



UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
MESTRADO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO
DA NATUREZA

Leonardo Moreira Campos Lima

**COMPOSIÇÃO, ESTRUTURA DA COMUNIDADE E REDE DE
INTERAÇÕES DE EPÍFITAS VASCULARES NA SERRA NEGRA DA
MANTIQUEIRA, MINAS GERAIS, BRASIL**

JUIZ DE FORA

2023

Leonardo Moreira Campos Lima

**COMPOSIÇÃO, ESTRUTURA DA COMUNIDADE E REDE DE INTERAÇÕES DE
EPÍFITAS VASCULARES NA SERRA NEGRA DA MANTIQUEIRA, MINAS GERAIS,
BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação da Natureza

Orientador: Dr. Luiz Menini Neto

Juiz de Fora - Minas Gerais

Maior de 2023

AGRADECIMENTOS

A aprovação no mestrado em Biodiversidade e Conservação da Natureza da Faculdade de Biologia da UFJF e o aprendizado acumulado durante a preparação para as provas de seleção (de 2019, quando fui reprovado, e de 2020) já me despertaram um profundo agradecimento. As informações técnicas eram úteis e faziam muito sentido nos ecossistemas da Serra Negra. Desde o início dos anos 2000, um dos meus programas preferidos é subir aquelas montanhas para passear e acampar em matas, que na época eu nem sonhava que eram nanoflorestas nebulares. Poder pesquisar formalmente as relações ecológicas estabelecidas pelas plantas de um lugar tão especial como a Serra Negra e, principalmente, saber que essa pesquisa contribuirá com dados que podem ser úteis na conservação dos ecossistemas únicos que lá existem, foi e é para mim um presente!

Por ter me formado em direito há mais de 20 anos e seguir trabalhando como advogado criminalista durante a realização do mestrado, com um tema que, assim como a conservação da biodiversidade, me desperta enorme interesse e me ocupa bastante tempo, cursar essa pós-graduação foi um verdadeiro desafio. Era previsível o estranhamento de um estudante que não é graduado em biologia e que atuou durante sua vida profissional em uma área do conhecimento tão afastada da ecologia vegetal. Outras dificuldades surgiram, com as incertezas e restrições causadas pela Pandemia do COVID/19, as secas aulas por videoconferência, o injustificável atraso no fornecimento de vacinas para população brasileira, a demora para chegar o dia em que poderíamos enfim começar os trabalhos de campo, as demandas de trabalho que eram urgentes e que geravam impactos profundos na vida de outros seres humanos.

O mestrado demorou um pouco mais que o previsto. Por outro lado, justamente por ter feito esse curso, pude adquirir conhecimento sobre as plantas nativas dessas montanhas e sobre as relações que elas estabelecem com os outros seres vivos, pude passar mais e mais tempo na mata. No fim das contas, esse mestrado me proporcionou algo bem maior que um diploma acadêmico: realização pessoal.

Agradeço, primeiramente à Natureza, por ser fonte de vida, de inspiração, de ensinamentos e de alegria.

Agradeço à minha família, que sempre esteve ao meu lado, pelo carinho, apoio, paciência e amor. Em especial, agradeço à minha mãe, Maria Tereza, e à minha Vó, Diva, que, além de inspiração, são responsáveis diretas pelo meu interesse pelas plantas e pela conservação. Agradeço ao meu pai, Fábio, pelo exemplo de dedicação e de seriedade no trabalho e na vida. Agradeço às minhas irmãs Melina, das melhores conversas, e Larissa, de uma força e de um coração tão grandes. Agradeço demais ao meu irmão e melhor amigo Lúcio, que me apresentou ao fantástico mundo da Biologia e dos biólogos, sempre me incentivando a seguir em frente e me ensinando muito sobre orquídeas. Agradeço, também, à minha filha Beatriz, a quem amo demais e com quem tanto aprendo.

Sou profundamente grato ao meu orientador, Luiz Menini Neto, pelos ensinamentos, pela paciência e, principalmente, por ter confiado em mim. Luiz, como é bonito seu entusiasmo ao ver, ao falar sobre as orquídeas e as epífitas... a ciência precisa de mais pessoas como você!

Outra pessoa a quem sou extremamente grato é a querida professora Ana Paula Gelli, que, além das excelentes aulas no mestrado e de ter integrado a banca da qualificação, me apoiou e me ensinou bastante, acompanhando de perto todo esse processo.

Agradeço também a duas pessoas que me disseram, há tempos, que era possível eu tentar um mestrado mesmo não sendo formado em Biologia. Fátima Salimena e Kelly Antunes, suas palavras de apoio naquele momento foram muito importantes!

Agradeço à Samyra Furtado, que ajudou demais na construção da pesquisa e nas viagens a campo, aos professores Roberto Junio e Nathan, pela confiança em mim depositada logo no início dessa jornada e ao pesquisador Daniel Barbosa, pela leitura atenta e pelas valiosas contribuições durante a banca de qualificação. Também sou grato à professora Ana Carolina Mezzonato, com quem, juntamente com a professora Ana Paula Gelli, tive a honra de participar da pesquisa que

descreveu uma nova espécie de maracujá, encontrada na Serra Negra da Mantiqueira, e aos pesquisadores, amigos e colegas de trincheiras ambientais Rodrigo Carvalho, Leonardo Alcântara, Alessandro Antunes e João Luís Lobo.

Falando em trincheiras ambientais, agradeço aos demais membros da ONG PREÁ (já citei aqui Lúcio, Ana Paula, Kelly, Rodrigo e Leonardo), onde tive meu primeiro contato com o conservacionismo, e aos companheiros de Rede Reforma, em especial Emílio, Cecília e Pedro, que me ajudaram a segurar a barra nos processos enquanto eu estava envolvido com o mestrado. Sou grato por participar dessas duas associações, PREÁ e da Rede Reforma, por poder atuar em busca de uma sociedade mais justa e igualitária e, principalmente, por ser parte integrante de mudanças que já estão em andamento.

Uma dessas mudanças na realidade é a criação do Parque Estadual da Serra Negra da Mantiqueira - PESNM, em 2019. Foi uma conquista de toda sociedade, que tinha mesmo o dever de conservar esse local tão biodiverso, não só pelo instinto humano de autopreservação mas, principalmente, pela quantidade e pela peculiaridade das formas de vida que habitam aquelas montanhas. É uma satisfação ter, como membro do PREÁ, participado ativamente das discussões, audiências públicas, conversas com os moradores do entorno, prefeitos, vereadores e autoridades públicas, de ter empenhado tempo e energia na criação dessa Unidade de Conservação. Agradeço a todos que se engajaram nessa causa, em especial ao pesquisador, botânico e servidor do IEF/MG Arthur Valente, ao Márcio Lucinda, profundo conhecedor do local e do seu povo, ao Thales Fonseca e ao Paulo Roberto Tênius, também do IEF/MG e ao amigo José Francisco Fernandes Júnior, se existe alguém mais apaixonado pela Serra Negra, eu não conheço.

A todos aqueles que contribuíram de alguma forma com este trabalho, seja por meio de coletas (obrigado Selma Kaeser e Paulo Ulguim), opiniões, correções, críticas, referências bibliográficas ou perguntas que deram início a importantes discussões, meu muito obrigado!

Por fim, deixo um agradecimento enorme a todos amigos que me acompanham, me apontam caminhos, me ajudam a abrir trilhas, me escutam, me impulsionam a buscar ser uma pessoa

cada vez melhor e que tornam essa vida mais divertida!

Dedicatória

À memória e à resistência dos povos originários da região da Serra Negra da Mantiqueira e às encantadas florestas nebulares, feitas sob encomenda para saciar a sede de vida das epífitas e das pessoas desse lugar.

“Água de beber, bica no quintal, sede de viver tudo” – Nelson Ângelo

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Figura 1:.....	34
Figura 2:.....	36
Figura 3:.....	37
Figura 4:.....	42
Figura 5:.....	43
Figura 6:.....	45

Capítulo 2

Figura 1:.....	70
Figura 2:	77
Figura 3:	78
Figura 4:.....	78

LISTAS DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1:40/41

Capítulo 2

Tabela 1:73/76

Tabela 2:81

RESUMO

Os ecossistemas montanos são naturalmente submetidos a condições extremas, que selecionam táxons capazes de se estabelecer em tais locais e resultam em altos índices de biodiversidade e endemismo. A região da Serra da Mantiqueira, situada no sudeste brasileiro e inserida na Floresta Atlântica, é classificada como de “Alta Importância Biológica”. Em meio às formações vegetais dessa cadeia de montanha, destacam-se as raras e ameaçadas florestas nebulares, marcadas pela frequente imersão em nevoeiros e pela constante disponibilidade de água, características que tornam esses ambientes notavelmente propícios à ocorrência de epífitas vasculares. A presente pesquisa envolveu duas abordagens destinadas ao estudo da ecologia de epífitas e forófitos e foi realizada na Reserva Particular do Patrimônio Natural Chapadão da Serra Negra, Zona da Mata de Minas Gerais. No primeiro capítulo comparamos as comunidades de epífitas estabelecidas em candeias (*Eremanthus erythropappus*, Asteraceae) de um Arbustal Nebular (AN) e do Ecótono da Nanofloresta Nebular (ENN), ambientes vizinhos, mas com estruturas e características microclimáticas acentuadamente diversas. Para tanto, identificamos e quantificamos as epífitas em 40 forófitos de cada ambiente e calculamos riqueza, frequência, diversidade de Shannon (H'), uniformidade de Pielou (J) e índices de diversidade taxonômica (Δ^+ , Λ^+). Já no segundo capítulo investigamos os padrões da rede de interações entre epífitas vasculares e forófitos em uma nanofloresta nebulosa mediante a apuração do tamanho da rede; da conectância (C); do aninhamento (NODF); da equidade das interações; da especialização (H^2) e dos índices de generalidade e de vulnerabilidade. Amostramos três parcelas com área de 400 m² cada, com identificação e contagem dos epífitos

vasculares e dos forófitos com $DAP \geq 10\text{cm}$ a 1,3m do solo. Na primeira abordagem, observou-se uma riqueza maior no ENN, sendo que as espécies amostradas no AN representam quase um subconjunto das registradas no ENN. Concluímos que as diversas condições encontradas nos dois ambientes amostrados, sobretudo no que se refere ao microclima e à disponibilidade de recursos hídricos, implicam na presença de filtros ambientais, capazes de selecionar espécies mais adaptadas às condições de cada ambiente. Já na segunda abordagem, registramos um total de 3327 indivíduos de epífitas (representados por 113 espécies, 55 gêneros e 20 famílias), fixados em 322 forófitos, de 92 espécies diversas. A rede investigada apresentou um baixo índice de interação entre epífitas e forófitos, confirmando nossa hipótese. Todavia, ao contrário da nossa previsão, a rede se revelou pouco aninhada.

Palavras chave: arbustal nebuloso, candeia, epífitas vasculares, Floresta Atlântica, nanofloresta nebulosa

ABSTRACT

Mountain ecosystems are under severe conditions, which select taxa capable of establishing themselves in these environments, resulting in high levels of biodiversity and endemism. The Serra da Mantiqueira region, in the Southeast Region of Brazil and part of the Atlantic Forest, is considered of “High Biological Importance”. Among the plant formations of this mountain range, the rare and threatened cloud forests stand out, represented by the frequent immersion in mists and the water availability, both characteristics of great relevance for the occurrence of vascular epiphytes. The present research involved two approaches aimed at studying the ecology of epiphytes and phorophytes and was carried out in the Chapadão da Serra Negra Private Natural Heritage Reserve, Zona da Mata in Minas Gerais. In the first chapter, we compared the epiphyte community established in *candeias* (*Eremanthus erythropappus*, Asteraceae) of the cloud shrubland (AN) with that found in the ecotone of cloud dwarf forests (ENN), neighboring environments, but with structure and microclimatic characteristics. For this, we identified and quantified the epiphytes in 40 phorophytes from each environment, and calculated richness, frequency, Shannon diversity index (H'), Pielou evenness index, and two taxonomic diversity indices (Δ^+ , Λ^+). In the second chapter, we investigated patterns of interaction networks between vascular epiphytes and phorophytes in a cloud dwarf forest, evaluating metrics such as network size, connectance (C), nestedness (NODF), equality of interactions, specialization (H^2), and indices of generality and vulnerability. We sampled three plots of 400m²

each, identifying and quantifying the vascular epiphytes that occur in phorophytes with $DBH \geq 10\text{cm}$. In the first approach, we observed the highest richness in ENN, and the species sampled in AN is almost a subset of those recorded in the ENN. We conclude that the different conditions found in the two sampled environments, mainly those microclimatic and water availability, implied the presence of environmental filters, selecting species adapted to each location. In the second approach, we recorded a total of 3327 epiphyte individuals (represented by 113 species, 55 genera, and 20 families), in 322 phorophytes of 92 different species. The investigated network showed a low level of interaction between epiphytes and phorophytes, confirming our hypothesis. However, unlike prediction, the network has low nesting.

Keywords: Atlantic forest, *candeia*, cloud dwarf forest, cloud shrubland, vascular epiphytes.

RESUMO PARA LEIGOS / DIVULGAÇÃO CIENTÍFICA

A Serra Negra, na porção central da Serra da Mantiqueira, trata-se de área prioritária para a conservação, em uma região montanhosa e inserida no ameaçado domínio fitogeográfico da Mata Atlântica. No local ocorrem alguns tipos de florestas nebulares, que além de serem raras, são marcadas pela presença constante de nuvens e névoas, mesmo nos meses mais secos do ano. Portanto, nas florestas nebulares há uma grande e constante disponibilidade de água. Por tal razão, esses locais são especialmente convidativos para epífitas vasculares, que são plantas que nascem e vivem sobre outros vegetais, chamados de forófitos, e que precisam de bons níveis de umidade para poder se estabelecer. As epífitas vasculares, dentre as quais se incluem plantas conhecidas e cultivadas por boa parte da população brasileira, como orquídeas, bromélias, cactos e samambaias, não são parasitas, pois não retiram nutrientes da árvore onde se fixam. São plantas muito frequentes em nossas matas, com elevada importância nos ecossistemas das florestas tropicais. O presente estudo foi desenvolvido em uma RPPN situada na Serra Negra e foi realizado por meio de duas abordagens. Na primeira, avaliamos a composição e a estrutura da comunidade de epífitas estabelecidas em uma mesma espécie de árvore, a *candeia*, em dois ambientes vizinhos, mas com condições bem diferentes, sendo um mais quente, ensolarado e seco e o outro mais sombreado,

úmido e com temperaturas mais amenas. Já a segunda parte do estudo, na qual foi utilizada uma metodologia chamada rede ecológica de interações, foi realizada em uma nanofloresta nebulosa (um tipo de floresta nebulosa com árvores de menor porte) e investigou os padrões encontrados nas relações entre as epífitas e os forófitos. Nossos resultados confirmaram a hipótese de que o ambiente seco e ensolarado teria menos diversidade que o mais úmido e fresco, além de encontrar uma rede de interações que confirmou a existência de elevado índice de biodiversidade no local, seguiu o padrão de outras redes entre epífitas e forófitos estudadas na Floresta Atlântica, mas que, contrariando nossas previsões, apresentou um índice, o de aninhamento, em valor bem mais baixo que aquele que prevíamos

Sumário

Introdução Geral	13
Referências	19
Capítulo 1 - Ecologia de epífitas vasculares sobre <i>Eremanthus erythropappus</i> (Asteraceae) em dois ambientes nebulares da Serra da Mantiqueira	28
Resumo	28
Abstract	29
Introdução	30
Material e Métodos	33
Área de estudo	33
Amostragem	38

Análise de Dados	38
Resultados	39
Discussão	46
Referências	53
Capítulo 2 - Rede de interações entre epífitas vasculares e forófitos em nanofloresta nebulosa da Serra da Mantiqueira	64
Resumo	64
Abstract	65
Introdução	66
Material e Métodos	69
Área de estudo	69
Amostragem	70
Análise de Dados	71
Resultados	72
Discussão	79
Referências	81
Considerações Finais	97
Anexo I - Epífitas vasculares ocorrentes nas nanoflorestas e arbustais nebulares da RPPN Chapadão da Serra Negra, Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, Brasil	99

**COMPOSIÇÃO, ESTRUTURA DA COMUNIDADE E REDE DE INTERAÇÕES DE
EPÍFITAS VASCULARES NA SERRA NEGRA DA MANTIQUEIRA, MINAS GERAIS,
BRASIL**

**COMPOSITION, COMMUNITY STRUCTURE AND INTERACTION NETWORK OF
VASCULAR EPIPHYTES IN SERRA NEGRA DA MANTIQUEIRA, MINAS GERAIS,
BRASIL**

Leonardo Moreira Campos Lima

Introdução Geral

Epífitas são plantas que usam outros vegetais como suporte, os forófitos, sobre os quais vivem durante todo seu ciclo de vida (holoepífitas) ou por parte dele (hemiepífitas), sem, contudo lançarem raízes haustoriais em busca de nutrientes (Madison 1997; Zotz 2016). Trata-se de um relevante grupo de organismos, na medida em que respondem por cerca de 10% das plantas vasculares do planeta (Zotz 2016) e por até metade da flora vascular das regiões montanhosas neotropicais (Kelly *et al.* 2004; Kersten & Silva 2005). Por não manterem contato direto com o solo, as epífitas fixam suas raízes em torno do fuste ou dos galhos da copa dos forófitos e geralmente desenvolvem adaptações morfoanatômicas capazes de lhes assegurar o armazenamento de água e a absorção de nutrientes (Benzing 1990). Ocorrem com grande frequência e abundância em florestas tropicais, sendo mais raras em florestas temperadas e quase inexistentes em *habitats* onde predominam baixas temperaturas (Benzing 1990).

