, L.P.C. Modularity, pollination systems, and interaction turnover in plant- pollinator networks across space. **Ecology**, v. 97, n. 5, p. 1298–1306, 2016.

CEBALLOS, S.J.; CHACOFF, N.P.; MALIZIA, A. Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical forest. **Acta Oecologica**, v. 77, p. 152–159, 2016.

DINIZ-FILHO, J.A.F.; SIQUEIRA, T.; PADIAL, A.A.; RANGEL, T.F.; LANDEIRO, V.L.; BINI, L.M. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. **Oikos**, v.121, n. 2, p. 201–210, 2012.

DISLICH, R.; MANTOVANI, W. 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, 2016.

DORMANN, C.F.; STRAUSS, R. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, p. 90–98, 2014.

DOUMENGE, C.; GILMOUR, D.; PÉREZ, M.R.; BLOCKHUS, J. **Tropical montane cloud forests: conservation status and management issues**. Springer US. Pp. 24-37, 1995.

DUNN R.R. Bromeliad communities in isolated trees and three successional stages of an Andean cloud forest in Ecuador. **Selbyana**, v. 21, p. 137–143, 2000.

FLORES-PALÁCIOS, A.; BARBOSA-DUCHATEAU, C.L.; VALENCIA-DIAZ, S.; CAPISTRÁN-BARRADAS A.; GARCÍA-FRANCO J.G. 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, 2014.

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

FLORES-PALÁCIOS, A. Does structural parasitism by epiphytes exist? A case study between *Tillandsia recurvata* and *Parkinsonia praecox*. **Plant Biology**, v. 18, n.3, p. 463–470, 2016.

FOSTER, P. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. **Earth-Sci. Rev.** V. 55, p. 73–106, 2001.

FRANCISCO, T.M.; COUTO, D.R.; EVANS, D.M.; GARBIN, M.L.; RUIZ-MIRANDA, C.R. Structure and robustness of an epiphyte–phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg. **Austral Ecology**, v. 43, n.8, p. 903-914, 2018.

FRANCISCO, T.M.; COUTO, D.R.; GARBIN, M.L.; MUYLAERT, R.L.; RUIZ-MIRANDA, C.R. Low modularity and specialization in a commensalistic epiphyte–phorophyte network in a tropical cloud forest. **Biotropica**, v. 51, n.4, p. 509-518, 2019.

GARBIN, M.L.; CARRIJO, T.T.; SANSEVERO, J.B.B.; SÁNCHEZ-TAPIA, A.S.; SCARANO, F.R. Subordinate, not dominante, woody species promote the diversity of climbing plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v.14, p. 257-265, 2012.

GARCÍA-SUÁREZ, M.D.; RICO-GRAY, V.; SERRANO, H. Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, México. **Plant**

Ecology, v. 166, p. 207-215, 2003.

GENTRY, A.; DODSON, C.H. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, v. 74, p. 205-233, 1987. Doi: 10.2307/2399395

GENTRY, A.H. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. **Oikos**, v. 63, p. 19–28, 1992.

GLEASON H.A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, n.1, p. 7-26, 1926.

GOULD, W.A.; GONZÁLEZ, G.; RIVERA, G.C. Structure and composition of vegetation along an elevational gradient in Puerto Rico. **J. Veg. Sci.** v. 17, p. 653–664, 2006.

GUIMERAÀ, R.; AMARAL, L.A.N. Cartography of complex networks: modules and universal roles. **Journal of Statistical Mechanics**, P02001, p. 1–13, 2005.

GUSTAFSSON, L.; ERIKSSON, I. Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. **Journal of Applied Ecology**, v. 32, p. 412–424, 1995.

HAMILTON, Lawrence S.; JUVIK, James O.; SCATENA, Fred N. (Ed.). **Tropical montane cloud forests**. Springer Science & Business Media, 2012.

HIETZ-SEIFERT, U.; HIETZ, P.; GUEVARA, S. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. **Biol Conserv**, v. 75, p. 103–111, 1996.

HIGUCHI, P.; SILVA, A.C.; ALMEIDA, J.A.; BORTOLUZZI, R.L.C.; MANTOVANI, A.; FERREIRA, T.S., *et al.* Florística e estrutura do componente arbóreo e análise ambiental de um fragmento de Floresta Ombrófila Mista Alto-Montana no município de Paineal, SC. **Ciência Florestal**, v. 23, n.1, p.153-64, 2013. doi:10.5902/198050988449

HIGUCHI, P.; SILVA, A.C.; FERREIRA, T.S.; SOUZA, S.T.; GOMES, J.P.; SILVA, K.M.; *et al.* Floristic composition and phytogeography of the tree component of Araucaria Forest fragments in southern Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v.35, n.2, p. 145-57, 2012. doi:10.1590/S0100-84042012000200004.

HIRATA, A.; KAMIJO, T.; SAITO, S. Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. **Plant Ecology**, v. 201, p. 247–254, 2008.

HUBBELL S.P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (monographs in population biology)**. Princeton University Press, Princeton. Pp. 375, 2001.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks—cold spring harbor symposia on quantitative biology. Reprinted in 1991: classics in theoretical biology. **Bulletin of**

Mathematical Biology, v. 53, n. 1507, p. 193-213, 1957.

JOHANSSON D. Ecology of vascular epiphytes in western African forest. **Acta Phytogeography**, v. 59, p. 1-136, 1974.

KADMON, R.; ALLOUCHE, O. Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. **American Naturalist**, v. 170, p. 443-454, 2007.

KELLY, D.L.; DONOVAN, G.; FEEHAN, J.; MURPHY, S.; DRANGEID, S.O.; MARCANO-BERTI, L. 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, 2004.

KRÖMER, T.; KESSLER, M.; GRADSTEIN, R.S. 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, 2007.

LEGENDRE, P.; MI, X.; REN, H.; MA, K.; YU, M.; SUN, I.F.; HE F. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of china. **Ecology**, v.90, n.3, p. 663–67, 2009.

LEIBOLD, M.A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J.M.; HOOPES, M.F.; HOLT, R.D.; SHURIN, J.B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v.7, n.7, p. 601-613, 2004.

LEIMBECK, R.M.; BALSLEV, H. Species richness and abundance of epiphytic Araceae on adjacent floodplain and upland forest in Amazonian Ecuador. **Biodivers Conserv**, v. 10, p. 1579-1593, 2001. Doi: 10.1023/A:1011865611683

LÓPEZ-VILLALOBOS, A.; FLORES-PALÁCIOS, A.; ORTIZ-PULIDO, R. The relationship between bark peeling rate and the distribution and mortality of two epiphyte species. **Plant Ecology**, v. 198, p. 265–274, 2008.

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography. **Evolution**, v. 17, p. 373–387, 1963.

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. **The Theory of Island Biogeography. Monographs in Population Biology**. Princeton University Press, Princeton, NJ, (Chaps. 1, 3), Pp.203, 1967.

MAGURRAN A.E. **Measuring biological diversity**. Blackwell, Oxford. 2004.

MARÍ, M.L.G.; TOLEDO, J.J.; NASCIMENTO, H.E.M.; ZARTMAN, C.E. Regional and fine scale variation of holoeiphyte community structure in Central Amazonian white-sand

forests. **Biotropica**, v. 48, n.1, p. 70-80, 2016.

MCINTIRE, E.J.B.; FAJARDO, A. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. **New Phytologist**, v. 201, n.2, p. 403–416, 2014.

MENDIETA-LEIVA, G.; ZOTZ, G. A conceptual framework for the analysis of vascular epiphyte assemblages. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 17, n.6, p. 510–521, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.09.003>

MONTANÑA, C.; DIRZO, R.; FLORES, A. Structural parasitism of an epiphytic Bromeliad upon *Cercidium praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. **Biotropica**, v. 29, p. 517–521, 1997

MOUGI, A. The roles of amensalistic and commensalistic interactions in large ecological network stability. **Scientific Reports**, v. 6, n.1, p. 1-6, 2016.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-8. 2000. doi:10.1038/35002501.

NKONGMENECK, B.A.; LOWMAN, M.D.; ATWOOD, J.T. Epiphyte diversity in primary and fragmented forest of Cameroon, Central Africa: a preliminary survey. **Selbyana**, v. 23, p. 121–130, 2002.

OLESEN, J. M.; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y. L.; JORDANO, P. The modularity of pollination networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 50, p. 19891–19896, 2007.

PARRA-SANCHEZ, E.; BANKS-LEITE, C. The magnitude and extent of edge effects on vascular epiphytes across the Brazilian Atlantic Forest. **Scientific reports**, v. 10, n.1, p. 1-11, 2020.

PATINO, J.; GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C.; PUPO-CORREIA, A.; SEQUEIRA, M.; VANDERPOORTEN, A. Trees as habitat islands: Temporal variation in alpha and beta diversity in epiphytic laurel forest bryophyte communities. **Journal of Biogeography**, v. 45, n.8, p. 1727-1738, 2018.

PATIÑO, J., GONZALEZ-MANCEBO, J. M., FERNANDEZ-PALACIOS, J. M., AREVALO, J. R., & BERMUDEZ, A. Short-term effects of clear-cutting on the biomass and richness of epiphytic bryophytes in managed subtropical cloud forests. **Annals of Forest Science**, v. 66, n.6, p. 609–622, 2009.

PONCE-REYES, R.; REYNOSO-ROSALES, V.H.; WATSON, J.E.; VANDERWAL, J.; FULLER, R.A.; PRESSEY, R.L.; POSSINGHAM, H.P. Vulnerability of cloud forest reserves

in Mexico to climate change. **Nature climate change**, v. 2, n. 6, p. 448-452, 2012.

RAMOS, F.N.; MORTARA, S.R.; ELIAS, J.P.C. Vascular Epiphytes of the Atlantic Forest: diversity and community ecology. **The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest**, 133-149, 2021.

SCHUETTPELZ, E.; TRAPNELL, D.W. Exceptional epiphyte diversity on a single tree in Costa Rica. **Selbyana**, v. 27, n. 1, p. 65-71, 2006.

SILVA, A.M.; MARUYAMA, P.K.; PANIAGO, L.P.M; MELO, C. Modularity in ecological networks between frugivorous birds and congeneric plant species. **Journal of Tropical Ecology**, v. 32, n. 6, p. 526-535, 2016.

SILVERTOWN J. Plant coexistence and the niche. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 19, n. 11, p. 605–611, 2004.

SORIA, N.F.; TORRES, C.; GALETTO, L. Experimental evidence of fan increased leaf production in *Prosopis* after removal of epiphytes (*Tillandsia*). **Flora**, v. 209, p. 580–586, 2014.

STATON, D.E.; CHÁVEZ, J.H.; VILLEGAS, L.; VILLASANTE, F.; ARMESTO, J.; HEIDIN, L.O.; HORN, H. Epiphytes improve host plant water use by microenvironmental modification. **Functional Ecology**, v. 28, p. 1274–1283, 2014.

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. Identification of 100 fundamental ecological questions. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 1, p. 58–67, 2013,

SWENSON, J.J.; YOUNG, B.E.; BECK, S.; COMER, P.; CÓRDOVA, J.H.; DYSON, J.; ...; ZAMBRANA-TORRELIO, C.M. Plant and animal endemism in the eastern Andean slope: challenges to conservation. **BMC Ecol**, v. 12, n.1, p. 1-19, 2012.

TAYLOR, A.; BURNS, K. Epiphyte community development throughout tree ontogeny: an island ontogeny framework. **Journal of Vegetation Science**, v. 46, n. 5, p. 902-910, 2015.

ter STEEGE, H. How neutral is ecology?. **Biotropica**, v. 42, n.6, p. 631-633, 2010.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; YLI-HALLA, M. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. **Science**, v. 299, p. 241–244, 2003.

WAGNER, K.; MENDIETA-LEIVA, G.; ZOTZ, G. Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. **AoB PLANTS**, v. 7, plu092, 2015.

WANG, X.; LONG, W.; SCHAMP, B.S.; YANG, X.; KANG, Y.; XIE, Z.; XIONG, M. 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, 2016. doi:10.1371/journal.pone.0158548,

WOLF, J.H.D.; FLAMENCO, S.A. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. **Journal of Biogeography**, v. 30, p. 1689–1707, 2003. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00902.x>

WOODS, C.L.; CARDELÚS, C.L.; DEWALT, S.J. Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. **Journal of Ecology**, v. 103, n.2, p. 421–430, 2015.

ZHAO, M.; GEEKIYANAGE, N.; XU, J.; KHIN, M.M.; NURDIANA, D.R.; PAUDEL, E.; HARRISON, R.D. Structure of the epiphyte community in a tropical montane forest in SW China. **PLoS ONE**, v. 10, n. 4, e0122210, 2015. doi:10.1371/journal.pone.0122210.

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

ZOTZ G. **Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes**. Springer International, Germany. Pp. 282, 2016.

ZOTZ, G.; BERMEJO, P.; DIETZ, H. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. **J Biogeogr**, v. 26, p. 761–776, 1999.

ZOTZ, G.; WEIGELT, P.; KESSLER, M.; KREFT, H.; TAYLOR, A. EpiList 1.0: a global checklist of vascular epiphytes. **Ecology**, Epub-ahead. 2021.

**CAPÍTULO 1 - EXPLORADORES VERTICAIS: DESVENDANDO PADRÕES
VERTICAIS E HORIZONTAIS DA DIVERSIDADE EPÍFITA VASCULAR EM UMA
NANOFLORESTA NEBULAR**

Manuscrito publicado na revista: FLORA
Doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152442>

Vertical Explorers: Unraveling Vertical and Horizontal Patterns of Vascular Epiphyte Diversity in a Dwarf Cloud Forest

Camila Nardy Delgado^{a*}, Samyra Gomes Furtado^b, Luiz Menini Neto^c, Flavio Nunes Ramos^{d,a}

^a Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Alfenas, R. Gabriel Monteiro da Silva, 700, Centro, 37130-001, Alfenas. MG, Brazil.

^b Centro Universitário UniAcademia, *Campus* Arnaldo Janssen, R. Luz Interior, 345, Santa Luzia, 36030-776, Juiz de Fora, MG, Brasil

^c Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento Botânica, *Campus* Universitário, R. José Lourenço Kelmer s/n, Bairro São Pedro, 36036-900, Juiz de Fora, MG, Brazil

^d Universidade Federal de Alfenas, Instituto de Ciências da Natureza, Rua Gabriel Monteiro da Silva, 7000, Bairro Centro, 37130-000, Alfenas, MG, Brazil.

* Corresponding author.

E-mail addresses: camilanardybio@gmail.com (C.N. Delgado).

RESUMO

As epífitas vasculares são plantas que crescem sobre indivíduos arbóreos (forófitos), apresentando padrões de distribuições espaciais verticais e horizontais. Compreender os fatores que moldam a distribuição das epífitas e sua relação com as diversidades alfa e beta é crucial para a compreensão dos padrões de riqueza e composição. Foi investigado a variação da diversidade alfa e beta na estratificação vertical e horizontal das assembleias de epífitas em diferentes tipos de vegetação em uma Nanofloresta Nebular. Foram estabelecidas 24 parcelas de 20 x 10 m em três subfitofisionomias (F1, F2 e F3) com diferentes características de solo no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais. Os forófitos foram divididos em tronco inferior (estratos) e copa superior (estratos) usando o método de estratificação de Johansson. Análises de diversidade alfa e beta foram realizadas para cada local. Encontramos uma estratificação reduzida na área, indicando diferenças mínimas de composição entre os estratos. No entanto, a copa apresentou maior riqueza de espécies do que o tronco. As subfitofisionomias F1 e F2 apresentaram maior riqueza em relação ao F3. Orchidaceae foi a família mais rica em geral, enquanto Bromeliaceae e Polypodiaceae foram as mais frequentes. As holoepífitas foram altamente representativas, demonstrando padrões consistentes de riqueza, composição e dispersão, sendo as espécies anemocóricas as mais abundantes. Este estudo destaca os padrões únicos de estratificação epífita, enfatizando a importância das características bióticas e abióticas nos processos de colonização. Apesar do baixo dossel da floresta, a não uniformidade na estratificação demonstra que as características da formação, como a altura, desempenham um papel significativo na formação da riqueza epífita e nos padrões de composição.

Palavras-chaves: Comensalismo, Floresta Atlântica, Epifitismo, Nanofloresta Nebular.

ABSTRACT

Vascular epiphytes are plants that grow on phorophytes, and their distribution may vary both horizontally and vertically. Understanding the factors shaping epiphyte distribution and their relationship with alpha and beta diversities is crucial for understanding richness and composition patterns. We investigated alpha and beta diversity variation in the vertical and horizontal stratification of epiphyte communities across different vegetation types in a dwarf cloud forest. Twenty-four 20 x 10 m plots were established in three vegetation types defined by distinct soil characteristics, different phorophyte height and differences in tree species

composition in Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brazil. Phorophytes were divided into four strata: (A) base of the trunk, (B) lower trunk, (C) inner canopy, and (D) outer canopy. Alpha and beta diversity analyses were performed for each site. We found a reduced stratification in the area, indicating minimal composition differences between the strata. However, the canopy exhibited greater species richness than the trunk. Vegetation types F1 and F2 displayed higher richness compared to F3. Orchidaceae was the richest family overall, while Bromeliaceae and Polypodiaceae were more frequent. Holoepiphytes were highly representative, demonstrating consistent patterns of richness, composition, and dispersion, with anemochorous species being the most abundant. This study highlights the unique patterns of epiphyte stratification, emphasizing the importance of biotic and abiotic characteristics in colonization processes. Despite the low canopy of the forest, the non-uniformity in stratification demonstrates that formation characteristics, such as height, play a significant role in shaping epiphyte richness and composition patterns.

Key words: Alpha diversity, Atlantic Forest, Beta diversity, Commensalism, Epiphytism.

INTRODUCTION

Species distribution is a complex phenomenon influenced by a wide range of factors including topography, habitat heterogeneity, climate, edaphic conditions, and evolutionary history (Kluge et al., 2006; Jones, 2011; Karger et al., 2011; Tuomisto et al., 2014; Vetaas et al., 2019). Despite numerous studies exploring the community assemblage of various plant and animal groups (Raven et al., 2020), epiphytes have received little attention (Taylor et al., 2022). However, as they are bioindicators and components of ecosystem functioning (Barthlott et al., 2001; Nadkarni et al., 2004; Díaz et al., 2010; Krömer et al., 2014; Gotsch et al., 2016; Zotz 2016), it is important to understand the community structure of these understudied life forms. Vascular epiphytes are mainly a commensal group comprising about 10% of global plant species that depend mechanically on other species for their survival (Zotz et al., 2021). They can locally account for up to 50% of the vascular flora and occur mainly in tropical forests (Zotz, 2013).

The distribution of vascular epiphytes is determined by both abiotic and biotic factors. Macro and microclimatic conditions, including humidity luminosity, temperature, and precipitation play a critical role in shaping their distribution (Gentry and Dodson, 1987a; Kreft

et al., 2004; Krömer et al., 2013; Weigand et al., 2020; Elias et al. in Press). Biotic factors, such as dispersal syndromes, bryophyte coverage, and tree characteristics such as crown volume, area, deciduousness, phorophyte size and architecture, bark chemistry, stability, and roughness, also significantly influence their distribution (Burns and Dawson, 2005; Arévalo and Betancur, 2006; Wagner et al., 2015; Tay et al., 2023). For example, horizontal branches can develop canopy soils that retain more nutrients and humidity than naked bark, leading to a greater richness and abundance of epiphytes (Hietz and Hietz-Seifert, 1995a). These factors not only account for differences in epiphyte communities across different global ecosystems but also explain differences at meso and microscales, such as among different forest physiognomies and within the same tree.

Forests are complex ecosystems where the interindividual diversity of trees, such as age, size, and species, leads to horizontal gradients, across epiphyte communities, that are characterized by variations in bark texture and phorophyte architecture (ter Steege and Cornelissen, 1989; Benzing, 1990; Schuettpelz and Trapnell, 2006; Sáyago et al., 2013; Zhao et al., 2015; de la Rosa-Manzano et al., 2017; Francisco et al., 2018). Each tree creates a microhabitat gradient from the forest floor to the top and from the trunk center to the outermost twigs and leaves (Cabral et al., 2015; Murakami et al., 2022). These microhabitats differ in various factors, such as temperature, humidity, sun exposure, and wind velocity, which can have a significant impact on the diversity and distribution of epiphytes (Petter et al., 2016; Murakami et al., 2022). For instance, the base of a tree may have high humidity, low temperature, and stable luminosity, while the outer branches may experience the opposite microclimate (Woods et al., 2015). The microclimate can also be influenced by external factors, such as sun irradiation in trees near gaps or emerging above canopies (Murakami et al., 2022). The diversity and composition of epiphytes vary along the tree and crown and are influenced by the internal microhabitats (Furtado and Menini Neto, 2016; Francisco et al., 2018; Marcusso et al., 2019). Overall, the horizontal gradients within forests, created by interindividual diversity and microhabitat gradients significantly affect the distribution of epiphytes and contribute to the complexity and diversity of forest ecosystems.

The epiphytic community composition is not only influenced by individual tree characteristics, but also by the structural and successional stages of the arboreal vegetation. These aspects are influenced by the local tree species composition (Hietz and Hietz-Seifert, 1995a; Burns and Zotz, 2010). Forests are ecosystems with diverse topographical and plant features, which are often categorized into different groups known as physiognomies (Oliveira-

Filho, 2009). A diverse range of physiognomic and environmental characteristics affects the distribution of plant species in tropical forests (Raven et al., 2020; Spicer et al., 2020). These characteristics create variations in the distribution of forest types and their associated microclimates, which are determined by geographic factors such as latitude, elevation, and rainfall (Terborgh, 1995). These environmental variations result in luminosity and moisture gradients, which in turn influence the composition of vascular epiphytes (Spicer et al., 2020). The composition and distribution of vascular epiphytes may vary considerably among forest types and tree strata, or horizontal and vertical distribution, respectively. For instance, taller and denser trees and higher humidity can favor greater richness and differences in species composition among strata, resulting in distinct microhabitats (Krömer et al., 2007; Spicer et al., 2020).

There is a high abundance and richness of epiphytes in cloud forests (Bruijnzeel et al., 2010). Cloud forests are natural forests that occur in areas with climatic and topographic conditions that are frequently enveloped in fog and clouds (Oliveira-Filho and Fontes, 2000; Bruijnzeel et al., 2010). These forests account for only 2.5% of the total area of tropical forests worldwide (Bubb et al., 2004) and are found in mountain peaks or ridges of mountainous relief, but in narrow altitude belts (Vazquez-Garcia, 1995). The water interception from the fog is responsible for hidden precipitation, which constitutes an essential process of the hydrological cycle for this habitat. Cloud forests are characterized by high biological diversity, high beta diversity, and a high percentage of endemic species, making them one of the most important ecosystems worldwide. Despite their limited geographical extent, cloud forests provide critical ecosystem services such as carbon sequestration, water regulation, and habitat for a wide range of fauna and flora (Williams-Linera et al., 2013; Gual-Díaz and Gonzáles-Medrano, 2014).

Investigating the relationships between environmental factors and epiphytic communities, we can gain insights into the ecological mechanisms that shape these communities and identify the drivers of their spatial patterns. This knowledge can be applied to inform conservation practices that promote the persistence of epiphytic communities in natural forests. Therefore, we here aim to investigate if the horizontal and vertical distribution of vascular epiphytes differs among distinct types of cloud forest, as these present different habitats, soil characteristics as well as arboreal composition and structure. Our hypothesis was that the variation of microhabitats or environment, both among stratum and forest types, affects the composition, richness, and stratification of the vascular epiphytic community. We expected that physiognomies with taller and denser trees, more humidity, and lower canopy openness

will present higher vascular epiphyte diversity and more differences of composition among tree strata.

MATERIALS AND METHODS

2.1 Study area

Located in the southeastern region of Minas Gerais, specifically within the Conceição do Ibitipoca district of Lima Duarte municipality, the Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB) is part of the Serra da Mantiqueira complex (Fig. 1). Encompassing an area of approximately 1488 ha, the park is characterized by its diverse topography, consisting of steep cliffs and hills that span altitudes ranging from 1000 to around 1800 m. The prominent peaks in the region include Pico do Pião, which stands at 1721m on the eastern side, and Lombada or Pico do Ibitipoca, reaching 1784 m on the western side (Forzza et al., 2013). The prevailing climate in the area is classified as Cwb according to the Köppen climate classification system, indicating a humid mesothermal climate with dry winters and mild summers. The average annual precipitation measures around 1532 mm, while the average annual temperature is recorded at 18.9°C (Rocha, 2013).

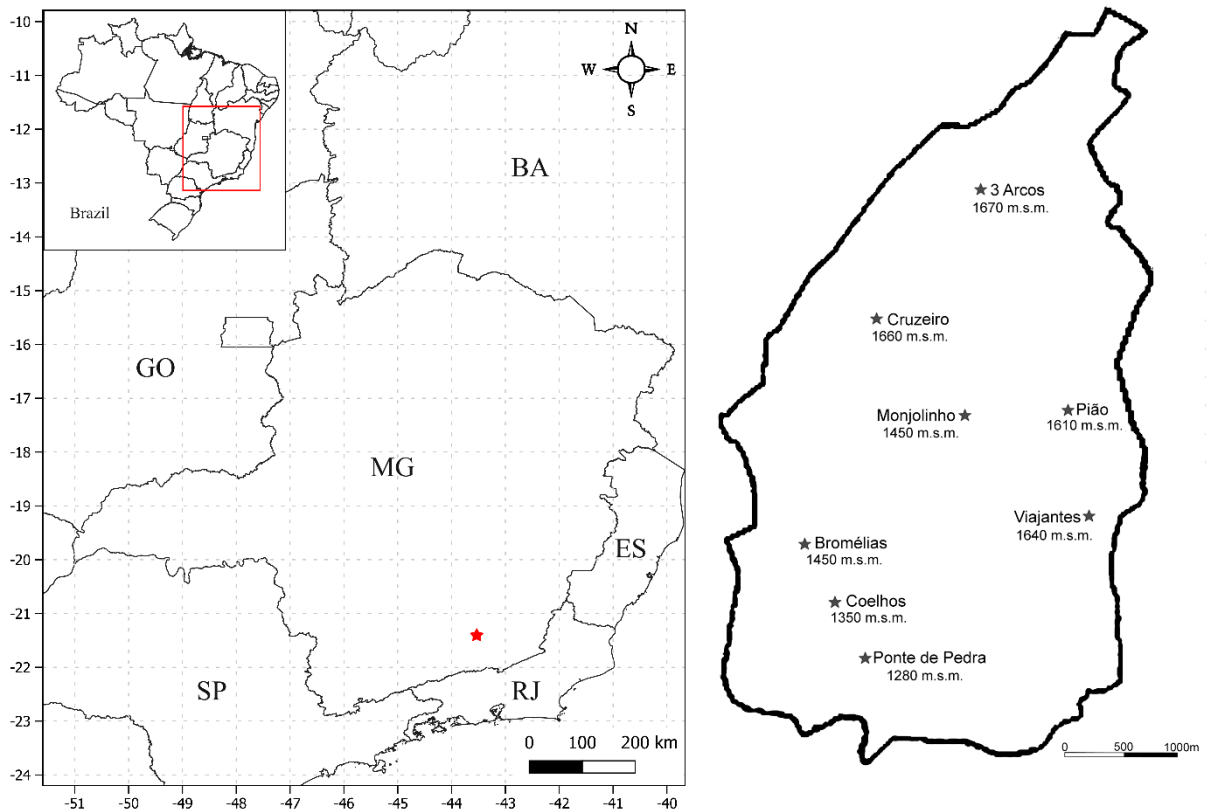


Fig. 1. Location of Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), and the eight study areas in Minas

Gerais, Brazil.

Located within the Atlantic Domain, the Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB) comprises a diverse array of grassland and forest physiognomies, making it an area of paramount importance for conserving the flora of Minas Gerais (Drummond et al., 2005; IEF, 2021). The PEIB is characterized by the prevalence of the *campina nebular* (cloud grassland) vegetation, which exhibits exceptional floristic richness and harbors numerous endemic species. Fragments of the cloud forests are interspersed with *campina nebular* (cloud grassland) vegetation, and comprise approximately 20% of the park's vegetation (Oliveira-Filho et al., 2013).

The physiognomy of the dwarf cloud forest within Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB) exhibits altitudinal variation and is categorized into four distinct vegetation types, delineated by differences in soil attributes, geographical location, and tree composition (Oliveira-Filho et al., 2013). The first type, *tenuissóllica humífera ripícola* (F1), occurs in shallow soils less than 0.5 m thick and is typically associated with watercourses and caves, with trees mean height of 8 m. The second type, *crassissóllica arenosa de encosta* (F2), thrives on the slopes of valleys, characterized by deep sandy soils with a thickness greater than 0.5 m, and trees with a mean of 7 m height. The third type, *tenuissóllica arenosa de encosta* (F3), is found on the valley slopes and consists of sandy, shallow soils less than 0.5 m thick, and the smallest tree with a mean height of 5 m. Unfortunately, the fourth formation, *tenuissóllica humífera de encosta*, which occurs in moist and shallow soils less than 0.5 m thick on the valley slopes, was not included in this study due to limited accessibility (Furtado and Menini Neto, 2018).

The vegetation types investigated in this study exhibit a continuous gradient, with F1 situated in close proximity to caves within the park, providing natural wind protection. These areas are often found near watercourses such as Pião, Viajantes, Cruzeiro, and Três Arcos, although they can also be absent in certain locations like Coelhos and Bromeliads. The presence of organic-rich soils in F1 supports the development of dense vegetation and emergent trees. F2, positioned slightly more exposed to winds due to its location, features deep soils covered by mosses and dense arboreal vegetation, representing an intermediate stage. F3 serves as a transitional environment between the cloud forest and *campina nebular* (cloud grassland), characterized by sandy and shallow soils that act as an environmental filter. As a result, the tree community in F3 is sparser and more vulnerable to wind exposure (Furtado and Menini Neto, 2018; Fig. 2).

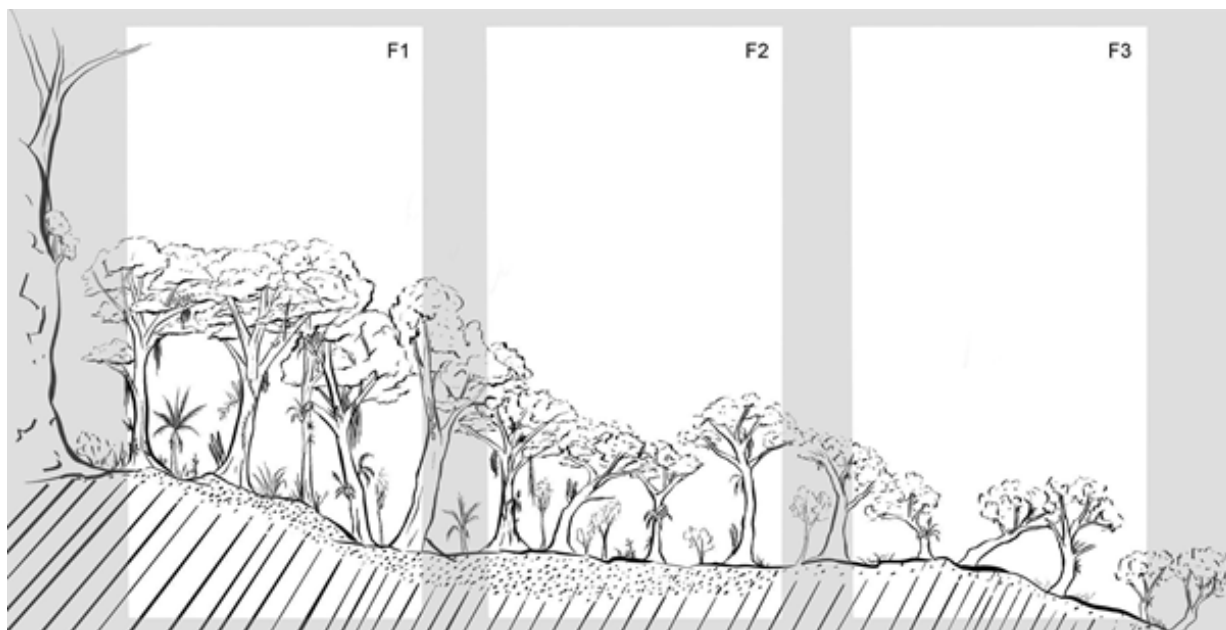


Fig. 2. The dwarf cloud forest exhibits a vegetation mosaic consisting of three delineated vegetation types: F1 (*tenuissóllica humífera ripícola*), F2 (*crassissóllica arenosa de encosta*), and F3 (*tenuissóllica arenosa de encosta*).

2.2. Data collection

From 2014 to 2015, we collected data within Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), employing a total of 24 plots, each measuring 10 x 20 m. We distributed eight plots in each of the three distinct vegetation types. The plots representing the F1 vegetation type were strategically positioned near cave entrances, serving as reference points for the other two vegetation types. These reference plots were chosen for their close proximity and similar altitudes to the F1 plots. Within each plot, we thoroughly examined all phorophytes (considered as the sampling units for this study) with a diameter at breast height (DBH) equal to or greater than 10 cm. Each tree was labeled with aluminum tags, and the presence of vascular epiphytic species was meticulously recorded. Specimen collection was limited to instances where it was deemed necessary, and all collected specimens were appropriately stored in the CESJ herbarium (acronym according to Thiers, 2023). Species identification was accomplished by consulting specialized literature, examining collections in the CESJ and RB herbariums (acronym according to Thiers, 2023), and seeking guidance from experts. Moreover, we categorized the identified species into three ecological categories based on their association with the phorophyte (holoepiphytic characteristics: epiphytic habit throughout their life cycle; facultative holoepiphytes: they can grow, in the same community, both on trees and in the soil; hemiepiphytes: epiphytic habit only during part of your life; Benzing 1990), and dispersal

modes following the Flora e Funga do Brasil (2023). Occurrence records of epiphytic species were also documented for each ecological stratum present on the phorophytes. These strata were categorized into four zones (adapted from the vertical zonation scheme by Johansson, 1974): the base of the trunk (A) and lower trunk (B) referred to as the trunk, the inner canopy (C), and the outer canopy (D) known as the canopy (Fig. 4). This methodology was adopted on the premise that a microclimatic gradient exists from the base to the apex of the phorophytes, potentially resulting in varying epiphytic composition vegetation within each ecological stratum (Nieder et al., 1999).

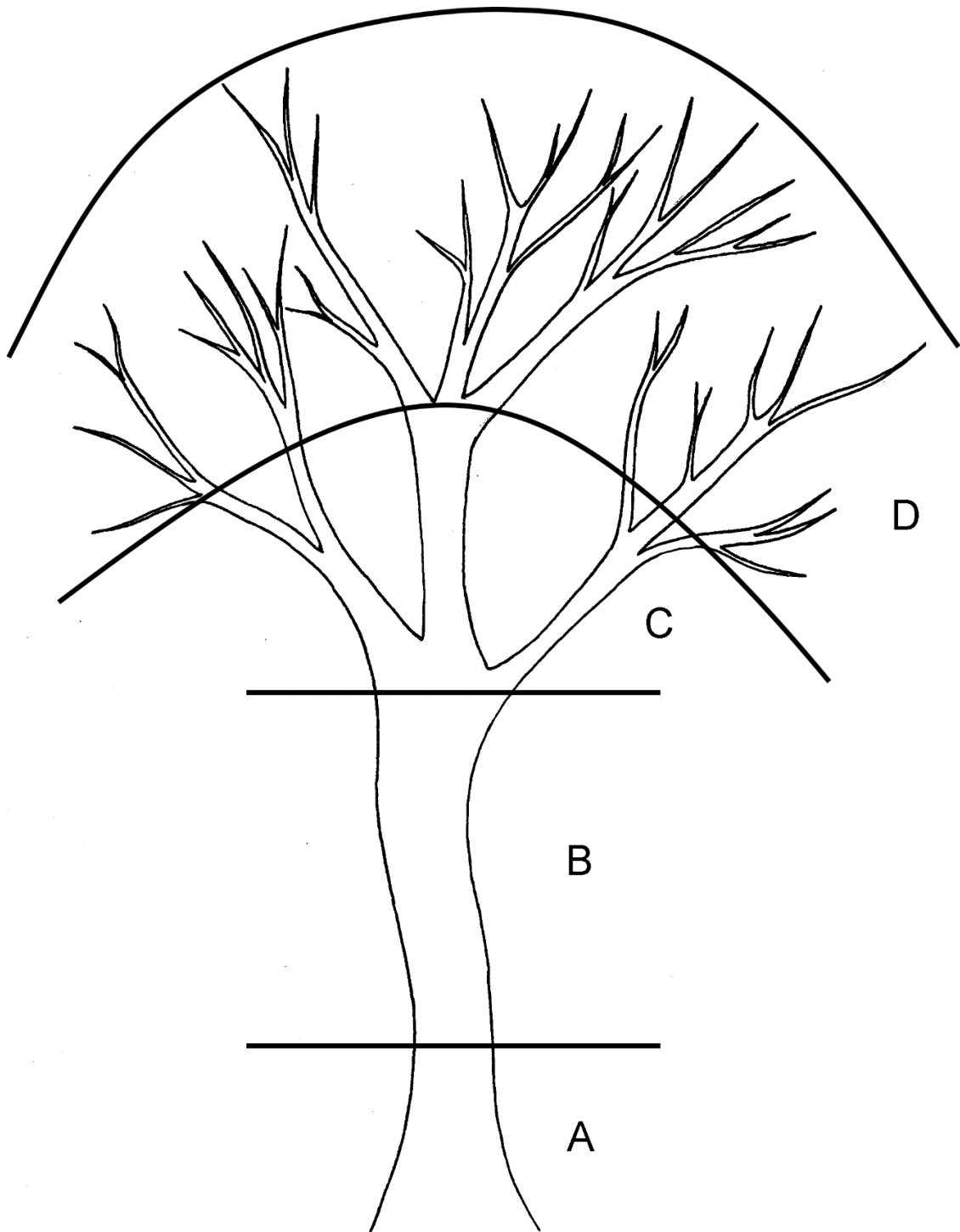


Fig. 3. Vertical division of the phorophyte into four distinct ecological zones, based on Johansson (1940). (A) base of the trunk, (B) lower trunk, (C) inner canopy and (D) outer canopy.

2.3. Statistical analyses

In order to assess the adequacy of the collected samples within each vegetation type, we utilized the 'iNEXT' package (Hsieh et al., 2020) to generate rarefaction, completeness, and sample coverage graphs (Fig. 4). To investigate differences in epiphytic species richness, ecological categorization, and dispersion among phorophytes strata, as well as the variation in total height and height of the first bifurcation (HFB) of phorophytes, we employed the Kruskal-Wallis test. The richness of epiphytes in each ecological stratum, ecological categories, dispersal syndrome, height and HFB of phorophytes across the three vegetation types were tested for normality and homogeneity assumptions. Furthermore, pairwise comparisons between ecological strata and vegetation types were conducted using the Wilcoxon test. Statistical significance was determined at a significance level of $p < 0.05$.

