



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA - UNB
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - IB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**ECOLOGIA DE EPÍFITAS VASCULARES EM AMBIENTES INUNDÁVEIS E
NÃO INUNDÁVEIS**



RODOLFO DE PAULA OLIVEIRA

Brasília, junho de 2020

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA - UNB
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - IB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**ECOLOGIA DE EPÍFITAS VASCULARES EM AMBIENTES INUNDÁVEIS E
NÃO INUNDÁVEIS**

Aluno: RODOLFO DE PAULA OLIVEIRA

Orientador: AUGUSTO CÉSAR FRANCO

Tese apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ecologia como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia da Universidade de Brasília (UnB).

Brasília, junho de 2020

**ECOLOGIA DE EPÍFITAS VASCULARES EM AMBIENTES INUNDÁVEIS E
NÃO INUNDÁVEIS**

RODOLFO DE PAULA OLIVEIRA

Tese apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ecologia como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia da Universidade de Brasília

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Augusto César Franco
Universidade de Brasília – UnB
(Presidente da Banca/Membro Interno)

Dra. Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz
Universidade de Brasília – UnB
(Membro Interno)

Dr. Davi Rodrigo Rossatto
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal - UNESP-FCAV
(Membro Externo)

Dr. Marcelo Fragomeni Simon
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia – CENARGEN
(Membro Externo)

Dra. Mercedes Maria da Cunha Bustamante
Universidade de Brasília – UnB
(Suplente)

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço ao meu pai Francisco de Paula e Oliveira Filho (*in memoriam*), pois, sempre despertou em mim o interesse pela ciência, além de proporcionar as condições necessárias para que eu pudesse trilhar meu próprio caminho.

Agradeço, em especial, ao meu orientador Augusto César Franco, que sempre me apoiou durante o período de doutorado com suas excelentes e experientes contribuições para a tese, sem contar com as diversas e prazerosas conversas sobre os variados temas do cotidiano. Agradecimento especial também para o meu co-orientador de doutorado sanduíche na Alemanha Gerhard Zotz, e sua família (Birgith, Sebastian e Ammeli) que me acolheram de forma sensacional e um tanto quanto inusitada para os típicos padrões alemães. Foi um período inesquecível neste período de doutorado que levarei para o restante da vida. Obrigado, sobretudo, aos dois orientadores por despertar em mim o desejo pela ciência a nível internacional, e também pela amizade e confiança sempre depositadas em mim, e pelos vários momentos de descontração.

Gostaria de agradecer também a FAPDF, CAPES e CNPq pelo financiamento da bolsa de estudos durante o período de doutorado, e a CAPES pelo financiamento do programa de doutorado sanduíche.

Sou também muito grato aos que seguem:

Aos professores Davi Rodrigo Rossatto e Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz, e ao pesquisador Marcelo Fragomeni Simon, por participarem da banca, assim como pelas contribuições e considerações à esse trabalho. Professora Maria Mercedes da Cunha Bustamante, membro suplente da banca examinadora, pelas memoráveis aulas ministradas sobre Ecologia de Ecossistemas.

Aos professores Tom, Sérgio, Cristhiane, Cris, Fabian, Eduardo, e todo o pessoal do laboratório de Ecofisiologia Vegetal da UnB que sempre estiveram dispostos a auxiliar e contribuíram para esta pesquisa. A professora Luísa Carvalheiro, pelos ensinamentos sobre redes de interação e estatística no programa R e suas excelentes disciplinas ministradas.

Aos novos colegas feitos durante o período na Alemanha (Tizian, Vincent, Jomar, Danilo, Basti, Anika, Mike, Anne, Philip). Aos pesquisadores e amigos da Universidade de Oldenburgo, Helena Einzmaan, Katrin Wagner e Nobert Wagner, e Universidade de Viena Wolfgang Wanek, pelas excelentes contribuições na tese. A pesquisadora Glenda Mendieta-Leiva, pelo convite para participar do EpIG (*Epiphyte International Group*).

Aos amigos e escaladores Matheus Cladi e Matheus Martins, que contribuíram para os levantamentos de campo deste trabalho, sempre dispostos a escalar as árvores, não importa as condições. Sem o auxílio desses escaladores provavelmente este trabalho não seria concluído. Muito obrigado pela paciência e disposição de estarem presentes simplesmente pelo fato de ajudar um amigo.

Ao amigo e colega de doutorado Vicente Arcela, pelos generosos auxílios e contribuições com as análises dos dados e pelos diversos momentos de debate sobre a ecologia das epífitas. Ao amigo Leandro de Almeida Sales, pela elaboração do mapa de localização do estudo.

Aos funcionários da secretaria de Pós graduação de Ecologia da UnB, sempre dispostos a ajudar e auxiliar em minhas dúvidas ao longo do doutorado.

À minha mãe Marcia e meus irmãos Samuel e Thiago, que sempre me apoiaram nas minhas escolhas. Ao meu padastro Benjamin Gaspar e minha sogra Eline Levi, sempre disposto a me ajudar com qualquer coisa. A minha enteada Maria Fernanda, e a minha filha Maria Júlia, que nasceu justamente durante o período de doutorado. Muito obrigado por terem a paciência e compreensão de me aturarem ao longo desta jornada acadêmica.

Finalmente, um agradecimento mais que especial para minha esposa Isabela Levi, parceira eterna em todos os momentos da minha vida, muito obrigado pela paciência nesta jornada e pelos constantes momentos de alegria ao seu lado, te amo...

RESUMO GERAL

O comensalismo tem um papel relevante na estruturação e funcionamento de comunidades vegetais e ecossistemas. Em florestas tropicais, a associação entre epífitas e suas plantas hospedeiras é um dos tipos mais comuns de comensalismo verificado para ambientes terrestres. No Brasil Central, as matas de galeria possuem características bióticas e abióticas favoráveis à ocorrência de epífitas. Buscando investigar as relações ecológicas entre epífitas e árvores hospedeiras, e eventuais diferenças entre comunidades epifíticas e seus atributos funcionais, realizou-se a comparação entre dois subtipos matas de galeria: um inundável (MGI) e outro não inundável (MGNI). Os levantamentos foram realizados em quatro matas de galeria, amostradas no sudoeste do Distrito Federal, Brasil, sendo duas do tipo MGI e duas MGNI. Para amostragem, em cada mata, foram alocados aleatoriamente cinco transectos de 100 x 5 m, totalizando 1ha de amostragem. Nestes transectos foram amostrados todos os indivíduos arbóreos com CAP (circunferência altura do peito) $\geq 15,7$ cm e todas as epífitas vasculares hospedadas nos forófitos. Foram elaborados três capítulos para avaliar as características dos forófitos, a rede de interação entre epífitas e forófitos e a ecofisiologia de epífitas. Os objetivos principais foram entender o que torna uma espécie/indivíduo arbóreo um bom forófito (Capítulo 1), como as redes de interação entre epífitas e forófitos ocorrem nos dois tipos de mata de galeria e em diferentes grupos botânicos (Capítulo 2), e como os atributos funcionais foliares morfológicos e fisiológicos de epífitas fanerogâmicas são influenciados pelo tipo de floresta em que se encontram, e pela rota fotossintética (CAM x C₃) que as epífitas utilizam (Capítulo 3). No total foram amostrados 1.665 indivíduos arbóreos distribuídos em 136 espécies, sendo 533 indivíduos (31,6%) e 92 espécies (67,7%) abrigando epífitas. A abundância de árvores e forófitos foi maior em MGI (1.010 indivíduos / 338 forófitos) do que em MGNI (655 indivíduos / 195 forófitos). Espécies arbóreas com maior abundância de indivíduos e textura de casca rugosa tendem a apresentar maior abundância de forófitos. Indivíduos arbóreos de maior CAP em matas não inundáveis apresentaram maior probabilidade de abrigarem epífitas. A maior abundância de epífitas nos indivíduos forofíticos está associado a maiores valores de CAP, altura e área de copa do indivíduo arbóreo. Foram registradas 33 espécies de epífitas e 38 espécies de forófitos em MGI, e 24 espécies de epífitas e 66 espécies de forófitos em MGNI. As redes de interação entre epífitas e forófitos não diferem entre os dois tipos de matas de galeria quanto a conectância, aninhamento, equidade das interações, especialização da rede, generalidade e vulnerabilidade. As orquídeas representaram o grupo com maior tamanho de rede, independentemente do tipo de mata, porém menor aninhamento. A variação dos atributos foliares em nível de comunidade de epífitas entre MGI e MGNI foram mais significativas do que a variação em nível intraespecífico. A análise de atributos foliares revelou que as epífitas do tipo CAM apresentam maiores valores de tamanho, área foliar específica e área do limbo foliar, enquanto as epífitas C₃ estão associadas a maiores valores de concentração de nutrientes. Os resultados encontrados para os três capítulos trouxeram informações pioneiras sobre a estruturação, relação ecológica e funcionamento das comunidades de epífitas e forófitos em MGI e MGNI, o que reforça a importância de conservação das matas de galeria no Brasil Central para a manutenção e preservação das comunidades epifíticas nelas estabelecidas.

Palavras chave: Epífitas, Cerrado, forófitos, redes de interação, atributos foliares, CAM

GENERAL ABSTRACT

Commensalism has a relevant role in the structuring and functioning of plant communities and ecosystems. In tropical forests, the association between epiphytes and their host trees is one of the most common types of commensalism observed in terrestrial environments. In Central Brazil, riparian forests have biotic and abiotic characteristics favourable to the occurrence of epiphytes. Seeking to investigate the ecological relationships between epiphytes and host trees, and occasional differences between epiphyte communities and their functional traits, a comparison between two subtypes of gallery forests – flooded (FGF) and non-flooded (NFGF) has been carried out. The survey was carried out in four gallery forests – two (FGF) and two (NFGF) – sampled in the southwest part of the Federal District, Brazil. For the sampling, in every forest, five transects of 100 x 5m were randomly allocated, forming 1ha of total sampling. In these transects, all arboreal individuals with CBH (circumference at breast height) ≥ 15.7 cm and all vascular epiphytes hosted in their phorophytes were sampled. The characteristics of the phorophytes, the network of their interactions between epiphytes and phorophytes and the ecophysiology of the epiphytes are discussed in three chapters. The main objectives were to understand what makes an arboreal species/individual a good phorophyte (chapter 1), how the networks of interaction between epiphytes and phorophytes occur in both types of gallery forests and in different botanic groups (chapter 2), and how the morphological and physiological leaf functional traits of phanerogamic epiphytes are influenced by the type of forest in which they are found, and by the photosynthetic route (CAM x C₃) that epiphytes use (Chapter 3). In total, 1,665 arboreal individuals were sampled, distributed in 136 species, in which 533 individuals (31.6%) and 92 species (67.7%) were hosting epiphytes. Trees and phorophytes abundance was higher in FGF (1,010 individuals / 338 phorophytes) than in NFGF (655 individuals / 195 phorophytes). Arboreal species with greater abundance of individuals and a rough bark texture tend to have greater abundance of phorophytes. Arboreal individuals of greater CBH in non-flooded forests presented more probability of hosting epiphytes. The greater abundance of epiphytes in phorophytic individuals is associated with greater values of CBH, height and canopy area of the arboreal individual. It has been registered 33 species of epiphytes and 38 species of phorophytes in FGF, and 24 species of epiphytes and 66 species of phorophytes in NFGF. The network of interaction between epiphytes and phorophytes do not differ between the two types of gallery forests regarding connectivity, nesting, equity of interactions, specialization of network, generality and vulnerability. Orchids represented the group with greater network size, independently of the type of forest, but less nesting. The variation in the leaf attributes at epiphyte community level between FGF and NFGF was more significant than the variation at intraspecific level. The analysis of the leaf attributes unveiled that the CAM type epiphytes display greater values in size, specific leaf area and leaf blade area, while the C₃ epiphytes are associated with greater nutrient concentration values. The results shown in the three chapters have brought novel information on the structuring, ecologic relationship and functioning of epiphyte communities and phorophytes in FGF and NFGF, which reinforces the importance of the conservation of the gallery forests in Central Brazil for the maintenance and preservation of the epiphyte communities that live there.

Key words: Epiphytes, *Cerrado* (the Brazilian savanna), phorophytes, interaction networks, leaf traits, CAM

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	1
2	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	3
2.1	Epífitas	3
2.2	Relações entre epífitas e forófitos.....	4
2.3	Redes de interação	7
2.4	Ecofisiologia de epífitas vasculares	9
2.5	Referências Bibliográficas (incluso referências da introdução geral)	14
3	Objetivos.....	23
3.1	Objetivos Gerais.....	23
3.2	Objetivos Específicos.....	23
4	Metodologia Geral.....	24
4.1	Caracterização da área de estudo	24
4.2	Amostragem.....	25
4.3	Referências bibliográficas.....	26
5	CAPÍTULO 1: O QUE TORNA UMA ÁRVORE UM BOM FORÓFITO?	27
5.1	Introdução	28
5.2	Hipóteses.....	30
5.3	Material e Métodos	30
5.4	Resultados	32
5.4.1	Espécies de forófitos.....	32
5.4.2	Probabilidade de um indivíduo ser forófito	37
5.4.3	Riqueza e abundância de epífitas nos forófitos	38
5.5	Discussão	40
5.5.1	Espécies de forófitos.....	40

5.5.2	Potencial forofítico dos indivíduos arbóreos	41
5.6	Conclusão.....	43
5.7	Referências Bibliográficas	45
5.8	Material Suplementar.....	49
6	CAPÍTULO 2: REDES DE INTERAÇÃO FORÓFITOS-EPÍFITAS EM MATAS DE GALERIA INUNDÁVEIS E NÃO INUNDÁVEIS	59
6.1	Introdução	60
6.2	Material e métodos.....	63
6.3	Resultados	65
6.3.1	Comunidades epifíticas em matas de galeria inundáveis e não inundáveis ...	65
6.3.2	Redes de interação separadas por grupo.....	73
6.4	Discussão	76
6.4.1	Comunidades epifíticas em matas de galeria inundáveis e não-inundáveis ...	76
6.4.2	Redes de interações separadas por grupos.....	79
6.5	Conclusão.....	82
6.6	Referências Bibliográficas	82
6.7	Material Suplementar.....	88
7	Capítulo 3: LEAF TRAIT CO-VARIATION AND TRADE-OFFS IN GALLERY FOREST C ₃ AND CAM EPIPHYTES	96
7.1	Introduction.....	98
7.2	Methods.....	101
7.2.1	Study area and abiotic conditions.....	101
7.2.2	Sampling area	102
7.2.3	Plant material	102
7.2.4	Plant trait determinations.....	103
7.2.5	Data analysis.....	104

7.3	Results.....	105
7.3.1	Microclimatic conditions.....	105
7.3.2	Differences in leaf trait values between C3 and CAM epiphytes from flooded and non-flooded forests	106
7.3.3	Leaf trait differences in species occurring in both forest types	107
7.3.4	Community weighted trait means.....	108
7.4	Discussion	109
7.4.1	Photosynthetic pathway and community level variation in plant trait values	110
7.4.2	Leaf plasticity and functional types	111
7.5	Conclusion	112
7.6	References.....	126
7.7	Supplementary Material.....	133
8	CONSIDERAÇÕES FINAIS	146

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela MS1. 1 Descrição dos modelos utilizados para o cálculo da abundância de forófitos por espécie arbórea (Nf), da probabilidade de um indivíduo ser forófito (Pfor), da riqueza de epífitas nos indivíduos forófiticos (Rep_i) e, da abundância de epífitas nos indivíduos forófiticos (Aep_i) em relação as variáveis preditoras em matas de galeria inundáveis e não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. Ni = abundância de indivíduos por espécie arbórea, MdCAP = mediana de circunferência a altura do peito da espécie arbórea, MdAlt = mediana de altura da espécie arbórea, MdAC = mediana de área de copa da espécie arbórea, Dec = categoria de decíduidade da espécie arbórea, TC = categoria de textura da casca da espécie arbórea, CAP = circunferência a altura do peito do indivíduo arbóreo, Alt = altura total do indivíduo arbóreo, AC = área de copa do indivíduo arbóreo, habitat = tipo de mata de galeria (inundável e não inundável). GLM = modelo linear generalizado, GLMM = modelo misto linear generalizado..... 49

Tabela MS1. 2 Espécies arbóreas amostardadas em 1 ha de matas de galeria inundáveis e não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. Ni = Número de indivíduos, Nf = Número de forófitos, Nf/Ni = razão entre número de forófitos e número de indivíduos, MdCAP = mediana de circunferência altura do peito (cm), MdAlt = mediana de altura total (m), MdAC = mediana de área de copa (m²), R_{epi} = riqueza de epífitas, A_{epi} = abundância de epífitas, Dec. = decíduidade, D = decídua, SD = semi-decídua, SV = sempre verde, T.C. = tipo de casca, I = ocorre somente em mata de galeria inundável, NI = ocorre somente em mata de galeria não inundável, I_{NI} = ocorre nas duas matas, n.a. = não se aplica. Espécies distribuídas em ordem alfabética. Voucher depositado no herbário CEN. 50

Tabela MS1. 3 Resultados dos modelos gerais. Modelo 1 (GLM com distribuição de Poisson) explicando a abundância de forófitos por espécie arbórea em matas de galeria inundáveis e não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. CAP = circunferência altura do peito, Dec = decíduidade, D = decídua, SD = semi-decídua, SV = sempre-verde, TC = textura da casca. Modelo 2 (GLMM com distribuição de binomial) explicando a probabilidade de um indivíduo ser forófito em matas de galeria inundáveis (MGI) e não inundáveis (MGNI). Modelo 3 e 4 (GLMM com distribuição de Poisson) explicando a riqueza e abundância de

epífitas nos forófitos, respectivamente, em matas de galeria inundáveis (MGI) e não inundáveis (MGNI). Negrito representa as variáveis significativas do modelo ($p < 0,05$)..55

Tabela MS1. 4 Valores de eigenvalue e percentual de variação para cada eixo (PC) da análise de componentes principais (PCA) para distribuição das espécies com mais de cinco indivíduos como forófitos em matas de galeria inundáveis e não inundáveis no Distrito Federal, Brasil.....56

Tabela MS1. 5 Espécies de epífitas amostradas em matas de galeria inundáveis (MGI) e não inundáveis (MGNI) no Distrito Federal, Brasil. Ni = abundância da espécie. Voucher depositado no herbário CEN.....57

Tabela 2. 1 Espécies de epífitas vasculares amostradas em matas de galeria inundáveis (MGI) e não-inundáveis (MGNI), no Distrito Federal, Brasil. Ab. = Abundância (número de indivíduos em 0,5 hectare) e FE = Força da espécie.67

Tabela 2. 2 Métricas de redes de interação verificadas no presente estudo e, em demais estudos que abordaram a relação entre epífitas e forófitos, com seu respectivo grupo estudado, local e tipo de floresta. MGI = mata de galeria inundável; MGNI = mata de galeria não inundável; T.F. = tipo de floresta (FTS = Floresta Tropical Seca; MG = mata de galeria; FTU = Floresta Tropical Úmida; FSS = Floresta Subtropical Seca); C = conectância; NODF = índice de aninhamento; E.I. = equidade das interações; H^2 = índice de especialização da rede; Gen. = Generalidade da rede; Vul. = vulnerabilidade da rede; T.R. = tamanho da rede; Epi. spp. = quantidade de espécies de epífitas encontradas na rede; For. spp. = quantidade de espécies de forófitos encontradas na rede; s.i. = sem informação..... 75

Tabela MS2. 1 Espécies de forófitos amostrados em matas de galeria inundáveis (MGI) e não-inundáveis (MGNI), no Distrito Federal, Brasil. Ab. = Abundância em 0,5 ha e FE = Força da Espécie..... 88

Table 3. 1 Phanerogamic epiphyte flora composition and abundance in a flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil. Given are the absolute and relative abundance of the most common species in an area of 0.25-ha (Ab.) and their photosynthetic pathway (PP). Species that were present in both forest types are in bold..... 113

Table 3. 2 Two-way Analysis of Variance for Principal components PC1, PC2 and PC3 for C₃ and CAM epiphytes that were found in flooded and non-flooded gallery forests from Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$)..... 114

Table 3. 3 Plant size and leaf morphological trait values (mean \pm SD) for co-occurring epiphyte species found in flooded gallery forests (FGF) and non-flooded gallery forests (NFGF) in Central Brazil. LA = leaf area, SLA = specific leaf area, LDMC = leaf dry matter content and LWC = leaf water content. Intraspecific differences was tested by one-way ANOVA, ns = non-significant. Bold means significant effect ($p < 0.05$)..... 115

Table 3. 4 Leaf carbon and nitrogen stable isotope ratios and leaf nutrient concentrations (mean \pm SD) from co-occurring epiphyte species found in flooded gallery forests (FGF) and non-flooded gallery forests (NFGF) in central Brazil. $\delta^{13}\text{C}$ = stable isotopic carbon ratio, $\delta^{15}\text{N}$ = stable isotopic nitrogen ratio, C = carbon, N = nitrogen, P = phosphorus, N:P = ratio N/P, K = potassium, Ca = calcium and Mg = magnesium. Intraspecific differences was tested by one-way ANOVA, ns = non-significant. Bold means significant effect ($p < 0.05$)..... 116

Table 3. 5 Two-way Analysis of Variance for Principal components 1, 2, 3 and 4 for the seven epiphyte species that occurred in a flooded and a non-flooded gallery forest from Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$)..... 117

Table SM3. 1 Two-way ANOVA on the influence of photosynthetic pathway (C₃ and CAM) and type of gallery forest (flooded and non-flooded) on plant size and morphological leaf traits of vascular epiphytes in Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$).... 133

Table SM3. 2 Two way Anova with interaction (Forest Type * Photosynthetic Pathway) for physiological leaf traits in flooded and non-flooded Gallery Forests in Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$). 135

Table SM3. 3 Eigenvalues, percent of variance and cumulative percentage of the variance accounted for by each component to the total variance for 15 plant traits from 11 vascular epiphyte species that were sampled in flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. 138

Table SM3. 4 Percent weight contribution of each variable in the main four principal components in an analysis of 15 continuous traits across 11 epiphyte species and 90 individuals sampled in flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil..... 138

Table SM3. 5 Two way ANOVA for plant size and leaf morphological traits for epiphyte species occurring in a flooded and a non-flooded gallery forest in Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$). 139

Table SM3.6 Two way ANOVA for leaf carbon and nitrogen stable isotope ratios and leaf nutrient concentrations for epiphyte species occurring in flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$). 140

Table SM3. 7 Eigenvalues, percent of variance and cumulative percentage of the variance accounted for by each component to the total variance for 15 plant traits from seven epiphyte species that occurred in flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil. 141

Table SM3. 8 Percent weight contribution of each variable in the main four principal components in an analysis of 15 continuous traits across 7 epiphyte species and 70 individuals occurring in flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil..... 142

Table SM3. 9 Two Way ANOVA with interaction (Forest Type * Photosynthetic Pathway) for CWM values of morphological leaf traits for C₃ and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$). .. 143

Table SM3. 10 Two Way Anova with interaction factors (Forest Type * Photosynthetic Pathway) for CWM values of leaf carbon and nitrogen stable isotope ratios and leaf nutrient concentrations for C₃ and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$)..... 144

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 Imagem da localização das áreas de estudo. A: Distrito Federal situado no Brasil central, dentro dos domínios do bioma Cerrado, e B: localização das áreas de estudo (Fazenda Sucupira/FS e Fazenda Água Limpa/FAL), sendo cada área investigada quanto a mata de galeria inundável (ponto azul) e mata de galeria não-inundável (ponto verde). 25

Figura 1. 1 Espécies arbóreas categorizadas por deciduidade (A) e textura da casca (B), em matas de galeria inundáveis e não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. Em cada categoria, Ni corresponde ao número total de espécies, e Nf, quantas destas espécies são forófitos. A área total amostrada foi de um hectare.....34

Figura 1. 2 Regressão simples com distribuição de Poisson para a relação entre abundância de forófitos e abundância de indivíduos (A), mediana da circunferência a altura do peito - CAP (B) e Área da copa (C), para 136 espécies arbóreas amostradas em 1 ha de matas de galeria no Distrito Federal, Brasil..... 34

Figura 1. 3 Modelo de interação entre número de indivíduos da espécie arbórea e textura da casca (Liso – vermelho/ $p = 0,0012$), Áspero – azul/ $p = 6,5e^{-10}$; Rugoso – verde/ $p < 2e^{-16}$), na abundância de forófitos por espécie arbórea em matas de galeria inundáveis e não inundáveis, no Distrito Federal, Brasil. A comparação dos coeficientes angulares foi feita através do teste de Tukey. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as inclinações..... 35

Figura 1. 4 Análise de componentes principais (PCA) para distribuição das 23 espécies com mais de 5 forófitos, em relação aos valores de mediana de circunferência altura do peito (MdCAP), altura (MdAlt), área de copa (MdAC), número de indivíduos (Ni), número de forófitos (Nf), riqueza de epífitas (R_epi) e abundância de epífitas em 1 ha de matas de galeria no Distrito Federal, Brasil. A = espécies agrupadas pela deciduidade (Sempre Verde – letras verdes; Semi decídua – letras azuis; Decídua – letras vermelhas), e B = espécies agrupadas pela textura da casca (Rugoso – letras verdes; Áspero – letras azuis; Liso – letras vermelhas). Os círculos coloridos representam o centróide da categoria. Amgu = *Amaioua guianensis*; Assu = *Aspidosperma subincanum*; Cabr = *Callophyllum brasiliense*; Cola = *Copaifera langsdorffii*; Cyph = *Cyathea phareolata*; Decu = *Denropanax cuneatum*; Fesp = *Ferdinandusa speciosa*; Late = *Lamanonia ternata*; Maov = *Magnolia ovata*; Mest = *Metrodorea stipularis*; Mich = *Miconia chartaceae*; Myfe = *Myrcia fenziiana*; Nele = *Nectandra leucanta*; Prch = *Prunus chamissoana*; Prhe = *Protium heptaphyllum*; Prsp = *Protium spruceanum*; Ocac = *Ocotea acyphylla*; Qudi = *Qualea dichotoma*; Rigr = *Richeria grandis*; Tagui = *Tapirira guianensis*; Tegl = *Terminalia glabrescens*; Viur = *Virola urbaniana*; Xyem = *Xylopia emarginata*..... 36

Figura 1. 5 Análise individual das variáveis significativas no modelo 2 (A e B) e interação entre variáveis significativas do modelo 2 (C). A: Relação entre CAP (circunferência altura do peito) e probabilidade do indivíduo arbóreo ser forófito ($r^2 = 0,39 / p < 2^{-16}$). B: Relação entre tipo de mata de galeria (MGI = mata de galeria inundável e MGNI = mata de galeria não inundável) e probabilidade do indivíduo arbóreo ser forófito ($r^2 = 0,003 / p = 0,11$). A espessura das barras nas figuras A e B representa a abundância de indivíduos, onde barras de maior espessura apresentam maior quantidade de indivíduos. C = visualização do efeito do modelo de interação entre CAP e habitat (mata de galeria inundável – linha azul; mata de galeria não inundável – linha verde) na probabilidade do indivíduo arbóreo ser forófito ($r^2 = 0,48 / p = 7,57^{-9}$). Indivíduos amostrados em 1,0 ha de matas de galeria, no Distrito Federal, Brasil. A comparação dos coeficientes angulares no modelo de interação foi feita através de ANOVA..... 38

Figura 1. 6 Interação entre as variáveis significativas dos modelos 3 e 4 e habitat em matas de galeria inundáveis (MGI/azul) e não inundáveis (MGNI/verde) no Distrito Federal, Brasil. A = relação entre circunferência altura do peito (CAP) e riqueza de epífitas nos indivíduos arbóreos ($r^2 = 0,004 / p = 0,92$); B = relação entre circunferência altura do peito (CAP) e abundância de epífitas nos indivíduos arbóreos ($r^2 = 0,78 / p = 1,6e^{-8}$); C = relação entre altura total e abundância de epífitas nos indivíduos arbóreos ($r^2 = 0,79 / p = 1,3e^{-12}$); D = relação entre área de copa e abundância de epífitas nos indivíduos arbóreos ($r^2 = 0,73 / p = 0,41$). A comparação dos coeficientes angulares nos modelos de interação foi feita através de ANOVA, onde $p < 0,05$ representa diferença entre os coeficientes..... 39

Figura 2. 1 Rede de interação comensalística entre epífitas (azul claro) e forófitos (azul escuro) amostrada em 0,5 ha de matas de galeria inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa a abundância da espécie na rede. Quanto maior o retângulo maior o número de indivíduos da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos..... 66

Figura 2. 2 Rede de interação comensalística entre epífitas (verde claro) e forófitos (verde escuro) amostrada em 0,5 ha de matas de galeria não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa a abundância da espécie na rede. Quanto maior o retângulo maior o número de indivíduos da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos..... 67

Figura 2. 3 Boxplots de comparação para as métricas de interação de rede entre epífitas e forófitos encontrados em matas de galeria inundáveis (azul) e não inundáveis (verde) do Distrito Federal, Brasil. A = conectância, B = aninhamento, representado pelo NODF, C = Equidade das interações, D = Especialização das redes, E = Generalidade e, F = Vulnerabilidade. Análise de 10 transectos (0,5 ha) por tipo de mata. Teste de ANOVA para comparação dos dois tipos de mata de galeria. Valores de $p > 0,05$ não representam diferença. 69

Figura 2. 4 Análise de aninhamento (NODF) da comunidade de epífitas e forófitos encontrados em matas de galeria inundáveis (A) e não inundáveis (B) do Distrito Federal,

Brasil, em comparação com o modelos nulos de Patefield. Linha vermelha representa os dados observados e linha preta o modelo nulo. Número de permutações do modelo nulo = 1000. 69

Figura 2. 5 Espécies de epífitas vasculares amostradas em matas de galeria inundáveis (azul) e não inundáveis (verde), no Distrito Federal, Brasil e o respectivo número de espécies de forófitos colonizados. 72

Figura 2. 6 Número de espécies de epífitas vasculares e de forófitos registrados em matas de galeria inundáveis (azul) e não inundáveis (verde), no Distrito Federal, Brasil. Informações da comunidade geral e separados pelo respectivo grupo. Samambaias = Aspleniaceae, Dryopteridaceae, Lindsaeaceae, Polypodiaceae; demais famílias = Araceae, Cactaceae e Piperaceae. 73

Figura 2. 7 Visualização dos grupos de epífitas vasculares em relação as métricas de interação de rede verificados nas matas de galeria inundáveis (MGI/azul) e não inundáveis (MGNI/verde) no Distrito Federal, Brasil. A = conectância (CONEC), B = aninhamento (NODF), C = equidade das interações (I.E.), D = especialização da rede (H^2), E = generalidade (GEN), F = vulnerabilidade (VUL). ORQ = orquídeas, BRO = bromélias, SAM = samambaias, DEM = demais famílias. Os grupos com maiores valores das métricas estão posicionados nas pontas das setas. Samambaias foram representadas por cinco famílias (Aspleniaceae, Dryopteridaceae, Lindsaeaceae, Polypodiaceae e Thelypteridaceae) e o grupo Demais Famílias foram representadas por três famílias (Araceae, Cactaceae e Piperaceae). 81

Figura MS2. 1 Rede de interação comensalística entre orquídeas epífíticas (azul claro) e forófitos (azul escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos. 90

Figura MS2. 2 Rede de interação comensalística entre orquídeas epifíticas (verde claro) e forófitos (verde escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos. 90

Figura MS2. 3 Análise de aninhamento ponderado das orquídeas epifíticas e forófitos encontrados em matas de galeria inundáveis (A) e não inundáveis (B) do Distrito Federal, Brasil, em comparação com o modelos nulos de Patefield. Linha vermelha representa os dados observados e linha preta o modelo nulo. Número de permutações do modelo nulo = 1000. 91

Figura MS2. 4 Rede de interação comensalística entre bromélias epifíticas (azul claro) e forófitos (azul escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos. 91

Figura MS2. 5 Rede de interação comensalística entre bromélias epifíticas (verde claro) e forófitos (verde escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos. 92

Figura MS2. 6 Análise de aninhamento ponderado das bromélias epifíticas e forófitos encontrados em matas de galeria inundáveis (A) e não inundáveis (B) do Distrito Federal, Brasil, em comparação com o modelos nulos de Patefield. Linha vermelha representa os dados observados e linha preta o modelo nulo. Número de permutações do modelo nulo = 1000. 92

Figura MS2. 7 Rede de interação comensalística entre samambaias epifíticas (azul claro) e forófitos (azul escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos. 93

Figura MS2. 8 Rede de interação comensalística entre samambaias epifíticas (verde claro) e forófitos (verde escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos. 93

Figura MS2. 9 Análise de aninhamento ponderado das samambaias epifíticas e forófitos encontrados em matas de galeria inundáveis (MGI) e não inundáveis (MGNI) do Distrito Federal, Brasil, em comparação com o modelos nulos de Patefield. Linha vermelha representa os dados observados e linha preta o modelo nulo. Número de permutações do modelo nulo = 1000. 94

Figura MS2. 10 Rede de interação comensalística entre Araceae e Piperaceae epifíticas (azul claro) e forófitos (azul escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos. 94

Figura MS2. 11 Rede de interação comensalística entre Araceae, Cactaceae e Piperaceae epifíticas (verde claro) e forófitos (verde escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos. 95

Figura MS2. 12 Análise de aninhamento ponderado das demais famílias e forófitos encontrados em matas de galeria inundáveis (MGI) e não inundáveis (MGNI) do Distrito Federal, Brasil, em comparação com o modelos nulos de Patefield. Linha vermelha representa os dados observados e linha preta o modelo nulo. Número de permutações do modelo nulo = 1000..... 95

Figure 3. 1 Microclimatic conditions in a flooded and a non-flooded gallery forest in Central Brazil. Daily maximum, mean and minimum (A) air temperature and (B) vapor pressure deficit (VPD); (C) diurnal course of photon flux density (PPFD) in the gallery forest as a percent of PPFD values measured in an unobstructed area outside the forest. Air temperature and relative humidity are the daily averages recorded at the base (1.5 m above ground), middle (6.5 m above ground) and crown (12 m above ground) of individual trees in three different locations (edge, middle and bank) in each forest. PPFD was measured at the base (1.5 m above ground) and at the crown (12 m above ground) of the same three trees. PPFD was measured in one tree per day and outside the forest, totaling six days of measurements in July 2019. Mean percent PPFD (averaged over the two tree heights and three forest locations) is shown in Fig. 1C. F = flooded gallery forest, NF = non-flooded gallery forest, maxT= maximum air temperature, minT = minimum air temperature and meanT = mean air temperature. maxVPD = maximum vapor pressure deficit, minVPD = minimum vapor pressure deficit and meanVPD = mean vapor pressure deficit..... 118

Figure 3. 2 PCA correlation circle with scaled coordinates of the variables' projection in PC1 and PC2 for the 15 plant traits of 11 epiphyte species that were sampled in flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. The arrows indicate weighing of vectors representing the 15 leaf traits considered. Relative contributions of each variable are color-coded, with red indicating highest and blue lowest contribution 119

Figure 3. 3 Biplots of first two principal components in an analysis of variation in 15 continuous traits across all 11 epiphyte species and 90 individuals sampled in flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil. A = Individuals plotted by photosynthetic type. Larger symbols represent the group means and ellipses represent the confidence ellipses around group mean point. B = Individuals plotted by groups (Variability of individuals of

each group and their distributions along trait axes were represented by ellipses of dispersion. The greater the area of the ellipse the higher the trait variation for the group. Larger symbols represent the centroid of species ellipses. C = Individuals plotted by forest type. Larger symbols represent the group means and ellipses represent the confidence ellipses around group mean point. 120

Figure 3. 4 PCA correlation circle for the 15 plant traits of seven vascular epiphyte species and 70 sampled individuals that occurred in flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. The arrows indicate weighing of vectors representing the 15 leaf traits considered. Relative contributions of each variable are color-coded, with red indicating highest and blue lowest contribution. 121

Figure 3. 5 Principal component analysis (PCA) using the 15 traits measured in seven species co-occurring in flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil for a total of 70 individuals. Data for individual plants were plotted by species. Variability of individuals of each species and their distributions along trait axes were represented by ellipses of dispersion. The greater the area of the ellipse the higher the trait variation for the species. Larger symbols represent the centroid of species ellipses. 122

Figure 3. 6 Community weighted means (CWM) for carbon isotope ratios among C3 and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests, in Central Brazil. C3_FGF = C3 epiphyte species in flooded gallery forest, C3_NFGF = C3 epiphyte species in non-flooded gallery forest, CAM_FGF = CAM epiphyte species in flooded gallery forest and CAM_NFGF = CAM epiphyte species in non-flooded gallery forest. CWM differences in $\delta^{13}C$ between flooded and non-flooded gallery forests in C3 and CAM communities was performed by one-way Anova, ns = non-significant. 123

Figure 3. 7 Community weighted means (CWM) for morphological leaf traits among C3 and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests, in Central Brazil. C3_FGF = C3 epiphyte species in flooded gallery forest, C3_NFGF = C3 epiphyte species in non-flooded gallery forest, CAM_FGF = CAM epiphyte species in flooded gallery forest and

CAM_NFGF = CAM epiphyte species in non-flooded gallery forest. Tukey's test was used to test for differences between photosynthetic types and between forests. Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ 124

Figure 3. 8 Community weighted mean (CWM) values for nitrogen isotope ratios and macronutrient leaf traits in C₃ and CAM epiphyte communities from flooded and non-flooded gallery forests, in Central Brazil. C₃_FGF = C₃ epiphyte species in flooded gallery forest, C₃_NFGF = C₃ epiphyte species in non-flooded gallery forest, CAM_FGF = CAM epiphyte species in flooded gallery forest and CAM_NFGF = CAM epiphyte species in non-flooded gallery forest. Tukey's test was used to test for differences between photosynthetic types and between forests. Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ 125

Figure SM3. 1 Morphological leaf traits in C₃ and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. Nine species and 45 individuals were sampled in each forest type. C₃_FGF = C₃ epiphyte species in flooded gallery forest, C₃_NFGF = C₃ epiphyte species in non-flooded gallery forest, CAM_FGF = CAM epiphyte species in flooded gallery forest and CAM_NFGF = CAM epiphyte species in non-flooded gallery forest. Tukey's test was used to test for differences between photosynthetic types and between forests. Different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ 134

Figure SM3. 2 Physiological leaf traits in C₃ and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. Nine species and 45 individuals were sampled in each forest type. C₃_FGF = C₃ epiphyte species in flooded gallery forest, C₃_NFGF = C₃ epiphyte species in non-flooded gallery forest, CAM_FGF = CAM epiphyte species in flooded gallery forest and CAM_NFGF = CAM epiphyte species in non-flooded gallery forest. Tukey's test was used to test for differences between photosynthetic types and between forests. Different letters indicate significant differences at $p < 0.05$ 137

1 INTRODUÇÃO GERAL

Dentre as diversas formas de vida vegetal destacam-se as epífitas vasculares, por apresentarem elevada diversidade em ambientes restritos, como o dossel das florestas, e estratégias ecofisiológicas sofisticadas de adaptação ao meio ambiente (Johansson 1974, Benzing 1990, Zotz & Hietz 2001, Zotz 2013). Este grupo de plantas contribui substancialmente na diversidade da flora global, representando aproximadamente 10% de todas as espécies de plantas vasculares (Kress 1986, Benzing 1990, Zotz 2013).

Ambientes florestais são propícios para ocorrência do epifitismo, principalmente pela presença de indivíduos arbóreos de grande porte (Gentry & Dodson 1987). Em nível global as epífitas são encontradas principalmente nos trópicos e sub-trópicos, e apresentam um gradiente de diversidade fortemente associado a latitude, onde os picos são verificados mais próximos a linha do Equador e nas regiões neotropicais (Zotz 2016, Mendieta-Leiva et al. 2020). Em florestas do Brasil central é comum encontrar grande número de epífitas, principalmente das famílias Orchidaceae, Bromeliaceae e Araceae (Ribeiro & Walter 2008). Um dos principais tipos de vegetação florestal dos planaltos do Brasil central é a mata de galeria, que acompanha rios de pequeno porte e córregos formando corredores fechados (galeria) sobre o curso de água (Ribeiro & Walter 2008). De acordo com estes mesmos autores, esta vegetação ainda pode ser dividida em inundável e não inundável, dependendo da profundidade do lençol freático e da topografia do local.

Características ambientais como disponibilidade de umidade e incidência de luz são importantes para a ocorrência de epífitas (Johansson 1974, Benzing 1989, Zotz 2016). Entretanto, características bióticas como tipo de dispersão, presença de trepadeiras e briófitas, além de atributos morfológicos e químicos das árvores hospedeiras são relevantes para se moldar os padrões de interação entre epífitas e forófitos (Benzing 1981, Dejean et al. 1995, Rudolph et al. 1998, Callaway et al. 2002, Zotz & Vollrath 2003, Flores-Palacios & Garcia-Franco 2006, Einzmann et al. 2015, Chaves et al. 2016, Dislich & Mantovani 2016, Zottarelli et al. 2019).

As redes comensalistas de interação entre epífitas e forófitos representam um tema que cativa a curiosidade dos pesquisadores. No entanto, nosso entendimento acerca dos mecanismos que controlam a estrutura das comunidades epifíticas ainda é deficitário (Wagner et al. 2015). Em levantamento realizado por estes mesmos autores nota-se que a

relevância da sinúsia epifítica tem ganhado espaço no meio acadêmico somente a partir da década de 70, com estudos quantitativos e estatísticos, antes disso, os estudos eram escassos e somente observacionais.

Apesar do número relativamente reduzido de estudos com as comunidades epifíticas, é reconhecido que essas são importantes para as comunidades florestais, pois, assim como as herbáceas, as epifitas rapidamente captam e reintegram energia e matéria ao ecossistema (Nadkarni et al. 2002, Kersten 2010). Existe um déficit de informações sobre a ecofisiologia de epifitas, principalmente se considerarmos a alta diversidade deste grupo (Zotz 2016). A variedade de estratégias que as epifitas utilizam para se estabelecer em um ambiente com grande imprevisibilidade na disponibilidade de recursos, como a escassez de acesso direto a água e nutrientes do solo, reforça a elevada riqueza deste grupo de espécies (Zotz & Hietz 2001). Em apenas uma árvore hospedeira na floresta tropical úmida da Costa Rica, Schuettpehl & Trapnell (2006) registraram 126 espécies de epifitas vasculares, um número extraordinário que mostra a grande capacidade deste grupo de vegetais de se adaptar às condições locais, assim como sua grande diversidade em um ambiente espacialmente restrito.

Portanto, esta tese teve como o objetivo principal gerar novos conhecimentos acerca da ecologia e fisiologia de epifitas vasculares, e suas interações com as árvores hospedeiras e fatores ambientais em matas de galeria do Brasil central.

Este estudo abrange três temas que foram apresentados na forma de três capítulos distintos:

Capítulo 1 – O que torna uma árvore um bom forófito?

Capítulo 2 – Redes de interações forófito-epífita em ambientes florestais inundáveis e não inundáveis

Capítulo 3 – Covariação e *trade-offs* em atributos foliares de epifitas C₃ e CAM em matas de galeria *

* Capítulo em inglês

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 *Epífitas*

De acordo com Zotz (2013), a utilização mais antiga que se tem do termo epífita foi feita por Mirbel (1815), onde epífitas são definidas como plantas pseudo-parasitas que não retiram os nutrientes de seus hospedeiros. A evolução do epifitismo no sentido mais amplo e sua emergência em táxons específicos receberam uma atenção considerável, começando com a clássica publicação de Schimper, em 1888 (Benzing 1989), que descreve a vegetação epifítica das Américas. Pesquisas teóricas e aplicadas sobre comunidades de epífitas só vieram a ser explorados a partir do final do século XX (Benzing 1990, Wagner et al. 2015), como por exemplo, o estudo pioneiro de ecologia de epífitas vasculares em florestas tropicais do oeste da África (Johansson 1974).

As epífitas vasculares contribuem substancialmente na diversidade da flora global, alcançando algo entre 24 a 29 mil espécies (Madison 1977, Kress 1986, Gentry & Dodson 1987, Benzing 1990, Kersten 2010, Zotz 2013). A riqueza de epífitas vasculares em regiões tropicais é consideravelmente maior em comparação a outras zonas do planeta (Zotz 2016). Em uma extensa compilação de estudos sobre epífitas vasculares na região Neotropical, Mendieta-Leiva et al. (2020) catalogaram 3.005 espécies, o que reforça a maior riqueza de epífitas concentrada nestas áreas (Zotz 2016).

A maioria das espécies epifíticas é representada por monocotiledôneas, principalmente Orchidaceae, seguidas por Bromeliaceae e Araceae (Kress 1986, Benzing 1990, Kersten 2010, Zotz 2013). Dentre as eudicotiledôneas, as epífitas também pertencem, em sua maioria, a poucas famílias como Cactaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae, Moraceae e Piperaceae (Kress 1986). Além das fanerófitas, aproximadamente 2.700 espécies de samambaias apresentam hábito epifítico, sendo que a família Polypodiaceae abriga 50% de todas as espécies epifíticas deste grupo (Zotz 2013).

A maioria das espécies de epífitas são orquídeas e a maioria das orquídeas são epífitas. Com quase 19.000 espécies epifíticas e 543 gêneros, as orquídeas representam sozinhas 68% das epífitas e 59% de todos os gêneros com epífitas (Zotz 2013). Na Família Orchidaceae, 69% de todas as espécies (60% gêneros) são epífitas (Zotz 2013). No Brasil, Orchidaceae também é considerada a família com maior número de espécies que apresentam hábito epifítico (Kersten 2010). Esta é a quarta família mais rica em espécies no Distrito

Federal, com 236 espécies (Flora do Brasil 2020), e segunda família mais rica em matas de galeria do Brasil central (Felfili et al. 2001), sendo que aproximadamente um quarto destas apresenta hábito epifítico (Batista & Bianchetti 2003).

Em estudo realizado no Distrito Federal, Brasil Oliveira (2013), comparando habitats com diferentes regimes de inundação, verificou maior riqueza epifítica em trechos inundados das matas de galeria. Outro estudo realizado em matas de galeria no Brasil central verificou que as epífitas apresentam preferência pela copa das árvores, ao invés de tronco ou base dos forófitos, e contudo, não foi observada nenhuma preferência de espécies de epífitas por determinados forófitos (Oliveira & Arcela 2014).

As espécies de epífitas possuem diferentes estratégias no que diz respeito à sua adaptação aos forófitos. Benzing (1990) elaborou uma série de esquemas de classificação que podem ser úteis. Estes esquemas foram resumidos quanto ao hábito da epífita em relação a árvore hospedeira (Zotz 2016), e descritos abaixo:

- Genuinamente epifítico: plantas que em nenhum momento de sua vida mantêm contato com o solo (maioria das orquídeas);
- Facultativo: plantas que podem crescer normalmente sobre o solo ou em árvores (maioria das bromélias);
- Acidental: plantas que, embora não possuam nenhuma adaptação para o hábito epifítico, podem, ocasionalmente, crescer sobre outros vegetais (ex. *Clusia* spp. *Ficus* spp.);
- Hemiepifítico: espécies que germinam sobre os forófitos e, posteriormente, estabelecem contato com o solo por meio de raízes geotrópicas pendentes ou adpressas aos ramos e fustes; Ainda pode ser subdivididos em estranguladores (ex. *Ficus dendrovida*) e não estranguladores (ex. *Philodendron* spp.)
- Trepadeiras nômades (*nomadic vines*): espécies que germinam no solo e, posteriormente, estabelecem contato com um forófito, perdendo a ligação com o solo devido a degeneração basal do sistema radicular (ex. *Vanilla* spp.).

2.2 Relações entre epífitas e forófitos

O suprimento de umidade, mais do que qualquer outra característica, determina onde um tipo particular de epífita sobreviverá (Benzing 1989, Zotz 2016). Ambientes que possuem alta diversidade de espécies arbóreas e elevada umidade, como florestas tropicais, dentre as

quais matas de galeria, favorecem a ocorrência de espécies epifíticas (Gentry & Dodson 1987). A grande variedade de substratos disponíveis nas árvores hospedeiras, como por exemplo briófitas, folhas secas, ou até mesmo o *canopy soil* (solo formado no dossel através do acúmulo de matéria orgânica), associado a condições ideais de umidade, beneficiam o estabelecimento de comunidades de epífitas vasculares (Nadkarni et al. 2002, Zotz & Hietz 2001, Zotz & Voltrath 2003, Zotz 2016).

As características higroscópicas, composição química e morfologia da casca dos forófitos irão determinar a preferência de espécies epifíticas por determinadas árvores hospedeiras (Kernan & Fowler 1995). Estes mesmo autores também observaram que determinadas espécies de epífita ocorrem em frequência maior do que a esperada em determinadas texturas de casca. Outro fator importante a se considerar na relação epífita - forófito é a interação entre o tipo de semente da epífita, modo de dispersão e tipo de casca (Dejean et al. 1995).

A relação das epífitas com os forófitos é dependente das características da árvore hospedeira, onde indivíduos epifíticos mais velhos ocupam galhos mais grossos enquanto que juvenis ocupam galhos mais finos (Rudolph et al. 1998). Estes mesmos autores utilizaram área de superfície e inclinação dos galhos como variáveis que representaram o forófito, além de analisarem a espessura do *canopy soil* no local de fixação da epífita.

Em análise comparativa de duas espécies de epífitas, (*Tillandsia unseoides* e *Polypodium polypodioides*) em planície litorânea nos EUA, Callaway et al. (2002) verificaram que a preferência das espécies se dá pelo tipo de casca, além disso, as relações específicas de espécies foram altamente correlacionadas com a capacidade de retenção de água da casca da árvore hospedeira. Já na análise de comunidades epifíticas realizadas em apenas uma espécie de árvore hospedeira nas florestas tropicais do Panamá observou-se que não só o tipo de casca, mas a presença de briófitas nesta e o tamanho do forófito são fatores que influenciam a ocorrência de epífitas (Zotz & Vollrath 2003). Para florestas tropicais do sul do Brasil, Waechter & Baptista (2004) propuseram um índice chamado Valor de Importância Epifítico (VIE). Este índice é calculado através da média entre as frequências relativas de espécies de epífitas sobre os indivíduos de árvores hospedeiras, e frequências relativas de espécies epifíticas sobre espécies de árvores hospedeiras. Quanto mais indivíduos e espécies de forófito a epífita colonizar maior será seu VIE. Apesar de levar em conta a

espécie e a abundância do forófito que a epífita coloniza, o VIE não considera as características morfológicas dos forófitos.