As epífitas, além de contribuírem para o incremento da biodiversidade do local onde ocorrem, proporcionam condições determinantes para o desenvolvimento de outros seres vivos na medida em

que ofertam uma série de recursos de vital importância para insetos, anuros, aves, mamíferos, protozoários, bem como para outras plantas e fungos. Sua existência ainda implica no aumento da ciclagem de nutrientes e da biomassa presentes no ecossistema em que ocorrem (Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990), o que se reflete em uma serapilheira que tende a apresentar maior acúmulo de nutrientes do que aquela formada em locais onde ocorrem indivíduos arbóreos sem presença significativa de epífitas vasculares (Nadkarni 1992; Nadkarni *et al.* 1995).

São espécies distribuídas em mais de 80 famílias, dentre as quais as mais representativas na Floresta Atlântica são Orchidaceae (46,5%), Bromeliaceae (26,2%), Polypodiaceae (4,3%), Araceae (4,2%) e Piperaceae (2,8%) (Freitas *et al.* 2016; Ramos *et al.* 2019). Nesse domínio fitogeográfico, as epífitas vasculares chegam a responder por 15% da flora vascular, fato que reforça a importância ecológica desse grupo de plantas (Freitas *et al.* 2016; Ramos *et al.* 2019). De acordo Stehmann *et al.* (2009) e Forzza *et al.* (2012), a Floresta Atlântica abriga cerca de 46% da flora brasileira. Em virtude desse elevado índice de diversidade, decorrente, também, da heterogeneidade da vegetação que compõe esse domínio e do avançado estado de degradação (Oliveira-Filho & Fontes 2000), a Floresta Atlântica é considerada um *hotspot* mundial de biodiversidade (Myers *et al.* 2000).

Inserida no domínio da Floresta Atlântica, a Serra da Mantiqueira, um contínuo de montanhas estabelecido na divisa dos quatro estados da Região Sudeste do Brasil, também se destaca por sua alta biodiversidade, o que lhe rendeu a caracterização como uma das áreas mais insubstituíveis do planeta (Le Saout *et al.* 2013). Tal fato também levou o estado de Minas Gerais a definir a Serra da Mantiqueira como área estratégica para adoção de medidas de conservação (Drummond *et al.* 2005; IEF 2021).

As condições extremas observadas em ecossistemas estabelecidos em regiões montanhosas com altitudes elevadas, tais como a temperatura, em regra mais baixa, a irregularidade do relevo e as características incomuns da incidência dos raios de sol e das correntes de vento resultam em maior heterogeneidade das paisagens se comparadas com áreas vizinhas situadas em locais mais planos e baixos (Webster 1995; Navarro & Maldonado 2002; Beck & Richter 2008). A diversidade de

ambientes, também resultado das peculiaridades do solo e das características climáticas observadas nas regiões montanhosas, exige adaptações morfoanatômicas e impulsiona a riqueza e a diversidade dos táxons ali estabelecidos (Martinelli 2007; Kessler & Kluge 2008).

Na Serra Negra da Mantiqueira, situada na Zona da Mata mineira e na porção central da Serra da Mantiqueira, observa-se um mosaico de fisionomias florestais, e campestres (Oliveira-Filho *et al.* 2013). Na região, foram conduzidos por Salimena *et al.* (2013) e Souza *et al.* (2012) dois estudos florísticos de grande abrangência, sendo o primeiro dedicado às fanerógamas e o segundo às licófitas e samambaias, além de outros trabalhos que se debruçaram sobre a flora local (*e.g.* Abreu *et al.* 2011; Valente *et al.* 2011; Mezzonato-Pires *et al.* 2013; Gonzaga *et al.* 2014; Cabral *et al.* 2018; Braz *et al.* 2022; Silva *et al.* 2022). Como demonstração da grande biodiversidade e da necessidade de aprofundamento dos estudos sobre a flora local, essas e outras pesquisas realizadas na área se refletiram na descrição de novas espécies de plantas (*e.g.* Batista *et al.* 2008; Assis & Mello-Silva 2010; Matozinhos & Konno 2011; Antunes *et al.* 2013; Bernacci *et al.* 2014; Justino *et al.* 2021; Mezzonato-Pires *et al.* 2022).

A riqueza e o elevado grau de conservação dessa cadeia de montanhas justificaram a criação nos últimos anos do Parque Estadual da Serra Negra da Mantiqueira (PESNM) e de mais três Reservas Particulares do Patrimônio Natural, a RPPN Fazenda Serra Negra, RPPN Serra Negra do Funil, e a RPPN Chapadão da Serra Negra, onde o presente estudo foi realizado.

Na Serra Negra da Mantiqueira os solos são, em geral, ácidos e inférteis, pertencentes ao grupo Andrelândia (Olszewski *et al.* 2008). À medida em que as altitudes se tornam mais elevadas, predominam os solos de areia branca de quartzito (Uagoda *et al.* 2011), que se refletem na percolação subsuperficial da água (Dias *et al.* 2002; Scopel *et al.* 2013) e provocam a escassez de recursos hídricos e de nutrientes na superfície do solo. A íntima relação entre a mudança do tipo de solo e da vegetação predominante na Serra Negra da Mantiqueira é tão evidente que já havia sido notada pelo famoso naturalista Augustin François César Prouvençal de Saint-Hilaire (1779 – 1853), que empreendeu pesquisas botânicas na região em duas oportunidades, no início do século XIX. Segue

um trecho de suas impressões, registradas em fevereiro de 1822, sobre o solo de areias quartzíticas e a vegetação xérica da Serra Negra da Mantiqueira:

“ (...) *De todos os lados vemo-nos rodeados de sombrias florestas e altas montanhas, entre as quais a Serra Negra é a mais elevada* (...) 08 de fevereiro. *Pela manhã, por volta das nove horas, e em companhia de Firmino subi a Serra Negra. A raiz dessa montanha já ostenta mata virgem de grande frescor e cuja vegetação é muito variada. (...) Ao alcançar-se certa altura, muda o terreno de aspecto. Depois de ter sido argiloso, não ostenta senão rochedos e ou areia quartzosa branca e grosseiramente pisada. Varia a vegetação ao mesmo tempo que o solo. Às matas virgens sucedem-se carrascais muito cerrados e copados, que se compõe de uma quantidade de árvores de diferentes espécies e principalmente arbustos tais como uma erícia, grande número de mirtáceas e cássias, várias laurineas e uma melastomácea, de grandes flores roxas, as plantas desses carrascais não são tão duras e secas quanto as dos tabuleiros cobertos e mostram-se muito menos aquosas que as das matas virgens. Facilmente se compreende que não é a diferença de nível e sim a do solo que influi na vegetação. (...)*” (Saint-Hilaire 1822) – (sem negrito no original).

Com base nas observações de Saint-Hilaire, é possível inferir que a vegetação que ocorre no pobre solo de areias quartzíticas de determinadas partes das montanhas da Serra Negra da Mantiqueira depende de adaptações morfoanatômicas para se estabelecer em um ambiente tão xérico, além de se ser composta por plantas que demandam menores índices de umidade que aquelas geralmente presentes nas florestas semidecíduas das baixadas e vales que circundam a cadeia de montanhas. O naturalista do século XIX, muito provavelmente, se referia no trecho acima transcrito ao arbustal nebuloso (AN), um dos ambientes que compõe o mosaico de fitofisionomias da Serra Negra da Mantiqueira. Uma das espécies de forófito mais abundantes nesse ambiente é *Eremanthus erythropappus* (DC.) Macleish (Asteraceae), popularmente conhecida como candeia, e esse padrão de distribuição se repete no ecótono dos AN com as Nanoflorestas Nebulares (ENN) do local (Salimena *et al.* 2013; Ribeiro *et al.* 2016). A referida espécie apresenta ritidoma rugoso, arquitetura do fuste com um elevado número de ramificações e, de acordo com Furtado & Menini Neto (2018),

é um dos forófitos mais relevantes nesse tipo de fisionomia vegetal, conforme observação realizada no Parque Estadual do Ibitipoca, distante cerca de 25km da Serra Negra e com a qual guarda forte relação fitofisionômica.

Essa importância provavelmente se deve a boa parte dos fatores que determinam o estabelecimento de epífitas estar relacionada às características morfoanatômicas do forófito, tais como o porte e a arquitetura do indivíduo, as peculiaridades do ritidoma, a presença de toxinas e a quantidade de húmus acumulado (Gentry & Dodson 1987; Fontoura *et al.* 1997; Nieder *et al.* 2000). Exemplificando, a absorção de nutrientes pode ser potencializada com a existência de fendas na casca do forófito, que permitem maior acúmulo de compostos orgânicos no substrato, e a copa das árvores pode permitir, além de uma superfície mais plana e propícia à colonização por epífitas, a incidência indireta dos raios solares e existência de um microclima mais sombreado e com temperaturas mais amenas (Benzing 1990; Zotz 2016).

Dentre os ambientes encontrados na Serra Negra da Mantiqueira, destacam-se também as Florestas Nebulares, que se caracterizam por uma frequente ocorrência de nevoeiros, mesmo durante as estações menos chuvosas (Fontes 1997; Oliveira-Filho 2009; Pompeu *et al.* 2014). As Florestas Nebulares, em sentido amplo, respondem por cerca de 2,5% das florestas tropicais do planeta e apresentam notável vulnerabilidade às alterações climáticas (Martinelli 2007; Bruijnzeel *et al.* 2010; Los *et al.* 2021). Diante da interceptação da água pelas copas das árvores e de seu escoamento para o solo (Arcova 2013), tais ecossistemas possuem grande disponibilidade desse recurso, o que facilita a ocorrência de epífitas vasculares.

Apesar de serem contíguos e nebulares, os arbustais e as florestas (incluindo o ecótono entre ambos) são ambientes marcados por condições microclimáticas notadamente diversas, sobretudo em pontos sensíveis ao estabelecimento de epífitas: a disponibilidade de água, a intensidade de incidência solar, a presença de dossel e de serrapilheira. Portanto, a comparação das comunidades de epífitas estabelecidas em forófitos de uma mesma espécie, a candeia, presentes em AN e ENN vizinhos consiste em um eficiente método para a investigação sobre a presença de filtros ambientais na seleção

de táxons por meio das estratégias e de características funcionais capazes de permitir a presença de determinados táxons em cada ambiente, bem como a riqueza dos ecótonos (Geraldino *et al.* 2010; Kersten & Waechter 2011; Bianchi *et al.* 2012; Kersten & Rios 2013).

Assim como os estudos que comparam a flora epifítica de ambientes que, apesar de contíguos, apresentam características bem distintas, a apuração dos padrões das redes de interação estabelecidas entre epífitas e forófitos auxiliam na obtenção da resposta a uma questão de vital relevância na ecologia: quais os processos que interferem significativamente na distribuição espacial e temporal das espécies (Hubbell 2001; Leibold *et al.* 2004; Sutherland *et al.* 2013)?

O estudo das redes de interação é um importante método de investigação dos padrões e dos processos estruturais de uma comunidade ecológica, que permite a identificação das ligações entre táxons diversos por meio de relações como antagonismo, mutualismo ou comensalismo (Jordano 1987; Bascompte & Jordano 2007). Apesar disso, ainda é pequeno o volume de estudos dedicados às redes comensalistas, como aquela formada entre epífitas vasculares e forófitos, havendo um número maior de pesquisas voltados à compreensão de redes ecológicas formadas entre plantas e animais e aquelas decorrentes de relações mutualistas (Evans *et al.* 2013; Mello *et al.* 2015) e antagonistas (Thebault & Fontaine 2010; Bellay *et al.* 2015). Pesquisas como as de Silva *et al.* (2010), Sayago *et al.* (2013), Zhao *et al.* (2015), Ceballos *et al.* (2016), Francisco *et al.* (2018, 2019), Zotarelli *et al.* (2019); Oliveira (2020) e Couto *et al.* (2022) são raros exemplos de análises de redes de interação envolvendo epífitas vasculares e forófitos. Todavia, nenhum desses trabalhos foi conduzido nas montanhas da Serra da Mantiqueira e em florestas nebulares, genericamente falando. Apesar da recente publicação de alguns estudos dedicados à compreensão das epífitas vasculares brasileiras, o número de trabalhos ainda é pequeno diante da relevância ecológica das plantas em questão, sobretudo se considerarmos de maneira específica os realizados em locais inseridos na Floresta Atlântica e no extenso estado de Minas Gerais.

Buscando suprir as lacunas de conhecimento apontadas acima, avaliamos no Capítulo 1 as comunidades de epífitas vasculares estabelecidas em indivíduos de candeia (*Eremanthus*

erythropappus), em dois ambientes nebulares vizinhos, mas com fisionomias vegetacionais e características microclimáticas significativamente diversas, o arbustal nebuloso (AN), local marcado pelos elevados índices de insolação, pelo solo em geral exposto, composto por areias brancas quartzíticas, e pela menor disponibilidade de água no ambiente, com a que ocorre nos indivíduos presentes no ecótono das nanoflorestas nebulares (ENN), onde há a presença de dossel e de serrapilheira, o que implica em maiores níveis de sombreamento e de retenção de água no ecossistema. Já no Capítulo 2 investigamos os padrões da rede de interações entre epífitas vasculares e forófitos em uma nanofloresta nebulosa, com a apuração do tamanho da rede e considerando as métricas da conectância (C); do aninhamento (NODF); da equidade das interações; da especialização (H^2) e dos índices de generalidade e de vulnerabilidade, no intuito de contribuir com o conhecimento da relação existente entre ambos.

Referências

- Abreu NL, Menini Neto L, Konno TUP (2011) Orchidaceae das Serras Negra e do Funil, Rio Preto, Minas Gerais, e similaridade florística entre formações campestres e florestais do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 25(1): 58-70.
- Antunes K, Salimena FRG, Sobral M (2013) *Plinia delicata* (Myrtaceae), a new species from southeastern Brazil. *Phytotaxa* 131(1): 45-48.
- Arcova FCS (2013) Avaliação do potencial hidrológico dos nevoeiros e da precipitação oculta em ambiente de Floresta Ombrófila Densa Montana na Serra do Mar, Cunha, SP. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Bascompte J & Jordano P (2007) Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 567–93.
- Batista JAN, Mota RC, Abreu NL & Menini Neto L (2008) *Habenaria pseudoglaucophylla* (Orchidaceae), a new species from Minas Gerais, Brazil. *Novon* 18(4): 409-414.