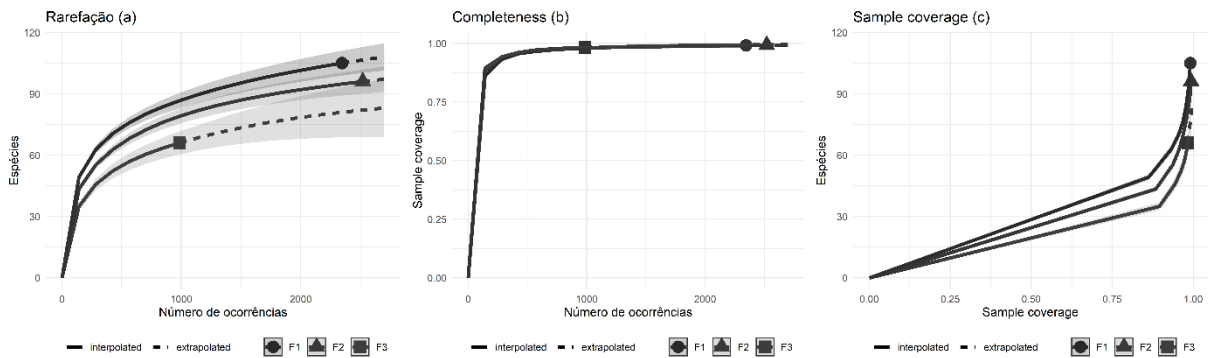


Fig. 4. Rarefaction, completeness, and sample coverage of epiphytes species in each of the vegetation types. F1 (*tenuissóllica humífera ripícola*), F2 (*crassissóllica arenosa de encosta*), F3 (*tenuissóllica arenosa de encosta*). Lines of the same color show 95% confidence intervals for each vegetation type.

In order to determine the classification of species as generalists or specialists within each vegetation type and ecological stratum (A, B, C, and D), we employed the Multinomial Species Classification Method analysis (CLAM). Which uses pooled species occurrence data from two groups to classify species into four categories: (1) 'group A specialist'; (2) 'group B specialist'; (3) 'generalist', and; (4) 'too rare to classify' (Chazdon et al., 2011). To examine the composition of epiphytic species within ecological strata, multivariate cluster analysis and Nonmetric Multidimensional Scaling (NMDS) were conducted. Dissimilarity between vegetation types (areas, phorophytes, and stratification) was assessed using the Sorensen distance (Sorensen, 1948) in the 'betapart' package (Baselga and Orme, 2012), with the results

visualized through cluster analysis. The presence of a nested pattern in the epiphyte community among vegetation types was evaluated using the nesting index proposed by Baselga (2010), followed by a cluster analysis for visualization. Additionally, to examine species turnover, the Simpson index was applied to quantify the degree of species replacement between environments (Simpson, 1943; Baselga, 2010), followed by a cluster analysis. The dissimilarity measure that best explains the pattern of beta diversity, indicating either nestedness or turnover was determined based on the observed increasing dissimilarity between communities (Baselga, 2010; Baselga and Orme, 2012).

Redundancy Analysis (RDA) was employed to investigate the relationships between environmental and biological variables. RDA was used to examine the correlation between beta-diversity among the three vegetation types and several environmental variables, including the total height of phorophytes, height of the first bifurcation (HFB), diameter at breast height (DBH), altitude, and bark characteristics (smoothness, presence of grooves, and roughness). The analysis excluded HFB due to its autocorrelation with total height ($r = 0.74$). Separate RDAs were conducted for each stratum and area, and the data were transformed and standardized using scaling 1. The significance of the RDAs was evaluated through permutation tests implemented in the 'vegan' package (Oksanen et al., 2013).

We employed the Mantel test implemented in the 'vegan' package (Oksanen et al., 2013) with 10,000 randomizations (Mantel, 1967) to investigate the spatial dependence and assess the floristic similarity between nearby areas. This analysis involved correlating two dissimilarity matrices: one based on floristic distance (Bray-Curtis, 1957) and the other on spatial distance (Euclidean distance). The spatial distances between areas were determined using georeferencing points obtained from a GPS device.

All statistical analyses were conducted using the R software (R Development Core Team, 2016).

3. Results

The PEIB community presented 128 species of vascular epiphytes, distributed in 62 genera and 19 families (Table S1). The richest family was Orchidaceae (Monocotyledons) with 51 species (39%) in 21 genera, being *Epidendrum* (8), *Gomesa* (7), and *Octomeria* (5), the most species-rich. The second richest family was Polypodiaceae (ferns) with 17 species (13%), distributed in 11 genera, among which *Pleopeltis* (3), *Campyloneurum* (2), *Cochlidium* (2), *Pecluma* (2), and *Serpocaulon* (2) are the most species-rich. The third was the Bromeliaceae

family with 14 species (11%) in six genera, being *Tillandsia* (5) and *Vriesea* (6) the most species-rich. The characteristic holoepiphytes were the most representative, with 85 species (66%), followed by the facultative holoepiphytes with 38 species (30%), and the hemiepiphytes, with 3 species (2%). While 104 (81%) anemochoric and 24 (19%) zoochoric species were found.

We found a similar species composition among the three vegetation types (beta diversity = 56,4%, Adonis $F = 1,76$; $DF = 2, 23$; $P = 0,09$). The geographical distance between areas was not related to the beta diversity (Mantel, $P > 0,08$). Although the composition was similar (beta diversity = 56,7%, Adonis $F = 2,55$; $DF = 1, 15$; $P = 0,052$), F3 vegetation type had a lower total species richness (66) than the F2 and F1 vegetation types (96 and 105 species, respectively, Fig. 5 and Fig. 6). The size (total height and DBH) and bark of trees, as well as altitude, influenced species composition between vegetation types (RDA, $F = 2,81$; $DF = 5, 18$; $P = 0,001$, Fig. 7). In turn, F1 and F2 presented phorophytes with greater height (Kruskal-Wallis = 614,09; $df = 2$; p -value = $2,2e-16$) and HFB (trunk) than F3 (Kruskal-Wallis = 42,216; $df = 2$; $p = 2,2e-16$; Fig. 8).

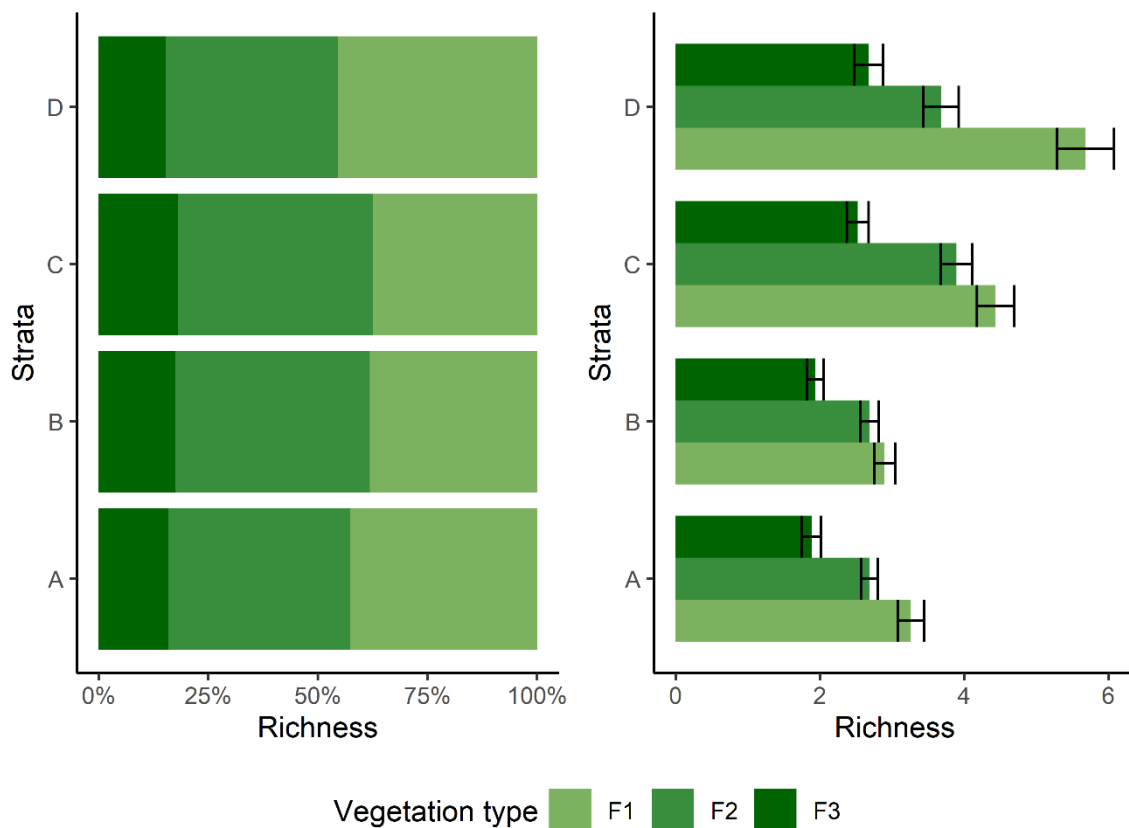


Fig. 5. Percentage (a) and mean and standard deviation (b) of the number of epiphytic species in each phorophyte stratum (A: base of the trunk, B: lower trunk, C: inner canopy, D: outer

canopy) for each vegetation type (F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*). The bars represent the standard deviation of mean epiphyte richness.

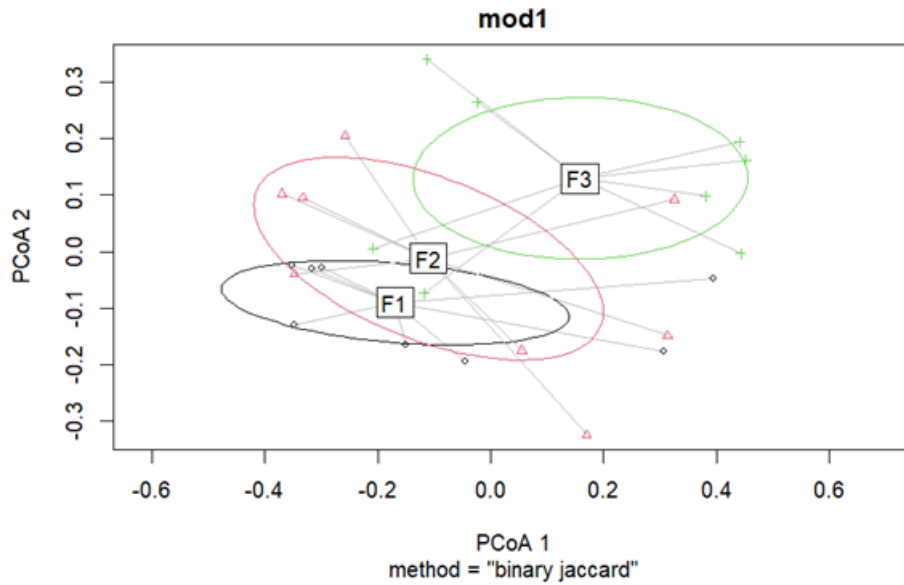


Fig. 6. The structure of the epiphytic assembly was analyzed using Principal Coordinate Analysis (PCoA) to visualize the Bray-Curtis dissimilarities among the three vegetation types: F1 (*tenuissóllica humífera ripícola*), F2 (*crassissóllica arenosa de encosta*), and F3 (*tenuissóllica arenosa de encosta*), PCoA1 (21,8%) e PCoA (6,1%).

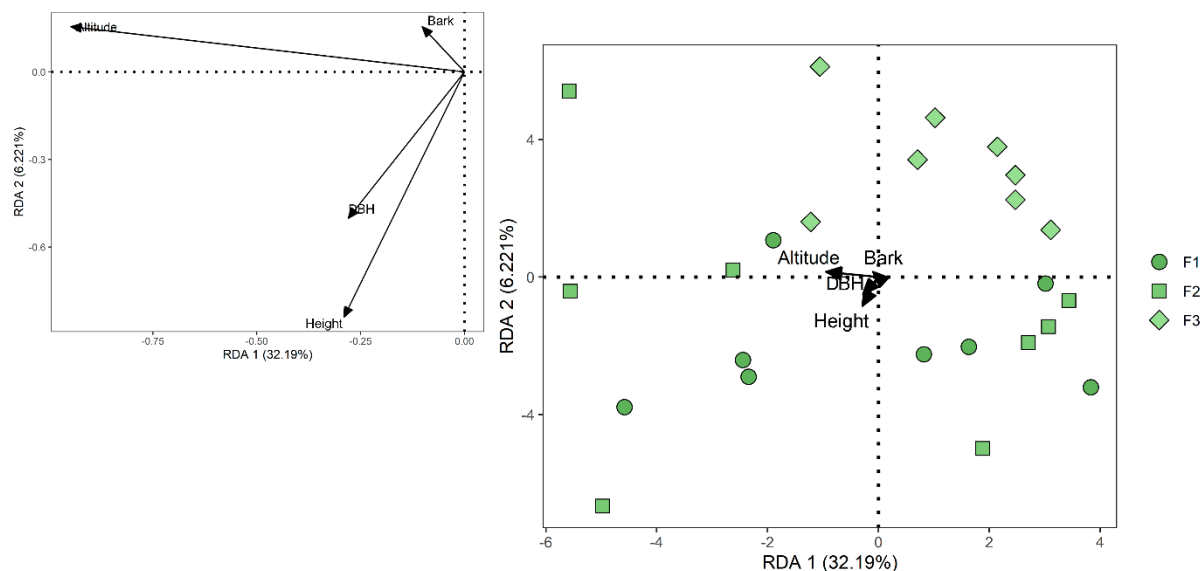


Fig. 7. Epiphyte species ordination diagram from the RDA analysis with environmental variables: altitude, bark, DAPm (mean diameter breast height), Altm (mean height) represented by blue arrows and species represented by red arrows. The vegetation types F1: *tenuissóllica*

humífera ripícola, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*.

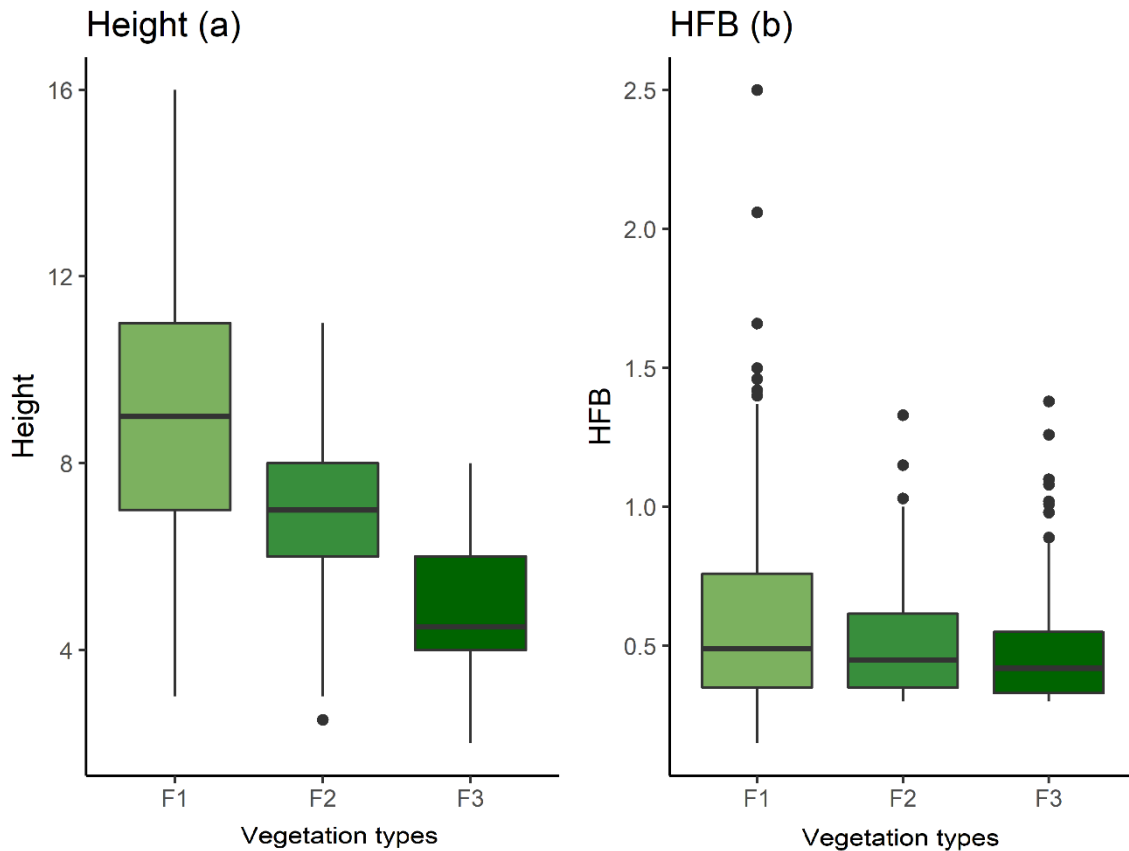


Fig. 8. The boxplot illustrates the height (a) and height of the first bifurcation (HFB) (b) of the phorophytes across the different vegetation types. (F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*).

Composition did not differ across the four strata, regardless of vegetation type (beta diversity = 13,3%, Adonis $F = 0,74$; $DF = 3, 95$; $P = 0.74$). The canopy strata (C and D) did not differ from each other, as well as the trunk strata (A and B). However, strata C and D (from now on called canopy) showed greater richness than strata A and B (from now on called trunk) (Kruskal-Wallis = 53,5, $df = 3$; $p\text{-value} = 1.455e-11$, Fig. 9). Among the three most representative families, Orchidaceae did not present vertical stratification (Kruskal-Wallis = 3.5065, $df = 3$, $p\text{-value} = 0.3199$), while Polypodiaceae and Bromeliaceae showed vertical stratification (Kruskal-Wallis = 40.524, $df = 3$, $p\text{-value} = 8.248e-09$ and Kruskal-Wallis = 46.703, $df = 3$, $p\text{-value} = 4.019e-10$) with the D strata (outer canopy) showing greater richness (Fig. 10). The tank and atmospheric Bromeliaceae species demonstrate similar patterns, being canopy the richest stratum (Kruskal-Wallis = 10.293, $df = 3$, $p\text{-value} = 0.01$ and Kruskal-Wallis = 13.581, $df = 3$, $p\text{-value} = 0.003$; Fig. 11).

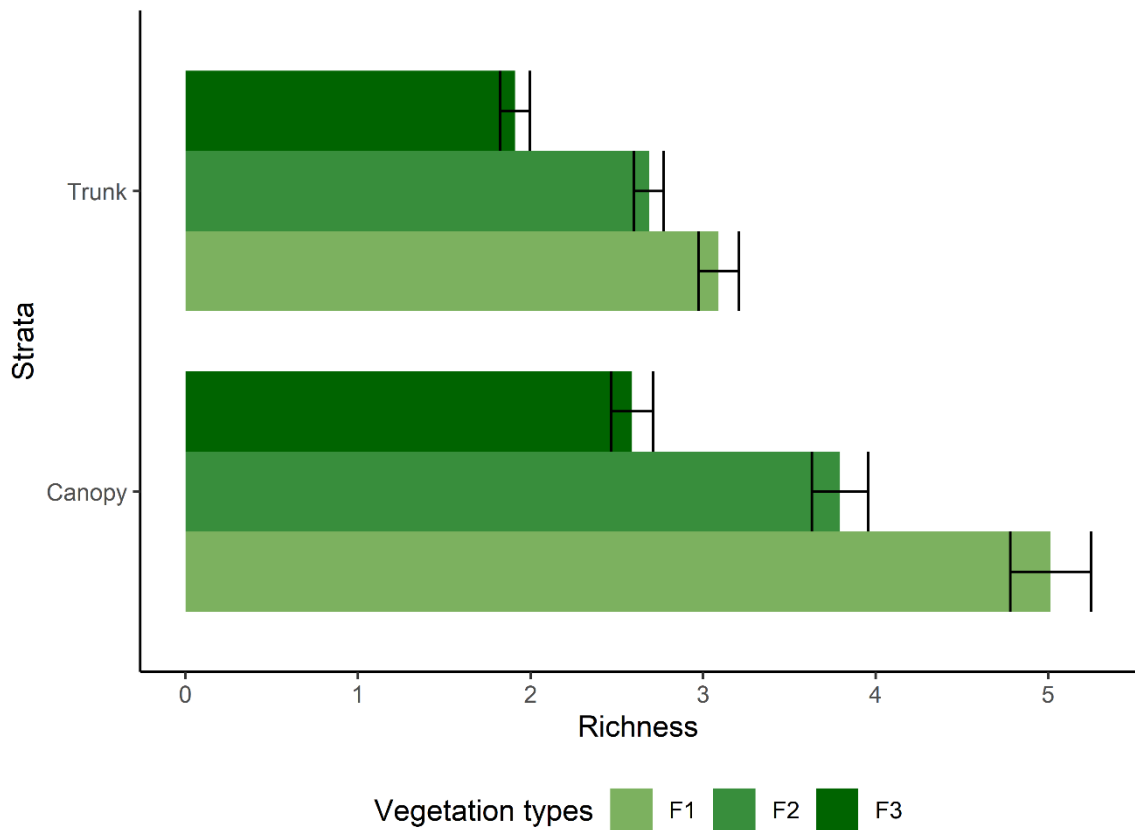


Fig. 9. Mean and standard deviation of trunk stratification (A: base of the trunk, B: lower trunk) and canopy (C: inner canopy, D: outer canopy) for each vegetation type (F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*).

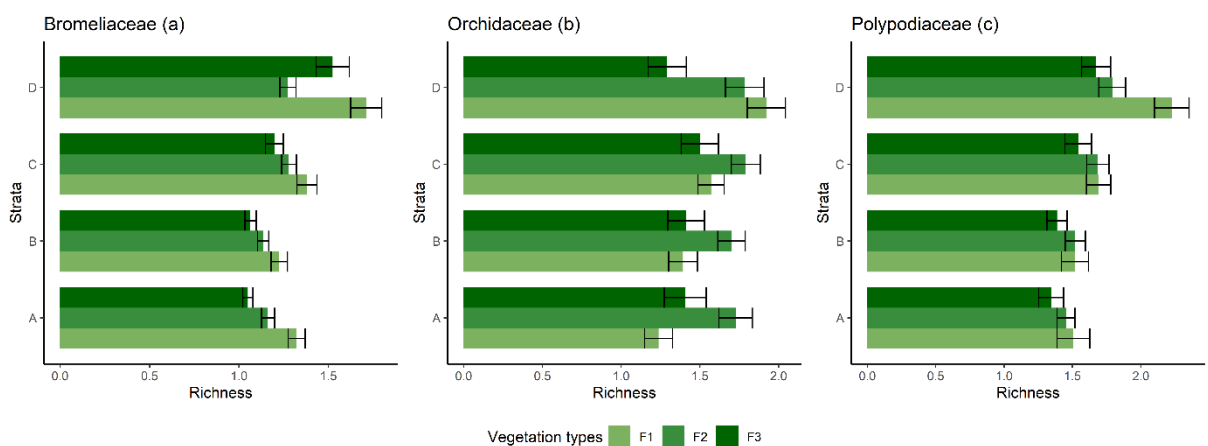


Fig. 10. Mean and standard deviation of each strata A: base of the trunk, B: lower trunk, C: inner canopy, D: outer canopy for each vegetation types (F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*) in the main families Bromeliaceae, Orchidaceae, and Polypodiaceae.

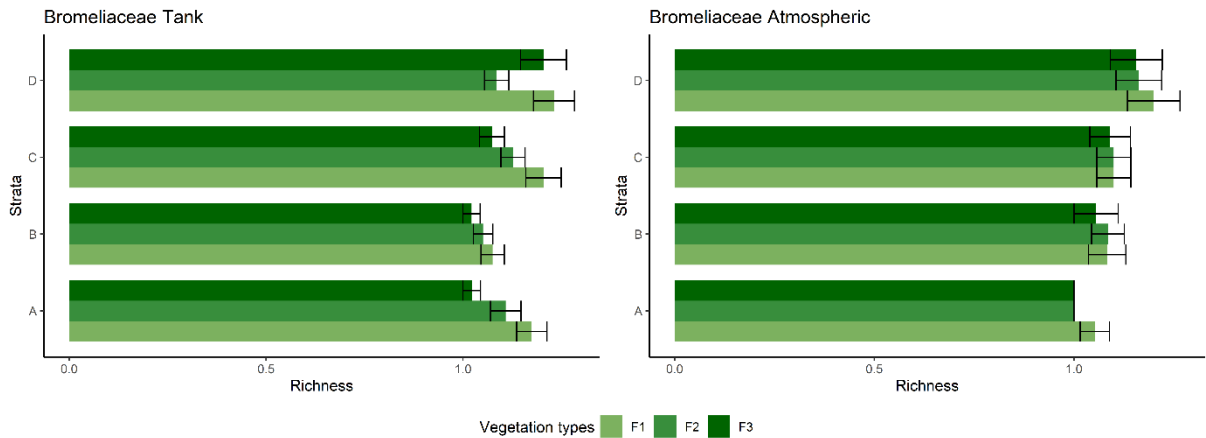


Fig. 11. Mean and standard deviation of each strata A: base of the trunk, B: lower trunk, C: inner canopy, D: outer canopy for each vegetation types (F1: *tenuissóllica humífcola ripíccla*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*) in the family Bromeliaceae: trunk and atmospheric.

We did not find indicator species either from vegetation types or from different strata. The generalist species (occurring in all strata) in F1 were *Pleopeltis hirsutissima* (Polypodiaceae) and *Tillandsia stricta* (Bromeliaceae), in F2 were *P. hirsutissima* (Polypodiaceae) and *Vriesea penduliflora* (Bromeliaceae), while in F3 they were *P. macrocarpa* (Polypodiaceae) and *V. penduliflora* (Bromeliaceae). The species that occurred mostly on the trunk (strata A and B), regardless of the vegetation types, were *T. stricta* (Bromeliaceae) and *P. hirsutissima* (Polypodiaceae), and in the canopy (strata C and D) were *V. penduliflora* (Bromeliaceae) and *P. hirsutissima* (Polypodiaceae) (Table S.1). Regardless of the vegetation types, the exclusive trunk species were: *Begonia* sp. (Begoniaceae), *Cochlidium punctatum* (Polypodiaceae), *Lellingeria piculate* (Polypodiaceae), *Peperomia diaphanoides* (Piperaceae), while the canopy exclusives were: *Rumohra adiantiformis* (Dryopteridaceae) and the species: *Bulbophyllum granulatum*, *Octomeria rubrifolia*, *O. wawrae* and *Pleurothallis rubens* (Orchidaceae).

However, when viewed by the vegetation types, F1 presented species that did not have as many records when compared to the other vegetation types. On the trunk, the species *Nidularium ferdinandocoburgii* (Bromeliaceae) (41 occurrences) presented the highest number of records, followed by *Hymenophyllum polyanthos* (Hymenophyllaceae) (39 occurrences), *T. stricta* (32 occurrences) and *V. friburgensis* (26 occurrences). In both canopy strata the most common species were *P. hirsutissima* (54 and 66 occurrences) and *T. stricta* (44 and 49

occurrences). In F2, *Dichaea cogniauxiana* (Orchidaceae) (22 occurrences), *P. hirsutissima* (22 occurrences) and *T. stricta* (50 occurrences) were the most representative on the trunk. At the same time as in the canopy the species *P. hirsutissima* (50 and 41 occurrences), and *V. penduliflora* (43 and 42 occurrences) were dominant. F3 was the one with the lowest number of occurrences and showed a difference in richness between the trunk and crown strata. On the trunk, the species *V. penduliflora* (50 occurrences), and *Microgramma squamulosa* (Polypodiaceae) (21 occurrences), and *P. hirsutissima* (26 occurrences) were the species with the highest number of records. In the canopy, the species *V. penduliflora* (39 occurrences), *P. macrocarpa* (71 occurrences), and *T. stricta* (28 occurrences) were recorded as dominant in the number of records.

The holoepiphytes showed greater richness in all strata and vegetation types than the group comprising the facultative epiphytes and hemiepiphytes. The latter two groups showed the same pattern when we analyzed all species together: greater diversity in the crown than on the trunk in the three vegetation types (Fig. 12a). The dispersion syndrome, the anemochoric species showed greater richness than the zoochoric ones, and stratification with greater richness in the canopy in the vegetation types (Fig. 12b).

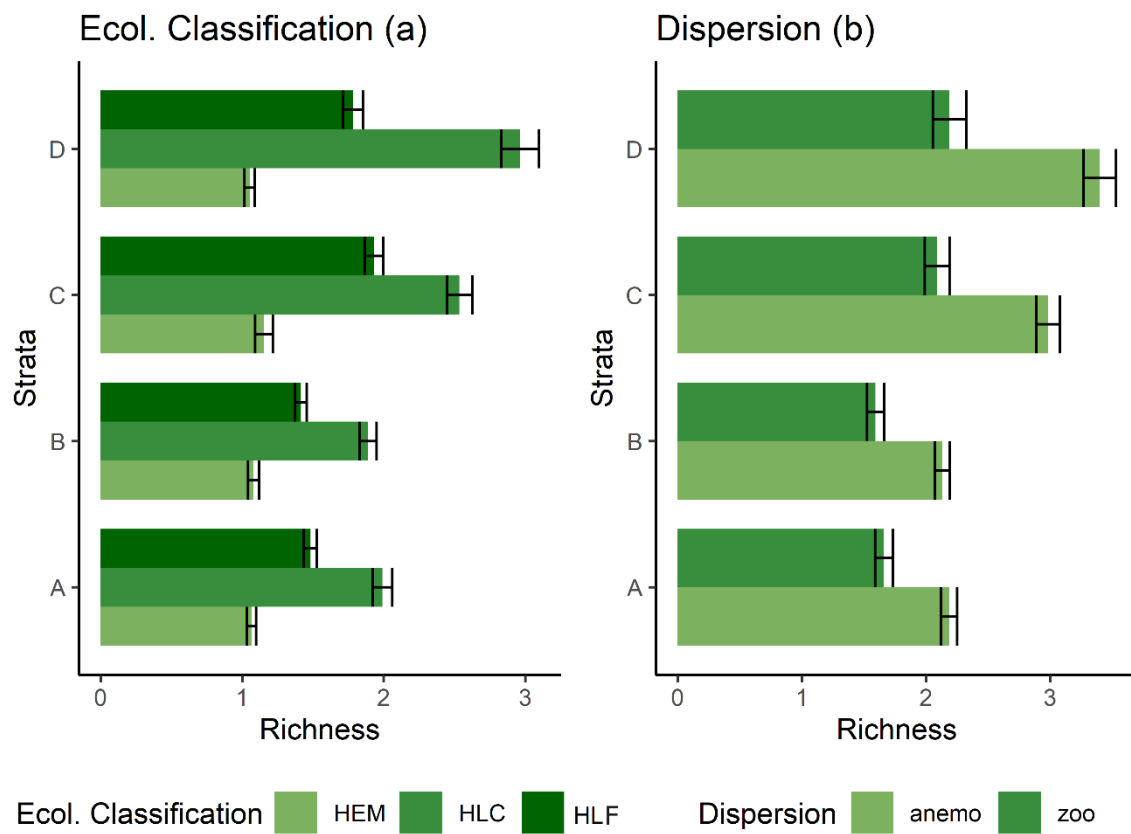


Fig. 12. Mean and standard deviation of ecological classification (a) and dispersion (b) of epiphytes species along the strata (A: base of the trunk, B: lower trunk, C: inner canopy, D: outer canopy) for each vegetation type (F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*). HEM – hemiepiphytes, HLC – characteristic holoepiphytes, HLF – facultative holoepiphytes, anem – anemochoric, zoo – zoochoric.

4. DISCUSSION

Our findings revealed a consistent pattern of higher species richness in the canopy compared to the trunk, while the composition between the strata remained similar. This pattern was observed across the three vegetation types examined in this study. Among the epiphyte families, Bromeliaceae and ferns (mainly Polypodiaceae) were the most frequent, with Orchidaceae being the richest family across all four tree strata. Holoepiphytes were more dominant than facultative and hemiepiphytes, exhibiting a consistent pattern of richness and composition across different vegetation types and stratifications. Anemochorous dispersal was more prevalent than zoochorous dispersal, and stratification was observed in both anemochorous and zoochorous species across all vegetation types. The height, DBH, bark characteristics of the host trees, as well as the altitude, influenced the stratification pattern in species composition.

4.1. Difference among vegetation types

Our study revealed that F3 vegetation (*tenuissóllica arenosa de encosta*) had lower species richness compared to the other two vegetation types. The species composition within the vegetation types was influenced by tree characteristics, such as tree size, bark texture, and microclimate, such as the altitude as a proxy. Acebey et al. (2017) also found significant differences in three areas of humid montane forest in Mexico, where the presence of unique or frequent species of ferns among the areas are related to microclimate and soil. F3 vegetation, proximity to *campina nebular (cloud grassland)*, i.e. open areas, benefits from high cloudiness throughout the day, creating a humid environment suitable for epiphytes (ter Steege and Cornelissen, 1989; Kluge and Kessler, 2011). However, F3 is located at the transition between dwarf cloud forest and *campina nebular (cloud grassland)*, away from the valley bottom, resulting in a large extent of open areas and the absence of a closed canopy. These

characteristics contribute to higher wind incidence, solar radiation, and shallow sandy soils with high drainage, leading to reduced local humidity (Oliveira-Filho et al., 2013; Furtado and Menini Neto, 2018). Conversely, F1 and F2 vegetation types (*tenuissóllica humifera ripícola* and *crassissóllica arenosa de encosta* [respectively](#)) provide a more favorable environment for high epiphyte richness, being closer to moisture-rich areas such as caves and watercourses (Rodela and Tarifa, 2002; Kluge and Kessler, 2011; Acebey et al., 2017). Alongside these characteristics, dwarf cloud forests also have a low canopy height, ranging from 3 to 10 m (Oliveira-Filho et al., 2013). The limited tree height hinders the formation of distinct microhabitats, which are crucial for supporting high diversity in epiphytes (Krömer et al., 2007).

4.2. Stratification

Our study revealed a consistent pattern across different vegetation types, showing that the canopy had higher species richness compared to the trunk. This pattern has also been observed in various Brazilian formations, including the mixed ombrophilous forest in the Southern region (Kersten and Silva, 2002), semideciduous forests (Bataghin et al., 2017; Marcusso et al., 2019), and inselbergs in the Southeast region (Couto et al., 2019), as well as humid montane forests in Bolivia (Krömer et al., 2007) and China (Zhao et al., 2015). The greater species richness in the canopy can be attributed to the availability of diverse microhabitats, increased light exposure, and the presence of debris and organic matter, which create favorable conditions for the colonization and growth of epiphytic species (Krömer et al., 2007; Kersten and Silva, 2002). Conversely, the lower species richness observed on the trunk is likely due to the scarcity of accidental or hemiepiphytic species in this zone (Acebey and Krömer, 2001; Addo-Fordjour et al., 2009). This phenomenon can be attributed to several factors. Firstly, the limited availability of attachment points on the trunk for epiphytic species results in diminished opportunities for successful colonization (Krömer et al., 2007). Moreover, heightened shading, as documented by ter Steege and Cornelissen (1989), and Furtado and Menini Neto (2016), exacerbates the challenge. Additionally, the influence of a colder climate plays a role, impacting species distribution. For instance, species from the Araceae family are typically less abundant in montane humid forests compared to their prevalence in lowland rain forests (Kreft et al., 2004; Acebey and Krömer, 2008).

Although all three vegetation types are classified as cloud forests, the variation in tree height among them plays a significant role in influencing the colonization process across the

different strata (Francisco et al., 2019). Since the majority of epiphytic species propagules are small and dispersed by wind (i.e., of orchids, ferns and Tillandsioideae; Benzing, 1990; Zotz, 2016), the height at which the tree first branches can be a critical factor in determining the colonization of epiphytic seeds. An experiment conducted by Shaw et al. (2004) demonstrated that depending on the height of the first branching and the architecture of the tree, the seed rain of epiphytes forms horizontal layers across different forest strata, consequently shaping the composition of the epiphyte community along the strata.

Among the various taxa studied, ferns, lycophytes, and Bromeliaceae exhibited a distinctive stratification pattern, revealing a higher richness in the crown region as opposed to the trunk. Notably, ferns and lycophytes play a pivotal role in shaping epiphytic communities within tropical and subtropical forests worldwide (Xu and Liu, 2005; Geraldino et al., 2010). Interestingly, in Cloud Forests situated above 1100 meters, there is a notable elevation-associated increase in species richness within each stratum. This phenomenon can be attributed to the fact that, as elevation rises, fern species are better adapted than other epiphyte families, to exploit varied habitats due to the diminished microclimatic disparities engendered by cloud cover (Acebey et al., 2017). Consequently, they can more effectively establish themselves throughout the canopy. Conversely, Bromeliaceae species possess adaptive characteristics such as leaf tanks, water-capturing scales, and effective seed dispersal mechanisms, enabling their colonization across various vertical strata (Smith, 1986; Fisher and Araújo, 1995; Freitas et al., 2016). Our study unequivocally corroborated the substantial presence of Bromeliaceae within the canopy, aligning perfectly with their established distribution pattern that indicates a higher richness in this upper stratum (Gentry and Dodson, 1987b; Benzing, 1990; Zotz, 2013; 2016). In contrast, Orchidaceae did not exhibit significant stratification in our study. However, variations can be observed within this family, as Orchidaceae species employing the ecophysiological CAM pathway were primarily located in exposed sites, highlighting notable distinctions between species growing on the trunk and those inhabiting the outer canopy (Zotz and Ziegler, 1997). Nonetheless, this family displayed a remarkable diversity across the study area, representing 39% of the recorded species, mainly due to their taxonomic diversity (Hietz and Hietz-Seifert 1995b; Zotz, 2016). Orchidaceae is recognized as one of the richest families in various tropical regions and can contribute up to 50% of the epiphytic diversity in many montane forests worldwide (Barthlott et al., 2001; Kelly et al., 2004; Krömer et al., 2007).

Among the specialist species exclusive to the canopy, some exhibit a small size, such as *Bulbophyllum granulosum* Barb.Rodr., *Octomeria rubrifolia* Barb.Rodr., *O. wawrae* Rchb.F.,

and *Anathallis rubens* (Lindl.) Pridgeon & M.W. Chase (Orchidaceae). This characteristic is likely an adaptation to the microclimatic variability experienced in the canopy, including higher light intensity, temperature fluctuations, stronger winds, lower humidity, and thinner branches, which pose challenges for the establishment and growth of certain species (Kersten and Silva, 2001; Krömer et al., 2007). However, *Rumohra adiantiformis* (G.Forst.) Ching (Dryopteridaceae), despite being a facultative holoepiphyte, primarily occurs in the inner canopy, where substrate accumulation provides favorable conditions for the development of its long and dense rhizomes, supporting its persistence in that location (Sundue et al., 2013). Among the trunk specialist species, four are facultative holoepiphytes: *Begonia* sp. (Begoniaceae), *Elaphoglossum vagans* (Mett. ex Kuhn) Hieron. (Dryopteridaceae), *Nematanthus strigillosus* (Mart.) H.E.Moore (Gesneriaceae), and *Peperomia diaphanoides* Dahlst. (Piperaceae). These species readily colonize the trunk, as observed in previous studies (e.g., Krömer et al., 2007; Oliveira-Filho et al., 2013). The other trunk specialist species belong to the family Polypodiaceae: *Cochlidium punctatum* (Raddi) L.E.Bishop and *Lellingeria apiculata* (Kunze ex Klotzsch) A.R.Sm. & R.C.Moran. These species belong to the group of grammitids characterized by chlorophyllous (green) spores (Kreier et al., 2008). In the montane forest, they encounter a favorable environment for their growth. Prior research has indicated that epiphytic fern richness notably increases in cloud-covered environments at higher altitudes compared to lower altitude settings, primarily due to the elevated humidity prevalent in such locations (Kessler, 2000; 2001; Kluge et al., 2006; Acebey et al., 2017).