Tendo conhecimento sobre o próprio conjunto de propriedades e características físico-químicas da casca, da arquitetura do forófito, fenologia de folhas e com intuito de tornar as análises estatísticas mais robustas Laube & Zotz (2006) realizaram levantamento da comunidade epifítica em três espécies de forófitos mais frequentes em florestas tropicais no Panamá. Estes autores verificaram que as epífitas presentes nos forófitos analisados nem sempre são uma amostra aleatória do grupo de espécies locais, entretanto não houve indícios de especificidade do hospedeiro.

Apesar da colonização das epífitas nos forófitos ocorrer de forma aleatória, na maioria das vezes (Laube & Zotz 2006), o tamanho e área disponível são fundamentais para o estabelecimento deste grupo de plantas. A riqueza de epífitas nos forófitos está intimamente ligada com o tamanho da árvore hospedeira, contudo espera-se que exista um limite de saturação (Flores-Palacios & Garcia-Franco 2006). Nas florestas montanas do México estes últimos autores sugerem que nesta área de estudo as comunidades de epífitas são insaturadas, já que o número de espécies aumentou continuamente com o tamanho da árvore e não atingiu um limite máximo. Este limite máximo não foi atingido pois quanto maior o forófito mais área disponível não colonizada por epífitas foi verificada.

Outro fator importante entre a relação epífita – forófito é a incidência de luz na árvore hospedeira. A fenologia das árvores, como a caducifolia, por exemplo, impõe a um conjunto de espécies de epífitas a possibilidade de diferentes níveis de integração com o forófito (Einzmann et al. 2015). A comparação entre espécies de árvores decíduas, semi-decíduas e sempre-verdes em floresta tropical no Panamá verificou que a fenologia da copa da árvore hospedeira influencia a ocorrência de epífitas vasculares (Einzmann et al. 2015). Estes mesmos autores observaram que árvores hospedeiras decíduas apresentaram menos indivíduos e menos espécies de epífitas em comparação a árvores hospedeiras semi-decíduas e sempre verdes.

Em estudo recente, porém abordando somente bromélias, realizado no Brasil em formações florestais distintas (Chaves et al. 2016), foram verificadas além de altura e diâmetro dos forófitos, características como: deciduidade, tipo de casca, capacidade de descamação da casca e presença de espinhos. Os resultados encontrados por estes autores

sugerem que não existe preferência de bromélias por espécies de forófito, porém a abundância e riqueza deste grupo de plantas atmosféricas estão intimamente ligadas com atributos dos forófitos.

Para outro levantamento recente, realizado na Mata Atlântica brasileira, Dislich & Mantovani (2016) analisaram características (espécie, diâmetro do tronco, altura, presença de lianas e distância do curso d'água) de 86 indivíduos arbóreos forófitos e não forófitos em uma área de 0,2 ha. Dentre as variáveis analisadas por estes mesmos autores, árvores mais altas e próximas ao curso d'água foram as que apresentaram uma maior riqueza e abundância de epífitas.

Além de características morfológicas das árvores, as condições do ambiente, como por exemplo a inundabilidade das florestas, tem efeito sobre a riqueza e distribuição de epífitas vasculares (Quaresma et al. 2017). Estes mesmos autores, em estudo realizado na Amazônia brasileira, registraram uma menor riqueza e abundância de epífitas vasculares nas florestas de restinga inundáveis, em comparação a florestas de restinga secas.

2.3 Redes de interação

A biodiversidade é organizada em complexas redes ecológicas de espécies interagindo em ecossistemas locais, mas levando em consideração a elevada heterogeneidade de habitats no globo terrestre e os severos impactos antrópicos que o meio ambiente vem sofrendo, o nosso conhecimento acerca deste tema permanece limitado (Hagen et al. 2012). A utilização de redes de interações bipartidas é uma excelente ferramenta para melhor compreender as relações ecológicas, como por exemplo, entre espécies de epífitas e espécies de forófitos (Burns 2007, Sayago et al. 2013).

As redes de interações ecológicas são interpretadas através de diversas métricas tanto para nível da rede como um todo, como para nível de par de espécies e em nível de espécie. Conectância e aninhamento são exemplos de métricas amplamente utilizadas em estudos de relações comensalísticas entre epífitas e forófitos (Burns 2007, Fontoura et al. 2009, Burns & Zotz 2010, Silva et al. 2010, Sayago et al. 2013, Ceballos et al. 2016, Naranjo et al. 2019, Zotarelli et al. 2019).

As redes de interação entre epífitas e forófitos são caracterizadas por apresentar espécies de forófito no nível inferior, estabelecendo interações (ligações) com espécies de

epífitas no nível superior. As ligações nas redes de interação comensalistas bipartidas são sempre entre epífitas (nível superior) e forófitos (nível inferior), em que se supõe como sendo inexistente a interação de espécies do mesmo nível (Burns 2007, Burns & Zotz 2010, Silva et al. 2010, Fontoura et al. 2009, Sayago et al. 2013, Ceballos et al. 2016).

A conectância da rede é a proporção de ligações potenciais que realmente foram observadas (Dunne et al. 2002). Esta métrica é representada pela razão entre o número de interações da rede e o produto do número de espécies em cada nível, ou seja, número de ligações da rede dividido pelo número de espécies de epífitas vezes o número de espécies de forófitos. Apesar de não levar em consideração a frequência das interações, esta métrica permite avaliar o nível de susceptibilidade da rede à perda de espécies (Dunne et al. 2002).

Já o aninhamento pode considerar a frequência de interações entre epífitas e forófitos (aninhamento ponderado) ou não. O aninhamento da rede é determinado pela quantidade de espécies especialistas (espécies de epífitas conectadas a uma ou poucas espécies de forófito e espécies de forófitos conectadas a poucas espécies de epífitas) interagindo com espécies generalistas (espécies de epífitas conectadas muitas espécies de forófito e espécies de forófitos conectadas muitas espécies de epífitas). Nota-se que o aninhamento numa rede comensalista entre epífitas e forófitos pode ser determinado pela quantidade de espécies especialistas e generalistas, tanto no nível superior (epífitas), quanto no nível inferior (forófitos) (Burns 2007, Burns & Zotz 2010). Quanto maior for o número de espécies especialistas (poucas interações) ligadas a espécies generalistas (muitas interações), maior foi o padrão de aninhamento da rede (Bascompte et al. 2003). Elevado padrão aninhado em uma rede significa maior resistência a perda de espécies especialistas, no entanto mais susceptível a perda de generalistas (Bascompte et al. 2003, Carvalheiro et al. 2014). Entender a forma de distribuição das epífitas nos forófitos é essencial para avaliar a existências de padrões de aninhamento nestas redes (Burns 2007).

Modelos nulos podem ser utilizados para avaliar se a distribuição das epífitas nos forófitos ocorre de forma aleatória (Laube & Zotz 2006). Quando os dados observados se encontram fora do intervalo dos modelos nulos, é possível que exista padrão na distribuição das espécies de epífitas em relação as espécies de árvores hospedeiras (Laube & Zotz 2006). Para analisar métricas de redes de interações entre forófitos e epífitas, a utilização de modelos

culos também pode gerar interpretações interessantes como, por exemplo, a aleatoriedade ou não do aninhamento ponderado na rede (Burns 2007, Burns & Zotz 2010).

O padrão de aninhamento foi verificado para diversas redes de interação entre orquídeas epifíticas e suas árvores hospedeiras em estudo realizado no Brasil, abrangendo 40 Matas de Galeria no estado de São Paulo (Silva et al. 2010). Estes mesmos autores concluíram que atributos funcionais das espécies de árvores hospedeiras contribuíram para o padrão aninhado da rede. Por outro lado, em estudo realizado no México, Sáyago et al. (2013) verificaram baixos níveis de especialização na rede de interação entre bromélias epifíticas e forófitos. Estes autores também observaram nas redes de interação que o efeito do tamanho do hospedeiro no estabelecimento de epífitas indica que a existência de florestas maduras seria essencial para preservar diversas comunidades de bromélias. A abundância de espécies hospedeiras e o tamanho da árvore também prevêm uma rede aninhada (Ceballos et al 2016).

2.4 Ecofisiologia de epífitas vasculares

Estudos realizados com ecofisiologia de epífitas vasculares ganharam destaque a partir dos anos 80. Pesquisas sobre as relações hídricas em ambientes tropicais (Sinclair 1983a, Sinclair 1983b, Sinclair 1984, Smith et al. 1986), e relações de trocas gasosas e metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) em epífitas vasculares (Lüttge et al. 1986, Griffiths et al. 1986) começaram a ganhar espaço no meio científico.

Grande parte das espécies de epífitas apresenta via fotossintética do tipo CAM (Lüttge 2004). Estima-se que 57% de todas as epífitas (possivelmente mais de 15.000 espécies) utilizam este mecanismo (Kersten 2010). Por outro lado, a via C₄ ainda não foi registrada para nenhuma espécie de epífita (Zotz & Hietz 2001, Zotz 2016). Em geral, plantas C₄, são gramíneas terrestres encontradas em ambientes com alta incidência solar que crescem com velocidade acelerada.

O metabolismo ácido das crassuláceas consiste numa via do metabolismo fotossintético que surgiu no curso do processo evolutivo, através de modificações anatômicas dos organismos vegetais, e de uma maneira independente em diferentes táxons que se encontravam sujeitas a limitações de acesso à água (Winter et al. 1983, Earnshaw et al. 1987, Braütigam et al. 2017, Edwards 2019). Plantas CAM conseguem maior eficiência no uso da água, modulando temporalmente, em função do fotoperíodo, a abertura estomática. Plantas

CAM abrem os estômatos e assimilam o CO₂ predominantemente durante a noite e fecham os estômatos durante o dia, quando as taxas de transpiração tendem a ser mais altas, sendo esta a dinâmica exatamente contrária àquela observada em espécies com metabolismo fotossintético do tipo C₃ (Kluge & Ting 1978, Earnshaw et al. 1987, Winter et al. 2005, Edwards 2019).

As plantas C₄ e CAM diferem-se basicamente das plantas C₃ por possuírem duas reações de carboxilação, sendo uma promovida pela enzima Rubisco e outra pela enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcase), enquanto que as reações de carboxilação em plantas C₃ ocorrem são predominantemente através da Rubisco. Nas plantas CAM, a fixação pela PEPcase ocorre somente a noite, ao contrário das plantas C₄, onde a atividade dessa enzima é limitada ao período diurno, tendo em vista que, assim como em plantas C₃, seu mecanismo de abertura estomática é acionado mediante a percepção do estímulo luminoso (Mustilli et al. 2002). Ao contrário das plantas C₃, o estímulo luminoso não afeta diretamente a abertura dos estômatos em plantas CAM (Males & Griffiths 2017). Este movimento está intimamente ligado aos níveis de água, concentração intracelular de CO₂, e concentração de ácido abscísico (ABA) nas células guarda, e externamente a planta, associado aos níveis déficit de pressão de vapor (Males & Griffiths 2017).

O ciclo diário do metabolismo CAM pode ser dividido em quatro fases (Osmond 1978). A primeira fase é caracterizada pela abertura noturna dos estômatos, captação de CO₂, fixado pela PEPcase em oxalacetato, que em seguida, é transformado em malato, pela enzima malato desidrogenase, e armazenado nos vacúolos. A segunda fase decorre durante a transição noite/dia, quando há um decréscimo progressivo da atividade da PEPcase, devido aumento na concentração de malato, o que se caracteriza por um refinado mecanismo de regulação alostérica negativa. Na terceira fase, os estômatos fecham-se e o malato é descarboxilado, fornecendo altas concentrações de CO₂ para Rubisco. E, por fim, a fase quatro ocorre quando as reservas de malato se esgotam geralmente no final do período luminoso e abertura noturna dos estômatos inicia-se novamente.

A maioria das plantas CAM apresenta o comportamento descrito por Osmond (1978), que envolve abertura noturna dos estômatos associado à acumulação de ácidos orgânicos e sua posterior descarboxilação durante o período luminoso. Outra vantagem das plantas CAM é a enorme plasticidade nos tipos de expressões que este metabolismo pode apresentar (Lütge

2006). Com base em uma revisão de literatura, Silvera et al. 2010 verificaram a existência de três outras categorias específicas de plantas CAM: as *idling* CAM (em português, CAM “em marcha lenta”), onde ocorrem pequenas flutuações contínuas de ácidos orgânicos com todo o CO₂ fixado em malato sendo derivado de CO₂ produzido a partir da catálise de biomoléculas recicladas internamente, por meio da respiração; as *latent* CAM (em português, CAM latentes) onde as concentrações de ácidos orgânicos permanecem altas, mas constante durante todo o ciclo; e as *cycling* CAM (em português, CAM cicladoras), onde flutuações de ácidos orgânicos são observadas, mas com pouca ou nenhuma fixação noturna líquida de CO₂ pelo PEPCase, considerada uma forma basal de CAM. Estes dois últimos tipos são considerados passos evolutivos entre a fotossíntese C₃ e CAM (Lee & Griffiths 1987, Braütigam et al. 2017, Edwards 2019, Winter 2019).

Plantas CAM são adaptadas a ambientes áridos, e, muito embora, epífitas sejam típicas de florestas tropicais úmidas, essas não possuem contato direto com o chão da floresta. Esta característica torna o acesso a um reservatório constante de água uma opção inviável para epífitas. Este grupo de plantas depende do armazenamento transiente de água depositado nas folhas ou nos tanques formados pela disposição em roseta (ou espiralada ou sobreposição) das folhas, como por exemplo as bromélias tanque, ou de tricomas específicos para absorver umidade do ar, como é o caso das bromélias atmosféricas (Givnish et al. 2007).

A utilização de razões isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$), expressadas em partes por mil (‰), é ferramenta importante para analisar as rotas bioquímicas e o efeito dos fatores ambientais durante a fotossíntese (Benzing 1990). A discriminação de Rubisco no ^{13}C em relação ao CO₂ atmosférico é elevada (+27‰) quando comparada com a PEPCase (-7‰), portanto os valores de $\delta^{13}\text{C}$ são menos negativos em plantas CAM e mais negativos em plantas C₃ (Lüttge 2006).

Para plantas que utilizam a via fotossintética C₃ os valores de $\delta^{13}\text{C}$ giram em torno de -22 a -32‰, enquanto que plantas C₄ e CAM estes valores variam de -9 e -19‰ (Troughton 1979, Benzing 1990). Apesar de algumas controvérsias sobre estes valores, Zotz (2004) sugeriu que epífitas que apresentam valores menores que -20 ‰ podem ter uma indicação inequívoca de metabolismo CAM. Por outro lado, de forma mais conservadora, Mardegan et al. (2011) sugeriram um valor médio de -17 ‰ para plantas CAM, após avaliação de epífitas vasculares na floresta Amazônica.

Enquanto os valores extremos de $\delta^{13}\text{C}$ na parte inferior e superior fornecem evidência clara para a via fotossintética da amostra, os níveis intermediários são de difícil interpretação (Zotz 2004). O CO_2 próximo ao sub bosque da floresta pode ser esgotado em ^{13}C por causa da respiração radicular e atividade respiratória da decomposição de material orgânico, como consequência os valores de $\delta^{13}\text{C}$ das plantas C_3 no sub-bosque podem ser mais negativos do que as de folhas de dossel (Zotz 2004).

Em relação a ocorrência taxonômica de plantas CAM, Winter & Smith (1996) verificaram que Orchidaceae apresentam a maior incerteza quanto ao número de espécies CAM. Estima-se que esta família com mais de 800 gêneros e pelo menos 20.000 espécies (Dressler 1981) tenham 7.000 espécies epífitas que apresentam metabolismo ácido das crassuláceas (Winter & Smith 1996), que por si só representaria quase 50% de todas as plantas CAM. Uma série de estudos, principalmente utilizando técnicas de isótopos estáveis, documentou um aumento constante na proporção de plantas CAM entre as floras epífitas de locais de floresta tropical úmidas para florestas secas (Zotz 2004). Por exemplo, enquanto cerca de 25% das orquídeas epífitas em florestas tropicais úmidas da Nova Guiné e da Austrália apresentaram metabolismo CAM (Winter et al. 1983, Earnshaw et al. 1987), essa proporção aumentou para 40% em uma floresta tropical úmida do Panamá, com menor média anual de precipitação em relação as anteriores (Zotz & Ziegler 1997), e atingiu 100% em uma floresta seca mexicana (Mooney et al. 1989).

As estratégias fotossintéticas também podem variar de acordo com o gradiente vertical, assim como as composições isotópicas de carbono e nitrogênio ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$). Petter et al. (2016) verificaram que os valores de $\delta^{13}\text{C}$ em epífitas apresentam uma correlação significativa e positiva com a altura em que esta se encontra em relação ao solo, ou seja, quanto mais alto a epífita se encontra maior (menos negativo) foi o valor de $\delta^{13}\text{C}$. Por outro lado, estes mesmos autores mostraram que o $\delta^{15}\text{N}$ apresenta correlação mais fraca com a altura, porém significativa e negativa, portanto quanto mais alta estiver a epífita menor foi o seu valor de $\delta^{15}\text{N}$. Quanto maior os valores de $\delta^{15}\text{N}$, maior o enriquecimento de nitrogênio no organismo, ressaltando que estes valores também podem ser negativos.

Quanto à nutrição, por não apresentarem contato direto com o solo, as epífitas não possuem acesso direto aos nutrientes derivados de relações edáficas (Zotz & Hietz 2001). As epífitas precisam adquirir recursos a partir de outras fontes como *inputs* atmosféricos (poeira

e chuva), lixiviação das decomposições ocorridas na árvore hospedeira e associações com animais, principalmente formigas, e microorganismos, como presença de micorrizas em raízes de orquídeas (Benzing 1990).

Em relação ao nitrogênio disponível para as epífitas, as fontes potenciais podem ser de origem atmosférica ou da copa, uma vez que as reservas da semente, ou dos bulbos, no caso das orquídeas, foram esgotadas (Stewart et al. 1995). Estes mesmos autores sugerem três prováveis grandes fontes de nitrogênio: derivado da copa, da deposição atmosférica, e da fixação atmosférica de N_2 . O nitrogênio derivado da copa inclui solutos lixiviados de folhas do dossel, de briófitas, das próprias epífitas e NH_3 gasoso liberado por folhas. Nitrogênio derivado atmosféricamente inclui deposição exógena seca e úmida e fixação de N_2 . A fixação de N_2 é realizada pela associação de microorganismos localizados nas folhas de epífitas (Sengupta et al. 1981, Brighigna et al. 1992), ou no velame das raízes aéreas de orquídeas epifíticas (Zotz & Winkler 2013). Outra possível fonte é a do nitrogênio derivado de animais, principalmente pela relação simbiótica entre insetos e epífitas, onde as epífitas são preparadas para receber nutrientes de formigas, as vezes de forma direta como excretas e animais mortos, por exemplo (Huxley 1980, Stunz et al. 2001, Zotz 2016).

A capacidade de adquirir nutrientes pelas epífitas está totalmente relacionada com o tamanho da planta (Zotz et al. 2001). Bromélias tanque, com folhas grandes, ou até mesmo orquídeas ou aráceas que apresentam grandes estruturas radiculares e foliares, vão apresentar mais facilidade para adquirir nutrientes, considerando que esta habilidade vai depender do tipo de ambiente em que a epífita se encontra (Zotz et al. 2001, Wagner & Zotz 2018). O nosso conhecimento sobre nutrição das epífitas e os processos envolvidos ainda são escassos em comparação as plantas com raízes fixas ao solo (Zotz 2016).

As características morfológicas, fisiológicas e fenológicas que afetam o desempenho das plantas e a sua interação com o meio ambiente podem ser definidas como atributos funcionais (Díaz & Cabido 2001, Lavorel & Garnier 2002). Tais atributos atuam diretamente na obtenção de recursos necessários para o desenvolvimento e crescimento vegetal, como por exemplo, água, luz CO_2 e nutrientes (Ackerly et al. 2000).

Analisar atributos morfológicos das folhas como área foliar específica, espessura da folha ou densidade estomática, por exemplo, são excelentes indicadores ecofisiológicos para

interpretar relações epífitas bióticas (entre forófitos e entre animais) e abióticas (disponibilidade hídrica e incidência de luz) (Zotz et al. 2001).

2.5 Referências Bibliográficas (inclusive referências da introdução geral)

- Ackerly, D. D., Dudley, S. A., Sultan, S. E., Schmitt, J., Coleman, J. S., Linder, C. R., Sandquist, D. R., Geber, M. A., Evans, A. S., Dawson, T. E., & Lechowicz, M. J. (2000). The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions. **BioScience**, 50 (11), 979-995. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0979:TEOPET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0979:TEOPET]2.0.CO;2)
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America**, 100, p. 9383-9387.
- Batista, J. A. N. & Bianchetti, L. B. (2003). Lista atualizada das Orquidaceae no Distrito Federal. **Acta Botanica Brasilica**, 17, p. 183-201.
- Benzing, D. H. (1981). Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a hypothesis. **Selbyana**, 5, p. 248-255.
- Benzing, D. H. (1989). The Evolution of Epiphytism. **Ecological Studies**, 76, p. 15-41.
- Benzing, D. H. (1990). Vascular epiphytes: general biology and related biota. **Cambridge University Press**, New York. 354p.
- Braütigam, A., Schlüter, U., Eisenhut, M., & Gowik, U. (2017). On the evolutionary origin of CAM photosynthesis. **Plant Physiology**, 174 (2), 473-477. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00195>
- Brighigna, L., Montaini, P., Favilli, F., & Trejo, A. C. (1992). Role of the Nitrogen-Fixing Bacterial Microflora in the Epiphytism of *Tillandsia* (Bromeliaceae), **American Journal of Botany**, 79, p. 723-727
- Burns, K. C. (2007). Network properties of an epiphyte metacommunity. **Journal of Ecology**, 95, p. 1142–1151.

- Burns, K. C. & Zotz, G. (2010). A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale. **Ecology**, 91, p. 377–385.
- Callaway, R. M., Reinhart, K. O., Moore, G. W., Moore, D. J., & Pennings S. C. (2002). Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. **Oecologia**, 132, p. 221–230.
- Carvalho, L. G., Biesmeijer, J. C., Benadi, G. et al. (2014). Indirect effects between co-flowering plants via shared pollinators depend on resource abundance, accessibility and relatedness. **Ecology Letters**, 17, p. 1389–1399.
- Chaves, C. J. N., Dyonisio, J. C., & Rossatto, D. R. (2016). Host trait combinations drive abundance and canopy distribution of atmospheric bromeliad assemblages. **AoB PLANTS**, 8, plw010.
- Ceballos, S. J., Chacoff, N. P., & Malizia, A. (2016). Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical Forest. **Acta Oecologica**, 77, p. 152-159.
- Dejean, A., Olmsted, I., Snelling, R. R. (1995). Tree-Epiphyte-Ant Relationships in the Low Inundated Forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. **Biotropica**, 27(1), p. 57-70.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, 18, 64-655.
- Dislich, R., & Mantovani, W. (2016). Vascular epiphyte assemblages in a Brazilian Atlantic Forest fragment: investigating the effect of host tree. **Plant Ecology**, 217, p. 1–12.
- Dressler, R. L. (1981). The orchids. Natural history and classification. **Harvard University Press**, Cambridge, Mass.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. **Proceedings of the National Academy of Science USA**, 99, 12917– 12922
- Earnshaw, M. J., Winter, K., Ziegler, H., Stichler, W., Cruttwell, N. E. G., Kerenga, K., Cribb, P.J., Wood, J., Croft, J.R., Carver, K.A., Gunn, T. C. (1987). Altitudinal changes

- in the incidence of crassulacean acid metabolism in vascular epiphytes and related life forms in Papua New Guinea. **Oecologia**, 73, 566–572.
- Edwards, E. J. (2019) Evolutionary trajectories, accessibility and other metaphors: the case of C₄ and CAM photosynthesis. **New Phytologist**, 223, 1742–1755. <https://doi.org/10.1111/nph.15851>
- Einzmann, H. J. R., Beyschlag J., Hofhansl F., Wanek, W., & Zotz, G. (2015). Host tree phenology affects vascular epiphytes at the physiological, demographic and community level. **AoB PLANTS**, 7, plu073.
- Felfili, J. M., Mendonça, R.C., Walter, B. M. T., Silva-Júnior, M. C., Nóbrega, M. G. G., Fagg, C.W., Sevilha, A.C., & Silva, M. A. (2001). Flora fanerogâmica das Matas de Galeria e Ciliares do Brasil Central. In: Ribeiro, J. F., Fonseca, C. E. L., & Sousa-Silva, J. C. (eds.) **Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria**. Planaltina Embrapa Cerrados. Pp. 193-209.
- Flores-Palacios, A., & Garcia-Franco, J. G. (2006). The relationship between tree size and epiphyte specie richness: testing four different hypotheses. **Journal of Biogeography**, 33, 323-330.
- 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.
- Flora do Brasil. (2020). Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 26 Mar. 2020.
- Gentry, A. H., & Dodson, C. H. (1987). Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 74, 205-233.
- Givnish, T. J., Millam, K. C., Berry, P. E., & Sytsma, K. J. (2007). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhF sequence data. **Aliso**, 23, 3-26.
- Griffiths, H., Lüttge, U., Stimmel, K. H., Crook, C. E., Griffiths, N. M. & Smith, J. A. C. (1986). Comparative ecophysiology of CAM and C₃ bromeliads. III. Environmental influences on CO₂ assimilation and transpiration. *Plant, Cell & Environment*, 9 (5), 385-393. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1986.tb01752.x>

- Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., et al. (2012). Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. **Advances in Ecological Research**, 46, 89-120.
- Huxley, C. (1980). Symbiosis between ants and epiphytes. **Biological Reviews**, 55, 321-340.
- Johansson, D. L. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain Forest. **Acta Phytogeographica Suecica**, 59, 1-136.
- Kernan, C., & Fowler, N. (1995). Differential Substrate Use by Epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: A Source of Guild Structure. **Journal of Ecology**, 83(1), p. 65-73.
- Kersten, R. A. (2010). Epífitas vasculares – histórico, participação taxonômica e aspectos relevantes, com ênfase na Mata Atlântica. **Hoehnea**, 37, p. 9-38.
- Kluge M, Ting IP. (1978). **Crassulacean acid metabolism: Analysis of an ecological adaptation**. New York, USA. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Kress, W. J. (1986). The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. **Selbyana**, 9, p.2-22.
- Laube, S., & Zotz, G. (2006). Neither Host-specific nor Random: Vascular Epiphytes on Three Tree Species in a Panamanian Lowland Forest. **Annals Botany**, 97(6), 1103-1114.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, 16, 545-556.
- Lee, H. S. J., & Griffiths, H. (1987). Induction and repression of CAM in *Sedum telephium* L. in response to photoperiod and water stress. **Journal of Experimental Botany**, 38, 834-841.
- Lüttge, U., U., Stimmel, K. H., Smith, J. A. C., & Griffiths, H. (1986). Comparative ecophysiology of CAM and C₃ bromeliads. II. Field measurements of gas exchange of CAM bromeliads in the humid tropics. **Plant, Cell & Environment**, 9(5), 377-383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1986.tb01751.x>

- Lüttge, U. (2004). Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). **Annals of Botany**, 93, 629-652.
- Lüttge, U. (2006) Photosynthetic flexibility and ecophysiological plasticity: questions and lessons from *Clusia*, the only CAM tree, in the tropics. **New Phytologist**, 171, 7–25. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01755.x>
- Madison, M. (1977). Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. **Selbyana**, 5, 207-213.
- Males, J., & Howard Griffiths, H. (2017). Stomatal biology of CAM plants. **Plant Physiology**, 174 (2) 550-560. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00114>
- Mardegan, S. F., Nardoto, G. B., Higuchi, N., Reinert, F., & Martinelli, L. A. (2011). Variation in nitrogen use strategies and photosynthetic pathways among vascular epiphytes in the Brazilian Central Amazon. **Revista Brasileira de Botânica**, 34, 21-30.
- Mirbel C. F. Brisseau de. (1815). **Éléments de physiologie végétale et de botanique**, 2nd ed.
- Mendieta-Leiva, G., Ramos, F. N., Elias, J. P. C. et al. (2020). EpIG – DB: a database of vascular epiphytes in the Neotropics. *Journal of Vegetation Science*, 00, 1-11. <https://doi.org/10.1111/jvs.12867>
- Mooney, H.A., Bullock, S.H., Ehleringer, J. R. (1989). Carbon isotope ratios of plants of a tropical forest in Mexico. **Functional Ecology**, 3, 137–142.
- Mustilli, A. C., Merlot, S., Vavasseur, A., Fenzi, F., & Giraudat, J. (2002). Arabidopsis OST1 protein kinase mediates the regulation of stomatal aperture by abscisic acid and acts upstream of reactive oxygen species production. **Plant Cell**, 14, 3089–3099.
- Nadkarni, N. M., Schaeferz, D., Matelson, T. J., & Solano, R. (2002) Comparison of arboreal and terrestrial soil characteristics in a lower montane forest. Monteverde. Costa Rica. **Pedobiologia**, 46, 24-33
- 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: plz011.

- Oliveira, R. P. (2013). **Comunidades epifítica e arbórea em matas de galeria no Distrito Federal, Brasil**. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília - UnB. 86p.
- Oliveira, R. P., & Arcela, V. (2014). Distribuição vertical e valor de importância das epífitas vasculares da Reserva Biológica do Guará, Brasília, DF. **Heringeriana**, 8(1), p. 20-31.
- Osmond, C. B. (1978). Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. **Annual Reviews of Plant Physiology**, 29, 379-414.
- Petter, G., Wagner, K., Wanek, W., Delgado, E. J. S., Zotz, G., Cabral, J. S., & Kreft, H. (2016). Functional leaf traits of vascular epiphytes: vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals. **Functional Ecology**, 30, 188–198.
- Quaresma, A. C., Piedade, M. T. F., Wittmann, F., & ter Steege, H. (2018). Species richness, composition, and spatial distribution of vascular epiphytes in Amazonian black-water floodplain forests. **Biodiversity and Conservation**, 27, 1981-2002.
- Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (2008). As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. & Ribeiro, J. F. (eds.). **Cerrado: ecologia e flora**. 1 ed. Brasília/DF: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica. v.1, p.151-212.
- Rudolph, D., Rauer, G., Nieder, J., & Barthlott, W. (1998). Distributional patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a western andean rain forest in Ecuador. **Selbyana**, 19(1), 27-33.
- Sayago, R., Lopezaraiza-Mikel, M., Quesada, M., Alvarez-Añorve, M. Y., Cascante-Marín A., & Bastida, J. M. (2013). Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. **Proceedings of the Royal Society B**, 280, p. 2012-2821.
- Schuettpelez, E. & Trapnell, D. W. (2006). Exceptional epiphyte diversity on a single tree in Costa Rica. **Selbyana**, 27, p.65-71.
- Sengupta, B., Nandi, A. S., Samanta, R. K., Pal, D., Sengupta, D. N., & Sen S. P. (1981). Nitrogen fixation in the phyllosphere of tropical plants: occurrence of phyllosphere nitrogen-fixing micro-organisms in eastern India and their utility for the growth and nitrogen nutrition of host plants. **Annals of Botany**, 48, p. 705-716.

- Sinclair, R. (1983a). Water Relations of Tropical Epiphytes: I. Relationships between stomatal resistance, relative water content and the components of water potential. **Journal of Experimental Botany**, 34 (12), 1652-1663. <https://doi.org/10.1093/jxb/34.12.1652>
- Sinclair, R. (1983b). Water Relations of Tropical Epiphytes: II. Performance during droughting. **Journal of Experimental Botany**, 34 (12), 1664-1675. <https://doi.org/10.1093/jxb/34.12.1664>
- Sinclair, R. (1984). Water Relations of Tropical Epiphytes: III. evidence for crassulacean acid metabolism. **Journal of Experimental Botany**, 35 (1), 1-7. <https://doi.org/10.1093/jxb/35.1.1>
- Silva, I. A., Ferreira, A. W. C., Lima, M. I. S., & Soares J. J. (2010). Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. **Journal of Tropical Ecology**, 26, p. 127–137.
- Silvera, K., Neubig, K. M., Whitten, W. M., Williams, N. H., Winter, K., & Cushman, J. C. (2010). Evolution along the crassulacean acid metabolism continuum. **Functional Plant Biology**, 37, p. 995-1010.
- Smith, J. A. C., Griffiths, H., Lüttge, U., Crook, C. E., Griffiths, N. M., & Stimmel, K. H. (1986). Comparative ecophysiology of CAM and C3 bromeliads. IV. Plant water relations. **Plant, Cell and Environment**, 9 (5), 395-410. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1986.tb01753.x>
- Stewart, G. R., Schmidt, S., Handley, L. L., Turnbull, M. H., Erskine, P. D., Joly, C. A. (1995). ¹⁵N natural abundance of vascular rainforest epiphytes: implications for nitrogen source and acquisition. **Plant, Cell and Environment**, 18, 85-90.
- Stuntz, S., Ziegler, C., Simon, U., & Zotz, G. (2001). Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. **Journal of Tropical Ecology**, 18, 171-176.
- Troughton, J. H. (1979). $\delta^{13}\text{C}$ as an indicator of carboxylation reactions. In: Gihbs M, Latzko E, (eds). Photosynthesis II: Photosynthetic Carbon Metabolism. **Encyclopedia of Plant Physiology**. NeiL Series, vol 6. Berlin: Springer Verlag, 140-147.

- Waechter, J. L. & Baptista, L. R. M. (2004). Abundância e distribuição de orquídeas epifíticas em uma floresta turfosa do Brasil Meridional. In: Barros, F; Kerbauy, G.B. (eds.) **Orquideologia sul-americana: uma compilação científica**. São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente, Instituto de Botânica.
- 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.
- Wagner, K. & Zotz, G. (2018). Epiphytic bromeliads in a changing world: the effect of elevated CO₂ and varying water supply on growth and nutrient relations. **Plant Biology**, 20, 636-640. <https://doi.org/10.1111/plb.12708>
- Winter, K., Wallace, B. J., Stocker, G. C., & Roksandic, Z. (1983). Crassulacean acid metabolism in Australian vascular epiphytes and some related species. **Oecologia**, 57, p. 129–141.
- Winter, K., & Smith, J. A. C. (1996). An introduction to crassulacean acid metabolism: biochemical principles and biological diversity. In: Winter, K., & Smith, J.A.C (eds) **Crassulacean acid metabolism. Biochemistry, ecophysiology and evolution**. (Ecological studies) Springer, Berlin Heidelberg New York, p. 1–13.
- Winter, K., Aranda, J., & Holtum, J. A. M. (2005). Carbon isotope composition and water-use efficiency in plants with crassulacean acid metabolism. **Functional Plant Biology**, 32, 381-388.
- Winter, K. (2019). Ecophysiology of constitutive and facultative CAM photosynthesis. **Journal of Experimental Botany**, 70 (22), 6495–6508. <https://doi.org/doi:10.1093/jxb/erz002>
- Zotarelli, H. G. S., Molina, J. M. P., Ribeiro, J. M. P., & Sofia, S. H. (2019). A commensal network of epiphytic orchids and host trees in an Atlantic Forest remnant: A case study revealing the important role of large trees in the network structure. **Austral Ecology**, 44, 114-125.
- Zotz, G. (2004). How prevalent is crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes? **Oecologia**, 138, p. 184–192

- Zotz, G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 171, p. 453–481.
- Zotz, G. (2016) **Plants on plants: The biology of vascular epiphytes**. Cham, Switzerland. Springer.
- Zotz, G., & Ziegler, H. (1997). The occurrence of crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes from Central Panama. **New Phytologist**, 137, p. 223–229.
- Zotz, G., & Hietz, P. (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. **Journal of Experimental Botany**, 52(364), p. 2067-2078.
- Zotz, G., Hietz, P., Schmidt, G. (2001). Small plants, large plants: the importance of plant size for the physiological ecology of vascular epiphytes. **Journal of Experimental Botany**, 52 (363), p. 2051-2056.
- Zotz, G., & Vollrath, B. (2003). The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. **Journal of Tropical Ecology**, 19(1), p. 81-90.
- Zotz, G. & Winkler, U. (2013). Aerial roots of epiphytic orchids: the velamen radicum and its role in water and nutrient uptake. **Oecologia**, 171, 733–741.

3 OBJETIVOS

3.1 *Objetivos Gerais*

Capítulo 1 –Determinar quais são os atributos que podem tornar um indivíduo arbóreo um potencial forófito.

Capítulo 2 – Analisar e comparar as redes de interação comensalísticas entre epífitas e forófitos em florestas inundáveis e não inundáveis em relação as métricas de interação.

Capítulo 3 - Avaliar eventuais variações nos atributos funcionais foliares entre comunidades epifíticas com rota fotossintética CAM e C₃ em matas de galeria inundáveis e não inundáveis.

3.2 *Objetivos Específicos*

Capítulo 1

- Avaliar se abundância e características morfológicas das espécies de árvores (circunferência do tronco, altura, área da copa, textura da casca, deciduidade), pode influenciar a probabilidade de determinado indivíduo arbóreo ser forófito.
- Avaliar quais características morfológicas dos indivíduos arbóreos influenciam a probabilidade da árvore ser forófito, a abundância e a riqueza de epífitas.
- Verificar se os atributos morfológicos das árvores e a ocorrência de epífitas são afetados pelo tipo de mata de galeria (inundável ou não inundável).

Capítulo 2

- Avaliar possíveis diferenças entre os matas inundáveis e não inundáveis quanto às métricas de rede de interação.
- Verificar, em mata de galeria inundável e não inundável, se o aninhamento da relação epífita-forófito difere do esperado pelo acaso.
- Avaliar as redes de interação em nível de espécie.
- Verificar diferenças entre as métricas de rede de interação entre as famílias botânicas de epífitas.

Capítulo 3

- Avaliar a riqueza e abundância de epífitas CAM e C₃ em matas de galeria inundável e não

inundável.

- Avaliar se as comunidades de epífitas apresentam diferentes estratégias para eficiência no uso da água de acordo com o tipo de floresta em que se encontram.
- Avaliar se epífitas apresentam variações intraespecíficas nos atributos funcionais foliares de acordo com o tipo de floresta em que se encontram.

4 METODOLOGIA GERAL

4.1 Caracterização da área de estudo

Os levantamentos foram realizados em matas de galeria do bioma Cerrado, abrangendo duas áreas no Distrito Federal, Brasil, sendo cada área investigada quanto a dois ambientes: inundável e não-inundável (Figura 1). A primeira área investigada foi a Fazenda Sucupira (FS), que é administrada pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), e se localiza a sudoeste da cidade de Brasília. Nesta área, o estudo foi desenvolvido na Mata de Galeria do córrego Riacho Fundo, onde foram amostrados dois trechos, localizados a cerca de 300 m um do outro. Um deles é tipicamente não-inundável (15° 54' 23" S, 48° 00' 46" O) e outro inundável (15° 54' 25" S, 48° 00' 34" O). A segunda área foi a Fazenda Água Limpa (FAL), que é administrada pela Universidade de Brasília – UnB e também se localiza a sudoeste da cidade de Brasília. O ambiente não-inundável estudado foi a Mata de Galeria do córrego do Capetinga (15° 57' 16" S, 47° 56' 29" O) e o ambiente inundável foi na Mata de Galeria do córrego da Onça (15° 56' 32" S, 47° 54' 15" O). Portanto, foram analisados quatro trechos de matas de galeria no presente estudo, sendo dois deles inundáveis e dois não-inundáveis.

As duas áreas estão situadas a aproximadamente 1.100 m de altitude. O clima da região de estudo é caracterizado por verões quentes/chuvosos, e invernos frios/secos. As médias anuais de temperatura e umidade relativa do ar, giram em torno dos 20 °C e 75 %, e a média anual de precipitação de 1.400 mm, com as chuvas concentradas no verão.

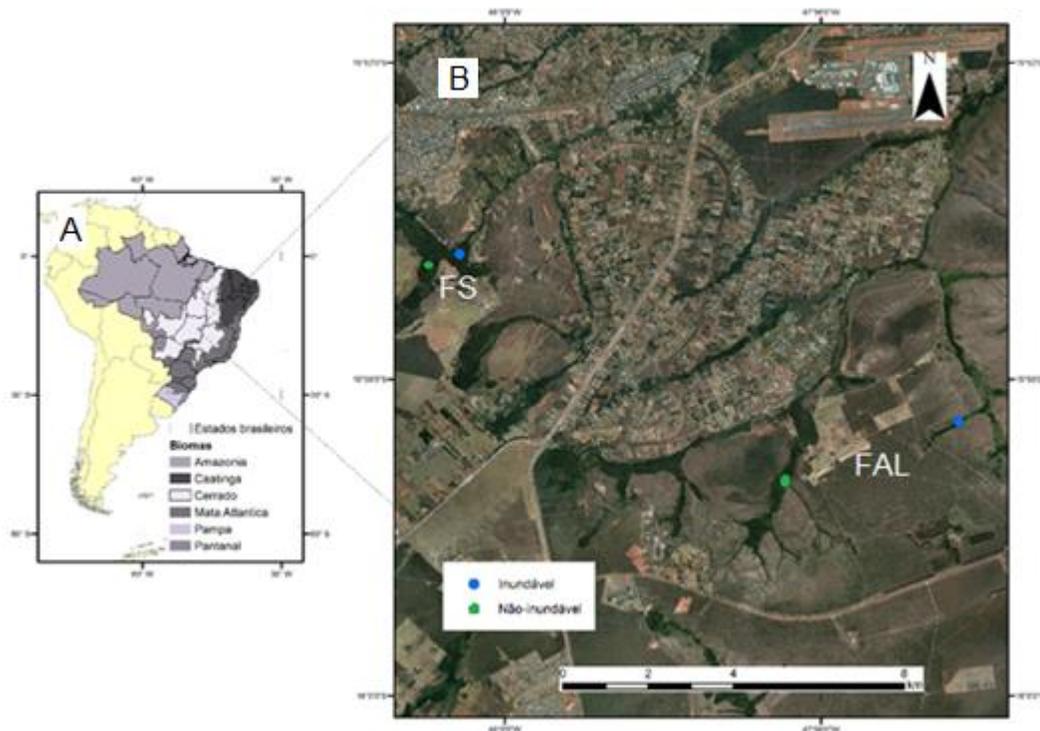


Figura 1 Imagem da localização das áreas de estudo. A: Distrito Federal situado no Brasil central, dentro dos domínios do bioma Cerrado, e B: localização das áreas de estudo (Fazenda Sucupira/FS e Fazenda Água Limpa/FAL), sendo cada área investigada quanto a mata de galeria inundável (ponto azul) e mata de galeria não-inundável (ponto verde).

4.2 Amostragem

A primeira amostragem foi realizada entre os anos de 2009 e 2012 (Oliveira 2013), sendo retomada no presente estudo, entre 2017 e 2019. Em cada trecho foram alocados de maneira não sistemática cinco transectos de 100 m x 5 m. A amostragem totalizou uma área de 1 ha, sendo 0,5 ha para ambiente inundável e 0,5 ha para ambiente não inundável.

Visando caracterizar a comunidade arbórea, todas as árvores com circunferência à altura do peito (CAP) $\geq 15,7$ cm foram emplaquetadas e tomadas as medidas de DAP, altura total, diâmetro de copa e sua identificação como possível forófito por análise visual. Quando necessário, os forófitos foram escalados para acessar e identificar a comunidade de epífitas vasculares. A escalada foi feita mediante o emprego de técnicas verticais, escadas e

equipamentos como cordas, cordeletes, mosquetões, ascensores, capacete, fitas de cordura, entre outros (Perry 1978, Moffett & Lowman 1995, Sampaio et al. 2005).

A identificação taxonômica das epífitas foi realizada preliminarmente em campo, checando-se posteriormente os testemunhos de herbário (“vouchers”) coletados. Para cada espécie foi coletado pelo menos um *voucher* (testemunho de herbário), os quais foram depositados no herbário da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia/Cenargen (CEN). A classificação botânica das espécies de angiospermas foi revisada para o atual sistema *Angiosperm Phylogeny Group IV* (APG IV 2016). As espécies de samambaias foram classificadas de acordo com *Pteridophyte Phylogeny Group* (PPG I 2016).

4.3 Referências bibliográficas

- APG IV. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 181, p. 1-20.
- Moffett, M. W. & Lowman, M. D. (1995). Canopy Access Techniques. In: Lowman, M. D. & Nadkarni, N. M. (eds.). **Forest Canopies**. 1 ed. California, USA: Academic Press, p. 3-26.
- Oliveira, R. P. (2013). **Comunidades epifítica e arbórea em matas de galeria no Distrito Federal, Brasil**. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília - UnB. 86p.
- Perry, D. R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. **Biotropica**, 10, p. 155-157.
- PPG I. (2016). A community-based classification for extant ferns and lycophytes. **Journal of Systematics and Evolution**, 54, 6, p. 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Sampaio, A. B., Ceccantini, G. & Brandes A. F. N. (2005). Técnicas e equipamentos para coleta de germoplasma arbóreo. In: Walter, B. M. T; Cavalcanti, T. B. (eds). **Fundamentos para coleta de germoplasma vegetal**. Brasília, DF: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, p.738-761.

5 **CAPÍTULO 1: O QUE TORNA UMA ÁRVORE UM BOM FORÓFITO?**



5.1 *Introdução*

O que seria mais relevante, a capacidade de uma epífita colonizar um forófito ou a capacidade de um forófito de abrigar uma epífita? Apesar do número crescente de pesquisas com epífitas (Zotz 2016), devido a grandes diferenças em fatores bióticos e abióticos dos ambientes estudados, assim como variadas metodologias, ainda existem lacunas de conhecimento sobre epífitas e suas relações com as árvores hospedeiras (Wagner et al. 2015). A dificuldade de acesso à comunidade epifítica é uma das principais barreiras neste tipo de estudo (Moffet & Lowman 1995), além da identificação taxonômica, devido a elevada diversidade presente neste grupo de plantas (Zotz 2016).

A capacidade de uma epífita se hospedar em um forófito está basicamente relacionada com o tipo de dispersão da espécie e quantidade e variedade de vetores que podem realizar esta dispersão (Dejean et al. 1995, Trapnell & Hamrik 2006), além da capacidade de germinação e estabelecimento. Já o potencial que uma árvore apresenta para hospedar epífitas está relacionado com uma série de atributos morfológicos, fisiológicos e fenológicos (Benzing 1990, Rudolph et al. 1998, Callaway et al. 2002). O tamanho do indivíduo, geralmente representado pelo diâmetro e altura, permitem com que as sementes de epífitas encontrem mais facilmente um lugar para se hospedar. Árvores de maior porte apresentam um maior variedade de microhabitats potenciais a serem colonizados por epífitas, além de permitir a estratificação vertical (Shaw 2004, Flores-Palacios & Garcia-Franco 2006). Além do porte, outras características como a deciduidade e a textura da casca (Flores-Palacios & Garcia-Franco 2006, Sáyago et al. 2013, Einzmann et al. 2015, Chaves et al. 2016, Quaresma et al, 2017) são importantes.

Em geral os ambientes florestais, principalmente os associados a cursos d'água, constituem ambientes com alta umidade e menor flutuação de temperatura em relação a ambientes de vegetação mais aberta, como os savânicos. Neste caso o epifitismo é mais evidente em razão da presença de indivíduos arbóreos de maior porte, proporcionando amplas áreas para o estabelecimento de epífitas (Gentry & Dodson 1987). Além disso, por serem ambientes onde a competição por luz é alta (Benzing 1990), a necessidade por este recurso nas formações florestais faz com que a presença de plantas vasculares sobre outras plantas seja uma estratégia frequente de viabilizar o rápido acesso a níveis suficientes de luz para

realização de fotossíntese em quantidade suficiente para manter os processos vegetativos e reprodutivos do indivíduo.

A ocorrência do epifitismo é mais evidente nas regiões tropicais, onde a diversidade deste grupo vegetal aumenta nas zonas mais próximas a linha do Equador (Gentry & Dodson 1987, Zotz 2016). Nos ambientes florestais do Brasil central, domínios do bioma Cerrado, é comum encontrar grande número de epífitas, principalmente das famílias Orchidaceae, Bromeliaceae e Araceae (Ribeiro & Walter 2008). De acordo com estes mesmos autores as formações florestais encontradas no referido bioma são cerradões, matas secas, matas ciliares e matas de galeria. Estas últimas acompanham os rios de pequeno porte e córregos formando corredores fechados (galeria) sobre o curso de água (Ribeiro & Walter 2008). As matas de galeria no bioma Cerrado são caracterizadas como vegetação perenifólia, com altura média do estrato arbóreo variando entre 20 a 30 metros, apresentando superposição das copas que fornece cobertura arbórea de 70% a 95%. Este tipo de formação florestal pode ser dividido em dois subtipos: inundável (em solos mal drenados) e não-inundável (em solos bem drenados) (Ribeiro & Walter 2008). Matas de galeria inundáveis, quando comparadas florística e estruturalmente com matas não inundáveis, apresentam uma menor riqueza arbórea, indivíduos de menor porte (menores alturas e diâmetros), porém maior abundância de indivíduos (Ferreira & Ribeiro 2001, Guarino & Walter 2005, Fontes & Walter 2011). Comunidades epifíticas é tema raramente estudado no bioma Cerrado. Os estudos sobre epífitas no Cerrado são escassos, e abordam basicamente a riqueza, diversidade e estratificação vertical deste grupo (Felfili et al. 2001, Batista & Bianchetti 2003, Bataghin et al. 2012, Oliveira 2013, Oliveira & Arcela 2014). Pouco se sabe sobre os fatores que regulam a ocorrência, abundância e riqueza de epífitas em árvores hospedeiras, e das características dos forófitos que favorecem a colonização por epífitas em ambientes florestais do Cerrado. Portanto, o objetivo desse estudo foi avaliar os forófitos a partir de dois pontos de vista: em nível de espécie e em nível de indivíduo. Em nível de espécie, o objetivo foi avaliar se a abundância, circunferência altura do peito (CAP), altura, área da copa, textura da casca e categoria de deciduidade influenciam na abundância de forófitos de cada espécie arbórea. Em nível de indivíduo o objetivo foi avaliar se CAP, altura, área da copa e tipo de mata de galeria influenciam, em primeiro lugar, no potencial forófitico, definido como a

probabilidade de uma árvore abrigar pelo menos uma epífita. Em seguida, para os indivíduos forofíticos, verificar se estas características influenciam a riqueza e a abundância de epífitas.