- Beck E & Richter M (2008) Ecological aspects of a biodiversity hotspot in the Andes of southern Ecuador. In: Gradstein SR, Homeier J & Gansert D (orgs.) The tropical mountain forest – Patterns and processes in a biodiversity hotspot. Universitätsverlag, Gottingen, Pp. 195-217.
- Bellay S, Oliveira EF, Almeida-Neto M *et al.* (2015) The patterns of organization and structure of interactions in a fish-parasite network of a neotropical river. *Int. J. Parasitol.* 45, 549–57.
- Benzing DH (1990) Vascular epiphytes. Cambridge University Press, New York.
- Benzing DH (2000) Bromeliaceae – Profile of an adaptive radiation. University Press, Cambridge.
- Bernacci L, Mezzonato AC, Salimena FRG (2014) A new and threatened species of *Passiflora* section *Decaloba* (Passifloraceae) from Minas Gerais State, Brazil. *Systematic Botany* 39(2): 517-522.
- Bianchi JS, Michelon C & Kersten RA (2012) Epífitas vasculares de uma área de ecótono entre as Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no Parque Estadual do Marumbi, PR. *Estudos de Biologia* 34: 37-44.
- Braz DM, Azevedo IHF, Salimena FRG, Menini Neto L (2022) Acanthaceae in the Serra Negra, Minas Gerais, Brazil. *Rodriguésia* 73: e00732021
- Bruijnzeel LA, M. Kappelle M, Mulligan M & Scatena FN (2010) Tropical montane cloud forests: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world In: Bruijnzeel LA, Scatena FN & Hamilton LS. *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 691-740.
- Cabral A, Cardoso PH, Menini Neto L, Santos-Silva F (2018) Aquifoliaceae na Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 69(2): 805-814.
- Ceballos SJ, Chacoff NP & Malizia A (2016). Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical forest. *Acta Oecologica*, v. 77, p. 152-159.
- Couto DR, Francisco TM & Nascimento MT (2022) Commensalistic epiphyte–phorophyte networks in woody vegetation of tropical inselbergs: Patterns of organization and structure. *Austral Ecology*, 47(5), 911-927.

Dias HCT, Fernandes Filho EI, Schaefer CEGR, Fontes LEF & Ventorim LB (2002) Geoambientes do Parque Estadual do Ibitipoca, município de Lima Duarte-MG. *Revista Árvore* 26(6): 777-786.

Drummond GM, Martins CS, Machado ABM, Sebaio FA & Antonini Y (orgs) (2005) Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação. 2nd ed. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.

Evans DM, Pocock MJO & Memmott J (2013) The robustness of a network of ecological networks to habitat loss. *Ecol. Lett.* 16, 844–52.

Fontes MA (1997) Análise da composição florística das Florestas Nebulares do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Lavras, Lavras.

Fontoura F, Sylvestre LS, Vaz AMS & Vieira CM (1997) Epífitas vasculares, hemiepífitas e hemiparasitas da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: Lima HC & Guedes RR (orgs.) *Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Pp. 89-110.

Forzza RC, Baumgratz JFA, Bicudo CEM, Canhos DAL, Carvalho Jr AA, Coelho MAN, Costa AF, Costa DP, Hopkins MG, Leitman PM, Lohmann LG, Lughadha EM, Maia LC, Martinelli G, Menezes M, Morim MP, Peixoto AL, Pirani JR, Prado J, Queiroz LP, Souza S, Souza VC, Stehmann JR, Sylvestre LS, Walter BMT & Zappi DC (2012) New Brazilian floristic list highlights conservation challenges. *Bioscience* 62: 39–45.

Francisco TM, Couto DR, Evans DM, Garbin ML & Ruiz-Miranda CR (2018) Structure and robustness of an epiphyte–phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg. *Austral Ecology*, 43(8), 903-914.

Francisco TM, Couto DR, Garbin ML, Muylaert RL, Ruiz-Miranda CR (2019) Low modularity and specialization in a commensalistic epiphyte-phorophyte network in a tropical cloud forest. *Biotropica* 51(4): 509-518

Freitas L, Salino A, Menini Neto L, Almeida TE, Mortara SR, Stehmann JR, Amorim AM, Guimarães EF, Coelho MN, Zanin A & Forzza RC (2016). A comprehensive checklist of vascular epiphytes of the Atlantic Forest reveals outstanding endemic rates. *PhytoKeys* 58: 65-79.

Furtado SG & Menini Neto L (2018) Elevational and phytophysiognomic gradients influence the epiphytic community in a cloud forest of the Atlantic phytogeographic domain. *Plant Ecology* 219: 677-690.

Gentry AH & Dodson CH (1987) Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205–233.

Geraldino HCL, Caxambú MG & Souza DC (2010) Composição florística e estrutura da comunidade de epífitas vasculares em uma área de ecótono em Campo Mourão, PR, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 24: 469-482.

Gonzaga DR, Zappi D, Furtado SG & Menini Neto L (2014) Cactaceae na Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 65(2): 443-453.

IEF – Instituto Estadual de Florestas. 2021. Áreas prioritárias: estratégias para a conservação da biodiversidade e dos ecossistemas de Minas Gerais. Belo Horizonte: IEF. 162 p. Disponível em: https://biodiversitas.org.br/wp-content/uploads/2021/10/Relatorio_Areas-Prioritarias2021_PSCRMG.pdf

Hubbel SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (monographs in population biology). Princeton University Press, Princeton. 375p.

Jordano P (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, v. 129, n. 5, p. 657–677.

Kelly DL, O’Donovan GO, Feehan J, Murphy S, Drangeld SO & Marcano-Berti L (2004) The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology* 20(6): 643-666.

Kersten RA & Silva S (2005) Florística e estrutura de comunidades de epífitas vasculares da planície litorânea In: Marques MCM & Britez RM (orgs.) *História Natural e conservação da Ilha do Mel*. Editora da Universidade Federal do Paraná, Curitiba. Pp. 125-143.

Kersten RA & Waechter JL (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.; Eisenlohr, P.V.; Melo, M.M.R.F.; Andrade, L.A. & Meira Neto, J.A.A. (orgs.). *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos*. Editora UFV, Viçosa. Pp. 479-503

Kersten RA & Rios RC (2013) Epífitas vasculares em área de ecótono entre floresta ombrófila mista e estacional semidecidual em Misiones, Argentina. *Revista Estudos de Biologia* 35: 49-57.

Kessler M & Kluge J (2008) Diversity and endemism in tropical montane forests – from patterns to processes. *In*: Gradstein SR, Homeier J & Gansert D (orgs.) *The tropical mountain forest – Patterns and processes in a biodiversity hotspot*. Universitätsverlag, Gottingen. Pp. 35-50.

Justino LL, Guimarães PJF, Campos BC, Salimena FRG (2021) Uma nova espécie de *Pleroma* da Serra da Mantiqueira, MG, Brasil. *Hoehnea* 48: e762020.

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M & Gonzales A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, v. 7, n. 7, p. 601-613.

Le Saout S, Hoffmann M, Shi Y, Hughes A, Bernard C, Brooks TM, Bertzky B, Butchart SHM, Stuart SN, Badman T & Rodrigues ASL (2013) Protected Areas and Effective Biodiversity Conservation. *Science* 342: 802-805.

Los SO, Street-Perrott FA, Loader NJ & Froyd CA (2021) Detection of signals linked to climate change, land-cover change and climate oscillators in Tropical Montane Cloud Forests. *Remote sensing of environment* 260: 112431

Madison M (1977) Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2: 1-13.

Martinelli G (2007) Mountain biodiversity in Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 587–597.

Matozinhos CN & Konno TUP (2011) A new species of *Macroditassa* (Apocynaceae – Asclepiadoideae) from Minas Gerais, Brazil. *Systematic Botany* 36(1): 137-140.

- Mezzonato-Pires AC, Salimena FRG, Bernacci LC (2013) Passifloraceae na Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 64(1): 123-136.
- Mello MAR, Rodrigues FA, Costa LF *et al.* (2015) Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos* 124, 1031–9.
- Mezzonato-Pires AC, Lima LMC, Faria APG (2022) *Passiflora purii* (Passifloraceae), a new species in honor of the originating peoples of Serra da Mantiqueira, Southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 36: e20220122
- Mittermeier RA, Gil PR, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks J, Mittermeier CG, Lamourux J & Fonseca GAB (2004) Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Cemex, Washington.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB & Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities, *Nature* 403: 853–858.
- Navarro G & Maldonado M (2002) Geografía ecológica de Bolivia, vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simon I. Patiño, Cochabamba. 370p. Apud: Oliveira-Filho AT, Fontes MAL, Viana PL, Valente ASM, Salimena FRG & Ferreira FM (2013) O mosaico de fitofisionomias do Parque Estadual do Ibitipoca. In: Forzza RC, Menini Neto L, Salimena FRG & Zappi D. Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno. Editora da Universidade Federal de Juiz de Fora. Juiz de Fora. Pp. 53-93.
- Nadkarni NM (1992). Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a Neotropical Montane forest, Costa Rica. *Biotropica*, v. 24, n. 1, p. 24-30.
- Nadkarni NM, Matelson TJ, Harber WA (1995). Structural characteristics and floristic composition of a Neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Journal Tropical Ecology*, v. 11, n. 4, p. 481-495.
- Nieder JS, Engwald MK, Barthlott W (2000) Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian rain forest (Surumoni crane plot) of Southern Venezuela. *Biotropica* 32(3): 385-396.

Oliveira-Filho AT (2009) Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos. *Rodriguésia* 60: 237-258.

Oliveira-Filho AT, Fontes MAL, Viana PL, Valente ASM, Salimena FRG & Ferreira FM (2013) O mosaico de fitofisionomias do Parque Estadual do Ibitipoca. In: Forzza RC, Menini Neto L, Salimena FRG & Zappi D. Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno. Editora da Universidade Federal de Juiz de Fora. Juiz de Fora. Pp. 53-93.

Oliveira RP (2020) Ecologia de epífitas vasculares em ambientes inundáveis e não inundáveis. Tese de Doutorado apresentada na Universidade Federal de Brasília, Brasil.

Olszewski N, da Costa LM, Fernandes EIF & Del'Arco OVC (2008) Paisagem e uso da terra em diferentes unidades geológicas em área sob influência do Rio Preto (MGRJ) *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, vol. 8, núm. 2, 2008, pp. 45-59 Universidade Estadual da Paraíba Paraíba, Brasil.

Pompeu PV, Fontes, MAL, Santos RMD, Garcia PO, Batista TA, Carvalho WAC, Oliveira Filho ATD (2014) Floristic composition and structure of an upper montane cloud forest in the Serra da Mantiqueira Mountain Range of Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28(3): 456-464.

Ramos FN, Mortara SR, Monalisa-Francisco N, *et al.* (2019) Atlantic epiphytes: a data set of vascular and non-vascular epiphyte plants and lichens from the Atlantic Forest. *Ecology* 100: e02541. <https://doi.org/10.1002/ecy.2541>

Ribeiro JHC, Fonseca CR & Carvalho FA (2016) The woody vegetation of quartzite soils in a mountain landscape in the Atlantic Forest domain (South-Eastern Brazil): structure, diversity and implications for conservation. *Edinburgh Journal of Botany* 74(1): 15–32.

Saint-Hilaire AFCP (1822) Segunda viagem do Rio de Janeiro a Minas Gerais e a São Paulo, 1822; tradução revista e prefácio de Vivaldi Moreira. Belo Horizonte, Ed. Itatiaia; São Paulo, Ed. Universidade de São Paulo, 1974. pags. 25-26.

Sayago R, Lopezaraiza-Mikel M, Quesada M, Alvarez-Añorve MY, Cascante-Marín

- A & Bastida JM (2013) Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. *Proceedings of the Royal Society B*, 280, p. 2012-2821.
- Salimena FRG, Matozinhos CN, Abreu NL, Ribeiro JHC, Souza FS & Menini Neto L (2013) Flora fanerogâmica da Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 64(2): 311-320.
- Silva IA, Ferreira AWC, Lima MIS & Soares JJ (2010) Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. *Journal of Tropical Ecology* 26 (2), 127-137.
- Scopel I, Sousa MS & Martins AP (2013) Infiltração de água e potencial de uso de solos muito arenosos nos cerrados (savanas) do Brasil. *Boletim Goiano de Geografia* 33(2): 45-61.
- Silva MR, Barbosa BC e Faria APG (2022). Reproductive Biology and flower-visitor interactions of two bromeliad species from Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology and Evolution* 155 (1): 16-28.
- Souza FS, Salino A., Viana PL, Salimena FRG (2012) Pteridófitas da Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Acta Botânica Brasilica* 26(2): 378-390.
- Stehmann JR, Forzza RC, Salino A, Sobral M, Costa DP & Kamino LHY (2009) Diversidade taxonômica na Floresta Atlântica In: Stehmann JR, Forzza RC, Salino A, Sobral M, Costa DP & Kamino LHY (orgs.) *Plantas da Floresta Atlântica*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Pp. 3–12.
- Suther Land WJ, Freckleton RP, Godfray HCJ, Beissinger SR, Benton T, Cameron DD, Carmel Y, Coomes DA, Coulson T, Emmerson MC, Hails RS, Hays GC, Hodgson DJ, Hutchings MJ, Johnson D, Jones JPG, Kelling MJ, Kokko H, Kunin WE, Lambin X, Lewis OT, Malhi Y, Mieszkowska N, Milner-Gulland EJ, Norris K, Phillimore AB, Purves DW, Reid JM, Reuman DC, Thompson K, Travis MJJ, Turnbull LA, Wardle DA & Wiegand T (2013) Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology*, v. 101, n. 1, p. 58–67.
- Thébault E & Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329, 853–6.

- Uagoda R, Avelar A & Netto ALC (2011) Karstic morphology control in noncarbonated rocks: Santana basin, middle Paraíba do Sul river valley, Brazil. *Zeitschrift für Geomorphologie* 55 (1): 1-13.
- Valente ASM, Garcia PO, Salimena FRG & Oliveira-Filho AT (2011) Composição, estrutura e similaridade florística da Floresta Atlântica, na Serra Negra, Rio Preto – MG. *Rodriguésia* 62(2): 321-340.
- Webster GL (1995) The panorama of Neotropical cloud forests. In: Churchill SP, Balslev H, Forero E & Luteyn JL (orgs.) *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests: Proceedings of Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium*. The New York Botanical Garden, New York. Pp. 53-77.
- Zhao M, Geekiyanage N, Xu J, Khin MM, Nurdiana DR, Paudel E & Harrison RD (2015) Structure of the epiphyte community in a tropical montane forest in SW China. *PloS one*, 10(4), e0122210.
- Zotarelli HGS, Molina JMP, Ribeiro JMP & Sofia SH (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 (2016) *Plants on plants – The biology of vascular epiphytes*. Springer. New York.

CAPÍTULO 1

Ecologia de epífitas vasculares sobre *Eremanthus erythropappus* (Asteraceae) em dois ambientes nebulares da Serra da Mantiqueira

Resumo

As extremas condições presentes nos ecossistemas de regiões montanhosas se refletem em elevados graus de riqueza e endemismo. Inserida na Floresta Atlântica, a Serra da Mantiqueira é classificada como área de “Alta Importância Biológica”, e essa grande biodiversidade se torna ainda mais notável em ambientes nebulares, que asseguram disponibilidade de água durante todos os períodos do ano e, por isso, constituem *habitats* propícios ao estabelecimento de epífitas vasculares. O presente estudo foi desenvolvido na Reserva Particular do Patrimônio Natural Chapadão da Serra Negra, Zona da Mata de Minas Gerais. Avaliamos as comunidades de epífitas vasculares presentes nas candeias (*Eremanthus erythropappus*, Asteraceae) de dois ambientes nebulares contíguos, mas cujas fisionomias vegetacionais apresentam estrutura e características microclimáticas diversas. Para isso, comparamos a composição e a estrutura da comunidade de epífitas no arbustal nebuloso (AN), influenciado pela alta insolação, com aquela encontrada no ecótono das nanoflorestas nebulares (ENN), marcado por maior sombreamento. Foram identificadas e quantificadas as epífitas em 40 forófitos de cada ambiente e calculados riqueza, frequência, diversidade de Shannon (H'),

uniformidade de Pielou (J) e índices de diversidade taxonômica (Δ^+ , Λ^+). Nos dois ambientes Bromeliaceae, Orchidaceae e Polypodiaceae se destacaram e *Tillandsia stricta* se mostrou dominante, não havendo diferença entre os valores de H' . A riqueza do ENN foi superior à do AN, a qual consiste em um subconjunto do ENN. Os resultados sugerem a existência de filtros ambientais impostos pelas diferentes condições presentes nos dois ambientes estudados e reforçam a necessidade de conservação dos sensíveis e ameaçados ecossistemas nebulares.