4.3. Importance of findings for conservation

This study emphasizes the significance of conducting comprehensive investigations into vegetation formations to gain a deeper understanding of their unique characteristics. Our findings clearly demonstrate variations along both the horizontal and vertical gradients within the same cloud forest formation, influencing the richness and composition of the stratification. Deforestation in this important ecosystem could disrupt the complex relationships and patterns observed in epiphyte communities, leading to changes in their diversity, composition, and distribution across different strata and habitats. It is important to recognize that epiphytes are predominantly represented by families that face significant threats from human activities, including collection pressure and habitat fragmentation (Barros, 2007; Bataghin et al., 2008, 2012; Bernardi and Budke, 2010; Martinelli and Moraes, 2013; Bianchi and Kersten, 2014;

Dias-Terceiro et al., 2015; Menini Neto et al., 2016; Silva et al., 2017; Brazil Flora Group, 2021). These insights are vital not only for species reintroduction and the implications of deforestation in the ecosystem most endangered in the world (Meyers et al. 2000; Mittermeier et al. 2004), but also for shedding light on specific aspects of the study area and the species inhabiting it. There is a significant lack of research focusing on species reintroduction and its intricate interactions with both abiotic and biotic factors. This particular subject remains understudied, despite the fact that this group has demonstrated highly distinct performances and outcomes (Duarte and Gandolfi, 2017; Agudelo et al., 2019; Benavides et al., 2023). This underscores the importance of understanding the preferences and specificities of epiphytic species and their colonization areas in informing future decision-making processes for environmental protection policies.

4.4. Conclusion

The species composition exhibited remarkable similarity among the three vegetation types and within the strata. However, there were variations in species richness, with the canopy (strata C and D) showing higher richness compared to the trunk (strata A and B), and lower richness in F3 compared to the other two vegetation types. Notably, the stratification played a significant role for the families Polypodiaceae and Bromeliaceae, which displayed greater species richness in the canopy than on the trunk. These findings hold substantial importance for understanding epiphyte ecology for several reasons. The observed variations in species richness between the canopy and trunk, as well as among different vegetation types, underscore the significance of vertical stratification and habitat heterogeneity in shaping the diversity and distribution of epiphyte species. Unraveling these patterns can provide valuable insights into the drivers of species richness and the ecological processes influencing epiphyte communities. This information enhances our understanding of the ecological preferences and habitat requirements of different epiphyte taxa. By shedding light on species composition, richness patterns, and the role of stratification for specific epiphyte families, these findings contribute to a deeper comprehension of the ecological dynamics and functioning of epiphyte communities. Such knowledge is essential for the development of effective conservation and management strategies aimed at preserving epiphyte diversity and maintaining ecosystem integrity.

REFERENCES

Acebey, A., Krömer, T., 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del

- campamento Río Eslabón y de la Laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia. *Revista de La Sociedad Boliviana de Botánica* 3 (1/2), 104–23.
- Acebey, A., Krömer, T., 2008. Diversidad y distribución de Araceae de la reserva de la biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista mexicana de biodiversidad* 79(2), 466-471.
- Acebey, A.R., Krömer, T., Kessler, M., 2017. Species richness and vertical distribution of ferns and lycophytes along an elevational gradient in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Flora* 235, 83-91.
- Addo-Fordjour, P., Anning, A.K., Addo, M.G., Osei, M.F., 2009. Composition and distribution of vascular epiphytes in a tropical semideciduous forest, Ghana. *African Journal of Ecology* 47(4), 767–773. doi: 10.1111/j.1365-2028.2009.01072.x.
- Barros, F., 2007. A família Orchidaceae na Flora do Estado de São Paulo e suas espécies ameaçadas. In: Mamede MCH et al. (orgs), *Livro vermelho das espécies vegetais ameaçadas do estado de São Paulo*. Instituto de Botânica, São Paulo, p. 47–52
- 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* 152, 145- 156. doi:10.1023/A:1011483901452.
- Baselga, A., Orme, C.D.L., 2012. Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 808–812.
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol. Biogeogr.* 19, 134–143.
- Bataghin, F.A., Fiori, A., Toppa, R.H., 2008. Efeito de borda sobre epífitos vasculares em Floresta Ombrófila Mista, Rio Grande do Sul, Brasil. *O Mundo da Saúde* 32, 329–338.
- Bataghin, F.A., Pires, J.S.R., de Barros, F., Muller, A., 2017. Epífitas vasculares da Estação Ecológica Barreiro Rico: diversidade, abundância e estratificação vertical. *Hoehnea* 44, 158-169.
- Benzing, D.H., 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, New York, 372p.
- Bray, J.R., Curtis, J.T., 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographies* 27, 325-349.

- Bernardi, S., Budke, J., 2010. Estrutura da sinúsia epifítica e efeito de borda em uma área de transição entre Floresta Estacional Semidecídua e Floresta Ombrófila Mista. *Floresta* 40(1), 81–92.
- Bianchi, J.S., Kersten, R.A., 2014. Edge effect on vascular epiphytes in a subtropical Atlantic Forest. *Acta Botanica Brasilica* 28(1), 120–126.
- Brazil Flora Group (2021): Brazilian Flora 2020 project - Projeto Flora do Brasil 2020. v393.274. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Dataset/Checklist. doi:10.15468/1mtkaw
- Cabral, J.S., Petter, G., Mendieta Leiva, G., Wagner, K., Zotz, G., Kreft, H., 2015. Branchfall as a demographic filter for epiphyte communities: lessons from forest floor-based sampling. *PLoS One* 10, e0128019. doi:10.1371/journal.pone.0128019
- Chazdon, R.L., Chao, A., Colwell, R.K., Lin, S.Y., Norden, N., Letcher, S.G., ..., Arroyo, J.P., 2011. A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology* 92(6), 1332-1343.
- Couto, D.R., Francisco, T.M., Garbin, M.L., Dias, H.M., Pereira, M.C.A., Menini Neto, L., Pezzopane, J.E.M., 2019. Surface roots as a new ecological zone for occurrence of vascular epiphytes: a case study on *Pseudobombax* trees on inselbergs. *Plant Ecology* 220(11), 1071–1084. Doi: 10.1007/s11258-019-00976-3.
- 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.
- Dias-Terceiro, R.G., Peixoto, G.M., Gomes, V.S., Menezes, M.C., Neco, E.C., Pessoa, T.S.A., Fabricante, J.R., Albuquerque, M.B., 2015. Edge effect on vascular epiphytic composition in a fragment of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 29(2), 270–273.
- Drummond, G.M., Martins, C.S., Machado, A.B.M., Sebaio, F.A., Antonini, Y., 2005. Biodiversidade em Minas Gerais, um atlas para sua conservação. 2a ed, Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, 222p.
- IEF - Instituto Estadual de Florestas - Minas Gerais, 2021. Áreas Prioritárias - Estratégias para Conservação da Biodiversidade e dos Ecossistemas de Minas Gerais. 1ed. Belo Horizonte:

Universidade Federal de Minas Gerais. 169p.

- Forzza, R.C., Menini Neto, L., Salimena, F.R.G., Zappi D. (orgs)., 2013. Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno. Editora UFJF, Juiz de Fora
- Francisco, T.M., Couto, D.R., Evans, D.M., Garbin, M.L., Ruiz-Miranda, C.R., 2018. Structure and robustness of an epiphyte–phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg. *Austral Ecology* 43(8), 903-914.
- Francisco, T.M., Couto, D.R., Garbin, M.L., Muylaert, R.L., Ruiz-Miranda, C.R., 2019. Low modularity and specialization in a commensalistic epiphyte–phorophyte network in a tropical cloud forest. *Biotropica* 51(4), 509-518.
- Freitas, L., Salino, A., Menini Neto, L., Almeida, T.E., Mortara, S.R., Stehmann, J.R., Amorim, A.M., Guimarães, 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* 58, 65-79.
- Furtado, S.G., Menini Neto, L., 2018. Elevational and phytophysiognomic gradients influence the epiphytic community in a cloud forest of the Atlantic phytogeographic domain. *Plant Ecology* 219(6), 677-690.
- 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* 30(3), 422-436.
- Gentry, A.H., Dodson C.H., 1987a. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74(2), 205-233.
- Gentry, A.H., Dodson C.H., 1987b. Contribution of non trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19(2), 149-156.
- Geraldino, H.C.L., Caxambu, 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 Brasilica* 24, 469-482.
- Hietz, P., Hietz-Seifert, U., 1995a. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science*. Wiley 6(5), 719–728. doi:

10.2307/3236443.

- Hietz, P., Hietz-Seifert, U., 1995b. Intra and interspecific relations within an epiphyte community in a Mexican humid montane forest. *Selbyana* 16(2), 35-140.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A., 2020. iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity. R package version 2020. http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- Johansson, D., 1974. Ecology of vascular epiphytes in western African forest. *Acta Phytogeography* 59, 1-136.
- Jones. J.P., 2011. Monitoring species abundance and distribution at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology* 48(1), 9-13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01917.x>
- Karger, D.N., Kluge, J., Krömer, T., Hemp, A., Lehnert, M., Kessler, M., 2011. The effect of area on local and regional elevational patterns of species richness. *J Biogeogr* 38, 1177–1185. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02468.x
- 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* 20(6), 643-666.
- Kessler, M., 2000. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology*, 149, 181–193.
- Kessler, M., 2001. Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity Conservation*. 10, 1897–1921.
- 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* 25(3), 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* 24(2), 213-226.
- Kluge, J., Kessler, M., 2011. Influence of niche characteristics and forest type on fern species richness, abundance and plant size along an elevational gradient in Costa Rica. *Plant Ecol* 212,

1109-1121.

- Kluge, J., Kessler, M., 2006. Fern endemism and its correlates: contribution from an elevational transect in Costa Rica. *Diversity Distribution*, 12, 535–545.
- Kluge, J., Kessler, M., Dunn, R., 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate, and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecol. Biogeogr* 15, 358-71.
- Kreft, H., Köster, N., Küper, W., Nieder, J., & Barthlott, W., 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography*, 31(9), 1463-1476.
- Kreier, H. P., Zhang, X. C., Muth, H., & Schneider, H., 2008. The microsorioid ferns: Inferring the relationships of a highly diverse lineage of Paleotropical epiphytic ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48(3), 1155-1167.
- Krömer, T., Acebey, A., Kluge, J., & Kessler, M., 2013. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: a case study from Los Tuxtlas, Mexico. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(3), 197-210.
- Krömer, T., García-Franco, J. G., Toledo-Aceves, T., 2014. Vascular epiphytes as bioindicators of forest quality: anthropogenic impact on their diversity and composition. In: González-Zuarth, C.A., A. Vallarino, J. C. Pérez-Jimenez, & A. M. Low-Pfeng (Eds.), *Bioindicadores guardianes de nuestro futuro ambiental* (pp. 605-623). México, D. F. and Campeche, Mexico: Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC) – El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- 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* 189(2), 261-278.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer research* 27(2_Part_1), 209-220.
- Marcusso, G.M., Kamimura, V.A., Monteiro, R., 2019. Epiphyte-phanerophyte relationships: assessing the differences between Seasonal Semideciduous and Swamp Forests in Southeastern Brazil.

Hoehnea 46(2): e232018. doi: 10.1590/2236-8906-23/2018.

- Martinelli, G., Moraes, M.A., 2013. Livro vermelho da flora do Brasil. Andrea Jakobsson Estúdio Editorial, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 1100p.
- Menini Neto, L., Furtado, S.G., Zappi, D.C., Oliveira-Filho, A.T., Forzza, R.C., 2016. Biogeography of epiphytic Angiosperms in the Brazilian Atlantic forest, a world biodiversity hotspot. *Revista Brasileira de Botânica* 39, 261–273.
- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J., Fonseca, G.A.B., 2004. Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX & Agrupacion Sierra Madre, Cidade do México. 392p.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A., Kent, J., 2000 Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858
- Nieder, J., Engwald, S., Barthlott, W., 1999. Patterns of Neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20(1), 66–7.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R.B., ..., Oksanen, M.J., 2013. Package 'vegan'. *Community ecology package*, version 2(9), 1-295.
- Oliveira-Filho, A.T., 2009. Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos? *Rodriguésia* 60(2), 237-258.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A., 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forest in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L., Viana, P.L., Valente, A.S.M., Salimena, F.R.G., Ferreira F.M., 2013. O mosaico de fitofisionomia do Parque Estadual do Ibitipoca. In: Forzza, R.C., Menini Neto, L., Salimena, F.R.G., Zappi, D. (eds) *Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno*. Editora UFJF, Juiz de Fora, pp 53–93.
- 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* 30, 188-198.

- Rocha G.C., 2013. O meio físico da região de Ibitipoca: características e fragilidade. In: Forzza, R.C., Menini Neto, L., Salimena, F.R.G., Zappi, D. (eds) Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno. Editora UFJF, Juiz de Fora, pp 27–52.
- Rodela, L.G., Tarifa, J.R., 2002. Clima da Serra do Ibitipoca, MG. Revista GEOUSP: Espaço e Tempo 11(1), 101-113.
- 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 280, 20122821. Doi: 10.1098/rspb.2012.2821.
- Schuettpelz, E., Trapnell, D.W., 2006. Exceptional epiphyte diversity on a single tree in Costa Rica. Selbyana 27 (1), 65-71.
- Shaw, D.C., 2004. Vertical organization of canopy biota. In: Forest canopies. Elsevier. Pp 73–101.
- Silva, V.L., Mallmann, I.T., Cunha, S., Schmitt, J.L., 2017. Impacto do efeito de borda sobre a comunidade de samambaias epifíticas em floresta com araucária. Revista Brasileira de Ciências Ambientais 45,19–32
- Simpson, G.G., 1943. Mammals and the nature of continents. American Journal of Science 241, 1–31
- Smith, J.A.C., 1986. Comparative ecophysiology of crassulacean acid metabolism and 3-carbon pathway bromeliads. 4. Plant water relations. Plant, Cell and Environment 9, 395-410.
- Sorensen, T.A., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. K dan Vidensk Selsk Biol Skr 5, 1-34
- Sundue, M., Hirai, R.Y., Prado, J., 2013. *Rumohra glandulosissima* (Dryopteridaceae) a new species from the Atlantic Rainforest, and revision of the species occurring in Brazil. Systematic Botany 38(4), 915-924. <https://doi.org/10.1600/036364413X674869>.
- Taylor, A., Zotz, G., Weigelt, P., Cai, L., Karger, D. N., König, C., Kreft, H., 2022. Vascular epiphytes contribute disproportionately to global centres of plant diversity. Global Ecology and Biogeography 31(1), 62-74.

- ter Steege, H., Cornelissen, J.H.C., 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21(4), 331-339.
- Thiers, B., 2023. Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. The New York Botanical Garden. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> Accessed 09 de março 2023.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Yli-Halla, M., 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299, 241–244.
- Vetaas, O.R., Paudel, K.P., Christensen, M., 2019. Principal factors controlling biodiversity along an elevation gradient: Water, energy and their interaction. *Journal of Biogeography* 46(8), 1652–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.13564>
- Woods, C.L., Cardelús, C.L., Dewalt, S.J., 2015. Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *Journal of Ecology* 103(2), 421–430.
- 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* 13(2), 137–147.
- 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* 10(4), e0122210. doi:10.1371/journal.pone.0122210.
- Zotz, G., 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes—a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171(3), 453-481.
- Zotz, G., 2016. *Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes*. Springer International, Germany. 282p.
- Zotz, G., Weigelt, P., Kessler, M., Kreft, H., Taylor, A., 2021. EpiList 1.0: a global checklist of vascular epiphytes. *Ecology Epub-ahead*
- Zotz, G., & Ziegler, H., 1997. The occurrence of crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes from Central Panama. *New Phytologist* 137(2), 223-229.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1. List of 128 vascular epiphytes species, attributed to 64 genera and 18 families. EC – Ecological category. hlc - characteristic holoepiphytes, hlf – facultative holoepiphytes; hem – hemiepiphytes. Disp – Dispersion, anem: anemochoric, zoo – zoochoric. F1: *crassissóllica arenosa de encosta*; F2: *tenuissóllica arenosa de encosta*; F3: *tenuissóllica humífera de encosta*. (A) base of the trunk, (B) lower trunk, (C) inner canopy and (D) outer canopy. After the family's names in brackets are presented the number of genera and species.

Family/Species	EC	Disp	Occurrences			Occurrences in stratas from each vegetation types											
			F1	F2	F3	A1	A2	A3	B1	B2	B3	C1	C2	C3	D1	D2	D3
Araceae (2/4)																	
<i>Anthurium minarum</i> Sakur. & Mayo	hlf	zoo	33	33	5	12	8	1	4	6	0	10	14	4	7	5	0
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	hlc	zoo	49	15	0	5	1	0	7	4	0	20	5	0	17	5	0
<i>Anthurium sp.</i>		zoo	3	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Philodendron appendiculatum</i> Nadruez & Mayo	hem	zoo	54	23	3	22	15	0	14	4	0	10	4	3	8	0	0
Aspleniaceae (1/7)																	
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	hlc	anem	17	8	6	8	2	3	4	0	2	2	3	1	3	3	0
<i>Asplenium auritum</i> Sw.	hlc	anem	16	4	10	3	1	6	2	0	1	8	2	1	3	1	2
<i>Asplenium feei</i> Kunze ex Fée	hlf	anem	6	0	0	4	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Asplenium geraense</i> (C.chr.) Sylvestre	hlf	anem	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Asplenium incurvatum</i> Fée	hlf	anem	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Asplenium praemorsum</i> Sw.	hlf	anem	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Asplenium serra</i> Langsd. & Fisch.	hlf	anem	15	0	0	7	0	0	2	0	0	4	0	0	2	0	0
Begoniaceae (1/1)																	
<i>Begonia sp.</i>	hlf	anem	10	0	0	8	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Bromeliaceae (6/15)																	
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	hlc	zoo	12	6	1	0	0	0	3	2	0	3	3	0	6	1	1
<i>Billbergia distachia</i> (Vell.) Mez	hlf	zoo	13	3	6	5	1	0	3	0	0	4	2	6	1	0	0
<i>Neoregelia ibitipocensis</i> (Leme) Leme	hlf	zoo	8	2	3	4	0	0	1	1	1	2	1	2	1	0	0

Family/Species	EC	Disp	Occurrences			Occurrences in stratas from each vegetation types											
			F1	F2	F3	A1	A2	A3	B1	B2	B3	C1	C2	C3	D1	D2	D3
<i>Nidularium ferdinandocoburgii</i> Wawra	hlf	zoo	102	52	3	41	16	3	19	15	0	22	15	0	20	6	0
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	hlc	anem	13	11	4	1	0	0	1	4	1	4	4	0	7	3	3
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	hlc	anem	26	34	26	4	5	1	5	3	18	7	13	2	10	13	5
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	hlc	anem	158	143	49	33	38	16	32	34	0	44	36	4	49	35	29
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	hlc	anem	1	5	30	0	1	0	1	2	0	0	2	30	0	0	0
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	hlc	anem	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vriesea bituminosa</i> Wawra	hlf	anem	28	30	27	7	5	6	1	5	8	10	7	1	10	13	12
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	hlf	anem	96	135	29	28	31	9	26	25	1	21	35	8	21	44	11
<i>Vriesea gutatta</i> Linden & André	hlc	anem	0	1	16	0	0	0	0	0	0	0	1	15	0	0	1
<i>Vriesea heterostachys</i> (Baker) L.B.Sm.	hlc	anem	0	0	5	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Vriesea longicaulis</i> (Baker) Mez	hlf	anem	80	82	15	31	14	2	17	15	5	20	20	0	12	33	8
<i>Vriesea penduliflora</i> L.B.Sm.	hlf	anem	99	189	115	12	17	26	16	20	24	30	68	39	41	84	26
Cactaceae (4/6)																	
<i>Hatiora salicornioides</i> (Haw.) Britton & Rose	hlf	zoo	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0	1	2	4	1	0
<i>Lepismium houlettianum</i> (Lem.) Barthlott	hlc	zoo	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Rhipsalis floccosa</i> Salm-Dyck ex Pfeiff.	hlc	zoo	27	39	8	1	4	4	2	9	0	10	10	0	14	16	4
<i>Rhipsalis juengeri</i> Barthlott & N.P.Taylor	hlc	zoo	80	56	8	10	8	0	20	18	2	25	14	6	25	16	0
<i>Rhipsalis pulchra</i> Loefgr.	hlc	zoo	49	34	4	7	8	1	11	13	0	14	9	0	17	4	3
<i>Schlumbergera opuntiooides</i> (Loefgr. & Dusén) D.R. Hunt	hlc	zoo	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Clusiaceae (1/1)																	
<i>Clusia criuva</i> Cambess.	hlf	zoo	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
Dryopteridaceae (2/4)																	
<i>Elaphoglossum gayanum</i> (Fée) T.Moore	hlc	anem	17	34	4	4	14	3	5	8	0	6	8	1	2	4	0
<i>Elaphoglossum lingua</i> (C.Presl) Brack.	hlc	anem	6	1	0	5	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Elaphoglossum vagans</i> (Mett. ex Kuhn) Hieron.	hlf	anem	31	18	2	9	15	0	8	0	0	9	2	2	5	1	0

Family/Species	EC	Disp	Occurrences			Occurrences in stratas from each vegetation types											
			F1	F2	F3	A1	A2	A3	B1	B2	B3	C1	C2	C3	D1	D2	D3
<i>Ruhmora adianthiformis</i> (G.Forst.) Ching	hlf	anem	30	9	7	2	1	0	2	0	0	13	5	7	13	3	0
Gesneriaceae (2/2)																	
<i>Nematanthus strigillosus</i> (Mart.) H.E.Moore	hlf	zoo	32	42	5	6	8	5	6	5	0	13	18	0	7	11	0
<i>Sinningia cooperi</i> (Paxton) Wiehler	hlc	zoo	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Griselinaceae (1/1)																	
<i>Griselinia ruscifolia</i> (Clos) Ball	hem	zoo	13	11	2	2	1	0	3	2	1	3	5	1	5	3	0
Hymenophyllaceae (2/3)																	
<i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw.	hlc	anem	107	21	2	39	12	2	23	4	0	26	5	0	19	0	0
<i>Hymenophyllum sp1</i>	hlc	anem	7	0	0	4	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Trichomanes polypodioides</i> L.	hlc	anem	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lycopodiaceae (1/3)																	
<i>Phlegmariurus biformis</i> (Hook.) B.Øllg.	hlc	anem	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Phlegmariurus fontinaloides</i> (Spring) B.Øllg.	hlc	anem	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Phlegmariurus heterocarpon</i> (Fée) B.Øllg.	hlc	anem	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0
Nephrolepidaceae (1/1)																	
<i>Nephrolepis sp.1</i>	hlc	anem	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Orchidaceae (25/51)																	
<i>Acianthera cryptophoranthoides</i> (Loefgr.) F.Barros	hlc	anem	0	1	39	0	1	1	0	0	0	0	0	38	0	0	0
<i>Acianthera luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	hlc	anem	4	0	2	0	0	0	0	0	0	3	0	2	1	0	0
<i>Acianthera saundersiana</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	hlc	anem	21	4	9	3	1	0	5	1	4	7	1	4	6	1	1
<i>Anathallis rubens</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	hlc	anem	28	54	5	0	2	1	2	4	1	5	12	0	21	36	3
<i>Bifrenaria aureofulva</i> (Hook.) Lindl.	hlc	anem	0	4	6	0	1	2	0	0	2	0	2	0	0	1	2
<i>Bifrenaria vitellina</i> (Lindl.) Lindl.	hlc	anem	43	101	13	9	28	3	12	35	4	14	29	3	8	9	3
<i>Bulbophyllum exaltatum</i> Lindl.	hlf	anem	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0
<i>Bulbophyllum granulosum</i> Barb.Rodr.	hlc	anem	17	4	12	0	0	0	0	0	4	4	1	0	13	3	8

Family/Species	EC	Disp	Occurrences			Occurrences in stratas from each vegetation types											
			F1	F2	F3	A1	A2	A3	B1	B2	B3	C1	C2	C3	D1	D2	D3
<i>Bulbophyllum micropetaliforme</i> J.E.Leite	hlc	anem	1	4	7	0	0	0	0	0	0	0	1	6	1	3	1
<i>Cattleya coccinea</i> Lindl.	hlf	anem	1	5	3	0	1	2	0	1	0	1	2	1	0	1	0
<i>Dichaea cogniauxiana</i> Schltr.	hlc	anem	59	134	19	4	41	9	12	32	0	20	40	1	23	21	9
<i>Encyclia patens</i> Hook.	hlc	anem	1	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Epidendrum armeniacum</i> Lindl.	hlc	anem	2	0	3	1	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Epidendrum chlorinum</i> Barb.Rodr.	hlc	anem	3	8	3	0	3	1	0	1	0	2	1	0	1	3	2
<i>Epidendrum difforme</i> Jacq.	hlc	anem	5	2	6	0	0	0	0	1	4	3	1	2	2	0	0
<i>Epidendrum paranaense</i> Barb.Rodr.	hlf	anem	23	89	10	3	21	2	2	27	1	11	32	5	7	9	2
<i>Epidendrum proligerum</i> Barb.Rodr.	hlc	anem	0	7	12	0	2	4	0	1	2	0	2	0	0	2	6
<i>Epidendrum ramosum</i> Jacq.	hlf	anem	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>Epidendrum rigidum</i> Jacq.	hlc	anem	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
<i>Epidendrum secundum</i> Jacq.	hlf	anem	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Eurystyles cogniauxii</i> (Kraenzl.) Pabst	hlc	anem	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gomesa glaziovii</i> Cogn.	hlf	anem	26	23	1	8	6	0	8	7	0	8	6	1	2	4	0
<i>Gomesa gomezoides</i> (Barb.Rodr.) Pabst	hlc	anem	12	2	0	4	0	0	3	0	0	4	1	0	1	1	0
<i>Gomesa praetexta</i> (Rchb.f.) M.W.Chase & N.H.Williams	hlc	anem	10	2	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	7	2	0
<i>Gomesa ranifera</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	hlc	anem	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0
<i>Gomesa uniflora</i> (Booth ex Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	hlc	anem	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Grobya amherstiae</i> Lindl.	hlc	anem	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Isabelia violacea</i> (Lindl.) van den Berg & M.W.Chase	hlc	anem	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R.Br.	hlc	anem	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Lankesterella gnoma</i> (Kraenzl.) Hoehne	hlc	anem	0	3	2	0	2	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Maxillaria brasiliensis</i> Brieger & Illg	hlf	anem	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Family/Species	EC	Disp	Occurrences			Occurrences in stratas from each vegetation types											
			F1	F2	F3	A1	A2	A3	B1	B2	B3	C1	C2	C3	D1	D2	D3
<i>Maxillaria notyloglossa</i> Rchb.f.	hlc	anem	3	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Maxillaria picta</i> Hook.	hlf	anem	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0
<i>Maxillaria subulata</i> Lindl.	hlf	anem	11	6	3	2	1	1	5	2	1	3	2	0	1	1	1
<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl.	hlc	anem	21	24	4	1	1	0	4	5	0	6	6	2	10	12	2
<i>Octomeria diaphana</i> Lindl.	hlc	anem	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Octomeria grandiflora</i> Lindl.	hlc	anem	17	14	4	6	5	1	4	2	0	4	3	3	3	4	0
<i>Octomeria rubrifolia</i> Barb.Rodr.	hlc	anem	3	7	4	0	0	0	1	0	1	0	3	0	2	4	3
<i>Octomeria wawrae</i> Rchb.f.	hlc	anem	6	5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	6	4	0
<i>Oncidium wentworthianum</i> Bateman ex Lindl.	hlc	anem	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Polystachya paulensis</i> Rchb.f.	hlc	anem	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0
<i>Prescottia stachyodes</i> (Sw.) Lindl.	hlc	anem	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Promenaea stapelioides</i> (Link & Otto) Lindl.	hlc	anem	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Prosthechea allemanoides</i> (Hoehne) W.E.Higgins	hlf	anem	11	28	13	2	4	4	5	6	0	1	13	0	3	5	9
<i>Prosthechea pachysepala</i> (Klotzsch) Chiron & V.P.Castro	hlf	anem	13	17	21	1	4	0	4	5	5	4	6	15	4	2	1
<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb.f.) Schltr.	hlc	anem	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scuticaria novaesii</i> F.Barros & Cath.	hlc	anem	1	3	14	0	1	0	1	0	14	0	1	0	0	1	0
<i>Stelis parvula</i> Lindl.	hlc	anem	35	63	0	2	7	0	5	12	0	9	21	0	19	23	0
<i>Stelis papaquerensis</i> Rchb.f.	hlc	anem	4	12	2	0	0	0	0	3	0	0	4	2	4	5	0
<i>Trichosalpinx montana</i> (Barb.Rodr.) Luer	hlc	anem	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	2	0
Piperaceae (1/5)																	
<i>Peperomia crinicaulis</i> C.DC.	hlc	zoo	18	4	0	8	1	0	2	1	0	4	2	0	4	0	0
<i>Peperomia diaphanoides</i> Dahlst.	hlf	zoo	2	9	0	2	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Peperomia galioides</i> Kunth	hlf	zoo	9	7	2	4	2	0	1	0	1	2	4	0	2	1	1
<i>Peperomia mandioccana</i> Miq.	hlc	zoo	40	25	4	15	11	1	2	4	1	9	8	1	14	2	1
<i>Peperomia tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.	hlc	zoo	81	64	5	16	9	3	18	16	0	26	22	0	21	17	2

Family/Species	EC	Disp	Occurrences			Occurrences in stratas from each vegetation types											
			F1	F2	F3	A1	A2	A3	B1	B2	B3	C1	C2	C3	D1	D2	D3
Polypodiaceae (10/17)																	
<i>Campyloneurum austrobrasillianum</i> (Alston) de la Sota	hlc	anem	16	2	2	4	2	0	4	0	0	6	0	2	2	0	0
<i>Campyloneurum nitidum</i> (Kaulf.) C.Presl	hlc	anem	2	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Cochlidium punctatum</i> (Raddi) L.E.Bishop	hlc	anem	15	73	15	7	25	5	3	24	9	3	14	1	2	10	0
<i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E.Bishop	hlc	anem	4	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lellingeria apiculata</i> (Kunze ex Klotzsch) A.R.Sm. & R.C.Moran	hlc	anem	35	38	7	20	17	4	7	11	2	2	5	1	6	5	0
<i>Leucotrichum organense</i> (Gardner) Labiak	hlc	anem	5	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Melpomene pilosissima</i> (M.Martens & Galeotti) A.R.Sm. & R.C.Moran	hlc	anem	59	71	3	13	28	3	11	19	0	15	15	0	20	9	0
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	hlf	anem	66	47	42	12	7	21	11	8	0	19	16	0	24	16	21
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	hlf	anem	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pecluma pectinatiformis</i> (Lindm.) M.G.Price	hlc	anem	16	4	2	4	2	1	4	1	0	5	0	1	3	1	0
<i>Pecluma truncorum</i> (Lindm.) M.G.Price	hlc	anem	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	hlf	anem	3	0	26	0	0	0	2	0	26	1	0	0	0	0	0
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E.Fourn.	hlc	anem	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	hlc	anem	165	245	71	21	51	20	24	50	23	54	74	0	66	70	28
<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	hlc	anem	66	83	89	11	4	19	2	8	1	15	29	36	38	42	33
<i>Serpocaulon catharinae</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	hlf	anem	92	127	14	10	18	9	17	25	0	32	49	0	33	35	5
Pteridaceae (2/4)																	
<i>Radiovittaria gardneriana</i> (Fée) E.H.Crane	hlc	anem	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Radiovittaria stipitata</i> (Kunze) E.H.Crane	hlc	anem	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	1	0
<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	hlc	anem	1	0	8	0	0	0	1	0	8	0	0	0	0	0	0
<i>Vittaria lineata</i> (L.) Sm.	hlf	anem	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
Rubiaceae (1/1)																	

Family/Species	EC	Disp	Occurrences			Occurrences in stratas from each vegetation types											
			F1	F2	F3	A1	A2	A3	B1	B2	B3	C1	C2	C3	D1	D2	D3
<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	hlf	zoo	1	7	1	0	2	0	0	2	0	0	2	1	1	1	0
Solanaceae (1/1)																	
<i>Dyssochroma viridiflorum</i> (Sims) Miers	hem	zoo	81	34	10	22	8	1	23	8	0	22	8	9	14	10	0

CAPÍTULO 2 - HÁ VIDA APÓS A MORTE? IMPACTOS DE FORÓFITOS MORTOS NA RIQUEZA E COMPOSIÇÃO DE EPÍFITAS VASCULARES

Revista para submissão: PLANT ECOLOGY

**Is there life after death? Impacts of Dead Phorophytes on Vascular Epiphyte
Richness and Composition**

Camila Nardy Delgado^{a*}, Samyra Gomes Furtado^b, Luiz Menini Neto^c,
Flavio Nunes Ramos^{d,a}

^a Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Alfenas, R. Gabriel Monteiro da Silva, 700, Centro, 37130-001, Alfenas. MG, Brazil.

^b Centro Universitário UniAcademia, *Campus* Arnaldo Janssen, R. Luz Interior, 345, Santa Luzia, 36030-776, Juiz de Fora, MG, Brasil

^c Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento Botânica, *Campus* Universitário, R. José Lourenço Kelmer s/n, Bairro São Pedro, 36036-900, Juiz de Fora, MG, Brazil

^d Universidade Federal de Alfenas, Instituto de Ciências da Natureza, Rua Gabriel Monteiro da Silva, 7000, Bairro Centro, 37130-000, Alfenas, MG, Brazil.

* Corresponding author.

E-mail addresses: camilanardybio@gmail.com (C.N. Delgado).

RESUMO

Os padrões de distribuição das epífitas vasculares destacam a relação positiva idade/tamanho do forófito e a riqueza, mas o que acontece após a morte do forófito é previsto como uma perda rápida de espécies. Assim, o presente estudo avaliou quais características dos forófitos mortos em pé, e da espécie *Eremanthus erythropappus* (DC.) MacLeish (popularmente conhecida como “Candeia”) devido ao fácil reconhecimento mesmo após a morte, terão mais influência na colonização e recrutamento de epífitas vasculares em uma nanofloresta nebulosa. Para avaliar esse padrão, foram estabelecidas 24 parcelas de 20 x 10 m em três fitofisionomias da nanofloresta nebulosa do Parque Estadual de Ibitipoca (Minas Gerais). Foram feitas análises nas diferentes subfitofisionomias diferenciadas pelos tipos de solos (denominados F1, F2 e F3), e determinadas as características dos forófitos vivos e mortos em pé, e também para os indivíduos de Candeia, através da análise da diversidade alfa e beta (nestedness e turnover). Os resultados mostraram que a riqueza e a composição de epífitas vasculares entre indivíduos vivos e mortos diferiram, independentemente dos tipos de vegetação. Um padrão aninhado foi encontrado nos forófitos mortos em pé, pois eles apresentam um subgrupo de ~50% das espécies epifíticas encontradas em forófitos vivos. Já os indivíduos mortos em pé e vivos de “Candeia” apresentaram composição semelhante, devido às características de arquitetura e pela casca rugosa da espécie. Assim, esse padrão pode ser explicado pela alta umidade e altitude das nanoflorestas nebulosas que permitem o estabelecimento de epífitas apesar da morte de forófitos causando a perda de microclima.

Palavras-chave: Comensalismo, Diversidade alfa, Diversidade Beta, Floresta Atlântica, Floresta Nebulosa.

ABSTRACT

The distribution patterns of vascular epiphytes highlight the positive relationship age/size of the phorophyte and the richness, but what happens after the death of the phorophyte is predicted as a rapid loss of wealth. Thus, the present study evaluated which characteristics of standing dead phorophytes, and of species *Eremanthus erythropappus* (DC.) MacLeish (popularly known as “Candeia”) due easy recognition even after death, will have more influences on colonization and recruitment of vascular epiphytes in the dwarf cloud forest. To evaluate this pattern, plots of 20 x 10 m were established in three vegetation types of the dwarf cloud forest in the Parque Estadual de Ibitipoca, which present different types of soils (called

F1, F2, and F3), and determined the live and dead standing phorophytes, and for the individuals of “Candeia”, through analysis of alpha and beta diversity (nestedness and turnover). The results showed that the richness and composition of vascular epiphytes between living and dead-standing individuals differed, regardless of the vegetation types. A nested pattern was found in standing dead phorophytes, as they present a subgroup of ~50% of the epiphytic species found in living phorophytes. On the other hand, the dead standing and living individuals of “Candeia” showed a similar composition, due to the characteristics of the architecture and rough bark presented by the species. Thus, this pattern can be explained by the high humidity and altitude of dwarf cloud forests allows the establishment of epiphytes despite the death of phorophytes and loss of microclimate.

Key-words: Alpha diversity, Atlantic Forest, Beta diversity, Commensalism, Cloud forest.

INTRODUCTION

Epiphytes are plants that utilize other plant species as substrates and account for nearly 10% of the global diversity of the Plantae kingdom, especially in the tropics (Zotz 2021). They are a significant group of organisms supporting the hypothesis that phorophyte diversity contributes to the diversity of organisms dependent on them (Wagner and Zotz 2019). As phorophytes grow old, they provide various environmental conditions, including microclimate, architecture, physicochemical properties of barks and leaves, trunk diameter and available substrate for these plants (Wagner et al. 2015; Rasmussen and Rasmussen 2018). Larger phorophytes generally exhibit higher epiphytic species richness due to these characteristics (Burns and Dawson 2005; Flores-Palacios and Garcia-Franco 2006; Hirata et al. 2008).

In natural environments, disturbances such as storms, lightning, fires and pest outbreaks can lead to the mortality of these tree individuals (Stokland et al. 2012), with dead wood playing a significant role in forest ecosystems (Holeksa 2001). Depending on its level of decomposition, wood can provide habitat for various organisms, including bacteria, fungi, invertebrates, as well as nesting sites for birds and mammals (Staniaszek-Kik et al. 2016). However, it is expected that after the death of the phorophytes there will be a rapid decrease in the richness of the vascular epiphytes, mainly due to the reduction in available niches resulting from the loss of the crown, bark, branches or even the fall of the phorophytes themselves (Benzing 1981; Balfour and Bond 1993; Campbell and Newbery 1993; Lyons et al. 2000; Malizia 2003; Male and Roberts 2005). Consequently, epiphytes become exposed to increased light incidence,

reduced humidity, or closer proximity to the ground, which may lead to contact with pests and subsequent mortality (Staniaszek-Kik et al. 2014; 2016; 2019).