5.2 Hipóteses

Para atender os objetivos do estudo foram testadas as seguintes hipóteses:

H1: As espécies arbóreas que apresentam maior abundância, maior tamanho, casca do tipo rugosa e sempre verdes são as que possuem um maior número de indivíduos com a presença de epífitas (maior número de forófitos).

H2: Indivíduos arbóreos de maior tamanho apresentam maior potencial forofítico (maior probabilidade de ser forófito, maior riqueza e maior abundância de epífitas nos forófitos). Contudo, o tipo de mata pode afetar estas relações, e indivíduos em matas de galeria não inundáveis, por apresentarem maior porte, devem possuir maior potencial forofítico.

5.3 Material e Métodos

O presente estudo foi conduzido em trechos de matas de galeria do Distrito Federal, Brasil. Foram investigadas duas matas de galeria do tipo inundável (Mata do Córrego da Onça - 15° 56' 32" S, 47° 54' 15" O; e Mata do Córrego Riacho Fundo - 15° 54' 25" S, 48° 00' 34" O) e duas matas de galeria do tipo não inundável (Mata do Córrego Capetinga - 15° 57' 16" S, 47° 56' 29" O e Mata do Córrego Riacho Fundo - 15° 54' 23" S, 48° 00' 46" O). Foram alocados cinco transectos de 500 m² cada (100 m x 5 m) em cada mata, totalizando 0,5 ha de amostragem em mata de galeria inundável, e 0,5 ha em mata de galeria não-inundável. Todos os indivíduos arbóreos com circunferência a altura do peito (CAP) $\geq 15,7$ cm foram amostrados, incluindo as pteridófitas de porte arbóreo, como no caso de *Cyathea phalerata* Mart. Nestes indivíduos foram coletadas as CAP (cm), altura total (m) e área da copa (m²). As CAPs dos indivíduos foram medidas com fita métrica e as alturas totais foram com régua hispométrica, graduada para altura em metros. Para estimar a área de copa em cada indivíduo foram tomadas duas medidas de diâmetro em relação a projeção da copa, sendo uma paralela e outra perpendicular a linha principal do transecto, e calculada a área da elipse. Todas as epífitas vasculares hospedadas nos indivíduos arbóreos foram identificadas e contabilizadas. A classificação botânica das espécies de epífitas e árvores hospedeiras foi

baseada no sistema *Angiosperm Phylogeny Group IV* (APG IV 2016), e para as pteridófitas baseado no *Pteridophyte Phylogeny Group I* (PPG I 2016). As espécies arbóreas foram classificadas quanto a deciduidade (1-decídua; 2- semi-decídua; 3- sempre-verde) e textura da casca (1- lisa; 2- áspera; 3- rugosa). A deciduidade foi considerada como característica intrínseca da espécie e a classificação foi baseada na literatura (Silva-Júnior & Pereira 2009, Lorenzi et al. 2008). As decíduas perdem as folhas na estação seca, mantendo a copa desnuda por períodos variáveis de tempo (semanas a meses), as semi-decíduas perdem parcialmente as folhas na estação seca, e as sempre-verdes mantem uma copa perene sem mostrar uma variação substancial na quantidade de folhas ao longo do ano (Silva-Júnior & Pereira 2009). Os tipos de casca foram obtidos da literatura (Silva-Júnior & Pereira 2009, Lorenzi et al. 2008), e de forma categórica, onde espécies de casca lisa são as que não apresentam fissuras nem gretas no fuste, as de casca áspera possuem fissuras e gretas leves no fuste, e de casca rugosa com fissuras e gretas acentuadas.

Foi gerado um modelo linear generalizado (GLM) para a análise em nível de espécie (primeira hipótese). Para este modelo (Modelo 1) a unidade amostral foi espécie arbórea e a variável resposta foi a abundância de indivíduos colonizados por epífitas (abundância de forófitos) por espécie, que apresentou distribuição de Poisson. As variáveis preditoras utilizadas no modelo foram número de indivíduos da espécie, valores de mediana de CAP, altura e área de copa da espécie, deciduidade e textura de casca. Também foram gerados regressões simples (GLM) utilizando distribuição de Poisson, para cada variável significativa do modelo 1 em relação a abundância de forófitos. As regressões simples tiveram o intuito de analisar o efeito de cada variável individualmente sob a abundância de forófitos por espécie. Também foi avaliado a interação entre as variáveis que foram significativas no modelo 1. Para avaliar diferenças entre variáveis categóricas em relação a abundância de forófitos na espécie foi utilizado o teste de Tukey ($p < 0,05$ representa significância) para comparar os coeficientes angulares no modelo de interação.

Para analisar a distribuição das espécies arbóreas no espaço multivariado foi gerada uma análise de componentes principais (PCA). Somente as espécies que apresentaram mais de cinco indivíduos se comportando como forófitos foram incluídas nas análises (Marcusso et al. 2019). Foram incluídas como variáveis na PCA o número de indivíduos, número de

forófitos, e valores de medianas da CAP, altura e área de copa. As espécies foram agrupadas pelas variáveis categóricas deciduidade e textura de casca.

Para análise em nível de indivíduo (segunda hipótese) foram utilizados modelos mistos generalizados (GLMMs). A unidade amostral foi o indivíduo arbóreo. Foram considerados três variáveis resposta para os modelos (*proxys* do potencial forófito do indivíduo): probabilidade de um indivíduo ser forófito, com distribuição binomial (Modelo 2), riqueza de epífitas sob forófitos (Modelo 3) e abundância de epífitas sob forófitos (Modelo 4). Os modelos 3 e 4 utilizaram distribuição de Poisson, e foram consideradas como unidade amostral somente os indivíduos arbóreos que abrigavam epífitas. As variáveis preditoras de efeito fixo foram: CAP, altura total e área da copa do tipo contínuas, e habitat (inundável e não inundável), do tipo categórica. A variável de efeito aleatório utilizada foi espécies arbóreas. Modelos mistos generalizados permitem colocar variáveis de efeito aleatório, retirando assim sua implicação indesejável na variável resposta. As variáveis preditoras contínuas (CAP, área de copa e altura) foram reescaladas, para efeitos de padronização dos dados. As variáveis significativas em cada modelo (2, 3 e 4) também foram avaliadas individualmente em relação ao habitat através de modelos mistos de interação. Os coeficientes angulares dos modelos de interação foram comparados através de ANOVA.

Todas as equações dos modelos utilizados podem ser verificados no material suplementar (Tabela MS1.1). Todas as análises foram conduzidas com o auxílio do programa R 3.4.2 (R Core Team 2017). Os modelos mistos foram calculadas através do pacote *lme4*, a PCA através do pacote *factoextra*, e teste Tukey e ANOVA para a comparação dos coeficientes angulares pelo pacote *lsmeans*.

5.4 Resultados

5.4.1 Espécies de forófitos

No total da amostragem (1 ha), considerando ambiente inundável e não inundável, foram identificadas 136 espécies arbóreas, sendo 92 (67,7%) se comportando como forófito (Tabela MS1.2). De todas as espécies amostradas 82 foram categorizadas como sempre verdes, sendo que 54 (66%) são forófitos, 28 como semi-decíduas (19 forófitos / 68%), e 26 (19 forófitos / 73%) como decíduas (Figura 1.1A). Em relação à textura da casca, 24 espécies

(22 forófitos / 92%) possuem casca rugosa, 73 (51 forófitos / 70%) casca áspera, e 39 (19 forófitos / 49%) casca lisa (Figura 1.1B).

O modelo 1 revelou que a quantidade de forófitos foi significativamente maior para as espécies que apresentaram maiores valores de abundância, de mediana CAP e de área de copa, e tipo de casca rugosa (Tabela MS1.3). Por outro lado, altura e deciduidade não foram significativas para o modelo 1 (Tabela MS1.3). Abundância de indivíduos foi a variável que melhor respondeu à abundância de forófitos por espécie. Independente da espécie, à medida que aumenta o número de indivíduos presentes, também aumenta o número de indivíduos que estão colonizados por epífitas.

As variáveis contínuas que apresentaram significância no modelo 1, quando analisadas individualmente em relação a abundância de forófitos por espécie, apresentaram resultados diferentes do modelo 1. Apenas a abundância de indivíduos foi significativa na análise de regressões, onde uma maior abundância de indivíduos por espécie esteve associada a uma maior abundância de forófitos (Figura 1.2A). CAP e área de copa não apresentaram correlação significativa com abundância de forófitos (Figura 1.2B e 1.2C).

O modelo de interação entre abundância de indivíduos e textura da casca revelou que as espécies com maior quantidade de indivíduos e casca rugosa tende a apresentar maior número de forófitos (Figura 1.3). Apesar da regressão simples ter mostrado que a CAP não afeta a abundância de forófitos por espécie arbórea, o modelo para interação entre número de indivíduos e CAP foi significativo ($p = 6,9e^{-6} / r^2 = 0,83$), onde espécies mais abundantes e de maiores valores de mediana de CAP apresentaram maior quantidade de forófitos. Já a interação entre número de indivíduos e área de copa não apresentou significância ($p = 0,34 / r^2 = 0,31$). De uma maneira geral, as 44 espécies que não apresentaram nenhum indivíduo como forófito, também possuíram baixa abundância de indivíduos (mínimo de um e máximo 9 indivíduos por espécie) e baixos valores de mediana de CAP (Tabela MS1.2). A exceção de alta abundância e nenhum forófito foi verificada para a espécie *Tibouchina candolleana*, que teve 24 indivíduos e 25,5 cm de mediana de CAP.

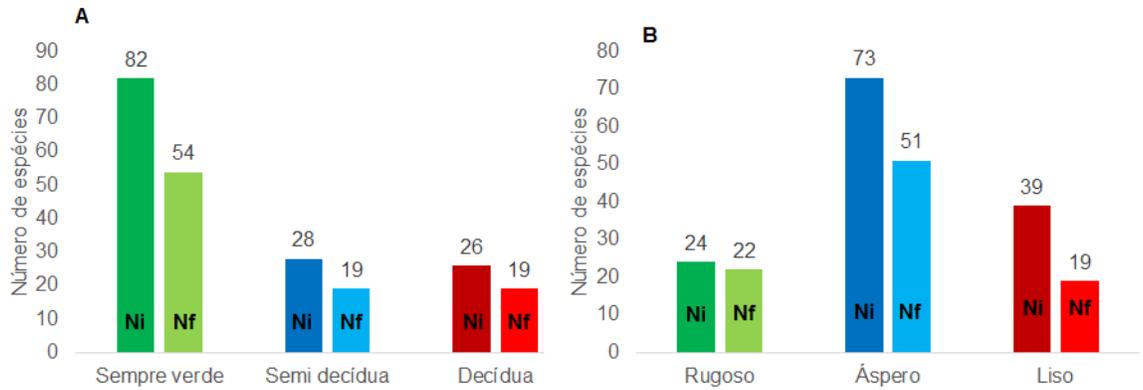


Figura 1. 1 Espécies arbóreas categorizadas por deciduidade (A) e textura da casca (B), em matas de galeria inundáveis e não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. Em cada categoria, Ni corresponde ao número total de espécies, e Nf, quantas destas espécies são forófitos. A área total amostrada foi de um hectare.

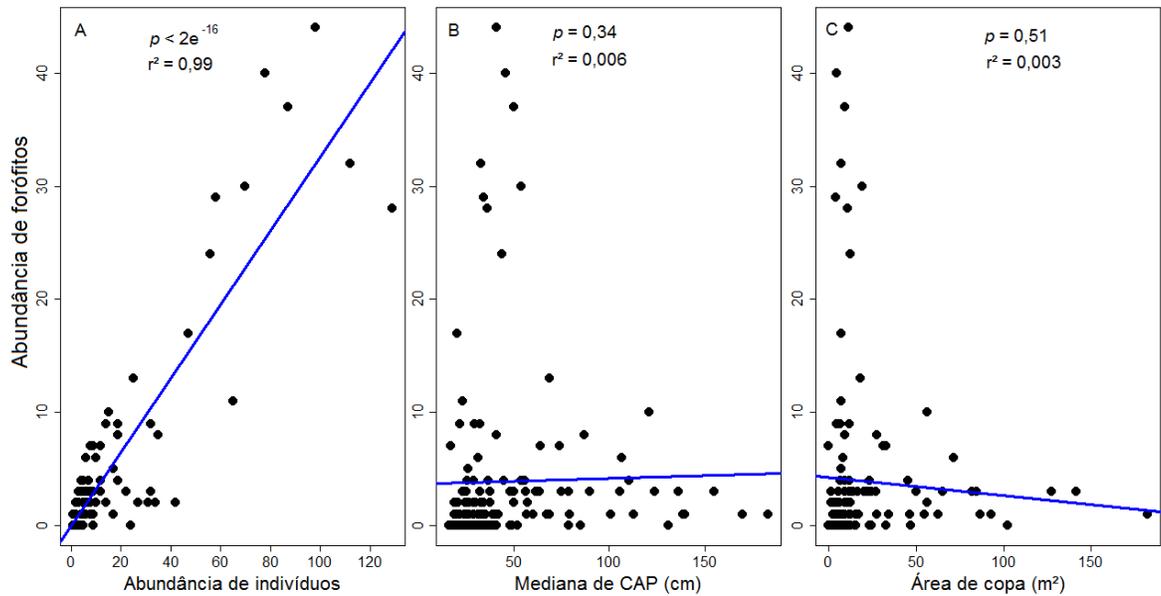


Figura 1. 2 Regressão simples com distribuição de Poisson para a relação entre abundância de forófitos e abundância de indivíduos (A), mediana da circunferência a altura do peito - CAP (B) e Área da copa (C), para 136 espécies arbóreas amostradas em 1 ha de matas de galeria no Distrito Federal, Brasil.

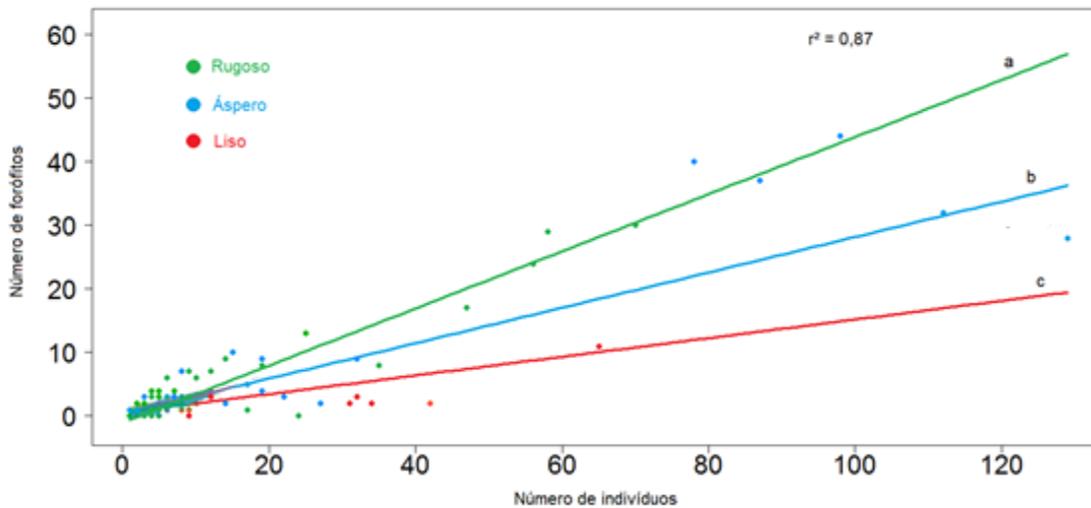


Figura 1. 3 Modelo de interação entre número de indivíduos da espécie arbórea e textura da casca (Liso – vermelho/ $p = 0,0012$), Áspero – azul/ $p = 6,5e^{-10}$; Rugoso – verde/ $p < 2e^{-16}$), na abundância de forófitos por espécie arbórea em matas de galeria inundáveis e não inundáveis, no Distrito Federal, Brasil. A comparação dos coeficientes angulares foi feita através do teste de Tukey. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as inclinações.

Dentre as 136 espécies arbóreas, 23 (*Amaioua guianensis*, *Aspidosperma subincanum*, *Callophyllum brasiliense*, *Copaifera langsdorffii*, *Cyathea pharelata*, *Denropanax cuneatum*, *Ferdinandusa speciosa*, *Lamanonia ternata*, *Magnolia ovata*, *Metrodorea stipularis*, *Miconia chartaceae*, *Myrcia fenzliana*, *Nectandra leucanta*, *Protium heptaphyllum*, *Protium spruceanum*, *Prunus chamissoana*, *Ocotea acyphylla*, *Qualea dichotoma*, *Richeria grandis*, *Tapirira guianensis*, *Terminalia glabrescens*, *Virola urbaniana* e *Xylopia emarginata*) apresentaram valores de abundância de forófitos ≥ 5 , o que representou 74% de todos os forófitos amostrados (Tabela MS1.2). Estas 23 espécies também são responsáveis por 61% da abundância total de indivíduos arbóreos na área amostrada.

Os resultados das PCA para estas 23 espécies revelaram que apenas os dois primeiros eixos (PC1 e PC2) apresentaram valores de *eigenvalue* ≥ 1 , e explicaram 96,2% da variação dos dados (Tabela MS1.4). As variáveis que representam o tamanho (CAP, altura e área de copa) possuem forte correlação entre si. A abundância de forófitos está altamente correlacionada à abundância de indivíduos. A maior abundância de forófitos e de indivíduos está associada às espécies sempre-verdes e semi-decíduas (Figura 1.4A). Espécies com

textura de casca rugosa e áspera apresentaram uma maior relação com abundância de forófitos e de indivíduos (Figura 1.4B).



Figura 1. 4 Análise de componentes principais (PCA) para distribuição das 23 espécies com mais de 5 forófitos, em relação aos valores de mediana de circunferência altura do peito (MdCAP), altura (MdAlt), área de copa (MdAC), número de indivíduos (Ni), número de forófitos (Nf), riqueza de epífitas (R_epi) e abundância de epífitas em 1 ha de matas de galeria no Distrito Federal, Brasil. A = espécies agrupadas pela deciduidade (Sempre Verde – letras verdes; Semi decídua – letras azuis; Decídua – letras vermelhas), e B = espécies agrupadas pela textura da casca (Rugoso – letras verdes; Áspero – letras azuis; Liso – letras vermelhas). Os círculos coloridos representam o centróide da categoria. Amgu = *Amaioua guianensis*; Assu = *Aspidosperma subincanum*; Cabr = *Callophyllum brasiliense*; Cola = *Copaifera langsdorffii*; Cyph = *Cyathea pharelata*; Decu

= *Denropanax cuneatum*; Fesp = *Ferdinandusa speciosa*; Late = *Lamanonia ternata*; Maov = *Magnolia ovata*; Mest = *Metrodorea stipularis*; Mich = *Miconia chartaceae*; Myfe = *Myrcia fenzliana*; Nele = *Nectandra leucanta*; Prch = *Prunus chamissoana*; Prhe = *Protium heptaphyllum*; Prsp = *Protium spruceanum*; Ocac = *Ocotea acyphylla*; Qudi = *Qualea dichotoma*; Rigr = *Richeria grandis*; Tagui = *Tapirira guianensis*; Tegl = *Terminalia glabrescens*; Viur = *Virola urbaniana*; Xyem = *Xylopia emarginata*.

5.4.2 Probabilidade de um indivíduo ser forófito

No total foram amostrados 1665 indivíduos nas duas matas. A abundância de árvores e forófitos foi maior em habitat inundável (1.010 indivíduos / 338 forófitos) do que em não-inundável (655 indivíduos / 195 forófitos). Por outro lado, o habitat não-inundável apresentou maior riqueza de espécies arbóreas, onde foram encontradas 105 espécies, sendo 66 (62,9%) forófitos, enquanto 61 espécies, das quais 38 (62,3%) eram forófitos em habitat inundável. Portanto, a proporção de espécies usadas como forófito foi a mesma nos dois habitats (~60%).

Considerando o modelo 2, circunferência do tronco (CAP) foi a única variável contínua que mostrou significância na probabilidade de uma árvore abrigar epífitas (Tabela MS1.3). Altura da árvore e área de copa não apresentaram efeito significativo no modelo (Tabela MS1.3). O efeito de CAP analisado de forma individual sugere que quanto maior a circunferência da árvore maior a probabilidade desta ser um forófito (Figura 1.5A). A variável categórica habitat foi significativa para o modelo 2, principalmente pela maior abundância de forófitos e indivíduos em matas inundáveis. Entretanto, quando avaliada de forma individual, as matas de galeria não apresentam efeito significativo sobre a probabilidade do indivíduo ser forófito (Figura 1.5B). Por outro lado, a interação entre circunferência e habitat revelou que o efeito de CAP foi significativamente mais pronunciado em habitats não inundáveis (Figura 1.5C).

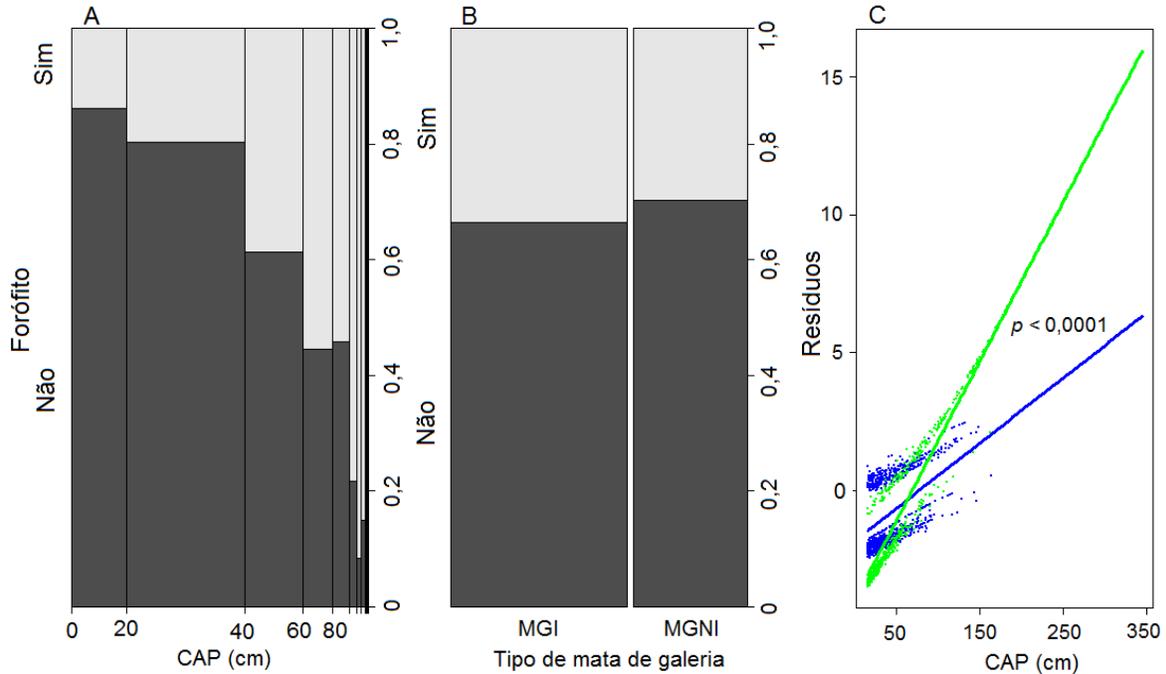


Figura 1.5 Análise individual das variáveis significativas no modelo 2 (A e B) e interação entre variáveis significativas do modelo 2 (C). A: Relação entre CAP (circunferência altura do peito) e probabilidade do indivíduo arbóreo ser forófito ($r^2 = 0,39 / p < 2 \times 10^{-16}$). B: Relação entre tipo de mata de galeria (MGI = mata de galeria inundável e MGNI = mata de galeria não inundável) e probabilidade do indivíduo arbóreo ser forófito ($r^2 = 0,003 / p = 0,11$). A espessura das barras nas figuras A e B representa a abundância de indivíduos, onde barras de maior espessura apresentam maior quantidade de indivíduos. C = visualização do efeito do modelo de interação entre CAP e habitat (mata de galeria inundável – linha azul; mata de galeria não inundável – linha verde) na probabilidade do indivíduo arbóreo ser forófito ($r^2 = 0,48 / p = 7,57 \times 10^{-9}$). Indivíduos amostrados em 1,0 ha de matas de galeria, no Distrito Federal, Brasil. A comparação dos coeficientes angulares no modelo de interação foi feita através de ANOVA.

5.4.3 Riqueza e abundância de epífitas nos forófitos

Foram encontradas 38 espécies de epífitas (Tabela MS1.5) em 533 forófitos. Em habitat inundável 33 espécies de epífitas colonizaram 338 indivíduos arbóreos, e em habitat não inundável 24 espécies de epífitas colonizaram 195 indivíduos arbóreos. A única variável significativa no modelo 3, para o *proxy* riqueza de epífitas, foi CAP (Tabela MS1.3). As variáveis contínuas altura e área de copa não influenciaram a riqueza de epífitas nos forófitos (Tabela MS1.3). Mesmo matas de galeria inundáveis apresentando nove espécies de epífitas a mais, a riqueza de epífitas sob forófitos não foi afetada pelo tipo de habitat (Tabela MS1.3). A interação entre CAP e habitat também não apresentou diferenças entre os dois tipos de mata (Figura 1.6A)

Em relação a abundância foram contabilizados no total 3608 indivíduos epifíticos, sendo 1651 em habitat inundável e 1957 em não inundável. A abundância de epifitas foi afetada pelo tamanho da árvore. O modelo 4, para o *proxy* abundância de epifitas, revelou que indivíduos com maiores valores de CAP, altura total e área de copa, tendem a apresentar maior abundância de epifitas, e tipo de mata de galeria apresentou efeito sobre a abundância de epifitas (Tabela MS1.3). A interação do tipo de mata com as variáveis que representam o tamanho do indivíduo foi significativa para CAP e altura, onde indivíduos de maior CAP e maior altura em matas de galeria não inundáveis tendem a apresentar maior abundância de epifitas (Figura 1.6B e 1.6C). A interação entre área de copa dos indivíduos arbóreos e habitat não se mostrou significativa (Figura 1.6D).

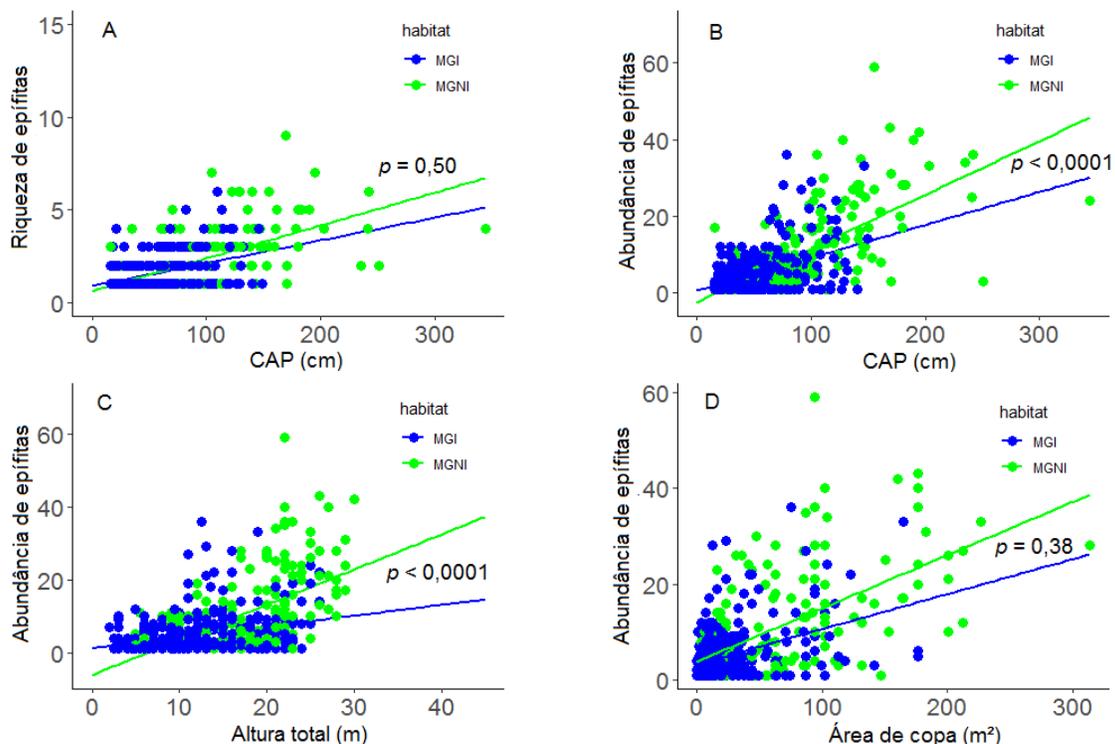


Figura 1. 6 Interação entre as variáveis significativas dos modelos 3 e 4 e habitat em matas de galeria inundáveis (MGI/azul) e não inundáveis (MGNI/verde) no Distrito Federal, Brasil. A = relação entre circunferência altura do peito (CAP) e riqueza de epifitas nos indivíduos arbóreos ($r^2 = 0,004 / p = 0,92$); B = relação entre circunferência altura do peito (CAP) e abundância de epifitas nos indivíduos arbóreos ($r^2 = 0,78 / p = 1,6e^{-8}$); C = relação entre altura total e abundância de epifitas nos indivíduos arbóreos ($r^2 = 0,79 / p = 1,3e^{-12}$); D = relação entre área de copa e abundância de epifitas nos indivíduos arbóreos ($r^2 = 0,73 / p = 0,41$). A comparação dos coeficientes angulares nos modelos de interação foi feita através de ANOVA, onde $p < 0,05$ representa diferença entre os coeficientes.

5.5 Discussão

5.5.1 Espécies de forófitos

As espécies arbóreas que apresentaram maior abundância foram as que também tiveram um maior número de indivíduos colonizados por epífitas. Esta informação vai de acordo com literatura, onde a relação entre a abundância de indivíduos das espécies arbóreas e abundância de forófitos foi linear e positiva ($r^2 = 0,7$; $p = 0,001$) para levantamento realizado em floresta seca no sudeste do Brasil (Fontoura et al. 2009). Estes mesmos autores verificaram que 38,6% das espécies amostradas eram forófitos. A relação também foi positiva para floresta semi-decídua ($r^2 = 0,51$; $p < 0,05$) e floresta paludosa ($r^2 = 0,95$; $p < 0,01$) no sudeste do Brasil (Marcusso et al. 2019), onde 56% e 71% das espécies amostradas eram forófitos, respectivamente. As espécies arbóreas com maior abundância também apresentaram maior quantidade de forófitos em formações florestais de restinga amazônica na costa nordeste do Pará, Brasil (Quaresma et al. 2017) e em floresta tropical seca na costa oeste do México (Sáyago et al. 2013).

O grau de decíduidade das espécies arbóreas pode ser um importante fator para o estabelecimento de epífitas; especialmente quando a árvore hospedeira é decídua (Zotz & Winter 1994, Vergara-Torres et al. 2010, Einzmann et al. 2015, Chaves et al. 2016). Aparentemente, uma maior disponibilidade de luz na copa das árvores, proporcionada pelas espécies decíduas, favorece a ocorrência de epífitas, e conseqüentemente aumentaria a abundância de forófitos para estas espécies. Entretanto, os resultados aqui encontrados não verificaram efeito do grau de decíduidade das espécies em relação a abundância de forófitos. Por outro lado, espécies com casca rugosa tenderam a ter um maior número de indivíduos colonizados por epífitas, em comparação com espécies de casca áspera ou lisa. Espécies que apresentam fissura e gretas acentuadas (condizentes com a categoria rugosa aqui proposta) podem facilitar o estabelecimento de sementes de epífitas, além de favorecer a permanência de umidade no local em que a epífita se hospeda (Callaway et al. 2002, Wagner et al. 2015). As três espécies com maior número de forófitos (*C. brasiliensis*, *F. speciosa*, *R. grandis*) apresentam casca rugosa e somadas representam 23% da abundância total de forófitos (Figura MS1.1). Estas espécies se posicionaram acima da linha da regressão (Figura 1.2A), sugerindo que são favoráveis a terem elevada abundância de forófitos em matas de galeria.

Os resultados da PCA revelaram que as espécies apresentaram segregação em relação as variáveis analisadas. Foi formado um grupo de espécies (*C. brasiliense*, *F. speciosa*, *M. ovata*, *P. spruceanum*, *Protium heptaphyllum*, *Richeria grandis*, *Tapirira guianensis*, *A. guianensis*), em sua maioria sempre verdes e de casca áspera ou rugosa, claramente associadas a maiores abundâncias de indivíduos e de forófitos (Figura 1.5). Estas mesmas espécies são tipicamente encontradas em levantamentos para matas de galeria no Distrito Federal, com elevadas abundâncias (Sampaio et al. 2000, Guarino & Walter 2005, Fontes & Walter 2011), o que sugere uma maior possibilidade de ocorrência de forófitos para estas espécies.

Nas 23 espécies com mais de 5 forófitos a porcentagem de forófitos variou entre 17% (*Miconia chartacea*) e 100% (*T. glabrescens*). Em contraponto aos resultados aqui encontrados, nenhuma das espécies de forófitos amostradas em uma floresta seca no sudeste do Brasil apresentou 100% dos indivíduos abrigando epífitas (Fontoura et al. 2010). Os valores máximos de porcentagem de forófitos encontrado por estes mesmos autores foi de 50%, e para as espécies de menor abundância. Em floresta paludosa do sudeste do Brasil o maior número de forófitos foi encontrado para as espécies *M. ovata*, *P. heptaphyllum* e *T. guianensis*, (Marcusso et al. 2019). Estas mesmas espécies também apresentaram uma quantidade elevada de forófitos no presente estudo. Entretanto, a porcentagem de forófitos para estas espécies em floresta paludosa do sudeste do Brasil foi maior que aqui encontrada (Marcusso et al. 2019). Portanto, sugere-se que em matas de galeria do Brasil central *M. ovata*, *P. heptaphyllum* e *T. guianensis* apresentam uma menor capacidade de ser forófito do que em floresta paludosa do sudeste do Brasil.

5.5.2 Potencial forofítico dos indivíduos arbóreos

Árvores com CAP elevado, em matas de galeria não inundáveis possuem maior potencial forofítico para probabilidade de ser forófito, independente da altura e área de copa. Quanto mais velho o indivíduo arbóreo maior a probabilidade deste em abrigar epífitas vasculares (Rudolph et al. 1998), e a circunferência do tronco pode ser a melhor variável para representar este parâmetro.

O tipo de habitat favoreceu maior quantidade de forófitos em mata de galeria inundável, pois este habitat apresentou maior abundância de indivíduos. Porém, a proporção

de indivíduos utilizados como forófitos foi semelhante (~ 30%) em ambos os habitats. Nas florestas de restinga amazônica a proporção de árvores colonizadas por epífitas foi maior que a verificada no presente estudo, e o padrão de maior abundância de indivíduos em habitats inundáveis também foi verificado (Quaresma et al. 2017). Estes mesmos autores verificaram que 56% das árvores abrigavam epífitas em habitat inundável, contra 49% em habitats não-inundáveis.

Dos parâmetros analisados, o potencial forofítico para riqueza das epífitas nos forófitos foi explicada unicamente pela CAP. A maior disponibilidade de área para a colonização das espécies de epífitas em um forófito está associada com a circunferência das árvores, onde indivíduos com maiores valores de CAP tendem a apresentar maior riqueza epifítica. Este padrão também foi verificado para as indivíduos arbóreos em floresta tropical úmida do México (Flores-Palacios & Garcia-Franco 2006). Por outro lado outros estudos realizados em floresta seca e floresta ombrófila mista no Brasil, revelaram que CAP não teve uma relação significativa com a riqueza de epífitas (Fontoura et al. 2010, Dislich & Mantovani 2016). Apesar de CAP e altura apresentarem uma correlação linear e positiva, o presente estudo verificou indivíduos arbóreos de elevada altura com baixa riqueza de epífitas. É possível encontrar indivíduos de alturas elevadas e baixos valores de CAP, por outro lado, quando o indivíduo apresenta elevado CAP, a tendência é que também apresente elevada altura. Portanto, CAP representou melhor a disponibilidade de área para riqueza e epífitas.

Altura e área de copa não apresentaram efeitos significativos para riqueza de epífitas. Em contraponto aos resultados aqui encontrados, a riqueza de epífitas foi maior em árvores mais altas em uma floresta ombrófila mista da Mata Atlântica brasileira (Dislich & Mantovani 2016). A riqueza de epífitas também foi maior em árvores com maiores valores de CAP e área de copa para a espécie cultivada *Camelia sinensis* em plantações no sudoeste da China (Wang et al. 2017).

Se por um lado altura e área de copa não influenciaram na riqueza, o potencial forofítico para abundância de epífitas sob os forófitos esteve associada a todas as variáveis que representaram o tamanho da árvore. Indivíduos com elevados CAP, altura e área de copa abrigaram uma maior quantidade de epífitas. Ao contrário do registrado no presente estudo, em levantamento realizado nas formações florestais secas e inundáveis de restinga amazônica, Quaresma et al. (2017) verificaram que o tamanho (diâmetro e altura) dos

indivíduos arbóreos não foi explicativo para abundância de epífitas, independentemente do tipo de floresta. Já outros estudos registraram a abundância de epífitas sob forófitos significativamente maior para forófitos com valores elevados de CAPs, alturas e área de copa (Dislich & Mantovani 2016, Wang et al. 2017), corroborando os resultados aqui encontrados. Diâmetro e altura estão intimamente ligados com a abundância de epífitas, e a combinação destes fatores aumenta a capacidade dos forófitos em hospedá-las (Chaves et al. 2016). O mesmo aconteceu no presente estudo onde a combinação de maiores CAPs, alturas e áreas de copa favoreceram a abundância de epífitas. Em florestas da restinga amazônica, os habitats não inundáveis apresentaram maior abundância de epífitas, independentemente do tamanho dos forófitos (Quaresma et al. 2017). Já o presente estudo verificou que indivíduos com maiores valores de CAP e área de copa no habitat não inundável tendem a apresentar maior abundância de epífitas.

Os forófitos apresentam uma junção de características únicas, dificultando a sugestão de atributos gerais que determinam a capacidade do mesmo em abrigar epífitas (Laube & Zotz 2006). Entretanto, os resultados aqui encontrados verificaram que a junção de características morfológicas relacionadas ao tamanho do indivíduo arbóreo estiveram associadas com a riqueza e abundância de epífitas, o que corroboram a literatura (Flores-Palacios & Garcia-Franco 2006, Sáyago et al. 2013, Dislich & Mantovani 2016, Wang et al. 2017).

5.6 Conclusão

Em nível de espécie arbórea, pode-se concluir que de uma maneira geral quanto maior o número de indivíduos maior a abundância de forófitos. Espécies com elevados valores de CAP tendem a apresentar maior quantidade de forófitos, enquanto que espécies com elevados valores de altura e área de copa não apresentaram uma maior quantidade de forófitos. A categoria de deciduidade não apresentou efeito na abundância de forófitos para cada espécie arbórea analisada. A interação entre maior quantidade de indivíduos, maior CAP e textura de casca rugosa em um espécie arbórea possibilita maior quantidade de indivíduos se comportando como forófitos.

Em relação ao potencial forofítico do indivíduo arbóreo, pode-se concluir que a maior probabilidade de uma árvore abrigar epífitas está associado ao CAP e ao tipo de mata de galeria, onde árvores com maiores valores de CAP em mata de galeria inundáveis tem maior

chance de abrigar epífitas. O potencial forofítico para riqueza de epífitas foi afetado exclusivamente pelo CAP. Já o potencial forofítico para abundância de epífitas nos forófitos foi influenciado por todas as variáveis que representaram o tamanho do indivíduo. Árvores com maiores valores de CAP, altura e área de copa tendem a abrigar maior abundância de epífitas. Indivíduos com maiores valores de CAP em mata de galeria não inundável também tendem a apresentar maior abundância de epífitas, enquanto que a interação entre altura e área de copa com tipo de mata de galeria não foi relevante para abundância de epífitas nos forófitos.

Portanto, o que torna uma árvore um bom forófito seria basicamente possuir CAP elevado para possibilitar maior área de superfície disponível e, conseqüentemente, aumentar a chance de ser colonizado por uma epífita. Por fim sugere-se que futuros estudos ecológicos a serem realizados com epífitas em matas de galeria do Brasil Central, como por exemplo a distribuição espacial das epífitas nos forófitos ou até mesmo estudos de dinâmica da comunidade epifítica, priorizem os forófitos das espécies arbóreas de maior abundância e indivíduos com CAP elevados, para que haja um esforço de campo efetivo e direcionado.

5.7 *Referências Bibliográficas*

- APG IV. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1-20. <https://doi.org/doi.org/10.1111/boj.12385>
- Bataghin, F. A., Muller, A., Pires, J. S. R., Barros, F., Fushita, A. T. & Scariot E. C. (2012). Riqueza e estratificação vertical de epífitas vasculares na Estação Ecológica de Jataí - Área de cerrado no Sudeste do Brasil. *Hoehnea*, 39(4), 615-626.
- Batista, J. A. N. & Bianchetti, L. B. (2003). Lista atualizada das Orquidaceae no Distrito Federal. *Acta Botanica Brasilica*, 17, p. 183-201.
- Benzing, D.H. (1990). **Vascular epiphytes: general biology and related biota**. Cambridge University Press, New York. 354p.
- Callaway, R. M., Reinhart, K. O., Moore, G. W., Moore, D. J., & Pennings S. C. (2002). Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132, 221–230. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0943-3>
- Chaves, C. J. N., Dyonisio, J. C., & Rossatto, D. R. (2016). Host trait combinations drive abundance and canopy distribution of atmospheric bromeliad assemblages. *AoB PLANTS*, 8, plw010. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw010>
- Dejean, A., Olmsted, I., Snelling, R. R. (1995). Tree-Epiphyte-Ant Relationships in the Low Inundated Forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica*, 27(1), 57-70.
- Dislich, R., & Mantovani, W. (2016). Vascular epiphyte assemblages in a Brazilian Atlantic Forest fragment: investigating the effect of host tree. *Plant Ecology*, 217, 1-12. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0553-x>
- Einmann, H. J. R., Beyschlag J., Hofhansl F., Wanek, W., & Zotz, G. (2015). Host tree phenology affects vascular epiphytes at the physiological, demographic and community level. *AoB PLANTS*, 7, plu073. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu073>
- Felfili, J. M., Mendonça, R.C., Walter, B. M. T., Silva-Júnior, M. C., Nóbrega, M. G. G., Fagg, C.W., Sevilha, A.C., & Silva, M. A. (2001). Flora fanerogâmica das Matas de Galeria e Ciliares do Brasil Central. In: Ribeiro, J. F., Fonseca, C. E. L., & Sousa-Silva,

- J. C. (eds.) **Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria**. Planaltina Embrapa Cerrados. Pp. 193-209.
- Ferreira, J. N., & Ribeiro, J. F. (2001). Ecologia da inundação em Matas de galeria. In: Ribeiro J.F.; Fonseca, C.E.L.& Souza-Silva, J.C. (eds.). **Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria**. Planaltina Embrapa Cerrados, p. 425-451.
- Flores-Palacios, A., & Garcia-Franco, J. G. (2006). The relationship between tree size and epiphyte specie richness: testing four different hypotheses. **Journal of Biogeography**, 33, 323-330. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01382.x>
- Fontes, C.G. & Walter, B.M.T. 2011. Dinâmica do componente arbóreo de uma mata de galeria inundável (Brasília, Distrito Federal) em um período de oito anos. *Revista Brasileira de Botânica*, 34, 145-158. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000200002>
- 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. <https://doi.org/10.1590/2175-7860200960109>
- Gentry, A. H., & Dodson, C. H. (1987). Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 74, 205-233.
- Guarino, E. S. G., & Walter, B. M.T. 2005. Fitossociologia de dois trechos inundáveis de matas de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, 19, 431-442.
- Laube, S., & Zotz, G. (2006). Neither Host-specific nor Random: Vascular Epiphytes on Three Tree Species in a Panamanian Lowland Forest. **Annals Botany**, 97(6), 1103-1114. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl067>
- Lorenzi, H. (2008). **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 5.ed. Ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, v.1. 384p.
- 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, e232018. <http://dx.doi.org/10.1590/2236-8906-23/2018>.

- Moffett, M. W. & Lowman, M. D. (1995). Canopy Access Techniques. In: Lowman, M. D. & Nadkarni, N. M. (eds.). **Forest Canopies**. 1 ed. California, USA: Academic Press, p.3-26.
- Oliveira, R. P. (2013). **Comunidades epifítica e arbórea em matas de galeria no Distrito Federal, Brasil**. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília - UnB. 86p.
- Oliveira, R. P., & Arcela, V. (2014). Distribuição vertical e valor de importância das epífitas vasculares da Reserva Biológica do Guará, Brasília, DF. **Heringeriana**, 8(1), p. 20-31.
- PPG I. (2016). A community-based classification for extant ferns and lycophytes. **Journal of Systematics and Evolution**, 54, 6, p. 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Quaresma, A. C., Piedade, M. T. F., Wittmann, F., & ter Steege, H. (2018). Species richness, composition, and spatial distribution of vascular epiphytes in Amazonian black-water floodplain forests. **Biodiversity and Conservation**, 27, 1981-2002. <https://doi.org/10.1590/1806-90882017000200002>
- R Core Team. (2017). **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (2008). As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. & Ribeiro, J. F. (eds.). **Cerrado: ecologia e flora**. 1 ed. Brasília/DF: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica. v.1, 151-212.
- Rudolph, D., Rauer, G., Nieder, J., & Barthlott, W. (1998). Distributional patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a western andean rain forest in Ecuador. **Selbyana**, 19(1), p. 27-33.
- Sampaio, A. B., Walter, B. M. T., & Felfili, J. M. (2000). Diversidade e distribuição de espécies arbóreas em duas Matas de Galeria na micro-bacia do Riacho Fundo, Distrito Federal. **Acta Botânica Brasilica**, 14, 197-214.
- Sáyago, R, Lopezaraiza-Mikel, M., Quesada M., Alvarez-Añorve, M. Y., Cascante-Marín A., & Bastida, J. M. (2013). Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. **Proceedings of the Royal Society**, 280, 2012-2821. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2821>

- Silva-Júnior, M. C., & Pereira, B. A. S. (2009). + **100 Árvores do Cerrado - Mata de Galeria: guia de campo**. Ed. Rede de Sementes do Cerrado. 288 p.
- Trapnell, D., & Hamrick, J. (2006). Variety of Phorophyte Species Colonized by the Neotropical Epiphyte, *Laelia rubescens* (Orchidaceae). **Selbyana**, 27(1), 60-64.
- Vergara-Torres, C. A., Pacheco-Álvarez, M. C., & Flores-Palacios, A. (2010). Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, 26, 563-570. <https://doi.org/10.1017/S0266467410000349>
- 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. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu092>
- Wang, Q., Guan, W., Wonge, M. H. G., Ranjitkar, S., Sun, W., Pan, Y. El-Kassaby, Y. A. & Shen, L. (2017). Tree size predicts vascular epiphytic richness of traditional cultivated tea plantations in Southwestern China. *Global Ecology and Conservation*, 10, 147-153. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.03.002>
- Zotz, G. (2016). **Plants on plants: The biology of vascular epiphytes**. Cham, Switzerland: Springer.
- Zotz G, Winter K. 1994. A one-year study on carbon, water and nutrient relationships in tropical C3-CAM hemi-epiphytes, *Clusia uvitana* Pittier. **New Phytologist**, 127,45–60.
- Zotz, G., & Vollrath, B. (2003). The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. **Journal of Tropical Ecology**, 19(1), p. 81-90.

5.8 Material Suplementar

Tabela MS1. 1 Descrição dos modelos utilizados para o cálculo da abundância de forófitos por espécie arbórea (Nf), da probabilidade de um indivíduo ser forófito (Pfor), da riqueza de epífitas nos indivíduos forófiticos (Repi) e, da abundância de epífitas nos indivíduos forófiticos (Aepi) em relação as variáveis preditoras em matas de galeria inundáveis e não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. Ni = abundância de indivíduos por espécie arbórea, MdCAP = mediana de circunferência a altura do peito da espécie arbórea, MdAlt = mediana de altura da espécie arbórea, MdAC = mediana de área de copa da espécie arbórea, Dec = categoria de deciduidade da espécie arbórea, TC = categoria de textura da casca da espécie arbórea, CAP = circunferência a altura do peito do indivíduo arbóreo, Alt = altura total do indivíduo arbóreo, AC = área de copa do indivíduo arbóreo, habitat = tipo de mata de galeria (inundável e não inundável). GLM = modelo linear generalizado, GLMM = modelo misto linear generalizado.