Palavras-chave: arbustal nebuloso, candeia, *microhabitat*, nanofloresta nebulosa

Abstract

The extreme conditions of the mountainous ecosystems are reflected in high degrees of richness and endemism. Inserted in the Atlantic Forest, the Serra da Mantiqueira is classified as an area of “High Biological Importance” and this great biodiversity becomes even more remarkable in cloud environments, which ensure the availability of water during all periods of the year and, therefore, constitute habitats conducive to the establishment of vascular epiphytes. This study was developed in the Chapadão da Serra Negra Natural Heritage Private Reserve, Zona da Mata, at Minas Gerais state. We evaluated the communities of vascular epiphytes present in *candeias* (*Eremanthus erythropappus*, Asteraceae) from two contiguous nebuloso environments, whose vegetational physiognomies present different structures and microclimatic characteristics. For this, we compared the composition and structure of the epiphyte community in the cloud shrubland (AN), influenced by high insolation, with the community found in the ecotone of cloud dwarf forests (ENN), marked by greater shading. Epiphytes were identified and quantified in 40 phorophytes from each environment and richness, frequency, Shannon diversity (H'), Pielou uniformity (J), and taxonomic diversity indices (Δ^+ , Λ^+) were calculated. Bromeliaceae, Orchidaceae, and Polypodiaceae stood out in both environments, and *Tillandsia stricta* was dominant, with no difference between H' values. The ENN richness was higher than at AN, where the epiphytes community is a subset of that found in the ENN. The results suggest the existence of environmental filters imposed by different conditions present in the two

phytophysiognomies studied and reinforce the need for the conservation of the threatened cloud ecosystems.

Keywords: *candeia*, cloud dwarf forest, cloud shrubland savanna, microhabitat

Introdução

As condições ambientais impostas por altitudes elevadas, a irregularidade da topografia e as peculiaridades da incidência de ventos e de raios solares imprimem maior heterogeneidade às paisagens encontradas nas montanhas quando comparadas com áreas contíguas situadas em vales, baixadas e planícies (Webster 1995; Navarro & Maldonado 2002; Beck & Richter 2008). Esses diferentes *habitats*, em que predominam condições extremas provocadas pelas características climáticas e geológicas próprias das cadeias montanhosas, exigem um elevado grau de adaptação e implicam em acentuada riqueza e diversidade alfa e beta de espécies (Martinelli 2007; Kessler & Kluge 2008).

A Floresta Atlântica é um domínio fitogeográfico com forte heterogeneidade latitudinal e topográfica que se reflete em uma ampla variedade de fisionomias vegetacionais, e, embora com reduzida cobertura vegetal atual, com estimativas variando entre 8% e 28% da área original (Galindo-Leal & Câmara 2005; Ribeiro *et al.* 2009; Rezende *et al.* 2018), ainda abriga cerca de 46% da flora do Brasil (Stehmann *et al.* 2009; Forzza *et al.* 2012). Somado a isso, o grande número de espécies raras e endêmicas justifica sua classificação como um *hotspot* de biodiversidade em nível mundial (Mittermeier *et al.* 2004). Dentre as suas cadeias montanhosas, a Serra da Mantiqueira, que se estende pelos estados de Minas Gerais, Espírito Santo, São Paulo e Rio de Janeiro, possui as

maiores cotas altimétricas e figura como área importante na conservação da biodiversidade no estado de Minas Gerais (Drummond *et al.* 2005; IEF 2021), sendo um dos locais insubstituíveis no planeta para alguns grupos de animais (Le Saout 2013). No entanto, tal *status* não tem sido suficiente para impedir o avanço dos impactos da ação antrópica e consequente fragmentação ao longo dos últimos séculos, acentuados pela grande densidade demográfica observada na Região Sudeste do país (Gonzaga & Menini Neto 2017).

A vegetação nebulosa encontrada na Serra da Mantiqueira é composta por fitofisionomias marcadas pela frequente imersão em nevoeiros e nuvens, mesmo durante os períodos mais secos do ano, como os campos, arbustais e florestas (Fontes 1997; Oliveira-Filho 2009; Pompeu *et al.* 2018). As florestas nebulosas, assim denominadas de modo genérico (Bruijnzeel *et al.* 2010), são fitofisionomias singulares que representam apenas 2,5% das florestas tropicais do planeta, podendo ser bastante sensíveis a mudanças climáticas (Martinelli 2007; Bruijnzeel *et al.* 2010; Los *et al.* 2021). Em tais ambientes a captação da água pelas copas das árvores e o seu escoamento para o solo (Arcova 2013) fazem com que este recurso seja abundante, tornando-os altamente propícios ao estabelecimento de epífitas.

As epífitas representam cerca de 10% das plantas vasculares do mundo e, em florestas úmidas tropicais muitas vezes são o grupo de vegetais que apresenta a maior riqueza de espécies (Hietz 1995; Zotz 2013), sendo especialmente diversas na Região Neotropical e podendo compor 50% da flora vascular de ambientes montanos dessa região (Kelly *et al.* 2004; Kersten & Silva 2005). Essas plantas desempenham papel de grande importância ecológica nas florestas tropicais, pois contribuem para a diversidade florística local e regional de uma comunidade vegetal. Sua presença também implica na disponibilização de recursos para uma série de plantas e de animais, cria condições propícias para a existência de associações com fungos para a formação de micorrizas e contribui para o aumento da biomassa e dos nutrientes devolvidos ao ambiente (Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990; Zotz 2016).

Por utilizarem outra planta como suporte, chamada de forófito, as epífitas não mantêm contato com o solo, sem, no entanto, estabelecer relação de parasitismo com esse vegetal, obtendo toda água e

nutrientes que lhes são necessários de fontes que não o solo (Benzing 1990; Zotz 2016). A presença de epífitas, portanto, é determinada por condições como o clima, a disponibilidade de água, de luminosidade, bem como pelo tamanho, arquitetura, características da casca, presença de toxinas e quantidade de húmus acumulado no forófito (Gentry & Dodson 1987; Fontoura *et al.* 1997; Nieder *et al.* 2000). A coexistência de fatores favoráveis, estruturas e recursos ambientais interferem diretamente na distribuição e na abundância desses vegetais (Benzing 1990; Zotz 2016).

Estudos comparando fisionomias vegetacionais contíguas têm demonstrado que características do *microhabitat* seriam as responsáveis por eventuais diferenças na composição e estrutura observadas nas comunidades de epífitas vasculares na Floresta Atlântica (Furtado & Menini Neto 2015; 2018; Marcusso & Monteiro 2016) e a avaliação de ecótonos entre fisionomias distintas tem mostrado que a riqueza pode ser elevada, por abrigar espécies com capacidade de tolerar os diferentes filtros ambientais de ambas as fisionomias (Geraldino *et al.* 2010; Kersten & Waechter 2011; Bianchi *et al.* 2012; Kersten & Rios 2013). A escassez de estudos comparativos nos ambientes nebulares e a pequena extensão da área de seus remanescentes, estabelecidos em um dos ecossistemas mais ameaçados da Floresta Atlântica, reforçam a importância da produção de conhecimento científico para subsidiar a adoção de medidas capazes de promover a conservação das espécies que nelas ocorrem (Drummond *et al.* 2009; Furtado & Menini Neto 2021).

Na Serra Negra da Mantiqueira, ocorrem dois tipos diferentes e contíguos de ambientes nebulares, o arbustal e a nanofloresta, nos quais não há estudos específicos sobre as epífitas vasculares. Essa região conta com dois extensos estudos florísticos publicados sobre samambaias e licófitas (Souza *et al.* 2012) e fanerógamas (Salimena *et al.* 2013), além de vários estudos de flora (*e.g.*, Abreu *et al.* 2011; Mezzonato-Pires *et al.* 2013; Gonzaga *et al.* 2014; Cabral *et al.* 2018; Braz *et al.* 2022) e descrição de novas espécies (*e.g.*, Batista *et al.* 2008; Matozinhos & Konno 2011; Antunes *et al.* 2013; Bernacci *et al.* 2014; Justino *et al.* 2021; Mezzonato-Pires *et al.* 2022).

Assim, o presente estudo foi realizado no arbustal nebuloso e ecótono com a nanofloresta nebuloso na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Chapadão da Serra Negra, situado na

Serra Negra da Mantiqueira, na Zona da Mata de Minas Gerais. As comunidades de epífitas vasculares foram analisadas sobre a mesma espécie de forófito (*Eremanthus erythropappus* (DC.) Macleish (Asteraceae), popularmente conhecida como candeia) nas duas fitofisionomias contíguas. Apesar desses ambientes compartilharem diversas características geomorfológicas e macroclimáticas, objetivamos avaliar as epífitas vasculares e compará-las em ambos, testando a hipótese de que as candeias do arbustal nebuloso abrigam um subconjunto das espécies ocorrentes sobre as candeias do ecótono com a nanofloresta nebulosa, as quais apresentariam maior riqueza e diversidade de epífitas vasculares. Desse modo, as espécies ocorrentes no arbustal nebuloso seriam aquelas mais adaptadas aos filtros ambientais impostos pelas condições de maior insolação e menor umidade, favorecendo distintas estratégias e características funcionais das espécies que colonizam esse ambiente.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em arbustal nebuloso (AN) e ecótono com a nanofloresta nebulosa (ENN) ocorrentes de forma contígua, em altitudes que variam entre 1.080m e 1.150m, na RPPN Chapadão da Serra Negra, situada no município de Santa Bárbara do Monte Verde, estado de Minas Gerais (21°57'50"S, 43°48'01"W) (Figura 1). A RPPN é vizinha do Parque Estadual da Serra Negra da Mantiqueira – PESNM, que integra a porção central da Serra da Mantiqueira, onde, de acordo com a classificação de Köppen-Geiger, o clima é mesotérmico úmido, do tipo Cwb (Kottek *et al.* 2006). As médias anuais de pluviosidade e de temperatura são, respectivamente, de 1376 mm e de 20,6°C, com invernos secos e frios e verões brandos e úmidos (Valente *et al.* 2011). A vegetação é composta predominantemente por nanoflorestas, também denominadas nanoflorestas latifoliadas nebulosas perenifólias tropicais superomontanas e arbustais nebulosas ou arbustais latifoliados nebulosos perenifólios tropicais superomontanos (Oliveira-Filho 2009; Oliveira-Filho *et al.* 2013). Importante

registrar que a área de estudo trata-se de local montanhoso e com baixo grau de antropização, onde não se tem notícias de realização de atividades de agropecuária. Historicamente, a área recebeu uma pequena e esparsa visitação por seres humanos ao longo da história recente (de modo que, antes da criação da RPPN, as poucas pessoas que iam até o local o faziam durante atividades de caça ilegal ou, eventualmente, de turismo). Por tais razões, trata-se de sítio em bom estrado de conservação.

Os solos da região são ácidos, pertencentes ao grupo Andrelândia e comumente dotados de baixa fertilidade natural (Olszewski *et al.* 2008). De acordo com Uagoda *et al.* (2011) no local há a predominância de quartzito grosseiro, com solo composto por 95% de quartzo, com grãos variando entre 3 mm e 8 mm, e quartzito impuro, com quartzo associado ao feldspato e traços de muscovita. Tais características geomorfológicas favorecem a percolação subsuperficial da água (Dias *et al.* 2002; Scopel *et al.* 2013), o que reduz, em geral, a capacidade de armazenamento de água e de nutrientes na porção superior do solo.

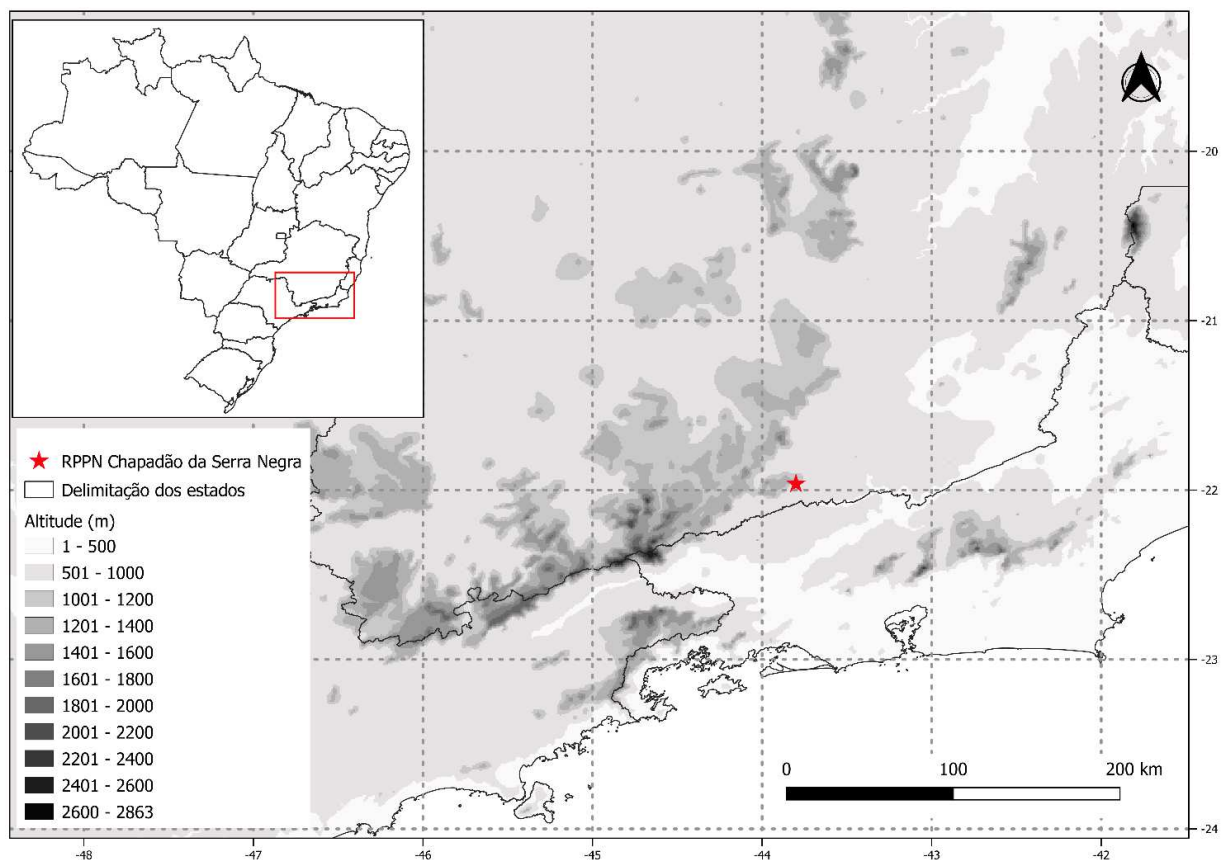


Figura 1 – Localização da área de estudo. Mapa criado com o *software* QGIS v.3.16.9.

Nos dois ambientes estudados observa-se que uma espécie arbórea de destaque é *Eremanthus erythropappus* (candeia), cuja presença nas nanofloretas nebulares é mais restrita às regiões onde se estabelece o ecótono com o AN (Salimena *et al.* 2013; Ribeiro *et al.* 2016). Essa espécie é tida como um dos forófitos mais importantes nessas fisionomias vegetacionais (Furtado & Menini Neto 2018). Os arbustais nebulares frequentemente ocorrem em uma transição entre as florestas e as áreas campestres, com forte dominância de candeias. Nos arbustais o solo exposto é predominantemente composto por areias quartzíticas brancas, com afloramentos entremeados, praticamente sem a presença de serrapilheira. Apesar da representativa presença de plantas lenhosas, as árvores/arbustos têm porte baixo (em torno de 3m de altura), não compõem um dossel contínuo, permitindo a incidência solar direta sobre o solo, tornando o ambiente mais seco e quente (Figuras 2 e 3). As nanoflorestas nebulares apresentam maior adensamento e dossel contínuo composto por indivíduos de porte arbóreo (com a altura variando entre 3m e 10m), predominantemente das famílias Myrtaceae, Asteraceae, Melastomataceae, Primulaceae e Lauraceae. O estrato herbáceo-arbustivo é bem desenvolvido e há densa cobertura de serrapilheira (Figuras 2 e 3).