One of the primary reasons for the scarcity of studies conducted on this subject is the belief that, unlike mosses, liverworts and lichens, only generalist vascular plants colonize dead phorophytes (Staniaszek-Kik et al. 2016), making them less recognized as deadwood colonizers (Stokland et al. 2012). Research exploring the richness and structure of mosses, liverworts and lichens on dead phorophytes focus mainly on fallen logs, where the decay state of the wood is a crucial factor influencing the diversity and colonization of these organisms, along with external factors (as humidity and luminosity) and species dispersion limitations that provide the substitution of them. In this context, lichens represent the pioneer stage, followed by avascular plants as the secondary stage, and finally vascular epiphytes as the tertiary stage (Staniaszek-Kik et al. 2016; Patiño et al. 2018; Petter et al. 2020; Gora et al. 2021). Many fallen dead phorophytes manage to maintain the richness of vascular epiphytes through this ecological succession of lichens, mosses and liverworts, facilitating possible colonizations (Staniaszek-Kik et al. 2014; 2016; 2019; Matelson et al. 1995; Dittrich et al. 2011; Gora et al. 2021).

Hence, the present study aims to evaluate which characteristics of alive phorophytes and standing dead phorophytes have the most significant influence on the colonization process and development of vascular epiphytes across different vegetation types of dwarf cloud forest. We tested the hypothesis that the richness of standing dead phorophytes decrease due to the reduction in available niches from the loss of the crown and bark. To address this, we sought to answer the following questions: 1) Is it possible to observe the same diversity and composition of vascular epiphytes in dead and living phorophytes? 2) Are there differences in composition and structure between the standing dead phorophytes within the assemblages of the three vegetation types?

MATERIALS AND METHODS

Study area

The Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB) is located in the southeast region of Minas Gerais, in the district of Conceição de Ibitipoca (Lima Duarte). Geographically, it is a divider between the plateaus of Itatiaia and Andrelândia, with coordinates 21°40'-21°44'S latitude 43°52'-43°55'W longitude (Menini Neto and Salimena 2013; Figure 13). The PEIB is part of the Serra da Mantiqueira complex with altitudes ranging from 1000 to approximately 1800 meters. The

lowest point, Cachoeira dos Macacos, lies at an altitude of about 1100 meters, while the highest points includes Lombada or Pico do Ibitipoca at 1784 meters in the west slope, and Pico do Pião at 1721 meters at the east slope (Forzza et al. 2013). The climate of PEIB, classified under the Köppen system, falls into the humid mesothermal Cwb category, characterized by dry winters and mild summers. The average annual temperature in the area is 18.9°C, with an average annual precipitation of 1532 mm (Rocha 2013).

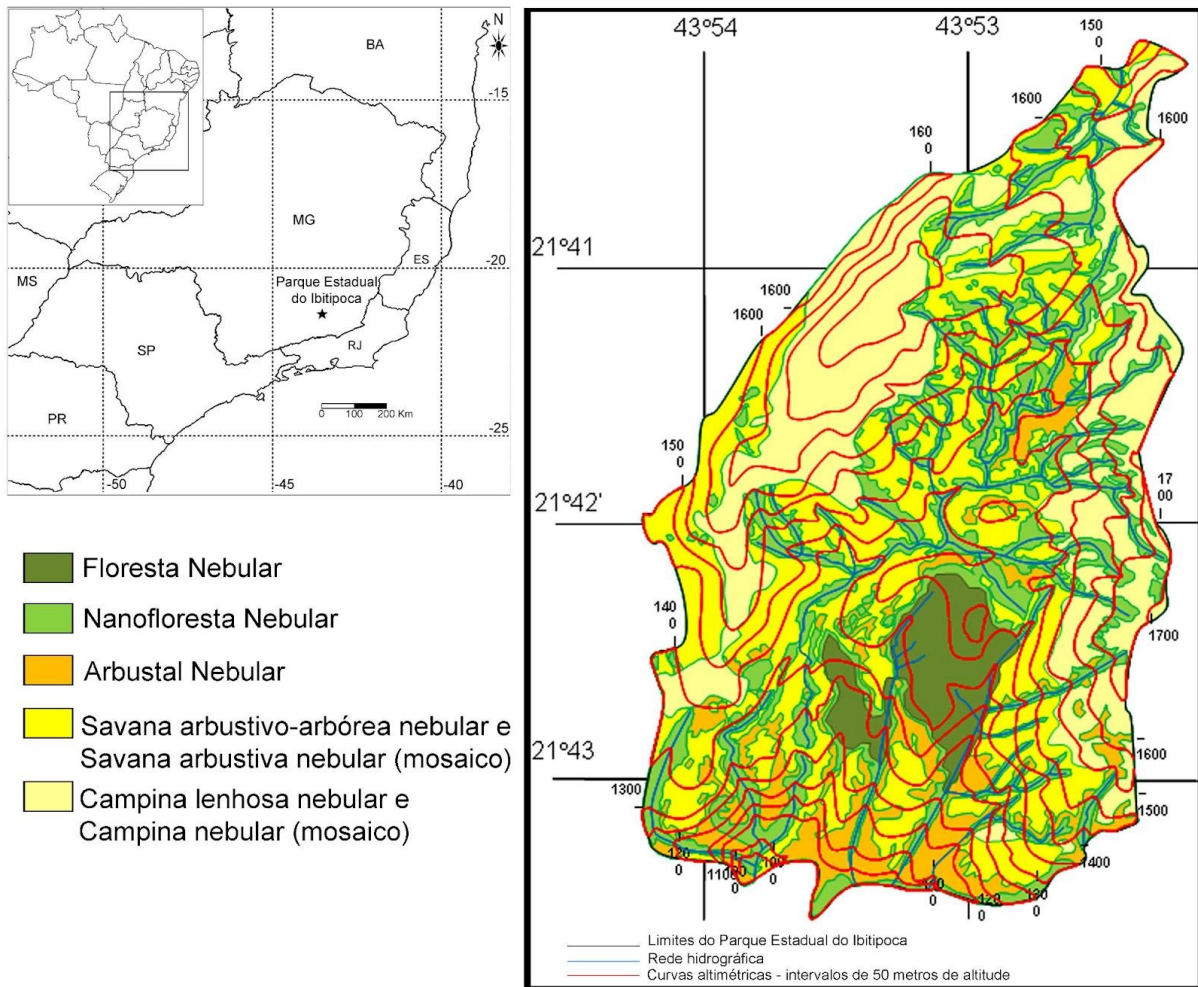


Figure 13. Location of Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), and the eight study areas Minas Gerais, Brazil.

Being part of the Atlantic Forest domain, PEIB serves as a mountainous ecological refuge comprising diverse forest, shrub, savannah and high-altitude grassland vegetation types. Among the physiognomies of the cloud forests are interspersed with *campinas nebulares* [cloud meadows] that, together, dominate more than half of the park's territory. These cloud forests are known for their remarkable floristic richness and the presence of endemic species (Oliveira-Filho et al. 2013).

Dwarf cloud forest within the Atlantic Forest are typically found at the boundaries between forest and savannah, with shrubs or grasslands physiognomies, marked by the transition to marginal habitats at high altitudes, where environmental stressors such as strong winds, low temperatures, and high cloud cover influence their formation (Scarano 2002). In PEIB, dwarf cloud forests are distributed throughout the entire altitude range, forming the largest forest cover within the park (occupying 15.6% of the territory). These forests are further categorized into four vegetation types based on soil characteristics, tree composition, and location within the area. (Oliveira-Filho et al. 2013). The first vegetation (F1) occurs in shallow soils, less than 0.5 m thick, associated with watercourses and caves, it is called *crassissólida arenosa de encosta* [riparian humiferous tenuissolic]; The second (F2) occurs in deep sandy soils, with a thickness greater than 0.5 m, situated on the slopes of the valleys, classified as *tenuissólida arenosa de encosta* [slope sandy crassissolic]; The third (F3), occurs in sandy, shallow soils, less than 0.5 m thick, also on the slopes of the valleys, denominated as *tenuissólida arenosa de encosta* [slope sandy tenuisol]. The fourth vegetation, denominated as *tenuissólida humifera de encosta* [slope humiferous tenuisol], occurs in moist and shallow soils less than 0.5 m thick, on the slopes of the valleys. Although present in the park, this formation was not studied due to limited accessibility to the environment (Furtado and Menini Neto 2018).

The vegetation types of dwarf cloud forest form a continuous gradient, where F1 occurs in soils rich in organic matter and sustain dense vegetation with emerging trees close to the existing caves in the Park, sheltered from strong winds, and frequently associated with watercourses (such as Pião, Viajantes, Cruzeiro and Três Arcos) or not (such as Coelhos and Bromeliads). The F2, while still relatively protected, experiences more exposure to winds due to its location, but with deep soils and covered by mosses and dense arboreal vegetation, being an intermediate environment. The F3 represents the transition zone between the dwarf cloud forests and the *campina nebulosa* [cloudy meadow], with sandy and shallow soil acting as an environmental filter, leading to reduced tree community richness and increased exposure to winds (Furtado and Menini Neto 2018).

Within the dwarf cloud forest of Mantiqueira Meridional, the species *Eremanthus erythropappus* (DC.) MacLeish (popularly known as “Candeia”), is easily recognizable even when dead, due to the particular, deeply rough bark, striking odor and high wood density (0.99g/cm³) (Souza et al. 2007). “Candeia” plays an important ecological role as a pioneer species, contributing to the dynamics between field and forest. Due to its specific characteristics, it serves as a focal point in studying the impact of phorophyte death on epiphyte richness,

allowing researchers to narrow the study to a single phorophyte species and eliminating the influence of various factors.

Data collect

For data collection, a series of monthly field expeditions was conducted between 2014 and 2015. During this period, 24 plots measuring 10 x 20m were established within the dwarf cloud forest, encompassing three vegetation types. To ensure representative sampling, eight areas that contained the three vegetation types in close proximity were carefully selected. This resulted in three plots being allocated within each reference area, amounting to a total of eight reference areas.

The plots associated with vegetation type F1 were associated with cave entrances and served as a reference for the following plots at similar altitudes. All living and standing dead phorophytes (trees) (considered as sampling units) with a diameter at breast height (DBH) equal to or greater than 10 cm, were thoroughly examined. The phorophytes were identified with aluminum platelets and analyzed for the presence of epiphytic species. Epiphytic specimens were collected only when necessary and deposited in the Leopoldo Krieger Herbarium (CESJ). This step was taken in light of the existence of a comprehensive listing for the flora of PEIB (Forzza et al. 2013). The listed species of epiphytes and phorophytes were identified according to the specialized bibliography, consultations of the material deposited in the CESJ and RB herbariums and assistance from specialists. Additionally, they were classified according to their ecological relationship with the respective phorophytes, adhering to the criteria outlined by Flora e Funga do Brasil (2023).

Statistical analyses

To verify the differences in epiphytic species richness between live and dead phorophytes, a one-way ANOVA test was conducted. Additionally, to determine the variation in epiphytic species richness among the vegetation types F1, F2 and F3 for both living and dead phorophytes, two-way ANOVA tests were performed. In all cases, normality and homogeneity were tested. Pairwise comparisons between alive and dead phorophytes within each vegetation type were conducted using Tukey's t-test. Significance was considered at $p < 0.05$.

To delimit the generalist and specialist species in the categories of alive and dead phorophytes in the physiognomy and each vegetation type, the Multinomial Species Classification Method - CLAM analysis (Chazdon et al. 2011) was employed. To investigate

the composition of epiphytic species in ecological strata, we used multivariate analysis of grouping and Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordination based on Jaccard similarity index.

To assess dissimilarity between categories in the physiognomy and vegetation type, the Sorensen distance (Sorensen 1948) was calculated using the 'betapart' package (Baselga & Orme 2012), and a multivariate analysis were employed for visualization. Furthermore, to explore whether epiphyte assemblages in the phorophytes among vegetation type exhibit a nested pattern, the nesting index proposed by Baselga (2010) was utilized. This index quantifies the degree of nesting between two communities, and from this index, we performed a multivariate analysis to visually observe whether assemblies have a nested pattern. To investigate whether assemblages have a species replacement pattern (turnover), Simpson's index, which quantifies the degree of species replacement between environments (Simpson 1943, Baselga 2010) was used. A multivariate analysis was applied to visualize the pattern. The measures that generated a growing dissimilarity between assemblages explained the best process for the beta diversity pattern (Baselga 2010; Baselga and Orme 2012).

Redundancy Analysis (RDA) was conducted to explore the relationship between environmental and biological variables. RDA aimed to investigate correlations between epiphytic species richness in the three vegetation types and the environmental variables for both dead and living phorophytes. The environmental variables included total height of phorophytes, height of the first bifurcation (APB), diameter of breast height (DAP), altitude and bark characteristics of the phorophytes that were classified as 1 - smooth, 2 - showing grooves, and 3 - rough. In the analysis, the APB of live phorophytes was removed from the analyzes because it was autocorrelated with total height ($r = 0.74$). Separate RDA analyses were performed for each category and area, and data were transformed and standardized using scaling. 1. Permutation tests were applied to each RDA using the 'vegan' package (Oksanen et al. 2013) to assess the significance of the correlations.

All statistical analyzes were carried out using the R software (R Development Core Team, 2016).

RESULTS

The PEIB community in the dwarf cloud forest presented 901 phorophyte individuals, 792 (88%) alive and 109 (12%) dead. All epiphyte species (127) were found on living phorophytes, and no species occurred exclusively on dead phorophytes. Although dead

phorophytes were only 12% of all individuals, they had a richness of 47.2%, harboring almost half of the epiphytic species (60) (Figure 14a). Over the dead phorophytes, we found 13 families of epiphytes, with Orchidaceae (24 species) being the richest, followed by Bromeliaceae and Polypodiaceae (12 species each) (Table 4). On living phorophytes, we found 18 families, with Orchidaceae (52 species) being the richest, followed by Polypodiaceae (17 species) and Bromeliaceae (15 species) (Table 4).

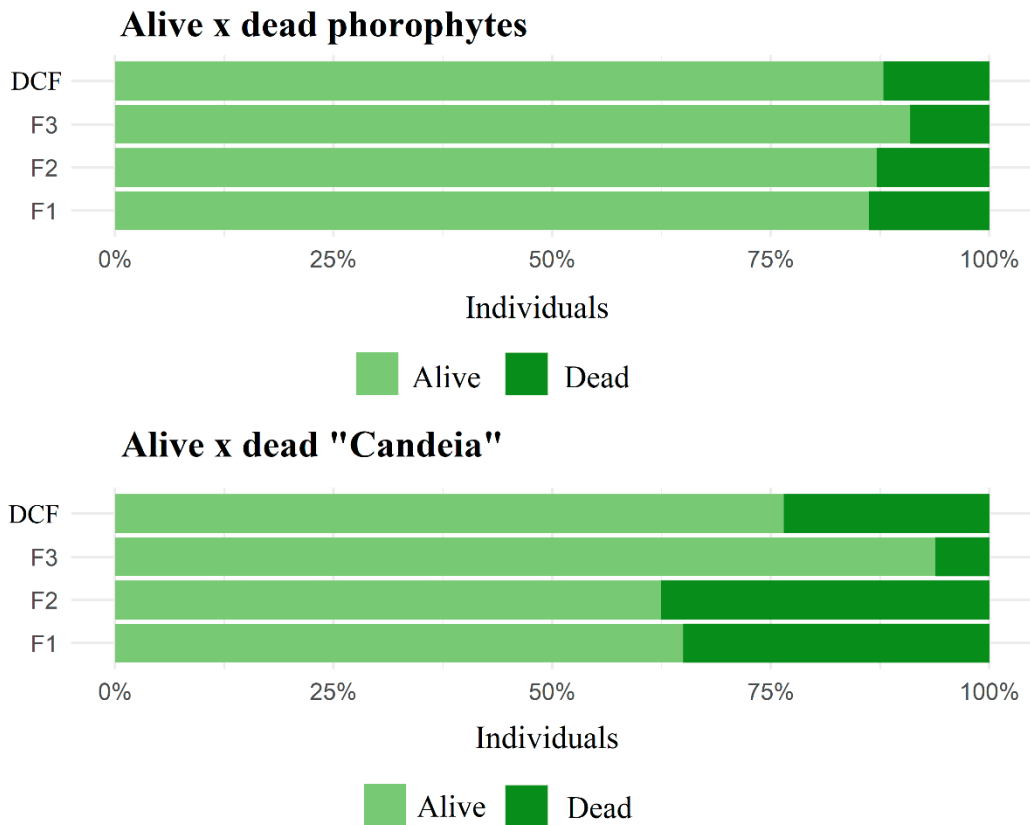


Figure 14. Percentage of live and dead phorophytes (a) and dead *E. erythropappus* “Candeia” in the dwarf cloud forest (DCF) and vegetation types (F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*).

Among the phorophytes species, *Eremanthus erythropappus* (“Candeia”) is abundant in the area and presents characteristics that are easy to identify, even when dead. In this way we found 149 (17%) individuals of “Candeia” (Figure 14b), distributed in 114 (76%) living individuals and 35 (24%) dead individuals, colonized by 48 species of epiphytes (38% of the total number of epiphytes), with 31 epiphytes in dead individuals and 38 in living ones (Figure 15). In the dead “Candeias” we found six families with Orchidaceae (10 species), Bromeliaceae

(seven species) and Polypodiaceae (six species) being the richest (Table 5). The alive “Candeias” presented eight families, being Orchidaceae (18 species), Polypodiaceae (eight species) and Bromeliaceae (six species) the richest (Table 5).

In vegetation type F1 we found 284 (31%) individuals of phorophytes colonized by 103 (81%) epiphytic species, and the “Candeias” had 20 (13%) individuals colonized by 16 (13%) epiphytic species. The F2 vegetation type presented 373 (42%) individuals, with 96 (76%) epiphyte species, and we found 64 (43%) individuals of “Candeia” colonized by 16 (13%) epiphyte species. In vegetation type F3, there were 244 (27%) individuals of phorophytes, colonized by 68 (54%) species of epiphytes, while in “Candeias” we found 65 (44%) individuals, with 25 (20%) species of epiphytes.

In total, we found greater epiphyte richness in living phorophytes (5.8 ± 4.8 species) than in dead ones (4.2 ± 3.1 species) ($F = 9.5$, $P = 0.00213$, Figure 15). The composition of epiphytic species between living and dead trees, overall (all three vegetation types together), is different (Betadiversity = 47%, Adonis $F = 3.4$; $DF = 1$; $P = 0.005$), and this difference is due to nesting: the epiphyte species we sampled on dead trees are a subset of the species that occur on living trees. However, when dividing between the three vegetation type, we only found no difference in richness between the alive and dead phorophytes in vegetation type F3 ($F = 1.1$; $P = 0.294$). Live phorophytes have an average of 3.4 ± 2.5 species, and dead phorophytes 2.8 ± 2.3 species (Figure 16). However, each vegetation type, analyzed individually, demonstrated to have the same composition between alive and dead phorophytes, being F1: Betadiversity = 49%, Adonis $F = 0.9$; $DF = 1$; $P = 0.67$; F2: Betadiversity = 52.6%, Adonis $F = 0.86$; $DF = 1$; $P = 0.54$; F3: Betadiversity = 72.46%, Adonis $F = 1.0178$; $DF = 1$; $P = 0.49$.

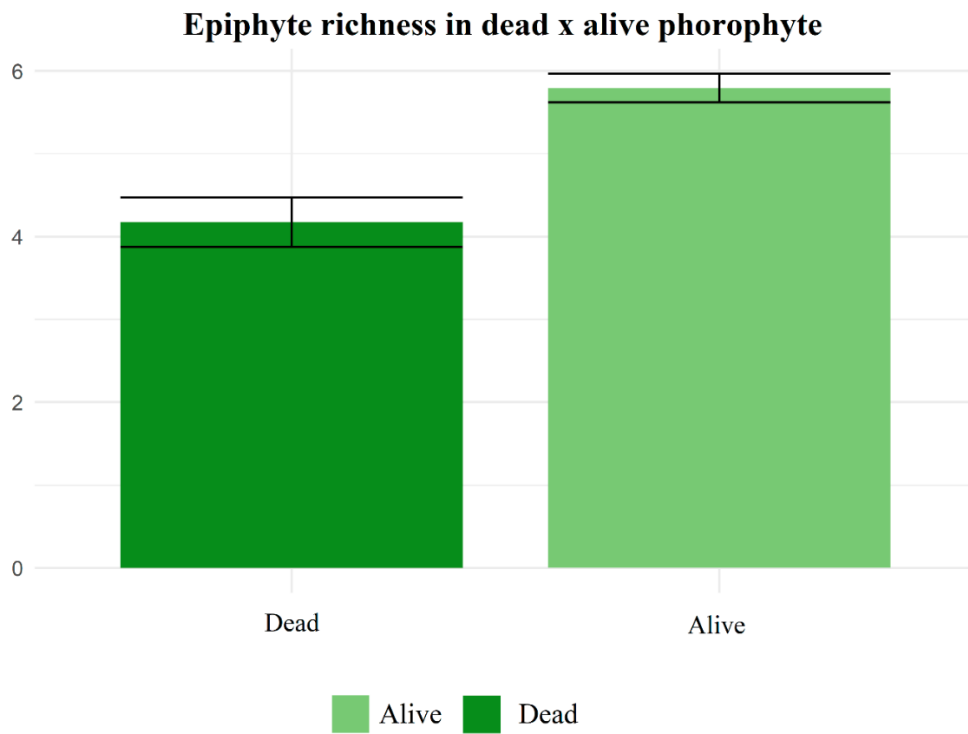


Figure 15. Mean and standard deviation of richness in each category of phorophytes (Dead x Alive) in the dwarf cloud forest.

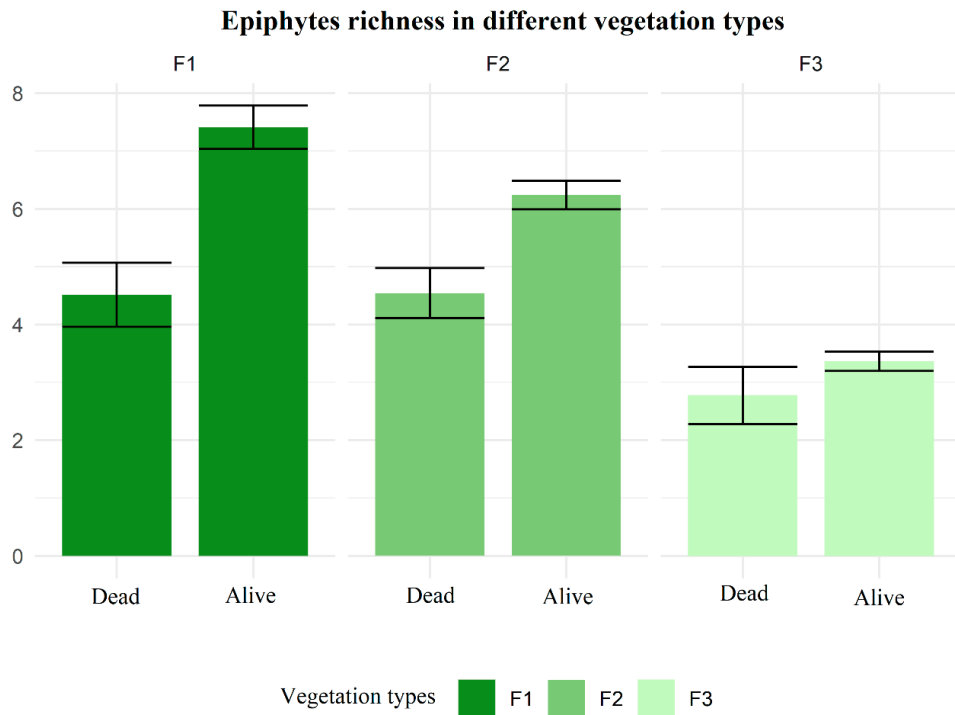


Figure 16. Mean and standard deviation of richness in each category of phorophytes of the species (dead x alive) for each vegetation type (F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2:

crassissóllica arenosa de encosta, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*).

Tree size (total height and DBH) and bark, as well as altitude, influenced the species composition of living phorophytes across vegetation type (RDA, $F=4.2$; $DF=5$; $P=0.001$, Figure 17). While in the vegetation type F3 the bark of the trees was the characteristic that most influenced the epiphyte assemblage, in the vegetation type F1 and F2 they were more influenced by the size (total height and DBH) of the trees and the altitude. However, among the dead phorophytes, no characteristic influenced the species composition between the vegetation type (RDA, $F=1.5$; $DF=5.2$; $P=0.135$) (Figure 18).

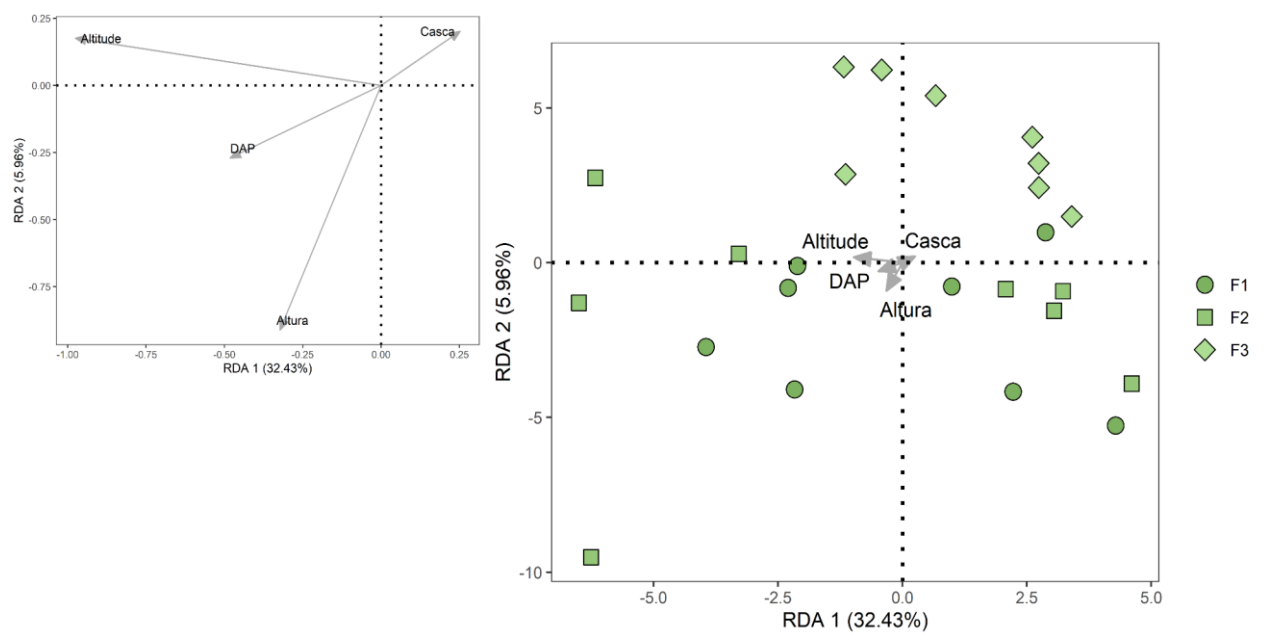


Figure 17. Species ordination diagram from the RDA analysis in living phorophytes with environmental variables: altitude, bark, DBH (mean breast height diameter), Altm (mean height) represented by the gray arrows. The vegetation types F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*.

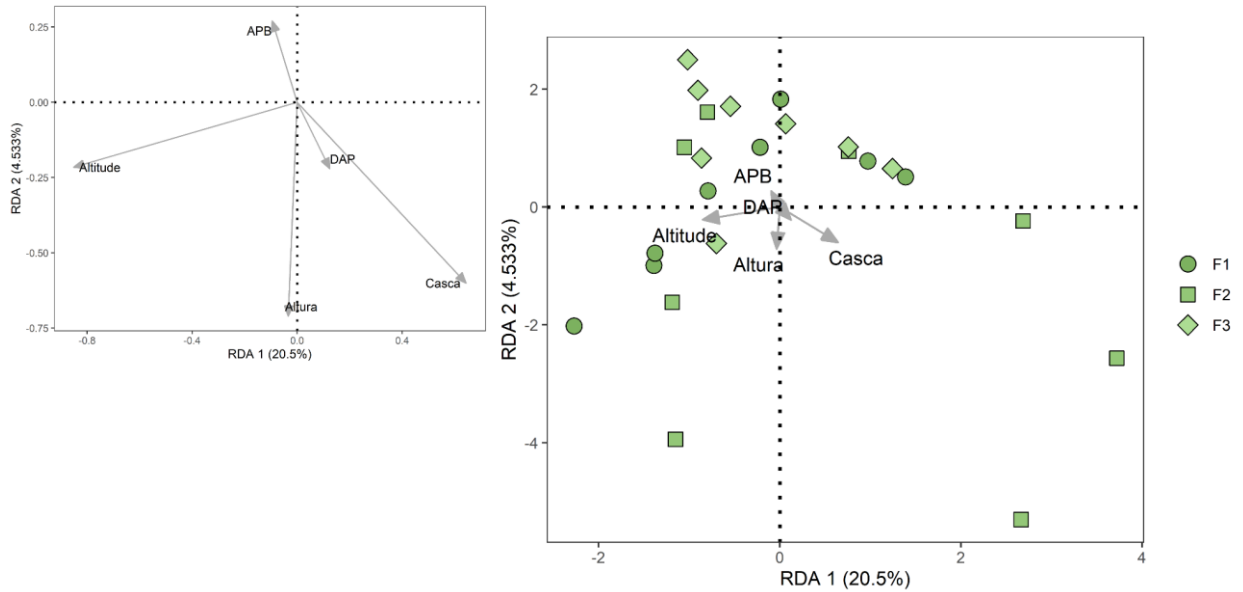


Figure 18. Species ordering diagram from the analysis of RDA in the dead phorophyte with environmental variables: altitude, bark, DAPm (average breast height diameter), Altm (average height) represented by the gray arrows. The vegetation types F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*.

Among individuals of the species *Eremanthus erythropappus* (“Candeia”), there was a difference in epiphyte richness in live and dead phorophytes in general, all vegetation types together ($F = 7.4$; $P = 0.007$), with the mean number of species in living phorophytes (2.5 ± 1.7) smaller than the dead (3.6 ± 2.3 ; Figure 19). When comparing the vegetation type, there was no difference in epiphyte richness between living and dead individuals of “Candeia” in any of them (F1: $F = 0.077$, $P = 0.784$; F2: $F = 3.302$, $P = 0.074$; F3: $F = 0.198$, $P = 0.658$; Figure 20). The composition of epiphyte species between living and dead individuals of “Candeia” was generally the same, repeating the same pattern between vegetation type (Betadiversity = 56%, Adonis $F = 0.97$; $P = 0.432$). Likewise, no characteristic of the live and dead phorophytes of “Candeia” or the altitude influenced the species composition both in general and between vegetation types (RDA, $F=1.8$; $DF= 3$; $P=0.167$).

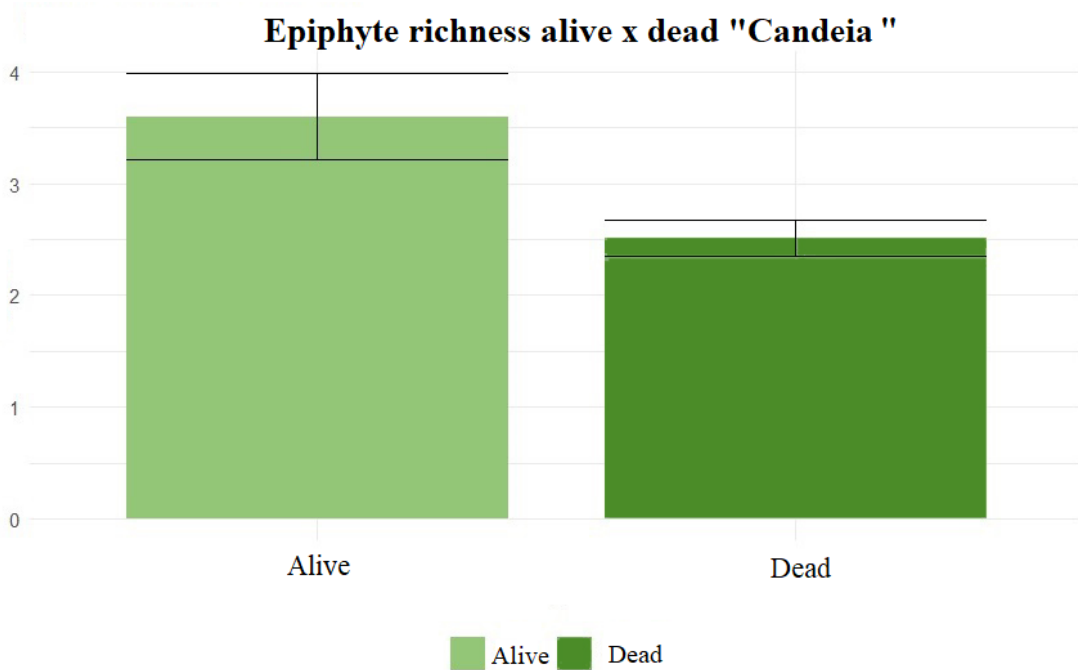


Figure 19. Mean and standard deviation of epiphytic richness in phorophytes of *Eremanthus erythropappus* - “Candeia” in each category (Dead x Alive) in the dwarf cloud forest.

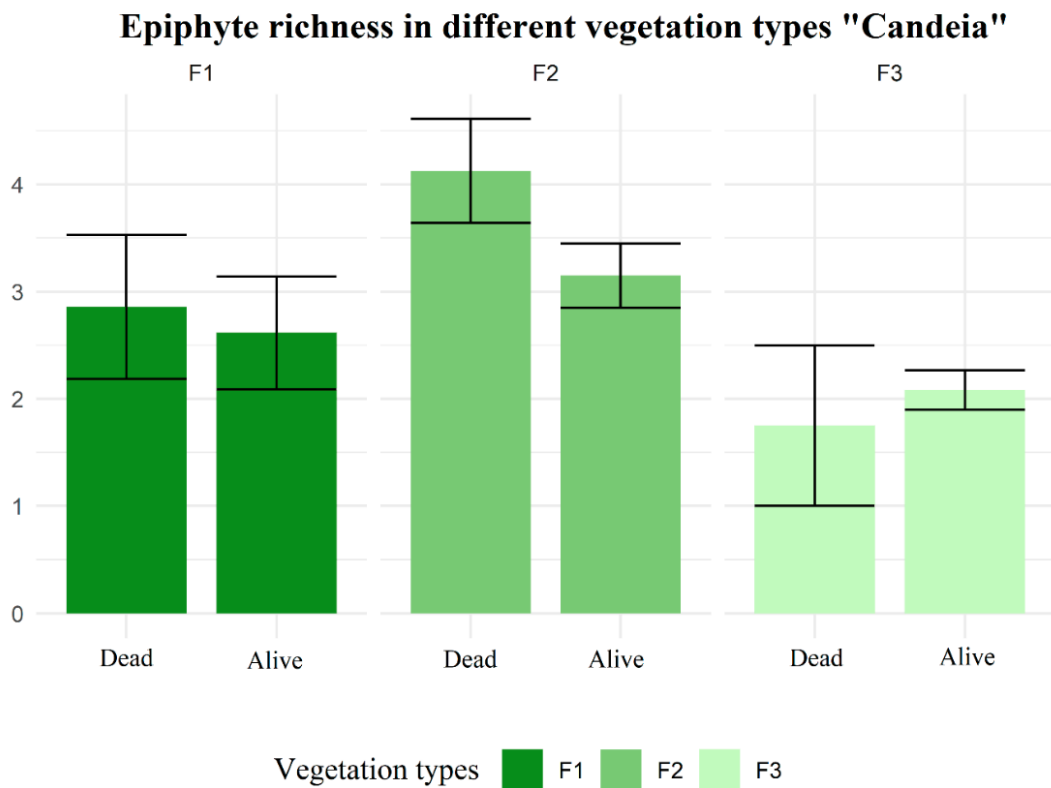


Figure 20. Mean and standard deviation of richness in each category of phorophytes of the species *Eremanthus erythropappus* “Candeia” (Dead, Alive) by each vegetation type (F1:

tenuissóllica humífera ripícola, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*).

The most frequent species in dead and alive phorophytes were *Vriesea penduliflora* (36 and 463 occurrences respectively), *Tillandsia stricta* (36 and 499 occurrences) and *Pleopeltis hirsutissima* (28 and 604 occurrences) and the most frequent species in the vegetation types is shown in Table 2. While in the “Candeia” phorophytes, the most frequent species were *T. stricta* (33 and 117 occurrences), *Vriesea friburguensis* (32 and 102 occurrences) and *P. hirsutissima* (16 occurrences) in dead individuals and *Prosthechea allemanoides* (44 occurrences) in living individuals and vegetation types in Table 3 (Figure 20).

Table 2. Occurrence of the most epiphyte species in the dead and alive phorophytes individuals at the vegetations types - F1: tenuissóllica húmífera ripícola, F2: crassissóllica arenosa de encosta, F3: tenuissóllica arenosa de encosta.

Family/Species	Number of occurrence					
	F1 dead	F1 alive	F2 dead	F2 alive	F3 dead	F3 alive
Bromeliaceae (3/5)						
<i>Nidularium ferdinandocoburgii</i> Wawra	10	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	0	191	17	182	8	0
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	0	121	0	0	0	0
<i>Vriesea penduliflora</i> L.B.Sm.	17	0	0	199	11	144
Hymenophyllaceae (1/1)						
<i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw.	15	0	0	0	0	0
Piperaceae (1/1)						
<i>Peperomia tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.	0	0	10	0	0	0
Polypodiaceae (1/2)						
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	10	199	13	278	0	127
<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	0	0	0	0	9	134

Table 3. Occurrence of the most epiphyte species in the dead and alive phorophytes individuals of the *Eremanthus erythropappus* (“Candeia”) individuals dead and alive at the vegetations types - F1: tenuissóllica húmífera ripícola, F2: crassissóllica arenosa de encosta, F3: tenuissóllica arenosa de encosta.

Family/Species	Number of occurrence					
	F1 dead	F1 alive	F2 dead	F2 alive	F3 dead	F3 alive
Bromeliaceae (2/2)						
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	15	8	25	50	3	25
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	9	6	22	52	0	41
Orchidaceae						
<i>Maxillaria subulata</i> Lindl.	0	5	0	0	0	0
<i>Prosthechea allemanoides</i> (Hoehne) W.E.Higgins	4	0	0	0	0	25
Polypodiaceae						
<i>Pleopeltis hirsutíssima</i> (Raddi) de la Sota	0	0	14	24	0	0



Figure 21. Epiphytes species occurring at the Parque Estadual do Ibitipoca. A: *Dichaea cogniauxiana*; B: *Nidularium ferdinandocoburgii*; C: *Peperomia tetraphylla*; D: *Pleopeltis hirssutissima*; E: *Prosthechea allemanoides*; F: *Vriesea penduliflora*. Photo: Luiz Menini Neto.

DISCUSSION

We found differences in the richness and composition of vascular epiphytes between living and dead standing phorophytes, regardless of vegetation types. Although dead phorophytes represent only 12% of the abundance of individuals, we found a subgroup of 47% of the epiphyte species of the living nested in the standing dead phorophytes. In contrast, we found a similar composition in alive and dead phorophytes of the species *E. erythropappus* (“Candeia”), but with fewer species, on average, in living phorophytes. Species from the families Orchidaceae, Bromeliaceae and Polypodiaceae were the richest both in live and dead phorophytes in general, as well as when we analyzed only the phorophytes of “Candeia”. *Tillandsia stricta*, *Vriesea friburguensis* (Bromeliaceae) and *Pleopeltis hirsutissima* (Polypodiaceae) were the most frequent epiphyte species in all phorophytes. Thus, the present work is one of the pioneers to analyze the richness of epiphytic species among living and dead standing phorophytes.