Modelos	Equações	Unidade amostral	Distribuição
Modelo 1 (GLM)	$Nf = Ni + MdCAP + MdAlt + MdAC + Dec + TC$	Espécie arbórea	Poisson
Modelo 2 (GLMM)	$Pforófito = CAP + Alt + AC + Habitat + (1 especie)$	Indivíduo arbóreo	Binomial
Modelo 3 (GLMM)	$Repi = CAP + Alt + AC + Habitat + (1 especie)$		Poisson
Modelo 4 (GLMM)	$Aepi = CAP + Alt + AC + Habitat + (1 especie)$		
Regressão simples para variáveis significativas do modelo 1	$Nf = \alpha + \beta Ni$	Espécie arbórea	Poisson
	$Nf = \alpha + \beta MdCAP$		
	$Nf = \alpha + \beta MdCAP$		
	$Nf = \alpha + \beta MdAC$		
Modelos de interação para variáveis significativas do modelo 1	$Nf = \alpha + \beta Ni * \gamma TC$	Espécie arbórea	Poisson
	$Nf = \alpha + \beta Ni * \gamma MdCAP$		
	$Nf = \alpha + \beta Ni * \gamma MdAC$		
Modelo misto de interação para as variáveis significativas do modelo 2	$Pforófito = \alpha + \beta CAP * \gamma Habitat + (1 especie)$	Indivíduo arbóreo	Binomial
Modelo misto de interação para as variáveis significativas do modelo 3	$Repi = \alpha + \beta CAP * \gamma Habitat + (1 especie)$	Indivíduo arbóreo	Poisson
Modelos mistos de interação para variáveis significativas do modelo 4	$Aepi = \alpha + \beta CAP * \gamma Habitat + (1 especie)$	Indivíduo arbóreo	Poisson
	$Aepi = \alpha + \beta Alt * \gamma Habitat + (1 especie)$		
	$Aepi = \alpha + \beta AC * \gamma Habitat + (1 especie)$		

Tabela MS1. 2 Espécies arbóreas amostradas em 1 ha de matas de galeria inundáveis e não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. Ni = Número de indivíduos, Nf = Número de forófitos, Nf/Ni = razão entre número de forófitos e número de indivíduos, MdCAP = mediana de circunferência altura do peito (cm), MdAlt = mediana de altura total (m), MdAC = mediana de área de copa (m²), R_epi = riqueza de epífitas, A_epi = abundância de epífitas, Dec. = deciduidade, D = decídua, SD = semi-decídua, SV = sempre verde, T.C. = tipo de casca, I = ocorre somente em mata de galeria inundável, NI = ocorre somente em mata de galeria não inundável, I_NI = ocorre nas duas matas, n.a. = não se aplica. Espécies distribuídas em ordem alfabética. Voucher depositado no herbário CEN.

Espécie	Voucher	Nf	Ni	Nf/Ni	MdCAP	MdAlt	MdAC	R_epi	A_epi	Dec.	T.C.	Habitat
<i>Alchornea glandulosa</i> subsp. <i>iricurana</i> (Casar.) Secco	BW-3767	3	12	0.25	63.5	15.5	24.3	5	15	SD	liso	I_NI
<i>Amaioua corymbosa</i> Kunth	RPO-124	1	9	0.11	25	7	8.2	1	1	SV	aspero	NI
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	RPO-067	24	56	0.43	44	9.5	12.6	12	203	SV	rugoso	I_NI
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	-	3	3	1	155	27	141.4	8	96	D	rugoso	NI
<i>Andira vermifuga</i> (Mart.) Benth.	JAR-3595	1	4	0.25	79.5	17	27.5	7	42	D	aspero	I_NI
<i>Aniba heringeri</i> Vattimo-Gil	EG-431	0	3	0	20.9	4	3.1	0	0	SV	liso	I
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	-	1	1	1	183	28	62.8	5	28	SD	liso	NI
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg.	-	3	7	0.43	90	18	23.6	7	55	D	rugoso	NI
<i>Aspidosperma discolor</i> A.DC.	-	1	4	0.25	67.5	16	34.2	3	5	D	aspero	NI
<i>Aspidosperma parvifolium</i> A.DC.	-	1	1	1	69	23	46.7	1	1	D	rugoso	NI
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart. & Zucc.	-	0	1	0	51.8	8	15.7	0	0	D	aspero	NI
<i>Aspidosperma subincanum</i> Mart.	-	7	9	0.78	74	20	31.4	4	116	D	aspero	NI
<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott	JBP-800	0	1	0	24	7	6.3	0	0	SD	aspero	NI
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	UB-32143	1	5	0.2	33	8	3.5	3	10	SD	rugoso	NI
<i>Buchenavia tomentosa</i> Eichler	-	3	3	1	136.5	22	84.8	5	56	SV	rugoso	NI
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	BW-2238	2	3	0.67	33	6	6.3	2	3	D	liso	NI
<i>Cabrlea canjerana</i> (Vell.) Mart.	-	0	1	0	21	5	3.1	0	0	SV	aspero	NI
<i>Callisthene major</i> Mart. & Zucc.	BW-4405	1	2	0.5	139.5	17.5	92.7	6	36	SD	aspero	NI
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	BW-2338	44	98	0.45	41	11	11.4	17	298	SV	rugoso	I_NI
<i>Campomanesia velutina</i> (Cambess.) O.Berg	AAS-770	0	4	0	23.15	11.5	7.5	0	0	D	liso	I_NI
<i>Cardiopetalum calophyllum</i> Schldtl.	ABS-133	0	2	0	22.3	9	5.9	0	0	SV	aspero	I_NI
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	AAS-001	1	4	0.25	35.5	11.5	12.6	2	3	SD	rugoso	NI

<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	RPO-121	1	1	1	42	11	15.7	1	1	SV	aspero	NI
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	BW-2161	0	3	0	20	6.5	1.6	0	0	SV	aspero	I
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers) A.C.Sm.	BW-4455	2	42	0.05	26.5	6	9.4	4	9	SD	aspero	I_NI
<i>Chionanthus trichotomus</i> (Vell.) P.S. Green	RPO-057	2	2	1	34.5	10	9.4	1	9	SV	liso	I
<i>Citronella gongonha</i> (Mart.) R.A.Howard	RPO-130	0	1	0	40.5	8.5	12.6	0	0	SV	aspero	I
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	BW-3750	10	15	0.67	121	20	56.5	11	149	D	rugoso	I_NI
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	-	0	2	0	38	8	15.1	0	0	D	aspero	NI
<i>Cordia macrophylla</i> (K.Schum.) Kuntze	-	4	12	0.33	25.5	5	6.7	5	17	SV	aspero	NI
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	ABS-169	0	1	0	29.1	5	3.1	0	0	SV	aspero	NI
<i>Cryptocaria aschersoniana</i> Mez	RPO-146	3	6	0.5	48	16	20.4	6	48	SV	aspero	NI
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	ABS-122	0	2	0	41.25	12.5	24.3	0	0	SD	aspero	NI
<i>Cyathea phalerata</i> Mart.	BW-2215	9	19	0.47	29.5	2.5	4.9	3	40	SV	rugoso	I
<i>Cybianthus gardneri</i> (A.DC.) G.Agostini	RPO-133	0	3	0	21	10	1.6	0	0	SV	liso	I
<i>Dalbergia densiflora</i> Benth.	ABS-024	1	1	1	138.8	21	86.4	2	3	D	aspero	NI
<i>Dendropanax cuneatum</i> (DC.) Decne & Planch.	BW-3766	6	10	0.6	31.55	10	8.2	3	30	D	aspero	I_NI
<i>Diospyros hispida</i> A.DC.	ABS-008	4	5	0.8	56	12	23.6	7	42	D	liso	NI
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers	RPO-090	4	4	1	110.5	18.5	45.2	6	46	SV	liso	NI
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) Macbr.	VA-052	1	1	1	22	6	9.4	1	2	SV	aspero	I
<i>Ephedrantus</i> sp.	RPO-153	0	1	0	49	17	33	0	0	SV	liso	NI
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	BW-2173	2	34	0.06	37.5	12	12.6	2	4	SV	liso	I
<i>Faramea hyacinthina</i> Mart.	EG-488	2	27	0.07	29	5	4.7	3	4	SV	rugoso	I_NI
<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A.Rich.	BW-3294	1	9	0.11	29	7	6.3	1	3	SV	aspero	NI
<i>Ferdinandusa speciosa</i> Pohl	RPO-053	40	78	0.51	46	10	4.7	12	139	SV	rugoso	I
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	-	0	1	0	17	6	7.1	0	0	SV	liso	NI
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schmidt) Lundell	MCA-079	0	1	0	16	2.5	0.8	0	0	SV	liso	NI
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	BW-4014	4	7	0.57	45	11	11.8	5	49	SD	aspero	I_NI
<i>Guarea macrophylla</i> subsp. <i>tuberculata</i> (Vell.) T.D.Penn.	RPO-063	1	1	1	19.4	5	2.4	1	1	SD	aspero	I
<i>Guatteria sellowiana</i> Schlttdl.	RPO-068	4	7	0.57	54	11	9.4	5	43	D	liso	NI
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	MCA-081	0	1	0	35	11	9.4	0	0	D	aspero	NI

<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schldl.	ABS-081	2	2	1	57.4	10.5	12.2	3	10	SV	liso	NI
<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S.Grose	BW-6513	3	9	0.33	37.8	12	9.4	6	19	D	rugoso	I
<i>Hedyosmum brasiliense</i> Mart. ex Miq.	BW-4460	1	17	0.06	19	5	4.7	1	4	SV	aspero	I
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	ABS-176	1	1	1	112.9	18	55	1	1	SD	liso	NI
<i>Ilex affinis</i> Gardner	RPO-061	3	7	0.43	25	8	1.6	2	7	SV	liso	I
<i>Ilex brasiliensis</i> (Spreng.) Loes.	RPO-060	0	2	0	24.95	9.5	4.7	0	0	SV	aspero	I
<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	RPO-120	2	8	0.25	30	10.5	9.8	2	5	SD	liso	I_NI
<i>Ixora brevifolia</i> Benth.	MCA-198	0	2	0	27.5	6.5	15.5	0	0	SV	liso	NI
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	BW-3307	1	1	1	101	22	4.7	2	7	D	aspero	NI
<i>Lamanonia brasiliensis</i> Zickel & Leitão	RPO-109	0	3	0	79	18	33	0	0	SD	aspero	I
<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	BW-2285	8	19	0.42	41	12	9.4	7	49	SD	aspero	I_NI
<i>Licania apetala</i> (E.Mey.) Fritsch	MCA-063	4	19	0.21	36.5	12	9.4	6	18	SV	rugoso	I_NI
<i>Luehea grandiflora</i> Mart. & Zucc.	CGF-115	3	3	1	63.2	17	22	3	6	D	aspero	NI
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	AAS-1585	0	3	0	32	13	15.7	0	0	SV	rugoso	NI
<i>Macropelplus ligustrinus</i> (Tul.) Perkins	RPO-070	1	6	0.17	20.25	6	7.1	1	1	SV	aspero	NI
<i>Magnolia ovata</i> St.-Hill.	ABS-127	32	112	0.29	33	9.5	7.5	15	132	SD	aspero	I_NI
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl	BW-2232	0	5	0	28	11	9.4	0	0	D	aspero	NI
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	BW-2338	3	12	0.25	23.5	7	5.6	2	6	SV	aspero	NI
<i>Maytenus floribunda</i> Reissek	-	1	4	0.25	33.5	11	11.8	1	2	SV	aspero	NI
<i>Metrodorea stipularis</i> Mart.	BW-3736	9	32	0.28	32.5	10	11.8	11	90	SV	rugoso	NI
<i>Miconia chartacea</i> Triana	BW-4851	11	65	0.17	23.2	8	7.1	5	19	SV	liso	I
<i>Miconia cuspidata</i> Naudin	ABS-012	2	31	0.06	25	12	9.4	2	5	SV	liso	I_NI
<i>Miconia dodecandra</i> Cogn.	ABS-130	0	9	0	22	6	4.7	0	0	SV	liso	I
<i>Miconia pepericarpa</i> DC.	ABS-003	0	1	0	17	10	7.1	0	0	SV	liso	I
<i>Micropholis gardneriana</i> (A.DC.) Pierre	RPO-116	1	2	0.5	60.2	17	17.3	1	8	SV	aspero	I
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	MCA-070	3	8	0.38	32.5	11.5	16.5	2	11	SV	aspero	I_NI
<i>Mouriri glazioviana</i> Cogn.	MCA-078	0	1	0	22	5	1.2	0	0	SV	aspero	NI
<i>Myrcia fenzliana</i> O.Berg	RPO-064	5	17	0.29	26	8.5	7.1	5	35	SV	aspero	I_NI
<i>Myrcia laruotteana</i> Cambess.	RPO-056	0	5	0	19	9	4.7	0	0	SV	liso	I

<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	BW-4013	2	7	0.29	24.7	8.5	3.1	3	5	SV	aspero	I_NI
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	ABS-134	0	1	0	29.4	7	4.7	0	0	D	liso	NI
<i>Myrcia venulosa</i> DC.	BW-3445	1	2	0.5	24.1	6.5	5.5	1	1	SV	aspero	I
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	RPO-047	0	1	0	33	7	1.6	0	0	SV	aspero	NI
Myrtaceae 1	RPO-145	0	1	0	85	19	47.1	0	0	SV	aspero	NI
<i>Nectandra hihua</i> (Ruiz & Pav.) Rohwer	RPO-118	3	5	0.6	56.25	17	27.1	4	43	SV	liso	NI
<i>Nectandra leucanta</i> Nees	RPO-046	7	12	0.58	64	15	33	8	60	SV	aspero	I_NI
<i>Nectandra nitidula</i> Nees	RPO-139	3	9	0.33	124	21	81.7	4	9	SV	aspero	I
<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez	-	4	7	0.57	29	9	9.4	6	101	SV	aspero	NI
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez	RPO-045	13	25	0.52	69	14	18.1	7	59	SV	liso	I_NI
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	RPO-106	1	2	0.5	26	10	9.4	1	7	SV	liso	I
<i>Ocotea spixiana</i> (Nees) Mez	KMGB-03	0	3	0	31.5	10	9.4	0	0	SV	liso	NI
<i>Ouratea salicifolia</i> (A.St.-Hil. & Tul.) Engl.	RPO-048	0	3	0	40	15	9.4	0	0	SV	aspero	NI
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. Ex Baill.	BW-2282	2	5	0.4	19	5	1.6	2	6	SV	aspero	I_NI
<i>Piper aduncum</i> L.	MCS-025	0	1	0	19	4	3.1	0	0	SV	liso	NI
<i>Piper tectoniifolium</i> Kunth	MCS-028	0	1	0	26.55	7.25	5.3	0	0	SV	liso	I
<i>Piptocarpha macropoda</i> (DC.) Baker	BW-3442	3	22	0.14	79	20.5	65.2	6	22	SD	rugoso	NI
<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel	-	3	6	0.5	75	17	11.8	10	53	SD	aspero	NI
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	ABS-193	1	1	1	31.6	8	2.4	1	4	SV	rugoso	NI
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	ABS-128	1	1	1	21	7.5	5.5	2	7	SV	aspero	I
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	RPO-049	1	4	0.25	26.5	9.5	7.1	1	1	SV	rugoso	NI
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	RVN-024	0	4	0	36	12	10.6	0	0	SV	rugoso	NI
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	BW-4476	28	129	0.22	36.45	11.5	10.8	14	168	SV	aspero	I_NI
<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	BW-2189	29	58	0.5	34.5	9	4	16	146	SV	aspero	I_NI
<i>Prunus chamissoana</i> Koehne	-	9	14	0.64	21.95	10	6.6	4	20	SV	aspero	I_NI
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	BW-4474	3	32	0.09	50	11	14.1	3	11	SV	aspero	I_NI
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	BW-2172	1	1	1	20	6	5.1	0	2	SV	aspero	I
<i>Psychotria mapourioides</i> DC.	RPO-055	0	2	0	131	26	102.1	0	0	SV	aspero	I
<i>Qualea dichotoma</i> (Mart.) Warm.	BW-3868	7	8	0.88	17	4	0	10	103	D	rugoso	NI

<i>Qualea multiflora</i> Mart.	BW-3295	0	1	0	16	6	3.1	0	0	D	liso	NI
<i>Richeria grandis</i> Vahl	ABS-021	37	87	0.43	50	12	9.4	19	162	SV	rugoso	I
<i>Roupala montana</i> Aubl.	EG-323	1	2	0.5	39	9.75	9	1	2	SD	rugoso	NI
<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.	RPO-087	1	1	1	170	29	182.2	2	31	SD	aspero	NI
<i>Salacia elliptica</i> (Mart. ex Schult.) G.Don	MCA-075	2	6	0.33	21	5	5.9	4	19	SV	aspero	NI
<i>Schefflera calva</i> (Cham.) Frodin & Fiaschi	RPO-104	1	6	0.17	39.5	11.5	16.1	1	3	SV	aspero	I_NI
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	-	1	2	0.5	56.75	10.5	34.6	2	5	D	liso	NI
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	BW-2207	0	2	0	30.5	7.5	5.5	0	0	SD	liso	NI
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	RPO-105	0	9	0	18	7	3.1	0	0	SV	liso	NI
<i>Siphoneugena densiflora</i> O.Berg	MPN-372	0	1	0	19	4	3.1	0	0	SD	liso	NI
<i>Sloanea lasiocoma</i> K. Schum.	ABS-154	3	8	0.38	61.5	18	50.3	6	23	SV	liso	NI
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger	RPO-092	1	1	1	41	9	7.1	1	2	SV	aspero	NI
<i>Styrax camporum</i> Pohl	BW-2279	1	8	0.13	21.25	6	6	1	1	SV	aspero	NI
<i>Swartzia parvipetala</i> (R.S.Cowan) Mansano	RPO-122	0	1	0	37	10	11	0	0	SV	aspero	NI
<i>Symplocos revoluta</i> Casar.	ABS-183	0	2	0	17	4	1.6	0	0	SD	aspero	NI
<i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeels	EG-427	2	14	0.14	50	12	56.5	2	4	SD	rugoso	I_NI
<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.	UB-41174	3	4	0.75	105.5	24.5	127.6	5	27	D	aspero	NI
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	BW-2200	30	70	0.43	53.75	13	19.2	18	263	SD	aspero	I_NI
<i>Tapura amazônica</i> Poepp. & Endl.	BW-2275	0	2	0	28.95	6.75	4.5	0	0	SD	aspero	NI
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	-	6	6	1	106.4	21.5	71.5	12	118	D	aspero	NI
<i>Tibouchina candolleana</i> (DC.) Cogn	BW-3444	0	24	0	25.5	7.25	5.5	0	0	SD	liso	I_NI
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	BW-4712	0	1	0	48	14	23.6	0	0	SV	liso	NI
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	BW-3310	2	10	0.2	30	11	12.2	1	5	SD	aspero	NI
<i>Virola urbaniana</i> Warb.	BW-2190	8	35	0.23	87	19	27.5	9	35	SV	aspero	I
<i>Xylopia emarginata</i> Mart.	BW-2340	17	47	0.36	20.6	9	7.1	7	37	SV	aspero	I
<i>Xylopia sericea</i> A.St.-Hil.	BW-2226	1	9	0.11	32	12	12.6	1	1	SV	aspero	I_NI
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	JBP-908	0	3	0	19	8.5	0	0	0	SD	aspero	NI
Total Geral	n.a.	533	1665	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.	3608	n.a.	n.a.	n.a.

Tabela MS1. 3 Resultados dos modelos gerais. Modelo 1 (GLM com distribuição de Poisson) explicando a abundância de forófitos por espécie arbórea em matas de galeria inundáveis e não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. CAP = circunferência altura do peito, Dec = decíduidade, D = decídua, SD = semi-decídua, SV = sempre-verde, TC = textura da casca. Modelo 2 (GLMM com distribuição de binomial) explicando a probabilidade de um indivíduo ser forófito em matas de galeria inundáveis (MGI) e não inundáveis (MGNI). Modelo 3 e 4 (GLMM com distribuição de Poisson) explicando a riqueza e abundância de epífitas nos forófitos, respectivamente, em matas de galeria inundáveis (MGI) e não inundáveis (MGNI). Negrito representa as variáveis significativas do modelo ($p < 0,05$).

Modelo 1			
Variáveis	Coefficientes	Erro padrão	<i>p</i> value
(Intercept)	0.907	0.140	8.4e⁻¹¹
Número de indivíduos	0.624	0.024	< 2e⁻¹⁶
CAP	0.540	0.138	9.5e⁻⁰⁵
Altura	-0.078	0.127	0.5
Área de copa	-0.364	0.110	9.2e⁻⁰⁴
DecSD	-0.200	0.172	0.24
DecSV	-0.069	0.153	0.65
TCAspero	0.907	0.140	8.4e⁻¹¹
TCrugoso	0.518	0.099	1.6e⁻⁰⁷
Modelo 2			
Variáveis	Coefficientes	Erro padrão	<i>p</i> value
(Intercept)	-0.708	0.1538	4.16e ⁻⁰⁶
CAP	1.069	0.1286	< 2e ⁻¹⁶
Altura	0.042	0.1067	0.69
Área de copa	0.159	0.1071	0.14
habitatMGNI	-0.537	0.1843	0.004
Modelo 3			
Variáveis	Coefficientes	Erro padrão	<i>p</i> value
(Intercept)	0.485	0.045	< 2e ⁻¹⁶
CAP	0.169	0.043	7.2e ⁻⁰⁵
Altura	0.1	0.052	0.0517
Área de copa	0.078	0.042	0.0627
habitatMGNI	0.043	0.075	0.566
Modelo 4			
Variáveis	Coefficientes	Erro padrão	<i>p</i> value
(Intercept)	1.669	0.073	< 2e ⁻¹⁶
CAP	0.317	0.024	< 2e ⁻¹⁶
Altura	0.161	0.031	1.2e⁻⁰⁷
Área de copa	0.121	0.023	2.2e⁻⁰⁷
habitatMGNI	-0.232	0.074	0.001

Tabela MS1. 4 Valores de eigenvalue e percentual de variação para cada eixo (PC) da análise de componentes principais (PCA) para distribuição das espécies com mais de cinco indivíduos como forófitos em matas de galeria inundáveis e não inundáveis no Distrito Federal, Brasil.

PC	Eigenvalue	Percentual de variação (%)	Percentual de variação Cumulativo (%)
PC1	3.07	61.40	61.40
PC2	1.59	31.80	93.20
PC3	0.16	3.11	96.31
PC4	0.13	2.50	98.81
PC5	0.06	1.19	100.00

Tabela MS1. 5 Espécies de epífitas amostradas em matas de galeria inundáveis (MGI) e não inundáveis (MGNI) no Distrito Federal, Brasil. Ni = abundância da espécie. Voucher depositado no herbário CEN.

Espécie	Ni MGI	Ni MGNI	Ni Total	Voucher
<i>Acianthera ramosa</i> (Barb.Rodr.) F.Barros	12	0	12	RPO-127
<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker	4	9	13	RPO-153
<i>Anathalis laciniata</i> (Barb.Rodr.) Luer & Toscano	84	24	108	RPO-079
<i>Asplenium praemorsum</i> Sw.	2	28	30	RPO-148
<i>Billbergia porteana</i> Brong. ex Beer	9	5	14	RPO-154
<i>Brassavola tuberculata</i> Hook.	3	0	3	RPO-050
<i>Bulbophyllum plumosum</i> (Barb.Rodr.) Cogn.	3	130	133	RPO-076
<i>Campylocentrum neglectum</i> (Rchb.f. & Warm.) Cogn.	90	21	111	RPO-100
<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée	67	118	185	RPO-094
<i>Catasetum</i> sp.(Estéril)	8	0	8	RPO-129
<i>Comparettia coccinea</i> Lindl.	0	2	2	RPO-119
<i>Cyclodium meniscioides</i> (Willd.) C.Presl	18	0	18	RPO-041
<i>Dryadella ana-paulae</i> V.P.Castro et al.	12	0	12	RPO-078
<i>Elaphoglossum badinii</i> Novelino	47	0	47	RPO-022
<i>Encyclia osmantha</i> (Barb.Rodr.) Schltr.	0	6	6	RPO-018
<i>Epidendrum avicula</i> Lindl.	151	91	242	RPO-071
<i>Epidendrum campaccii</i> Hágsater & L.Sánchez	55	12	67	RPO-019
<i>Epidendrum densiflorum</i> Lindl.	2	0	2	RPO-151
<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	2	0	2	RPO-113
<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw.	0	10	10	RPO-102
<i>Gomesa varicosa</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	0	3	3	RPO-037
<i>Ionopsis utricularioides</i> (Sw.) Lindl.	11	0	11	RPO-038
<i>Isabelia violacea</i> (Lindl.) van den Berg & M.W.Chase	12	249	261	RPO-101
<i>Lindsaea guianensis</i> (Aubl.) Dryand.	7	2	9	RPO-039
<i>Peperomia campinasana</i> C.DC.	7	173	180	RPO-080
<i>Peperomia loxensis</i> Kunth	24	431	455	RPO-082
<i>Philodendron bipinnatifidum</i> Schott	2	5	7	EG-790
<i>Philodendron guaraense</i> E.G.Gonç.	55	12	67	RPO-086
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	4	6	10	RPO-042
<i>Pleopeltis minima</i> (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai	7	18	25	RPO-149
<i>Polystachia foliosa</i> (Hook.) Rchb.f.	0	36	36	RPO-077
<i>Rodriguezia decora</i> (Lem.) Rchb.f.	5	0	5	RPO-150
<i>Sauvetea laevilabris</i> (Lindl.) M.A.Blanco	11	0	11	RPO-034
<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.	36	514	550	RPO-136
<i>Serpocaulon fraxinifolium</i> (Jacq.) A.R.Sm.	354	0	354	RPO-114
<i>Thelypteris longifolia</i> (Desv.) R.M.Tryon	3	0	3	RPO-132
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	539	52	591	RPO-097
<i>Vanilla chamissonis</i> Klotzsch	5	0	5	RPO-137
TOTAL GERAL	1651	1957	3608	

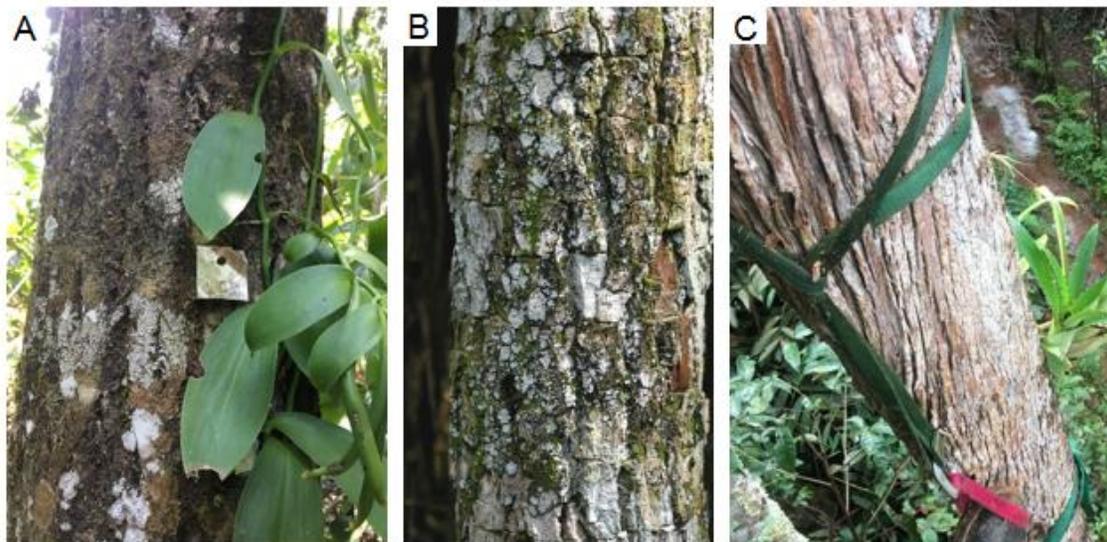


Figura MS1.1 Exemplos da textura de casca rugosa das três espécies arbóreas com maior número de forófitos em matas de galeria inundáveis e não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. A = *Calophyllum brasiliense* com fissuras acentuadas em formato de losangos, colonizado pela orquídea *Vanilla chamissonis*, B = *Ferdinandusa speciosa* com fissuras e gretas acentuadas na casca, e C = *Richeria grandis* com fissuras acentuadas e contínuas, colonizado pelas bromélias *Aechmea bromeliifolia* e *Tillandsia tenuifolia*.

**6 CAPÍTULO 2: REDES DE INTERAÇÃO FORÓFITOS-EPÍFITAS EM
MATAS DE GALERIA INUNDÁVEIS E NÃO INUNDÁVEIS**



6.1 *Introdução*

As epífitas são plantas que se estabelecem diretamente sobre o tronco ou galhos das árvores sem causar danos ao hospedeiro (Benzig 1990, Zotz 2013). A interação entre epífita e forófito é uma relação onde as epífitas se beneficiam pela posição favorável de estar em cima das árvores, o que favorece o acesso a luz, enquanto que as árvores hospedeiras não são prejudicadas nem beneficiadas pela presença da epífita (Zotz 2016). A interação ecológica onde um organismo é beneficiado e o outro permanece em situação neutra é denominada comensalismo (Begon et al. 2007). O epifitismo é um dos tipos mais comuns de comensalismo que ocorrem em ambientes terrestres (Zottarelli et al. 2019). As relações epífitas e forófito podem ser avaliadas através de redes de interações, permitindo assim a interpretação de mecanismos responsáveis por moldar o grau de especialização das espécies na rede (Bluthgen et al. 2008).

As redes de interação entre epífitas e forófitos são bipartidas e apresentam ligações entre comunidade de forófitos (nível inferior) e comunidade de epífitas (nível superior). O uso de métricas descritivas de padrões de redes ecológicas permite compreender melhor as relações entre as epífitas e seus respectivos forófitos (Bascompte et al. 2003, Burns 2007). A conectância é uma métrica da rede que calcula a proporção de ligações potenciais que realmente foram observadas e também permite avaliar o nível de susceptibilidade da rede à perda de espécies (Dunne et al. 2002).

Outra métrica frequentemente utilizada na análise de interações entre epífitas e forófitos é o aninhamento (Burns 2007, Burns & Zotz 2010, Silva et al. 2010, Sáyago et al. 2013, Ceballos et al. 2016, Araújo 2019, Naranjo et al. 2019, Zottarelli et al. 2019). Nas redes bipartidas de interação, padrão aninhado significa que espécies especialistas de ambos os níveis interagem preferencialmente com espécies generalistas (Bascompte & Jordano 2007), onde a especialização recíproca é rara. Uma rede com alto valor de aninhamento é mais resistente à perda de especialistas, embora mais susceptível à perda de generalistas (Bascompte et al. 2003, Carvalheiro et al. 2014). Entende-se por espécie especialista na rede de epífitas-forófitos aquela que realiza ligações com uma ou poucas espécies do outro nível e com baixa frequência, o que pode ser associado como uma espécie rara e de baixa abundância. Uma rede com alta especialização e baixo aninhamento apresenta muitas espécies especialistas. Não existe um consenso quanto ao padrão de aninhamento das redes

de interação entre epífitas e forófitos para ambientes tropicais. Burns (2007), avaliando a relação epífita-forófito em florestas da Nova Zelândia e utilizando comparações com modelos nulos, encontrou padrão de aninhamento acima do esperado pelo acaso. O padrão aninhado encontrado por estes autores foi explicado pela sucessão ecológica das epífitas, onde indivíduos epifíticos mais velhos melhoram as condições ambientais dos forófitos para os futuros hospedeiros. Por outro lado, a ausência de padrão para o aninhamento foi verificada por Burns e Zotz (2010), onde foram utilizados dados de mais de 3700 epífitas encontradas em florestas tropicais do Panamá. Este autores relatam que o aninhamento da relação epífita-forófito não diferiu do esperado ao acaso.

A intensidade da interação entre epífita-forófito em redes bipartidas é definida pela abundância de indivíduos na ligação. A equidade das interações (*interaction evenness*) é uma métrica utilizada para calcular o quão semelhante são as interações na rede. Através da equidade das interações é possível avaliar uma tendência a interações dominantes, ou seja, se determinadas espécies apresentam uma maior abundância em suas interações (Dormann et al. 2009).

A generalidade da rede de epífitas e forófitos é representada pela quantidade média de espécies de forófito que as espécies de epífitas interagem (Sáyago et al. 2013, Ceballos et al. 2016). Altos valores de generalidade refletem em uma maior riqueza de forófitos, e consequentemente uma tendência a redes mais especializadas. A vulnerabilidade dos forófitos é fator determinante para existência de epífitas. O cálculo da métrica de vulnerabilidade no nível inferior da rede permite avaliar em média quantas espécies de epífita cada espécie de forófito hospeda (Sáyago et al. 2013). Redes com elevados valores de vulnerabilidade tendem a ser mais susceptíveis a perda de espécies de epífitas, onde a extinção de apenas uma espécie de forófito pode ter como consequência a perda de mais de uma espécie de epífita.

Além de métricas em âmbito de rede, podemos utilizar métricas em âmbito de espécie dentro da rede. A força da espécie (*species strength*) é um exemplo deste tipo de métrica, definida pela quantidade e intensidade de interações que determinada espécie apresenta na rede (Gilarranz et al. 2012). Nem todas as interações são igualmente fortes, assim uma espécie que se liga a várias outras terá interações com diferentes pesos. O peso de cada ligação está relacionado com a abundância de indivíduos da espécie ocorrentes na interação

(Gilarranz et al. 2012). Entretanto, um fator importante e que vai influenciar no peso das interações é o tipo de ambiente em que as comunidades interagem (Burns & Zotz 2010). Ambientes florestais com elevada riqueza e abundância de epífitas e forófitos tendem a apresentar maiores valores de força da espécie.

As matas de galeria do bioma Cerrado são ambientes propícios para ocorrência de epífitas, apresentando uma flora epifítica diversificada (Felfili et al. 2001, Ribeiro & Walter 2008). Estes ambientes apresentam dois subtipos: inundáveis e não-inundáveis (Ribeiro & Walter 2008). Em um dos poucos estudos realizados com epífitas neste mesmo bioma, Oliveira (2013) verificou maior riqueza epifítica em mata de galeria inundável (33 espécies) em relação a não-inundável (24 espécies), sugerindo que os ambientes mais úmidos de matas de galeria abrigam mais espécies de epífitas, provavelmente devido maior disponibilidade de forófitos e de água/umidade. A maior riqueza epifítica do ambiente inundável se opõe a menor riqueza arbórea, já bem definida para as matas de galeria inundáveis (Ferreira & Ribeiro 2001, Guarino & Walter 2005, Fontes & Walter 2011, Oliveira 2013).

Se por um lado os levantamentos florísticos indicam a presença de uma flora epifítica rica em espécies especialmente nas matas de galeria do Bioma, informações sobre a interação entre epífitas e forófitos ainda são raras para ambientes florestais do bioma Cerrado. Procurando preencher esta lacuna de conhecimento, o presente estudo teve o objetivo de compreender as relações epífitas-forófito em ambientes inundáveis e não inundáveis em áreas de mata de galeria no Cerrado. Quatro questionamentos nortearam este trabalho: Existe diferença entre os tipos de mata de galeria quanto às métricas de rede de interação? O grau de aninhamento entre epífitas e forófitos difere do esperado ao acaso? O tipo de mata de galeria afeta a abundância das espécies e conseqüentemente sua importância na rede? Como cada grupo botânico de epífita se comporta em relação às métricas de interação de rede?

Para responder estas perguntas foram testadas quatro hipóteses. H1: Por possuírem maior riqueza de forófitos, e conseqüentemente maior tamanho de rede, matas de galeria não inundáveis devem possuir menor conectância, aninhamento, equidade nas interações e vulnerabilidade, e maior generalidade e especialização na rede de interação epífita-forófito em comparação com matas de galeria não inundáveis. H2: Por terem as epífitas vasculares pouca capacidade de modificar o ambiente de ocorrência, o aninhamento da relação epífita-forófito não difere do esperado ao acaso. H3: Por exercer importante papel na ecologia da

epífita, o tipo de mata de galeria em que a espécie se encontra tem influência nos valores de força das espécies e nas abundâncias. H4: Os grupos botânicos de epífitas que possuem maior riqueza e abundância devem apresentar menor conectância, aninhamento, equidade nas interações e vulnerabilidade, e maior generalidade e especialização na rede.

6.2 *Material e métodos*

O presente estudo foi conduzido em duas matas de galeria inundáveis (MGI) e duas não inundáveis (MGNI) no Distrito Federal, Brasil. Foram alocados 10 transectos de 500 m² (100 m x 5 m), em ambiente inundável e 10 em ambiente não inundável (cinco transectos por mata), totalizando 0,5 ha de área amostral em cada ambiente. Para maiores detalhes da caracterização da área e amostragem ver metodologia geral (item 4).

Nos transectos foram registrados todos os forófitos com DAP \geq 5 cm e as respectivas epífitas vasculares ali hospedadas. Para caracterização da comunidade epifítica, todos os forófitos encontrados foram avaliados quanto a quantidade de espécies epifíticas e de indivíduos epifíticos presentes. A contagem dos indivíduos epifíticos foi realizada mediante a escalada do forófito (Perry 1978, Moffett & Lowman 1995, Sampaio et al. 2005). A identificação taxonômica das epífitas e dos forófitos foi realizada preliminarmente em campo, checando-se posteriormente os testemunhos (“vouchers”) coletados com material de herbário. A classificação botânica das espécies de angiospermas foi baseada no sistema *Angiosperm Phylogeny Group IV* (APG IV 2016), e das samambaias baseada no *Pteridophyte Phylogeny Group I* (PPG I 2016).

Foram analisadas as métricas de redes de interação epífitas-forófitos em MGI e MGNI. Duas matrizes (inundável e não inundável) foram estruturadas onde linhas representam os forófitos e colunas representam as epífitas. A matriz qualitativa é caracterizada pela presença e ausência, enquanto que a quantitativa é composta pela abundância das epífitas, representada pelos dados da matriz. Para caracterizar os parâmetros estruturais da rede de interações entre epífitas e forófitos foram calculadas as seguintes métricas: tamanho da rede, conectância e aninhamento, utilizando a matriz qualitativa e, equidade das interações, H², generalidade e vulnerabilidade, empregando a matriz quantitativa. Para análise em nível de espécie foi utilizada a métrica força da espécie.

O tamanho da rede foi representado pela soma do número total de espécies do nível inferior (forófitos) com as do nível superior (epífitas). A conectância pelo número de

interações observadas dividido pelo total de interações possíveis (Dunne et al. 2002). O nível de aninhamento das matrizes foi calculado utilizando o NODF (sigla em inglês: *Nestedness based on Overlap and Decreasing Fill*), que representa aninhamento baseado em sobreposição e preenchimento decrescente (Almeida-Neto et al., 2008). O NODF varia de 0 a 100 (menor a maiores valores de aninhamento, respectivamente). O NODF das comunidades em MGI e MGNI foram comparados com valores estimados por modelos nulos de Patefield (Galeano et al. 2008) para verificar se existe algum padrão ou se o aninhamento ocorre ao acaso (Bascompte et al. 2003). A equidade das interações foi calculada utilizando a matriz quantitativa e os valores variam de 0 a 1, onde maiores valores significam abundância similar entre as interações, e valores mais baixos significam que poucas interações são dominantes (Ceballos et al. 2016). O H^2 é uma medida quantitativa de especialização da rede que varia de 0 a 1, onde 1 representa uma rede perfeitamente especializada (Bluthgen et al. 2008). A Generalidade e vulnerabilidade foram consideradas como número médio ponderado de espécies de forófito por espécies epífitas, e espécies epífitas por espécie de árvore, respectivamente (Sáyago et al. 2013, Ceballos et al. 2016).

A força da espécie foi determinada como sendo a soma das dependências de uma espécie (Bascompte et al. 2006). Esta métrica visou quantificar a relevância da colonização de espécies de epífitas em espécies de forófitos. A força das espécies foi calculada como a soma dos valores da intensidade da interação (abundância de indivíduos da interação) de cada espécie de epífita (nível superior) com todos os forófitos e, de cada espécie de forófito (nível inferior) com todas as epífitas. Este parâmetro indica qual proporção de todas as interações observadas para uma dada espécie em relação a comunidade (Bascompte et al. 2006). Altos valores de força da espécie nos forófitos indica quais espécies de árvores hospedeiras são mais importantes para as epífitas naquele local. Altos valores de força da espécie para epífitas indicam maior capacidade de colonizar uma maior quantidade de indivíduos e de espécies arbóreas na área.

Os tipos de mata de galeria foram comparados quanto às métricas de conectância, conectância ponderada, força das espécies no nível superior e o nível inferior da rede, NODF e WNODF através de ANOVA. A normalidade das distribuições foi confirmada através do teste de Shapiro-Wilk. A unidade amostral para comparação das métricas analisadas foi o transecto (10 para cada subtipo de mata).

Por fim, as espécies de epífitas vasculares foram separadas em quatro grupos, orquídeas, bromélias, samambaias e demais famílias, para avaliação de métricas de rede. Os grupos foram definidos de acordo com a abundância e riqueza de espécies na área, além de representarem os principais grupos estudados e contrastados na sinúsia epifítica em ambientes tropicais (Zotz 2016). Para cada grupo também foram geradas matrizes para ambiente inundável e não inundável, seguindo o mesmo padrão descrito. As métricas citadas acima foram calculadas para cada um dos grupos em MGI e MGNI. Também foram gerados modelos nulos de Patefield para avaliar o aninhamento ponderado dos grupos. Foram feitas análises somente em nível de rede para os grupos citados.

Todas as análises foram conduzidas com o auxílio do programa R 3.4.2 (R Core Team 2017). As métricas de redes de interação foram calculadas através do pacote *bipartite* (Dormann et al. 2008).

6.3 Resultados

6.3.1 Comunidades epifíticas em matas de galeria inundáveis e não inundáveis

No total para os dois subtipos de mata foram registrados 3.608 indivíduos epifíticos, distribuídos em 38 espécies e 10 famílias botânicas (Tabela 2.1). Orchidaceae foi a família mais rica, com 21 espécies, seguida por Polypodiaceae e Bromeliaceae, com quatro e três espécies, respectivamente. Estas três famílias foram responsáveis por 77% da abundância total de epífitas. Em MGI foram identificadas 33 espécies de epífitas hospedadas em 38 espécies de forófitos (Figura 2.1). Para MGNI registrou-se 24 espécies de epífitas hospedadas em 66 espécies de forófitos (Figura 2.2). Em relação à abundância, áreas inundáveis apresentaram 1651 indivíduos epifíticos colonizando 338 indivíduos forofíticos, enquanto que áreas não inundáveis apresentaram 1957 indivíduos epifíticos fixados a 195 indivíduos forofíticos (Tabela 2.1/Tabela MS2.1).

O tamanho da rede em mata de galeria inundável foi de 71, e em não-inundável foi de 90. A rede de epífitas-forófitos em matas de galeria inundáveis apresentou baixa conectância (0,16), distribuição uniforme das interações (0,61) e baixo nível de especialização ($H^2 = 0,27$). Neste tipo de mata as espécies de epífitas interagem em média com 9,03 espécies de forófitos (Generalidade), e as espécies de forófitos interagem em média

com 5,82 espécies de epífitas (Vulnerabilidade). Nas matas de galeria não-inundáveis a conectância também foi baixa (0,17), a distribuição foi uniforme nas interações (0,66) e baixo nível de especialização ($H^2 = 0,34$). Em matas não-inundáveis as espécies de epífitas interagem em média com 15,81 espécies de forófitos, e as espécies de forófitos interagem em média com 4,62 espécies de epífitas. Nenhuma das métricas de interação analisadas apresentaram diferenças significativas entre os dois tipos de mata (Figura 2.3). Os modelos nulos indicam um padrão de aninhamento ponderado menor do que o esperado ao acaso para os dois sub tipos de matas de galeria aqui estudados (Figura 2.4).

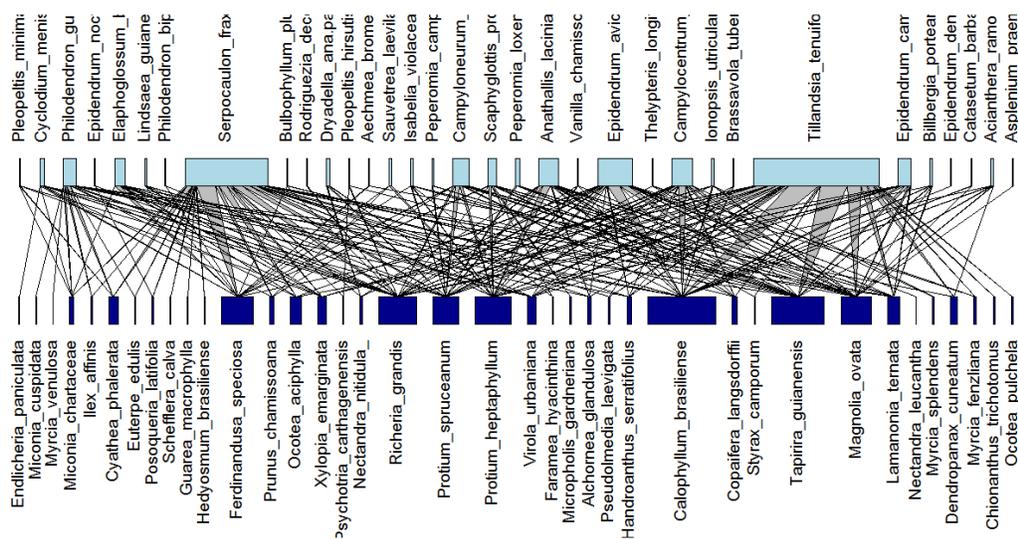


Figura 2. 1 Rede de interação comensalística entre epífitas (azul claro) e forófitos (azul escuro) amostrada em 0,5 ha de matas de galeria inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa a abundância da espécie na rede. Quanto maior o retângulo maior o número de indivíduos da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos.

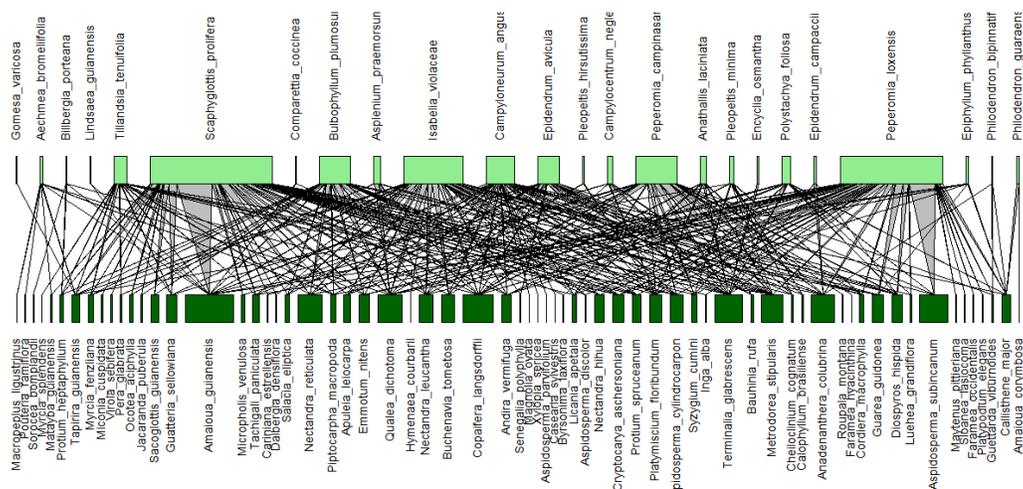


Figura 2. 2 Rede de interação comensalística entre epífitas (verde claro) e forófitos (verde escuro) amostrada em 0,5 ha de matas de galeria não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa a abundância da espécie na rede. Quanto maior o retângulo maior o número de indivíduos da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos.

Tabela 2. 1 Espécies de epífitas vasculares amostradas em matas de galeria inundáveis (MGI) e não-inundáveis (MGNI), no Distrito Federal, Brasil. Ab. = Abundância (número de indivíduos em 0,5 hectare) e FE = Força da espécie.