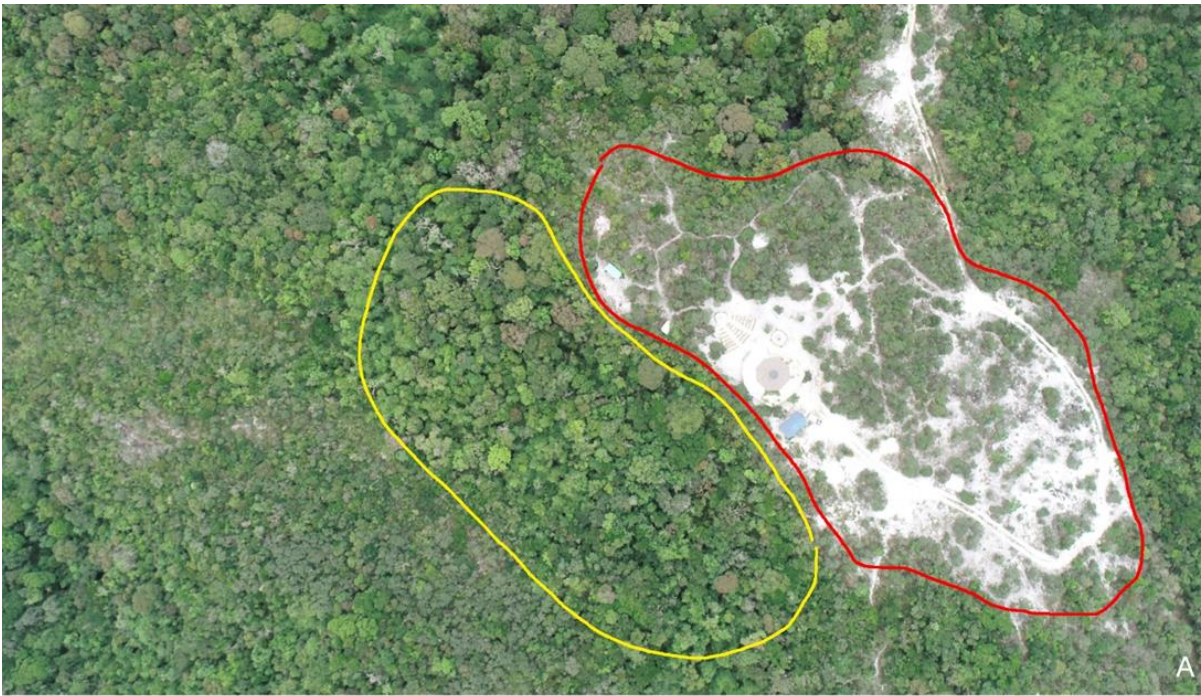


Figura 2 – A. Vista aérea da área de estudo, mostrando o arbustal nebuloso (AN) (delimitado em vermelho) e o ecótono com a nanofloresta nebulosa (ENN) (delimitado em amarelo). B. Detalhe da neblina na área de estudo. C. Vista geral da área de estudo com o AN em primeiro plano, o ENN em segundo plano e a nanofloresta nebulosa ao fundo. Fotos: A. R. Moura; B. L. Menini Neto, C. L.M.C. Lima.



Figura 3 – Detalhes dos forófitos amostrados. A-B. Arbustal Nebular; C-D. Ecótono com a nanofloresta nebular. Fotos: L.M.C. Lima.

Amostragem

Para a avaliação da comunidade de epífitas vasculares foram amostradas 80 candeias, sendo 40 presentes nos AN e outras 40 estabelecidas no ENN. Aos forófitos amostrados em cada um dos ambientes foi atribuído um número, tendo sido, ainda, estimada sua altura e medida sua circunferência antes da primeira ramificação. Realizou-se inspeção para identificação das espécies e contagem do número de indivíduos de epífitas vasculares neles fixadas. Para a quantificação do número de indivíduos de cada espécie usou-se o método de “stand” (Sanford 1968), por meio do qual é registrada a existência de um indivíduo quando este se encontra espacialmente separado de outro da mesma espécie. Dessa forma, as aglomerações de rosetas (em casos de bromélias), de pseudobulbos (em casos de orquídeas) e de folhas (em casos de samambaias e outros grupos) que estivessem sem conexões com outros exemplares da mesma espécie foram contadas como um indivíduo, ou “stand”. Quando necessária, a inspeção foi realizada com o auxílio de binóculos Nikon Monarch 2.

Análise dos dados

A riqueza de ambos os ambientes (excluindo-se as epífitas acidentais) foi comparada através de curvas de rarefação com intervalos de 95% confiança, de acordo com Colwell *et al.* (2012). Os dados obtidos foram usados para calcular abundância, abundância relativa, frequências absoluta e relativa, além dos índices de diversidade de Shannon (H') e de uniformidade de Pielou (J) (Magurran 2004). O teste t de Hutcheson foi usado para comparar os valores de diversidade alfa entre os ambientes (Magurran 1988). Foram também calculados os índices de diversidade taxonômica: distinção taxonômica média (Δ^+) e variação na distinção taxonômica (Λ^+) (Clarke & Warwick (1998; 2001)). As medidas de altura e circunferência dos forófitos foram comparadas nos dois ambientes

empregando-se o teste *t*. As análises foram realizadas nos programas PAST (Hammer *et al.* 2001) e R (R Development Core Team 2020).

Resultados

Nas 80 candeias amostradas foram registradas 44 espécies, sendo 21 no AN e 39 no ENN. As famílias mais representativas foram Orchidaceae (15 espécies, 32,61%), Bromeliaceae (13 espécies, 28,26%) e Polypodiaceae (sete espécies, 15,22%) (Tabela 1). Dentre essas espécies, foram identificadas quatro epífitas acidentais (*Gomesa cf. blanchetti* (Rchb.f.) M.W.Chase & N.H.Williams (Orchidaceae); *Coccocypselum* sp. (Rubiaceae) e *Nephrolepis pectinata* (Willd.) Schott. (Nephrolepidaceae) ocorrentes no ENN e *Periandra mediterranea* (Vell.) Taub. (Fabaceae) encontrada no AN).

Foi encontrado um total de 721 indivíduos de epífitas vasculares, sendo 394 no AN e 327 no ENN. No AN, as epífitas que ocorreram em maior número foram *Tillandsia stricta* (220), *Octomeria* sp. 2 (34), *Maxillaria brasiliensis* (23), *Tillandsia recurvata* (22) e *Bulbophyllum exaltatum* (21). No ENN destacam-se, dentre as mais abundantes, as seguintes espécies: *Tillandsia stricta* (131), *Vriesea vagans* (39), *Maxillaria brasiliensis* (27), *Bulbophyllum exaltatum* (26), *Peperomia corcovadensis* e *Pleopeltis hirsutissima* (10 indivíduos cada). No entanto, ao ser considerada a frequência nota-se que, apesar de grande abundância, algumas espécies apareceram em apenas alguns poucos forófitos, como *Maxillaria brasiliensis* no ENN e *Octomeria* sp. 2 no AN (Tabela 1). Nota-se que a maioria das espécies ocorrentes no AN (16 dentre 21 espécies) também pode ser encontrada no ENN.

Após a realização do teste *t*, que comparou a circunferência do fuste e altura dos forófitos presentes nos dois ambientes, observou-se que não há diferença significativa entre as circunferências médias das candeias estabelecidas no ENN – 53,2 cm, e no AN – 49,65 cm ($p > 0,05$). No entanto, as alturas dos forófitos se revelaram significativamente diferentes nos dois ambientes ($p < 0,01$), de

modo que as candeias do ENN possuem, em média, 5,86m, enquanto as do AN medem, em média, 3,88m.

Tabela 1 – Listagem de espécies e parâmetros fitossociológicos considerados nos dois ambientes amostrados.

Espécies	Famílias	ecótono				arbustal			
		Ab	AbR(%)	FrA(%)	FrR(%)	Ab	AbR(%)	FrA(%)	FrR(%)
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	Bromeliaceae	131	40,06	75	22,73	220	55,84	100	35,40
<i>Vriesea vagans</i> (L.B.Sm.) L.B.Sm.	Bromeliaceae	39	11,93	52,5	15,91	16	4,06	25	8,85
<i>Maxillaria brasiliensis</i> Brieger & Illg	Orchidaceae	27	8,26	5	1,52	22	5,58	27,5	9,73
<i>Bulbophyllum exaltatum</i> Lindl.	Orchidaceae	26	7,95	12,5	3,79	21	5,33	30	10,62
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	Polypodiaceae	10	3,06	20	6,06	14	3,55	12,5	4,42
<i>Peperomia corcovadensis</i> Gardn.	Piperaceae	10	3,06	12,5	3,79	0	0	0	0
<i>Octomeria</i> sp. 2	Orchidaceae	7	2,14	2,5	0,76	34	8,63	5	1,77
<i>Tillandsia recurvata</i> L.	Bromeliaceae	7	2,14	10	3,03	23	5,84	17,5	6,19
<i>Prosthechea allemanoides</i> (Hoehne) W.E.Higgins	Orchidaceae	7	2,14	12,5	3,79	9	2,28	7,5	2,65
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	Polypodiaceae	6	1,83	10	3,03	14	3,55	15	5,31
<i>Vriesea bituminosa</i> Wawra	Bromeliaceae	6	1,83	10	3,03	2	0,51	5	1,77
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	Bromeliaceae	5	1,53	12,5	3,79	3	0,76	7,5	2,65
<i>Octomeria</i> sp. 1	Orchidaceae	5	1,53	7,5	2,27	0	0	0	0
<i>Prosthechea pachysepala</i> (Klotzsch) Chiron & V.P.Castro	Orchidaceae	4	1,22	5	1,52	2	0,51	5	1,77
<i>Serpocaulon catharinae</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	Polypodiaceae	4	1,22	10	3,03	2	0,51	5	1,77
<i>Gomesa ranifera</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams	Orchidaceae	3	0,92	2,5	0,76	0	0	0	0
<i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw.	Hymenophyllaceae	3	0,92	5	1,52	0	0	0	0
<i>Aechmea bruggeri</i> Leme	Bromeliaceae	2	0,61	5	1,52	0	0	0	0
<i>Campyloneurum nitidum</i> (Kaulf.) C.Presl	Polypodiaceae	2	0,61	5	1,52	0	0	0	0

<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	Rubiaceae	2	0,61	5	1,52	0	0	0	0
<i>Nidularium ferdinandocoburgii</i> Wawra	Bromeliaceae	2	0,61	2,5	0,76	0	0	0	0
<i>Philodendron cordatum</i> Kunth ex Schott	Araceae	2	0,61	5	1,52	0	0	0	0
<i>Vriesea</i> cf. <i>corcovadensis</i> (Britten) Mez	Bromeliaceae	2	0,61	5	1,52	0	0	0	0
<i>Vriesea heterostachys</i> (Baker) L.B.Sm.	Bromeliaceae	2	0,61	5	1,52	0	0	0	0
<i>Vriesea longicaulis</i> (Baker) Mez	Bromeliaceae	2	0,61	5	1,52	0	0	0	0
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	Bromeliaceae	1	0,31	2,5	0,76	2	0,51	5	1,77
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	Bromeliaceae	1	0,31	2,5	0,76	1	0,25	2,5	0,88
<i>Vriesea guttata</i> Linden & André	Bromeliaceae	1	0,31	2,5	0,76	1	0,25	2,5	0,88
<i>Anthurium minarum</i> Sakur. & Mayo	Araceae	1	0,31	2,5	0,76	0	0	0	0
<i>Bifrenaria aureofulva</i> (Hook.) Lindl.	Orchidaceae	1	0,31	2,5	0,76	0	0	0	0
<i>Elaphoglossum</i> sp.	Dryopteridaceae	1	0,31	2,5	0,76	0	0	0	0
<i>Gomesa gomezoides</i> (Barb.Rodr.) Pabst	Orchidaceae	1	0,31	2,5	0,76	0	0	0	0
<i>Gomesa lietzei</i> (Regel) M.W.Chase & N.H.Williams	Orchidaceae	1	0,31	2,5	0,76	0	0	0	0
<i>Grobya amherstiae</i> Lindl.	Orchidaceae	1	0,31	2,5	0,76	0	0	0	0
<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb. f.) Foldats	Orchidaceae	1	0,31	2,5	0,76	0	0	0	0
<i>Serpocaulon</i> cf. <i>fraxinifolium</i> (Jacq.) A.R.Sm.	Polypodiaceae	1	0,31	2,5	0,76	0	0	0	0
<i>Anathallis liparanges</i> (Rchb.f.) Luer	Orchidaceae	0	0	0	0	5	1,27	2,5	0,88
<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl.	Orchidaceae	0	0	0	0	1	0,25	2,5	0,88
<i>Pecluma</i> sp.	Polypodiaceae	0	0	0	0	1	0,25	2,5	0,88
<i>Serpocaulon</i> sp.	Polypodiaceae	0	0	0	0	1	0,25	2,5	0,88

Ab: abundância; AbR: abundância relativa; FrA: frequência absoluta; FrR: frequência relativa.

A forte dominância de *Tillandsia stricta* nos dois ambientes amostrados (Figura 4), embora com maior destaque no AN, se reflete nos baixos valores de H' e J' em ambos os casos (ENN – $H' = 2,4$, $J' = 0,67$; AN – $H' = 1,75$, $J' = 0,58$). No entanto, não houve diferença significativa entre os valores de H' nos dois ambientes de acordo com o teste t de Hutcheson ($p > 0,05$).

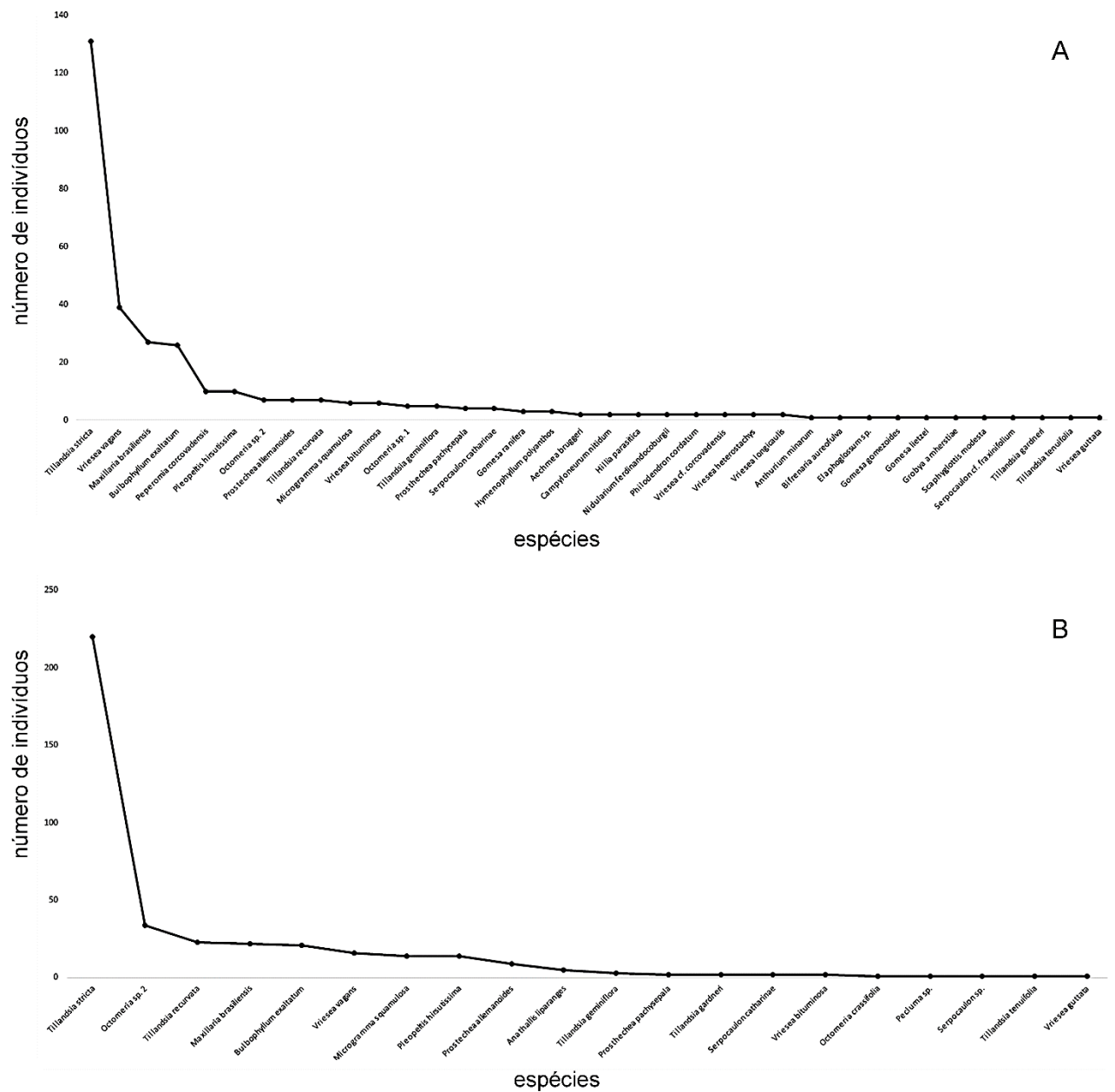


Figura 4 – Curva de abundância das espécies de epífitas vasculares encontradas nas candeias estabelecidas no ecótono (A) e arbustal nebuloso (B).

A rarefação revelou uma diferença significativa nas riquezas das comunidades encontradas nos dois ambientes (ENN 36 spp. e AN 20 spp., excetuando-se as epífitas acidentais) (Figura 5).