Decrease in richness

In the present study, we found 60 (~50%) species of epiphytes in dead trees, most of them from the Orchidaceae, Polypodiaceae and Bromeliaceae families, maintaining the pattern of diversity found for this group of plants (Zotz 2016). Among the species found in standing dead phorophytes, about 55% are widely distributed species, found in different physiognomies throughout the Neotropical Region (Flora e Funga do Brasil 2023; Zotz 2021), persistent and physiologically adapted to weather conditions such as water stress and high temperatures (Cascante-Marín et al. 2006) by loss of crown foliage. Menini Neto et al. (2019) drew attention to the importance of dead trees in the savannah, an ecosystem much drier than the studied cloud forest, where they found seven species of vascular epiphytes in dead phorophytes, representing 58% of the sampled species.

The age of the phorophyte, as well as the size, are related to several factors for the establishment and growth of epiphytes, since old trees have more time and a larger area to capture and establishment of spores and seeds of species more vulnerable to stress and desiccation (Cummings and Rogers 2006; Mojiol et al. 2009). Dittrich et al (2014) found that large-diameter dead wood had more epiphytic species (avascular and vascular), for these characteristics allow for a greater variety of habitats with high substrate quality, different incidences of light and moisture in the crown and trunk. Another factor that helps maintain the richness of vascular epiphytes in dead phorophytes is that some tree species have a slower wood

decomposition, especially in cloud forests that have environmental characteristics such as low temperatures at high altitudes (Staniaszek-Kik et al 2016; Santos et al. 2021).

The results demonstrated that there is a difference in epiphytic richness in living and dead standing phorophytes, and as expected, species loss (Benzing 1981; Balfour and Bond 1993; Campbell and Newbery 1993; Lyons et al. 2000; Malizia 2003; Male and Roberts 2005). One of the reasons may be related to the architecture of the canopy which is essential to support large communities (Taylor and Burns 2015). The longevity of the branches is one of the decisive factors for the maintenance populations, over the years, older and/or dead phorophytes lose from their branches that were colonized by epiphytes (Larson 1992; Ackerman et al. 1996; Hietz 1997; Tremblay 1997; Zotz 1998), thus loses individuals and a local to recruitment of seeds. Due to low seedling recruitment, the phase that becomes most important for population growth is vegetative growth or adult survival (Mondragón et al. 2004), which is directly linked to branch longevity (Winkler et al. 2007). In a study in a cloud forest in Mexico, it was shown that the probability of an epiphyte individual falling along with its branch increases inversely with its diameter, and in smaller branches (< 4 cm in diameter) mortality can be around 45 % (Cortes-Anzures et al. 2017). As such, the main cause of death in larger individuals would be the detachment and fall of individuals, alone or together with the branches that support them (Hietz 1997).

Furthermore, the dead phorophytes by having their canopy defoliated, compromise the formation and accumulation of humus, causing the loss of the shaded and humid microclimate, in addition, and loss of the bark prevents the colonization and survival of vascular epiphytes, due to the compromise the capturing water resources (Larson 1992; Ackerman et al. 1996; Hietz 1997; Tremblay 1997; Zotz 1998). A study developed that Malaysia that the canopy region of a dead phorophyte had less epiphytic richness than the trunk (Mojiol et al. 2009), explained by the mortality of seedlings and young individuals that can vary from 30 to 50% (Hietz 1997; Tremblay 1997; Zotz 1998), and reach up to 70% due drought (Mondragón et al. 2004). For Burns (2007) the sequential colonization of epiphytic species allows that, over time, specialist species manage to establish themselves in dead trees, due to the environmental changes caused by previous colonizers. Therefore, the dwarf cloud forest physiognomy with its high humidity throughout the day at an average altitude of 1200m (Furtado and Menini Neto 2018) allows the other ~50% of the epiphytic species to remain in the dead phorophytes.

The high number of orchid species in the dead phorophytes may be related to the presence of mycorrhizal fungi in the substrate (Yeaton and Gladstone 1982), since after the

species is fixed on the phorophyte, the hyphae of the associated fungi throughout the branches and trunk, facilitates the establishment and germination of other species of Orchidaceae (Burns 2007; Silva et al. 2010; Klein 2018). Likewise, some species of the Polypodiaceae family, including *P. hirsutissima*, have poikilohydria and xeric adaptations (as leathery leaves and high cell wall elasticity), mechanisms that allow them to remain in dead phorophytes, showing high tolerance to water deficit and recovery without any physiological damage (Hietz and Briones 1998; Kreier et al. 2008; Acebey et al. 2017). Among the species of the Bromeliaceae family, 73% are tank species, such as *V. friburgensis*, where their structure allows them to retain debris and water from rain, fog, dust, and nutrients released from other plants, as well as the remains of animals and /or organic matter, and to having thick leaf cuticles and high stomatal control that allow them to avoid desiccation, thus forming a microhabitat for their survival (Benzing 1990; 2000; Romero et al. 2010; Reyes-Garcia et al. 2012). And the other 27% are atmospheric species of the genus *Tillandsia* that have developed adaptations, mainly in the function and shape of leaf trichomes to reach a more refined state in water absorption and thus able to adapt to extreme environmental conditions (Smith and Downs 1974; Benzing et al. 1978; Benzing 2000).

Nested pattern

The nested pattern found in the composition of epiphyte species demonstrates that only a subset of the epiphytes that occur in living trees can maintain themselves in dead trees. A study on epiphytic Orchidaceae also found a nested pattern in species composition, highlighting that ancient phorophytes are important in explaining this pattern, because young tree individuals with poorly developed crowns, which do not have a high density of leaves, hindered the establishment of epiphyte species that are not resistant to high luminosity, and end up compromising themselves in this location (Klein 2018). Thus, we can infer that the reduction in richness found in dead phorophytes is justified by this aspect, for the loss of crown after its death. Moreover, the death of phorophyte compromises the stability of the forest, because the environment with few changes in its dynamics, allows for greater heterogeneity and inter and intraspecific interaction (Burns 2007; Silva et al. 2010; Sáyago et al. 2013; Zhao et al. 2015). Where old and young individuals are in a stabilized succession stage (climax) and tend to maintain characteristics of environments as species exchange (Baselga and Araújo 2009), after death, this stability is committed favored the nested pattern.

The death of phorophytes for electrical discharges can also cause the nested pattern between living and dead phorophytes. Gora et al. (2021) demonstrated that this phenomenon has an effect on the composition of epiphyte assemblages, which rays probably influence creating habitat heterogeneity. It was demonstrated that the species that were on the phorophyte affected showed high mortality rates, as soon as the event happened, while the epiphyte species that were on phorophytes close to that was reached, also showed an increase in mortality rates by desiccation or fragmentation over the time. However, epiphytes resistant to desiccation in surviving trees can benefit from increased light availability in the short term (Sanger and Kirkpatrick 2017).

Moreover, the species that remain in the dead phorophytes are species whose main families have CAM metabolism (Crassulacean Acid Metabolism) (Orchidaceae, Bromeliaceae, Polypodiaceae) that tend to have greater resistance to long periods of light due to the loss of the crown (Holtum and Winter 1999; Andrade et al 2007; Silvera et al 2009; Silvera and Lasso 2016). This fact is exemplified in the study by Zotz (2004) in which most CAM species are found in the upper part of the canopy, an area with greater exposure to the sun. Like atmospheric Bromeliaceae (*Tillandsia*) to maintain a favorable water status, they have developed a metabolic strategy, which minimizes water loss by closing stomata during the day and opening them at night when there are deficits in atmospheric vapor pressure (Kluge and Ting 1978; Pierce et al. 2002), or Orchidaceae species developed photosynthetic roots, pseudobulbs with water storage capacity, and thicker leaves (Benzing 1990; Cardelús and Mack 2010).

The present study is one of the first in neotropical forests to compare the epiphytic richness of vascular species between alive and standing dead phorophytes. A study carried out in the northern hemisphere in a montane forest in Germany, with both avascular and vascular epiphytes, found that 68% of the epiphytic species found on dead phorophytes (standing or fallen) were avascular and only 16% of the species were vascular. Where able to perceive that wood with larger diameters harbor more vascular than avascular species in the initial stage of decomposition and, as the wood progresses in its decomposition, the avascular species increase their richness, and the vascular ones decrease. And that, despite not being found obligatory colonizers of dead wood, dead phorophytes play a key role in forest diversity, by providing an environment of low competition and facilitating the establishment of species (Dittrich et al. 2014). While Werner (2010) demonstrated that monocotyledons, among them Orchidaceae and Bromeliaceae, are the surviving species in the first years after death.

The variables DBH, height, altitude, and bark did not influence the species composition of the dead phorophytes in the present study. Staniaszek-Kik et al. (2016) analyzed dead trunks, it demonstrated that for vascular epiphytes the variables altitude, shade, humidity, stage of decomposition, and bryophyte cover are important for colonization. At the same time, avascular epiphytes tend to reduce their richness in processes of competition with lichens, and DAP, stage of decomposition, presence of bark and high altitudes were significant (Staniaszek-Kik et al 2019).

Eremanthus erythropappus - “Candeia”

The difference in epiphytic richness between living and dead individuals of the species *Eremanthus erythropappus* (“Candeia”), allows highlighting that the loss of foliage is one of the important points for the maintenance of epiphytes (Taylor and Burns 2015), since live phorophytes are richer than the standing dead. This tree species has highly resistant wood (due to its density of 0.99g/cm³), and a rough bark that does not come off easily, even after death (Souza et al. 2007), it manages to partially maintain its richness epiphytic after death. One study in the north hemispheric, demonstrated the species *Bursera copallifera* (Sesse & Moc.) Bullock (Burseraceae), has traits similar to "Candeia", proved to be important to concentrate epiphyte populations, by facilitating seed capture and the maintenance of young and adult individuals, due to canopy architecture, and long-lasting branches (Vergara Torres et al. 2010; Cortés-Anzúres et al. 2020).

In the same way that the composition between living and standing dead individuals proved to be similar, which may be related to the slow putrefaction of the dead wood of this species (Souza et al. 2007), being habitable for a growing number of organisms, such as avascular epiphytes, which allow the maintenance of local humidity (Ódor and van Hees 2004; Bunnell and Houde 2010), and for the microclimate in which individuals are able to maintain and reproduce in the location. It is important to emphasize that dead wood is essential for species diversity in forest environments (Lindenmayer et al. 2006; Swanson et al. 2011), in all groups of living beings, including epiphytes, invertebrates, and birds (Ehnström 2001; Swanson et al. 2011), the past generation is important for the current local structure (Dittrich et al. 2013).

The species renewal component of beta diversity, in contrast, reflects the replacement or change in species composition across ecological gradients (Baselga 2010; Qian et al. 2005), where environmental filter excludes species that lack adaptive traits to settle on particular parts of the gradient (Kraft et al. 2015). This suggests that similar ecological mechanisms such as

niche partitioning operate along the entire elevation gradient and likely determine changes in community composition (Soininen et al. 2018). Our results agree with previous studies, which reported changes in the composition of vascular epiphytes in environments that underwent some type of intervention, such as clearing or high exposure to light (Hietz-Seifert et al. 1996; Barthlott et al. 2001; Werner et al. 2005; Wolf 2005; Benavides et al. 2006; Flores-Palacios and García-Franco 2008; Larrea and Werner 2010).

Inference

This study demonstrated that dead phorophytes despite losing microclimates can still maintain a portion of the diversity of local epiphytes. Since they are capable of maintaining adult epiphytic individuals reproducing themselves, they are sources for the colonization of new trees or old trees in the forest, adding the existing living trees there. Where they are part of the dynamics of the epiphyte community, and despite the loss of species, as predicted, they maintain a significant part of the local richness. For future studies, it would be important to record the abundance of epiphytic species in these dead phorophytes, because even if the epiphytes of dead trees are a subset of living trees, it is likely that some species are more abundant in dead trees than in living ones, which is significant for this population dynamics. Despite presenting a nesting pattern that is not very common in natural environments and characteristic of environments that suffer some type of disturbance (Baselga 2010; Qian et al. 2005), the dead wood present in these natural environments and mainly in a forest that reached the climax stage, is part of the regeneration and future sites for young individuals. The continuous persistence of dead wood in consecutive generations of trees is of great importance since many epiphytes are threatened by their limited dispersal capacity and depend on microorganisms that are present in these dead individuals for the establishment and development of populations (Dittrich et al. 2013).

Conclusions

Based on the results of our study, it is evident that standing dead phorophytes play a crucial role in maintaining a substantial diversity of vascular epiphytes. These dead trees provide habitat for almost half of the observed epiphytic species, and also represent a distinct subset compared to the living phorophytes, as highlighted in the case of the "Candeia" species. The dynamic within the forest aging cycle leads to structural changes, characterized by the increase in tree diameter and the creation of environments with decaying wood, thus facilitating

for epiphytic establishment. The remarkable abundance of vascular epiphytes in the study area on standing dead trees can be attributed to the high humidity throughout the day, combined with high altitudes (above 1200m), which serves to delay the decay of trees, prolonging the colonization window of epiphytes. In addition, the post-leaf fall period allows for the successful establishment and survival of epiphytic species that exhibit resilience to increased light exposure and lower humidity conditions. The presence of standing dead phorophytes emerges as a recognized well-established ecological component, fostering the community of vascular epiphytes. Recognizing the importance of these dead trees in sustaining epiphytic life contributes to a more profound comprehension of forest dynamics and highlights the importance of conserving these habitats to safeguard regional biodiversity.

REFERENCES

- Ackerman JD, Sabat A, Zimmerman JK (1996) Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation *Oecologia* **106**(2): 192–198.
- Andrade JL, de la Barrera E, Reyes-Garcia C, Ricalde MF, Vargas-Soto G, Cervera JC (2007) Crassulacean acid metabolism: diversity, environmental physiology and productivity. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **81**: 37–50.
- 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*, **152**: 145–156.
- Baselga A, Araujo MB (2009) Individualistic vs community modelling of species distributions under climate change. *Ecography* **35**: 55–65.
- Baselga A, Orme CD (2012) Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* **3**: 808–812.
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* **19**: 134–143.
- Benavides AM, Wolf JHD, Duivenvoorden JF (2006) Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows. *Journal of Tropical Ecology* **22**(06): 705–717.
- Benzing DH (1981) Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among

- angiosperm epiphytes: a hypothesis. *Selbyana* **5**: 248–255.
- Benzing DH (1990) *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Benzing DH (2000) *Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation*. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Benzing DH, Seemann J, Renfrow A (1978) The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *Am J Bot* **65**: 359–65.
- Bunnell FL, Houde I (2010) Down wood and biodiversity—implications to forest practices. *Environmental Reviews* **18**: 397–421.
- Burns KC, Dawson J (2005) Patterns in the diversity and distribution of epiphytes and vines in a New Zealand forest. *Austral Ecology* **30**: 891–899.
- Burns KC (2007) Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology*, **95**(5): 1142–1151.
- Campbell EJJ, Newbery DM (1993) Ecological relationships between lianas and trees in lowland rainforest in Sabah, East Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* **9**: 469–490.
- Cardelús CL, Mack MC (2010) The nutrient status of epiphytes and their host trees along an elevational gradient in Costa Rica. *Plant Ecol* **207**: 25–37.
- Cascante-Marín A, Wolf JHD, Oostermeijer JGB, den Nijs JCM, Sanahuja O, Durán-Apuy A (2006) Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology* **7**: 520–532.
- Chazdon RL, Chao A, Colwell RK, Lin SY, Norden N, Letcher SG, Clark DB, *et al.* (2011) A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology* **92**: 1332–1343.
- Cortes-Anzures BO, Corona-López AM, Toledo-Hernández VH, Valencia-Díaz S, Flores-Palacios A (2017) Branch mortality influences phorophyte quality for vascular epiphytes. *Botany*, **95**(7): 709–716.

- Cortés-Anzures BO, Corona-López AM, Damon A, Mata-Rosas M, Flores-Palacios A (2020). Phorophyte type determines epiphyte-phorophyte network structure in a Mexican oak forest. *Flora*, **272**: 151704.
- Cummings J, Martin M, Rogers A (2006) Quantifying the Abundance of Four Large Epiphytic Fern Species in Remnant Complex Notophyll Vine Forest on the Atherton Tableland, North Queensland, Australia. *Cunninghamia* **9**(4): 521–527.
- Dittrich S, Hauck M, Jacob M, Rommerskirchen A, Leuschner C (2013) Response of ground vegetation and epiphyte diversity to natural age dynamics in a Central European mountain spruce forest. *Journal of Vegetation Science*, **24**(4): 675-687.
- Dittrich S, Jacob M, Bade C, Leuschner C, Hauck M (2014) The significance of deadwood for total bryophyte, lichen, and vascular plant diversity in an old-growth spruce forest. *Plant Ecology* **215**(10): 1123–1137.
- Ehnström B (2001) Leaving dead wood for insects in boreal forests – suggestions for the future. *Scandinavian Journal of Forest Research* **16**(3): 91–98.
- Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 04 mai. 2023
- Flores-Palacios A, García-Franco JG (2006) The relationship between tree size and epiphyte species richness: Testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* **33**: 323–330.
- Flores-Palacios A, García-Franco JG (2008) Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **17**: 191–207.
- Forzza RC, Menini Neto L, Salimena FRG, Zappi D (orgs). 2013. *Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno*. Editora UFJF, Juiz de Fora
- Froberg L, Niklasson M, Paltto H, Knutsson T, Johansson T (2009) Age and epiphytic lichen diversity of the dwarf shrub *Helianthemum oelandicum* on the island of land, Sweden. *Lichenologist*, **41**(5): 537–545.
- Furtado SG, Menini Neto L (2018) Elevational and phytophysiognomic gradients influence the

- epiphytic community in a cloud forest of the Atlantic phytogeographic domain. *Plant Ecology* **219**(6): 677-690.
- Gaxiola A, Burrows LE, Coomes DA (2008) Tree fern trunks facilitate seedling regeneration in a productive lowland temperate rainforest. *Oecologia* **155**: 325–335.
- Gora EM, Bitzer PM, Burchfield JC, Gutierrez C, Yanoviak SP (2021) The contributions of lightning to biomass turnover, gap formation and plant mortality in a tropical forest. *Ecology* **102**(12): e03541.
- Hietz P, Briones O (1998) Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia*, **114**: 305–316.
- Hietz P (1997) Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology* **85**(6): 767–775.
- Hietz-Seifert U, Hietz P, Guevara S (1996) Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in Southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, **75**: 103–111.
- Hirata A, Kamijo T, Saito S (2008) Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. *Plant Ecology* **201**: 247–254.
- Holeksa J (2001) Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt vereinigt mit Tharandter forstliches Jahrbuch* **1**(120): 256-270.
- Holtum JA, Winter K (1999). Degrees of crassulacean acid metabolism in tropical epiphytic and lithophytic ferns. *Functional Plant Biology* **26**(8): 749-757.
- Klein V (2018) *Orchidaceae em ecossistemas de campinaranas: relações entre os padrões de distribuição e composição de espécies epífitas com características de Aldina heterophylla*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas. 127p.
- Kluge M, Ting IP (1978) *Crassulacean acid metabolism. Analysis of an ecological adaptation*. Berlin: Springer.

- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM (2015) Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* **29**: 592–599.
- Larrea ML, Werner FA (2010) Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management* **260**: 1950–1955.
- Larson RJ (1992) Population Dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana* **13**(1): 50–56.
- Lindenmayer DB, Franklin JF, Fischer J (2006) General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation* **131**: 433–445.
- Lyons B, Nadkarni NM, North MP (2000) Spatial distribution and succession of epiphytes on *Tsuga heterophylla* (western hemlock) in an old-growth Douglas-fir forest. *Canadian Journal of Botany* **78**: 957–968.
- Male TD, Roberts GE (2005) Host associations of the strangler fig *Ficus watkinsiana* in a subtropical Queensland rainforest. *Austral Ecology* **30**: 229–236.
- Malizia A (2003) Host tree preference of vascular epiphytes and climbers in a subtropical montane cloud forest of Northwest Argentina. *Selbyana* **24**: 196–205.
- Matelson TJ, Nadkarni NM, Solano R (1995) Tree damage and annual mortality in a montane forest in Monteverde, Costa Rica. *Biotropica* **27**(4): 441–447.
- Menini Neto L, Salimena FRG (2013) História do Arraial de Conceição de Ibitipoca e a criação do Parque Estadual do Ibitipoca. In: Forzza RC, Menini Neto L, Salimena FRG, Zappi D (eds.). *Flora do Parque Estadual de Ibitipoca e seu entorno*. Editora UFJF. Juiz de Fora, p. 16–26.
- Menini Neto L, Maradini AC, Moura FR, Lima P, Furtado SG (2020) Out of the frying pan into the fire: the community structure of epiphytes in Brazilian savanna after the passage of fire. *Edinburgh Journal of Botany* **77**(1): 77–87.
- Mojiol AR, Jitinu AMA, Adella A, Ganang GM, Nasly N (2009) Vascular epiphytes diversity

- at Pusat Sejadi, Kawang forest reserve, Sabah, Malaysia. *Journal of Sustainable development* **2**(1): 121-127.
- Mondragon D, Duran R, Ramirez I, Valverde T (2004) Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatan Peninsula, Mexico. *J. Trop. Ecol.* **20**(2): 97–104.
- Ódor P, Van Hees ADFM (2004) Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *J. Bryol.* **26**(2): 79–95.
- Oksanen J, Guillaume Blanchet FG, Kindt K, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens HMH, Wagner H (2013) vegan: Community Ecology. Package. R package version 2.0-8. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL, Viana PL, Valente ASM, Salimena FRG, Ferreira FM (2013) O mosaico de fitofisionomia do Parque Estadual do Ibitipoca. In: Forzza RC, Menini Neto L, Salimena FRG, Zappi D (eds) *Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno*. Editora UFJF, Juiz de Fora, pp 53–93.
- Patino J, Gómez-Rodríguez C, Pupo-Correia A, Sequeira M, Vanderpoorten A (2018) Trees as habitat islands: Temporal variation in alpha and beta diversity in epiphytic laurel forest bryophyte communities. *Journal of Biogeography* **45**(8): 1727-1738.
- Petter G, Zotz G, Kreft H, Cabral JS (2021) Agent-based modeling of the effects of forest dynamics, selective logging, and fragment size on epiphyte communities. *Ecology and evolution* **11**(6): 2937-2951.
- Pierce S, Winter K, Griffiths H. (2002) The role of CAM in high rainfall cloud forests: an in situ comparison of photosynthetic pathways in Bromeliaceae. *Plant Cell Environ* **25**(9): 1181–1189.
- Qian H, Ricklefs RE, White PS (2005) Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters* **8**(1): 15–22.
- Rasmussen HN, Rasmussen FN (2018) The epiphytic habitat on a living host: reflections on the orchid–tree relationship. *Botanical Journal of the Linnean Society* **186**(4): 456-472.
- Reyes-Garcia C, Mejia-Chang M, Griffiths H (2012) High but not dry: diverse epiphytic

bromeliad adaptations to exposure within a seasonally dry tropical forest community. *New Phytol* **193**: 745–754.

Rocha GC (2013) O meio físico da região de Ibitipoca: características e fragilidade. In: Forzza RC, Menini Neto L, Salimena FRG, Zappi D (eds) *Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno*. Editora UFJF, Juiz de Fora, pp 27–52.

Romero GQ, Nomura G, Gonçalves AZ, Dias NYN, Mercier H, Conforto EC, Rossa-Feres DC (2010) Nitrogen fluxes from treefrogs to tank epiphytic bromeliads: an isotopic and physiological approach. *Oecologia* **162**: 941-949.

Sanger JC, Kirkpatrick JB (2017) The distribution of vascular epiphytes over gradients of light and humidity in north-east Australian rainforest. *Austral Ecology* **42**(8): 976–983.

Santos GN, da Silva AC, Higuchi P, Gross A, de Vargas Kilca R, Alves Ferrer Silva M, *et al.* Fátima Soboleski V (2021) Dinâmica do componente arbóreo e regenerante em uma floresta nebulosa no Planalto Sul Catarinense. *Ciência Florestal* **31**: 1086-1104.

Sáyago R, Lopezaraiza-Mikel M, Quesada M, Álvarez-Anorve MY, Cascante-Marín A, Bastida JM (2013) Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**(1756): 20122821.

Scarano FR (2002) Structure, function and floristic relationship of plant communities in stressful *habitats* marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany* **90**(4): 517-524.

Silva IA, Ferreira AW, Lima MIS, Soares JJ (2010) Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. *Journal of Tropical Ecology* **26**(2): 127–137.

Silvera K, Lasso E (2016) Ecophysiology and crassulacean acid metabolism of tropical epiphytes. In: *Tropical tree physiology: adaptations and responses in a changing environment*, 25-43.

Silvera K, Santiago LS, Cushman JC, Winter K (2009) Crassulacean acid metabolism and epiphytism linked to adaptive radiations in the Orchidaceae. *Plant Physiology* **149**(4): 1838–1847.

- Simpson GG (1943) Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science* **241**(1): 1–31
- Smith LB, Downs RJ (1974) *Flora neotropica: (Pitcairnioideae) (Bromeliaceae)* (No. 581.9 F632 no. 14). Organization for Flora Neotropica, New York, NY (EUA).
- Soininen J, Heino J, Wang J (2018) A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **27**(1): 96–109.
- Sorensen TA (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biologiske skrifter* **5**: 1-34.
- Souza ALD, Oliveira MLRD, Silva EFD, Coelho DJDS (2007) Caracterização fitossociológica em áreas de ocorrência natural de candeia (*Eremanthus erythropappus* (DC) MacLeish). *Revista Árvore* **31**: 667-677.
- Staniaszek-Kik M, Żarnowiec J, Chmura D (2014) Colonization patterns of vascular plant species on decaying logs of *Fagus sylvatica* L. in a lower mountain forest belt: a case study of the Sudeten Mountains (Southern Poland). *Appl Ecol Environ Res* **12**(3): 601–613.
- Staniaszek-Kik M, Żarnowiec J, Chmura D (2016) The vascular plant colonization on decaying *Picea abies* logs in Karkonosze mountain forest belts: the effects of forest community type, cryptogam cover, log decomposition and forest management. *Eur J For Res* **135**(6): 1145–1157.
- Staniaszek-Kik M, Chmura D, Żarnowiec J (2019) What factors influence colonization of lichens, liverworts, mosses and vascular plants on snags?. *Biologia*, **74**: 375-384.
- Stokland JH, Siitonen J, Jonsson BG (2012) *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge
- Swanson ME, Franklin JF, Beschta Robert L, Crisafulli CM, DellaSala DA, Hutto RL, Lindenmayer DB, Swanson FJ (2011) The forgotten stage of forest succession: early successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*

9(2): 117–125.

- Taylor A, Burns K (2015) Epiphyte community development throughout tree ontogeny: An island ontogeny framework. *Journal of Vegetation Science* **26**(5): 902–910.
- Tremblay RL (1997) *Lepanthes caritensis*, an endangered orchid: no sex, no future? *Selbyana* **18**(2): 160–166.
- Vergara-Torres CA, Pacheco-Alvarez MC, Flores-Palacios A (2010) Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. *J. Trop. Ecol.* **26**(6): 563–570.
- Wagner K, Zotz G (2020) Including dynamics in the equation: Tree growth rates and host specificity of vascular epiphytes. *Journal of Ecology* **108**(2): 761–773.
- 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.
- Wardle DA, Yeates GW, Barker GM, Bellingham PJ, Bonner KI, Williamson WM (2003) Island biology and ecosystem functioning in epiphytic soil communities. *Science* **301**(5640): 1717–1720.
- Werner FA (2011) Reduced growth and survival of vascular epiphytes on isolated remnant trees in a recent tropical montane forest clear-cut. *Basic and Applied Ecology* **12**(2): 172–181.
- Werner FA, Homeier J, Gradstein SR (2005) Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica* **11**: 21–40.
- Winkler M, Hülber K, Hietz P (2007) Population dynamics of epiphytic bromeliads: Life strategies and the role of host branches. *Basic and Applied Ecology* **8**(2): 183–196.
- Wolf JHD (2005) The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* **212**(1–3): 376–393.
- Woods CL, Dewalt SJ (2013) The Conservation Value of Secondary Forests for Vascular Epiphytes in Central Panama. *Biotropica* **45** (1): 119–127.

- Yeaton RI, Gladstone DE (1982) The Pattern of Colonization of Epiphytes on Calabash Trees (*Crescentia alata* HBK.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* **14**(2): 137–140.
- Zhao M, Geekiyanage N, Xu J, Khin MM, Nurdiana DR, Paudel E, Harrison RD (2015) Structure of the Epiphyte Community in a Tropical Montane Forest in SW China. *Plos One* **10**(4): e0122210.
- Zotz G (1998) Demography of the epiphyte orchid, *Dimerandra emarginata*. *Journal of Tropical Ecology* **14**(6): 725–741.
- Zotz G (2016). *Plants on plants – The biology of vascular epiphytes*. Basel, Switzerland: Springer International Publishing.
- Zotz G, Weigelt P, Kessler M, Kreft H, Taylor A (2021) EpiList 1.0: a global checklist of vascular epiphytes. *Ecology* **102**(6): e03326.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table 4. List of the number of occurrences of epiphytic species in the alive and dead phorophytes in different Vegetation Types (F1: *tenuissóllica humifera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*) and Dwarf Cloud Forest (DCF)

Family/Species	Number of occurrence alive phorophytes				Number of occurrence dead phorophytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
Araceae (2/5)								
<i>Anthurium minarum</i> Sakur. & Mayo	31	33	6	70	3	2	0	5
<i>Anthurium minarum</i> Sakur. & Mayo	31	33	6	70	3	2	0	5
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	49	16	0	65	3	3	0	6
<i>Anthurium sp.1</i>	3	0	0	3	0	0	0	0
<i>Philodendron appendiculatum</i> Nadruz & Mayo	56	18	0	74	5	4	0	9
Aspleniaceae (1/5)								
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	21	8	6	35	5	0	0	5
<i>Asplenium auritum</i> Sw.	17	9	9	35	2	0	2	4
<i>Asplenium feei</i> Kunze ex Fée	6	0	0	6	0	0	0	0
<i>Asplenium geraense</i> (C.Chr.) Sylvestre	2	0	0	2	0	0	0	0
<i>Asplenium serra</i> Langsd. & Fisch.	15	1	0	16	2	0	0	2

Family/Species	Number of occurrence alive phorophytes				Number of occurrence dead phorophytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
Begoniaceae (1/2)								
<i>Begonia sp1</i>	10	0	0	10	0	0	0	0
<i>Begonia sp2.</i>	0	1	0	1	1	0	0	1
Bromeliaceae (6/15)								
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	13	3	0	16	0	3	1	4
<i>Billbergia distachia</i> (Vell.) Mez	14	3	0	17	4	0	0	4
<i>Neoregelia ibitipocensis</i> (Leme) Leme	9	6	0	15	1	0	0	1
<i>Nidularium ferdinandocoburgii</i> Wawra	107	65	6	178	10	3	0	13
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	16	7	5	28	0	4	0	4
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	31	33	15	79	3	8	2	13
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	176	143	115	434	15	39	11	65
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	1	5	1	7	0	1	0	1
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	5	0	0	5	0	0	0	0
<i>Vriesea bituminosa</i> Wawra	28	33	43	104	2	3	1	6
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	112	141	46	299	9	33	8	50
<i>Vriesea gutatta</i> Linden & André	0	2	1	3	0	0	0	0

Family/Species	Number of occurrence alive phorophytes				Number of occurrence dead phorophytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
<i>Vriesea heterostachys</i> (Baker) L.B.Sm.	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Vriesea longicaulis</i> (Baker) Mez	91	80	22	193	5	7	2	14
<i>Vriesea penduliflora</i> L.B.Sm.	103	191	133	427	17	8	11	36
Cactaceae (4/6)								
<i>Hattoria salicornioides</i> (Haw.) Britton & Rose	7	4	1	12	1	0	0	1
<i>Lepismium houlettianum</i> (Lem.) Barthlott	1	1	0	2	0	0	0	0
<i>Rhipsalis floccosa</i> Salm-Dyck ex Pfeiff.	27	52	16	95	0	2	3	5
<i>Rhipsalis juengeri</i> Barthlott & N.P.Taylor	88	69	0	157	8	2	0	10
<i>Rhipsalis pulchra</i> Loefgr.	51	47	13	111	4	2	0	6
<i>Schlumbergera opuntioides</i> (Loefgr. & Dusén) D.R.Hunt	0	3	0	3	0	0	0	0
Clusiaceae (1/1)								
<i>Clusia criuva</i> Cambess.	1	2	1	4	0	0	0	0
Dryopteridaceae (2/4)								
<i>Elaphoglossum gayanum</i> (Fée) T.Moore	19	36	6	61	1	3	0	4
<i>Elaphoglossum lingua</i> (C.Presl) Brack.	6	1	0	7	1	0	0	1
<i>Elaphoglossum vagans</i> (Mett. ex Kuhn) Hieron.	29	24	0	53	3	4	0	7

Family/Species	Number of occurrence alive phorophytes				Number of occurrence dead phorophytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
<i>Ruhmora adianthiformis</i> (G.Forst.) Ching	30	9	0	39	0	0	0	0
Gesneriaceae (2/2)								
<i>Nematanthus strigillosus</i> (Mart.) H.E.Moore	34	54	14	102	2	2	0	4
<i>Sinningia cooperi</i> (Paxton) Wiehler	1	0	0	1	0	0	0	0
Griselinaceae (1/1)								
<i>Griselinia ruscifolia</i> (Clos) Ball	15	10	0	25	1	2	0	3
Hymenophyllaceae (2/3)								
<i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw.	105	28	2	135	15	0	0	15
<i>Hymenophyllum spl</i>	7	0	0	7	0	0	0	0
<i>Trichomanes polypodioides</i> L.	2	0	0	2	0	0	0	0
Lycopodiaceae (1/3)								
<i>Phlegmariurus biformis</i> (Hook.) B.Øllg.	2	0	0	2	0	0	0	0
<i>Phlegmariurus fontinaloides</i> (Spring) B.Øllg.	1	1	0	2	0	0	0	0
<i>Phlegmariurus heterocarpon</i> (Fée) B.Øllg.	0	4	0	4	0	0	0	0
Nephrolepidaceae (1/1)								
<i>Nephrolepis sp.1</i>	0	1	0	1	0	0	0	0

Family/Species	Number of occurrence alive phorophytes				Number of occurrence dead phorophytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
Orchidaceae (25/51)								
<i>Acianthera cryptophoranthoides</i> (Loefgr.) F.Barros	0	1	5	6	0	0	0	0
<i>Acianthera luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	4	0	0	4	0	0	0	0
<i>Acianthera recurva</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	2	0	0	2	0	0	0	0
<i>Anathallis rubens</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	29	57	10	96	3	3	0	6
<i>Acianthera saundersiana</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	24	5	3	32	1	1	0	2
<i>Bifrenaria aureofulva</i> (Hook.) Lindl.	0	5	17	22	0	0	0	0
<i>Bifrenaria vitellina</i> (Lindl.) Lindl.	44	113	16	173	1	5	2	8
<i>Bulbophyllum exaltatum</i> Lindl.	0	2	0	2	0	2	0	2
<i>Bulbophyllum granulosum</i> Barb.Rodr.	20	7	19	46	1	0	0	1
<i>Bulbophyllum micropetaliforme</i> J.E.Leite	0	4	4	8	1	2	0	3
<i>Cattleya coccinea</i> Lindl.	1	6	6	13	0	0	0	0
<i>Dichaea cogniauxiana</i> Schltr.	66	151	36	253	3	10	2	15
<i>Encyclia patens</i> Hook.	1	2	0	3	0	0	0	0
<i>Epidendrum armeniacum</i> Lindl.	2	0	0	2	0	0	0	0
<i>Epidendrum chlorinum</i> Barb.Rodr.	3	12	10	25	0	1	2	3

Family/Species	Number of occurrence alive phorophytes				Number of occurrence dead phorophytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
<i>Epidendrum difforme</i> Jacq.	5	2	0	7	0	0	0	0
<i>Epidendrum paranaense</i> Barb.Rodr.	24	104	7	135	2	4	1	7
<i>Epidendrum proligerum</i> Barb.Rodr.	0	11	23	34	0	0	1	1
<i>Epidendrum ramosum</i> Jacq.	1	4	1	6	0	0	0	0
<i>Epidendrum rigidum</i> Jacq.	4	1	0	5	0	0	0	0
<i>Epidendrum secundum</i> Jacq.	0	0	3	3	0	0	0	0
<i>Eurystyles cogniauxii</i> (Kraenzl.) Pabst	1	0	2	3	0	0	0	0
<i>Gomesa glaziovii</i> Cogn.	25	25	0	50	3	1	0	4
<i>Gomesa gomezoides</i> (Barb.Rodr.) Pabst	15	4	1	20	0	0	0	0
<i>Gomesa praetexta</i> (Rchb.f.) M.W.Chase & N.H.Williams	10	2	0	12	0	0	0	0
<i>Gomesa ranifera</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	0	3	3	6	0	2	0	2
<i>Gomesa uniflora</i> (Booth ex Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Grobya amherstiae</i> Lindl.	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Isabelia violacea</i> (Lindl.) van den Berg & M.W.Chase	0	2	0	2	0	0	0	0
<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R.Br.	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Lankesterella gnoma</i> (Kraenzl.) Hoehne	0	3	4	7	0	0	0	0

Family/Species	Number of occurrence alive phorophytes				Number of occurrence dead phorophytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
<i>Maxillaria brasiliensis</i> Brieger & Illg	0	0	3	3	0	0	0	0
<i>Maxillaria notylioglossa</i> Rchb.f.	2	0	0	2	1	0	0	1
<i>Maxillaria picta</i> Hook.	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Maxillaria subulata</i> Lindl.	10	3	5	18	1	3	0	4
<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl.	23	28	6	57	1	1	0	2
<i>Octomeria diaphana</i> Lindl.	0	2	0	2	0	0	0	0
<i>Octomeria grandiflora</i> Lindl.	17	19	1	37	3	3	0	6
<i>Octomeria rubrifolia</i> Barb.Rodr.	3	15	7	25	0	1	0	1
<i>Octomeria wawrae</i> Rchb.f.	6	8	2	16	0	0	0	0
<i>Oncidium wentworthianum</i> Bateman ex Lindl.	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Polystachya paulensis</i> Rchb.f.	0	3	0	3	0	0	1	1
<i>Prescottia stachyodes</i> (Sw.) Lindl.	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Promenaea stapelioides</i> (Link & Otto) Lindl.	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Prosthechea allemanoides</i> (Hoehne) W.E.Higgins	7	24	38	69	4	9	3	16
<i>Prosthechea pachysepala</i> (Klotzsch) Chiron & V.P.Castro	13	12	7	32	0	10	0	10
<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb.f.) Schltr.	0	0	3	3	0	0	0	0

Family/Species	Number of occurrence alive phorophytes				Number of occurrence dead phorophytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
<i>Scuticaria novaesii</i> F.Barros & Cath.	1	2	0	3	0	1	0	1
<i>Stelis parvula</i> Lindl.	36	70	2	108	2	5	0	7
<i>Stelis papaquerensis</i> Rchb.f.	5	16	0	21	0	0	0	0
<i>Trichosalpinx montana</i> (Barb.Rodr.) Luer	0	7	0	7	0	0	0	0
Piperaceae (1/5)								
<i>Peperomia crinicaulis</i> C.DC.	20	3	0	23	1	2	0	3
<i>Peperomia diaphanoides</i> Dahlst.	2	7	0	9	0	3	0	3
<i>Peperomia galioides</i> Kunth	10	7	2	19	1	0	0	1
<i>Peperomia mandioccana</i> Miq.	43	32	3	78	5	1	0	6
<i>Peperomia tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.	95	69	11	175	3	13	0	16
Polypodiaceae (11/17)								
<i>Campyloneurum austrobrasillianum</i> (Alston) de la Sota	16	2	0	18	0	1	0	1
<i>Campyloneurum nitidum</i> (Kaulf.) C.Presl	3	1	0	4	1	0	0	1
<i>Cochlidium punctatum</i> (Raddi) L.E.Bishop	22	93	9	124	5	6	0	11
<i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E.Bishop	3	0	0	3	1	0	0	1
<i>Lellingeria apiculata</i> (Kunze ex Klotzsch) A.R.Sm. & R.C.Moran	36	53	5	94	2	3	0	5

Family/Species	Number of occurrence alive phorophytes				Number of occurrence dead phorophytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
<i>Leucotrichum organense</i> (Gardner) Labiak	4	0	0	4	1	0	0	1
<i>Melpomene pilosissima</i> (M.Martens & Galeotti) A.R.Sm. & R.C.Moran	67	84	4	155	8	10	0	18
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	68	52	84	204	1	7	5	13
<i>Moranopteris achilleifolia</i> (Kaulf.) R.Y. Hirai & J. Prado	2	0	0	2	0	0	0	0
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Pecluma pectinatiformis</i> (Lindm.) M.G.Price	15	5	0	20	2	1	1	4
<i>Pecluma truncorum</i> (Lindm.) M.G.Price	3	0	0	3	0	0	0	0
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	3	0	1	4	0	0	0	0
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E.Fourn.	3	0	0	3	0	0	0	0
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	188	251	121	560	11	27	6	44
<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	72	104	125	301	3	2	9	14
<i>Serpocaulon catharinae</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	109	133	38	280	4	17	5	26
Pteridaceae (2/4)								
<i>Radiovittaria gardneriana</i> (Fée) E.H.Crane	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Radiovittaria stipitata</i> (Kunze) E.H.Crane	1	1	0	2	0	0	0	0
<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	1	0	0	1	0	0	0	0

Family/Species	Number of occurrence alive phorophytes				Number of occurrence dead phorophytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
<i>Vittaria lineata</i> (L.) Sm.	2	0	1	3	0	0	0	0
Rubiaceae (1/1)								
<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	1	8	0	9	0	0	0	0
Solanaceae (1/1)								
<i>Dyssochroma viridiflorum</i> (Sims) Miers	82	37	2	121	6	0	0	6

Table 5. List of the number of occurrences of epiphytic species alive and dead phorophytes *Eremanthus erythropappus* (“Candeia”) in the Vegetation Types (F1: *tenuissóllica humífera ripícola*, F2: *crassissóllica arenosa de encosta*, F3: *tenuissóllica arenosa de encosta*) and DCF (Dwarf Cloud Forest).