Família	Espécie	MGI		MGNI		Ab. Total
		Ab.	FE	Ab.	FE	
ARACEAE						
	<i>Philodendron bipinnatifidum</i> Schott	2	0.016	5	0.194	7
	<i>Philodendron guaraense</i> E.G.Gonç.	55	4.003	12	1.306	67
ASPLENIACEAE						
	<i>Asplenium praemorsum</i> Sw.	2	0.015	28	0.760	30
BROMELIACEAE						
	<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker	4	0.081	9	2.307	13
	<i>Billbergia porteana</i> Brong. ex Beer	9	0.061	5	1.089	14
	<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	539	9.370	52	3.057	591
CACTACEAE						
	<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw.	0	0	10	0.250	10
DRYOPTERIDACEAE						
	<i>Cyclodium meniscioides</i> (Willd.) C.Presl	18	1.255	0	0	18
	<i>Elaphoglossum badinii</i> Novelino	47	0.550	0	0	47
LINDSAEACEAE						
	<i>Lindsaea guianensis</i> (Aubl.) Dryand.	7	0.131	2	0.028	9

Família	Espécie	MGI		MGNI		Ab. Total
		Ab.	FE	Ab.	FE	
ORCHIDACEAE						
	<i>Acianthera ramosa</i> (Barb.Rodr.) F.Barros	12	0.118	0	0	12
	<i>Anathalis laciniata</i> (Barb.Rodr.) Luer & Toscano	84	1.820	24	1.042	108
	<i>Brassavola tuberculata</i> Hook.	3	0.085	0	0	3
	<i>Bulbophyllum plumosum</i> (Barb.Rodr.) Cogn.	3	0.059	130	3.323	133
	<i>Campylocentrum neglectum</i> (Rchb.f. & Warm.) Cogn.	90	1.358	21	0.223	111
	<i>Catasetum</i> sp.(Estévil)	8	0.021	0	0	8
	<i>Comparettia coccinea</i> Lindl.	0	0	2	0.338	2
	<i>Dryadella ana-paulae</i> V.P.Castro et al.	12	0.209	0	0	12
	<i>Encyclia osmantha</i> (Barb.Rodr.) Schltr.	0	0	6	0.051	6
	<i>Epidendrum avicula</i> Lindl.	151	2.656	91	2.694	242
	<i>Epidendrum campaccii</i> Hágsater & L.Sánchez	55	0.372	12	0.163	67
	<i>Epidendrum densiflorum</i> Lindl.	2	0.007	0	0	2
	<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	2	0.149	0	0	2
	<i>Gomesa varicosa</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	0	0	3	0.091	3
	<i>Ionopsis utricularioides</i> (Sw.) Lindl.	11	0.573	0	0	11
	<i>Isabelia violacea</i> (Lindl.) van den Berg & M.W.Chase	12	0.409	249	6.906	261
	<i>Polystachia foliosa</i> (Hook.) Rchb.f.	0	0	36	1.022	36
	<i>Rodriguezia decora</i> (Lem.) Rchb.f.	5	0.031	0	0	5
	<i>Sauvetrea laevilabris</i> (Lindl.) M.A.Blanco	11	0.177	0	0	11
	<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.	36	2.050	514	14.500	550
	<i>Vanilla chamissonis</i> Klotzsch	5	0.031	0	0	5
PIPERACEAE						
	<i>Peperomia campinasana</i> C.DC.	7	0.050	173	6.002	180
	<i>Peperomia loxensis</i> Kunth	24	0.133	431	12.783	455
POLYPODIACEAE						
	<i>Campyloneurum angustifolium</i> (Sw.) Fée	67	0.544	118	6.421	185
	<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	4	0.517	6	0.104	10
	<i>Pleopeltis minima</i> (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai	7	0.213	18	1.347	25
	<i>Serpocaulon fraxinifolium</i> (Jacq.) A.R.Sm.	354	10.834	0	0	354
THELYPTERIDACEAE						
	<i>Thelypteris longifolia</i> (Desv.) R.M.Tryon	3	0.100	0	0	3
TOTAL GERAL		1651	38.000	1957	66.000	3608

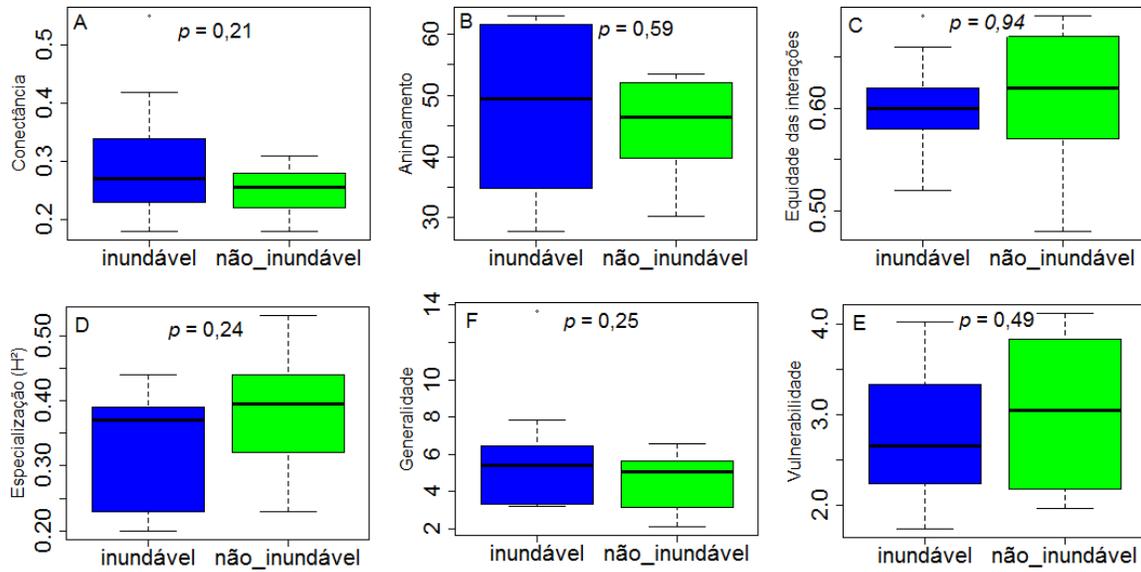


Figura 2. 3 Boxplots de comparação para as métricas de interação de rede entre epífitas e forófitos encontrados em matas de galeria inundáveis (azul) e não inundáveis (verde) do Distrito Federal, Brasil. A = conectância, B = aninhamento, representado pelo NODF, C = Equidade das interações, D = Especialização das redes, E = Generalidade e, F = Vulnerabilidade. Análise de 10 transectos (0,5 ha) por tipo de mata. Teste de ANOVA para comparação dos dois tipos de mata de galeria. Valores de $p > 0,05$ não representam diferença.

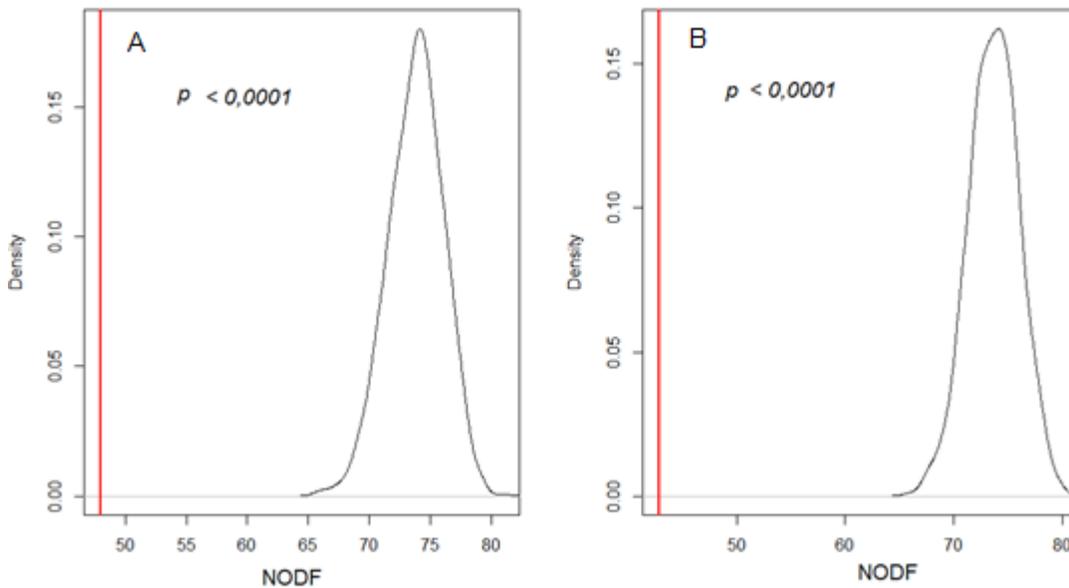


Figura 2. 4 Análise de aninhamento (NODF) da comunidade de epífitas e forófitos encontrados em matas de galeria inundáveis (A) e não inundáveis (B) do Distrito Federal, Brasil, em comparação com o modelo nulo de Patefield. Linha vermelha representa os dados observados e linha preta o modelo nulo. Número de permutações do modelo nulo = 1000.

O nível inferior da rede de interações, constituído pelos forófitos, apresentou padrão diferente para os dois tipos de matas, principalmente associado à riqueza e abundância. A força das espécies nos forófitos em MGI foi significativamente maior do que em MGNI ($p = 0,009$; Tabela MS2.1). MGI variou de 0,003 a 4,77 ($0,87 \pm 1,83$ DP) e em MGNI variou entre 0,004 a 2,47 ($0,33 \pm 0,55$ DP).

Na MGI as espécies arbóreas *Calophyllum brasiliense*, *Magnolia ovata*, *Ferdinandusa speciosa*, *Richeria grandis*, *Protium heptaphyllum*, *Tapirira guianensis* e *Protium spruceanum* foram as únicas a apresentarem mais de 20 indivíduos na rede de interação. Estas sete espécies representaram 65% da abundância de todos os forófitos verificados e foram responsáveis por abrigar 76% de toda abundância epifítica verificada na amostragem. Em relação à métrica em nível de espécie (força da espécie), as mesmas espécies citadas acima também apresentam valores elevados em comparação as demais (Tabela MS2.1). Por outro lado, na MGNI apenas uma espécie (*Amaioua guianensis*) apresentou mais de 20 indivíduos. Este espécie representou 12% da abundância total de forófitos e abrigou 10,5% de toda abundância epifítica. Vale destacar que *A. guianensis* apresenta o maior valor de força da espécie na MGNI. A força das espécies no nível superior da rede (epífitas) não apresentou diferenças significativas entre as matas estudadas ($p = 0,07$), variando de 0,007 a 10,83 ($1,2 \pm 2,5$) na MGI e de 0,03 a 14,5 ($2,8 \pm 3,9$) na MGNI (Tabela 2.1). As epífitas que apresentaram elevado valor de força da espécie também foram aquelas que possuíram as maiores abundâncias nos dois tipos de mata (Tabela 2.1). As espécies *T. tenuifolia*, *S. fraxinifolium* (exclusiva de MGI) e *E. avicola* representaram 63% de toda abundância epifítica em MGI e ocuparam 19, 25 e 17 espécies de forófitos, respectivamente (Figura 2.5). Em MGNI as espécies de epífitas *S. prolifera*, *P. loxensis* e *I. violacea* foram as mais abundantes (61%) e ocuparam 36, 31 e 31 espécies de forófitos, respectivamente (Figura 2.5).

No total 38 espécies de epífitas ocorreram nos dois subtipos de mata, sendo 19 espécies ocorrentes nas duas matas, cinco espécies de epífitas exclusivas em MGNI e 14 espécies exclusivas em MGI. Dentre as 19 espécies que ocorrem nos dois tipos de mata de galeria, 11 possuíram maiores abundância e força da espécie em MGNI e cinco tiveram maiores valores de abundância e força da espécie em MGI (Tabela 2.1). Porém, três espécies exibiram comportamento diferente do descrito acima. *B. porteanana* apresentou maior

abundância em MGI e maior força da espécie em MGNI, *P. hirsutissima* o padrão oposto e *E. avicula* maior abundância em MGI e força da espécie igual para as duas matas.

As espécies exclusivas de cada mata apresentaram padrões distintos de contribuição para a abundância total, de acordo com o subtipo de mata. As 14 espécies exclusivas de MGI representaram 30% da abundância total, sendo somente *S. fraxinifolium* responsável por 21% deste total. Esta espécie foi a que apresentou maior força da espécie e segunda maior abundância em MGI. Já as cinco espécies exclusivas de MGNI contribuíram somente com 3% da abundância total registrada neste tipo de mata.

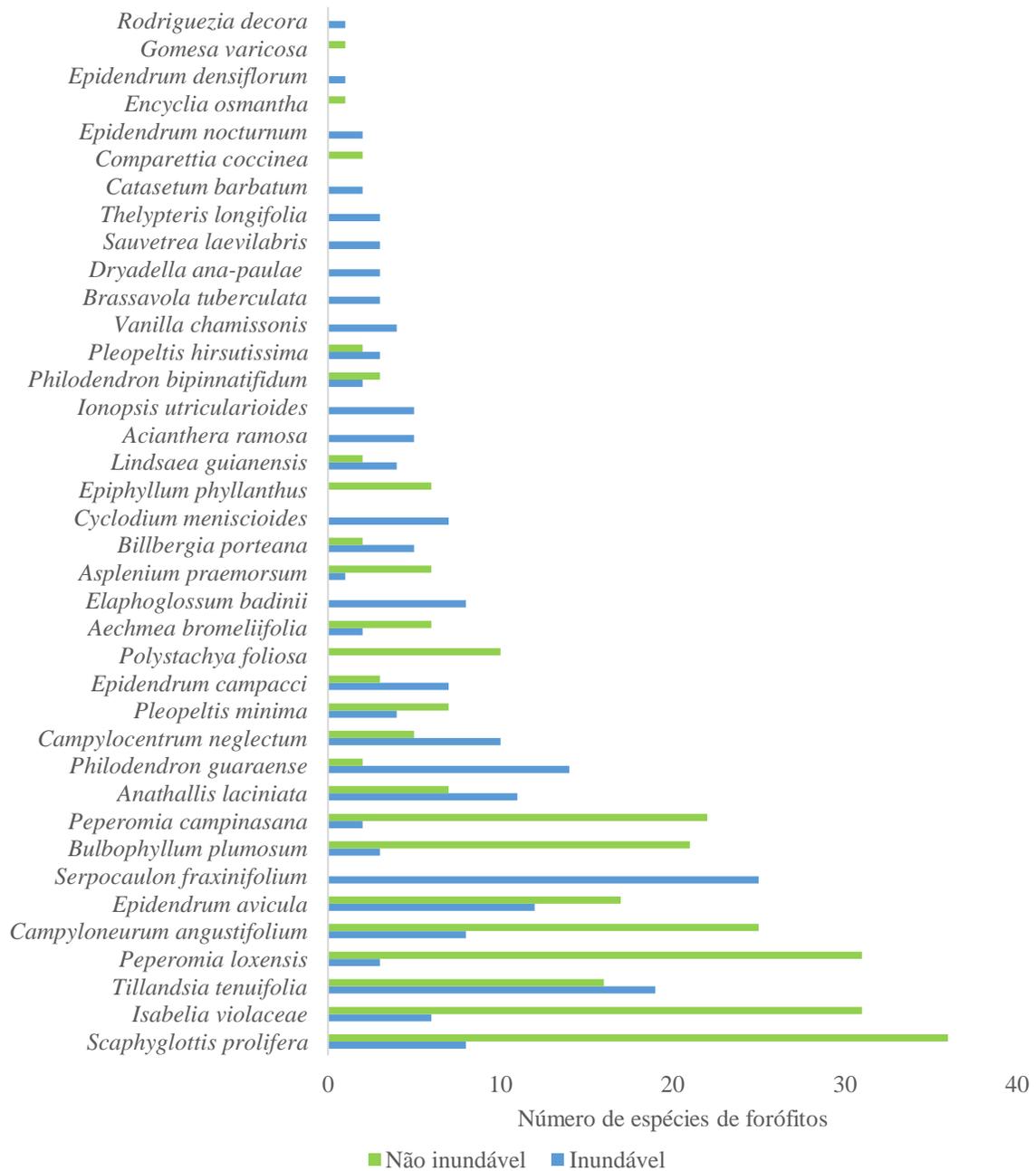


Figura 2. 5 Espécies de epífitas vasculares amostradas em matas de galeria inundáveis (azul) e não inundáveis (verde), no Distrito Federal, Brasil e o respectivo número de espécies de forófitos colonizados.

6.3.2 Redes de interação separadas por grupo

Dentre os quatro grupos pré-determinados para avaliação das métricas de rede, as orquídeas foram as que apresentaram maior riqueza de epífitas e forófitos, seguido por samambaias, demais famílias e bromélias (Figura 2.6). Em relação ao tipo de mata, os grupos seguiram o mesmo padrão da comunidade geral, com maior riqueza de epífitas na MGI e maior riqueza de forófitos na MGNI, com exceção das demais famílias que apresentaram maior riqueza de epífitas em MGNI. Para bromélias, obteve-se as mesmas espécies de epífitas nos dois tipos de mata (Tabela 2.1).

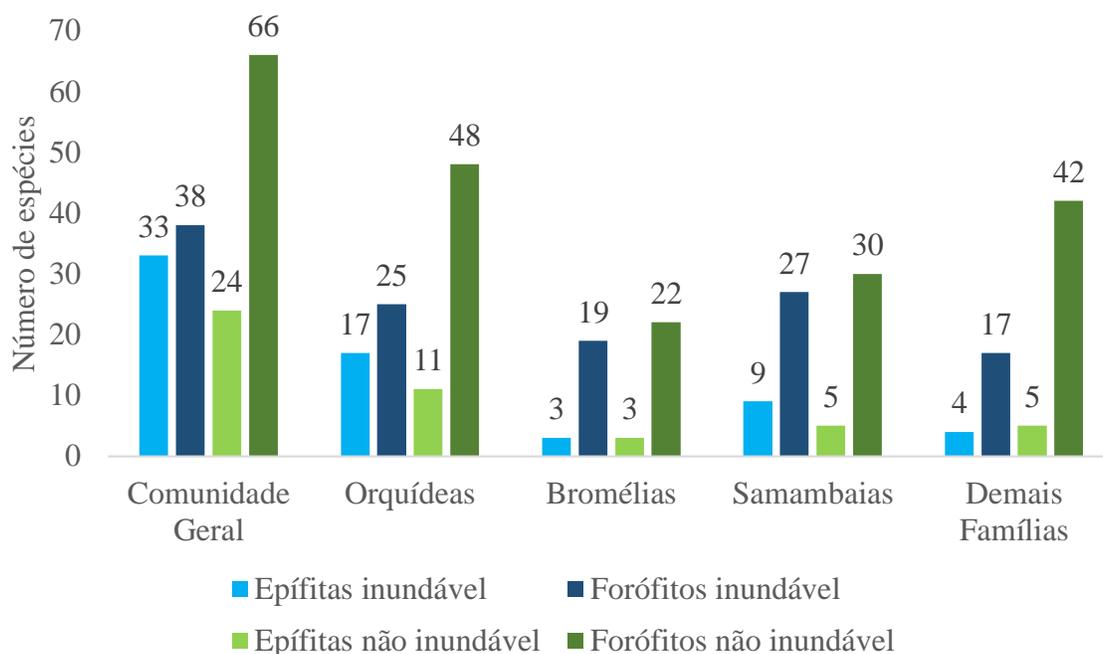


Figura 2. 6 Número de espécies de epífitas vasculares e de forófitos registrados em matas de galeria inundáveis (azul) e não inundáveis (verde), no Distrito Federal, Brasil. Informações da comunidade geral e separados pelo respectivo grupo. Samambaias = Aspleniaceae, Dryopteridaceae, Lindsaeaceae, Polypodiaceae; demais famílias = Araceae, Cactaceae e Piperaceae.

Os valores das métricas para cada grupo nos dois tipos de mata de galeria podem ser verificados na Tabela 2.2. Em relação as métricas de redes a menor conectância e maior vulnerabilidade foi verificada para o grupo das orquídeas, tanto em MGI quanto MGNI. Por outro lado, a maior conectância e menor vulnerabilidade foi registrada para bromélias, independentemente do tipo de mata. Todos os grupos tiveram valores semelhantes na equidade das interações, variando entre 0,60 e 0,69. A rede que obteve maior especialização

foi a das demais famílias em MGI e a menor especialização foi verificada para bromélias, também em MGI.

As orquídeas amostradas no presente estudo apresentaram maior riqueza e abundância em comparação aos demais grupos analisados. Um total de 17 espécies de orquídeas epifíticas foi encontrada em 25 espécies de forófitos em MGI (Figura MS2.1) e 11 espécies de orquídeas epifíticas colonizando 48 espécies de forófitos em MGNI (Figura MS2.2). O aninhamento ponderado das orquídeas foi menor que o esperado ao acaso nos dois tipos de mata (Figura MS2.3), entretanto a MGNI apresentou uma rede com maior tamanho e maiores valores de conectância e aninhamento do que MGI (Tabela 2).

As bromélias foram o grupo com menor riqueza de espécies. Apenas três espécies de epífitas foram registradas, sendo as três ocorrentes nos dois tipos de mata. Quanto aos forófitos foram verificadas 19 espécies em MGI (Figura MS2.4) e 22 espécies em MGNI (Figura MS2.5). As bromélias em MGI foi o grupo que apresentou a rede mais aninhada. Os modelos nulos revelaram que o aninhamento ponderado para bromélias em MGI não difere do esperado ao acaso, sendo a única rede de interação que apresentou este padrão (Figura MS2.6). Em MGNI o aninhamento é menor do que o esperado ao acaso (Figura MS2.6).

O grupo das samambaias foi representado por cinco famílias botânicas (Aspleniaceae, Dryopteridaceae, Lindsaeaceae, Polypodiaceae e Thelypteridaceae), sendo as cinco encontradas em MGI, e três (Aspleniaceae, Lindsaeaceae, Polypodiaceae) em MGNI. As samambaias em MGI apresentaram nove espécies de epífitas hospedadas em 27 espécies de forófitos (Figura MS2.7). Em MGNI foram indetificadas ou encontradas cinco espécies de samambaias epifíticas colonizando 30 espécies de forófitos (Figura MS2.8). O aninhamento ponderado foi menor do que o esperado ao acaso para os dois tipos de mata (Figura MS2.9).

O grupo das demais famílias em MGI foi composto por duas espécies de Araceae e duas espécies de Piperaceae hospedadas em 17 espécies de forófitos (Figura MS2.10). Para MGNI este grupo foi composto cinco espécies de epífitas (duas espécies de Araceae, uma de Cactaceae, e duas de Piperaceae) que colonizaram 42 espécies de forófitos (Figura MS2.11). De acordo com os modelos nulos, demais famílias em MGI apresentaram uma rede de interação onde o aninhamento que não difere do esperado ao acaso (Figura MS2.12). Já demais famílias em MGNI apresentaram aninhamento abaixo do esperado ao acaso.

Tabela 2. 2 Métricas de redes de interação verificadas no presente estudo e, em demais estudos que abordaram a relação entre epífitas e forófitos, com seu respectivo grupo estudado, local e tipo de floresta. MGI = mata de galeria inundável; MGNI = mata de galeria não inundável; T.F. = tipo de floresta (FTS = Floresta Tropical Seca; MG = mata de galeria; FTU = Floresta Tropical Úmida; FSS = Floresta Subtropical Seca); C = conectância; NODF = índice de aninhamento; E.I. = equidade das interações; H² = índice de especialização da rede; Gen. = Generalidade da rede; Vul. = vulnerabilidade da rede; T.R. = tamanho da rede; Epi. spp. = quantidade de espécies de epífitas encontradas na rede; For. spp. = quantidade de espécies de forófitos encontradas na rede; s.i. = sem informação.

Estudo	Grupo epifítico	Local	T.F.	C	NODF	E.I.	H ²	Gen.	Vul.	T.R.	Epi. spp.	For. spp.
Presente Estudo	Epífitas Vasculares Geral	Brasil	MGI	0.16	48	0.61	0.27	9.03	5.82	71	33	38
Presente Estudo	Epífitas Vasculares Geral	Brasil	MGNI	0.17	42.8	0.66	0.34	15.8	4.6	90	24	66
Presente Estudo	Orquídeas	Brasil	MGI	0.21	46.3	0.64	0.27	6.25	4.71	42	17	25
Presente Estudo	Orquídeas	Brasil	MGNI	0.25	55.8	0.68	0.34	16.67	2.92	59	11	48
Presente Estudo	Bromélias	Brasil	MGI	0.45	49.4	0.60	0.16	10.3	1.1	22	3	19
Presente Estudo	Bromélias	Brasil	MGNI	0.41	29.1	0.69	0.53	10.1	1.3	25	3	22
Presente Estudo	Samambaias	Brasil	MGI	0.26	60.8	0.61	0.23	10.83	2.7	36	9	27
Presente Estudo	Samambaias	Brasil	MGNI	0.28	41.5	0.68	0.58	14.2	1.49	35	5	30
Presente Estudo	Demais famílias	Brasil	MGI	0.3	12.9	0.62	0.61	6.41	1.53	21	4	17
Presente Estudo	Demais famílias	Brasil	MGNI	0.3	45.8	0.65	0.49	15.32	1.56	47	5	42
Laube & Zotz 2006	Epífitas Vasculares Geral	Panamá	FTS	s.i.	20.8	s.i.	0.28	s.i.	s.i.	107	59	48
Silva et al. 2010	Orquídeas	Brasil	MG	s.i.	41.3	s.i.	s.i.	s.i.	s.i.	237	105	132
Sáyago et al. 2013	Bromélias	Mexico	FTS	0.35	62.9	0.82	0.23	8.8	4.9	62	12	50
Zhao et al. 2015	Epífitas Vasculares Geral	China	FTU	s.i.	16.4	0.6	0.5	7.2	7.6	180	103	77
Ceballos et al. 2016	Epífitas Vasculares Geral	Argentina	FSS	0.26	37.6	0.64	0.08	8.47	5.7	44	20	24
Zottarelli et al. 2019	Orquídeas	Brasil	FTU	0.08	14.1	s.i.	s.i.	s.i.	s.i.	66	27	39

6.4 Discussão

6.4.1 Comunidades epífitas em matas de galeria inundáveis e não-inundáveis

O tamanho da rede e a riqueza de espécies estão intimamente ligados com as métricas de interação (Buckley et al. 2010). A riqueza de epífitas verificada neste estudo (33 em MGI e 24 em MGNI) foi menor que a relatada por outros estudos que avaliaram epífitas e forófitos em florestas tropicais úmidas (ex. 77 spp. em Burns and Zotz 2010, 103 spp. em Zhao et al. 2015, e 155 spp. em González et al. 2017). Por outro lado, a riqueza de epífitas aqui encontrada é semelhante à de florestas subtropicais do nordeste da Argentina (Ayarde 1995, Maliza 2003, Ceballos et al. 2016) e florestas semi decíduas (Bataghin et al. 2017) e restingas (Couto et al. 2017) do sudeste brasileiro.

Mesmo possuindo uma riqueza de forófitos quase duas vezes maior, as matas de galeria não inundáveis não apresentaram diferenças em nenhuma das métricas analisadas em comparação a MGI, contrariando a primeira hipótese aqui sugerida. Existe uma relação entre riqueza e complexidade de habitat, o que pode aumentar as interações entre hóspede-hospedeiro (Buckley et al. 2010), no entanto a diferença na riqueza das duas áreas parece não ser suficiente para aumentar os valores das métricas consideradas. Também foi constatada baixa conectância entre os níveis de interação. Estudos indicam que quanto maior a conectividade, maior a resiliência (Hagen et al. 2012), entretanto uma rede com baixos valores de aninhamento e conectância são menos resistentes à perda de especialistas, que parece ser o caso das comunidades de epífitas de matas de galeria do Brasil central. Estas análises indicam que o tipo de mata de galeria (inundável x não inundável) não tem influência relevante nas interações entre epífitas e forófitos.

A equidade das interações verificadas nas duas redes (0,61 em MGI e 0,66 em MGNI) foi semelhante à encontrada para a rede de epífitas e forófitos em floresta subtropical da Argentina (0,64 em Ceballos et al. 2016). Estes valores sugerem uma rede com igualdade de interações uniformes entre as epífitas e forófitos (Ceballos et al. 2013), onde a prevalência de uma espécie de epífita dominante não é aparente, e a ocorrência de espécies especialistas é comum.

Apesar das matas de galeria aqui estudadas apresentarem baixos níveis de especialização (0,27 em MGI e 0,34 em MGNI), ainda assim são os maiores dentre os estudos de rede epífitas-forófitos que avaliaram esta métrica (Dejean et al. 1995, Laube & Zotz 2006, Piazzon et al. 2011, Sáyago et al. 2013, Ceballos et al. 2016, Naranjo et al. 2019). O maior nível de especialização da rede sugere maior susceptibilidade à perda de espécies especialistas. A vulnerabilidade da rede não

diferiu significativamente entre as duas matas e os valores aqui verificados foram semelhantes a florestas secas do México e floresta subtropical da Argentina (4,9 em Sáyago et al. 2013, e 5,7 em Ceballos et al. 2016). A vulnerabilidade a perda de forófitos afeta diretamente a ocorrência de epífitas. Sugere-se que as matas de galeria aqui estudadas são área de extrema importância para estabelecimento de epífitas, e qualquer alteração destes ambientes e extinção de espécies de generalistas de forófitos podem levar a extinção de espécies de epífitas raras e de baixa abundância.

O aninhamento das redes de epífitas-forófitos tende a apresentar valores de NODF maiores do que 60 (Naranjo et al. 2019), indicativo de uma rede aninhada. Entretanto, não foi o caso dos resultados aqui encontrados. A predominância de espécies especialistas de epífitas conectadas a espécies especialistas de forófitos na rede de interações tende a diminuir o aninhamento (Silva et al. 2010), e este foi o padrão verificado neste estudo. A proposição de uma rede aninhada sugere que o núcleo da interação de espécies generalistas fornece uma estabilidade de recursos para a inclusão de mais espécies especialistas (Ollerton et al. 2007). Essa hipótese é comumente aplicada para redes de interações mutualistas (Bascompe et al. 2003, Naranjo et al. 2019). Já em redes comensalistas (epífita-forófito), baixo padrão aninhado não diminui risco de extinção de espécies especialistas (Silva et al., 2010).

A abundância foi citada como importante fator que explica a estrutura das redes de interação entre epífitas e forófitos (Burns 2007, Sáyago et al. 2013). O tipo de mata de galeria influencia na riqueza e abundância de forófitos e epífitas (Ribeiro e Walter 2008, Oliveira 2013), porém, riqueza e abundância nas redes de interação aqui estudadas não apresentaram efeito nas métricas de interação. A maior abundância de forófitos em MGI se equilibra com maior riqueza de forófitos em MGNI e o mesmo se aplica para as epífitas, onde MGI apresenta maior riqueza e menor abundância.

O aninhamento das duas redes analisadas apresentou padrão menor do que o esperado devido ao acaso. Este resultado não corroborou a segunda hipótese de que o padrão não difere do esperado ao acaso. Análises de comunidades de epífitas no Panamá mostraram que o aninhamento ponderado das espécies de epífitas em árvores individuais também foi menor que o previsto pelo modelo nulo (Burns & Zotz 2010). Por outro lado, as redes de interação epífita-forófito tendem a apresentar um aninhamento maior do que o esperado devido ao acaso (Burns 2007, Silva et al. 2010, Sáyago et al. 2013, Ceballos et al. 2016, Naranjo et al. 2019), ou seja, uma rede de interação mais resistente a perda de espécies especialistas, porém susceptível a perda de generalistas. Tanto

MGI quanto MGNI tendem a apresentar comunidades desaninhadas, o que torna as espécies de epífitas raras/especialistas mais vulneráveis.

Se por um lado, em nível de comunidade as matas de galeria estudadas não apresentaram diferenças nas métricas analisadas, em nível de espécie as diferenças foram mais evidentes, porém somente para as espécies de forófitos. O ambiente influenciou nos valores de força das espécies, o que corroborou a terceira hipótese aqui sugerida. A força das espécies no nível inferior da rede (forófitos) foi significativamente maior em MGI, o que sugere uma maior estabilidade para a ocorrência de epífitas em forófitos neste ambiente em relação a MGNI. Maiores valores de forças de espécie em árvores hospedeiras favorecem o equilíbrio e permanência de hóspedes em redes de interações bipartidas (Ramos-Robles et al. 2020). A maior riqueza de epífitas em MGI favoreceu maiores valores de força da espécie para este ambiente.

Para MGI vale destacar a elevada abundância das espécies hospedeiras *C. brasiliense*, *M. ovata*, *F. speciosa*, *R. grandis*, *P. heptaphyllum*, *T. guianensis* e *P. spruceanum*. Estas espécies são tipicamente encontradas em levantamentos realizados em matas de galerias inundáveis do bioma Cerrado, além de apresentarem elevadas abundâncias neste tipo de floresta (Ferreira & Ribeiro 2001, Guarino & Walter 2005, Fontes & Walter 2011, Oliveira 2013). Em MGNI *A. guianensis* foi a espécie com maior destaque por apresentar abundância de forófitos superior as demais. A capacidade reprodutiva e estabilidade desta espécie em ambientes florestais são elevadas (Amorim & Oliveira 2006), o que torna *A. guianensis* frequente em matas de galeria do bioma Cerrado. A elevada abundância desta espécie favorece a ocorrência de epífitas. A manutenção e preservação de espécies de forófitos generalistas, como as citadas acima, são de extrema importância para permanência das comunidades epifíticas em matas de galeria inundáveis e não inundáveis.

Ao contrário do nível inferior, o nível superior da rede (epífitas), não apresentou diferenças significativas na força das espécies entre as matas, mesmo MGNI tendo uma maior riqueza de árvores hospedeiras para as epífitas. Em relação a força da espécie para as epífitas que ocorrem nas duas matas, existem variações nos valores dependendo do ambiente (Tabela 2.1). A maioria das espécies (11 spp.) que ocorrem em ambos tipos de mata de galeria apresentam valores maiores de força em MGNI. Estes resultados também corroboram a última hipótese de que existem diferenças nos valores de força de uma mesma espécie, dependendo do ambiente em que ela se encontra. Os valores de força das espécies são influenciados pela abundância e riqueza no ambiente (Vázquez et al. 2007). Entretanto, este padrão de maior abundância associado a maior força da

espécies nem sempre é verdadeiro. Foram verificadas três espécies (*B. porteana*, *E. aviccula* e *P. hirsutissima*) neste estudo com comportamento distinto, apresentando menores valores de abundância e maiores valores de força da espécie, quando comparados os dois tipos de mata. Sugere-se que este padrão distinto está associado não à abundância, mas sim à capacidade de colonizar uma maior quantidade de espécies de forófitos por parte destas três espécies de epífitas no ambiente em que elas apresentaram a menor abundância.

6.4.2 *Redes de interações separadas por grupos*

Os grupos botânicos de epífitas que apresentaram maior riqueza (orquídeas, seguido de samambaias, demais famílias e bromélias) não necessariamente apresentaram os maiores valores nas métricas de rede, o que não confirmou de forma integral a quarta hipótese aqui sugerida. Apesar das orquídeas apresentarem maior riqueza e abundâncias nos dois tipos de matas aqui estudadas, a conectância foi a menor dentre os demais grupos (Tabela 2.2/Figura 2.7). Em levantamento realizado com orquídeas epifíticas na Mata Atlântica, Zottarelli et al. (2019) verificou uma conectância com os forófitos ainda menor que a do presente estudo. Já o aninhamento e o tamanho da rede foram maiores em comparação aos outros grupos, o que comprova a importância da família Orchidaceae dentre as epífitas (Zotz 2016). Os aninhamentos das orquídeas nas duas matas de galeria também foram maiores que os encontrados por outros estudos realizados somente com orquídeas epifíticas e forófitos em matas de galeria e Mata Atlântica (Silva et al. 2010; Zottarelli et al. 2019).

Já as bromélias foram representadas apenas por três espécies, tanto em MGI quanto em MGNI, sendo a menor riqueza dentre os grupos aqui estudados. Outros levantamentos que analisaram a rede de interação bromélias epifíticas-forófitos em floresta tropical seca no México (Sáyago et al. 2013) e mangue no sudeste do Brasil também reportaram baixa riqueza de bromélias epifíticas (Sáyago et al. 2013, Souza & Colpo 2017). Em contraponto, a riqueza de bromélias epifíticas em florestas tropicais úmidas tende a ser maior que a verificada no presente estudo (p.e., 12 espécies em González et al. 2017, 20 espécies em Kersten & Waechter 2011). A conectância da rede de bromélias em MGI e MGNI foi a maior encontrada em comparação aos demais grupos e a outros estudos (Tabela 2.2/Figura 2.7). Em MGI bromélias epifíticas e os forófitos apresentaram uma rede aninhada. Porém, com valor abaixo do encontrado por Sáyago et al. (2013) para bromélias epifíticas em floresta tropical seca do México. O aninhamento em bromélias na

MGI foi influenciado pela elevada abundância de *T. tenuifolia* e não pela riqueza de espécies na rede.

As samambaias em MGI foram o grupo que apresentou o maior aninhamento do presente estudo. A quantidade de espécies de forófitos generalistas que suportam espécies especialistas é elevada, o que torna esta rede de interações mais resistente à perda de espécies raras (Bascompte et al. 2003, Carvalheiro et al. 2014). Vale destacar *S. fraxinifolium* em MGI como sendo a espécie de maior destaque neste grupo. Esta samambaia possui hábito de epífita facultativa (Mickel & Smith 2004). Este padrão foi confirmado no presente estudo, pois a espécie foi observada não só na base dos forófitos, com hábito epifítico, mas também no solo de MGI, apresentando hábito terrestre. A elevada abundância de *S. fraxinifolium* sob o hábito epifítico em MGI e sua capacidade generalista de colonizar diferentes espécies de forófitos favoreceu o aninhamento da rede.

As demais famílias apresentaram padrões distintos de acordo com o tipo de mata. Em MGI Araceae e Piperaceae apresentaram o menor aninhamento do estudo, o que vai de acordo com a quarta hipótese. O tamanho da rede neste grupo foi o menor encontrado. Foi verificado para este grupo baixa riqueza e abundância, o que gerou um baixo aninhamento. Já o grupo composto pelas demais famílias em MGNI (Araceae, Cactaceae e Piperaceae) apresentou uma elevada riqueza de forófitos, o que gerou um maior aninhamento para a rede. A espécie *P. loxensis* teve elevada abundância na rede, o que favoreceu a ocorrência de uma rede aninhada.

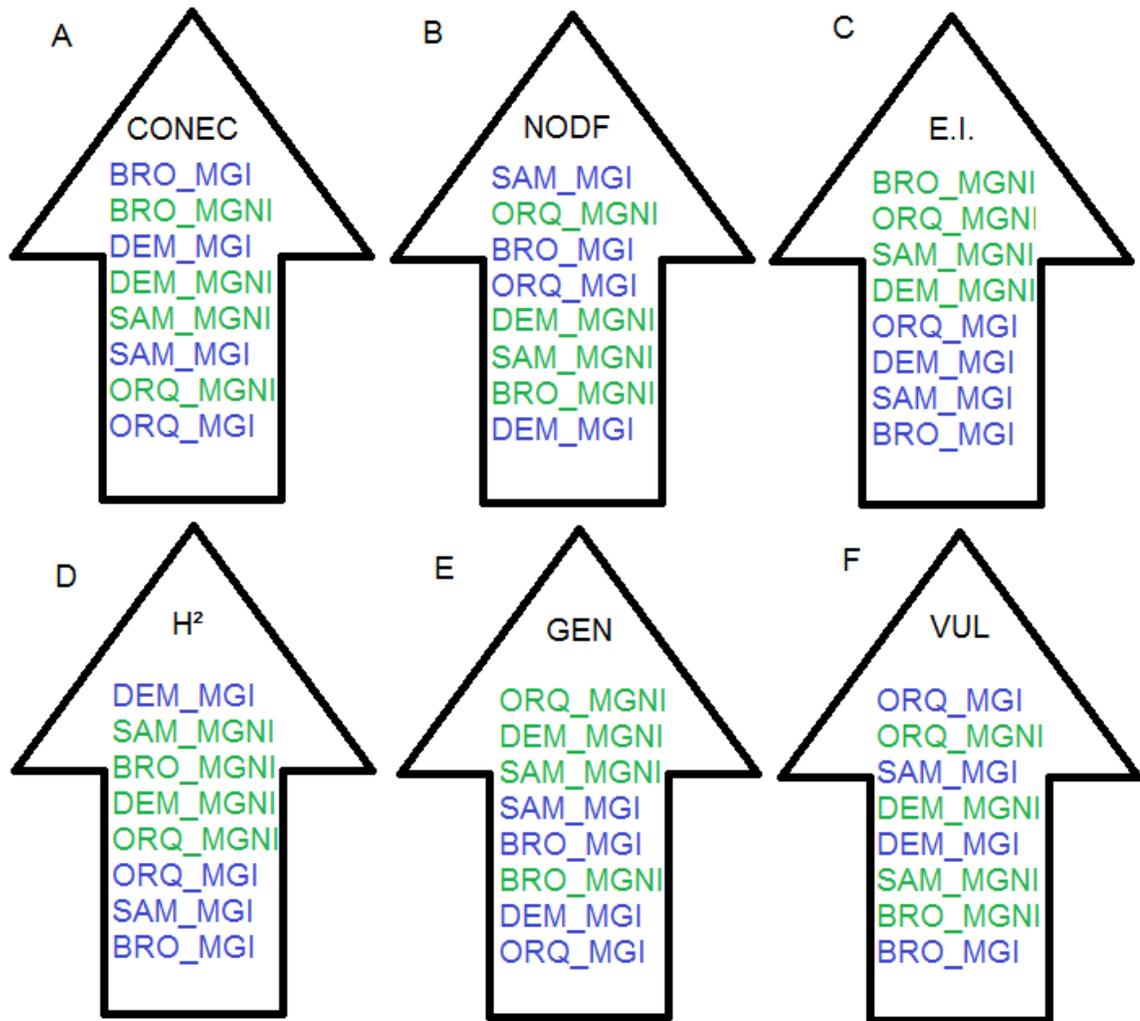


Figura 2. 7 Visualização dos grupos de epífitas vasculares em relação as métricas de interação de rede verificados nas matas de galeria inundáveis (MGI/azul) e não inundáveis (MGNI/verde) no Distrito Federal, Brasil. A = conectância (CONEC), B = aninhamento (NODF), C = equidade das interações (I.E.), D = especialização da rede (H²), E = generalidade (GEN), F = vulnerabilidade (VUL). ORQ = orquídeas, BRO = bromélias, SAM = samambaias, DEM = demais famílias. Os grupos com maiores valores das métricas estão posicionados nas pontas das setas. Samambaias foram representadas por cinco famílias (Aspleniaceae, Dryopteridaceae, Lindsaeaceae, Polypodiaceae e Thelypteridaceae) e o grupo Demais Famílias foram representadas por três famílias (Araceae, Cactaceae e Piperaceae).

6.5 Conclusão

As redes de interação entre epífitas e forófitos em matas de galeria inundáveis e não inundáveis não diferem nas métricas em nível de rede (conectância, aninhamento, equidade de interações, especialização, generalidade e vulnerabilidade). Tanto a comunidade em MGI quanto em MGNI não apresentaram padrão aninhado, o que sugere a ocorrência de redes com maior especialização, que torna a rede de interações mais susceptível à perda de espécies especialistas. As interações nas duas redes apresentaram padrão uniforme. As árvores hospedeiras em MGI exibiram um maior relevância para a rede de interação em nível de espécie, principalmente por abrigar uma maior riqueza de epífitas em relação a MGNI. A presença de espécies de árvores hospedeiras generalistas se torna essencial para estabilidade das comunidades epifíticas tanto em MGI quanto em MGNI.

Os grupos botânicos de epífita apresentaram valores de métricas de rede diferenciados entre si e também de acordo com o tipo de mata. As orquídeas, apesar de terem maior riqueza, abundância e maiores tamanhos de rede nos dois subtipos de mata de galeria aqui estudados, apresentaram os menores valores de conectância, porém maior tamanho de rede e aninhamento. As bromélias foram as espécies de epífitas com maior conectância e menor tamanho de rede nas duas matas estudadas. Bromélias e samambaias em MGI formaram uma rede aninhada, porém samambaias apresentaram maior tamanho de rede em relação a bromélias.

6.6 Referências Bibliográficas

- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimarães, 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. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>,
- Amorim, F. W., & Oliveira, P. E. (2006). Estrutura sexual e ecologia reprodutiva de *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), uma espécie dióica de formações florestais de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 29, 353-362.
- APG IV. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1-20.

- Araújo, W. S. (2019). Evaluating the network structure of different Neotropical plant-plant interactions. **Network Biology**, 9(2), 18-27.
- Ayarde, H.R., (1995). Estructura de un sector de selva pedemontana, Reserva Fiscal Parque La Florida, Tucumán (Argentina). In: Brown, A.D., & Grau, H.R. (eds.), **Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. Proyecto de Desarrollo Agroforestal / L.I.E.Y**, pp. 69 e78.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America**, 100, 9383-9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte, J. Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. **Science**, 312(5772), 431-433. <https://doi.org/10.1126/science.1123412>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-Animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 38, 567-593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bataghin, F. A., Pires, J. S. R., Barros, F., & Müller, A. (2017). Epífitas vasculares da Estação Ecológica Barreiro Rico, Anhembi, SP, Brasil: diversidade, abundância e estratificação vertical. **Hoehnea**, 44(2), 172-183. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-72/2016>
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2007). **Ecología de Individuos a Ecosistemas**. 4ªed, Artmed, Porto Alegre. (2005, 4ª ed. Blackwell, Oxford 3a ed., 1996).
- Benzing, D. H. (1990). **Vascular epiphytes: general biology and related biota**. Cambridge University Press, New York. 354p.
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N., (2006). Measuring specialization in species interaction networks. **BMC Ecology**. 6, 9. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Blüthgen, N., Fründ, J. P., Vázquez, D. P., & Menzel F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. **Ecology**, 89(12), 3387-3399. <https://doi.org/10.1890/07-2121.1>

- Buckley, H. L., Miller, T. E., Ellison, A. M., & Gotelli, N. J. (2010). Local- to continental – scale variation in the richness and composition of an aquatic food web. *Global Ecology Biogeography*, 19, 711–723. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00554.x>
- Burns, K. C. (2007). Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology*, 95, 1142–1151. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01267.x>
- Burns, K. C. & Zotz, G. (2010). A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale. *Ecology*, 91(2), 377-385. <https://doi.org/10.1890/08-2004.1>
- Carvalho, L. G., Biesmeijer, J. C., Benadi, G. et al. (2014). Indirect effects between co-flowering plants via shared pollinators depend on resource abundance, accessibility and relatedness. *Ecology Letters*, 17, 1389–1399. <https://doi.org/10.1111/ele.12342>
- 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. <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2016.10.007>
- Couto, D. R., Uribe, F. P., Jacques, S. S. A., Francisco, T. M., & Lopes, R. C. (2017). Vascular epiphytes in the Grumari restinga, RJ: floristic and similarities between restingas in Eastern Brazil. *Rodriguésia*, 68(2), 337-346. <https://doi.org/10.1590/2175-7, T. 860201768205>
- Dormann, C. F., Gruber, B. & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News*, 8, 8-11.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Science*, 99, 12917– 12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Ferreira, J. N., & Ribeiro, J. F. (2001). Ecologia da inundação em Matas de galeria. In: Ribeiro J.F.; Fonseca, C.E.L.& Souza-Silva, J.C. (eds.). **Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria**. Planaltina Embrapa Cerrados, p. 425-451.
- Fontes, C. G., & Walter, B. M. T. (2011). Dinâmica do componente arbóreo de uma mata de galeria inundável (Brasília, Distrito Federal) em um período de oito anos. *Revista Brasileira de*

[https://doi.org/ 10.1590/S0100-84042011000200002](https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000200002)

- Galeano, J., Pastor, J. M., & Iriondo, J. M. (2008). Weighted-Interaction Nestedness Estimator (WINE): A new estimator to calculate over frequency matrices. **Environmental, Modelling & Software**, 24 (11) 1342-1346. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2009.05.014>
- Gilarranz, L. J., Pastor, J. M. & Galeano, J. (2012). The architecture of weighted mutualistic networks. *Oikos*, 121, 1154-1162. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19592.x>
- González, D. C. G., Quiel, C. R., Zotz, G., & Bader, M. Y. (2017). Species richness and biomass of epiphytic vegetation in a Tropical Montane Forest in Western Panama. **Tropical Conservation Science**, 10, 1–17. <https://doi.org/10.1177/1940082917698468>
- Guarino, E. S. G., & Walter, B. M. T. (2005). Fitossociologia de dois trechos inundáveis de matas de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, 19, 431-442. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000300003>
- Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., et al. (2012). Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. **Advances in Ecological Research**, 46, 89-120. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396992-7.00002-2>
- Kersten, R. A. & Waechter, J. L. (2011). Florística e estrutura de epífitas vasculares na transição entre as Florestas Ombrófilas Densa e Mista da vertente oeste da Serra do Mar Paranaense, Brasil. *In*: Felfili, J.M. et al. (eds.). **Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos**. Viçosa, UFV, Minas Gerais. Pp.479-503.
- Laube, S., & Zotz, G. (2006). Neither Host-specific nor Random: Vascular Epiphytes on Three Tree Species in a Panamanian Lowland Forest. **Annals Botany**, 97(6), 1103-1114.
- Maliza, A., (2003). Host tree preference of vascular epiphytes and climbers in a subtropical montane cloud forest of northwest Argentina. **Selbyana**, 24 (2), 196-205.
- Mickel, J. T., & Smith, A. R. (2004). The pteridophytes of Mexico. The New York Botanical Garden Press, New York. 1055p
- Moffett, M. W. & Lowman, M. D. (1995). Canopy Access Techniques. *In*: Lowman, M. D. & Nadkarni, N. M. (eds.). **Forest Canopies**. 1 ed. California, USA: Academic Press, p.3-26.

- Naranjo, C., Iriondo, 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, plz011. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz011>
- Ollerton, J., Mccollin, D., Fautin, D. G., & Allen, G. R. (2007). Finding NEMO: nestedness engendered by mutualistic organization in anemone fish and their hosts. *Proceedings of the Royal Society of London*, 274, 591–598. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3758>
- Oliveira, R. P. (2013). Comunidades epifítica e arbórea em matas de galeria no Distrito Federal, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília - UnB . 86p.
- Perry, D. R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. **Biotropica**, 10, p. 155-157.
- PPG I. (2016). A community-based classification for extant ferns and lycophytes. **Journal of Systematics and Evolution**, 54, 6, p. 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Ramos-Robles, M., Vargas-Cardoso, O. R., Corona-López, A. M., Flores-Palacios, A., & Toledo-Hernández VH (2020) Spatio-temporal variation of Cerambycidae-host tree interaction networks. **PLoS ONE**, 15(2), 0228880. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228880>
- R Core Team. (2017). **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (2008). As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. & Ribeiro, J. F. (eds.). *Cerrado: ecologia e flora*. 1 ed. Brasília/DF: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica. v.1, 151-212.
- Sampaio, A. B., Ceccantini, G. & Brandes A. F. N. (2005). Técnicas e equipamentos para coleta de germoplasma arbóreo. In: Walter, B. M. T; Cavalcanti, T. B. (eds). **Fundamentos para coleta de germoplasma vegetal**. Brasília, DF: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, p.738-761.
- Sáyago, R, Lopezaraiza-Mikel, M., Quesada M., Alvarez-Añorve, M. Y., Cascante-Marín A., & Bastida, J. M. (2013). Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. **Proceedings of the Royal Society**, 280, 2012-2821. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2821>

- Silva, I. A., Ferreira, A. W. C., Lima, M. I. S., & Soares, J. J. (2010). Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. **Journal of Tropical Ecology**, 26, 127–137. <https://doi.org/10.1017/S0266467409990551>
- Souza, M. M., & Colpo, K. D. (2017). Diversity and distribution of epiphytic bromeliads in a Brazilian subtropical mangrove. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 89(2), 1085-1093. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720160702>
- 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, 1120-1127. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15828.x>
- Zhao, M., Geekiyanage, J. Xu, 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122210>
- Zotz, G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 171, 453–481. <https://doi.org/10.1111/boj.12010>
- Zotz, G. (2016). **Plants on plants: The biology of vascular epiphytes**. Cham, Switzerland: Springer.

6.7 Material Suplementar

Tabela MS2. 1 Espécies de forófitos amostrados em matas de galeria inundáveis (MGI) e não-inundáveis (MGNI), no Distrito Federal, Brasil. Ab. = Abundância em 0,5 ha e FE = Força da Espécie.