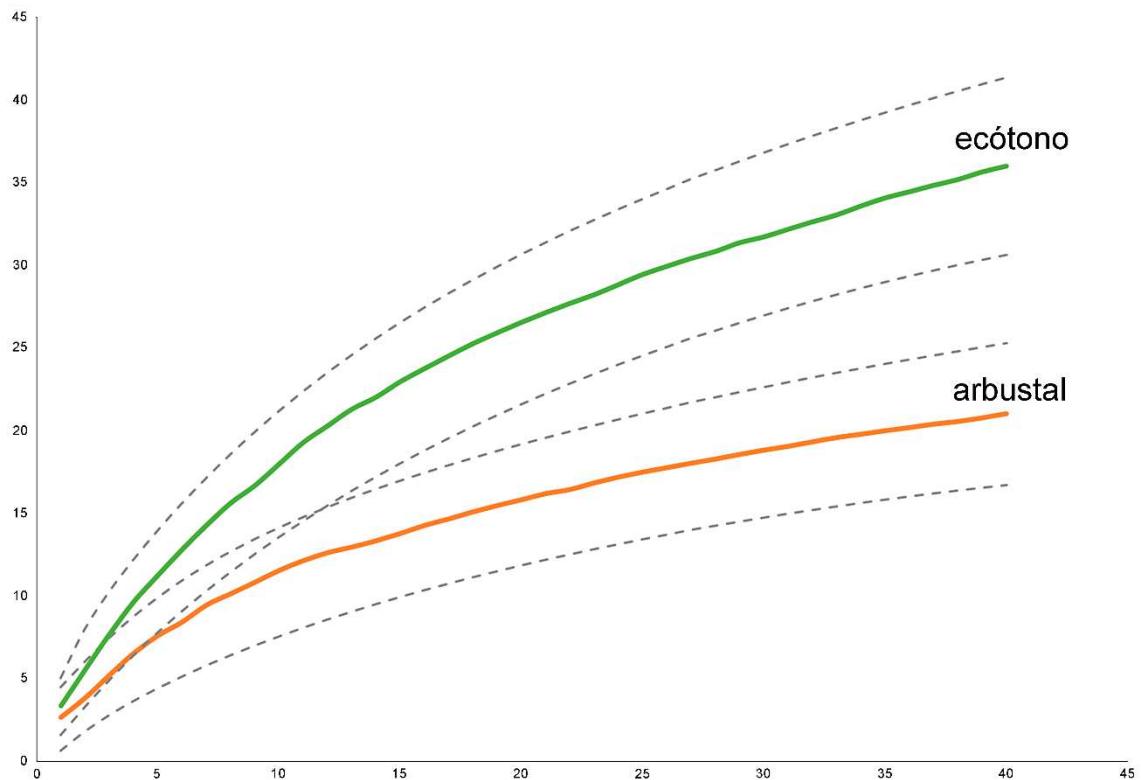


Figura 5 – Resultado da rarefação para as espécies de epífitas vasculares ocorrentes no ecótono da nanofloresta nebulosa (verde) e no arbustal nebuloso (laranja). As linhas tracejadas representam o intervalo de confiança de 95%.

A Figura 6 mostra o resultado obtido para os índices de diversidade taxonômica (distinção taxonômica média – Δ^+ e variação na distinção taxonômica – Λ^+). Nos dois casos, os valores dos índices calculados para as duas áreas não são diferentes do esperado. No entanto, no índice Λ^+ (muito acima da média e próximo do limite esperado) o AN demonstra uma tendência para um desequilíbrio na distribuição dos táxons nesse ambiente, o que se reflete, por exemplo, na concentração de táxons em apenas três

famílias (Bromeliaceae, Orchidaceae e Polypodiaceae) e duas linhagens evolutivas (Monocotiledôneas e Monilófitas). Em contrapartida, no ENN ocorrem nove famílias (Araceae, Bromeliaceae, Dryopteridaceae, Hymenophyllaceae, Nephrolepidaceae, Orchidaceae, Piperaceae, Polypodiaceae e Rubiaceae) e quatro linhagens evolutivas (Eudicotiledôneas, Magnoliídeas, Monocotiledôneas e Monilófitas). Registre-se que as Fabaceae e Nephrolepidaceae só se fizeram presentes nessa listagem devido à ocorrência de indivíduos classificados como epífitas acidentais em um dos forófitos amostrados.

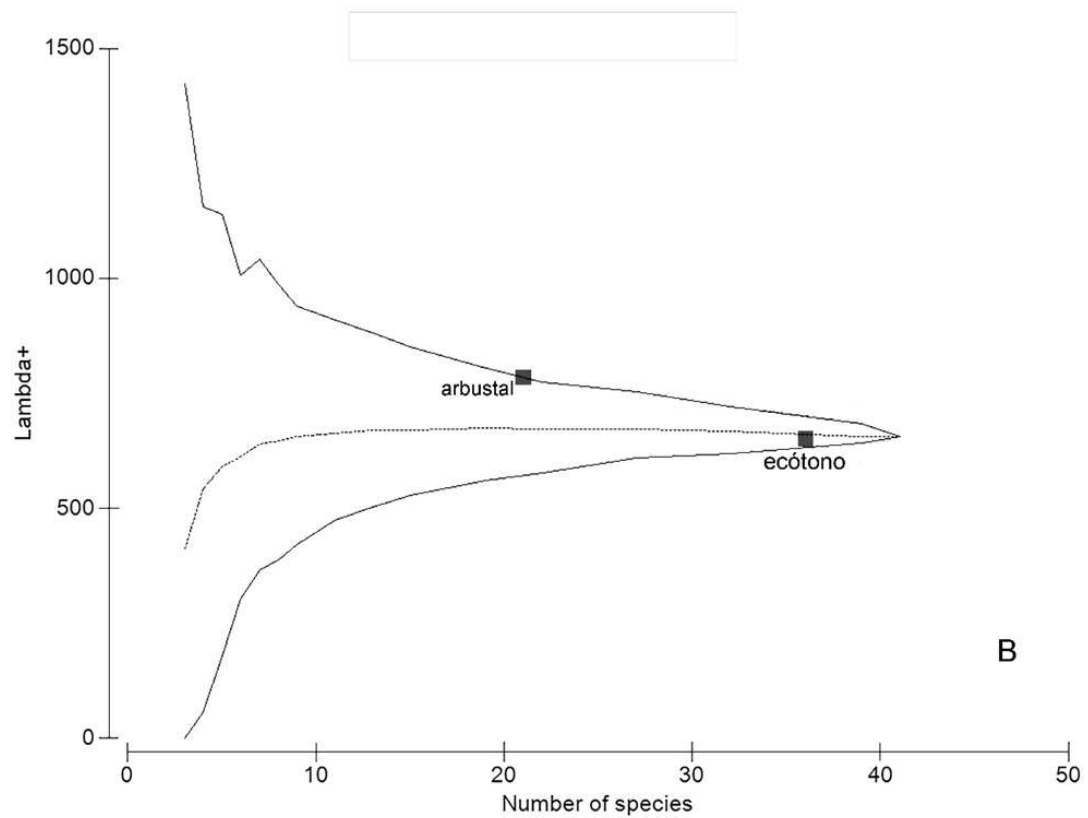
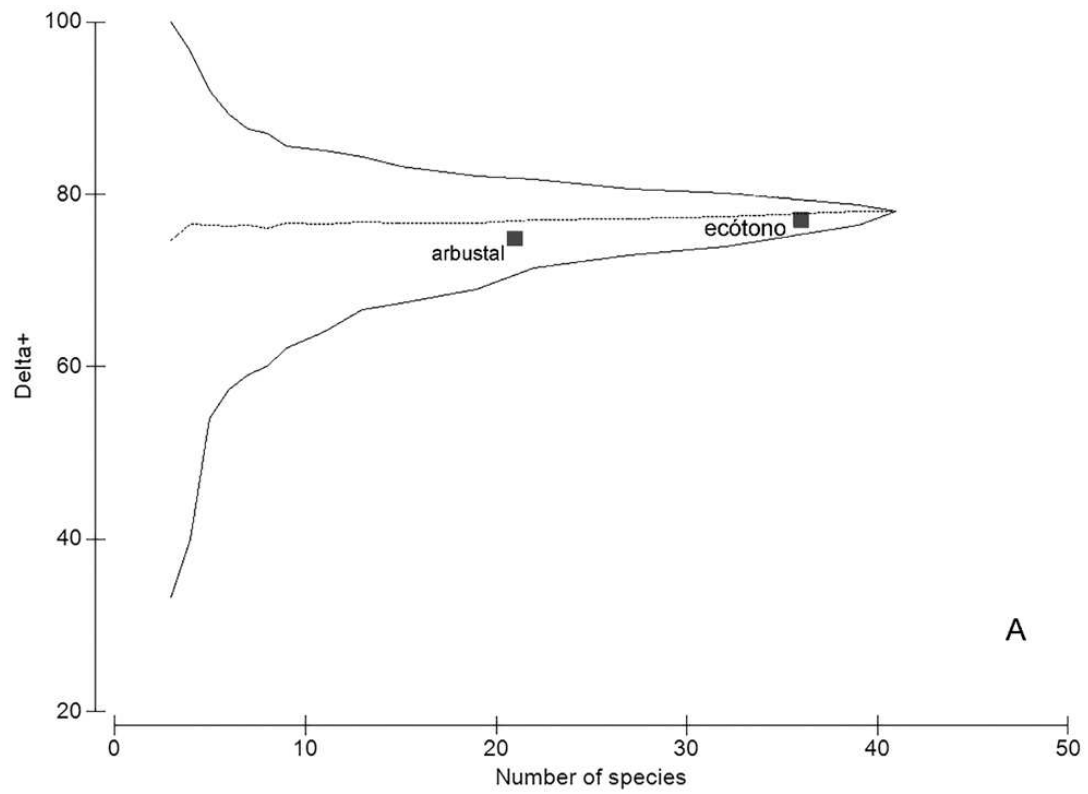


Figura 6 – Valores de diversidade taxonômica encontrados nas comunidades de epífitas do ecótono da nanofloresta nebular e do arbustal nebular. A: distinção taxonômica média (Δ^+); B: variação na distinção taxonômica (Λ^+). As linhas do gráfico representam o intervalo de confiança de 95%.

Discussão

A composição, riqueza e diversidade encontradas em ambas as comunidades de epífitas vasculares registradas no arbustal nebuloso (AN) e no ecótono da nanofloresta nebuloso (ENN) confirmam de forma parcial a hipótese do trabalho. A grande maioria das espécies de epífitas vasculares ocorrentes no AN também foram encontradas no ENN, e, de modo geral, são aquelas com maior tolerância aos filtros ambientais, os quais são determinados pela variação das condições edáficas e microclimáticas dos locais. A riqueza de epífitas vasculares observada no ENN é significativamente maior do que aquela do AN, mas os índices de diversidade alfa e taxonômica não foram diferentes. Os valores de diversidade alfa podem ser considerados baixos, em comparação com estudos similares tanto em áreas de ecótono quanto em áreas de vegetação nebulosa (Geraldino *et al.* 2010; Kersten & Waechter 2011; Furtado & Menini Neto 2015; 2018) e se deve à forte dominância exercida por uma espécie de Bromeliaceae, *Tillandsia stricta*, com elevada abundância e frequência em ambos os ambientes nebulosos da Serra Negra avaliados no presente estudo. De forma similar, a riqueza registrada aqui é menor do que em outros estudos realizados em ambientes nebulosos da Floresta Atlântica (Blum *et al.* 2011; Furtado & Menini Neto 2015; 2018; Padilha *et al.* 2015; Francisco *et al.* 2019). No entanto, tanto para a riqueza quanto para a diversidade alfa é necessária a ressalva de que, de modo geral, tais estudos foram realizados em interior de floresta, ambiente com características diferentes daquelas observadas nos arbustais nebulosos e/ou apresentam áreas com extensão maior ou número maior de forófitos.

As três famílias mais ricas, Orchidaceae, Bromeliaceae e Polypodiaceae, são também as principais famílias em epífitas vasculares de modo global (Benzing 1990; Zotz 2016), na Região Neotropical (Gentry & Dodson 1987; Marcusso *et al.* 2022) e também

na Floresta Atlântica (Kersten 2010; Freitas *et al.* 2016; Ramos *et al.* 2019). Esse é um padrão que comumente se repete em diversos estudos pontuais nesse domínio fitogeográfico, independentemente das espécies de forófitos amostradas ou fisionomia vegetacional avaliadas (*e.g.*, Furtado & Menini Neto 2015; Marcusso & Monteiro 2016; Barbosa *et al.* 2020; Dias-Terceiro *et al.* 2021).

É interessante notar que no AN essas são as três únicas famílias representadas (excetuando-se uma espécie acidental de Fabaceae, *Periandra mediterranea*). Assim, levando-se em consideração as famílias, o AN pode ser considerado um subconjunto do ENN, com completo aninhamento, mas a composição específica da comunidade de epífitas vasculares do primeiro ambiente, embora muito similar, apresenta alguma substituição em relação ao segundo ambiente. O ENN apresenta maior número de espécies (39) e famílias (nove, das quais apenas uma, Nephrolepidaceae, é representada exclusivamente por uma espécie acidental, *Nephrolepis pectinata*), compartilhando ainda 16 espécies (do total de 21 encontradas no AN). Esse número reduzido de famílias foi também o responsável pelo maior valor de Λ^+ em comparação com o ENN, sugerindo a ocorrência de distúrbios na comunidade que resultam nessa configuração (Clarke & Warwick 1998; 2001), e que, no caso do presente estudo, pode ser interpretado como a influência dos filtros ambientais sobre a composição do AN, tornando-o bem superior à média calculada e próximo do limite máximo observado para esse parâmetro.

Padrão similar de riqueza e diversidade taxonômica foi encontrado por Furtado & Menini Neto (2018) em distintas subfitofisionomias de nanoflorestas nebulares do Parque Estadual do Ibitipoca (Minas Gerais, Brasil), onde o tipo de nanofloresta mais seco e que apresenta características estruturais similares com as do AN estudado (incluindo a dominância de candeia) possui dossel descontínuo, solo mais exposto, menor riqueza e valor de Λ^+ acima da média em comparação com outras subfitofisionomias mais úmidas,

uma das quais é também similar ao ENN amostrado no presente estudo. A diferença de riqueza e valor acima da média para Λ^+ também foram encontrados por Furtado & Menini Neto (2015) em avaliação da comunidade de epífitas vasculares ocorrentes sobre *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. (Podocarpaceae) em diferentes ambientes nebulares no Parque Estadual da Serra do Papagaio (Minas Gerais, Brasil). Em ambos os estudos não há exclusividade de ocorrência das três famílias supracitadas, como encontrado no AN amostrado, mas a predominância de Bromeliaceae e Polypodiaceae também reforça a existência de filtros no ambiente que pode ser considerado mais limitante pela maior exposição à luz solar e menor umidade disponível, atuando na seleção de espécies que tolerem tais condições.

Embora ambos os ambientes (AN e ENN) sejam influenciados pela existência de neblina, ao menos por certo período do dia durante todo o ano, as condições microclimáticas do arbustal, onde o solo é raso, constituído de areais quartzíticos que refletem os raios solares, ausência (ou escassez) de serrapilheira e há maior exposição direta ao sol devido à inexistência de dossel contínuo, selecionam táxons e/ou traços funcionais mais resistentes aos níveis menores de umidade do que aqueles encontrados na nanofloresta (Borges *et al.* 2019). Percebe-se que a variação na riqueza de epífitas encontrada nos dois ambientes não guarda relação com a pluviosidade ou a sazonalidade, já que ambas fitofisionomias são contíguas, sendo influenciadas pelas mesmas condições macroclimáticas (Gentry & Dodson 1987; Breier 2005; Marcusso & Monteiro 2016). Isso reforça que características do *microhabitat* seriam as principais responsáveis por essa configuração (Furtado & Menini Neto 2015; 2018; Marcusso & Monteiro 2016; Borges *et al.* 2019), uma vez que em um gradiente desde os ambientes abertos em direção às florestas densas há redução na exposição solar e ao vento, temperatura e estresse hídrico (Cassiani *et al.* 2008; Barros *et al.* 2012; Oliveira-Filho *et al.* 2013).