Family/Species	Number of occurrence alive phorophytes				Number of occurrence dead phorophytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
Araceae (2/3)								
<i>Anthurium minarum</i> Sakur. & Mayo	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Philodendron appendiculatum</i> Nadruz & Mayo	0	2	0	2	0	3	0	3
Bromeliaceae (3/7)								
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	1	4	3	8	0	2	0	2
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	0	5	2	7	0	5	0	5
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	15	50	52	117	8	22	3	33
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	0	1	1	2	0	1	0	1
<i>Vriesea bituminosa</i> Wawra	1	0	2	3	1	1	0	2
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	9	52	41	102	6	25	1	32
Cactaceae (1/2)								

Family/Species	Number of occurrence alive phorphytes				Number of occurrence dead phorphytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
<i>Rhipsalis floccosa</i> Salm-Dyck ex. Pfeiff.	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Rhipsalis pulchra</i> Loefgr.	0	0	0	0	0	1	0	1
Clusiaceae (1/1)								
<i>Clusia criuva</i> Cambess.	1	1	0	2	0	0	0	0
Gesneriaceae (1/1)								
<i>Nematanthus strigillosus</i> (Mart.) H.E.Moore	0	3	5	8	0	0	0	0
Orchidaceae (14/22)								
<i>Acianthera saundersiana</i> (Rchbf.) Pridgeon & M.W. Chase	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Bifrenaria aureofulva</i> (Hook.) Lindl.	0	1	3	4	0	0	0	0
<i>Bulbophyllum exaltatum</i> Lindl.	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Bulbophyllum micropetaliforme</i> J.E.Leite	0	0	3	3	1	2	0	3
<i>Cattleya coccinea</i> Lindl.	0	3	5	8	0	0	0	0
<i>Dichae congniauxiana</i> Schltr.	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Epidendrum chlorinum</i> Barb.Rodr.	0	0	3	3	0	0	0	0
<i>Epidendrum paranaense</i> Barb. Rodr.	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Epidendrum proligerum</i> Barb.Rodr.	0	1	6	7	0	0	0	0

Family/Species	Number of occurrence alive phorphytes				Number of occurrence dead phorphytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
<i>Epidendrum secundum</i> Jacq.	0	0	2	2	0	0	0	0
<i>Gomesa ranifera</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	0	0	1	1	0	2	0	2
<i>Maxillaria brasiliensis</i> Brieger & Illg	0	0	3	3	0	0	0	0
<i>Maxillaria subulata</i> Lindl.	5	0	5	10	1	3	0	4
<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl.	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Octomeria rubrifolia</i> Barb.Rodr.	1	1	2	4	0	0	0	0
<i>Octomeria wawrae</i> Rchb.f.	2	1	0	3	0	0	0	0
<i>Oncidium wentworthianum</i> Bateman ex Lindl.	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Prescottia stachyodes</i> (Sw.) Lindl.	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Prosthechea allemanoides</i> (Hoehne) W.E.Higgins	4	15	25	44	4	4	1	9
<i>Prosthechea pachysepala</i> (Klotzsch) Chiron & V.P.Castro	4	4	2	10	0	8	0	8
<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb.f.) Schltr.	0	0	3	3	0	0	0	0
<i>Scuticaria novaesii</i> F.Barros & Cath.	0	1	0	1	0	0	0	0
Piperaceae (1/3)								
<i>Peperomia crinicaulis</i> C.DC.	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Peperomia diaphanoides</i> Dahlst.	0	2	0	2	0	0	0	0

Family/Species	Number of occurrence alive phorphytes				Number of occurrence dead phorphytes			
	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3	DCF
<i>Peperomia tetraphylla</i> (G. Forst) Hook & Arn.	0	0	0	0	0	3	0	3
Polypodiaceae (7/8)								
<i>Campyloneurum austrobrasilianum</i> (Alston) de la Sota	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Cochlidium punctatum</i> (Raddi) L.E.Bishop	0	5	0	5	0	2	0	2
<i>Lellingeria apiculata</i> (Kunze ex Klotzsch) A.R.Sm. & R.C.Moran	0	1	0	1	0	2	0	2
<i>Melpomene pilosissima</i> (M.Martens & Galeotti) A.R.Sm. & R.C.Moran	0	9	0	9	0	7	0	7
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	2	0	6	8	0	6	0	6
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	4	24	5	33	1	14	1	16
<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Serpocaulon catharinae</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	0	9	8	17	0	8	0	8
Solanaceae (1/1)								
<i>Dysochroma viridiflorum</i> (Sims) Miers	1	1	0	2	0	0	0	0

**CAPÍTULO 3 – A ABUNDÂNCIA E O TAMANHO DOS FORÓFITOS
INFLUENCIAM O ANINHAMENTO EM REDES DE INTERAÇÃO EPÍFITICA EM
UMA FLORESTA NEBULAR**

Revista para submissão: BIOTROPICA

The abundance and size of phorophytes influence nesting in epiphytic interaction networks at a cloud forest

Camila Nardy Delgado^{a*}, Amanda Taylor^b, Samyra Gomes Furtado^c, Luiz Menini Neto^d, Flavio Nunes Ramos^{e,a}

^a Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Alfenas, R. Gabriel Monteiro da Silva, 700, Centro, 37130-001, Alfenas. MG, Brazil.

^b Biodiversity, Macroecology and Biogeography, University of Göttingen, 37077 Göttingen, Germany

^c Centro Universitário UniAcademia, *Campus* Arnaldo Janssen, R. Luz Interior, 345, Santa Luzia, 36030-776, Juiz de Fora, MG, Brasil

^d Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento Botânica, *Campus* Universitário, R. José Lourenço Kelmer s/n, Bairro São Pedro, 36036-900, Juiz de Fora, MG, Brazil

^e Universidade Federal de Alfenas, Instituto de Ciências da Natureza, Rua Gabriel Monteiro da Silva, 7000, Bairro Centro, 37130-000, Alfenas, MG, Brazil.

* Corresponding author. *E-mail addresses*: camilanardybio@gmail.com (C.N. Delgado).

RESUMO

A interação comensalística entre epífitas vasculares e árvores hospedeiras (forófitas) é um tipo de interação biótica cada vez mais utilizada em estudos de redes ecológicas. No entanto, os processos evolutivos têm sido pouco estudados e são detectados diferentes padrões e inconsistências nas propriedades. O presente estudo teve como objetivo avaliar quais padrões de organização e interações da rede epífito-forófito, e testar se os forófitos mais abundantes serão importantes para a estrutura e robustez. Para avaliar essa estrutura, foram estabelecidas parcelas de 20 x 10 m em três fitofisionomias da nanofloresta nebulosa do Parque Estadual de Ibitipoca, que apresentam diferentes tipos de solos (denominados F1, F2 e F3). As métricas de aninhamento, especialização, conectividade, uniformidade de interação e robustez foram calculadas para caracterizar a estrutura da rede e prever frequências de interação, por abundância de espécies, altura, diâmetro à altura do peito (DAP), altura da primeira bifurcação (APB) e casca de forófito. As redes de interação apresentaram um padrão de aninhamento mais pronunciado do que o esperado ao acaso, caracterizado por uma distribuição uniforme de interações, baixa especialização e alta robustez, mesmo após a exclusão de forófitos abundantes. O fenômeno de aninhamento é influenciado principalmente pela abundância e tamanho dos forófitos, os quais desempenham um papel facilitador na colonização sequencial das espécies epifíticas. Concluímos que o melhor modelo explicativo do aninhamento não inclui processos neutros, mas determinísticos, e o efeito do tamanho do hospedeiro no estabelecimento das epífitas indica que atenção especial deve ser dada às espécies com essas características, a fim de conservar essas comunidades e todos os organismos associados a eles.

PALAVRAS-CHAVES: Aninhamento, Floresta Atlântica, Facilitações, Interações comensalistas, Robustez.

ABSTRACT

The commensalistic interaction between vascular epiphytes and host trees (phorophytes) is a type of biotic relation increasingly used in studies of ecological networks. However, evolutionary processes have been little studied and different patterns and inconsistencies in the properties are detected. The present study aimed to evaluate which patterns are organization of epiphyte-phorophyte interactions, and test whether the most abundant phorophytes will be important for the structure and robustness of the network. To evaluate this structure, twenty-four plots of 20 x 10 m were established in three vegetation types of the dwarf cloud forest in

the Parque Estadual de Ibitipoca, which present different types of soils (called F1, F2, and F3). The metrics nesting, specialization, connectance, interaction evenness, and robustness were calculated to characterize the network structure and predict interaction frequencies, by species abundance, height, diameter breast height (DBH), the height of the first bifurcation (HFB) and phorophyte bark texture. The interaction networks exhibited a nested pattern higher than expected by chance, with a uniform distribution of interactions, low specialization, and robustness, even with the withdrawal of phorophytes abundant. The nesting is predicted by the size and abundance of phorophytes which can facilitate the sequential colonization of epiphyte species. We conclude that the best model explaining nesting does not include neutral processes, but deterministic ones, and the effect of host size on epiphyte establishment indicates that special attention should be given to species with these characteristics in order to conserve these communities and all organisms associated with them.

KEY-WORDS: Atlantic Forest, Commensalistic Interactions, Facilitations, Nestedness, Robustness.

1. INTRODUÇÃO

Nos últimos anos, diversos estudos têm se dedicado à compreensão da estrutura das interações em comunidades naturais. Padrões recorrentes em interações ecológicas semelhantes têm sido amplamente explorados (Bascompte et al., 2003; Lewinsohn et al., 2006; Tylianakis et al., 2007; Burns, 2008; Sáyago et al., 2013). É importante observar que as estruturas de rede podem não surgir apenas a partir de interações múltiplas e hierárquicas entre os fatores, mas também podem ser resultado de mecanismos evolutivos e ecológicos subjacentes (Lewinsohn et al., 2006; Vázquez et al., 2009). A identificação dos fatores que moldam as redes de interação proporciona novas perspectivas sobre os processos ecológicos e evolutivos que direcionam essas interações em nível comunitário. Essas descobertas podem ter implicações significativas para o manejo de grupos ecologicamente sensíveis, com potencial impacto na conservação e manejo da biodiversidade (Sáyago et al., 2013).

Dentro dos padrões frequentemente identificados nessa dinâmica, destacam-se o aninhamento e a modularidade (Lewinsohn et al., 2006). Nas redes de interação entre espécies, o aninhamento ocorre quando as espécies especialistas tendem a interagir mais frequentemente com espécies generalistas (Bascompte et al., 2003), enquanto a modularidade se manifesta quando grupos específicos de espécies interagem mais entre si do que com outros elementos da rede (Olesen et al., 2007; Stouffer & Bascompte, 2011). No contexto das redes

comensalistas, o padrão de aninhamento tem se destacado como resultado predominante (Bascompte et al., 2003; Guimarães et al., 2007; Bastolla et al., 2009; Couto et al., 2022; Hu et al., 2022), mesmo que também seja observado em algumas redes de antagonismo (Valtonen et al., 2001; Vazquez et al., 2005; Bascompte & Jordano, 2007). Da mesma forma, embora a modularidade seja mais comum em redes de antagonismo (Prado & Lewinsohn, 2004; Stouffer & Bascompte, 2011; Genini et al., 2012), ela também foi identificada em redes de mutualismo, como polinização e dispersão de sementes (Olesen et al., 2007; Mello et al., 2011).

As interações comensalistas, no qual um dos organismos se beneficia enquanto o outro é neutro, fornecem uma arena de testes inexploradas para entender as causas e consequências da topologia da rede de interação. Como não se espera que mecanismos de competição ou presa e predador surjam neste tipo de interações, eles podem fornecer um modelo evolutivo no qual é possível avaliar propriedades de rede. Especificamente, se a estrutura aninhada das redes comensalistas reflete os efeitos ecológicos da complementaridade coevolutiva, seria de se esperar que encontrássemos graus menos acentuados de aninhamento nessas redes. Adicionalmente, caso as redes comensalistas se revelem aninhadas, uma análise de sua resistência a distúrbios proporcionaria um teste independente do impacto direto do aninhamento na rede (ou seja, desvinculando os possíveis efeitos indiretos da complementaridade de traços) em sua reação aos distúrbios (Piazzon et al., 2011).

As epífitas são um grupo de plantas não parasitárias em todas as fases da vida, desde a germinação até seu estabelecimento e crescimento (Zotz, 2013), um exemplo de interação comensal típica, pois as epífitas utilizam os forófitos como *habitats* mecânicos, os quais geralmente não são afetados (Ceballos et al., 2016; Francisco et al., 2018). As redes de interação entre essas plantas serão compostas por três partes principais: epífitas vasculares, árvores hospedeiras (forófitos) e ligações (interações) entre as espécies. Como nos outros tipos de interações entre espécies (Bascompte et al., 2003; Thébault & Fontaine, 2010; Verdú & Valiente-Banuet, 2008), as interações comensais entre epífitas vasculares e forófitos também foram recentemente descritas e analisadas com abordagens de rede (Blick & Burns, 2009; Burns 2007; Piazzon et al., 2011; Sáyago et al., 2013; Silva et al., 2010; Taylor et al., 2016; Zhao et al., 2015; Bascompte et al., 2003; Lewinsohn et al., 2006; Tylianakis et al., 2007; Burns, 2008; Sayago et al., 2013; Piazzon et al., 2011; Ceballos et al., 2016; Francisco et al., 2019; Hu et al., 2021; Hu et al., 2022).

Em comparação com as interações mutualísticas e antagônicas, a estrutura da rede epífita-forófito mostra estrutura aninhada com baixa especialização e modularidade (Piazzon et al., 2011; Ceballos et al., 2016; Francisco et al., 2019; Hu et al., 2021). Sendo a baixa

modularidade o padrão comum, provavelmente pelo baixo nível de especialização e pela falta de processos co-evolutivos entre os parceiros que interagem (Naranjo et al., 2019). Contudo, a gênese dos padrões aninhados é atribuída a processos neutros, nos quais as interações são primordialmente delineadas pela relativa abundância das espécies na comunidade (Krishna et al., 2008). Diferenças quantitativas nas propriedades de rede entre esses tipos de interação têm sido identificadas (Foutaine et al., 2009; Thébault & Foutaine, 2010; Piazzon et al., 2011), apontando para distinções nos fatores estruturais subjacentes. Se as interações são de natureza neutra, a arquitetura da rede é elucidada pelo cruzamento aleatório entre os indivíduos da comunidade, com a abundância das espécies ditando os padrões da rede (Vázquez et al., 2007). Um contínuo debate tem se desenrolado sobre se são os fatores neutros ou biológicos que regem os padrões estruturais das redes (Jordano et al., 2003; Santamaría & Rodríguez-Girónes, 2007; Stang et al., 2007; Vázquez et al., 2009), recentemente enfatizando que, nas comunidades epifíticas, as escalas temporais ecológicas podem ostentar maior relevância do que necessariamente a distinção evolutiva do hospedeiro (Pie et al., 2023).

Em certas florestas, as redes de interação epífita vascular -hospedeiro mostram uma estrutura aninhada (Piazzon et al., 2011), alta uniformidade de interação [*interaction evenness*] (Sáyago et al., 2013; Zhao et al., 2015) e baixos níveis de especialização (Sáyago et al., 2013; Zhao et al., 2015). Contudo, outros padrões foram relatados para redes de interação epífita vascular-hospedeiro em outras regiões (Burns, 2008; Burns & Zotz, 2010). Por exemplo, Burns (2008) descobriu que epífitas vasculares facultativas em florestas de coníferas costeiras do Canadá são compartimentadas, devido a cinco espécies de arbustos semelhantes que tendem a co-ocorrer. Além disso, em uma floresta tropical panamenha, Burns & Zotz (2010) observaram que a rede vascular epífita-forófito mostrava evidências de um modular, isto é, pares de espécies substituindo-se entre as comunidades.

Desta maneira estudos sobre as redes epífitas vascular-hospedeiro apontam que as espécies interagem de acordo com sua abundância (Burns, 2007; Sáyago et al., 2013), o que significa que espécies abundantes interagem com mais frequência e com mais espécies do que as raras (Vázquez et al., 2009). Outros fatores além da abundância podem influenciar a estrutura da rede (por exemplo, Olito & Fox, 2014; Vázquez et al., 2009). Sáyago et al. (2013) testaram diferentes fatores que podem explicar ou prever frequências de interações e várias métricas de rede em uma rede bromélia-hospedeiro de uma floresta tropical seca do México. Os fatores mais importantes neste estudo foram a abundância de espécies e características do hospedeiro, como tamanho, densidade da madeira e textura da casca.

Em ambientes florestais nebulares, as comunidades de epífitas são ricas e abundantes

(Hamilton et al., 1995; Bruijnzeel et al., 2010), sendo importantes para relações ecológicas e conservação deste ambientes (Zotz, 2016, Furtado & Menini Neto, 2022). A Floresta Atlântica Brasileira é um dos centros da biodiversidade epifítica (Ramos et al., 2021), e o Parque Estadual do Ibitipoca é um dos locais mais ricos inserido neste domínio no Brasil (Furtado & Menini Neto, 2018). Nele a floresta nebulosa ocorre em mosaicos com formações campestres e arbustivas, sendo diferenciadas em quatro diferentes formações de nanoflorestas (subfitofisionomias) definidas pelo tipo de solo e composição arbórea (Oliveira-Filho et al., 2013).

Assim, o objetivo do presente trabalho é avaliar quais os padrões de organização das interações epífitas-forófitos em três subfitofisionomias de uma nanofloresta nebulosa de um local megadiverso. Testamos a hipótese de que as redes de interação apresentarão aninhamento, com baixa especialização e robustez, e que esse padrão será influenciado pela abundância e tamanho dos forófitos, independente da subfitofisionomias.

2. MÉTODOS

2.1. Área de estudo:

O Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB) encontra-se na região sudeste de Minas Gerais, no município de Lima Duarte, distrito de Conceição do Ibitipoca, entre as coordenadas 21°40'-21°44'S e 43°52'-43°55'W (Figura 21). O PEIB apresenta um relevo caracterizado por escarpas altas e colinas, ao longo de 1488 ha variando em altitudes de 1000 a 1800 metros (Forzza et al., 2013). O clima é classificado como Cwb, segundo o sistema de classificação Köppen, isto é mesotérmico úmido com invernos secos e verões amenos. A precipitação anual média fica em torno de 1532 mm e a temperatura anual média é de 18.9°C (Rocha, 2013).

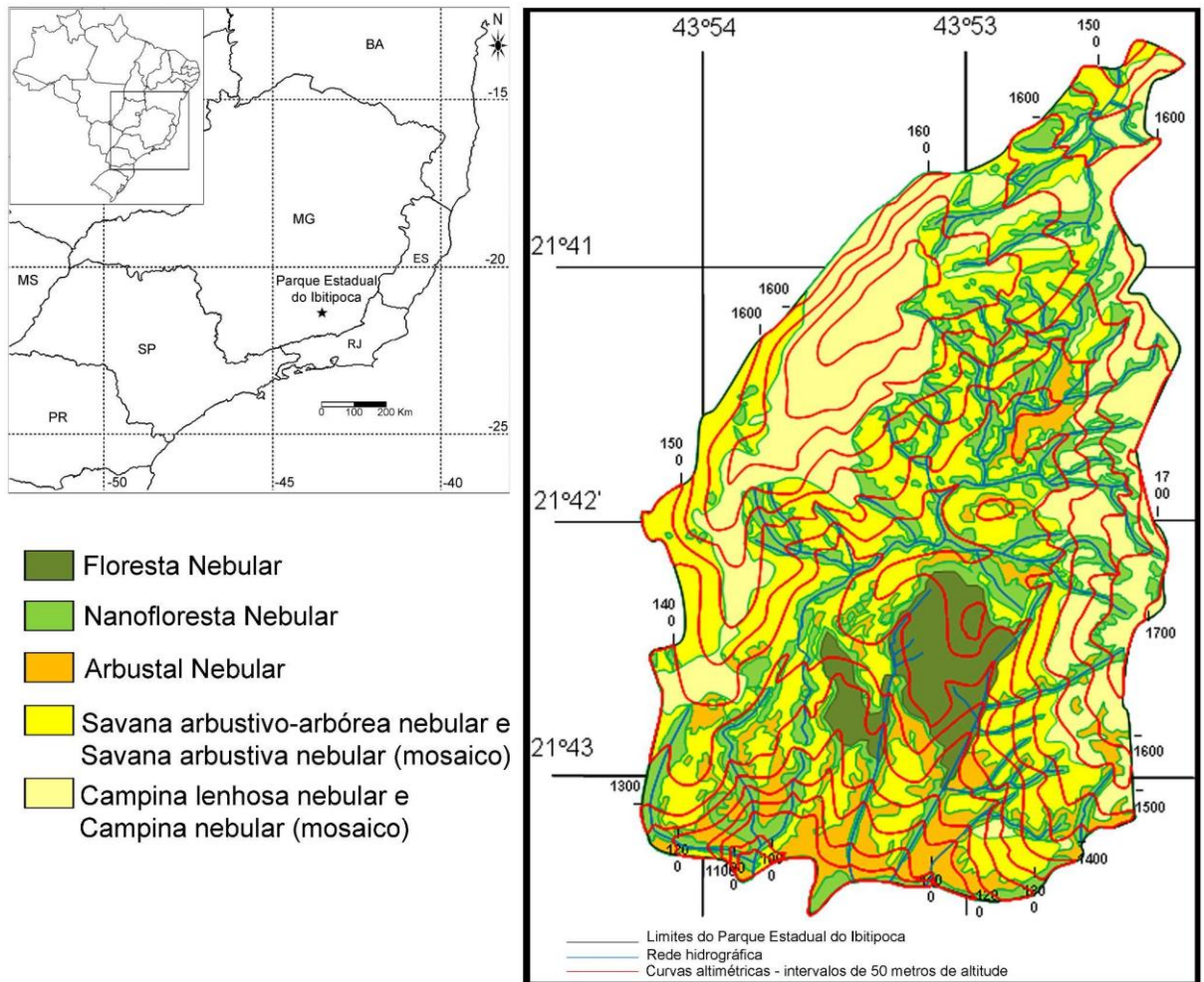


Figura 22. Localização do Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), Minas Gerais, Brasil e detalhe de suas fitofisionomias, segundo Oliveira-Filho et al. (2013).

Inserido no Domínio Atlântico no Complexo da Mantiqueira, apresenta um mosaico de fisionomias florestais e campinas, que permitiu tornar-se uma área prioritária na conservação da flora de Minas Gerais, por sua expressiva contribuição com espécies endêmicas (Drummond et al., 2005; IEF, 2021). Dentre as fisionomias as Florestas Nebulares encontram-se entremeadas às campinas (predominantes ao longo do PEIB com grande riqueza florística) e representam cerca de 20% da vegetação total do PEIB, essas são florestas mais densas e altas do Parque ocorrem no setor centro sul, dentre as quais se destaca a Mata Grande e as formações de nanoflorestas (Oliveira-Filho et al., 2013).

A fisionomia nanofloresta nebulosa (NF) ocorre em diferentes altitudes ao longo de todo o parque, sendo dividida em quatro subfitofisionomias, por apresentar uma superfície muito irregular e solos com diferentes formações e composições arbóreas (Oliveira-Filho et al., 2013). A primeira formação é denominada *tenuissólca humífera ripícola*: caracterizada pelos solos

rasos, com menos de 0,5 m de espessura, associados aos cursos d'água e cavernas, no presente estudo denominada como F1. A segunda, *crassissólida arenosa de encosta*, seu solo é caracterizado como arenoso profundo, com espessura maior que 0,5 m das encostas dos vales, foi denominada de F2. A terceira, *tenuissólida arenosa de encosta*, apresenta solos arenosos, rasos, com menos de 0,5 m de espessura, das encostas dos vales, denominada como F3. A quarta formação, *tenuissólida húmifera de encosta* ocorre em solos úmidos e rasos com menos de 0,5 m de espessura, das encostas dos vales, não foi objeto de estudo devido à dificuldade de acesso ao ambiente (Furtado & Menini Neto, 2018) (Figura 22).

Estas subfitosionomias da nanofloresta nebulosa são caracterizadas por serem um gradiente contínuo, visto que a F1 ocorre próxima às cavernas existentes no Parque e protegidas do vento, com solos ricos em matéria orgânica que sustentam uma vegetação adensada e algumas árvores emergentes. Podem ser associadas a cursos d'água (como Pião, Viajantes, Cruzeiro e Três Arcos) ou mesmo ausentes (como Coelho e Bromélias). A F2 ocorre um pouco mais exposta aos ventos, devido à localização, mas com solos profundos e cobertos por musgos e vegetação arbórea também adensada, sendo intermediária. A F3 representa o ambiente de transição das nanoflorestas com a campina nebulosa e o solo arenoso e raso age como um filtro ambiental diminuindo a riqueza da comunidade arbórea que é mais esparsa e mais exposta aos ventos (Furtado & Menini Neto, 2018).



Figura 23. As subfitofisionomias da nanofloresta nebulosa no Parque Estadual do Ibitipoca. A: *tenuissólida humífera ripícola* - F1; B - *crassissólida arenosa de encosta* - F2; C: *tenuissólida arenosa de encosta* - F3. Foto: Samyra Gomes Furtado

2.2. Coleta de dados

Os dados foram coletados nos anos de 2014 e 2015 em 24 parcelas de 10 x 20 m, sendo oito parcelas em cada uma das três subfitosionomias. As parcelas da formação F1 serviram de referência para as parcelas das outras duas formações por serem associadas à entrada de grutas, e estas foram localizadas o mais próximo e em altitude semelhante às primeiras. Em cada parcela, foram analisados todos os forófitos (considerados como as unidades amostrais em estudos desta natureza) com diâmetro a altura do peito (DAP) igual ou superior a 10 cm. As árvores foram identificadas com plaquetas de alumínio e analisadas quanto à presença de espécies epífitas e feitas as seguintes medições (i) diâmetro da árvore à altura do peito (DAP); (ii) altura estimada da árvore hospedeira, (iii) altura da primeira bifurcação, e (iv) classificação da casca em lisa (1), fissurada (2) e rugosa (3). Devido à existência de uma listagem para a flora do PEIB (Forzza et al., 2013), exemplares foram coletados apenas quando necessário, sendo depositados no herbário CESJ (acrônimo segundo Thiers, 2023). As espécies de epífitas foram identificadas segundo a bibliografia especializada, consultas do material depositado nos herbários CESJ e RB e auxílio de especialistas. Além disso, foram classificadas de acordo com sua relação com o forófito em categorias ecológicas segundo a Flora e Funga do Brasil (2023).

2.3. Análises estatísticas

Para as análises da rede de interação foi montada uma matriz de presença-ausência entre espécies de epífitas vasculares (em colunas) e espécies arbóreas hospedeiras (em linhas). Para caracterizar os parâmetros estruturais da rede vascular epífita-hospedeiro da rede, foram calculadas as seguintes métricas: conectividade, uniformidade de interação, H2, generalidade, vulnerabilidade, robustez e aninhamento.

Conectância é representada pelo número de interações observadas dividido pelo total de interações possíveis (Dunne et al., 2002). Uniformidade de interação (*Interaction evenness*) é uma métrica para detectar potencial dominância de interação em uma rede ecológica (Dormann et al., 2009), sendo que os valores mais altos implicam na abundância semelhante entre as interações, e valores mais baixos implicam em poucas interações dominantes. H2 é uma medida quantitativa de especialização (Blüthgen et al., 2006), se espécies especialistas prevalecem, a rede será mais especializada, porém se as espécies generalistas prevalecerem a rede será mais generalizada (Sfair et al., 2015). Essa métrica vai de 0, para nenhuma

especialização, a 1 para especialização perfeita (Blüthgen et al., 2006). Generalidade (*Generality*) é o número médio ponderado de espécies de árvores por espécie de epífitas vasculares, enquanto que vulnerabilidade (*Vulnerability*) é o número de espécies de epífitas vasculares por espécie de árvores (Bersier et al., 2002; Sáyago et al., 2013). A robustez (R) é o cálculo da tolerância da rede à extinção de espécies (Dunne et al., 2002; Memmott et al., 2004), sendo considerado que a extinção secundária de espécies epífitas decorrente da extinção de espécies primárias de forófitos. R= 0 corresponde a uma redução muito rápida na inclinação da curva, refletindo um sistema perturbado após a remoção da primeira espécie; enquanto R= 1 representa um sistema bastante robusto, onde o decréscimo da curva é muito lento e, portanto, representa um sistema no qual a maioria das epífitas permanece após a remoção da maioria dos forófitos.

O grau de aninhamento da matriz binária foi estimado com duas métricas diferentes: NODF (métrica de aninhamento baseada em sobreposição e preenchimento decrescente; Almeida-Neto et al., 2008) e temperatura de aninhamento WNODF (Atmar e Patterson, 1993). Em seguida, avaliamos a significância do aninhamento com diferentes modelos nulos, repetindo a amostragem aleatória para gerar padrões que foram então comparados com o padrão de aninhamento observado (Bascompte et al., 2003). NODF varia de 0 a 100 (valores de menor a maior de aninhamento, respectivamente), enquanto a temperatura de aninhamento varia de 0 a 100 (com 0 implicando aninhamento máximo). Todas as análises das métricas foram no software R (R Development Core Team, 201) usando pacote bipartido (Dormann et al., 2009).

Para avaliação dos modelos que prevêem as frequências de interações da rede epífita vascular-hospedeiro, avaliamos a abundância de espécies e características do hospedeiro (altura, diâmetro à altura do peito (DAP), altura da primeira bifurcação e casca) como preditores, que foram selecionados com base nos seguintes motivos: Abundância: incluídos para avaliar se as espécies abundantes interagem com mais frequência. Consideramos a abundância de espécies arbóreas e epífitas vasculares na matriz. O diâmetro da árvore à altura do peito (DAP) e altura foi considerado proxy do tamanho da árvore. Essa variável foi selecionada porque árvores de grande diâmetro fornecem melhores características para epífitas vasculares (por exemplo, mais superfície e microhabitats; Burns, 2008; Woods et al., 2015; Elias et al 2021). Textura da casca: por definição, é a rugosidade da casca, importante fator associado à presença de epífitas vasculares. As informações sobre a textura da casca foram derivadas de observações de campo, usando as seguintes notas: 1 (suave: textura muito leve), 2 (pouco áspera: grossa com um micro relevo) e 3 (áspera: textura grossa com fissuras, Tabela

1).

Abundância das espécies de árvores (A), média do diâmetro à altura do peito – DAP (D), média da altura (Al) e mediana da casca (C) representam fatores que foram usados para construir modelos. Combinando os fatores, criamos um total de seis modelos de duas restrições (AD: abundância + DAP, AA1: abundância + altura, AC: abundância + casca, DA1: DAP+ altura, DC: DAP + casca, A1C: altura + casca), três modelos de três restrições (ADA1: abundância + DAP +altura, ADC: abundância + DAP + casca, AA1C: abundância + altura + casca). Também desenvolvemos um modelo nulo no qual todas as interações têm a mesma probabilidade de ocorrer. A capacidade dos modelos em explicar as frequências de interação da matriz observada pelo aninhamento foi analisado seguindo a metodologia de Vázquez et al. (2009), utilizando o critério de informação de Akaike (AIC, Bolker, 2008).

3. RESULTADOS

Encontramos 773 indivíduos de forófitos distribuídos em 33 famílias em 83 espécies (Tabela 7), com 127 espécies de epífitas vasculares distribuídas em 18 famílias (Tabela 9). A rede apresentou 1296 interações, sendo *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) a espécie de forófito que interagiu com o maior número de espécies de epífitas, junto com os forófitos mortos apresentando 72 interações cada, seguido por *Eugenia nutans* (Myrtaceae) com 68 interações, e *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) com 54 interações. As espécies epifíticas com maior número de interações com os forófitos foram *Pleopeltis hirsutissima* (Polypodiaceae) com 54 interações, seguido por *Tillandsia stricta* (Bromeliaceae) com 52 interações, *P. macrocarpa* e *Serpocaulon catharinae* (Polypodiaceae) com 42 interações cada, e *Vriesea friburgensis* (Bromeliaceae) com 41 interações (Figura 23) A família de forófitos mais representativa neste estudo foi Myrtaceae, apresentando 18 espécies (Tabela 7). As espécies de forófitos mais abundante foram *G. opposita*, com 125 indivíduos (14%), seguida por *Eremanthus erythropappus* 114 indivíduos (12.7%), 109 indivíduos mortos (12.2%), *E. nutans* com 72 indivíduos (8%) e *A. triplinervia* com 19 indivíduos (2%).

Na subfitofisionomia F1 foram encontrados 241 indivíduos de forófitos distribuídos em 24 famílias com 47 espécies, F2 a mais abundante com 319 indivíduos, ao longo de 23 famílias com 45 espécies, e a F3 menos abundante com 214 indivíduos, distribuídos em 17 famílias com 31 espécies. A rede de interação da subfitofisionomia F1 apresentou 751 interações enquanto a F2 demonstrou 645 interações e a F3 com 278 interações. As espécies mais ricas na F1 foi a *G. opposita* com 53 interações e os forófitos mortas com 58 interações e, na F2 foram *E. nutans*

com 55 interações e os forófitos mortos com 51 interações, enquanto na F3 foram *G. opposita* com 31 interações e *E. nutans* com 27 interações (Tabela 8). As espécies epífitas com maior número de interações com os forófitos na F1 foram *Tillandsia stricta* (33 interações) e *Pleopeltis hirsutissima* (32 interações), na F2 foram *P. hirsutissima* (32 interações) e *Vriesea friburgensis* (26 interações), e na F3 foram *T. stricta* (21 interações) e *Vriesea penduliflora* (18 interações). A família de forófitos mais representativa neste estudo foi Myrtaceae, apresentando F1 = 8, F2 = 13, F3 = 9 espécies (Tabela 9).

A rede entre epífitas e forófitos exibiu uma conectividade reduzida (0,12 ou 12%) e uma especialização moderada ($H2' = 0,16$; $p = 0$), sem diferença significativa do que seria esperado por acaso, demonstrando uma distribuição equilibrada de interações (Igualdade de interações = 0,67). Em média, as epífitas interagiram com 12,22 forófitos (Generalidade), enquanto os forófitos interagiram com 25,58 epífitas (Vulnerabilidade). A rede revelou robustez ($R = 0,84$; $p = 0,5$), evidenciando uma alta tolerância nas interações epífitas-forófitos e uma resistência substancial às possíveis ameaças de extinção. Contudo, observou-se um padrão menos acentuado de aninhamento estrutural, conforme indicado pelos estimadores qualitativos (NODF = 46,49; $p = 0,27$) e quantitativos (WNODF = 31,92; $p = 0,45$), sem uma significância substancial conforme o modelo nulo (Figura 24, Tabela 4). Já as redes de interação das subfitofisionomias (F1, F2 e F3 - Figura 25), e sem os forófitos mais abundantes (*G. opposita* e forófitos mortos - Figura 26) apresentaram o mesmo padrão da rede da fisionomia, com baixa conectividade, especialização, distribuição uniforme e aninhamento não significativamente ao modelo nulo (Tabela 6).

Os valores de AIC demonstraram que todos os determinantes testados para predizer as frequências observadas da matriz de interação epífita-forófito tiveram um desempenho melhor do que a matriz nula, mas longe do modelo de probabilidade de melhor ajuste (Figura 27). Todos os modelos apresentaram valores superiores ao modelo nulo e menor contribuição para explicar os dados observados. Modelos que não incluíam abundância eram tão ruins quanto o modelo nulo.



Figura 24. Espécies epifíticas ocorrem no Parque Estadual do Ibitipoca. A: *Bifrenaria vitellina*; B: *Epidendrum paranaense*; C: *Pleopeltis macrocarpa*; D: *Serpocaulon catharinae*; E: *Tillandsia stricta*; F: *Vriesea friburgensis*. Foto: A, B, C, E, F - Luiz Menini Neto; D - Samyra Gomes Furtado.

Tabela 6. Métricas da rede interação WNodf - temperatura de aninhamento; Nodf - grau de aninhamento; Conectância; H2 - especialização; *Int. even.* - Uniformidade de Interação; Robustez; *Generality* - Generalidade; *Vulnerability* - Vulnerabilidade; Link por espécies. NF - Fisionomia Nanofloresta Nebular; F1: tenuissólica humífera ripícola; F2: crassissólica arenosa de encosta; F3: tenuissólica arenosa de encosta; Go - rede sem os indivíduos de *Guapira opposita*; Mor - rede sem os indivíduos mortos.