Espécies	MGI		MGNI		Abundância Total
	Ab.	FE	Ab.	FE	
<i>Alchornea glandulosa</i> subsp. <i>iricurana</i> (Casar.) Secco	3	0.080	0	0	3
<i>Amaioua corymbosa</i> Kunth	0	0	1	0.083	1
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	0	0	24	2.470	24
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	0	0	3	1.487	3
<i>Andira vermifuga</i> (Mart.) Benth.	0	0	1	0.592	1
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	0	0	1	0.130	1
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg.	0	0	3	0.325	3
<i>Aspidosperma discolor</i> A.DC.	0	0	1	0.024	1
<i>Aspidosperma parvifolium</i> A.DC.	0	0	1	0.008	1
<i>Aspidosperma subincanum</i> Mart.	0	0	7	0.374	7
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steud.	0	0	1	0.087	1
<i>Buchenavia tomentosa</i> Eichler	0	0	3	0.354	3
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	0	0	2	0.583	2
<i>Callisthene major</i> Mart. & Zucc.	0	0	1	1.956	1
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	42	4.772	2	0.189	44
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	0	0	1	0.010	1
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0	0	1	0.008	1
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers) A.C.Sm.	0	0	2	0.208	2
<i>Chionanthus trichotomus</i> (Vell.) P.S. Green	2	0.017	0	0	2
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	2	0.593	8	0.977	10
<i>Cordia macrophylla</i> (K.Schum.) Kuntze	0	0	4	0.326	4
<i>Cryptocaria aschersoniana</i> Mez	0	0	3	0.263	3
<i>Cyathea phalerata</i> Mart.	9	0.763	0	0	9
<i>Dalbergia densiflora</i> Benth.	0	0	1	0.010	1
<i>Dendropanax cuneatum</i> (DC.) Decne & Planch.	6	0.715	0	0	6
<i>Diospyros hispida</i> A.DC.	0	0	4	0.465	4
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers	0	0	4	0.253	4
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) Macbr.	1	0.111	0	0	1
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	2	0.027	0	0	2
<i>Faramea hyacinthina</i> Mart.	1	0.139	1	0.006	2
<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A.Rich.	0	0	1	0.007	1
<i>Ferdinandusa speciosa</i> Pohl	40	3.166	0	0	40
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	0	0	4	0.228	4
<i>Guarea macrophylla</i> subsp. <i>tuberculata</i> (Vell.) T.D.Penn.	1	0.003	0	0	1
<i>Guatteria sellowiana</i> Schldtl.	0	0	4	0.651	4
<i>Guettarda viburnoides</i> Cham. & Schldtl.	0	0	2	0.224	2
<i>Handroanthus serratifolius</i> (Vahl) S.Grose	3	0.404	0	0	3
<i>Hedyosmum brasiliense</i> Mart. ex Miq.	1	0.011	0	0	1
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	0	0	1	0.004	1
<i>Ilex affinis</i> Gardner	3	0.097	0	0	3
<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	0	0	2	0.011	2
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	0	0	1	0.025	1
<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	8	0.427	0	0	8
<i>Licania apetala</i> (E.Mey.) Fritsch	0	0	4	0.252	4
<i>Luehea grandiflora</i> Mart. & Zucc.	0	0	3	0.067	3

Espécies	MGI		MGNI		Abundância
	Ab.	FE	Ab.	FE	Total
<i>Macropeplus ligustrinus</i> (Tul.) Perkins	0	0	1	0.111	1
<i>Magnolia ovata</i> St.-Hill.	31	3.621	1	0.008	32
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	0	0	3	0.121	3
<i>Maytenus floribunda</i> Reissek	0	0	1	0.005	1
<i>Metrodorea stipularis</i> Mart.	0	0	9	1.116	9
<i>Miconia chartacea</i> Triana	11	0.512	0	0	11
<i>Miconia cuspidata</i> Naudin	1	0.018	1	0.008	2
<i>Micropholis gardneriana</i> (A.DC.) Pierre	1	0.222	0	0	1
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	0	0	3	0.029	3
<i>Myrcia fenziiana</i> O.Berg	2	0.368	3	0.291	5
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	1	0.204	1	0.019	2
<i>Myrcia venulosa</i> DC.	1	0.018	0	0	1
<i>Nectandra hihua</i> (Ruiz & Pav.) Rohwer	0	0	3	0.128	3
<i>Nectandra leucanta</i> Nees	1	0.007	6	0.340	7
<i>Nectandra nitidula</i> Nees	3	0.123	0	0	3
<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez	0	0	4	0.512	4
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez	11	0.253	2	0.041	13
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	1	0.013	0	0	1
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. Ex Baill.	0	0	2	0.165	2
<i>Piptocarpha macropoda</i> (DC.) Baker	0	0	3	0.348	3
<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel	0	0	3	1.334	3
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	0	0	1	0.009	1
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	1	0.517	0	0	1
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	0	0	1	0.111	1
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	26	2.646	2	0.153	28
<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	21	3.699	8	0.323	29
<i>Prunus chamissoana</i> Koehne	9	0.301	0	0	9
<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	3	0.032	0	0	3
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	1	0.253	0	0	1
<i>Qualea dichotoma</i> (Mart.) Warm.	0	0	7	1.457	7
<i>Richeria grandis</i> Vahl	37	4.078	0	0	37
<i>Roupala montana</i> Aubl.	0	0	1	0.012	1
<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.	0	0	1	0.112	1
<i>Salacia elliptica</i> (Mart. ex Schult.) G.Don	0	0	2	0.088	2
<i>Schefflera calva</i> (Cham.) Frodin & Fiaschi	1	0.008	0	0	1
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	0	0	1	0.041	1
<i>Sloanea lasiocoma</i> K. Schum.	0	0	1	0.005	1
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger	0	0	1	0.200	1
<i>Styrax camporum</i> Pohl	2	0.038	0	0	2
<i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeels	0	0	3	0.323	3
<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.	0	0	3	0.406	3
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	24	3.158	6	1.271	30
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	0	0	6	2.237	6
<i>Virola sebifera</i> Aubl.	0	0	2	0.010	2
<i>Virola urbaniana</i> Warb.	8	0.716	0	0	8
<i>Xylopia emarginata</i> Mart.	17	0.871	0	0	17
<i>Xylopia sericea</i> A.St.-Hil.	0	0	1	0.008	1
Total Geral	338	33	195	24	533

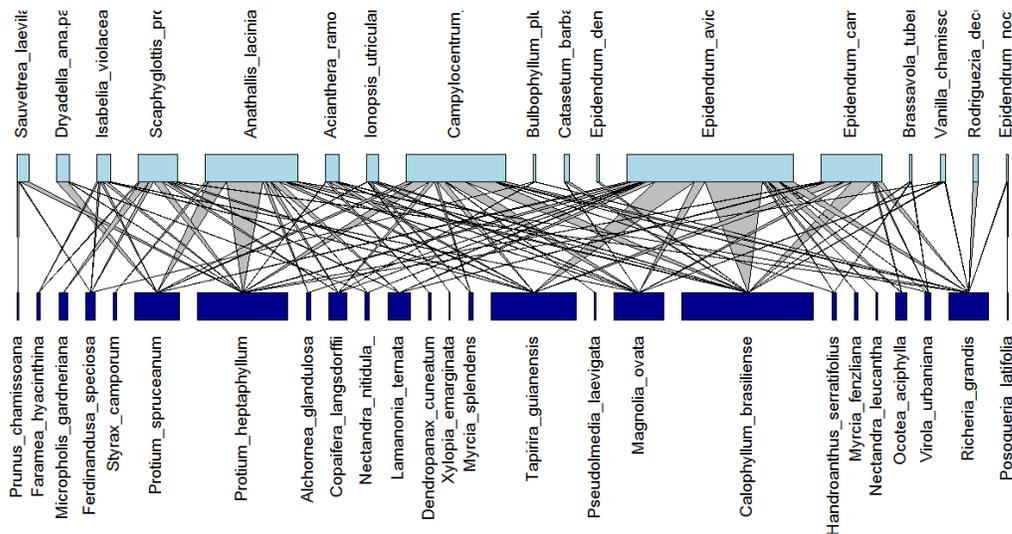


Figura MS2. 1 Rede de interação comensalística entre orquídeas epifíticas (azul claro) e forófitos (azul escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epifíticas verificada nos forófitos.

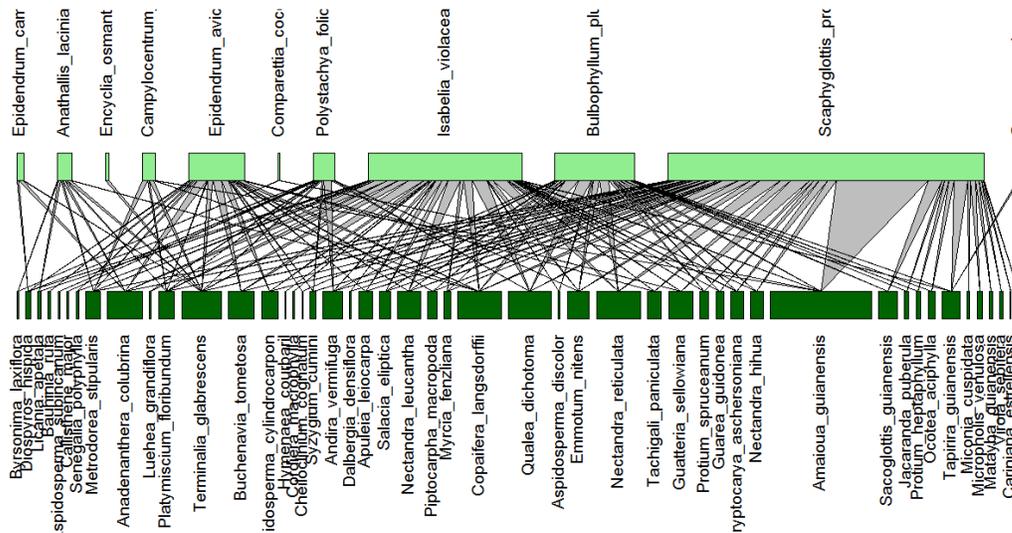


Figura MS2. 2 Rede de interação comensalística entre orquídeas epifíticas (verde claro) e forófitos (verde escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epifíticas verificada nos forófitos.

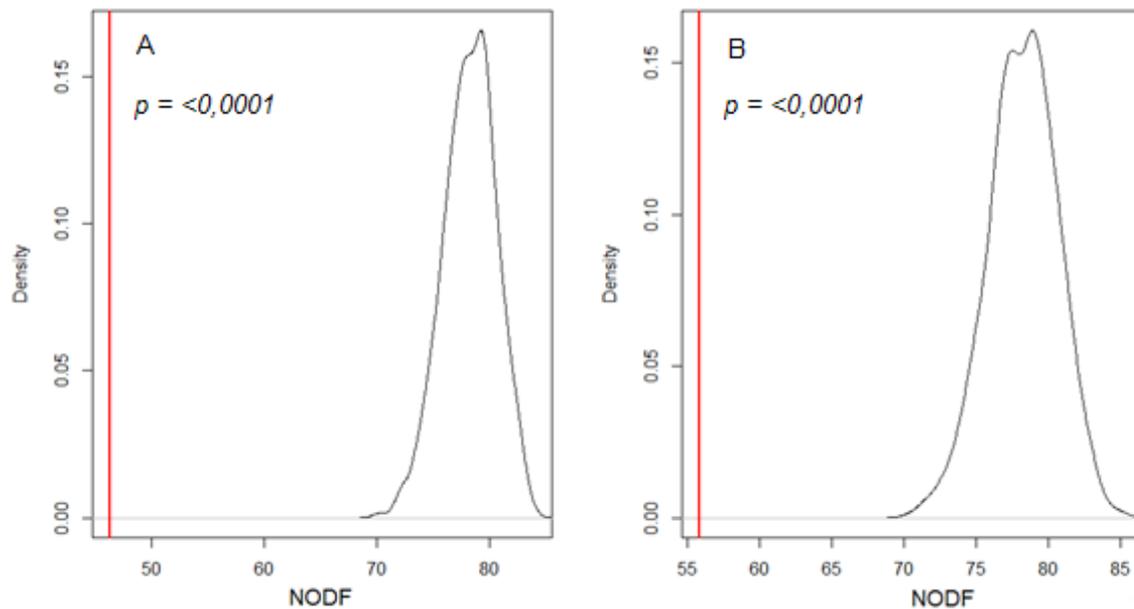


Figura MS2. 3 Análise de aninhamento ponderado das orquídeas epíficas e forófitos encontrados em matas de galeria inundáveis (A) e não inundáveis (B) do Distrito Federal, Brasil, em comparação com o modelos nulos de Patefield. Linha vermelha representa os dados observados e linha preta o modelo nulo. Número de permutações do modelo nulo = 1000.

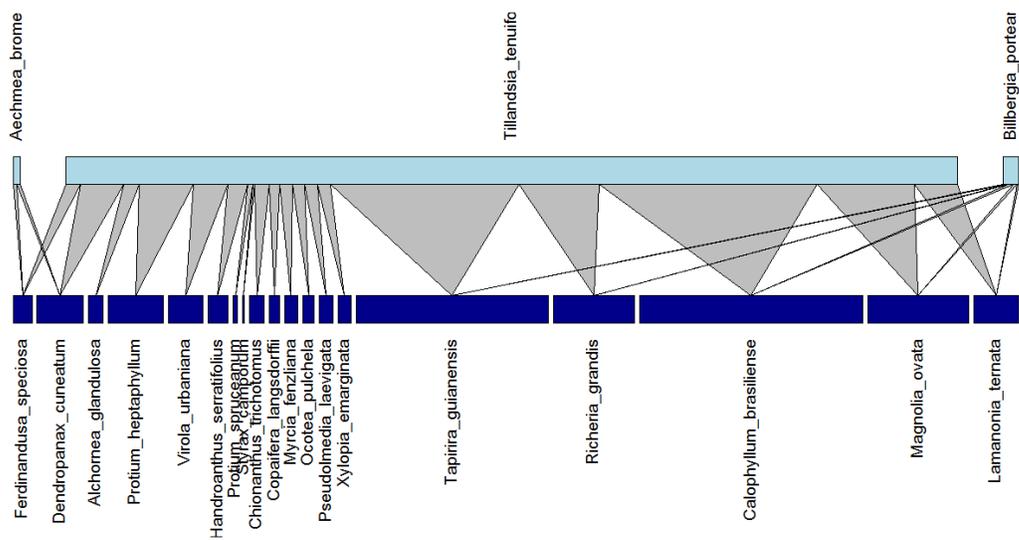


Figura MS2. 4 Rede de interação comensalística entre bromélias epíficas (azul claro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos.

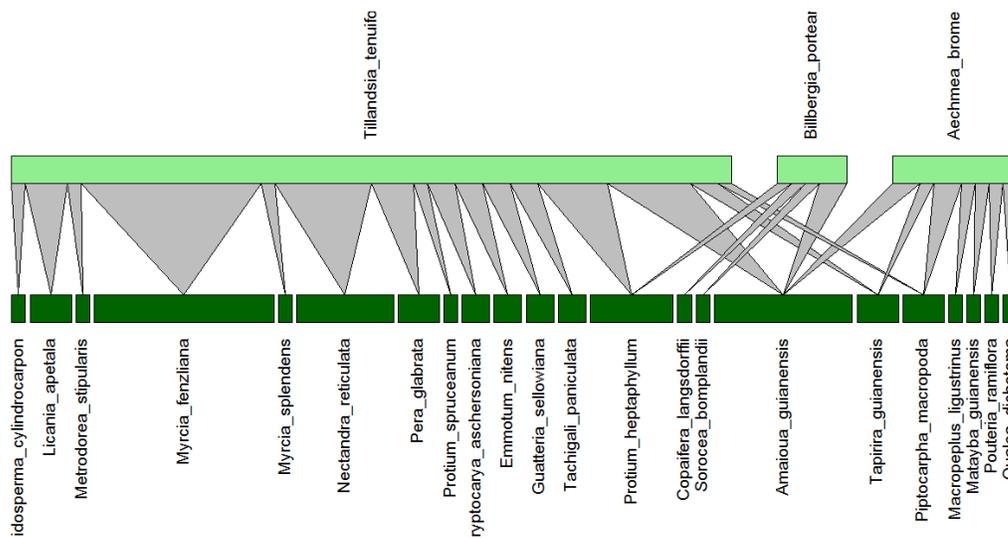


Figura MS2. 5 Rede de interação comensalística entre bromélias epifíticas (verde claro) e forófitos (verde escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epífitas verificada nos forófitos.

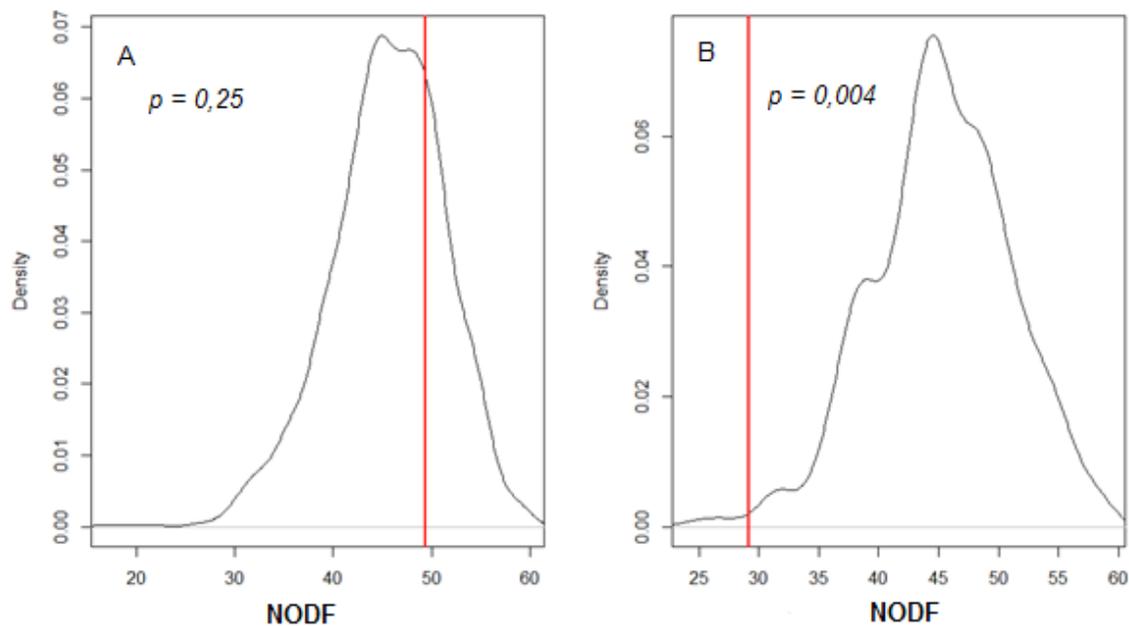


Figura MS2. 6 Análise de aninhamento ponderado das bromélias epifíticas e forófitos encontrados em matas de galeria inundáveis (A) e não inundáveis (B) do Distrito Federal, Brasil, em comparação com o modelo nulo de Patefield. Linha vermelha representa os dados observados e linha preta o modelo nulo. Número de permutações do modelo nulo = 1000.

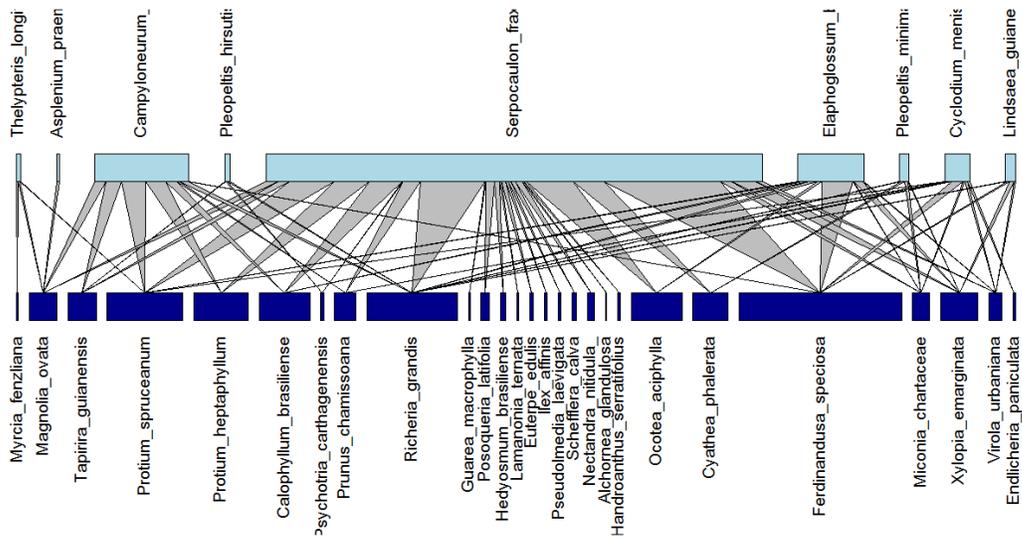


Figura MS2. 7 Rede de interação comensalística entre samambaias epifíticas (azul claro) e forófitos (azul escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epifitas verificada nos forófitos.

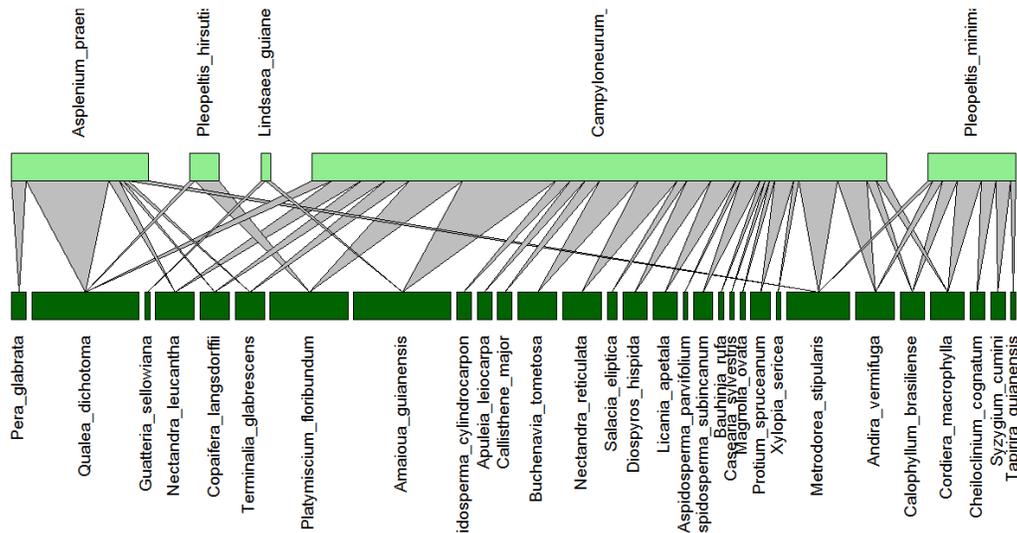


Figura MS2. 8 Rede de interação comensalística entre samambaias epifíticas (verde claro) e forófitos (verde escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria não inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epifitas verificada nos forófitos.

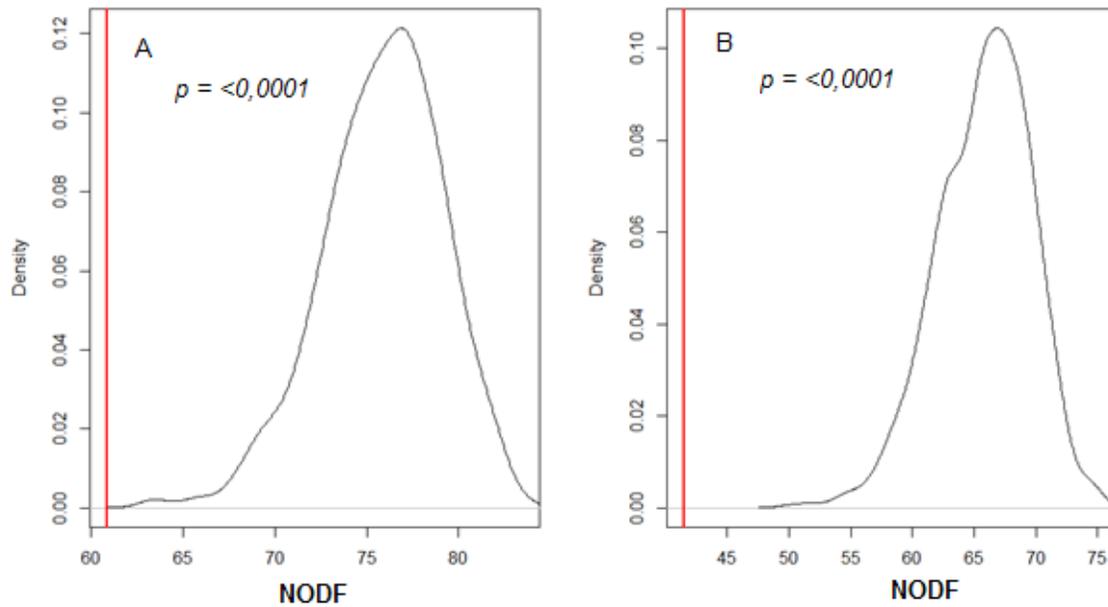


Figura MS2. 9 Análise de aninhamento ponderado das samambaias epifíticas e forófitos encontrados em matas de galeria inundáveis (MGI) e não inundáveis (MGNI) do Distrito Federal, Brasil, em comparação com o modelos nulos de Patefield. Linha vermelha representa os dados observados e linha preta o modelo nulo. Número de permutações do modelo nulo = 1000.

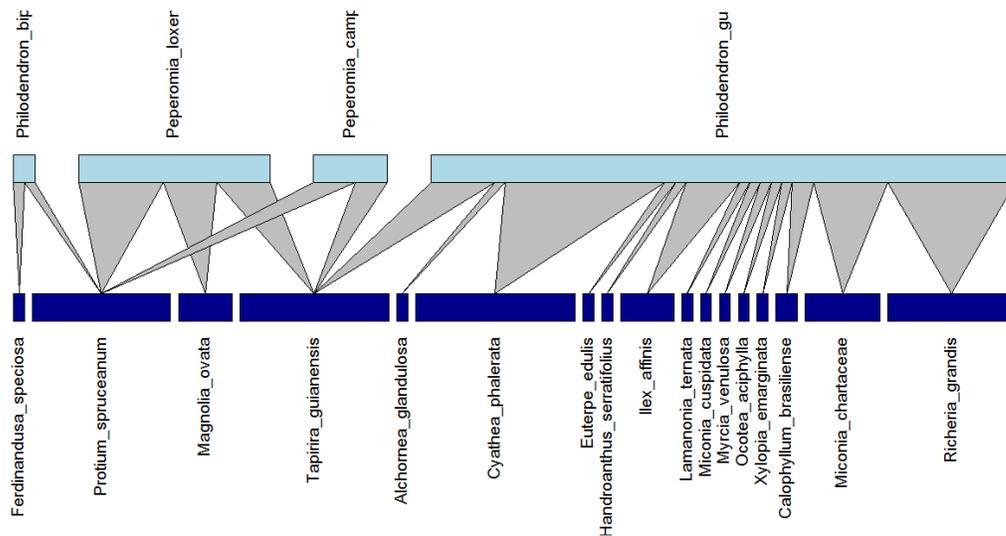


Figura MS2. 10 Rede de interação comensalística entre Araceae e Piperaceae epifíticas (azul claro) e forófitos (azul escuro) amostrada em 0,5 ha de Matas de Galeria inundáveis no Distrito Federal, Brasil. O tamanho dos retângulos representa o grau da espécie (número de interações). Maior o retângulo maior o número de interações da espécie. A espessura das linhas de ligação representam a abundância de epifitas verificada nos forófitos.

7 **CAPÍTULO 3: LEAF TRAIT CO-VARIATION AND TRADE-OFFS IN GALLERY FOREST C₃ AND CAM EPIPHYTES ***



Rodolfo de Paula Oliveira¹

Gerhard Zotz²

Wolfgang Wanek³

Augusto Cesar Franco¹

¹Department of Ecology, Institute of Biological Science, University of Brasilia, Brasilia, Brazil

²Department of Biology and Environmental Sciences, University of Oldenburg, Oldenburg, Germany

³Department of Chemical Ecology and Ecosystem Research, University of Vienna, Vienna, Austria

* *Manuscrito submetido para Biotropica*

Abstract

Despite their unique adaptations to thrive in canopy environments without access to soil resources, epiphytes are underrepresented in studies of functional traits and of functional composition of tropical plant communities. We investigated functional traits of phanerogamic C₃ and CAM epiphyte communities in flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. The two forest types differ in floristic, structure, microclimate and edaphic conditions. We studied plant size, leaf thickness, leaf dry matter content (LDMC), leaf water content, leaf area (LA), specific leaf area (SLA), leaf C, N, P, K, Mg, Ca and stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). Because photosynthetic pathway (C₃ or CAM) is an important aspect of ecological differentiation for phanerogamic epiphytes, we expected that functional trait syndromes in a multivariate space would be more associated with photosynthetic pathway than forest type, and changes in abundance of C₃ and CAM epiphytes would drive functional trait composition at the community level. As expected, C₃ and CAM epiphytes segregated in the multivariate trait space, however more complex functional typologies were also evident. Despite lower light levels, CAM epiphytes were more abundant in the flooded gallery forest. There, they accounted for 80% of all individuals, whereas C₃ epiphytes dominated in the non-flooded forest. These large differences in the proportion of CAM and C₃ epiphytes strongly affected functional trait values at the community level, despite very little intraspecific variation in trait values between forest types for species that occurred in both forests.

Keywords: Brazil, Cerrado, CWM, epiphytic bromeliads, epiphytic orchids, intraspecific relations, water use efficiency, nutrient status.

7.1 Introduction

Vascular epiphytes are a typical component of tropical forests, with substantial differences in community composition in different forest types (Zotz, 2016, Amici et al. 2019). Epiphytes and their associated decomposing litter and substrate play an important role in nutrient cycling of tropical forests, eventually transferring intercepted aerial nutrient supplies to the forest floor (Nadkarni & Matelson, 1992; Gotsch, Nadkarni & Amici, 2016). They also modify host tree topography providing habitats and food for many organisms (Gotsch et al. 2016), influencing forest hydrological processes (Hargis et al. 2019) and tree crown microclimate (Stuntz, Simon & Zotz, 2002).

In the Cerrado of Central Brazil, a region of nearly 2 x 10⁶ km² covered predominantly with savanna vegetation, forests typically occur as gallery forests forming narrow strips along streams and rivers (Ribeiro & Walter, 2008). The few studies performed on the epiphyte flora of the Cerrado showed that diverse epiphyte communities were restricted to gallery forests (Felfili et al., 2001; Ribeiro & Walter, 2008). Epiphytes correspond to only 4% (69 species) of the phanerogamic flora in Cerrado gallery forests (Felfili et al., 2001), but local abundance can be substantial: Oliveira (2020) reports a total of 1651 vascular epiphytes in 0.5 ha of flooded gallery forests and 1957 individuals in 0.5 ha of non-flooded gallery forests in Central Brazil comprising 38 species.

Epiphytes are subjected to unique environmental pressures. They do not have access to soil nutrient resources or to stable water sources and thrive in a complex three-dimensional environment where microclimate conditions can greatly change over short distances (Woods, Cardelús & Dewalt. 2015; Petter et al. 2016). However, most studies on intra- and interspecific trait variability and functional trait syndromes in tropical epiphyte communities are restricted to forests from the humid tropics (e.g. Gotsch et al. 2015; Petter et al. 2016; Schellenberger-Costa, Zotz, Hemp & Kleyer, 2018). As part of the seasonal tropics, the Cerrado is characterized by a prolonged dry season. Low relative humidity and high irradiances prevailing during the dry period result in high evaporative demand, which can further challenge plant water balance. While terrestrial plants of the Cerrado are well characterized functionally (e. g., Goldstein et al., 2008; Rossatto et al., 2013; Rossatto & Franco, 2017), studies of functional diversity and trait relationships of epiphyte communities in Cerrado are lacking.

Water availability, nutrient supply and irradiance strongly influence epiphyte establishment and growth (Zotz, 2016), affecting the diversity and abundance of epiphytes. Absence of direct access to soil water and nutrients in the epiphytic habitat explains the prevalence of specialized morphological traits such as absorptive foliar trichomes in bromeliads (Benzing, 2000), or the velamen of aerial roots in orchids (Zotz & Winkler, 2013) that effectively enhance uptake of water and nutrients in these nutrient-poor and water-limited habitats. Succulent leaves and shoots (pseudobulbs), foliar water uptake, or tanks formed by the overlapping leaf bases that hold water externally, are typical morphological traits related to water storage that effectively bridge rainless periods (Zotz, 2016). Tank-forming bromeliads also play an important ecosystem service serving as a shelter and resource sources to amphibian and arthropod species (Henaut et al., 2014, Romero et al., 2010).

In terms of physiological traits, Crassulacean Acid Metabolism (CAM) plays a central role. CAM is a flexible metabolic pathway that improves water use efficiency (WUE) and carbon conservation in many vascular epiphytes (Benzing, 1987). CAM plants can keep the stomata closed during the day reducing water losses, and open them at night when CO₂ is taken up and fixed by phosphoenolpyruvate carboxylase (PEP-C) into organic acids, mainly malic acid, which are stored in the vacuoles (Osmond, 1978). CAM epiphytes usually show higher PEP-C activity under water stress than well-watered plants (Rodrigues et al., 2013). This strategy also allows for recovery of carbon, by recycling of CO₂ produced by nighttime respiration.

At the community level, there is a steady increase in the number of CAM species from wetter to drier environments (Earnshaw et al., 1987; Mooney, Bullock & Ehleringer, 1989; Winter, Wallace, Stocker & Roksandic, 1983; Zotz, 2004; Zotz & Ziegler, 1997). The proportion of CAM epiphytes in Mexican dry forests reached 100% (Mooney, Bullock & Ehleringer, 1989), while in rain forests this proportion is just 25% (Earnshaw et al., 1987; Winter, Wallace, Stocker & Roksandic, 1983). However, intraspecific variability in CAM expression of true epiphytes has been little studied (Zotz & Hietz, 2001), while similar studies on the water or nutrient relations in hemiepiphytes and facultative epiphytes are more common (Ball et al., 1991; Feild & Dawson, 1998; Putz & Holbrook, 1989; Rada & Jaimez, 1992; Wanek, Arndt, Huber & Popp, 2002; Zotz & Winter, 1994).

Epiphytes within the forest canopy can obtain nutrients from different sources. From an ecosystem perspective, the canopy nutrient regime is influenced by external and internal inputs

(Zotz, 2016). Atmospheric dry deposition and wet deposition (precipitation, fog or dew) act as external sources in forests while internal sources include nutrients leached from host tree leaves and bark, in throughfall and stemflow, and release of nutrients by decomposition of woody constituents and leaf litter in canopy soils (Nadkarni & Matelson, 1992; Gotsch, Nadkarni & Amici, 2016; Zotz, 2016). Internal sources are therefore, closely linked to tree species composition and to soil properties. In the specific case of flooded forests, soil nutrient cycling can be strongly affected by anoxic conditions of the soil environment.

Ribeiro & Walter (2008) distinguished flooded and non-flooded gallery forests, which differ in soil properties, nutrient cycling, tree dynamics, structure and floristic composition (Fontes, Walter, Pinto and Damasco, 2015; Ivanauskas, Rodrigues & Nave, 1997; Naiman & Décamps, 1997; Silva et al., 2013; Silver, Lugo & Keller, 1999). Seasonally or permanently flooded gallery forests have higher tree density, but lower tree dominance and species richness than non-flooded gallery forests (Ribeiro & Walter, 2008). Flooded and non-flooded forests also differ in the stocks of nutrients in the aboveground biomass: flooded gallery forests have higher stocks of phosphorus, but lower stocks of potassium and magnesium (Silva et al., 2013). Despite having similar N stocks in the aboveground biomass, internal fluxes and concentrations of nitrogen in the throughfall of flooded gallery forests are lower than in non-flooded forests (Parron, Bustamante & Markewitz, 2011). How these differences affect the local epiphyte community is unknown.

In this study we evaluated community differences and trade-offs between functional leaf traits of epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests. We restricted our study to phanerogamic epiphytes. We expected non-flooded gallery forest to have a more open canopy, which would subject epiphytes to higher irradiances and air temperatures but lower air humidity in comparison to flooded gallery forest. Given these differences in abiotic conditions, and that relative humidity is a better proxy for water availability than precipitation for epiphytes (Schellenberger-Costa, Zotz, Hemp & Kleyer, 2018), we hypothesized that: (1) CAM epiphytes would be more abundant in the non-flooded forest, while C3 epiphytes would be dominant in the flooded gallery forest; (2) epiphytes from non-flooded habitats would have higher WUE, thicker leaves and lower specific leaf area (SLA) than the ones from flooded habitats, both at the species and community level; and (3) epiphytes from flooded forests would have higher foliar concentrations of P but lower concentrations of N, K and Mg, due to the differences in nutrient

cycling under oxic and anoxic soil conditions. Because of the well-known importance of photosynthetic pathway (C3 or CAM) for ecological differentiation of epiphytes, we also expected that C3 and CAM epiphytes would be associated with particular combinations of multiple-correlated leaf traits in a multivariate trait space, as shown for terrestrial and epiphyte bromeliads from the humid tropics (Males & Griffiths, 2018).

7.2 *Methods*

7.2.1 *Study area and abiotic conditions*

Field work was carried out in flooded and non-flooded gallery forests in the Federal District, in Central Brazil. The flooded gallery forest site (FGF) follows the *Taquara/Onça* streams (15°55'28" S, 47°54'56" W) and the non-flooded gallery forest site (NFGF) follows the *Capetinga* stream (15°57'16" S, 47°56'29" W), both inside the ecological station of Fazenda Agua Limpa (FAL/UnB), an experimental farm belonging to the University of Brasilia. These two forests are five km apart from each other and are situated at c. 1,070 m a.s.l. Climate data are available from an automatic meteorological station from FAL/UnB for the last nineteen years (2001-2019). The meteorological station is c. 1 km away from the NFGF and 4 km from the FGF site. Annual mean temperature for this period was 19.6 °C, annual mean precipitation was 1,367 mm and annual mean air humidity 74%. The dry period extended from May to September when monthly precipitation averaged 16.2 mm.

To characterize air temperature and relative air humidity (RH) in both forest types, we installed HOBO Pro V2 dataloggers in three trees in each gallery forest, with three loggers per tree and a total of nine loggers per forest. The loggers were distributed in the forests along horizontal (edge, middle and bank, in the forests) and vertical gradients (base at 1.5 m above ground, middle at 6.5 m above ground and crown at 12 m above ground, in the trees) to better describe microclimatic conditions as a whole. We collected information every 15 minutes during the dry season for 22 consecutive days (11 June – 2 July 2019). We calculated the vapor pressure deficit (VPD) of the air, as the difference between the saturation vapor pressure and actual vapor pressure using the formula developed by Huang (2018).

Irradiance levels in NFGF and FGF were characterized with a MQ-200 quantum flux device. We measured photosynthetic photon flux density (PPFD) inside the crown (12 m above ground) and at the base (1.5 m above ground) of the same trees where the loggers were installed, and in an

open area outside the forest. Because we had to use single-rope climbing techniques (Perry, 1978) to access the top of the trees, we could only measure one tree per day, yielding a total of six days of measurements in July 2019. Measurements were performed during cloudless days, between 09:00 to 17:00, with one measurement per hour in each location (at the base and the crown of the tree and outside of the forest).

7.2.2 *Sampling area*

We haphazardly established five transects of 100 m x 5 m in each forest type (FGF and NFGF), i.e. 10 plots in total (0.5 ha). In each plot, we identified and counted all epiphyte individuals. Preliminary identification was done in the field, but herbarium vouchers were collected, and species identifications were confirmed by comparison with specimens at the Embrapa Genetic Resources and Biotechnology / Cenargen (CEN) herbarium. Vouchers were deposited in the CEN and UB herbaria. The species were grouped in families according to APG IV (2016). Species names follow the Brazilian flora species list (Brazilian Flora, 2020). Table 3.1 lists species names and abundances. We also calculated tree density of each plot, by counting all trees > 5 cm in diameter at breast height.

7.2.3 *Plant material*

We collected leaf samples of nine epiphyte species in each gallery forest during the dry season, between July and August of 2018. Seven out of the nine species were chosen because they occurred in both gallery forests. They belonged to three families that harbored most phanerogamic epiphyte species in the study area; Bromeliaceae: (*Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker, *Bilbergia porteanana* Brong. ex Beer and *Tillandsia tenuifolia* L.), Orchidaceae (*Campylocentrum neglectum* (Rchb.f. & Warm.) Cogn., *Epidendrum avicula* Lindl. and *Epidendrum campaccii* Hágsater & L.Sánchez) and Piperaceae (*Peperomia loxensis* Kunth). Ten individuals per species were collected, five from each forest type. We also sampled two of the most abundant orchid species that were found in only one forest type, i.e *Acianthera ramosa* (Barb.Rodr.) F.Barros and *Ionopsis utricularioides* (Sw.) Lindl. in the FGF site and *Isabelia violacea* (Lindl.) van den Berg &

M.W.Chase and *Scaphyglottis prolifera* (R.Br.) Cogn in the NFGF site. As each of them were found in only one forest type, five individuals of each species were collected. To minimize the effects of the vertical gradient on plant traits, all individuals were collected close to the main trunk at the lower crown zone (between 7 m and 10 m aboveground), which represents the center zone of the host tree crown. Overall, the sampled species represent about two thirds of the epiphyte flora of both forest types and over 80% of the total number of individuals in each forest type (Table 3.1).

7.2.4 Plant trait determinations

We selected three fully mature, non-senescent leaves of each individual to assess morphological leaf traits. The average of the three values was used as the trait value for each individual. We determined plant size (cm), leaf thickness (mm), leaf area (LA; cm²), specific leaf area (SLA; cm²/g), leaf dry matter content (LDMC; mg/g) and leaf water content (LWC; g/cm²). Leaf thickness was measured with a digital caliper. Leaf area was measured with a CI-202 Portable Area Meter (CID, Inc., CITY USA). For SLA and LDMC we determined leaf fresh and dry mass with an electronic balance (Marte/Shimadzu Mod. AY-220, Japan; precision: 0.0001 g). Dry mass was determined after drying samples for 72 hours at 60°C in an oven.

We determined leaf concentrations of carbon (C; %), calcium (Ca; %), magnesium (Mg; %), nitrogen (N; %), potassium (K; %) and phosphorus (P; %). We also determined stable isotope ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$ ‰) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$ ‰). For elemental analysis, all samples (replicate leaves of each individual combined) were homogenized in a ball mill. Leaf phosphorus (P; %) concentrations were determined following the protocol outlined in Chen et al. (1956), while leaf calcium (Ca; %), potassium (K; %) and magnesium (Mg; %) were determined with a flame atomic absorption spectrophotometer AAS240AA (Agilent Technologies, Waldbronn, Germany) after digestion of samples following standard procedures (Allen, 1974).

Leaf carbon (C; %) and nitrogen (N; %), as well as C and N isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$; ‰) were determined with a continuous-flow isotope ratio mass spectrometry (IRMS) system. This consisted of an elemental analyzer (EA 1110, CE Instruments, Milan, Italy), which was connected by a ConFlo III interface to a gas isotope ratio mass spectrometer (DeltaPLUS, Thermo Scientific, Bremen, Germany). Reference gases (high purity CO₂ and N₂ gas, Air Liquide, Vienna, Austria) were calibrated to the Vienna-Pee Dee Belemnite (V-PDB) standard using IAEA-CH-6 and IAEA-CH-7, and to the atmospheric N₂ standard (at-air) using IAEA-NO-3, IAEA-N-1

and -2 reference material (International Atomic Energy Agency, Vienna, Austria). Nitrogen and carbon isotope abundances of each sample were determined in a single run, and N₂ and CO₂ reference gases were run with each analysis. The standard deviation of repeated measurements of a laboratory standard was <0.15‰ for δ¹⁵N, and <0.10‰ for δ¹³C.

δ¹³C values are widely used to distinguish photosynthetic pathways (CAM versus C₃) and as a proxy for WUE (Dawson, Mambelli, Plamboeck, Templer & Tu, 2002; Holtum & Winter, 2005). We followed other studies (e.g., Zotz & Ziegler, 1997) and considered only δ¹³C values higher (i.e. less negative) than -20‰ as an unambiguous indication of CAM. Differences in water use efficiencies among C₃ plants and among CAM plants can be deduced from more subtle differences in δ¹³C with less negative δ¹³C values indicating higher WUE (e.g., Ishii, Jennings, Sillett & Koch 2008).

7.2.5 *Data analysis*

We calculated the average temperature, maximum and minimum temperature, average VPD, maximum and minimum VPD for each day and used these daily values as the sampling unit. We subsequently applied one-way ANOVA's to test for differences between the flooded and the non-flooded forest for each microclimatic parameter. Reductions in irradiance levels along the vertical gradient in the forest were analyzed for each hour (09:00 to 17:00). We used the means of the six locations (edge, middle and bank, at the base and inside the crown at each of these three locations) in each forest type and compared them to conditions outside of the forest. We calculated mean reductions per day (in %) to characterize each forest type and performed a one-way ANOVA to compare reduction percentages at the FGF and NFGF sites using hourly values of irradiance for the ANOVA analysis.

Variations in plant traits between C₃ and CAM epiphytes were assessed in two different ways using plant trait values of all epiphyte species sampled. In the first analysis, we ignored species abundance in each forest type. We examined each trait separately and differences in trait values were assessed using two-way ANOVA with forest type and photosynthetic pathway as main factors and their interaction, followed by Tukey's post hoc tests. Then, a principal component analysis (PCA) identified major axes of variation in the total data set of functional traits as well as trade-offs and co-variation between traits and functional trait syndromes. From this PCA we

extracted the components with eigenvalues ≥ 1 . The effect of forest type and photosynthetic type as well as their interaction on the extracted PC scores were assessed using a two-way ANOVA.

In the second analysis, we assessed variations in trait values weighed by the abundance of C_3 and CAM species in each forest type (community weighted means-CWMs). Differences in CWM values were assessed using a two-way ANOVA, with forest type and photosynthetic pathway as main factors as well as their interaction. In both analyses, we performed Tukey's post hoc tests to compare trait variations between epiphyte communities. To test for differences in leaf $\delta^{13}C$ CWM values for CAM species in FGF and NFGF and C_3 species in FGF and NFGF we performed one-way ANOVAs for each photosynthetic type.

We also tested for intraspecific variations in leaf traits using a two-way ANOVA, with the factors species and forest type and their interactions followed by one-way ANOVAs to test for intraspecific differences in trait values between forest types. In this analysis we only used the seven epiphyte species that occurred in both types of gallery forests. Principal component analysis was done to identify major axes of variation in the functional traits of epiphytes species occurring in both forest types. We again extracted just the principle components and the PC scores with eigenvalues ≥ 1 . The main effects of forest type and epiphyte species and their interaction on PC scores were assessed using two-way ANOVA, with interaction.

All calculations were done in R 3.4.2 (R Core Team, 2017). For ANOVAs and Tukey's tests, we used the *aov* function and *lmeans* package. For PCA analysis, we used the *prcomp* function and *factoextra* package. For CWMs calculations we used the *FD* package (Laliberté & Legendre, 2010).

7.3 Results

7.3.1 Microclimatic conditions

Differences in air temperature and vapor pressure deficit (VPD) between the flooded and the non-flooded gallery forest were relatively small (Figure 3.1A,B). In FGF both diel temperature ranges (21.8 °C vs. 18.7 °C; $p = 0.0001$) and maximum temperatures (29.5 °C vs. 27 °C; $p < 0.001$) were higher than in NFGF, but average (16.0 °C vs. 16.3 °C; $p = 0.49$) and minimum (7.6 °C vs. 8.3 °C; $p = 0.17$) air temperatures (Figure 3.1A) did not differ. Maximum (2.27 kPa vs. 2.12 kPa; $p = 0.30$) and average VPD (0.314 kPa vs. 0.316 kPa; $p = 0.95$) did not differ between

forest types, while minimum VPD (0.012 kPa vs. 0.019 kPa; $p = 0.04$) were higher in the non flooded forest (Figure 3.1B).

Differences were much more pronounced in PPF. On clear days, PPF was c. 40% higher ($p = 0.001$) in NFGF than in FGF (Figure 3.1C), reaching c. 32% of the incident PPF levels compared to 23% in FGF. This corresponded to a total daily PPF from 09:00 to 17:00 of about 14.64 and 10.63 mmol m⁻² day in NFGF and FGF, respectively. The lower PPF values in FGF are consistent with the higher tree density of this type of forest (1916 trees per ha, compared to 1464 trees per ha for the NFGF site).

7.3.2 *Differences in leaf trait values between C₃ and CAM epiphytes from flooded and non-flooded forests*

As a group, C₃ and CAM species differed in plant size, leaf thickness, LA and SLA (Table MS3.1). Plant size and LA were larger in CAM species, and SLA lower in comparison with C₃ species (Figure MS3.1). Forest type affected SLA in CAM epiphytes (Table MS3.1), with higher values in the non-flooded gallery forest (Figure MS3.1).

C₃ epiphytes had higher leaf N:P ratios, leaf N and Ca concentrations, and lower $\delta^{15}\text{N}$ values than CAM epiphytes. No differences were detected in the other nutrient elements (Table MS3.2 and Figure MS3.2). When tested between forest types NFGF and FGF epiphytes showed significant differences only for $\delta^{15}\text{N}$ (Table MS3.2).

A PCA for all linear combinations of the 15 variables for the 90 individuals sampled in the two forest types (all epiphyte species) revealed that just the first four PC axes had eigenvalues ≥ 1 (Table MS3.3). Together they accounted for 75.6% of the variation in the original data. Leaf K showed the highest weight contribution in the first two principal components, followed by plant size, LWC, LA and thickness (Figure 3.2 and Table MS3.4). The PCA demonstrated a trade-off between SLA and plant size, LA, thickness and leaf $\delta^{13}\text{C}$, which was orthogonal to the trade-off between LDMC relative to LWC and leaf K (weaker for leaf Mg, P and N).