Assim, a ocorrência exclusiva de algumas espécies seria indicadora da seleção de caracteres relacionados às peculiaridades dos ambientes. É o caso, por exemplo, da samambaia *Hymenophyllum polyanthos* (Hymenophyllaceae) registrada exclusivamente no ENN, uma espécie cujas frondes frágeis apresentam apenas uma camada de células e ausência de cutícula (Hietz 2010; Nitta *et al.* 2021), e comumente é encontrada nos estratos mais baixos dos forófitos, em ambiente com reduzida intensidade luminosa e altos níveis de umidade (Hatushima & Komaki 1952; Furtado & Menini Neto 2015; Klein *et al.* 2022). Por outro lado, destaca-se a ocorrência exclusiva da espécie *Anathallis liparanges* (Orchidaceae) no AN, que, embora seja uma representante da subtribo Pleurothallidinae, grupo de orquídeas comumente associado a ambientes com elevados níveis de umidade (Luer 1986), possui folhas carnosas armazenadoras de água e apresentando pigmentação avermelhada (observação pessoal), comumente resultado da produção de antocianinas, que são relacionadas à proteção contra os raios ultravioletas provenientes da intensa incidência solar nesse ambiente mais exposto (Chalker-Scott 1999).

Dentre as espécies que ocorrem de forma concomitante nos dois *habitats*, embora sejam comuns em ambientes nebulares, algumas podem ser consideradas generalistas, de ampla ocorrência em diversas fisionomias, como *Philodendron cordatum* (Araceae), *Tillandsia recurvata* e *T. stricta* (Bromeliaceae), *Microgramma squamulosa* e *Pleopeltis hirsutissima* (Polypodiaceae) (Flora e Funga do Brasil 2022). Por outro lado, outras espécies registradas no presente estudo têm distribuição mais restrita e/ou ocorrência típica nas florestas nebulares da Serra da Mantiqueira, embora não necessariamente sejam exclusivas desse ambiente, como: *Anthurium minarum* (Araceae), *Vriesea bituminosa* e *V. heterostachys* (Bromeliaceae), *Hymenophyllum polyanthos* (Hymenophyllaceae),

Gomesa ranifera e *Octomeria crassifolia* (Orchidaceae) e *Serpocaulon catharinae* (Polypodiaceae) (Furtado & Menini Neto 2022).

Do ponto de vista estrutural também é reforçada a ocorrência concomitante de espécies entre os dois ambientes e a maior proeminência das famílias Bromeliaceae, Orchidaceae e Polypodiaceae, uma vez que compartilham três dentre as cinco espécies mais abundantes (*Tillandsia stricta*, *Maxillaria brasiliensis* e *Bulbophyllum exaltatum*) e também três dentre as cinco mais frequentes (*Tillandsia stricta*, *Vriesea vagans* e *Bulbophyllum exaltatum*). Além dessas, se destacaram também com valores relativamente altos de abundância e frequência no AN *Octomeria* sp. 2 e *Tillandsia recurvata* e no ENN *Pleopeltis hirsutissima* e *Peperomia corcovadensis* (única representante da família Piperaceae). A ocorrência mais destacada de espécies dessas três famílias está relacionada com as diversas adaptações morfoanatômicas e ecofisiológicas que as tornam capazes de armazenar e/ou evitar a perda excessiva de água (e.g., velame nas raízes, caules modificados em pseudobulbos e/ou folhas carnosas nas Orchidaceae; tanque armazenador de água, escamas protetoras e absortivas e/ou metabolismo do tipo CAM nas Bromeliaceae; cutícula espessa, escamas protetoras e absortivas e/ou poiquiloidria nas Polypodiaceae) (Benzing 1990; Fahn & Cutler 1992; Hietz 2010; Zotz 2016), permitindo, assim, adaptação ao modo de vida epifítico e capacidade de lidar com o ambiente limitante do dossel, o qual geralmente apresenta déficit hídrico elevado durante a maior parte do tempo, independente da fisionomia vegetacional em questão (Reinert 1998; Zotz 2016).

Dentre essas espécies supracitadas, a dominância observada de *Tillandsia stricta* em ambos os ambientes (com altos valores de abundância e chegando à frequência de 100% no AN), e que também apresenta destaque em outras fisionomias (Basilio *et al.* 2015; Santana *et al.* 2017; Francisco *et al.* 2019; Bizarro & Blum 2022), é uma das

principais responsáveis pelos valores reduzidos da diversidade alfa na amostragem realizada. Mas, além de representar um grande impacto na diversidade da comunidade, os altos valores nos parâmetros calculados para essa espécie também destacam sua grande plasticidade, ampla distribuição geográfica e elevada capacidade de se adaptar de forma ótima sob distintas condições ambientais, incluindo áreas antropizadas (Santana *et al.* 2017; Tardivo *et al.* 2020). Como destacado anteriormente para a família Bromeliaceae, as espécies de *Tillandsia* apresentam diversas características que permitem sua ocorrência na sinússia epifítica, mas, além disso, tornam-nas espécies xeromórficas, que se adaptam a um amplo espectro de ambientes com elevados níveis de estresse hídrico (Benzing 1976; 1990; Fahn & Cutler 1992; Scatena & Segecin 2005), como é o caso do AN ao longo de grande parte do dia. Apresentando características similares também podem ser citadas *T. geminiflora* (com maior destaque no ENN) e *T. recurvata* (com maior representação no AN), que é a espécie que possui a segunda maior amplitude de distribuição geográfica do gênero, suplantada apenas por *T. usneoides*, e faz parte de uma linhagem composta por plantas atmosféricas adaptadas a condições hostis de ambientes com alto déficit hídrico (Benzing 2000; Bernal *et al.* 2005; Paixão-Souza 2016), justificando sua ocorrência mais pronunciada sobre as candeias do AN.

A plasticidade observada na espécie de forófito estudada (*Eremanthus erythropappus*) também aponta para a diferença existente nos dois ambientes, uma vez que a altura média foi significativamente diferente entre eles, além de uma ramificação geralmente mais próxima ao solo nas plantas ocorrentes no AN (observação pessoal), provavelmente resultante de resposta às condições edafoclimáticas distintas às quais estão submetidas (Dias *et al.* 2002). A influência do ambiente sobre traços funcionais da candeia (como diâmetro do caule a 30cm, altura do indivíduo, densidade da madeira, altura da folhagem mais baixa, área foliar, etc.) foi demonstrada em fisionomias contíguas

de nanofloresta e arbustal nebulares no Parque Estadual do Ibitipoca, que apresentaram diferenças nos valores de todos os traços avaliados (Borges *et al.* 2019). A maior média de altura e área foliar dos indivíduos de candeia foram evidenciadas na nanofloresta, indicando maior sombreamento e necessidade de investimento no crescimento para que a luz, recurso limitante nesse tipo de ambiente, possa ser alcançada no dossel (Sterck *et al.* 2003). Os fortes filtros ambientais existentes no arbustal nebuloso no estudo de Borges *et al.* (2019), representados pelos solos rasos e afloramentos rochosos, alta radiação solar e seca temporária foram responsáveis por selecionar traços responsáveis por maior tolerância à seca nos indivíduos amostrados de candeia, como maior densidade da madeira e espessura foliar.

Diante dos resultados obtidos e da literatura analisada, observamos a existência de pressões do ambiente que atuam sobre a morfologia do forófito avaliado, a candeia e, por conseguinte, na composição e estrutura da comunidade de epífitas vasculares nas duas fisionomias nebulares, representando filtros ambientais que condicionam a ocorrência das espécies registradas. Destaca-se a necessidade de mais estudos dessa natureza em ambientes nebulares para um conhecimento mais aprofundado das relações florísticas entre fisionomias espacialmente tão próximas, mas com características microclimáticas tão distintas. Deve também ser ressaltada a relevância de atenção, monitoramento e proteção de tais ambientes sensíveis e dependentes da frequente névoa e a possibilidade dos impactos advindos das mudanças climáticas globais que vêm ocorrendo ao longo das últimas décadas.

Referências

Abreu NL, Menini Neto L, Konno TUP (2011) Orchidaceae das Serras Negra e do Funil, Rio Preto, Minas Gerais, e similaridade florística entre formações campestres e florestais do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 25(1): 58-70.

Antunes K, Salimena FRG, Sobral M (2013) *Plinia delicata* (Myrtaceae), a new species from southeastern Brazil. *Phytotaxa* 131(1): 45-48.

Arcova FCS (2013) Avaliação do potencial hidrológico dos nevoeiros e da precipitação oculta em ambiente de Floresta Ombrófila Densa Montana na Serra do Mar, Cunha, SP. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.

Barbosa AEF, Basílio GA, Furtado EG & Menini Neto L (2020) The importance of heterogeneity of habitats for the species richness of vascular epiphytes in remnants of Brazilian montane seasonal semideciduous forest. *Edinburgh Journal of Botany*: 99-118.

Barros FV, Goulart MF, Telles SB, Lovato MB, Valladares F & Lemos Filho JP (2012) Phenotypic plasticity to light of two congeneric trees from contrasting habitats: Brazilian Atlantic forest versus *cerrado* (savanna). *Plant Biology* 14: 208–215.

Basilio GA, Barbosa DEF, Furtado SG, Silva FR & Menini Neto L (2015) Community ecology of epiphytic Bromeliaceae in a remnant of Atlantic Forest in Zona da Mata, Minas Gerais State, Brazil. *Hoehnea* 42(1): 21-31.

Batista JAN, Mota RC, Abreu NL & Menini Neto L (2008) *Habenaria pseudoglaucophylla* (Orchidaceae), a new species from Minas Gerais, Brazil. *Novon* 18(4): 409-414.

Beck E & Richter M (2008) Ecological aspects of a biodiversity hotspot in the Andes of southern Ecuador. In: Gradstein SR, Homeier J & Gansert D (orgs.) *The tropical mountain forest – Patterns and processes in a biodiversity hotspot*. Universitätsverlag, Gottingen, Pp. 195-217.

- Benzing DH (1990) Vascular epiphytes. Cambridge University Press, New York.
- Benzing DH (2000) Bromeliaceae – Profile of an adaptive radiation. University Press, Cambridge.
- Benzing DH (1976) Bromeliad trichomes: structure, function, and ecological significance. *Selbyana* 1(4): 330–348.
- Bernacci L, Mezzonato AC, Salimena FRG (2014) A new and threatened species of *Passiflora* section *Decaloba* (Passifloraceae) from Minas Gerais State, Brazil. *Systematic Botany* 39(2): 517-522.
- Bernal R, Valverde T & Hernández-Rosas L (2005) Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany* 83: 1238–1247.
- Bianchi JS, Michelon C & Kersten RA (2012) Epífitas vasculares de uma área de ecótono entre as Florestas Ombrófilas Densa e Mista, no Parque Estadual do Marumbi, PR. *Estudos de Biologia* 34: 37-44.
- Bizarro OMR & Blum CT (2022) Florística e estrutura do componente epifítico vascular de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista em Curitiba, Paraná. *Ciência Florestal* 32(3): 1710-1732.
- Blum CT, Roderjan CV & Galvão F (2011) Composição florística e distribuição altitudinal de epífitas vasculares da Floresta Ombrófila Densa na Serra da Prata, Morretes, Paraná, Brasil. *Biota Neotropica* 11(4): 141-159.
- Borges ER, Prado Júnior JA, Santana L, Nardy C, Raymundo D, Ribeiro J, Rossatto D & Carvalho FA (2019) Trait variation of a generalist tree species (*Eremanthus erythropappus*, Asteraceae) in two adjacent mountain habitats: Savanna and cloud forest. *Australian Journal of Botany* 66: 640-646.

Braz DM, Azevedo IHF, Salimena FRG, Menini Neto L (2022) Acanthaceae in the Serra Negra, Minas Gerais, Brazil. *Rodriguésia* 73: e00732021

Breier TB (2005) O epifitismo vascular em florestas do sudoeste do Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

Bruijnzeel LA, M. Kappelle M, Mulligan M & Scatena FN (2010) Tropical montane cloud forests: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world *In*: Bruijnzeel LA, Scatena FN & Hamilton LS. *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 691-740.

Cabral A, Cardoso PH, Menini Neto L, Santos-Silva F (2018) Aquifoliaceae na Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 69(2): 805-814.

Cassiani M, Katul GG & Albertson JD (2008) The effects of canopy leaf area index on airflow across forest edges: large-eddy simulation and analytical results. *Boundary-Layer Meteorology* 126: 433–460.

Chalker-Scott L (1999) Environmental significance of anthocyanins in plants stress responses. *Photochemistry and Photobiology* 70 (1): 1–9.

Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin S-Y, Mao CX, Chazdon RL & Longino JT (2012) Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5:3–21

Clarke KR, Warwick RM (1998) A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35: 523–531.

Clarke KR, Warwick RM (2001) A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series* 216: 265–278.

Dias-Terceiro RG, Gomes VS, Menezes MC, Demarchi LO, Fabricante JR & Albuquerque MB (2021) Componente epifítico vascular de Brejo de altitude no nordeste do Brasil: composição florística e estrutura fitossociológica. *Biotemas* 34(1): 1-13.

Dias HCT, Fernandes Filho EI, Schaefer CEGR, Fontes LEF & Ventorim LB (2002) Geoambientes do Parque Estadual do Ibitipoca, município de Lima Duarte-MG. *Revista Árvore* 26(6): 777-786.

Drummond GM, Martins CS, Machado ABM, Sebaio FA & Antonini Y (orgs) (2005) Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação. 2nd ed. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.

Fahn A & Cutler DF (1992) *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

Flora e Funga do Brasil (2022) Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em 07 nov. 2022.

Fontes MA (1997) Análise da composição florística das Florestas Nebulares do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Lavras, Lavras.

Fontoura F, Sylvestre LS, Vaz AMS & Vieira CM (1997) Epífitas vasculares, hemiepífitas e hemiparasitas da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: Lima HC & Guedes RR (orgs.) *Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Pp. 89-110.

Forzza RC, Baumgratz JFA, Bicudo CEM, Canhos DAL, Carvalho Jr AA, Coelho MAN, Costa AF, Costa DP, Hopkins MG, Leitman PM, Lohmann LG, Lughadha EM, Maia LC, Martinelli G, Menezes M, Morim MP, Peixoto AL, Pirani JR, Prado J, Queiroz LP, Souza S, Souza VC, Stehmann JR, Sylvestre LS, Walter BMT & Zappi DC (2012) New Brazilian floristic list highlights conservation challenges. *Bioscience* 62: 39–45.

Francisco TM, Couto DR, Garbin ML, Muylaert RL, Ruiz-Miranda CR (2019) Low modularity and specialization in a commensalistic epiphyte-phanerophyte network in a tropical cloud forest. *Biotropica* 51(4): 509-518

- Furtado SG & Menini Neto L (2015) Diversity of vascular epiphytes in two high altitude biotopes in the Brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Botany* 38(2): 295-310.
- Furtado SG & Menini Neto L (2018) Elevational and phytophysiognomic gradients influence the epiphytic community in a cloud forest of the Atlantic phytogeographic domain. *Plant Ecology* 219: 677-690.
- Furtado SG & Menini Neto L (2021) What is the role of topographic heterogeneity and climate on the distribution and conservation of vascular epiphytes in the Brazilian Atlantic Forest? *Biodiversity and Conservation* 30: 1415–1431.
- Furtado SG & Menini Neto L (2022) Vascular epiphytes in the cloud forests of the Serra da Mantiqueira, Southeastern Region of Brazil. *Rodriguésia* 73: e01712020.
- Galindo-Leal C & Câmara IG (2005) *Status do hotspot Mata Atlântica: uma síntese* In: Galindo-Leal C & Câmara IG (orgs.) *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas*. Fundação SOS Mata Atlântica, Belo Horizonte. Pp. 3-11.
- Gentry AH & Dodson CH (1987) Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205–233.
- Geraldino HCL, Caxambú MG & Souza DC (2010) Composição florística e estrutura da comunidade de epífitas vasculares em uma área de ecótono em Campo Mourão, PR, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 24: 469-482.
- Gonzaga DR, Zappi D, Furtado SG & Menini Neto L (2014) Cactaceae na Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 65(2): 443-453.
- Gonzaga DR & Menini Neto L (2017) Estado de conservação da Serra da Mantiqueira: ameaças, lacunas, avanços e perspectivas do conhecimento da flora. In: Barbosa BC, Resende LO, Prezoto F & Gonçalves EL (orgs) *Tópicos em sustentabilidade & conservação*. Edição dos autores, Juiz de Fora. Pp. 77-86.
- Hatushima S & Komaki M (1952) *Sociological Studies on the Forest Vegetations to be*

Found at Central Part of Ohsumi Peninsula. I. *Memoirs of the Faculty of Agriculture* 1: 23-45.