Rede	WNodf		Nodf		Conectância		H2		Int. even.		Robustness		Generality	Vulnerability	Link p/ esp.
	obs	p	obs	p	obs	p	obs	p	obs	p	obs	p	obs	obs	obs
NF	31.92	0.45	46.49	0.27	0.12	0	0.18	0	0.67	0	0.84 ~ 0.79	0.5	12.22	25.58	6.17
F1	27.3	0.44	44.9	0.07	0.16	0	0.20	0.008	0.72	0.008	0.88 ~ 0.75	0.5	11.03	25.32	5.04
F2	29.78	0.04	44.72	0.04	0.15	0	0.23	0	0.66	0	0.86 ~ 0.75	0.39	7.28	22.38	4.61
F3	25.57	0.006	41.24	0.18	0.13	0	0.27	0	0.64	0	0.75 ~ 0.69	0.32	6.27	11.65	2.89
Go	22.74	0	42.87	0.11	0.12	0	0.19	0	0.69	0	0.84 ~ 0.78	0.5	14.81	24.84	6
Mor	29.74	0.23	44.13	0.31	0.12	0	0.20	0	0.66	0	0.84 ~ 0.78	0.5	11.48	25.37	5.94

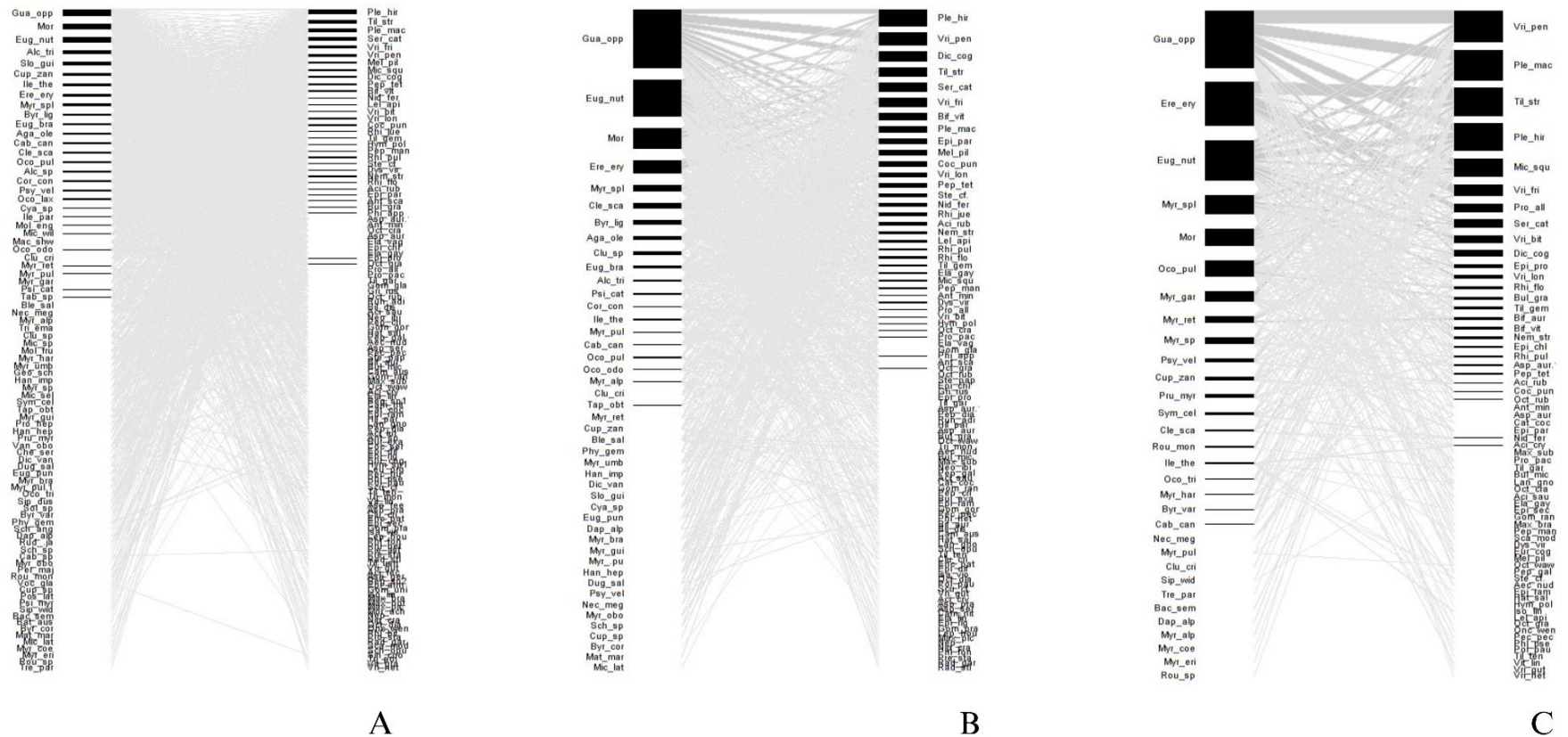


Figura 26. Rede de Interação epífita-forófito. A caixa representa as espécies de epífitas (esquerda) e de forófitos (direita). O tamanho da caixa ilustra a frequência de interação de cada espécie na rede. Linhas cinzas representam interações observadas entre espécies epífitas e forófitos. A - F1: tenuissólca húmifera ripícola, B - F2: crassissólca arenosa de encosta, C - F3: tenuissólca arenosa de encosta.

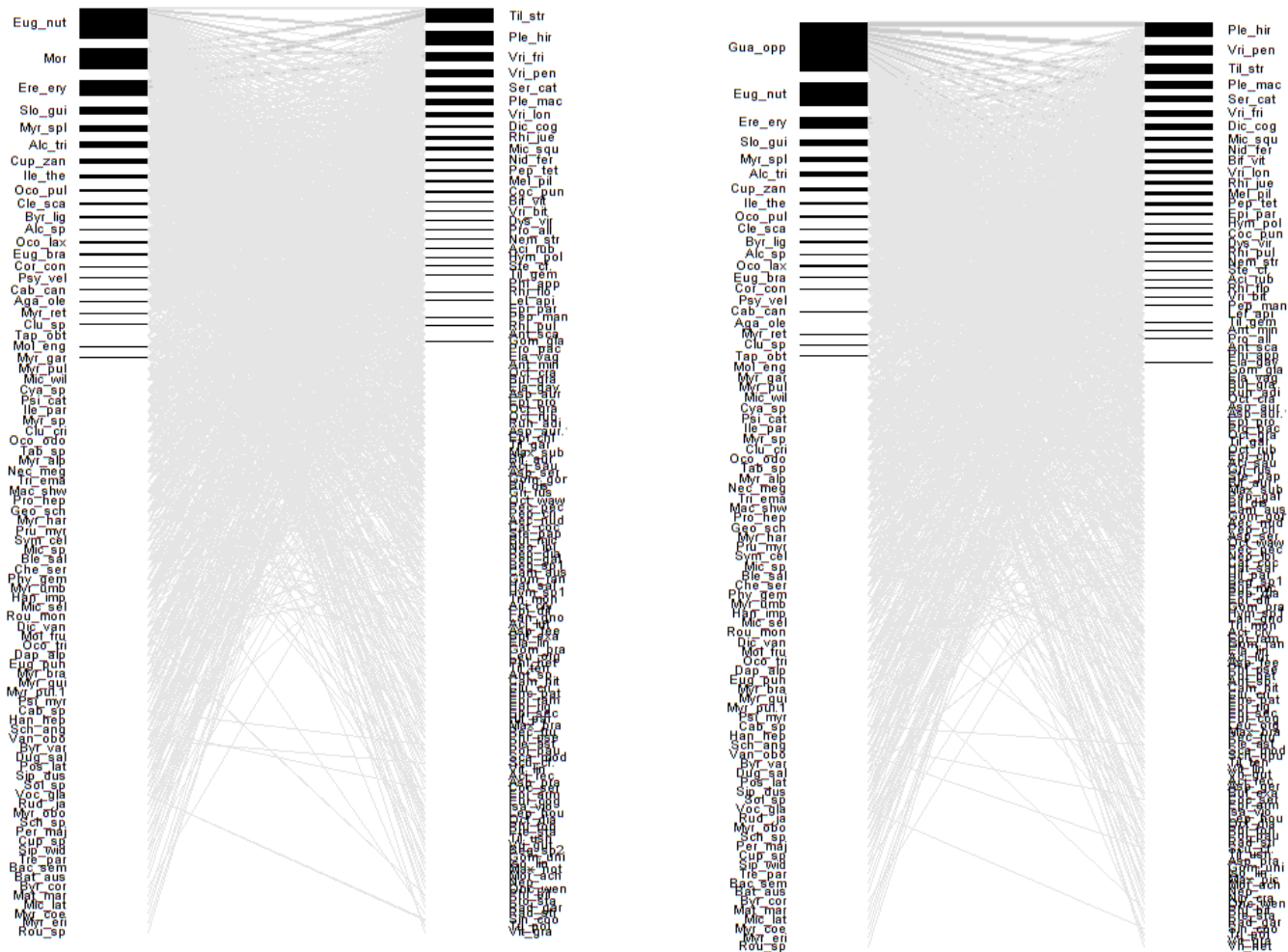


Figura 27. Rede de Interação epífita-forófito. A caixa representa as espécies de epífitas (esquerda) e de forófitos (direita). O tamanho da caixa ilustra a frequência de interação de cada espécie na rede. Linhas cinzas representam interações observadas entre espécies epífitas e forófitos. Esquerda - Sem indivíduos da *Guapira opposita*. Direita - sem indivíduos Mortos.

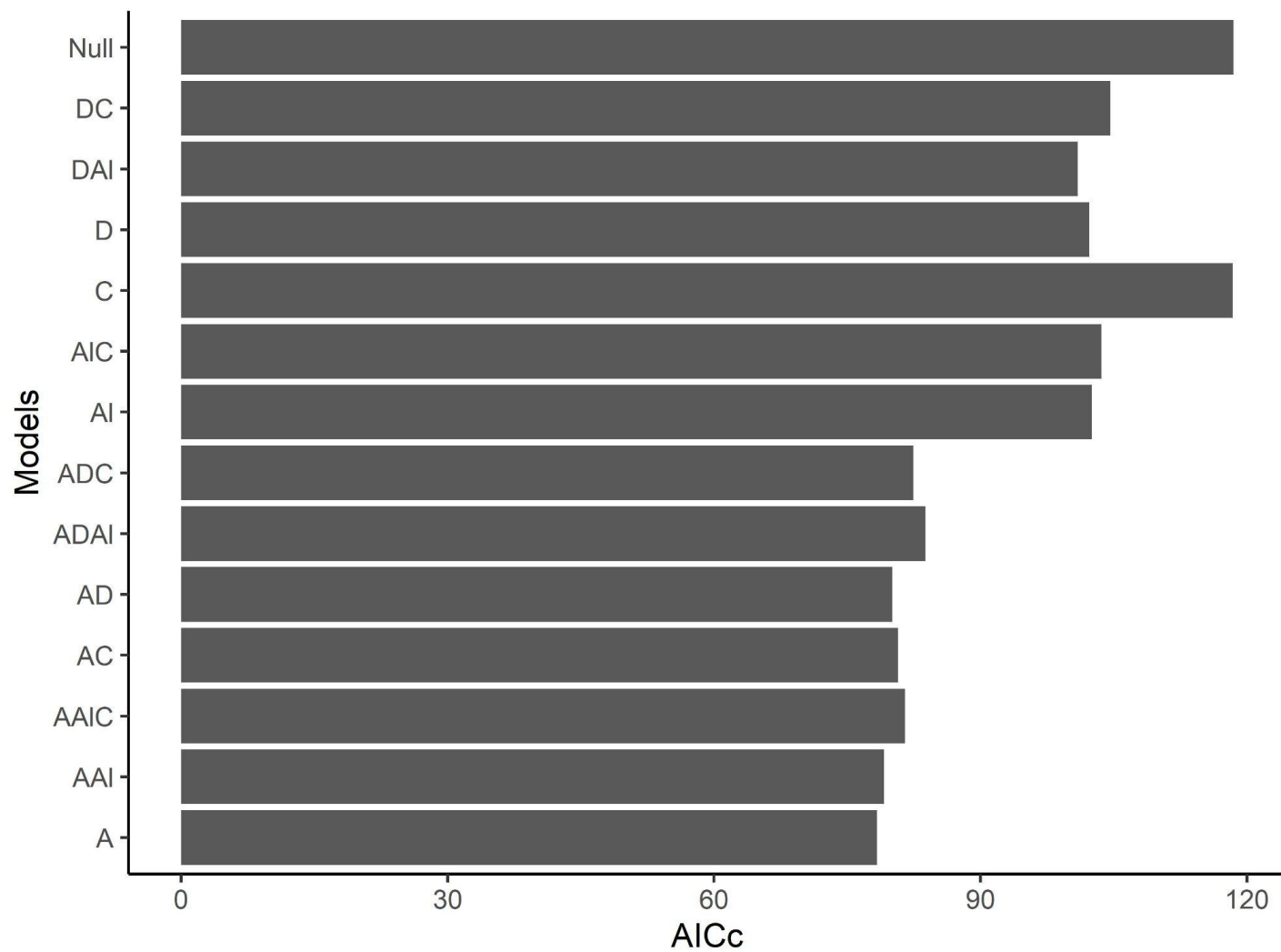


Figura 28. Valores dos modelo da AIC usados para prever a estrutura da rede. Abreviações: A (abundância), AI (Altura), C (Casca), D (Diâmetro altura do peito).

4. DISCUSSÃO:

Como esperado, encontramos uma estrutura aninhada com baixa especialização e alta uniformidade de interações, entretanto não é significativamente mais ou menos aninhado do que esperado ao acaso. A estrutura aninhada declinou da área total para as subfitofisionomias, e nas redes com a retirada dos forófitos mais abundantes. Esses resultados são consistentes com pesquisas anteriores sobre aninhamento de redes entre epífitas vasculares e forófitos (por exemplo, Blick & Burns, 2009; Burns, 2007; Piazzon et al., 2011; Sayago et al., 2013; Silva et al., 2010; Zhao et al., 2015; Francisco et al., 2019; Hu et al., 2022). Apesar das diferenças na composição arbórea entre as três subfitofisionomias, e mesmo diante da possível extinção ou remoção de uma espécie de forófito e dos indivíduos mortos mais abundantes, o padrão estrutural geral permaneceu inalterado. O aninhamento foi menor do que o esperado ao acaso, apresentando respostas similares para as diferentes simulações de todas as redes analisadas, sugerindo que as interações entre as epífitas vasculares e as árvores hospedeiras não são montadas de forma determinística e que outros processos neutros podem estar envolvidos na estruturação dessas espécies. Pie et al. (2023) demonstraram, em um estudo de diversidade filogenética em escala neotropical, que grande parte desta relação comensal entre epífitas e forófitos é por meio de mecanismos neutros/estocásticos não relacionados a grandes processos de escalas temporais evolutivas. E alguns dos processos envolvidos são: sucessão das epífitas vasculares por meio de espécies que proporcionam facilidades (Burns et al., 2007), e a abundância e tamanho dos forófitos (Taylor et al., 2016).

A medida que os forófitos crescem, principalmente no seu diâmetro, permitem a colonização sequencial das espécies de epífitas, começando com as mais generalistas seguindo para as mais especialistas, onde as espécies pioneiras auxiliam na acumulação de substratos e água, formando “ninhos epifíticos” (Burns et al., 2007; Taylor et al., 2016). As espécies generalistas que estão representadas no topo da rede de interação neste estudo, como as famílias Polypodiaceae e Bromeliaceae, apresentam três espécies cada, com maior número de interações com outras espécies e indivíduos de forófitos. Esse padrão é justificado pelas características de dispersão e germinação de suas sementes e esporos. As espécies *Vriesea friburgensis* e *V. penduliflora*, por exemplo, apresentam sementes com estruturas aladas e apêndices plumosos que permitem dispersão a longas distâncias, sendo possível alcançar e prosperar em qualquer *habitat* (Pereira et al., 2009). Além disso, essas espécies apresentam grandes rosetas que criam micro-habitats favoráveis tanto para outras espécies de epífitas quanto para animais. Esse

ambiente propicia a acumulação de detritos orgânicos e água, os quais se decompõem em húmus ricos em nutrientes e umidade (Reitz, 1983), consolidando assim a teoria dos "ninhos epifíticos". Além disso, devido a serem amplamente disseminadas na Região Neotropical (Zotz, 2016), especialmente a família Polypodiaceae com o gênero *Pleopeltis* e algumas espécies de Bromeliaceae, como aquelas dos gêneros *Tillandsia* e *Vriesea*, essas são algumas das epífitas vasculares que se estendem por diversos ambientes, incluindo locais mais secos ou com alta taxa de evapotranspiração (média anual de perda de água por evaporação e transpiração), características comuns de ambientes montanhosos com frequentes dias chuvosos, como é o caso das florestas nebulares (Kessler et al., 2010).

A abundância e o tamanho dos forófitos (altura e DAP) como indicado pela análise do AIC, indicam que todas as combinações envolvendo a abundância e o tamanho dos forófitos superaram o modelo nulo. Esses fatores podem dar origem ao padrão de aninhamento, com as espécies mais abundantes interagindo mais frequentemente com as espécies menos abundantes (Vázquez et al., 2005), ou quando as comunidades de epífitas vasculares em forófitos de menor diâmetro formam subconjuntos em comparação com as comunidades de epífitas em forófitos de maior diâmetro (Zhao et al., 2015; Taylor et al., 2016). Por exemplo a espécie de forófito mais abundante para o estudo, *Guapira opposita*, já foi relatada como uma das mais abundantes em outros trabalhos sobre rede de interação para nanofloresta nebulares (Francisco et al., 2018; 2019), além de outros estudos para o domínio da Floresta Atlântica (Bonnet et al., 2007; Fontoura et al., 2009; Kersten & Silva, 2001; Ferreira, 2011), onde se destacou por serem favoráveis ao epifitismo pelo seu porte e abundância ao longo dos fragmentos (Bonnet, 2007; Ferreira, 2011). Além dela, tem destaque também os indivíduos de forófitos mortos que permanecem em pé, pelas características ambientais como a alta nebulosidade e altitude, que permitem a manutenção desta alta diversidade de epífitas (Capítulo 2).

Além disso, o tamanho da rede ao invés do esforço de amostragem (ou seja, número de unidades de amostragem), é mais importante na determinação da estrutura do aninhamento nas redes de interação de espécies (Nielsen & Bascompte, 2007). Assim os resultados encontrados nas subfítosfisionomias demonstram que os números de interações são importantes para o padrão apresentado em cada uma, onde a F3 por ser a menor em números de interações demonstrou o padrão menos aninhado do que esperado ao acaso. Em apoio a isso, Taylor et al. (2016) em estudo de redes de interações na Nova Zelândia e Chile demonstraram que as comunidades de epífitas da primeira localidade foram significativamente mais aninhadas em comparação com a segunda, da mesma forma, a maior rede do Chile, Anticura, também apresentou um maior

padrão aninhado significativo do que as menores.

A especialização da rede foi menor (0,18 na NF e 0,23 na F2) do que o relatado anteriormente para outras redes de epífitas vasculares e forófitos (0,24 em Sáyago et al., 2013; 0,5 em Zhao et al., 2015; 0,30 Francisco et al., 2018; 0,26 em Francisco et al., 2019), reiterando que a especialização restrita é rara (Naranjo et al., 2019). Os baixos valores encontrados para H2 em comparação com outras redes, entre elas também as mutualísticas, podem ser indicativos de alta sobreposição de nicho entre as espécies (Blüthgen et al., 2006; Schleuning et al., 2014; Dugger et al., 2019), visto que a estrutura aninhada indica que a especificidade dos indivíduos epifíticos é pequena, onde espécies especialistas envolvidas em poucas interações estão conectadas predominantemente a espécies generalistas (Silva et al., 2010; Piazzon et al., 2011; Taylor et al., 2016). Desse modo, os componentes para coevolução são mais fracas na interação epífita-forófito, pois as epífitas não têm uma predisposição estabelecida a hospedeiros específicos (Naranjo et al., 2019) e, além disso, não procuram ativamente por seus forófitos, desta forma só conseguem se estabelecer nos locais onde os diásporos são depositados ao acaso (Wagner et al., 2015).

A robustez da rede manteve o padrão de aninhamento mesmo com a retirada dos principais forófitos (os mais abundantes). Sugere-se que o nível de aninhamento aumente à medida que distúrbios antropogênicos se intensifiquem, uma vez que a extinção de especialistas vulneráveis é menos propensa a causar a extinção de outros especialistas em redes aninhadas (Bascompte et al., 2006). Hu et al. (2022) demonstraram a viabilidade do corte seletivo de algumas espécies de forófitos para fins de manejo florestal. No entanto, os forófitos-chave (por exemplo, os mais abundantes) devem ser protegidos, e o corte em larga escala deve ser evitado para preservar a diversidade de epífitas. A estrutura topológica das redes de interação é crucial para manter a diversidade de espécies na comunidade (Baumgartner, 2020). Da mesma forma, Francisco et al. (2018) e Zotarrelly et al. (2019) constataram que a rede de interação entre epífitas e forófitos demonstrou alta resistência à extinção de espécies quando realizaram a eliminação aleatória dos forófitos. No entanto, a retirada das espécies de forófitos-chave resultou em uma redução na robustez da rede, evidenciando um aumento no número de extinções secundárias no início da eliminação dos forófitos com mais interações. Assim, mesmo com a queda de alguns forófitos mortos, a comunidade consegue se manter sem sofrer grandes processos de extinção, conforme corroborado no capítulo 2, onde os forófitos mortos desempenham um papel fundamental na dinâmica florestal desse ambiente e mantêm um subgrupo da diversidade epifítica.

A conectividade da rede também revelou que muitas interações estão restritas a poucas espécies de forófitos (0,12). Observou-se que a interação entre forófitos e epífitas (Generality) foi mais pronunciada na rede sem a espécie *G. opposita* (14,81), e menos expressiva na F3 (7,28). Da mesma forma, a interação entre epífitas e forófitos (Vulnerability) mostrou maior ocorrência na NF (25,58) e menor presença também na F3 (11,65). Considerando que a persistência das epífitas é influenciada pela conectividade do grupo e por perturbações (Johansson et al., 2012; Winkler et al., 2007), é relevante observar que a subfitofisionomia F3, por ter uma menor riqueza de forófitos e epífitas (conforme discutido no Capítulo 1) e um espaçamento maior entre os forófitos (Oliveira-Filho et al., 2013), resulta em uma maior exposição à luz e menor umidade (conforme abordado no Capítulo 1), o que contribui para o padrão observado. Ao passo que *generality* e *vulnerability* apresentaram os maiores valores de conectividade na fisionomia NF e na rede sem um dos forófitos mais abundantes (Go), em virtude dos seus tamanhos (interações). Por serem um compilado das subfitofisionomias e terem maior abundância de forófitos em que as espécies especialistas envolvidas em poucas interações estão conectadas predominantemente com as generalistas (Silvia et al., 2010; Piazzon et al., 2011; Taylor et al., 2016), este resultado corrobora com outros estudos que também apresentaram baixa conectividade (0,12 em Fontoura et al. 2009; 0,35 em Sáyago et al., 2013; 0,26 em Ceballos et al., 2016, 0,23 Francisco et al., 2018; 0,18 em Francisco et al., 2019).

Os fatores avaliados no presente estudo também foram importantes para aderir explicações aos padrões de rede de interações comensalísticas, sendo pioneiro em analisar as subfitofisionomias de uma formação nebulosa, analisando suas particularidades em virtude da diferença da composição em razão dos diferentes tipos de solos, que proporcionam diferentes microclimas. O melhor modelo explicando o aninhamento, não inclui os processos neutros, mas sim os determinísticos: a abundância e tamanho dos forófitos. Como por exemplo nos estudos de Ceballos et al. (2016) e Sáyago et al. (2017), no qual a abundância dos forófitos pode gerar o processo de aninhamento, pois as espécies abundantes interagem com mais frequência com as espécies menos frequentes (Vázquez, 2005), e também do tamanho das árvores, quando as comunidades de epífitas vasculares em árvores de pequeno diâmetro formam subconjuntos perfeitos de comunidades de epífitas vasculares em árvores de grande diâmetro (Taylor et al., 2016; Zhao et al., 2015). Por exemplo, nas matas de galeria brasileiras, também foi sugerido que o aninhamento pode ocorrer devido à distribuição de espessura das árvores hospedeiras, uma vez que as árvores hospedeiras com mais espécies de orquídeas epífitas eram frequentemente aquelas com maior área basal (Silva et al., 2010). Na nanofloresta nebulosa

estudada, o tamanho das árvores explica o aninhamento devido ao fato de que espécies de árvores de grande diâmetro (ex: *Alchornea triplinervea*, *G. opposita*, *Slonea guianensis*) abrigam mais espécies de epífitas vasculares do que espécies de árvores de pequeno diâmetro (exemplo, *Rudgea jasminoides*, *Geonoma schottiana*, *Myrcia eriocalyx*). A validação de algumas métricas, como o aninhamento, mesmo que não atinjam significância em relação aos modelos nulos, sublinha a necessidade de realizar análises da robustez da rede em trabalhos futuros. Isso envolve a avaliação detalhada das métricas e modelos nulos a serem empregados, dada a importância de uma análise minuciosa da rede para discernir os fatores específicos que contribuem para a estrutura aninhada em redes epífitas-hospedeiros (Taylor et al., 2016).

Este estudo contribui para a compreensão dos processos que montam as redes de interação ecológica em geral e as redes comensais em particular, em uma nanofloresta nebulosa, em que foram avaliadas as diferentes particularidades que este ambiente possui. Nossos resultados destacam a relevância de considerar a estrutura de redes de interação ao planejar medidas de conservação para epífitas vasculares e forófitos. A proteção das espécies de forófitos-chave e a preservação de habitats que favoreçam a colonização sequencial e a formação de "ninhos epifíticos" são cruciais para manter a diversidade dessas comunidades. Além disso, a compreensão dos mecanismos neutros e determinísticos que moldam essas redes pode contribuir para estratégias de manejo mais eficazes em ambientes suscetíveis a distúrbios antropogênicos e mudanças climáticas. Esse conhecimento é importante, uma vez que as epífitas vasculares são uma das formas de vida vegetal mais sensíveis e vulneráveis, são importantes componentes na dinâmica florestal, regulação dos ciclos de água e nutrientes, especialmente em florestas tropicais, como as nebulares (Díaz et al., 2010; Liu et al., 2021), além de fornecerem microhabitats e alimento para várias espécies de animais (Böhnert et al., 2016; Osie et al., 2022). Apesar da grande contribuição das epífitas para a biodiversidade e serviços ecossistêmicos em ecossistemas florestais, elas ainda são subestimadas na conservação e manejo florestal (Hu et al., 2022) e este estudo destaca os fatores ecológicos que moldam suas comunidades. Portanto, uma atenção especial deve ser dada às espécies com essas características, a fim de conservar essas comunidades e todos os organismos a elas associados.

5. REFERÊNCIAS:

Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, *117*, 1227–1239.

- Atmar, W., & Patterson, B. D. (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, *96*, 373–382.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*(16), 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, *21*, 431–3.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). The structure of plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *38*, 567–593.
- Bastolla, U., Fortuna, M. A., Pascual-Garcia, A., Ferrera, A., Luque, B., & Bascompte, J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, *428*, 1018–21.
- Baumgartner, M. T. (2020). Connectance and nestedness as stabilizing factors in response to pulse disturbances in adaptive antagonistic networks. *Journal of Theoretical Biology*, *486*, 110073.
- Bersier, L. F., Banasek-Richter, C., & Catting, M. F. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, *83*, 2394e2407.
- Blick, R., & Burns, K. (2009). Network properties of arboreal plants: are epiphytes, mistletoes and lianas structured similarly? *Perspect Plant Ecology*. *11*, 41–52.
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, *6*(1), 1-12.
- Böhnert, T., Wenzel, A., Altenhövel, C., Beeretz, L., Tjitrosoedirdjo, S. S., Meijide, A., Rembold, K., & Kreft, H. (2016). Effects of land-use change on vascular epiphyte diversity in Sumatra (Indonesia). *Biology Conservation*, *202*, 20–29.
- Bolker, B.M. (2008). *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press, Princeton.
- 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*, 37, 83-94.
- Bruijnzeel, L. A., Scatena, F., & Hamilton, L. S. (2010). *Tropical montane cloud forests: Science for conservation and management*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Burns, K., & Zotz, G. (2010). A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale. *Ecology*, 91, 377–385.
- Burns, K. (2007). Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology*, 95, 1142–1151.
- Burns, K. C. (2008). Meta-community structure of vascular epiphytes in a temperate rainforest. *Botany*, 86, 1252–1259.
- Ceballos, S. J., Chacoff, N. P., & Malizia, A. (2016). Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical forest. *Acta Oecologica*, 77, 152-159.
- Couto, D. R., Francisco, T. M., & Nascimento, M. T. (2022). Commensalistic epiphyte–phorophyte networks in woody vegetation of tropical inselbergs: Patterns of organization and structure. *Austral Ecology*, 47(5), 911-927.
- Díaz, I. A., Sieving, K. E., Peña-Foxon, M. E., Larrain, J., & Armesto, J. J. (2010). Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component. *Forest ecology and management*, 259(8), 1490–1501.
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecology Journal*, 2, 7–24.
- Drummond, G. M., Martins, C. S., Machado, A. B. M., Sebaio, F. A., & Antonini Y. (2005). *Biodiversidade em Minas Gerais, um atlas para sua conservação*. 2a ed, Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, 222p.
- Dugger, P.J., Blendinger, P.G., Böhning-Gaese, K., Chama, L., Correia, M., Dehling, M., Emer, C., Farwing, N., Fricke, E., Galetti, M., García, D., Grass, I., Heleno, R., Jacomassa, F., Moraes, S., Moran, C., Muñoz, M., Neuschulz, E., Nowak, L., Piratelli, A., Pizo, M., Quitián, M., Rogers, H., Ruggera, R., Saavedra, F., Sánchez, M., Sánchez, R.,

- Santillán, V., Schabo, D., Ribeiro da Silva, F., Timóteo, S., Traveset, A., Vollstädt, M., & Schleuning, M. (2019). Seed-dispersal networks are more specialized in the Neotropics than in the Afrotropics. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 248–261.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., & Martinez, N.D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5, 558–567.
- Elias, J. P. C., S. R. Mortara, A. F. Nunes-Freitas, E. van den Berg, & F. N. Ramos. (2021). Host tree traits in pasture areas affect forest and pasture specialist epiphyte species differently. *American Journal of Botany*, 108(4), 1–9.
- Ferreira, M. T. M. (2011). *Composição florística e distribuição vertical de epífitas vasculares sobre indivíduos de Guapira opposita (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) em um fragmento florestal na Serra da Brígida, Ouro Preto, MG*. Dissertação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia. 69p.
- Fontaine, C., Thébault, E., & Dajoz, I. (2009). Are insect pollinators more generalist than insect herbivores? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1669), 3027–3033.
- 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*, 60, 171–185.
- Forzza, R. C., Menini Neto, L., Salimena, F. R. G., & Zappi D. (orgs). 2013. *Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno*. Editora UFJF, Juiz de Fora
- Francisco, T. M., Couto, D. R., Evans, D. M., Garbin, M. L., & Ruiz-Miranda, C. R. (2018). Structure and robustness of an epiphyte–phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg. *Austral Ecology*, 43(8), 903-914.
- Francisco, T. M., Couto, D. R., Garbin, M. L., Muylaert, R. L., & Ruiz-Miranda, C. R. (2019). Low modularity and specialization in a commensalistic epiphyte–phorophyte network in a tropical cloud forest. *Biotropica*, 51(4), 509-518.
- Furtado, S.G., & Menini Neto, L. (2018). Elevational and phytophysiognomic gradients influence the epiphytic community in a cloud forest of the Atlantic phytogeographic domain. *Plant Ecology*, 219(6), 677-690.

- Furtado, S. G., & Menini Neto, L. (2022). Vascular epiphytes in the cloud forests of the Serra da Mantiqueira, Southeastern Region of Brazil. *Rodriguésia*, 73, e01712020.
- Genini, J., Côrtes, M. C., Guimarães, P. R. Jr., & Galetti, M. (2012) Mistletoes play different roles in a modular host–parasite network. *Biotropica*, 44, 171–8.
- Guimarães, P. R., Sazima, C., Furtado dos Reis, S., & Sazima, I. (2007) The nested structure of marine clean symbiosis: is it like flowers and bees? *Biology Letters*, 3, 51–54.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O., & Scatena, F. N. (1995). The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: introduction and workshop synthesis. In *Tropical montane cloud forests* (pp. 1-18). New York, NY: Springer US.
- Hu, H. X., Shen, T., Quan, D. L., Nakamura, A., & Song, L. (2021). Structuring interaction networks between epiphytic bryophytes and their hosts in Yunnan, SW China. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 716278.
- Hu, H. X.; Mo, Y. X. Ting Shen, Yi Wu, Xian-Meng Shi, Yan-Yu Ai, Hua-Zheng Lu, Sissou Zakari Su Li, & Liang Song. (2022). Simulated high-intensity phorophyte removal mitigates the robustness of epiphyte community and destroys commensal network structure. *Forest Ecology and Management*, 526, 120586.
- IEF - Instituto Estadual de Florestas - Minas Gerais. 2021. *Áreas Prioritárias - Estratégias para Conservação da Biodiversidade e dos Ecossistemas de Minas Gerais*. 1ed. Belo Horizonte: Universidade Federal de Minas Gerais. 169p.
- Johansson, V., Ranius, T., & Snäll, T. (2012). Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. *Ecology*, 93, 235–241.
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6, 69–81.
- 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. *Revista Brasileira de Botânica*, 24, 213–26.
- Kessler, M., Jonas, R., Cicuzza, D., Kluge, J., Piątek, K., Naks, P., & Lehnert, M. (2010). A survey of the mycorrhization of Southeast Asian ferns and lycophytes. *Plant Biology*,

12(5), 788-793.

- Krishna, A., Guimarães, P. R., Jordano, P., & Bascompte, J. (2008). A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. *Oikos*, 117, 1609–1618.
- Lewinsohn, T. M., Inácio Prado, P., Jordano, P., Bascompte, J., & M. Olesen, J. (2006). Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos*, 113(1), 174-184.
- Liu, L. L., Yang, B., Lu, H. Z., Wu, Y., Meng, X. J., Zhang, Y. J., & Song, L. (2021). Dry-season fog water utilization by epiphytes in a subtropical montane cloud forest of Southwest China. *Water*, 13(22), 3237.
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimaraes Jr, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & de Aguiar, M. A. M. (2011). The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS One*, 6(2), e17395.
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1557), 2605-2611.
- Naranjo, C., Iriando, J. M., Riofrio, M. L., & Lara-Romero, C. (2019). Evaluating the structure of commensalistic epiphyte–phorophyte networks: a comparative perspective of biotic interactions. *AoB Plants*, 11(2), plz011.
- Nielsen, A., & Bascompte, J. (2007). Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology*, 1134-1141.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19891-19896.
- Olito, C., & Fox, J. W. (2015). Species traits and abundances predict metrics of plant–pollinator network structure, but not pairwise interactions. *Oikos*, 124(4), 428-436.
- Oliveira-Filho, A. T., Fontes, M. A. L., Viana, P. L., Valente, A. S. M., Salimena, F. R. G., & Ferreira F.M. (2013). O mosaico de fitofisionomia do Parque Estadual do Ibitipoca. In: Forzza, R. C., Menini Neto, L., Salimena, F. R. G., & Zappi, D. (eds) *Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno*. Editora UFJF, Juiz de Fora, pp 53–93.
- Osie, M., Shibru, S., Dalle, G., & Nemomissa, S. (2022). Habitat fragmentation effects on vascular epiphytes diversity in Kafa biosphere reserve and nearby coffee

- agroecosystem, southwestern Ethiopia. *Tropical Ecology*, 63(4), 561-571.
- Pereira, A. R., Andrade, A. C. S. D., Pereira, T. S., Forzza, R. C., & Rodrigues, A. S. (2009). Comportamento germinativo de espécies epífitas e rupícolas de Bromeliaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, 32, 827-838.
- Piazzon, M., Larrinaga, A. R., & Santamaría, L. (2011). Are nested networks more robust to disturbance? A test using epiphyte-tree, commensalistic networks. *PLoS One*, 6(5), e19637.
- Pie, M. R., Caron, F. S., Dallimore, T., Einzmann, H., Hietz, P., Kessler, M., ... & Batke, S. (2023). Phylogenetic diversity and the structure of host-epiphyte interactions across the Neotropics. *PeerJ*, 11.
- Prado, P. I., & Lewinsohn, T. M. (2004). Compartments in insect-plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology*, 73(6), 1168-1178.
- Ramos, F. N., Mortara, S. R., & Elias, J. P. C. (2021). Vascular Epiphytes of the Atlantic Forest: diversity and community ecology. *The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest*, 133-149.
- Reitz, R. (1983). *Bromeliáceas e a malária – bromélia endêmica*. (Flora ilustrada Catarinense série 983). Herbário Barbosa Rodrigues, Itajai.
- Rocha, G.C. (2013). O meio físico da região de Ibitipoca: características e fragilidade. In: Forzza, R. C., Menini Neto, L., Salimena, F. R. G., & Zappi, D. (eds) *Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno*. Editora UFJF, Juiz de Fora, pp 27–52.
- Santamaría, L., & Rodríguez-Gironés, M. A. (2007). Linkage rules for plant-pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers?. *PLoS biology*, 5(2), e31.
- Sáyago, R., Lopezaraiza-Mikel, M., Quesada, M., Álvarez-Añorve, 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 B: Biological Sciences*, 280(1756), 20122821.
- Schleuning, M., Ingmann, L., Strauss, R., Fritz, S. A., Dalsgaard, B., Matthias Dehling, D., Plein, M., Saavedra, F., Sandel, B., Svenning, J. C., Böhning-Gaese, K., & Dormann,

- C.F. (2014). Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. *Ecology Letters* 17:454–463.
- Sfair, J. C., Rochelle, A. L., Rezende, A. A., van Melis, J., Weiser, V. D. L., & Martins, F. R. (2015). Weak phylogenetic signal for specialisation in antagonistic liana–tree networks. *Plant Ecology & Diversity*, 8(3), 379-386.
- Silva, I. A., Ferreira, A. W., Lima, M. I., & Soares, J. J. (2010). Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. *Journal of Tropical Ecology*, 26(2), 127-137.
- Stang, M., Klinkhamer, P. G., & Van der Meijden, E. (2007). Asymmetric specialization and extinction risk in plant–flower visitor webs: a matter of morphology or abundance?. *Oecologia*, 151, 442-453.
- Stouffer, D. B., & Bascompte, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(9), 3648-3652.
- Taylor, A., Saldaña, A., Zotz, G., Kirby, C., Díaz, I., & Burns, K. (2016). Composition patterns and network structure of epiphyte–host interactions in Chilean and New Zealand temperate forests. *New Zealand Journal of Botany*, 54(2), 204-222.
- Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853-856.
- Thiers, B. (2023). Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. The New York Botanical Garden. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> Accessed 09 de março 2023.
- Tylianakis, J. M., Tscharrntke, T., & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature*, 445(7124), 202-205.
- Valtonen, E. T., Pulkkinen, K., Poulin, R., & Julkunen, M. (2001). The structure of parasite component communities in brackish water fishes of the northeastern Baltic Sea. *Parasitology*, 122(4), 471-481.
- Vázquez, D. P., Poulin, R., Krasnov, B. R., & Shenbrot, G. I. (2005). Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology*, 946-955.

- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of botany*, *103*(9), 1445-1457.
- Vázquez, D. P., Melián, C. J., Williams, N. M., Blüthgen, N., Krasnov, B. R., & Poulin, R. (2007). Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, *116*(7), 1120-1127.
- Verdú, M., & Valiente-Banuet, A. (2008). The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *The American Naturalist*, *172*(6), 751-760.
- 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.
- Winkler, M., Hülber, K., & Hietz, P. (2007). Population dynamics of epiphytic bromeliads: life strategies and the role of host branches. *Basic and Applied Ecology*, *8*(2), 183-196.
- Woods, C. L., Cardelús, C. L., & DeWalt, S. J. (2015). Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *Journal of Ecology*, *103*(2), 421-430.
- 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*, *10*(4), e0122210.
- Zotz G. 2016. *Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes*. Springer International, Germany. 282p.
- Zotz, G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes –a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *171*, 453–481.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 7. Lista de 83 espécies de forófitos (774 indivíduos), distribuídas em 53 gêneros e 33 famílias. Seguido pela abundância dos forófitos (No), número total de interações (grau k), a média do diâmetro à altura do peito (Dap(m)), a média da altura (Altura(m)) e classificação da casca (Casca). O código foi elaborado com as iniciais dos táxons para indicar as espécies nas figuras.

Código	Espécies	Família	No	Grau K	DAP(m)	Alt(m)	Casca
Tap_obt	<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) J.D.Mitch.	Anacardiaceae	2	9	0.38	5.84	3
Dug_sal	<i>Duguetia salicifolia</i> R.E.Fr.	Annonaceae	1	6	0.25	0	1
Ile_par	<i>Ilex paraguariensis</i> A.St.-Hil.	Aquifoliaceae	11	22	0.47	8.42	1
Ile_the	<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	Aquifoliaceae	1	39	0.61	8.14	2
Sch_sp	<i>Schefflera</i> sp.	Araliaceae	1	4	0.35	5	1
Sch_ang	<i>Didymopanax angustissimus</i> Marchal	Araliaceae	1	5	0.49	11	2
Geo_sch	<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	Arecaceae	124	10	0.16	0	1
Bac_sem	<i>Baccharis semiserrata</i> DC.	Asteraceae	1	1	0.17	0	1
Ere_ery	<i>Eremanthus erythropappus</i> (DC.) MacLeish	Asteraceae	114	38	0.53	6.34	3
Han_hep	<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	Bignoniaceae	1	7	0.24	0	2

Código	Espécies	Família	No	Grau K	DAP(m)	Alt(m)	Casca
Han_imp	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Bignoniaceae	3	10	0.28	7	2
Tab_sp	<i>Tabebuia</i> sp.	Bignoniaceae	8	15	0.33	8.36	1
Pro_hep	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Burseraceae	4	8	0.49	7.75	2
Che_ser	<i>Cheiloclinium serratum</i> (Cambess.) A.C.Sm.	Celastraceae	1	6	0.33	9	1
Cle_sca	<i>Clethra scabra</i> Pers.	Clethraceae	16	31	0.38	6.16	1
Clu_sp	<i>Clusia</i> sp.	Clusiaceae	8	11	0.37	4.68	1
Clu_cri	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	Clusiaceae	5	16	0.36	8.5	1
Cya_sp	<i>Cyathea</i> sp.	Cyatheaceae	8	23	0.44	4.57	3
Slo_gui	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	Elaeocarpaceae	1	49	0.99	10.83	2
Aga_ole	<i>Agarista oleifolia</i> (Cham.) G.Don	Ericaceae	5	32	0.38	6.07	3
Alc_sp	<i>Alchornea</i> sp.	Euphorbiaceae	7	29	0.98	10.89	2
Alc_tri	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	Euphorbiaceae	19	54	0.76	9.79	2
Van_obo	<i>Vantanea obovata</i> (Nees & Mart.) Benth.	Humiriaceae	2	7	0.36	9	1

Código	Espécies	Família	No	Grau K	DAP(m)	Alt(m)	Casca
Nec_meg	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Lauraceae	4	14	0.33	5.07	2
Oco_lax	<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez	Lauraceae	10	28	0.52	8.61	1
Oco_odo	<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	Lauraceae	2	17	0.29	9	1
Oco_pul	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	Lauraceae	11	31	0.65	6.18	1
Oco_tri	<i>Ocotea tristis</i> (Nees & Mart.) Mez	Lauraceae	1	6	0.32	2	2
Per_maj	<i>Persea major</i> (Meisn.) L.E.Kopp	Lauraceae	1	3	0.21	0	2
Phy_gem	<i>Phyllostemonodaphne geminiflora</i> (Mez) Kosterm.	Lauraceae	4	5	0.30	6	1
Byr_var	<i>Byrsonia variabilis</i> A. Juss.	Malpighiaceae	2	5	0.17	0	1
Byr_cor	<i>Byrsonima correifolia</i> A.Juss.	Malpighiaceae	1	1	0.18	0	1
Byr_lig	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A.Juss.	Malpighiaceae	9	33	0.68	9.78	2
Mic_sp	<i>Miconia sp.</i>	Melastomataceae	1	11	0.458	8.5	1
Mic_lat	<i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin	Melastomataceae	2	1	0.43	6	1
Mic_sel	<i>Miconia sellowiana</i> Naudin	Melastomataceae	6	9	0.23	0	1

Código	Espécies	Família	No	Grau K	DAP(m)	Alt(m)	Casca
Mic_wil	<i>Miconia willdenowii</i> Klotzsch ex Naudin	Melastomataceae	5	18	0.42	8.36	2
Tre_par	<i>Trembleya parviflora</i> (D.Don) Cogn.	Melastomataceae	8	1	0.47	4	3
Cab_sp	<i>Cabranea</i> sp.	Meliaceae	1	3	0.39	9	0
Cab_can	<i>Cabranea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	8	31	0.60	7.244	2
Tri_ema	<i>Trichillia emarginata</i> (Turcz.) C.DC.	Meliaceae	1	12	0.29	5.83	2
Mac_shw	<i>Macropelplus schwackeanus</i> (Perkins) I.Santos & Peixoto	Monimiaceae	1	17	0.94	11	2
Mol_eng	<i>Mollinedia engleriana</i> Perkins	Monimiaceae	1	19	0.37	8.27	1
Mol_fru	<i>Mollinedia elegans</i> Tul.	Monimiaceae	109	11	0.28	0	0
Ble_sal	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	Myrtaceae	2	14	0.21	0	1
Eug_bra	<i>Eugenia brasiliensis</i> Lam.	Myrtaceae	56	33	0.54	7.79	1
Eug_nut	<i>Eugenia nutans</i> O. Berg	Myrtaceae	1	68	0.41	6.87	2
Eug_pun	<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	Myrtaceae	6	6	0.47	3.5	3
Myr_alp	<i>Myrceugenia alpigena</i> (DC.) Landrum	Myrtaceae	2	13	0.66	5.41	2

Código	Espécies	Família	No	Grau K	DAP(m)	Alt(m)	Casca
Myr_bra	<i>Myrceugenia bracteosa</i> (DC.) D.Legrand & Kausel	Myrtaceae	1	6	0.21	0	2
Myr_coe	<i>Myrcia coelosepala</i> Kiaersk.	Myrtaceae	1	1	0.31	6.5	2
Myr_eri	<i>Myrcia eriocalyx</i> DC.	Myrtaceae	1	1	0.16	0	0
Myr_gui	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Myrtaceae	5	8	0.27	0	3
Myr_har	<i>Myrcia hartwegiana</i> (O. Berg) Kiaersk.	Myrtaceae	1	11	0.24	7.5	2
Myr_obo	<i>Myrcia obovata</i> (O.Berg) Nied.	Myrtaceae	10	3	0.41	9	0
Myr_pul	<i>Myrcia subcordata</i> DC.	Myrtaceae	18	21	0.301	5.9	2
Myr_ret	<i>Myrcia retorta</i> Cambess.	Myrtaceae	29	16	0.41	6.34	3
Myr_spl	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) Dc.	Myrtaceae	1	35	0.37	5.83	2
Psi_cat	<i>Psidium cattleyanum</i> Sabine	Myrtaceae	4	15	0.78	6.11	2
Psi_my	<i>Psidium myrtoides</i> O.Berg	Myrtaceae	17	2	0.36	3	1
Sip_wid	<i>Siphoneugena crassifolia</i> (DC.) Proença & Sobral	Myrtaceae	1	2	0.25	0	2
Sip_dus	<i>Siphoneugenia dussi</i> (Krug & Urb.) Proença	Myrtaceae	11	6	0.24	0	0

Código	Espécies	Família	No	Grau K	DAP(m)	Alt(m)	Casca
Gua_opp	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae	2	72	0.73	8.15	3
Myr_sp	<i>Myrsine sp.</i>	Primulaceae	4	10	0.42	6.17	2
Myr_gar	<i>Myrsine gardneriana</i> A. DC.	Primulaceae	7	15	0.48	6.16	2
Myr_umb	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Primulaceae	2	11	0.31	4	3
Rou_sp	<i>Roupala sp.</i>	Proteaceae	4	1	0.18	0	3
Rou_mon	<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	1	3	0.69	5.04	3
Pru_my	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	Rosaceae	3	7	0.43	4.82	2
Bat_aus	<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K.Schum.	Rubiaceae	1	1	0.19	0	1
Cor_con	<i>Cordia concolor</i> (Cham.) Kuntze	Rubiaceae	6	29	0.47	6.42	2
Pos_lat	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	Rubiaceae	1	2	0.36	3	1
Psy_vel	<i>Palicourea sessilis</i> (Vell.) C.M.Taylor	Rubiaceae	1	29	0.41	5.81	1
Rud_ja	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg.	Rubiaceae	1	4	0.15	0	1
Dic_van	<i>Dictyoloma vandellianum</i> A.Juss.	Rutaceae	2	6	0.34	4.64	1

Código	Espécies	Família	No	Grau K	DAP(m)	Alt(m)	Casca
Cup_sp	<i>Cupania sp.</i>	Sapindaceae	1	2	0.19	0	0
Cup_zan	<i>Cupania zanthoxyloides</i> Radlk.	Sapindaceae	17	40	0.43	8.86	1
Mat_mar	<i>Matayba marginata</i> Radlk.	Sapindaceae	2	1	0.28	0	1
Sol_sp	<i>Solanum sp.</i>	Solanaceae	4	6	0.24	0	1
Sym_cel	<i>Symplocos celastrinea</i> Mart.	Symplocaceae	2	9	0.33	5	2
Dap_alp	<i>Daphnopsis alpestris</i> (Gardner) Benth. & Hook.f.	Thymelaeaceae	3	4	0.30	8.43	1
Voc_gla	<i>Vochysia glazioviana</i> Warm.	Vochysiaceae	5	3	0.54	5.67	2
Mor	Morta		3	72	0.47	5.60	2

Tabela 8. Lista das espécies de forófitos nas três subfitofisionomias (F1: tenuissólica humífera ripícola, F2: crassissólica arenosa de encosta, F3: tenuissólica arenosa de encosta). Seguida pela abundância dos forófitos (No), número total de interações (grau k) de cada uma. O código foi elaborado com as iniciais dos táxons para indicar as espécies nas figuras.

Código	Espécies	Família	No			Grau K		
			F1	F2	F3	F1	F2	F3
Aga_ole	<i>Agarista oleifolia</i> (Cham.) G.Don	Ericaceae	-	5	-	-	32	-
Alc_sp	<i>Alchornea</i> sp.	Euphorbiaceae	7	-	-	29	-	-
Alc_tri	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	Euphorbiaceae	13	6	-	46	23	-
Bac_sem	<i>Baccharis semiserrata</i> DC.	Asteraceae	-	-	1	-	-	1
Bat_aus	<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K.Schum.	Rubiaceae	1	-	-	1	-	-
Ble_sal	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	Myrtaceae	-	2	-	-	14	-
Byr_var	<i>Byrsonia variabilis</i> A. Juss.	Malpighiaceae	-	-	2	-	-	5
Byr_cor	<i>Byrsonima correifolia</i> A.Juss.	Malpighiaceae	-	1	-	-	1	-
Byr_lig	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A.Juss.	Malpighiaceae	1	8	-	19	25	-
Cab_sp	<i>Cabralea</i> sp.	Meliaceae	1	-	-	3	-	-

Código	Espécies	Família	No			Grau K		
			F1	F2	F3	F1	F2	F3
Cab_can	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	3	3	2	21	20	4
Che_ser	<i>Cheiloclinium serratum</i> (Cambess.) A.C.Sm.	Celastraceae	1	-	-	6	-	-
Cle_sca	<i>Clethra scabra</i> Pers.	Clethraceae	-	12	4	-	27	9
Clu_sp	<i>Clusia</i> sp.	Clusiaceae	-	8	-	-	11	-
Clu_cri	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	Clusiaceae	1	2	2	2	14	1
Cor_con	<i>Cordia concolor</i> (Cham.) Kuntze	Rubiaceae	3	3	-	19	22	-
Cup_sp	<i>Cupania</i> sp.	Sapindaceae	-	1	-	-	2	-
Cup_zan	<i>Cupania zanthoxyloides</i> Radlk.	Sapindaceae	14	1	2	36	9	11
Cya_sp	<i>Cyathea</i> sp.	Cyatheaceae	6	2	-	15	10	-
Dap_alp	<i>Daphnopsis alpestris</i> (Gardner) Benth. & Hook.f.	Thymelaeaceae	-	2	1	-	4	1
Dic_van	<i>Dictyoloma vandellianum</i> A.Juss.	Rutaceae	-	2	-	-	6	-
Dug_sal	<i>Duguetia salicifolia</i> R.E.Fr.	Annonaceae	-	1	-	-	6	-
Ere_ery	<i>Eremanthus erythropappus</i> (DC.) MacLeish	Asteraceae	13	40	61	14	27	24

Código	Espécies	Família	No			Grau K		
			F1	F2	F3	F1	F2	F3
Eug_bra	<i>Eugenia brasiliensis</i> Lam.	Myrtaceae	2	4	-	20	23	-
Eug_nut	<i>Eugenia nutans</i> O. Berg	Myrtaceae	11	37	8	40	55	27
Eug_pun	<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	Myrtaceae	-	1	-	-	6	-
Geo_sch	<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	Arecaceae	6	-	-	10	-	-
Gua_opp	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae	17	71	36	53	47	31
Han_hep	<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	Bignoniaceae	-	1	-	-	7	-
Han_imp	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Bignoniaceae	-	2	-	-	10	-
Ile_par	<i>Ilex paraguariensis</i> A.St.-Hil.	Aquifoliaceae	3	-	-	22	-	-
Ile_the	<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	Aquifoliaceae	7	2	2	27	20	9
Mac_shw	<i>Macropheplus schwackeanus</i> (Perkins) I.Santos & Peixoto	Monimiaceae	1	-	-	17	-	-
Mat_mar	<i>Matayba marginata</i> Radlk.	Sapindaceae	-	1	-	-	1	-
Mic_sp	<i>Miconia</i> sp.	Melastomataceae	2	-	-	11	-	-
Mic_lat	<i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin	Melastomataceae	-	1	-	-	1	-

Código	Espécies	Família	No			Grau K		
			F1	F2	F3	F1	F2	F3
Mic_sel	<i>Miconia sellowiana</i> Naudin	Melastomataceae	2	-	-	9	-	-
Mic_wil	<i>Miconia willdenowii</i> Klotzsch ex Naudin	Melastomataceae	6	-	-	18	-	-
Mol_eng	<i>Mollinedia engleriana</i> Perkins	Monimiaceae	5	-	-	19	-	-
Mol_fru	<i>Mollinedia elegans</i> Tul.	Monimiaceae	1	-	-	11	-	-
Mor	Morta		39	48	22	58	51	21
Myr_alp	<i>Myrceugenia alpigena</i> (DC.) Landrum	Myrtaceae	-	2	1	-	13	1
Myr_bra	<i>Myrceugenia bracteosa</i> (DC.) D.Legrand & Kausel	Myrtaceae	-	2	-	-	6	-
Myr_coe	<i>Myrcia coelosepala</i> Kiaersk.	Myrtaceae	-	-	1	-	-	1
Myr_eri	<i>Myrcia eriocalyx</i> DC.	Myrtaceae	-	-	1	-	-	1
Myr_gui	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Myrtaceae	-	1	-	-	8	-
Myr_har	<i>Myrcia hartwegiana</i> (O. Berg) Kiaersk.	Myrtaceae	3	-	2	7	-	6
Myr_obo	<i>Myrcia obovata</i> (O.Berg) Nied.	Myrtaceae	-	1	-	-	3	-
Myr_pul	<i>Myrcia subcordata</i> DC.	Myrtaceae	3	6	2	5	15	3

Código	Espécies	Família	No			Grau K		
			F1	F2	F3	F1	F2	F3
Myr_ret	<i>Myrcia retorta</i> Cambess.	Myrtaceae	2	5	11	5	7	9
Myr_spl	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) Dc.	Myrtaceae	4	14	11	13	28	22
Myr_sp	<i>Myrsine</i> sp.	Primulaceae	-	-	4	-	-	10
Myr_gar	<i>Myrsine gardneriana</i> A. DC.	Primulaceae	-	-	7	-	-	15
Myr_umb	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Primulaceae	-	2	-	-	11	-
Nec_meg	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Lauraceae	2	1	1	8	5	4
Oco_lax	<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez	Lauraceae	10	-	-	28	-	-
Oco_odo	<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	Lauraceae	-	2	-	-	17	-
Oco_pul	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	Lauraceae	1	4	6	10	9	24
Oco_tri	<i>Ocotea tristis</i> (Nees & Mart.) Mez	Lauraceae	-	-	1	-	-	6
Per_maj	<i>Persea major</i> (Meisn.) L.E.Kopp	Lauraceae	1	-	-	3	-	-
Phy_gem	<i>Phyllostemonodaphne geminiflora</i> (Mez) Kosterm.	Lauraceae	-	4	-	-	5	-
Pos_lat	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	Rubiaceae	1	-	-	2	-	-

Código	Espécies	Família	No			Grau K		
			F1	F2	F3	F1	F2	F3
Pro_hep	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Burseraceae	4	-	-	8	-	-
Pru_myr	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	Rosaceae	-	-	3	-	-	7
Psi_cat	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Myrtaceae	-	4	-	-	15	-
Psi_myr	<i>Psidium myrtoides</i> O.Berg	Myrtaceae	1	-	-	2	-	-
Psy_vel	<i>Palicourea sessilis</i> (Vell.) C.M.Taylor	Rubiaceae	7	2	8	22	6	9
Rou_sp	<i>Roupala</i> sp.	Proteaceae	-	-	1	-	-	1
Rou_mon	<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	-	-	4	-	-	3
Rud_jas	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg.	Rubiaceae	1	-	-	4	-	-
Sch_sp	<i>Schefflera</i> sp.	Araliaceae	-	2	-	-	4	-
Sch_ang	<i>Didymopanax angustissimus</i> Marchal	Araliaceae	1	-	-	5	-	-
Sip_wid	<i>Siphoneugena crassifolia</i> (DC.) Proença & Sobral	Myrtaceae	-	-	1	-	-	2
Sip_dus	<i>Siphoneugenia dussi</i> (Krug & Urb.) Proença	Myrtaceae	1	-	-	6	-	-
Slo_gui	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	Elaeocarpaceae	10	1	-	48	6	-

Código	Espécies	Família	No			Grau K		
			F1	F2	F3	F1	F2	F3
Sol_sp	<i>Solanum sp.</i>	Solanaceae	1	-	-	6	-	-
Sym_cel	<i>Symplocos celastrinea</i> Mart.	Symplocaceae	-	-	4	-	-	9
Tab_sp	<i>Tabebuia sp.</i>	Bignoniaceae	2	-	-	15	-	-
Tap_obt	<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) J.D.Mitch.	Anacardiaceae	5	3	-	6	7	-
Tre_par	<i>Trembleya parviflora</i> (D.Don) Cogn.	Melastomataceae	-	-	2	-	-	1
Tri_ema	<i>Trichillia emarginata</i> (Turcz.) C.DC.	Meliaceae	8	-	-	12	-	-
Van_obo	<i>Vantanea obovata</i> (Nees & Mart.) Benth.	Humiriaceae	1	-	-	7	-	-
Voc_gla	<i>Vochysia glazioviana</i> Warm.	Vochysiaceae	2	-	-	3	-	-

Tabela 9. Lista de 127 espécies epífitas vasculares, atribuídas a 66 gêneros e 18 famílias, ao longo das três subfitofisionomias (F1: tenuissólida humífera ripícola, F2: crassissólida arenosa de encosta, F3: tenuissólida arenosa de encosta). Seguidas pelos nomes da família contém o número de gêneros e espécies, No: número de ocorrências em forófitos, Grau (k): número de forófitos colonizados. O código foi elaborado com as iniciais dos táxons para indicar as espécies nas figuras.

Código	Família/Espécies	No				Grau K			
		DCF	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3
Araceae (2/4)									
Ant_min	<i>Anthurium minarum</i> Sakur. & Mayo	75	34	35	6	22	10	9	3
Ant_sca	<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	71	52	19	-	18	12	8	-
Ant_sp	<i>Anthurium sp.1</i>	3	3	-	-	3	3	-	-
Phi_app	<i>Philodendron appendiculatum</i> Nadrusz & Mayo	83	61	22	-	18	14	8	-
Aspleniaceae (1/6)									
Asp_aur	<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	40	26	8	6	17	11	3	3
Asp_auri	<i>Asplenium auritum</i> Sw.	39	19	9	11	19	10	4	5
Asp_fee	<i>Asplenium feei</i> Kunze ex Fée	6	6	-	-	2	2	-	-
Asp_ger	<i>Asplenium geraense</i> (C.Chr.) Sylvestre	2	2	-	-	1	1	-	-
Asp_pra	<i>Asplenium praemorsum</i> Sw.	3	2	1	-	2	1	1	-
Asp_ser	<i>Asplenium serra</i> Langsd. & Fisch.	18	17	1	-	8	7	1	-
Begoniaceae (1/2)									
Beg_sp1	<i>Begonia sp1</i>	10	10	-	-	4	4	-	-

Código	Família/Espécies	No				Grau K			
		DCF	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3
Beg_sp2	<i>Begonia sp2.</i>	2	1	1	-	1	1	-	-
Bromeliaceae (6/15)									
Aec_nud	<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	20	13	6	1	8	5	2	1
Bil_dis	<i>Billbergia distachia</i> (Vell.) Mez	21	18	3	-	11	9	2	-
Neo_ibi	<i>Neoregelia ibitipocensis</i> (Leme) Leme	16	10	6	-	10	5	5	-
Nid_fer	<i>Nidularium ferdinandocoburgii</i> Wawra	191	117	68	6	35	20	12	3
Til_gar	<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	32	16	11	5	13	7	5	3
Til_gem	<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	92	34	41	17	31	9	14	8
Til_str	<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	499	191	182	126	78	33	24	21
Til_ten	<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	8	1	6	1	4		3	1
Til_usn	<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	5	5	-	-	2	2	-	-
Vri_bit	<i>Vriesea bituminosa</i> Wawra	110	30	36	44	35	14	11	10
Vri_fri	<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	349	121	174	54	54	23	26	5
Vri_gut	<i>Vriesea gutatta</i> Linden & André	3	-	2	1	2	-	1	1
Vri_het	<i>Vriesea heterostachys</i> (Baker) L.B.Sm.	1	-	-	1	1	-	-	1
Vri_lon	<i>Vriesea longicaulis</i> (Baker) Mez	207	96	87	24	34	17	12	5
Vri_pen	<i>Vriesea penduliflora</i> L.B.Sm.	463	120	199	144	52	18	16	18
Cactaceae (4/6)									
Hat_sal	<i>Hatiora salicornioides</i> (Haw.) Britton & Rose	13	8	4	1	8	6	1	1

Código	Família/Espécies	No				Grau K			
		DCF	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3
Lep_hou	<i>Lepismium houlettianum</i> (Lem.) Barthlott	2	1	1	-	2	1	1	-
Rhi_flo	<i>Rhipsalis floccosa</i> Salm-Dyck ex Pfeiff.	100	27	54	19	29	9	12	8
Rhi_jue	<i>Rhipsalis juengeri</i> Barthlott & N.P.Taylor	167	96	71	-	32	20	12	-
Rhi_pul	<i>Rhipsalis pulchra</i> Loefgr.	117	55	49	13	31	14	12	5
Sch_opi	<i>Schlumbergera opuntioides</i> (Loefgr. & Dusén) D.R.Hunt	3	-	3	-	1	-	1	-
Clusiaceae (1/1)									
Clu_cri	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	4	1	2	1	3	1	2	1
Dryopteridaceae (2/4)									
Ela_gay	<i>Elaphoglossum gayanum</i> (Fée) T.Moore	65	20	39	6	18	7	9	2
Ela_lin	<i>Elaphoglossum lingua</i> (C.Presl) Brack.	8	7	1	-	5	4	1	-
Ela_vag	<i>Elaphoglossum vagans</i> (Mett. ex Kuhn) Hieron.	60	32	28	-	18	8	10	-
Ruh_adi	<i>Rumohra adianthiformis</i> (G.Forst.) Ching	39	30	9	-	14	11	3	-
Gesneriaceae (2/2)									
Nem_str	<i>Nematanthus strigillosus</i> (Mart.) H.E.Moore	106	36	56	14	29	14	13	2
Sin_coo	<i>Sinningia cooperi</i> (Paxton) Wiehler	1	1	-	-	1	1	-	-
Griselinaceae (1/1)									
Gri_rus	<i>Griselinia ruscifolia</i> (Clos) Ball	28	14	12	-	12	8	4	-
Hymenophyllaceae (2/3)									
Hym_pol	<i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw.	150	120	28	2	25	16	8	1

Código	Família/Espécies	No				Grau K			
		DCF	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3
Hym_sp1	<i>Hymenophyllum sp1</i>	7	7	-	-	3	3	-	-
Tri_pol	<i>Trichomanes polypodioides</i> L.	2	2	-	-	1	1	-	-
Lycopodiaceae (1/3)									
Phl_bif	<i>Phlegmariurus biformis</i> (Hook.) B.Øllg.	2	2	-	-	1	1	-	-
Phl_fon	<i>Phlegmariurus fontinaloides</i> (Spring) B.Øllg.	2	1	1	-	2	1	1	-
Phl_het	<i>Phlegmariurus heterocarpon</i> (Fée) B.Øllg.	4	-	4	-	2	-	2	-
Nephrolepidaceae (1/1)									
Nep_sp1	<i>Nephrolepis sp.1</i>	1	-	1	-	1	-	1	-
Orchidaceae (24/51)									
Aci_cry	<i>Acianthera cryptophoranthoides</i> (Loefgr.) F.Barros	6	-	1	5	6	-	1	5
Aci_lut	<i>Acianthera luteola</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	4	4	-	-	3	3	-	-
Aci_rec	<i>Acianthera recurva</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	2	2	-	-	1	1	-	-
Ana_rub	<i>Anathallis rubens</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	102	32	60	10	18		12	6
Aci_sau	<i>Acianthera saundersiana</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	34	25	6	3	13	8	3	2
Bif_aur	<i>Bifrenaria aureofulva</i> (Hook.) Lindl.	22	-	5	17	7	-	3	4
Bif_vit	<i>Bifrenaria vitellina</i> (Lindl.) Lindl.	181	45	118	18	37	13	17	7
Bul_exa	<i>Bulbophyllum exaltatum</i> Lindl.	4	-	4	-	3	-	3	-
Bul_gra	<i>Bulbophyllum granulolum</i> Barb.Rodr.	47	21	7	19	20	8	4	8
Bul_mic	<i>Bulbophyllum micropetaliforme</i> J.E.Leite	11	1	6	4	7	1	4	2

Código	Família/Espécies	No				Grau K			
		DCF	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3
Cat_coc	<i>Cattleya coccinea</i> Lindl.	13	1	6	6	4	1	2	2
Dic_cog	<i>Dichaea cogniauxiana</i> Schltr.	268	69	161	38	41	16	18	7
Enc_pat	<i>Encyclia patens</i> Hook.	3	1	2	-	3	1	2	-
Epi_arm	<i>Epidendrum armeniacum</i> Lindl.	2	2	-	-	1	1	-	-
Epi_chl	<i>Epidendrum chlorinum</i> Barb.Rodr.	28	3	13	12	16	1	8	7
Epi_dif	<i>Epidendrum difforme</i> Jacq.	7	5	2	-	3	2	1	-
Epi_par	<i>Epidendrum paranaense</i> Barb.Rodr.	142	26	108	8	26	10	13	3
Epi_pro	<i>Epidendrum proligerum</i> Barb.Rodr.	35	-	11	24	16	-	8	8
Epi_ram	<i>Epidendrum ramosum</i> Jacq.	6	1	4	1	3	1	2	1
Epi_rig	<i>Epidendrum rigidum</i> Jacq.	5	4	1	-	3	2	1	-
Epi_sec	<i>Epidendrum secundum</i> Jacq.	3	-	-	3	2	-	-	2
Eur_cog	<i>Eurystyles cogniauxii</i> (Kraenzl.) Pabst	3	1	-	2	3	1	-	2
Gom_gla	<i>Gomesa glaziovii</i> Cogn.	54	28	26	-	13	7	6	-
Gom_gom	<i>Gomesa gomezoides</i> (Barb.Rodr.) Pabst	20	15	4	-	8	6	2	-
Gom_pra	<i>Gomesa praetexta</i> (Rchb.f.) M.W.Chase & N.H.Williams	12	10	2	-	3	2	1	-
Gom_ran	<i>Gomesa ranifera</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	8	-	5	3	6	-	4	2
Gom_uni	<i>Gomesa uniflora</i> (Booth ex Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	1	1	-	-	1	1	-	-
Gro_amh	<i>Grobya amherstiae</i> Lindl.	1	-	-	1	1	-	-	1
Isa_vio	<i>Isabelia violacea</i> (Lindl.) van den Berg & M.W.Chase	2	-	2	-	2	-	2	-

Código	Família/Espécies	No				Grau K			
		DCF	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3
Iso_len	<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R.Br.	1	-	-	1	1	-	-	1
Lan_gno	<i>Lankesterella gnoma</i> (Kraenzl.) Hoehne	7	-	3	4	5	-	2	3
Max_bra	<i>Maxillaria brasiliensis</i> Brieger & Illg	3	-	-	3	1	-	-	1
Max_not	<i>Maxillaria notylioglossa</i> Rchb.f.	3	3	-	-	2	1	-	1
Max_pic	<i>Maxillaria picta</i> Hook.	1	-	1	-	1	-	1	-
Max_sub	<i>Maxillaria subulata</i> Lindl.	22	11	6	5	8	5	2	1
Oct_cra	<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl.	59	24	29	6	21	8	9	4
Oct_dia	<i>Octomeria diaphana</i> Lindl.	2	-	2	-	1	-	1	-
Oct_gra	<i>Octomeria grandiflora</i> Lindl.	43	20	22	1	17	9	7	1
Oct_rub	<i>Octomeria rubrifolia</i> Barb.Rodr.	26	3	16	7	14	2	9	3
Oct_waw	<i>Octomeria wawrae</i> Rchb.f.	16	6	8	2	8	2	4	2
Onc_wen	<i>Oncidium wentworthianum</i> Bateman ex Lindl.	1	-	-	1	1	-	-	1
Pol_pau	<i>Polystachya paulensis</i> Rchb.f.	4	-	3	1	3	-	2	1
Pre_sta	<i>Prescottia stachyodes</i> (Sw.) Lindl.	2	1	1	-	2	1	1	-
Pro_sta	<i>Promenaea stapelioides</i> (Link & Otto) Lindl.	2	2	-	-	2	1	1	-
Pro_all	<i>Prosthechea allemanoides</i> (Hoehne) W.E.Higgins	85	11	33	41	17	3	9	5
Pro_pac	<i>Prosthechea pachysepala</i> (Klotzsch) Chiron & V.P.Castro	42	13	22	7	21	5	6	3
Sca_mod	<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb.f.) Schltr.	3	-	-	3	1	-	-	1
Scu_nov	<i>Scuticaria novaesii</i> F.Barros & Cath.	4	1	3	-	2	-	2	-

Código	Família/Espécies	No				Grau K			
		DCF	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3
Ste_par	<i>Stelis parvula</i> Lindl.	115	38	75	2	21	12	8	1
Ste_pap	<i>Stelis papaquerensis</i> Rchb.f.	21	5	16	2	10	3	5	2
Tri_mon	<i>Trichosalpinx montana</i> (Barb.Rodr.) Luer	7	-	7	-	3	-	3	-
Piperaceae (1/5)									
Pep_cri	<i>Peperomia crinicaulis</i> C.DC.	26	21	5	-	11	7	4	-
Pep_dia	<i>Peperomia diaphanoides</i> Dahlst.	12	2	10	-	4	1	3	-
Pep_gal	<i>Peperomia galioides</i> Kunth	20	11	7	2	7	6	1	-
Pep_man	<i>Peperomia mandioccana</i> Miq.	84	48	33	3	28	16	9	3
Pep_tet	<i>Peperomia tetraphylla</i> (G.Forst.) Hook. & Arn.	191	98	82	11	39	22	13	4
Polypodiaceae (12/17)									
Cam_aus	<i>Campyloneurum austrobrasilianum</i> (Alston) de la Sota	19	16	3	-	6	3	3	-
Cam_nit	<i>Campyloneurum nitidum</i> (Kaulf.) C.Presl	5	4	1	-	4	3	1	-
Coc_pun	<i>Cochlidium punctatum</i> (Raddi) L.E.Bishop	135	27	99	9	31	13	15	3
Coc_ser	<i>Cochlidium serrulatum</i> (Sw.) L.E.Bishop	4	4	-	-	3	3	-	-
Lel_api	<i>Lellingeria apiculata</i> (Kunze ex Klotzsch) A.R.Sm. & R.C.Moran	99	38	56	5	29	12	16	1
Leu_org	<i>Leucotrichum organense</i> (Gardner) Labiak	5	5	-	-	3	3	-	-
Mel_pil	<i>Melpomene pilosissima</i> (M.Martens & Galeotti) A.R.Sm. & R.C.Moran	173	75	94	4	39	18	19	2
Mic_squ	<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	217	69	59	89	43	18	13	12
Mor_ach	<i>Moranopteris achilleifolia</i> (Kaulf.) R.Y. Hirai & J. Prado	2	2	-	-	1	1	-	-

Código	Família/Espécies	No				Grau K			
		DCF	F1	F2	F3	DCF	F1	F2	F3
Nip_cra	<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	1	-	1	-	1	-	1	-
Pec_pec	<i>Pecluma pectinatiformis</i> (Lindm.) M.G.Price	24	17	6	1	10	6	3	1
Pec_tru	<i>Pecluma truncorum</i> (Lindm.) M.G.Price	3	3	-	-	3	3	-	-
Phl_pse	<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	4	3	-	1	3	2	-	1
Ple_ast	<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E.Fourn.	3	3	-	-	2	2	-	-
Ple_hir	<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	604	198	278	124	81	32	32	17
Ple_mac	<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	315	75	106	134	60	22	23	15
Ser_cat	<i>Serpocaulon catharinae</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	306	113	150	43	58	24	24	10
Pteridaceae (2/4)									
Rad_gar	<i>Radiovittaria gardneriana</i> (Fée) E.H.Crane	1	-	1	-	1	-	1	-
-Rad_sti	<i>Radiovittaria stipitata</i> (Kunze) E.H.Crane	2	1	1	-	2	1	1	-
Vit_gra	<i>Vittaria graminifolia</i> Kaulf.	1	1	-	-	1	1	-	-
-Vit_lin	<i>Vittaria lineata</i> (L.) Sm.	3	2	-	1	3	2	-	1
Rubiaceae (1/1)									
Hil_par	<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	9	1	8	-	4	1	3	-
Solanaceae (1/1)									
Dys_vir	<i>Dysochroma viridiflorum</i> (Sims) Miers	127	88	37	2	24	15	7	2

CONCLUSÃO GERAL

Este estudo contribui para o conhecimento da flora epifítica das nanoflorestas nebulares, em especial no Parque Estadual do Ibitipoca que possui um mosaico vegetacional que permite uma heterogeneidade nas condições ambientais, tornando-o uma das maiores diversidades de epífitas vasculares no domínio da Floresta Atlântica.

As formações vegetacionais ali presentes são um modelo interessante para compreender o padrão de distribuição dessas comunidades, visto que possuem características como solo, altura e composição dos forófitos que as diferem ao longo da fisionomia nanofloresta nebulosa. No Capítulo 1 foi possível evidenciar que ao longo do gradiente horizontal as características das subfisionomias influenciaram a riqueza e composição da flora epifítica, sendo que aquela encontrada na transição com o ambiente campestre foi a mais distinta em comparação com os outros dois ambientes. A estratificação das espécies epifíticas, ao longo dos forófitos, possui algumas peculiaridades em seus padrões, uma vez que as características bióticas e abióticas das diferentes formações das subfisionomias são importantes para o processo de colonização. Isso é evidenciado pela baixa estatura da comunidade arbórea, que demonstrou ser importante para o padrão de composição e riqueza.

Outra característica da formação em questão é o elevado número de indivíduos mortos que apresenta uma alta riqueza epifítica, representando um subgrupo da riqueza de epífitas dos forófitos vivos. O Capítulo 2 apresentou que mesmo com a perda de microclima com a queda da copa, o fato deles conseguirem se manter em pé por longos anos, com parte da arquitetura e casca são componentes importantes para manutenção da biodiversidade da comunidade epifítica, a qual se mantém reproduzindo e sendo fonte de colonização, além de permitir que novas árvores ali existentes emergjam e sejam novas fontes. A persistência contínua da madeira morta em gerações consecutivas de árvores é de grande importância, visto que as epífitas possuem uma capacidade limitada de dispersão, e dependem de microorganismos que estão presentes nestes indivíduos mortos para o estabelecimento e desenvolvimento das populações.

Com isso, a análise da rede de interações comensal epífitas-forófitos do Capítulo 3 foi importante para demonstrar que os fatores avaliados do aninhamento são explicados pelos modelos determinísticos que não incluem os processos neutros. Abundância e o tamanho dos forófitos foram importantes para este padrão. Estes processos permitiram o padrão aninhado pois as espécies abundantes interagem com mais frequência com as espécies menos frequentes,

e favorecem a formação de “ninhos epifíticos” em que as espécies pioneiras auxiliam na acumulação de substratos e água.

As epífitas desempenham um papel crucial na dinâmica das florestas, regulando os ciclos hidrológicos e nutricionais. Elas servem como refúgios e fontes de alimento para outros organismos, contribuindo assim para a biodiversidade local. Apesar de sua importância, as epífitas são frequentemente negligenciadas em programas de conservação ambiental. Este estudo enfatiza a importância da conservação destes *habitats* e destaca a necessidade de mais pesquisas sobre essa comunidade. Com a realização de mais estudos, podemos desenvolver diretrizes ambientais abrangentes que englobem as epífitas, beneficiando tantos projetos de conservação quanto de restauração.