The two-way analysis of variance of the first two principal components revealed a significant effect of photosynthetic type, while forest type had no significant effect (Table 3.2). Photosynthetic types segregated clearly on the plane defined by the PC1 and PC2 axes (Figure 3.3A). CAM epiphytes were found in the left upper end of the two PC axes, defined by large plant

size, and high leaf area, LDMC and $\delta^{13}\text{C}$, while C_3 epiphytes were positioned towards the right bottom space signifying traits related to high SLA and leaf nutrient concentrations. Further insights were obtained by considering the differences in trait variation between C_3 and CAM orchids, CAM tank and atmospheric bromeliads and the C_3 leaf succulent *P. loxensis* (Figure 3.3B). The two CAM tank-bromeliads were placed in the left upper end of the two PC axis, while the CAM atmospheric *Tillandsia tenuifolia* was positioned orthogonally along the plane defined by high values of LDMC. The C_3 leaf succulent herb *P. loxensis* segregated towards the bottom on the plane defined by high values of leaf nutrients and LWC. Orchids clustered between the bromeliads and the leaf succulent *P. loxensis*. CAM orchids were positioned around the center of the plane defined by the two PC axis, while C_3 orchids distributed along the plane defined by leaf C, SLA, N/P ratios and leaf C in the right side of multivariate trait space.

When the epiphytes were grouped by forest type we did not find any discernable pattern (Figure 3.3C). In PC3, which accounted for 11.1% of the total variance, forest type and photosynthetic type showed significant effects on epiphyte trait variation, which was not the case for the fourth principal component.

7.3.3 Leaf trait differences in species occurring in both forest types

Five out of the seven species occurring in both forests expressed strong CAM (Table 3.1). All three bromeliads and the orchids *C. neglectum* and *E. campaccii* showed strong CAM signals whereas *E. avicula* and *P. loxensis* used the C_3 pathway.

The ANOVA results for this group of seven species revealed that effects of forest type were only significant for three (SLA, thickness and $\delta^{15}\text{N}$) out of the 15 analyzed traits (Table MS3.5 and Table MS3.6). All traits showed significant interspecific variations (species effect) and the interaction forest type x species was significant for most leaf traits and for plant size. However, when species were examined individually, one-way ANOVAs identified just a few differences between forest types (Table 3.3 and Table 3.4). Plant size varied significantly just in *B. porteana*, being larger in NFGF. For LDMC only *C. neglectum* showed significant differences between forest types, with higher values in NFGF. SLA was higher in individuals of *C. neglectum*, *E. avicola*, and *E. campaccii* from the non-flooded forest. For leaf thickness, two species (*E. campaccii* and *P. loxensis*) showed significant intraspecific variation, with thicker leaves in the NFGF. Only *P. loxensis* differed in LWC between forest types, with higher LWC values in NFGF.

Significant variations in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values between forest types were not detected at the level of individual species (Table 4). The same was true for foliar nutrient concentrations (Table 4), with one exception: P concentrations of *P. loxensis* were higher in NFGF. Forest-type related differences in foliar N:P were only detected for the atmospheric bromeliad *T. tenuifolia*, with significantly higher values in FGF.

Confining the PCA to the 70 individuals of seven species that occurred in both forest types yielded very similar results to those with the full sample. Again, only the first four axis had eigenvalues ≥ 1.0 (Table MS3.7) and the explained variation was almost identical (75.6%). The weight of the variables varied, however, with plant size showing the highest weight contribution in the first two principal components, followed by K, LA, thickness and LWC (Figure 3.4). The percentage contribution of each trait in the PCA for the main PC axes can be checked in Table MS3.8. Again, the PCA showed a trade-off between SLA and plant size, LA and leaf $\delta^{13}\text{C}$, which was orthogonal to the co-variation between LWC and leaf K.

The two-way analysis of variance showed significant effects of epiphyte species on the scores of PC1, PC2, PC3 and PC4, while forest type did not have any effect (Table 3.5). The interaction between species and forest type was significant on PC2 and PC3 scores. The C_3 species *P. loxensis* and both CAM tank bromeliads (*A. bromeliifolia* and *B. porteana*) showed higher trait plasticity in relation to the other species on the plane defined by the PC1 and PC2 (Figure 3.5).

7.3.4 Community weighted trait means

The sampled epiphyte species represented 97% of the total epiphyte abundance in the flooded forest and 93% in the non-flooded forest (Table 3.1). However, the abundance of individual species and of CAM and C_3 plants strongly differed between forest types. With CAM epiphytes accounting for 78% of all individuals in the flooded gallery forest, but only for 10% in the non-flooded gallery forest. The CAM species *T. tenuifolia* was the most abundant species in the flooded forest, representing 61% of the individual plants recorded in FGF, but only 5% in NFGF. In contrast, the C_3 species *Scaphyglottis prolifera*, which was the most abundant species in NFGF, was absent from the flooded gallery forest (Table 3.1).

These variations in species abundance and in the proportion of C_3 and CAM photosynthetic types between the flooded and the non-flooded forest affected leaf trait values at the community level. The observed differences in CWM values of leaf $\delta^{13}\text{C}$ between forest types were the result

of changes in the abundance of C₃ epiphytes. CWM values of $\delta^{13}\text{C}$ of CAM epiphytes did not differ between forest types, whereas the C₃ epiphytes showed significantly higher $\delta^{13}\text{C}$ values in FGF (Figure 3.6).

In relation to plant size and leaf morphological traits only plant size, LA and SLA were significantly different (Table MS3.9 and Figure 3.7). Overall, the CAM epiphytes were larger in size and leaf areas but SLA was lower. Irrespective of the photosynthetic pathway, the NFGF and FGF epiphyte community differed in SLA. The vascular epiphyte community of the flooded gallery forest showed lower values of SLA than in the non-flooded gallery forest, consistent with the predominance of CAM epiphytes in this type of forest.

CAM epiphytes had significantly lower CWM values for leaf C, N, P, Ca and Mg than C₃ epiphytes (Table MS3.10 and Figure 3.8 **Erro! Fonte de referência não encontrada.**). CWM values of leaf P were also affected by forest type, with higher values for the non-flooded epiphyte community. The interaction forest type x photosynthetic pathway was significant for foliar CWM values of $\delta^{15}\text{N}$, N:P and Ca. Epiphytes with CAM exhibited a strong decrease in CWM values of leaf N:P in non-flooded forests, while the CWM values of leaf N:P of the C₃ epiphytes were not affected by forest type. In contrast, CWM values of $\delta^{15}\text{N}$ and Ca of C₃ epiphytes were significantly lower in non-flooded forests, while the CAM epiphytes maintained similar values of CWM for $\delta^{15}\text{N}$ and Ca in both forest types. In relation to K, C₃ epiphytes in non-flooded forest had higher CWM values of leaf K in the flooded forest.

7.4 Discussion

As expected, non-flooded gallery forests differed from the flooded ones in respect to higher irradiances, although differences in air temperature and VPD were small. Since generally CAM epiphytes tend to dominate in drier, more exposed habitats characterized by higher light intensities (Einzmann et al., 2015; Mooney, Bullock & Ehleringer, 1989; Winter, Wallace, Stocker & Roksandic, 1983; Zotz & Ziegler, 1997), we did not expect to find that CAM epiphytes were more abundant in the flooded gallery forest, where they were exposed to lower irradiances. Furthermore, whether the species was C₃ or CAM, water use efficiency as assessed by leaf $\delta^{13}\text{C}$ did not vary between the flooded and non-flooded forest in the seven species occurring in both forests.

7.4.1 *Photosynthetic pathway and community level variation in plant trait values*

Photosynthetic pathway rather than forest type constrained patterns of trait variation at the community level. The CAM species in this study were large-sized plants with high values of LA, leaf thickness and LDMC, but low SLA. In a glasshouse study with 50 species of bromeliads from different ecosystems, species' leaf traits also segregated by photosynthetic type in the multivariate trait space (Males & Griffiths, 2018). Consistent with their results, we found a trend towards higher leaf N and P concentrations and SLA in C₃ epiphytes in the multivariate trait space. Our results also suggest that C₃ epiphytes had higher leaf Ca concentrations but lower $\delta^{15}\text{N}$ values. Moreover, the PCA showed that CAM and C₃ epiphytes clearly separated along a leaf economics spectrum, with SLA and leaf N (high values indicating fast rates of resource acquisition and growth (Wright et al., 2004)) being negatively related to leaf area and leaf thickness (indicating leaf succulence) while LDMC was orthogonal to this leaf trait axis and negatively scaled with leaf nutrients other than N (K, P, Mg). Highly similar leaf trait syndromes and trade-offs were recently reported by others for vascular epiphytes, including both photosynthetic pathways (Agudelo, Benavides, Taylor, Feeley & Duque, 2019; Petter et al., 2016; Schellenberger-Costa, Zotz, Hemp & Kleyer, 2018).

Surprisingly, the epiphyte community in the moister flooded forest is likely to have a higher WUE as suggested by the higher abundance of CAM plants and the less negative $\delta^{13}\text{C}$ values of C₃ epiphyte species, while CAM species did not differ in leaf $\delta^{13}\text{C}$ or in leaf $\delta^{13}\text{C}$ CWM values between forest types. This does not agree with the general observation of a higher prevalence of CAM species and higher WUE in drier forests (e.g., Mooney, Bullock & Ehleringer, 1989; Winter, Wallace, Stocker & Roksandic, 1983). In contrast to our results, Einzmann et al. (2015) reported higher leaf $\delta^{13}\text{C}$ for the epiphyte community located in host trees exposed to higher light intensity. Thus, WUE or carbon saving mechanisms (nighttime recovery of respiratory CO₂) are apparently not as critical for phanerogamic epiphytes in non-flooded gallery forests.

These large differences in the proportion of CAM and C₃ epiphytes between the two forest types and the many significant differences in foliar nutrient concentrations between CAM and C₃ species strongly affected the leaf nutrient stoichiometry, at the community level. Thus, CAM and C₃ epiphytes as a group significantly differed in foliar concentrations of most nutrients, even though these differences between forest types were not detected at the level of individual species. Overall, C₃ epiphytes showed higher leaf concentrations of nutrients than CAM epiphytes. In

general, nutrient cycling and availability show different patterns in wet compared to well-drained environments, due to anoxic conditions having strong effects on soil biogeochemistry (Parron, Bustamante & Markewitz, 2011). Trees in wet gallery forests, for example, typically have higher values of foliar P and K, and of K in the stem wood than trees in well-drained gallery forests (Silva et al. 2013). Because relative to bulk precipitation (rainfall) throughfall and more so stemflow contain increasing proportions and concentrations of canopy-derived nutrients, that originate from host tree leaching (foliage and bark; debris do not tend to accumulate around epiphytes in our system), we would expect higher CWM concentrations of P and K in the epiphyte community in FGF, however our results showed the opposite. Against our expectations, FGF epiphytes showed lower concentrations of leaf P and K in comparison to NFGF, which is consistent with the higher abundance of the C₃ *P. loxensis* in NFGF, the species with the highest leaf K and P concentrations.

7.4.2 Leaf plasticity and functional types

Overall, any effects of forest type (NFGF vs. FGF) in the single or multivariate trait space on species occurring in both habitats was small. In general, leaf thickness in epiphytes is higher in environments with greater light availability (Kaul, 1977; Males, 2017; Santo, Alfani, Russo & Fioretto, 1983) and SLA displays the opposite trend, with high values in shaded habitats (Godoy & Gianoli, 2013). Our study showed this pattern of higher thickness in NFGF plants for two species, *E. campaccii* (CAM) and *P. loxensis* (C₃). SLA did not follow the expected trend. SLA was higher in *C. neglectum* (CAM), *E. avicola* (C₃) and *E. campaccii* from the non-flooded forest, where plants were exposed to higher irradiances.

Leaf nutrient status of the seven species common to both forests was little affected by forest type. There was however a significant effect of forest type, species and forest x species on leaf $\delta^{15}\text{N}$ (Supplementary Table MS3.6), revealing that species might be differentially N vs. P limited and differentially respond to the forest habitat. Across all seven species that occurred at both sites leaf N:P was negatively related to leaf $\delta^{15}\text{N}$ (e.g., PCA in Figure 3 and 4) and leaf N:P ranged from 6.5 to 13.6 (Table 4) suggesting a trade-off between $\delta^{15}\text{N}$ and N:P. This is consistent with the results of a N and P fertilization study of ^{15}N fractionation and foliar N:P ratios with the bromeliad

epiphyte *Vriesea sanguinolenta* (Wanek & Zotz, 2011). these authors found a negative trend between leaf $\delta^{15}\text{N}$ and N:P whereupon P limited plants had high leaf N:P (>12) and lower or more negative $\delta^{15}\text{N}$ values while N limited plants had low N:P (<10) and higher or less negative $\delta^{15}\text{N}$ values.

Despite some degree of overlap, gallery forest epiphytes converged to different combination of trait values within the multivariate trait space, which suggest a trend of specialization and functional type differentiation. Leaf trait variability was more restricted for the CAM atmospheric *Tillandsia tenuifolia*, suggesting high level of habitat specialization (Sultan, 2000). Variability within the multivariate trait space was more pronounced in the CAM tank bromeliads (*A. bromeliifolia* and *B. porteana*). While CAM atmospheric and tank bromeliads clearly segregated in the multivariate trait space, and are apparently subjected to different ecological differentiation and developmental and mechanical constraints, orchids tended to segregate along a common axis of leaf trait variation. The C_3 leaf succulent *P. loxensis* was the species with largest intraspecific trait variability, suggesting it is functionally less constrained than the other functional groups in gallery forests. Because we studied a limited number of species and restrict our sampling to the center zone of the host tree crown further studies with a larger number of species and encompassing the vertical and horizontal distribution of the epiphytes are necessary to confirm the observed trends in gallery forests.

7.5 Conclusion

Phanerogamic epiphytes segregated in the multifunctional trait space by photosynthetic type rather than by habitat type, suggesting major specialization trends in terms of resource use and conservation between the two photosynthetic types. Furthermore, morphologically similar species were associated with particular trait combinations in the multivariate trait space further evidencing functional type differentiation. We also present strong evidence that functional community assembly in flooded and non-flooded gallery forests was mostly due to changes in the relative abundance of C_3 and CAM epiphytes rather than due to changes in species composition or phenotypic plasticity.

Table 3. 1 Phanerogamic epiphyte flora composition and abundance in a flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil. Given are the absolute and relative abundance of the most common species in an area of 0.25-ha (Ab.) and their photosynthetic pathway (PP). Species that were present in both forest types are in bold.

Flooded Gallery Forest				Non-flooded Gallery Forest			
Species	Ab.	Ab. (%)	PP	Species	Ab.	Ab. (%)	PP
BROMELIACEAE				BROMELIACEAE			
<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker	4	0.5	CAM*	<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker	9	0.9	CAM*
<i>Billbergia porteana</i> Brong. ex Beer	7	0.8	CAM*	<i>Billbergia porteana</i> Brong. ex Beer	3	0.3	CAM*
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	519	61	CAM*	<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	52	5.2	CAM*
ORCHIDACEAE				CACTACEAE			
<i>Acianthera ramosa</i> (Barb. Rodr.) F. Barros	22	2.6	CAM*	<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw.	9	0.9	CAM**
<i>Brassavola tuberculata</i> Hook.	7	0.8	CAM***	<i>Bulbophyllum plumosum</i> (Barb. Rodr.) Cogn.	42	4.2	n/a
<i>Campylocentrum neglectum</i> (Rchb.f. & Warm.) Cogn.	78	9.2	CAM*	<i>Campylocentrum neglectum</i> (Rchb.f. & Warm.) Cogn.	21	2.1	CAM*
<i>Catasetum</i> sp.	8	0.9	C ₃ ***	<i>Comparettia coccinea</i> Lindl.	2	0.2	CAM***
<i>Epidendrum avicula</i> Lindl.	128	15	C ₃ *	<i>Epidendrum avicula</i> Lindl.	59	5.8	C ₃ *
<i>Epidendrum campaccii</i> Hágsater & L.Sánchez	32	3.8	CAM*	<i>Epidendrum campaccii</i> Hágsater & L.Sánchez	12	1.2	CAM*
<i>Epidendrum densiflorum</i> Lindl.	2	0.2	n/a	<i>Isabelia violaceae</i> (Lindl.) van den Berg & M.W.Chase	130	12.9	C ₃ *
<i>Ionopsis utricularioides</i> (Sw.) Lindl.	11	1.3	C ₃ *	<i>Polystachia foliosa</i> (Hook.) Rchb.f.	19	1.9	C ₃ **
<i>Rodriguesia decora</i> (Lem.) Rchb.f.	5	0.6	CAM***	<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.	448	44.4	C ₃ *
<i>Vanilla chamissonis</i> Klotzsch	4	0.5	CAM***	PIPERACEAE			
PIPERACEAE				<i>Peperomia loxensis</i> Kunth	202	20	C ₃ *
<i>Peperomia loxensis</i> Kunth	24	2.8	C ₃ *	TOTAL	1008	100	
TOTAL	851	100					

* Photosynthetic pathway determined in this study.

** Photosynthetic pathway determined by Zotz and Ziegler (1997).

*** Photosynthetic pathway determined by Silveira et al. (2010).

Table 3. 2 Two-way Analysis of Variance for Principal components PC1, PC2 and PC3 for C₃ and CAM epiphytes that were found in flooded and non-flooded gallery forests from Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$).

Response: PC1					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	4.32	4.32	1.21	0.3
Photosynthetic_type	1	106.6	106.6	29.9	<0.001
Forest_type:Photosynthetic_type	1	0.03	0.03	0.01	0.9
Residuals	86	306.4	3.56		

Response: PC2					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	0.02	0.02	0.01	0.9
Photosynthetic_type	1	98.1	98.1	34.5	<0.001
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.75	0.75	0.26	0.6
Residuals	86	244.7	2.85		

Response: PC3					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	11.8	11.76	9.32	<0.01
Photosynthetic_type	1	26.9	26.9	21.3	<0.001
Forest_type:Photosynthetic_type	1	0.87	0.87	0.69	0.4
Residuals	86	108.5	1.26		

Table 3. 3 Plant size and leaf morphological trait values (mean \pm SD) for co-occurring epiphyte species found in flooded gallery forests (FGF) and non-flooded gallery forests (NFGF) in Central Brazil. LA = leaf area, SLA = specific leaf area, LDMC = leaf dry matter content and LWC = leaf water content. Intraspecific differences was tested by one-way ANOVA, ns = non-significant. Bold means significant effect ($p < 0.05$).

Species	Forest Type	Plant size (cm)	LA (cm ²)	SLA (cm ² /g)	LDMC (mg/g)	Thickness (mm)	LWC (g/cm ²)
<i>A. bromeliifolia</i>	FGF	58.1 \pm 22.2	191.4 \pm 102.5	66.6 \pm 12.0	134.1 \pm 34.6	1.3 \pm 0.5	0.11 \pm 0.04
	NFGF	45.6 \pm 6	213.5 \pm 78	65.7 \pm 6.6	186.3 \pm 42.7	0.9 \pm 0.09	0.07 \pm 0.01
	<i>p</i> -value	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>B. porteana</i>	FGF	70.7 \pm 14.6	253.4 \pm 52.5	29.9 \pm 7.4	197.4 \pm 37.1	2.3 \pm 0.3	0.15 \pm 0.03
	NFGF	95.7 \pm 24.4	282.4 \pm 69.5	26.2 \pm 8.2	246.3 \pm 97.3	2.3 \pm 0.5	0.12 \pm 0.03
	<i>p</i> -value	0.05	ns	ns	ns	ns	ns
<i>C. neglectum</i>	FGF	16.4 \pm 5.6	1.7 \pm 0.4	28.3 \pm 4.9	57.9 \pm 12.5	0.3 \pm 0.05	0.04 \pm 0.01
	NFGF	13.9 \pm 8.5	3.9 \pm 0.6	84.2 \pm 18.6	177.3 \pm 47.9	0.7 \pm 0.2	0.06 \pm 0.03
	<i>p</i> -value	ns	ns	0.0002	0.004	ns	ns
<i>E. avicula</i>	FGF	7.4 \pm 0.6	3.8 \pm 0.8	84.4 \pm 18.4	230.9 \pm 46.8	0.6 \pm 0.07	0.04 \pm 0.01
	NFGF	7.2 \pm 0.8	3.3 \pm 0.1	124 \pm 14.2	138.5 \pm 9.7	0.7 \pm 0.1	0.05 \pm 0.01
	<i>p</i> -value	ns	ns	0.03	ns	ns	ns
<i>E. campaccii</i>	FGF	14.3 \pm 1.8	2.8 \pm 0.4	23.2 \pm 3.2	25.7 \pm 1.6	0.8 \pm 0.2	0.17 \pm 0.03
	NFGF	19.8 \pm 9.1	7.4 \pm 4.4	85.1 \pm 7.1	81.4 \pm 9.4	1.6 \pm 0.4	0.14 \pm 0.01
	<i>p</i> -value	ns	ns	<0.0001	ns	0.0009	ns
<i>P. loxensis</i>	FGF	3.9 \pm 0.9	0.9 \pm 0.4	106.5 \pm 35.8	97.1 \pm 80.3	1.1 \pm 0.2	0.14 \pm 0.04
	NFGF	5.6 \pm 1.4	0.8 \pm 0.3	99.3 \pm 36.8	38 \pm 6.7	2 \pm 0.2	0.28 \pm 0.06
	<i>p</i> -value	ns	ns	ns	ns	0.0002	<0.0001
<i>T. tenuifolia</i>	FGF	21.3 \pm 7.4	4.0 \pm 0.6	56.8 \pm 10.4	240 \pm 25.4	0.4 \pm 0.04	0.06 \pm 0.01
	NFGF	19 \pm 2.6	5.5 \pm 0.7	71.7 \pm 6.6	217.9 \pm 12.5	0.4 \pm 0.08	0.05 \pm 0.01
	<i>p</i> -value	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Table 3. 4 Leaf carbon and nitrogen stable isotope ratios and leaf nutrient concentrations (mean \pm SD) from co-occurring epiphyte species found in flooded gallery forests (FGF) and non-flooded gallery forests (NFGF) in central Brazil. $\delta^{13}\text{C}$ = stable isotopic carbon ratio, $\delta^{15}\text{N}$ = stable isotopic nitrogen ratio, C = carbon, N = nitrogen, P = phosphorus, N:P = ratio N/P, K = potassium, Ca = calcium and Mg = magnesium. Intraspecific differences was tested by one-way ANOVA, ns = non-significant. Bold means significant effect ($p < 0.05$).

Species	Habitat	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C (%)	N (%)	P (%)	N:P	K (%)	Ca (%)	Mg (%)
<i>A. bromeliifolia</i>	FGF	-15.5 \pm 1.4	3.6 \pm 1.7	44.9 \pm 0.9	0.9 \pm 0.3	0.2 \pm 0.07	6.5 \pm 2.2	2.9 \pm 0.7	0.3 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1
	NFGF	-16.0 \pm 0.9	1.0 \pm 2.7	46.8 \pm 1.6	0.9 \pm 0.2	0.11 \pm 0.02	8 \pm 2	1.8 \pm 1.1	0.7 \pm 0.4	0.5 \pm 0.3
	p-value	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>B. porteana</i>	FGF	-15.4 \pm 0.6	3.6 \pm 2.3	45.5 \pm 1.2	0.6 \pm 0.2	0.14 \pm 0.07	7.9 \pm 5.3	2.6 \pm 1.1	0.3 \pm 0.1	0.6 \pm 0.2
	NFGF	-15.5 \pm 0.4	1.6 \pm 0.5	46.3 \pm 1.2	0.9 \pm 0.5	0.13 \pm 0.09	10 \pm 6.6	1.9 \pm 0.8	0.1 \pm 0.1	0.3 \pm 0.2
	p-value	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>C. neglectum</i>	FGF	-16.9 \pm 1.2	0.2 \pm 0.5	50.5 \pm 1.5	1.1 \pm 0.3	0.09 \pm 0.04	12.6 \pm 2.3	2 \pm 0.7	1.5 \pm 0.7	0.5 \pm 0.2
	NFGF	-16.8 \pm 0.6	0.6 \pm 1.8	50 \pm 2.1	1 \pm 0.2	0.07 \pm 0.01	12.3 \pm 1.9	2 \pm 0.5	1.4 \pm 0.4	0.5 \pm 0.1
	p-value	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>E. avicula</i>	FGF	-25.9 \pm 1.0	-1.7 \pm 0.7	50 \pm 1.6	1.3 \pm 0.1	0.1 \pm 0.02	14.2 \pm 2.8	0.6 \pm 0.4	4.1 \pm 1.2	0.5 \pm 0.2
	NFGF	-26.9 \pm 0.6	-3.0 \pm 1.1	51 \pm 0.5	1.3 \pm 0.2	0.08 \pm 0.01	15.9 \pm 2.7	0.8 \pm 0.3	3.8 \pm 1	0.4 \pm 0.1
	p-value	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>E. campaccii</i>	FGF	-18.8 \pm 1.1	-1.3 \pm 0.6	44.8 \pm 1.1	0.7 \pm 0.1	0.08 \pm 0.01	9.3 \pm 1.7	1.7 \pm 0.6	4.7 \pm 1.5	0.5 \pm 0.2
	NFGF	-17.5 \pm 0.3	-2.2 \pm 0.5	40.8 \pm 6.1	0.7 \pm 0.1	0.08 \pm 0.01	8 \pm 2.3	2.6 \pm 0.5	3.3 \pm 1.6	0.6 \pm 0.1
	p-value	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>P. loxensis</i>	FGF	-30.6 \pm 0.8	-0.5 \pm 1.2	42.5 \pm 1.9	1.8 \pm 0.9	0.11 \pm 0.03	13.6 \pm 9.3	4.6 \pm 2.1	2 \pm 0.5	1 \pm 0.4
	NFGF	-31.2 \pm 1.1	1.0 \pm 1.4	41.5 \pm 2.7	1.7 \pm 1.0	0.23 \pm 0.09	11 \pm 12.2	6.6 \pm 1.7	2.6 \pm 2.1	1 \pm 0.1
	p-value	ns	ns	ns	ns	0.01	ns	ns	ns	ns
<i>T. tenuifolia</i>	FGF	-16.1 \pm 0.8	-2.4 \pm 0.6	46.9 \pm 1.2	0.4 \pm 0.05	0.03 \pm 0.01	13.1 \pm 8	1.1 \pm 0.2	0.1 \pm 0.05	0.3 \pm 0.1
	NFGF	-16 \pm 0.1	-3 \pm 0.4	46.9 \pm 0.5	0.5 \pm 0.1	0.07 \pm 0.02	7.5 \pm 2.6	1.4 \pm 0.4	0.1 \pm 0.05	0.3 \pm 0.1
	p-value	ns	ns	ns	ns	ns	0.04	ns	ns	ns

Table 3. 5 Two-way Analysis of Variance for Principal components 1, 2, 3 and 4 for the seven epiphyte species that occurred in a flooded and a non-flooded gallery forest from Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$).

Response: PC1	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest type	1	0.46	0.46	0.75	0.39
Species	6	281.1	46.9	76.9	<0.001
Forest type:Species	6	6.73	1.13	1.84	0.11
Residuals	56	34.1	0.61		

Response : PC2	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest type	1	0.21	0.21	0.46	0.50
Species	6	238.4	39.7	85.8	<0.001
Forest_type:Species	6	26.7	4.45	9.61	<0.001
Residuals	56	25.9	0.46		

Response: PC3	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	0.89	0.89	1.76	0.19
Species	6	48.2	8.03	15.8	<0.001
Forest_type:Species	6	10.8	1.79	3.53	<0.01
Residuals	56	28.5	0.51		

Response: PC4	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	2.01	2.01	2.49	0.12
Species	6	26.6	4.44	5.50	<0.001
Forest_type:Species	6	6.76	1.13	1.40	0.23

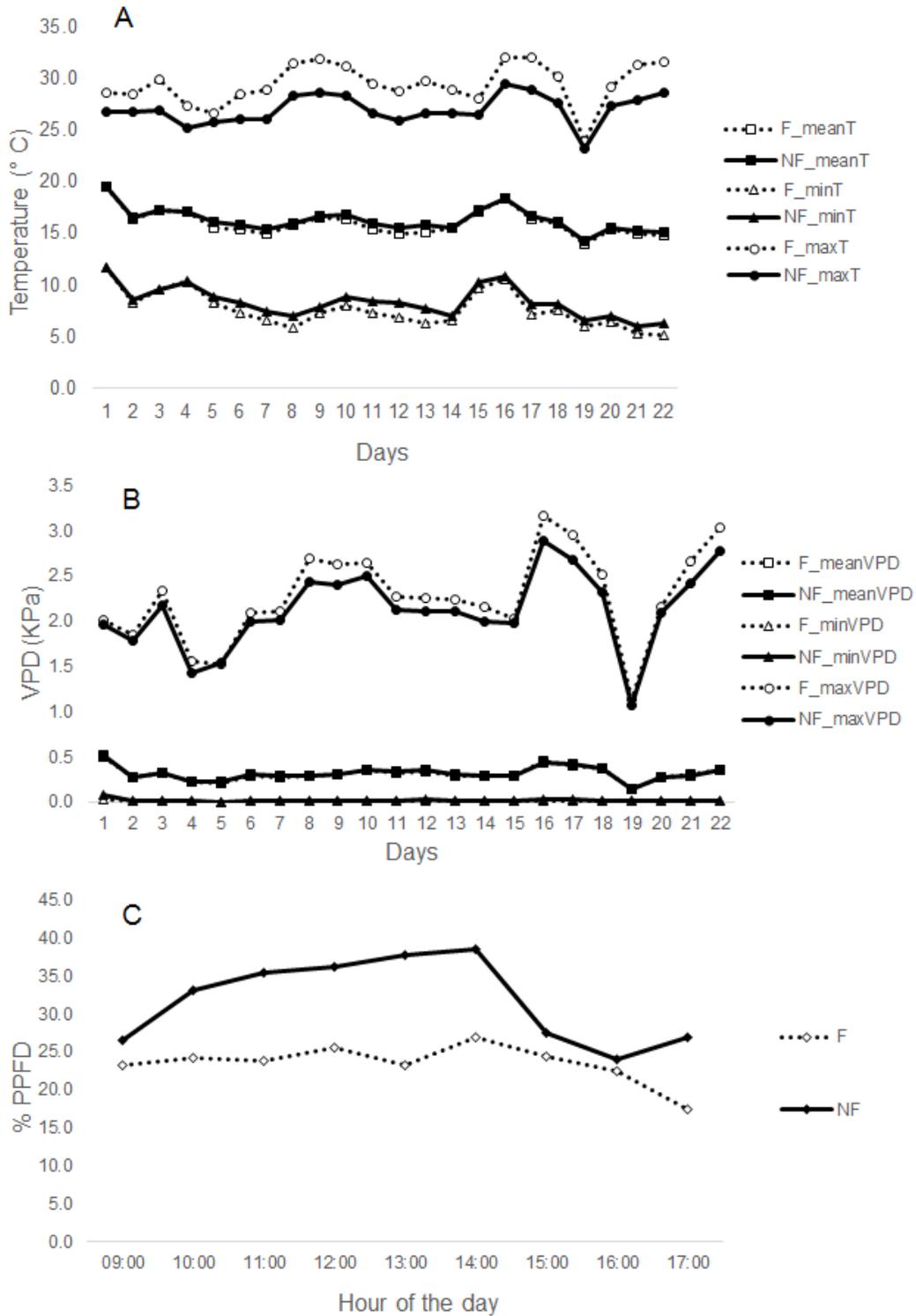


Figure 3. 1 Microclimatic conditions in a flooded and a non-flooded gallery forest in Central Brazil. Daily maximum, mean and minimum (A) air temperature and (B) vapor pressure deficit (VPD); (C) diurnal course of photon flux density (PPFD) in the gallery forest as a percent of PPFD values measured in an unobstructed area outside the forest. Air temperature and relative humidity are the daily averages recorded at the base (1.5 m above ground), middle (6.5 m above ground) and crown (12 m above ground) of individual trees in three different locations (edge, middle and bank) in each forest. PPFD was measured at the base (1.5 m above ground)

and at the crown (12 m above ground) of the same three trees. PPFD was measured in one tree per day and outside the forest, totaling six days of measurements in July 2019. Mean percent PPFD (averaged over the two tree heights and three forest locations) is shown in Fig. 1C. F = flooded gallery forest, NF = non-flooded gallery forest, maxT = maximum air temperature, minT = minimum air temperature and meanT = mean air temperature. maxVPD = maximum vapor pressure deficit, minVPD = minimum vapor pressure deficit and meanVPD = mean vapor pressure deficit.

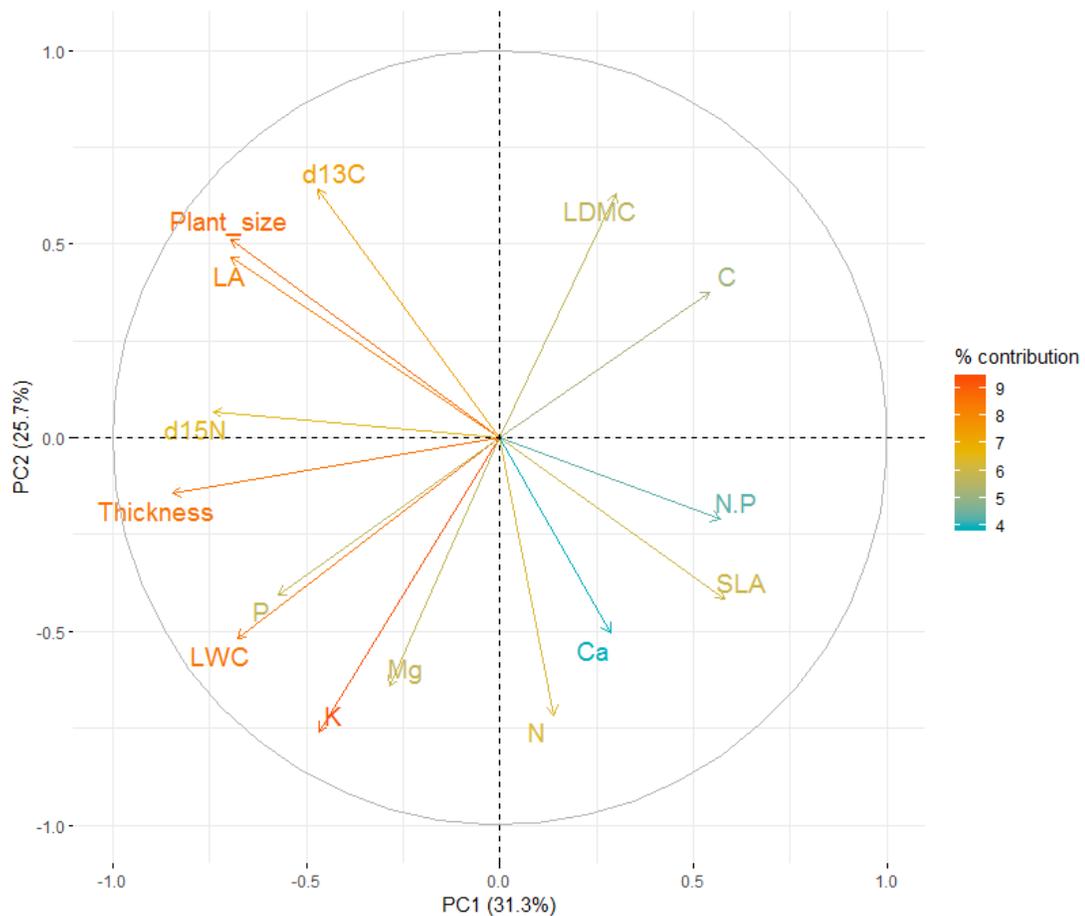


Figure 3. 2 PCA correlation circle with scaled coordinates of the variables' projection in PC1 and PC2 for the 15 plant traits of 11 epiphyte species that were sampled in flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. The arrows indicate weighing of vectors representing the 15 leaf traits considered. Relative contributions of each variable are color-coded, with red indicating highest and blue lowest contribution

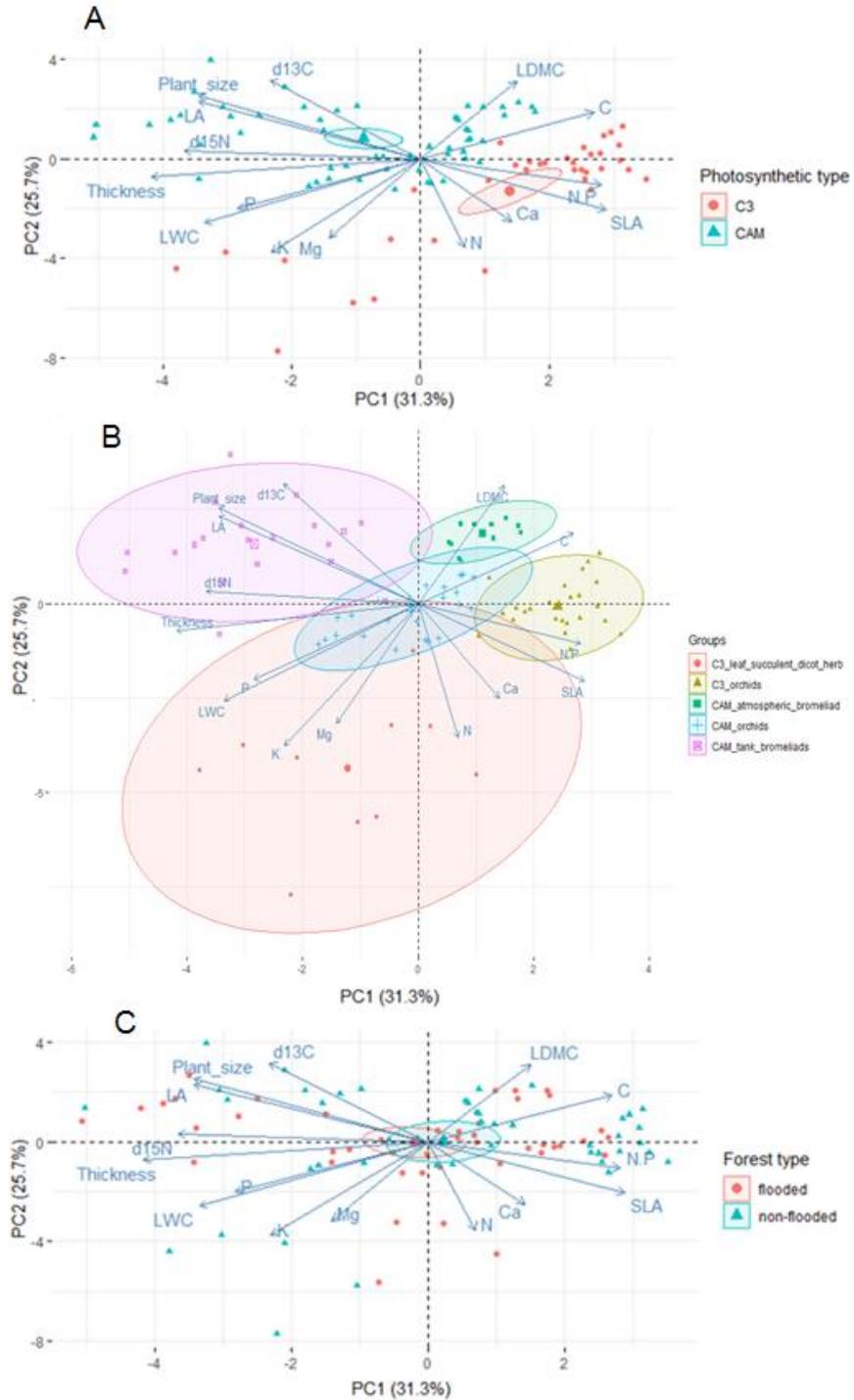


Figure 3.3 Biplots of first two principal components in an analysis of variation in 15 continuous traits across all 11 epiphyte species and 90 individuals sampled in flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil. A = Individuals plotted by photosynthetic type. Larger symbols represent the group means and ellipses represent the confidence ellipses around group mean point. B = Individuals plotted by groups (Variability of individuals of each group and their distributions along trait axes were represented by ellipses of dispersion. The greater the area of the ellipse the higher the trait variation for the group. Larger symbols represent the centroid of species ellipses. C = Individuals plotted by forest type. Larger symbols represent the group means and ellipses represent the confidence ellipses around group mean point.

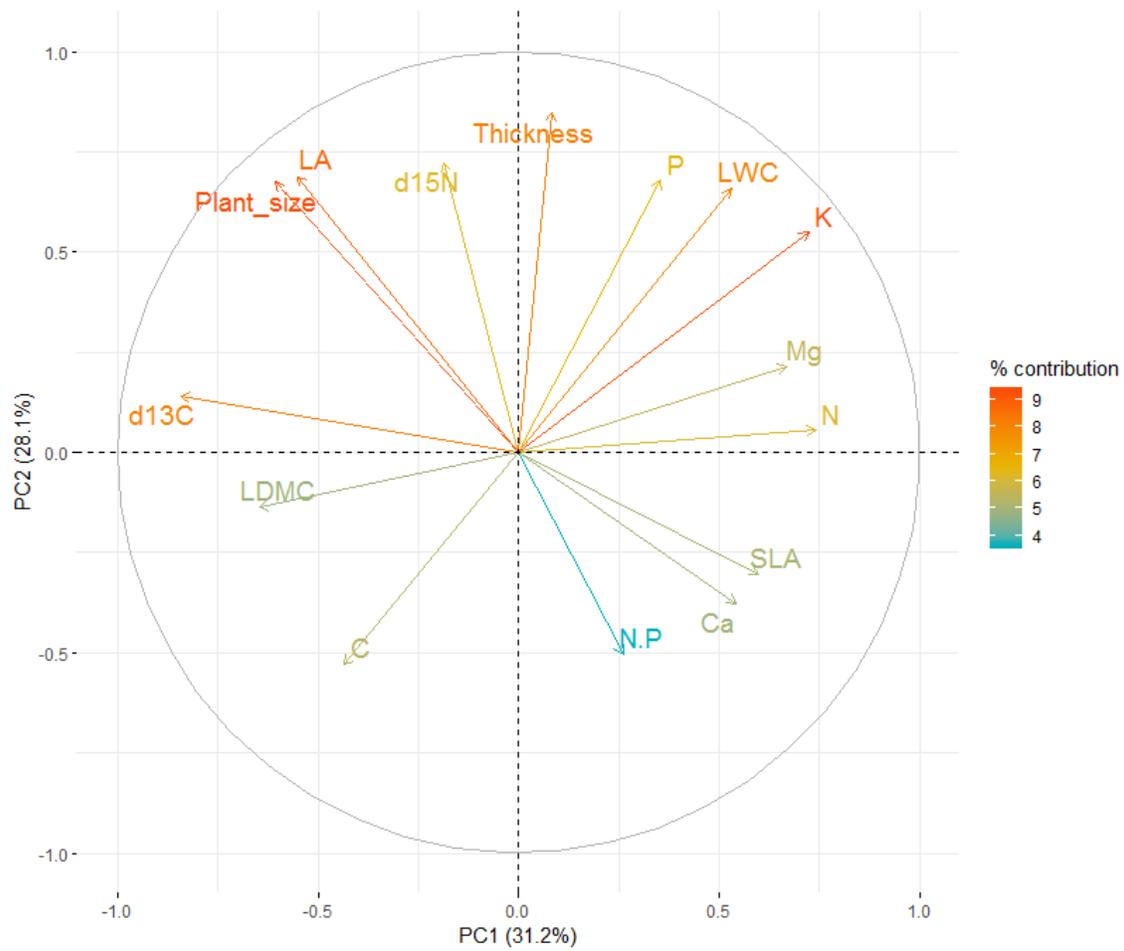


Figure 3. 4 PCA correlation circle for the 15 plant traits of seven vascular epiphyte species and 70 sampled individuals that occurred in flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. The arrows indicate weighing of vectors representing the 15 leaf traits considered. Relative contributions of each variable are color-coded, with red indicating highest and blue lowest contribution.

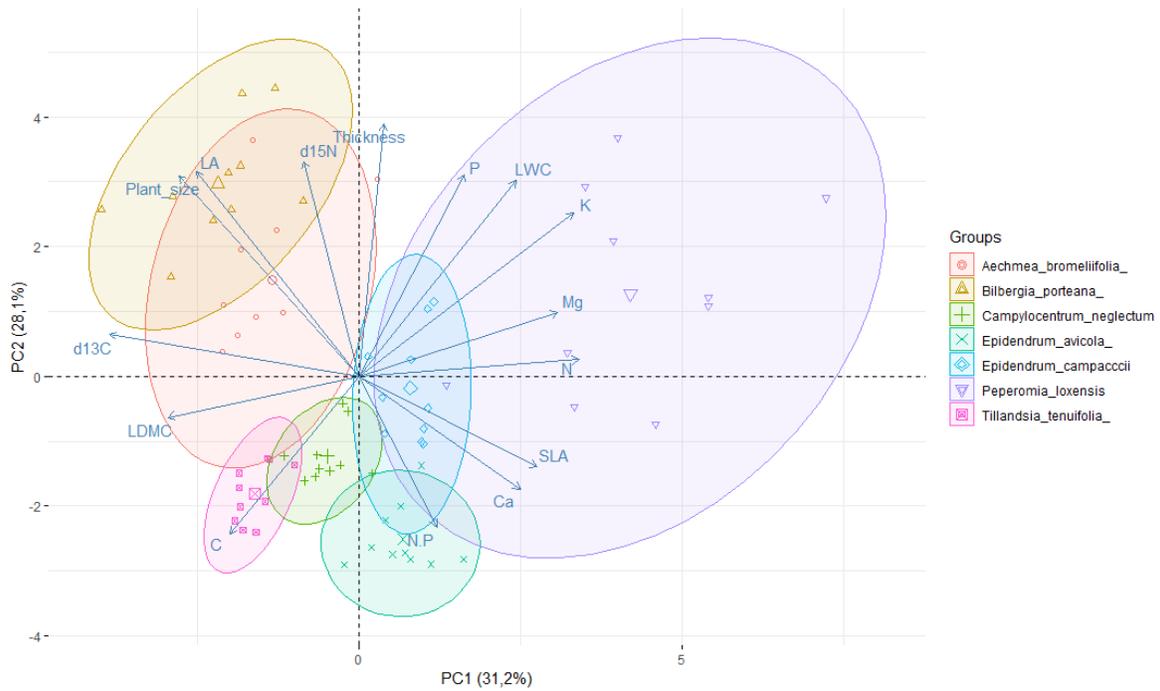


Figure 3. 5 Principal component analysis (PCA) using the 15 traits measured in seven species co-occurring in flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil for a total of 70 individuals. Data for individual plants were plotted by species. Variability of individuals of each species and their distributions along trait axes were represented by ellipses of dispersion. The greater the area of the ellipse the higher the trait variation for the species. Larger symbols represent the centroid of species ellipses.

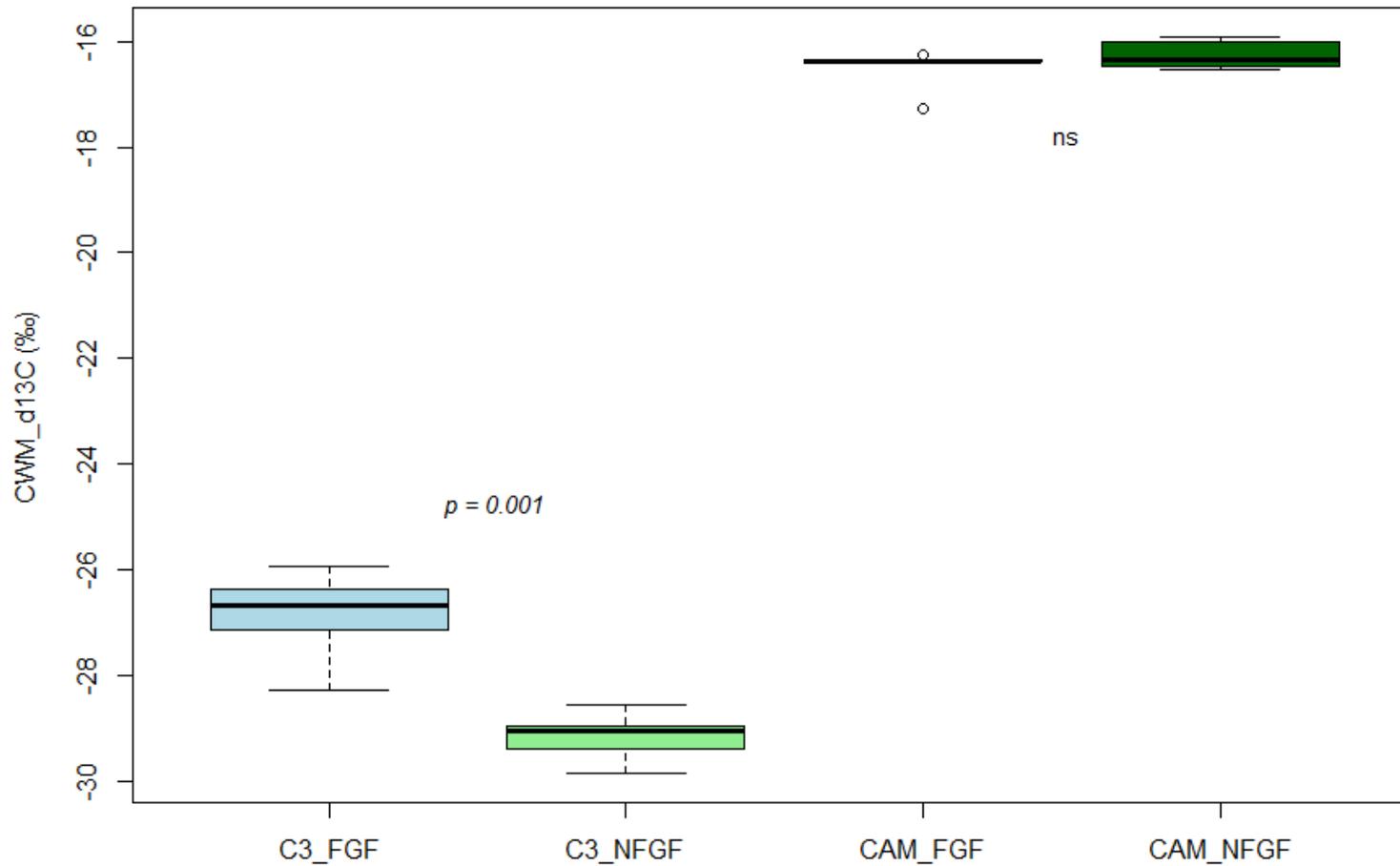


Figure 3. 6 Community weighted means (CWM) for carbon isotope ratios among C3 and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests, in Central Brazil. C3_FGF = C3 epiphyte species in flooded gallery forest, C3_NFGF = C3 epiphyte species in non-flooded gallery forest, CAM_FGF = CAM epiphyte species in flooded gallery forest and CAM_NFGF = CAM epiphyte species in non-flooded gallery forest. CWM differences in $\delta^{13}C$ between flooded and non-flooded gallery forests in C3 and CAM communities was performed by one-way Anova, ns = non-significant.

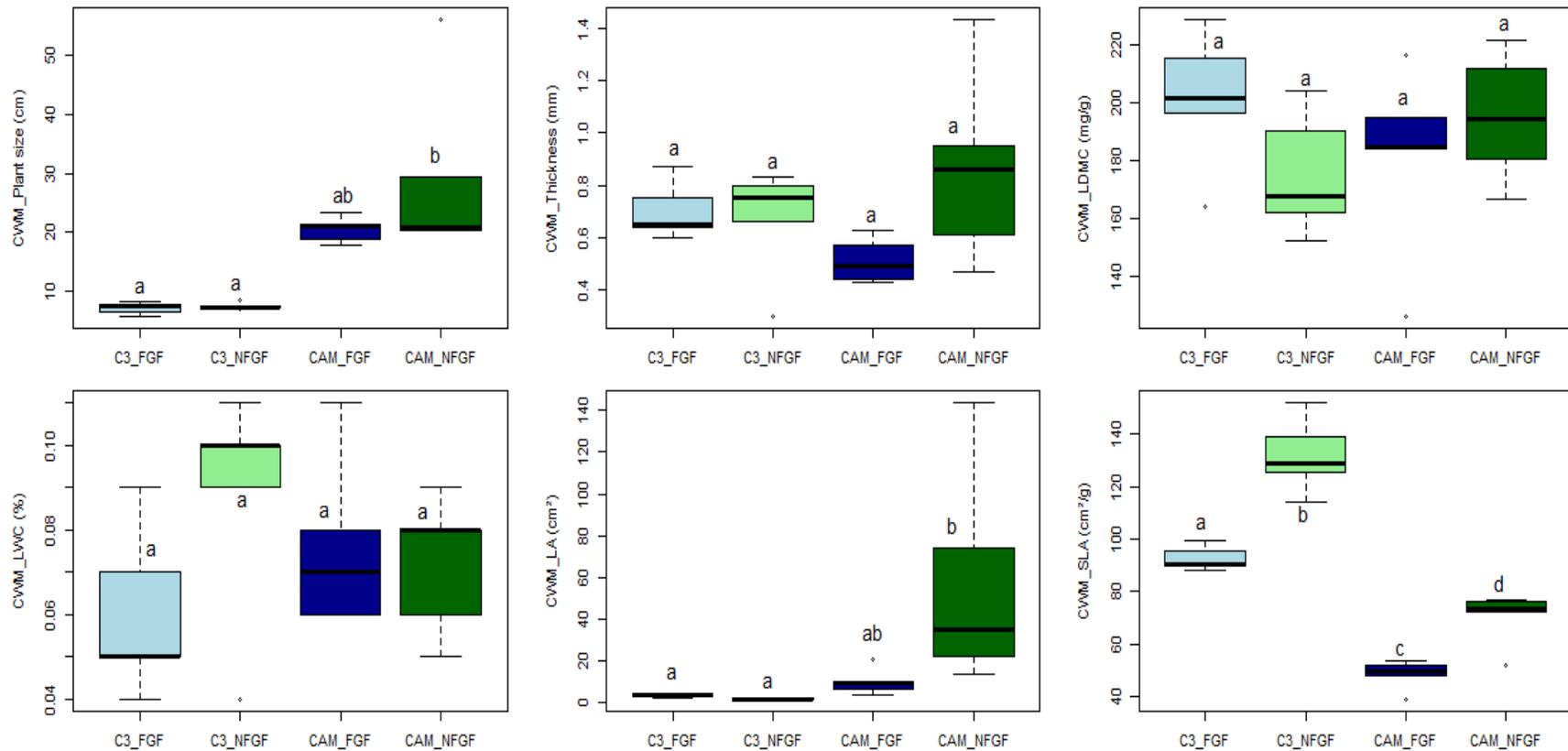


Figure 3. 7 Community weighted means (CWM) for morphological leaf traits among C3 and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests, in Central Brazil. C3_FGF = C3 epiphyte species in flooded gallery forest, C3_NFGF = C3 epiphyte species in non-flooded gallery forest, CAM_FGF = CAM epiphyte species in flooded gallery forest and CAM_NFGF = CAM epiphyte species in non-flooded gallery forest. Tukey's test was used to test for differences between photosynthetic types and between forests. Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$.

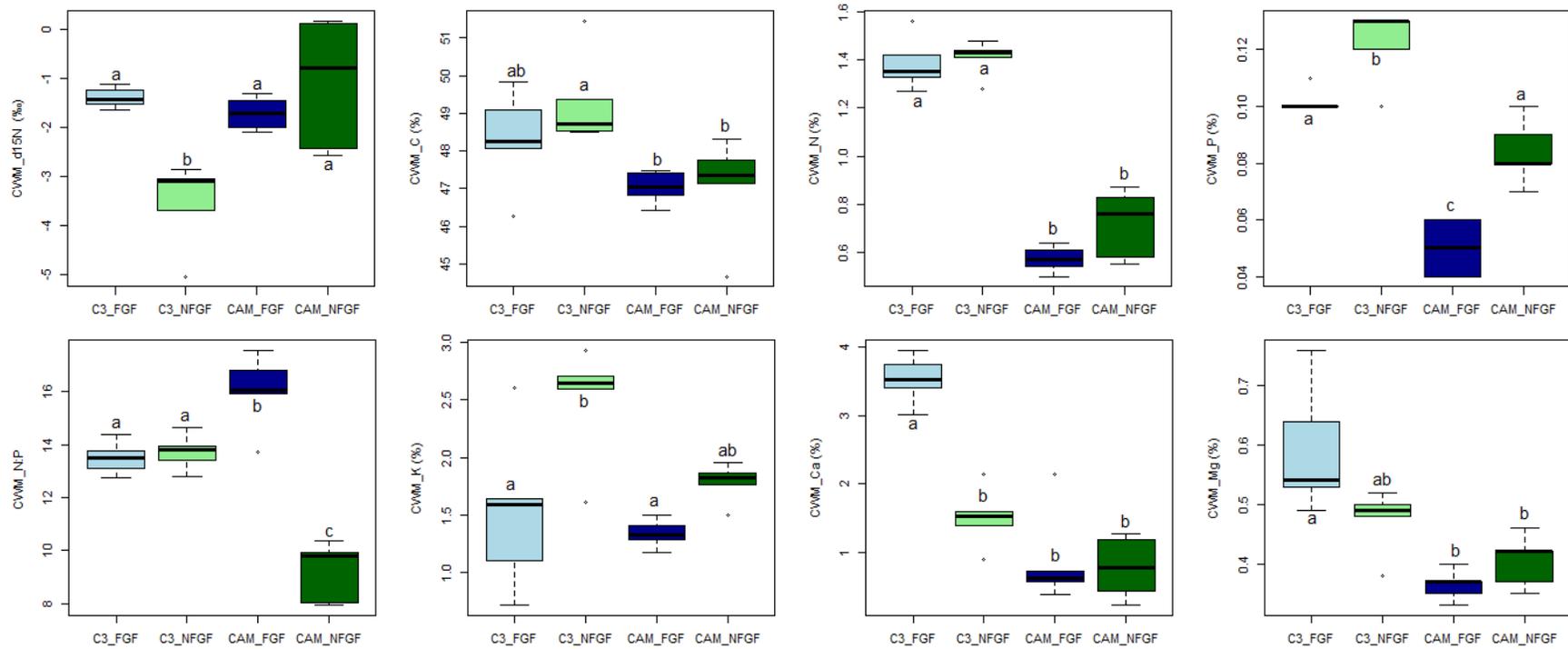


Figure 3. 8 Community weighted mean (CWM) values for nitrogen isotope ratios and macronutrient leaf traits in C3 and CAM epiphyte communities from flooded and non-flooded gallery forests, in Central Brazil. C3_FGF = C3 epiphyte species in flooded gallery forest, C3_NFGF = C3 epiphyte species in non-flooded gallery forest, CAM_FGF = CAM epiphyte species in flooded gallery forest and CAM_NFGF = CAM epiphyte species in non-flooded gallery forest. Tukey's test was used to test for differences between photosynthetic types and between forests. Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$.

7.6 References

- Agudelo, C. M., Benavides, A. M., Taylor, T., Feeley, K. J., & Duque, A. (2019). Functional composition of epiphyte communities in the Colombian Andes. *Ecology*, 100, 1-12. <https://doi.org/e02858>. 10.1002/ecy.2858
- Allen, S.E. (1974). *Chemical analysis of ecological materials*. Oxford, UK: Blackwell Scientific.
- Agudelo, C. M., Benavides, A. M., Taylor, T., Feeley, K. J., & Duque, A. (2019). Functional composition of epiphyte communities in the Colombian Andes. *Ecology*, 100, 1-12. <https://doi.org/e02858>. 10.1002/ecy.2858
- Allen, S.E. (1974). *Chemical analysis of ecological materials*. Oxford, UK: Blackwell Scientific.
- Amici, A. A., Nadkarni, N. M., Williams, C. B., & Gotsch, S. G. (2019). Differences in epiphyte biomass and community composition along landscape and within crown spatial scales. *Biotropica*, 52, 46-58. <https://doi.org/10.1111/btp.12725>.
- APG IV (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1-20.
- Ball, E., Hann, J., Kluge, M., Lee, H.S.J., Lüttge, U., Orthen, B., Popp, M., Schmitt, A., & Ting, I.P. (1991). Ecophysiological compartment of the tropical CAM-tree *Clusia* in the field. I. Growth of *Clusia rosea* Jacq. on St. John, US. Virgin Islands, Lesser Antilles. *New Phytologist*, 117, 473–481.
- Benzing, D.H. (1987). Vascular epiphytism: taxonomy participation and adaptive diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74, 183-204.
- Benzing, D.H. (2000). *Bromeliaceae - Profile of an adaptive radiation*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Brazilian Flora. (2020). Rio de Janeiro Botanical Garden. Retrieved from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> [Accessed March 26, 2020].

- Cardelús, C.L., & Mack, M.C. (2010). The nutrient status of epiphytes and their host trees along an elevational gradient in Costa Rica. *Plant Ecology*, 207, 25-37. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9651-y>
- Chen, P.S., Toribara, T.Y., & Warner, H. (1956). Microdetermination of phosphorus. *Analytical Chemistry*, 28, 1756-1758.
- Dawson, T.E., Mambelli, S., Plamboeck, A.H., Templer, P.H., & Tu, K.P. (2002). Stable isotopes in plant ecology. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 33, 507-559. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095451>
- Earnshaw, M.J., Winter, K., Ziegler, H., Stichler, W., Cruttwell, N.E.G., Kerenga, K., Cribb, P.J., Wood, J., Croft, J.R., Carver, K.A. and Gunn, T.C. (1987). Altitudinal changes in the incidence of crassulacean acid metabolism in vascular epiphytes and related life forms in Papua New Guinea. *Oecologia*, 73, 566–572.
- Einzmann, H.J.R., Beyschlag, J., Hofhans, F., Wanek, W., & Zotz, G. (2015). Host tree phenology affects vascular epiphytes at the physiological, demographic and community level. *AoB PLANTS*, 7, plu073. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu073>
- Feild, T.S., & Dawson T.E. (1998). Water sources used by *Didymopanax pittieri* at different life stages in a tropical cloud forest. *Ecology*, 79, 1448–1452.
- Felfili, J.M., Mendonça, R.C., Walter, B.M.T., Silva-Júnior, M.C., Nóbrega M.G.G., Fagg, C.W., Sevilha, A.C. and Silva, M.A. (2001). Phanerogamic flora from gallery forests of Central Brazil. In J.F. Ribeiro, C.E.L. Fonseca & J.C. Sousa-Silva (Eds.), *Cerrado: characterization and recovery of gallery forests* (pp. 143-191). Brasilia, Brazil: Planaltina Embrapa Cerrados.
- Fontes, C.G., Walter, B.M.T., Pinto, J.R.R., & Damasco, G. (2015). Species turnover across different life stages from seedlings to canopy trees in Swamp Forests of Central Brazil. *International Journal of Ecology*, 2015, 1-8. <https://doi.org/10.1155/2015/124851>
- Godoy, O., & Gianoli, E. (2013). Functional variation of leaf succulence in a cold rainforest epiphyte. *Plant Ecology and Evolution*, 146, 167–172. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2013.800>

- Goldstein, G., Meinzer, F.C., Bucci, S.J., Scholz, F.G., Franco, A.C., & Hoffmann, W.A. (2008). Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Physiology*, 28, 395–404.
- Gotsch, S.G., Nadkarni, N., Darby, A., Glunk, A., Dix, M., Davidson, K., & Dawson, T. E. (2015). Life in the treetops: ecophysiological strategies of canopy epiphytes in a tropical montane cloud forest. *Ecological Monographs*, 85, 393–412. <https://doi.org/10.1890/14-1076.1>
- Gotsch, S.G., Nadkarni, N., & Amici, A. (2016). The functional roles of epiphytes and arboreal soils in tropical montane cloud forests. *Journal of Tropical Ecology*, 32, 455–468. <https://doi.org/10.1017/S026646741600033X>
- Gross, A., Pett-Ridge, J., & Silver, W.L. (2018). Soil Oxygen Limits Microbial phosphorus Utilization in Humid Tropical Forest Soils. *Soil Systems*, 2, 1-11.
- Hargis H., Gotsch, S.G., Porada, P., Moore, G.W., Ferguson, B., & Van Stan II, J. T. (2019). Arboreal epiphytes in the soil-atmosphere interface: How often are the biggest “buckets” in the canopy empty? *Geosciences*, 9, 342; [doi:10.3390/geosciences9080342](https://doi.org/10.3390/geosciences9080342)
- Henaut, Y., Corbara, B., Pelozuelo, L., Azemar, F., Cereghino, R., Herault, B. & Dejean, A. (2014). A tank bromeliad favors spider presence in a neotropical inundated forest. *Plus One*, 9, 1-13, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114592>
- Högberg, P. (1997). ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. *New Phytologist*, 137, 179-203.
- Holtum, J.A.M., & Winter, K. (2005). Carbon isotope composition of canopy leaves in a tropical forest in Panama throughout a seasonal cycle. *Trees*, 19, 545-551. <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0413-8>
- Huang, J. (2018). A simple accurate formula for calculating saturation vapor pressure of water and ice. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 57, 1265-1272. <https://doi.org/10.1175/JAMC-D-17-0334.1>

- Ishii, H.T., Jennings, G.M., Sillett, S.C., & Koch, G.W. (2008). Hydrostatic constraints on morphological exploitation of light in tall *Sequoia sempervirens* trees. *Oecologia*, 154, 751-763. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1032-z>
- Ivanauskas, N.M., Rodrigues, R.R., & Nave, A.G. (1997). Ecological aspects of a section of swamp forest in Itatinga, SP, Brazil: floristic, phytosociology and species selectivity. *Brazilian Journal of Botany*, 20, 139–153.
- Kaul, R. B. (1977). The role of the multiple epidermis in foliar succulence of *Peperomia* (Piperaceae). *Botanical Gazette*, 138, 213-218.
- Koerselman, W., & Meuleman, A.F.M. (1996). The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441-1450.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Mooney, H.A., Bullock, S.H., & Ehleringer, J.R. (1989). Carbon isotope ratios of plants of a tropical forest in Mexico. *Functional Ecology*, 3, 137–142.
- Males, J. (2017). Secrets of succulence. *Journal of Experimental Botany*, 68, 2121–2134. <https://10.1093/jxb/erx096>
- Males, J., & Griffiths, H. (2018). Economic and hydraulic divergences underpin ecological differentiation in the Bromeliaceae. *Plant, Cell and Environment*, 41, 64-78. <https://doi.org/10.1111/pce.12954>
- Nadkarni, N. M. & Matelson, T. J. (1992). Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica*, 24, 24-30.
- Naiman, R.J., & Décamps, H. (1997). The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 28, 621–58.
- Oliveira, R.P. (2020). Ecologia de epífitas vasculares em ambientes inundáveis e não inundáveis. PhD Dissertation, University of Brasilia, Brazil.
- Osmond, C.B. (1978). Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Reviews of Plant Physiology*, 29, 379-414.

- Parron, L., Bustamante, M.M.C., & Markewitz, D. (2011). Fluxes of nitrogen and phosphorus in a gallery forest in the Cerrado of central Brazil. *Biogeochemistry*, 105, 89-104. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9537-z>
- Perry, D.R. (1978). A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica*, 10, 155–157.
- Pett-Ridge, J., Silver, W.L., & Firestone, M.K. (2006). Redox fluctuations frame microbial community impacts on N-cycling rates in a humid tropical forest soil. *Biogeochemistry*, 81, 95–110. <https://doi.org/10.1007/s10533-006-9032-8>
- Putz, F.E., & Holbrook, N.M. (1989). Strangler fig rooting habits and nutrient relations in the Llanos of Venezuela. *American Journal of Botany*, 76, 781–788.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rada, F., & Jaimez, R. (1992). Comparative ecophysiology and anatomy of terrestrial and epiphytic *Anthurium bredemeyeri* Schott in a tropical Andean cloud forest. *Journal of Experimental Botany*, 43, 723-727.
- Ribeiro, J.F., & Walter, B.M.T. (2008). The main phytophysiognomies of the Cerrado biome. In S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro (Eds.), *Cerrado: ecology and flora* (pp.151-212). Brasilia, Brazil: Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica.
- Rodrigues, M.A., Matiz, A., Cruz, A.B., Matsumura, A.T., Takahashi, C.A., Hamachi, L., Félix, L.M., Pereira, P.N., Latansio-Aidar, S.R., Aidar, M.P.M., Demarco, D., Freschi, L., Mercier, H., & Kerbauy, G.B. (2013). Spatial patterns of photosynthesis in thin- and thick-leaved epiphytic orchids: unravelling C3–CAM plasticity in an organ-compartmented way. *Annals of Botany*, 112, 17-29. <https://doi.org/10.1093/aob/mct090>
- Gustavo Q. Romero, G. Q., Nomura, F., Gonçalves, A. Z., Dias, N. Y. N., Mercier, H., Conforto, E. C., & Rossa-Feres, D. C. (2010). Nitrogen fluxes from treefrogs to tank epiphytic bromeliads: an isotopic and physiological approach. *Oecologia*, 162, 941-949. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1533-4>

- Rossatto, D.R., Hoffmann, W.A., Silva, L.C.R., Haridasan, M., Sternberg, L.S.L., & Franco, A.C. (2013). Seasonal variation in leaf traits between congeneric savanna and forest trees in Central Brazil: implications for forest expansion into savanna. *Trees*, 27, 1139–1150. [https://doi.org/ 10.1007/s00468-013-0864-2](https://doi.org/10.1007/s00468-013-0864-2)
- Rossatto, D.R., & Franco, A.C. (2017). Expanding our understanding of leaf functional syndromes in savanna systems: the role of plant growth form. *Oecologia*, 183, 953–962. [https://doi.org/ 10.1007/s00442-017-3815-6](https://doi.org/10.1007/s00442-017-3815-6)
- Santo, A.V., Alfani, A., Russo, G., & Fioretto, A. (1983) Relationship between CAM and succulence in some species of Vitaceae and Piperaceae. *Botanical Gazette*, 144, 342–346.
- Schellenberger-Costa, D., Zotz, G., Hemp, A., & Kleyer, M. (2018). Trait patterns of epiphytes compared to other plant life-forms along a tropical elevation gradient. *Functional Ecology*, 32, 2073–2084. [https://doi.org/ 10.1111/1365-2435.13121](https://doi.org/10.1111/1365-2435.13121)
- Silva, L.C.R., Hoffmann, W.A., Rossatto, D.R., Haridasan, M., Franco, A.C., & Horwath, W.R. (2013). Can savannas become forests? A coupled analysis of nutrient stocks and fire thresholds in central Brazil. *Plant and Soil*, 373, 829–842. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1822-x>
- Silver, W.L., Lugo, A.E., & Keller, M. (1999). Soil oxygen availability and biogeochemistry along rainfall and topographic gradients in upland wet tropical forest soils. *Biogeochemistry*, 44, 301–328.
- Sultan, S.E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5, 537–542. doi: 10.1016/s1360-1385(00)01797-0
- Stuntz, S., Simon, U., & Zotz, G. (2002). Rainforest air-conditioning: the moderating influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns. *International Journal of Biometeorology*, 46, 53–59. doi 10.1007/s00484-001-0117-8.
- Wanek, W., Arndt, S.K., Huber, W., & Popp, M. (2002). Nitrogen nutrition during ontogeny of hemiepiphytic *Clusia* species. *Functional Plant Biology*, 29, 733–740.

- Wanek, W., & Zotz, G. (2011). Are vascular epiphytes nitrogen or phosphorus limited? A study of plant ^{15}N fractionation and foliar N : P stoichiometry with the tank bromeliad *Vriesea sanguinolenta*. *New Phytologist*, 192: 462–470. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03812.x>
- Winter, K., Wallace, B.J., Stocker, G.C., & Roksandic, Z. (1983) Crassulacean acid metabolism in Australian vascular epiphytes and some related species. *Oecologia*, 57, 129-141.
- Wright, I., Reich, P., Westoby, M. et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Zotz, G. (2004). How prevalent is crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes? *Oecologia*, 138, 184–192. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1418-x>
- Zotz, G. (2016). *Plants on plants: The biology of vascular epiphytes*. Cham, Switzerland: Springer.
- Zotz, G., & Hietz, P. (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*, 52, 2067-2078.
- Zotz, G., & Winkler, U. (2013). Aerial roots of epiphytic orchids: the velamen radicum and its role in water and nutrient uptake. *Oecologia*, 171, 733–741. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2575-6>
- Zotz, G., & Winter, K. (1994). Annual carbon balance and nitrogen-use efficiency in tropical C₃ and CAM epiphytes. *New Phytologist*, 126, 481–492.
- Zotz, G., & Ziegler, H. (1997). The occurrence of crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes from Central Panama. *New Phytologist*, 137, 223-229.

7.7 Supplementary Material

Table SM3. 1 Two-way ANOVA on the influence of photosynthetic pathway (C₃ and CAM) and type of gallery forest (flooded and non-flooded) on plant size and morphological leaf traits of vascular epiphytes in Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$).

Response:		Plant_size (cm)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest_type	1	59	58.7	0.1034	0.75	
Photosynthetic_type	1	15507	15507.2	27.3151	<0.001	
Forest_type: Photosynthetic_type	1	356	355.6	0.6263	0.43	
Residuals	86	48824	567.7			
Response:		Leaf_thickness (mm)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest_type	1	0.05	0.05	0.10	0.75	
Photosynthetic_type	1	3.35	3.35	6.76	0.01	
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.002	0.002	0.004	0.95	
Residuals	86	42.7	0.49			
Response:		Leaf_Dry_Matter_Content (mg/g)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest_type	1	25798	25797.9	3.87	0.05	
Photosynthetic_type	1	5998	5997.9	0.90	0.35	
Forest_type: Photosynthetic_type	1	21438	21437.6	3.21	0.08	
Residuals	86	573915	6673.4			
Response:		Leaf_Water_Content (%)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest_type	1	0.01	0.01	0.91	0.34	
Photosynthetic_type	1	0.01	0.01	1.36	0.25	
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.02	0.02	3.05	0.08	
Residuals	86	0.44	0.02			
Response:		Leaf_Area (cm²)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest_type	1	785	785	0.09	0.77	
Photosynthetic_type	1	158737	158737	17.2	<0.001	
Forest_type: Photosynthetic_type	1	4410	4410	0.48	0.49	
Residuals	86	793331	9225			
Response:		Specific_Leaf_Area (cm²/g)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest_type	1	13215	13215	18.1	<0.001	
Photosynthetic_type	1	71513	71513	98.0	<0.001	
Forest_type: Photosynthetic_type	1	888	888	1.22	0.27	
Residuals	86	62738	730			

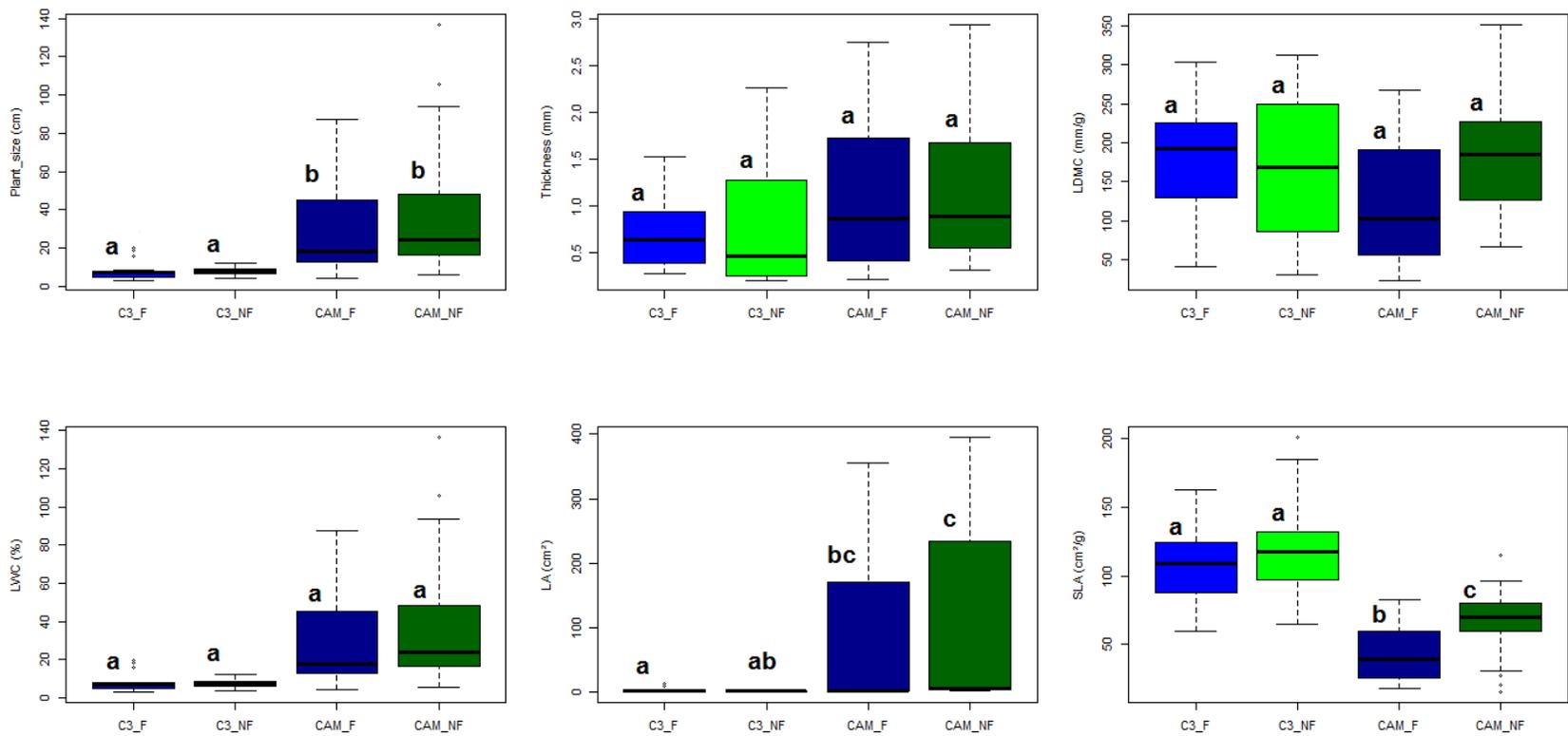


Figure SM3. 1 Morphological leaf traits in C₃ and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. Nine species and 45 individuals were sampled in each forest type. C3_FGF = C₃ epiphyte species in flooded gallery forest, C3_NFGF = C₃ epiphyte species in non-flooded gallery forest, CAM_FGF = CAM epiphyte species in flooded gallery forest and CAM_NFGF = CAM epiphyte species in non-flooded gallery forest. Tukey's test was used to test for differences between photosynthetic types and between forests. Different letters indicate significant differences at $p < 0.05$.

Table SM3. 2 Two way Anova with interaction (Forest Type * Photosynthetic Pathway) for physiological leaf traits in flooded and non-flooded Gallery Forests in Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$).

Response: $\delta^{15}\text{N}$ (‰)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	44.2	44.2	6.94	0.01
Photosynthetic_type	1	70.8	70.8	11.1	<0.01
Forest_type: Photosynthetic_type	1	10.3	10.3	1.62	0.21
Residuals	86	547.8	6.37		
Response: C (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	22.7	22.7	1.22	0.27
Photosynthetic_type	1	60.5	60.5	3.25	0.08
Forest_type: Photosynthetic_type	1	18.4	18.3	0.99	0.32
Residuals	86	1600.1	18.6		
Response: N (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	0.12	0.12	0.67	0.41
Photosynthetic_type	1	8.16	8.16	4.53	<0.001
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.17	0.17	0.94	0.33
Residuals	86	15.5	0.18		
Response: P (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	0.001	0.001	0.38	0.54
Photosynthetic_type	1	0.004	0.004	1.18	0.28
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.004	0.004	1.03	0.31
Residuals	86	0.32	0.004		
Response: N:P ratio					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	6.37	6.37	0.25	0.62
Photosynthetic_type	1	384.7	384.7	14.9	<0.001
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.5	0.5	0.02	0.89
Residuals	86	2211.4	25.7		
Response: K (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	0.10	0.10	0.04	0.84
Photosynthetic_type	1	5.15	5.15	2.05	0.16
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.24	0.23	0.09	0.76
Residuals	86	216.3	2.52		
Response: Mg (%)					

	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	0.03	0.03	0.37	0.54
Photosynthetic_type	1	0.16	0.16	2.36	0.13
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.05	0.05	0.65	0.42
Residuals	86	5.98	0.07		

Response:	Ca (%)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	3.9	3.9	1.56	0.21
Photosynthetic_type	1	29.2	29.2	11.7	0.001
Forest_type: Photosynthetic_type	1	1.6	1.60	0.64	0.43
Residuals	86	214.9	2.51		

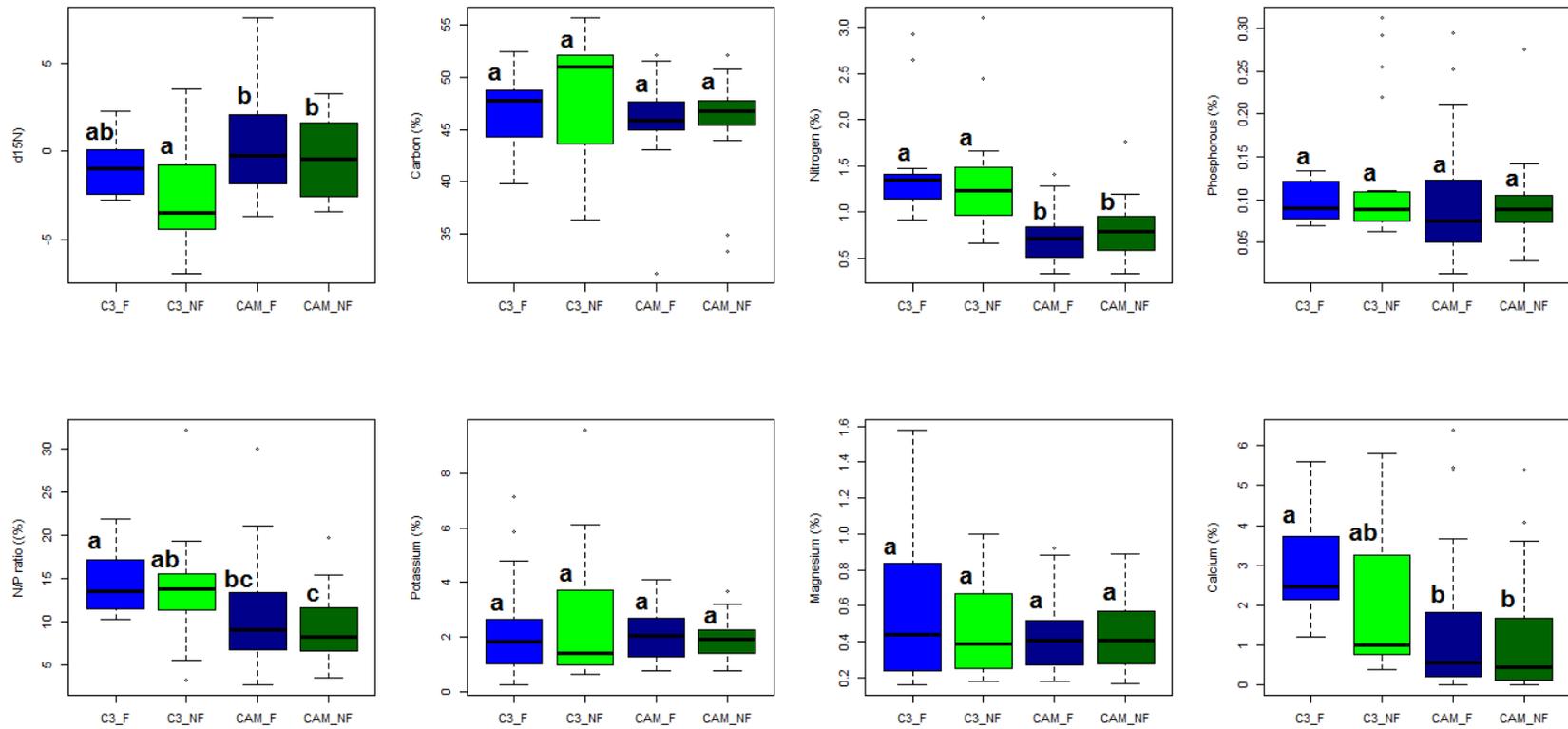


Figure SM3. 2 Physiological leaf traits in C₃ and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. Nine species and 45 individuals were sampled in each forest type. C3_FGF = C₃ epiphyte species in flooded gallery forest, C3_NFGF = C₃ epiphyte species in non-flooded gallery forest, CAM_FGF = CAM epiphyte species in flooded gallery forest and CAM_NFGF = CAM epiphyte species in non-flooded gallery forest. Tukey's test was used to test for differences between photosynthetic types and between forests. Different letters indicate significant differences at $p < 0.05$.

Table SM3. 3 Eigenvalues, percent of variance and cumulative percentage of the variance accounted for by each component to the total variance for 15 plant traits from 11 vascular epiphyte species that were sampled in flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil.

Components	Eigenvalue	Percent of variance (%)	Cumulative percentage (%)
PC1	4.69	31.3	31.3
PC2	3.86	25.7	57.0
PC3	1.66	11.1	68.1
PC4	1.13	7.5	75.6
PC5	0.82	5.5	81.1
PC6	0.69	4.6	85.6
PC7	0.60	4.0	89.6
PC8	0.42	2.8	92.4
PC9	0.35	2.3	94.7
PC10	0.28	1.9	96.6
PC11	0.17	1.1	97.8
PC12	0.12	0.8	98.6
PC13	0.10	0.7	99.2
PC14	0.07	0.5	99.7
PC15	0.04	0.3	100.0

Table SM3. 4 Percent weight contribution of each variable in the main four principal components in an analysis of 15 continuous traits across 11 epiphyte species and 90 individuals sampled in flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil.

Traits	PC1 (%)	PC2 (%)	PC3 (%)	PC4 (%)
Plant_size	10.32	6.81	6.78	4.24
Leaf thickness	15.21	0.54	0.06	3.99
LA	10.33	5.65	9.08	4.28
LDMC	1.94	10.27	12.22	0.79
SLA	7.21	4.48	13.37	2.62
LWC	9.82	6.95	5.22	0.28
C	6.30	3.66	5.41	0.01
N	0.42	13.29	15.09	8.53
P	7.00	4.29	12.28	13.43
N:P	6.90	1.15	0.11	43.71
$\delta^{13}\text{C}$	4.72	10.64	8.59	0.09
$\delta^{15}\text{N}$	11.70	0.12	0.71	6.05
K	4.66	14.93	2.63	0.17
Ca	1.74	6.59	7.91	11.47
Mg	1.75	10.64	0.54	0.33

Table SM3. 5 Two way ANOVA for plant size and leaf morphological traits for epiphyte species occurring in a flooded and a non-flooded gallery forest in Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$).

Response:		Plant_size (cm)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest Type	1	77	77.2	0.60	0.44	
Species	6	49309	8218.2	64.1	<0.001	
Forest Type : Species	6	1994	332.4	2.59	0.03	
Residuals	56	7184	128.3			
Response:		Leaf_Area (cm²)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest Type	1	1230	1230	0.71	0.40	
Species	6	788930	131488	76.1	<0.001	
Forest Type : Species	6	2151	359	0.21	0.97	
Residuals	56	96757	1728			
Response:		Specific_Leaf_Area (cm²/g)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest Type	1	9207	9206.5	31.7	<0.001	
Species	6	44783	7463.8	25.7	<0.001	
Forest Type : Species	6	12806	2134.4	7.35	<0.001	
Residuals	56	16255	290.3			
Response:		Leaf_Dry_Matter_Content (mg/g)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest Type	1	3757	3757	2.02	0.16	
Species	6	298164	49694	26.8	<0.001	
Forest Type : Species	6	83732	13955	7.56	<0.001	
Residuals	56	103990	1857			
Response:		Thickness (mm)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest Type	1	1.09	1.09	16.3	<0.001	
Species	6	27.6	4.6	68.5	<0.001	
Forest Type : Species	6	3.23	0.54	8.01	<0.001	
Residuals	56	3.76	0.07			
Response:		LWC (g/cm²)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>	
Forest Type	1	0.000	0.000	0.39	0.53	
Species	6	0.24	0.04	48.6	<0.001	
Forest Type : Species	6	0.06	0.01	11.6	<0.001	
Residuals	56	0.05	0.001			

Table SM3.6 Two way ANOVA for leaf carbon and nitrogen stable isotope ratios and leaf nutrient concentrations for epiphyte species occurring in flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$).

Response: $\delta^{13}\text{C}$ (‰)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest Type	1	0.14	0.14	0.19	0.66
Species	6	2276.3	379.4	519.6	<0.001
Forest Type : Species	6	8.35	1.39	1.91	0.10
Residuals	56	40.9	0.73		
Response: $\delta^{15}\text{N}$ (‰)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest Type	1	11.4	11.4	6.22	0.01
Species	6	281.3	46.9	25.6	<0.001
Forest Type : Species	6	29.8	4.97	2.71	0.02
Residuals	56	102.6	1.83		
Response: Carbon (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest Type	1	0.96	0.96	0.2	0.66
Species	6	642.2	107.0	22.4	<0.001
Forest Type : Species	6	54.1	9.02	1.89	0.10
Residuals	56	267.9	4.78		
Response: Nitrogen (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest Type	1	0.002	0.002	0.01	0.91
Species	6	11.3	1.88	10.9	<0.001
Forest Type : Species	6	0.35	0.06	0.34	0.92
Residuals	56	9.63	0.17		
Response: Phosphorus (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest Type	1	0.000	0.000	0.20	0.65
Species	6	0.12	0.02	8.88	<0.001
Forest Type : Species	6	0.06	0.01	4.62	<0.001
Residuals	56	0.13	0.002		
Response: N:P ratio					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest Type	1	16.9	17.0	0.72	0.4
Species	6	574.3	95.7	4.06	<0.01
Forest Type : Species	6	457.8	76.3	3.24	<0.01
Residuals	56	1320.6	23.6		
Response: Potassium (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest Type	1	1.14	1.14	1.2907	0.26

Species	6	144.8	24.1	27.3335	<0.001
Forest Type : Species	6	15.9	2.66	3.01	0.01
Residuals	56	49.4	0.88		
<hr/>					
Response:	Calcium (%)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest Type	1	0.31	0.31	0.29	0.61
Species	6	168.9	28.1	26.7	<0.001
Forest Type : Species	6	6.18	1.03	0.98	0.52
Residuals	56	58.9	1.05		
<hr/>					
Response:	Magnesium (%)				
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest Type	1	0.02	0.02	0.50	0.50
Species	6	2.86	0.48	13.8	<0.001
Forest Type : Species	6	0.39	0.07	1.90	0.09
Residuals	56	1.93	0.03		

Table SM3. 7 Eigenvalues, percent of variance and cumulative percentage of the variance accounted for by each component to the total variance for 15 plant traits from seven epiphyte species that occurred in flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil.

Component	Eigenvalue	Percent of variance	Cumulative percentage
PC1	4.67	31.2	31.2
PC2	4.22	28.1	59.3
PC3	1.28	8.5	67.8
PC4	1.17	7.8	75.6
PC5	0.88	5.8	81.4
PC6	0.72	4.8	86.3
PC7	0.61	4.1	90.4
PC8	0.39	2.6	92.9
PC9	0.35	2.3	95.3
PC10	0.24	1.6	96.9
PC11	0.16	1.1	98.0
PC12	0.12	0.8	98.8
PC13	0.08	0.5	99.3
PC14	0.07	0.5	99.7
PC15	0.04	0.3	100.0

Table SM3. 8 Percent weight contribution of each variable in the main four principal components in an analysis of 15 continuous traits across 7 epiphyte species and 70 individuals occurring in flooded and non-flooded gallery forest in Central Brazil.

Trait	PC1	PC2	PC3	PC4
Plant_size	7.89	10.77	5.03	0.37
Thickness	0.14	16.99	2.63	5.18
LA	6.50	11.22	8.55	0.02
LDMC	8.94	0.45	19.02	0.18
SLA	7.66	2.19	7.18	17.80
LWC	6.01	10.24	3.85	8.40
C	4.08	6.64	3.82	7.21
N	11.75	0.08	21.85	0.22
P	2.68	10.90	0.09	23.56
N:P	1.45	6.06	20.19	25.20
$\delta^{13}\text{C}$	15.16	0.47	5.12	0.62
$\delta^{15}\text{N}$	0.75	12.37	2.05	0.13
K	11.16	7.16	0.21	0.61
Ca	6.29	3.39	0.23	10.48
Mg	9.55	1.09	0.18	0.03

Table SM3. 9 Two Way ANOVA with interaction (Forest Type * Photosynthetic Pathway) for CWM values of morphological leaf traits for C₃ and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. Bold means significant effect ($p < 0.05$).

Response:		Plant_size (cm)			
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	107.1	107.1	1.8	0.20
Photosynthetic_type	1	1557.1	1557.1	25.5	<0.001
Forest_type: Photosynthetic_type	1	92.0	92.0	1.5	0.24
Residuals	16	976.4	61.0		

Response:		Thickness (mm)			
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	0.13	0.13	2.50	0.13
Photosynthetic_type	1	0.00	0.00	0.00	0.98
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.19	0.19	3.68	0.07
Residuals	16	0.81	0.05		

Response:		Leaf_Dry_Matter_Content (mg/g)			
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	181.5	181.5	0.3	0.61
Photosynthetic_type	1	0	0.01	0.0	1.00
Forest_type: Photosynthetic_type	1	1971.1	1971.1	2.9	0.11
Residuals	16	10714.1	669.6		

Response:		LWC (g/cm²)			
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	0.001	0.001	1.54	0.23
Photosynthetic_type	1	0.000	0.000	0	1.00
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.001	0.001	2.74	0.12
Residuals	16	0.007	0.000		

Response:		Leaf_Area (cm²)			
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	2610.6	2610.6	3.6008	0.08
Photosynthetic_type	1	4841.6	4841.6	6.678	0.02
Forest_type: Photosynthetic_type	1	3050	3050	4.2067	0.06
Residuals	16	11600.3	725		

Response:		Specific_Leaf_Area (cm²/g)			
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	4607.7	4607.7	50.6	<0.001
Photosynthetic_type	1	13960.9	13960.9	153.6	<0.001
Forest_type: Photosynthetic_type	1	376.1	376.1	4.14	0.06
Residuals	16	1454.1	90.9		

Table SM3. 10 Two Way Anova with interaction factors (Forest Type * Photosynthetic Pathway) for CWM values of leaf carbon and nitrogen stable isotope ratios and leaf nutrient concentrations for C₃ and CAM epiphytes from flooded and non-flooded gallery forests in Central Brazil. Bold means significant effect (p < 0.05).

Response: $\delta^{15}\text{N}$ (‰)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	3.01	3.01	4.41	0.05
Photosynthetic_type	1	5.60	5.60	8.19	0.01
Forest_type: Photosynthetic_type	1	9.66	9.66	14.14	<0.01
Residuals	16	10.93	0.68		
Response: $\delta^{13}\text{C}$ (‰)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	5.07	5.07	15.8	<0.01
Photosynthetic_type	1	674.08	674.08	2103.8	<0.001
Forest_type: Photosynthetic_type	1	8.03	8.03	25.05	<0.001
Residuals	16	5.13	0.32		
Response: Carbon (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	1.32	1.33	0.96	0.34
Photosynthetic_type	1	15.4	15.4	11.2	<0.01
Forest_type: Photosynthetic_type	1	1.26	1.26	0.91	0.35
Residuals	16	22.01	1.38		
Response: Nitrogen (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	0.04	0.04	3.33	0.08
Photosynthetic_type	1	2.83	2.83	267.1	<0.001
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.02	0.02	1.82	0.20
Residuals	16	0.17	0.01		
Response: Phosphorus (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	0.004	0.004	34.7	<0.001
Photosynthetic_type	1	0.01	0.010	96.4	<0.001
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.000	0.000	2.33	0.15
Residuals	16	0.002	0.000		
Response: N:P ratio					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	54.1	54.1	50.4764	<0.001
Photosynthetic_type	1	4.96	4.96	4.6317	0.05
Forest_type: Photosynthetic_type	1	61.7	61.7	57.6539	<0.001
Residuals	16	17.1	1.07		
Response: Potassium (%)					

	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	2.45	2.45	12.2	<0.01
Photosynthetic_type	1	1.02	1.02	5.08	0.03
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.34	0.34	1.71	0.21
Residuals	16	3.22	0.20		

Response: Magnesium (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	0.01	0.01	1.74	0.21
Photosynthetic_type	1	0.11	0.11	25.4	<0.001
Forest_type: Photosynthetic_type	1	0.03	0.03	7.15	0.02
Residuals	16	0.07	0.004		

Response: Calcium (%)					
	<i>df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>Fvalue</i>	<i>p</i>
Forest_type	1	5.65	5.65	21.6	<0.001
Photosynthetic_type	1	14.16	14.16	54.2	<0.001
Forest_type: Photosynthetic_type	1	4.54	4.54	17.3	<0.001
Residuals	16	4.18	0.26		

8 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho teve como objetivo investigar as relações ecológicas entre epífitas vasculares e forófitos, e os atributos funcionais de epífitas fanerogâmicas em matas de galeria inundáveis e não inundáveis. Podemos concluir com os resultados dos estudos aqui desenvolvidos que:

1) Dentre os fatores que regulam a ocorrência de epífitas nos forófitos, as características das árvores hospederias foram relevantes, em especial a circunferência a altura do peito (CAP). As espécies arbóreas que apresentam maior abundância, maior circunferência a altura do peito (CAP) e casca do tipo rugosa possuem um maior número de indivíduos com a presença de epífitas (maior número de forófitos). Os indivíduos arbóreos com maior potencial forofítico são aqueles com maiores valores de circunferência a altura do peito (CAP).

2) A relação comensalística das redes de epífitas- forófitos em matas de galeria inundáveis e não inundáveis não apresentaram diferenças em relação as métricas de interação. As matas de galeria inundáveis e não inundáveis- não apresentam diferenças nos valores de aninhamento e conectância na rede de interação entre epífitas e forófitos. O aninhamento da relação epífita-forófito não difere do esperado ao acaso, o que sugere um padrão de baixo aninhamento e conseqüentemente uma maior susceptibilidade a perda de espécies raras. As espécies de epífitas com maior abundância são as que apresentam maior força de espécie dentro da rede de interação, independentemente do tipo de mata. Orquídeas foram o grupo de epífitas com maior riqueza nos dois tipos de mata, porém tiveram os menores valores de aninhamento de rede, o que sugere uma maior susceptibilidade a perda de espécies raras.

3) As espécies de epífitas quando agrupadas por tipo de mata de galeria não diferem entre si em relação aos atributos funcionais foliares. Entretanto, quando agrupadas por tipo fotossintético as epífitas com metabolismo fotossintético do tipo CAM foram mais abundantes em mata de galeria inundável. Estes dois tipos fotossintético também diferem quanto aos atributos funcionais. Espécies com metabolismo CAM estão associadas a plantas de maior porte e com maiores valores de área foliar específica e área do limbo foliar SLA e

LA, enquanto que espécies do tipo C₃ estão associadas a maiores valores de concentração foliar de nutrientes.

As informações sobre a ecofisiologia de epífitas vasculares aqui exploradas, contribuiu para o conhecimento escasso sobre epífitas em matas de galeria do Brasil central. Futuros estudos relacionados com a dinâmica de comunidade epifíticas, por exemplo, irão trazer resultados inovadores que podem amparar políticas públicas de conservação e manutenção de epífitas em matas e galeria do Brasil central. Portanto, dentro do contexto de conservação de ambientes naturais, a preservação de matas de galeria inundáveis e não inundáveis se torna essencial para a preservação de espécies de epífitas vasculares.