Hietz P, Hietz-Seifert U (1995) Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6: 487–498.

Hietz P (2010) Fern adaptations to xeric environments. In: Mehltreter K, Walker LR, Sharpe JM (eds). *Fern Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 140-176.

IEF – Instituto Estadual de Florestas. 2021. Áreas prioritárias: estratégias para a conservação da biodiversidade e dos ecossistemas de Minas Gerais. Belo Horizonte: IEF. 162 p. Disponível em: https://biodiversitas.org.br/wp-content/uploads/2021/10/Relatorio_Areas-Prioritarias2021_PSCRMG.pdf

Kelly DL, O’Donovan GO, Feehan J, Murphy S, Drangeld SO & Marcano-Berti L (2004) The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology* 20(6): 643-666.

Kersten RA & Rios RC (2013) Epífitas vasculares em área de ecótono entre floresta ombrófila mista e estacional semidecidual em Misiones, Argentina. *Revista Estudos de Biologia* 35: 49-57.

Kersten RA & Silva S (2005) Florística e estrutura de comunidades de epífitas vasculares da planície litorânea In: Marques MCM & Britez RM (orgs.) *História Natural e conservação da Ilha do Mel*. Editora da Universidade Federal do Paraná, Curitiba. Pp. 125-143.

Kersten RA & Waechter JL (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.; Eisenlohr, P.V.; Melo, M.M.R.F.; Andrade, L.A. & Meira Neto, J.A.A. (orgs.). *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos*. Editora

UFV, Viçosa. Pp. 479-503

Kessler M & Kluge J (2008) Diversity and endemism in tropical montane forests – from patterns to processes. In: Gradstein SR, Homeier J & Gansert D (orgs.) The tropical mountain forest – Patterns and processes in a biodiversity hotspot. Universitätsverlag, Gottingen. Pp. 35-50.

Klein VP, Layon OD, Quaresma AC, Cruz J & Piedade MTF (2022) The vascular epiphyte flora in a white-sand ecosystem of the Uatumã Sustainable Development Reserve, Central Amazon. Check List 18(1): 157–186.

Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B & Rubel F (2006) World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. Meteorologische Zeitschrift 15 (3): 259-263.

Justino LL, Guimarães PJF, Campos BC, Salimena FRG (2021) Uma nova espécie de *Pleroma* da Serra da Mantiqueira, MG, Brasil. Hoehnea 48: e762020.

Le Saout S, Hoffmann M, Shi Y, Hughes A, Bernard C, Brooks TM, Bertzky B, Butchart SHM, Stuart SN, Badman T & Rodrigues ASL (2013) Protected Areas and Effective Biodiversity Conservation. Science 342: 802-805.

Los SO, Street-Perrott FA, Loader NJ & Froyd CA (2021) Detection of signals linked to climate change, land-cover change and climate oscillators in Tropical Montane Cloud Forests. Remote sensing of environment 260: 112431

Luer CA (1986) Icones Pleurothallidarum I. Systematics of the Pleurothallidinae (Orchidaceae). Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 15, Saint Louis.

Magurran AE (1988) Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton.

Magurran AE (2004) Measuring biological diversity. Blackwell Science, Oxford.

- Marcusso GA & Monteiro R (2016) Composição florística das epífitas vasculares em duas fisionomias vegetais no município de Botucatu, estado de São Paulo, Brasil. *Rodriguésia* 67(3): 553-569.
- Marcusso GM, Kamimura VA, Borgiani R, Menini Neto L & Lombardi JA (2022) Phytogeographic Meta-Analysis of the Vascular Epiphytes in the Neotropical Region. *The Botanical Review*: in press.
- Martinelli G (2007) Mountain biodiversity in Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 587–597.
- Matozinhos CN & Konno TUP (2011) A new species of *Macroditassa* (Apocynaceae – Asclepiadoideae) from Minas Gerais, Brazil. *Systematic Botany* 36(1): 137-140.
- Mezzonato-Pires AC, Salimena FRG, Bernacci LC (2013) Passifloraceae na Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 64(1): 123-136.
- Mezzonato-Pires AC, Lima LMC, Faria APG (2022) *Passiflora purii* (Passifloraceae), a new species in honor of the originating peoples of Serra da Mantiqueira, Southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 36: e20220122
- Mittermeier RA, Gil PR, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks J, Mittermeier CG, Lamourux J & Fonseca GAB (2004) Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Cemex, Washington.
- Nieder JS, Engwald MK, Barthlott W (2000) Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian rain forest (Surumoni crane plot) of Southern Venezuela. *Biotropica* 32(3): 385-396.
- Nitta JH, Watkins Junior JE, Holbrook NM, Wang TW & Davis CC (2021) Ecophysiological differentiation between life stages in filmy ferns (Hymenophyllaceae). *Journal of Plant Research* 134: 971-988.

Oliveira-Filho AT (2009) Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos. *Rodriguésia* 60: 237-258.

Oliveira-Filho AT, Fontes MAL, Viana PL, Valente ASM, Salimena FRG & Ferreira FM (2013) O mosaico de fitofisionomias do Parque Estadual do Ibitipoca. In: Forzza RC, Menini Neto L, Salimena FRG & Zappi D. *Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno*. Editora da Universidade Federal de Juiz de Fora. Juiz de Fora. Pp. 53-93.

Padilha PT, Santos Junior R, Custódio SZ, Oliveira LC, Santos R & Citadini-Zanette V (2015) Comunidade epifítica vascular do Parque Estadual da Serra Furada, sul de Santa Catarina, Brasil. *Ciência e Natura* 37(1): 54-78.

Olszewski N, da Costa LM, Fernandes EIF & Del'Arco OVC (2008) Paisagem e uso da terra em diferentes unidades geológicas em área sob influência do Rio Preto (MGRJ) *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, vol. 8, núm. 2, 2008, pp. 45-59 Universidade Estadual da Paraíba Paraíba, Brasil.

Paixão-Souza B (2016) Filogenia e evolução de *Tillandsia* subgênero *Anoplophytum* (Beer) Baker (Bromeliaceae – Tillandsioideae). Tese de doutorado. Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

R Core Team. (2012). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

Reinert F (1998) Epiphytes: photosynthesis, water balance and nutrients. In: Scarano F, Franco AC (orgs.) *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics*, vol IV. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro. Pp. 87–108.

Rezende CL, Scarano FR, Assadd ED, Joly CA, Metzgerf JP, Strassburgg BBN, Tabarelli M, Fonseca GA & Mittermeier RA (2018) From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation* 16: 208–214.

Ribeiro JHC, Fonseca CR & Carvalho FA (2016) The woody vegetation of quartzite soils in a mountain landscape in the Atlantic Forest domain (South-Eastern Brazil): structure, diversity and implications for conservation. *Edinburgh Journal of Botany* 74(1): 15–32

Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FP & Hirota MM (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141–1153.

Salimena FRG, Matozinhos CN, Abreu NL, Ribeiro JHC, Souza FS & Menini Neto L (2013) Flora fanerogâmica da Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* 64(2): 311-320.

Sanford WW (1968) Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in southern Nigeria. *Journal of Ecology* 56(3): 697-705.

Santana LD, Furtado SG, Nardy C, Leite FS & Menini Neto L (2017) Diversity, vertical structure and floristic relationships of vascular epiphytes in an urban remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Hoehnea* 44(1): 123-138.

Scatena VL & Segecin S (2005) Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 28(3): 635–649.

Scopel I, Sousa MS & Martins AP (2013) Infiltração de água e potencial de uso de solos muito arenosos nos cerrados (savanas) do Brasil. *Boletim Goiano de Geografia* 33(2): 45-61.

Souza FS, Salino A., Viana PL, Salimena FRG (2012) Pteridófitas da Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 26(2): 378-390.

Stehmann JR, Forzza RC, Salino A, Sobral M, Costa DP & Kamino LHY (2009) Diversidade taxonômica na Floresta Atlântica In: Stehmann JR, Forzza RC, Salino A, Sobral M, Costa DP & Kamino LHY (orgs.) *Plantas da Floresta Atlântica*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Pp. 3–12.

Sterck F, Martínéz-Ramos M, Dyer-Leal G, Rodríguez-Velazquez J & Poorter L (2003) The consequences of crown traits for the growth and survival of tree saplings in a Mexican lowland rainforest. *Functional Ecology* 17: 194–200.

Tardivo RC, Araújo CC, Paixão-Souza B (2020) *Tillandsia* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/listaBrasil/FichaPublicaTaxonUC/FichaPublicaTaxonUC.do?id=FB6406&action=print>>. Acessado em 17 de abril de 2022.

Uagoda R, Avelar A & Netto ALC (2011) Karstic morphology control in noncarbonated rocks: Santana basin, middle Paraíba do Sul river valley, Brazil. *Zeitschrift für Geomorphologie* 55 (1): 1-13.

Valente ASM, Garcia PO, Salimena FRG & Oliveira-Filho AT (2011) Composição, estrutura e similaridade florística da Floresta Atlântica, na Serra Negra, Rio Preto – MG. *Rodriguésia* 62(2): 321-340.

Webster GL (1995) The panorama of Neotropical cloud forests. In: Churchill SP, Balslev H, Forero E & Luteyn JL (orgs.) *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests: Proceedings of Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium*. The New York Botanical Garden, New York. Pp. 53-77.

Zotz G (2013) The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171(3): 453-481.

Zotz G (2016) *Plants on plants – The biology of vascular epiphytes*. Springer. New York.

CAPÍTULO 2

REDE DE INTERAÇÕES ENTRE EPÍFITAS VASCULARES E FORÓFITOS EM NANOFLORESTA NEBULAR DA SERRA DA MANTIQUEIRA

Resumo

A análise da rede de interações entre epífitas vasculares e forófitos é uma ferramenta capaz de auxiliar no estabelecimento de padrões estruturais da comunidade de epífitas. A apuração dos valores obtidos com as métricas empregadas nas redes de interação conduz à compreensão dos padrões que propiciam a ocorrência de epífitas e permite a comparação com outras redes de interação entre epífitas e forófitos. Portanto, trata-se de tema de grande relevância para o estudo da ecologia das epífitas, grupo que responde por cerca de 10% das plantas vasculares do planeta. O presente estudo foi desenvolvido na nanofloresta nebulosa de uma Reserva Particular do Patrimônio Natural estabelecida na Serra da Mantiqueira, cadeia de montanhas classificada como área de “Alta Importância Biológica”. Buscamos investigar a estrutura das interações entre epífitas vasculares e forófitos com o cálculo das seguintes métricas: tamanho da rede; conectância (C); aninhamento (NODF); equidade das interações; especialização (H^2); generalidade e vulnerabilidade. Testamos a hipótese de que a rede amostrada apresentaria baixo grau de interação entre epífitas e forófitos, além de um elevado índice de aninhamento. Foram amostradas três parcelas, com área total de 1200m², no interior da nanofloresta. As epífitas e forófitos com DAP \geq 15 cm foram identificadas e quantificadas. Foram registrados, no total, 3327 indivíduos de epífitas (representados por 113 espécies, 55 gêneros e 20 famílias), estabelecidos em 322 forófitos, de 92 espécies diversas. Nossas hipóteses foram parcialmente confirmadas, na medida em que a rede amostrada revelou baixos valores de conectância ($C = 0,09$), equidade de interações (0,54), especialização

($H^2 = 0,27$), além dos índices de generalidade (G) de 2,5 e de vulnerabilidade (V) de 1,05. Todavia, contrariando nossas previsões, a rede se mostrou pouco aninhada, com 20,4 de NDOF. Os resultados reforçam a necessidade de conservação dos sensíveis e ameaçados ecossistemas nebulares amostrados.

Palavras-chave: conservação, interação epífita-forófito, Floresta Atlântica.

Abstract

Network analysis of epiphytes-phorophytes interaction is an important tool to evaluate the structure patterns of epiphyte communities. The verification of values of the metrics used in the network interaction leads to the comprehension of patterns that favor the occurrence of epiphytes and permits the comparison with other epiphyte-phorophyte networks. Therefore, it is a relevant issue for the study of epiphyte ecology, a group representing 10% of all vascular plants on the planet. The present study was performed in the cloud dwarf forest of a Particular Reserve of Natural Inheritance of the Serra da Mantiqueira, a mountain chain of High Biological Importance. We investigated the structure of interactions between vascular epiphytes and phorophytes, calculating the metrics: connectance (C); nestedness (NODF); equality of interactions; specialization (H^2); generality; and vulnerability. We test the hypotheses of a network with a low degree of interactions between epiphytes and phorophytes, as well as a high nestedness index. We sampled three plots, totaling 1200m², inside a dwarf cloud forest. The epiphytes and phorophytes with DBH \geq 10cm were identified and quantified. We recorded 3327 epiphytic specimens (represented by 113 species, 55 genera, and 20 families), distributed in 322 phorophytes, represented by 92 species. Our hypotheses were partially confirmed once the network showed low values of connectance (C = 0.09), equality of interactions (0.54), specialization ($H^2 = 0.27$), as well as indices of generality (G = 2.5), and

vulnerability ($V = 1.05$). However, against our assumptions, the network has low nestedness ($NODF = 20.4$). The results reinforce the necessity of conservation of the sensitive and threatened cloud ecosystems sampled.

Keywords: Atlantic forest, conservation, epiphyte-phanophyte interaction.

Introdução

O estudo das redes de interações ecológicas busca a identificação das ligações entre táxons diversos por meio de relações como antagonismo, mutualismo ou comensalismo, compondo, assim, um sistema complexo (Bascompte & Jordano 2007). Se, por um lado, abundam trabalhos dedicados às redes ecológicas formadas entre plantas e animais e às relações de mutualismo (Bascompte *et al.* 2003; Evans *et al.* 2013; Mello *et al.* 2015) e antagonismo (Thebault & Fontaine 2010; Bellay *et al.* 2015), há poucos que visam compreender interações comensalistas, como é o caso da estabelecida entre epífitas vasculares e forófitos (Silva *et al.* 2010; Sayago *et al.* 2013; Zhao *et al.* 2015; Ceballos *et al.* 2016; Francisco *et al.* 2018; Francisco *et al.* 2019; Zotarelli *et al.* 2019; Oliveira 2020; Couto *et al.* 2022).

A ocorrência de epífitas em um ecossistema fomenta o desenvolvimento de outros seres vivos na medida em que tais vegetais ofertam uma série de recursos de vital importância para insetos, anuros, aves, mamíferos, bem como para outras plantas e fungos, além de contribuir com a ciclagem de nutrientes e com o incremento da biomassa (Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990).

Ao se estabelecer sobre outro vegetal, usado apenas em sua sustentação, epífitas vasculares devem apresentar adaptações morfoanatômicas capazes de permitir seu desenvolvimento sem acesso direto aos nutrientes e aos recursos hídricos disponíveis no

solo (Benzing 1990; Zotz 2016). Como consequência, a presença de maneira concomitante de condições favoráveis nas árvores hospedeiras e no ambiente onde ocorrem as epífitas vasculares influenciam em suas taxas de distribuição e de abundância (Benzing 1990; Zotz 2016). Dessa forma, é intuitiva a necessidade de condições macro e microclimáticas que permitam a absorção de água e a exposição aos raios de sol para que tais vegetais possam vicejar. Outro fator que torna possível a ocorrência de epífitas é a configuração morfológica das árvores hospedeiras, sobretudo quanto à disposição e à inclinação de seus galhos e fuste, às características do seu ritidoma, à acumulação de húmus ou à produção de toxinas pelo forófito (Gentry & Dodson 1987; Fontoura *et al.* 1997; Nieder *et al.* 2000).

As epífitas representam aproximadamente um décimo das plantas vasculares do planeta e assumem grande relevância nos já biodiversos ecossistemas das florestas úmidas tropicais (Hietz & Hietz-Seifert 1995), de modo que em regiões montanhosas neotropicais podem responder por até metade das plantas vasculares do local (Kelly *et al.* 2004; Kersten & Silva 2005). Vale registrar que, em comparação com locais planos e com menor altitude, as temperaturas médias (em regra menores), a incidência de ventos mais fortes e o relevo mais acidentado observados nos ecossistemas estabelecidos em montanhas (Navarro & Maldonado 2002; Beck & Richter 2008) selecionam táxons mais adaptados a essas condições. As características desses *habitats*, por sua vez, geram não somente altos índices de endemismo e de riqueza, mas também microambientes especialmente sensíveis às mudanças climáticas (Martinelli 2007; Kessler & Kluge 2008).

A Serra da Mantiqueira, cadeia de montanhas situada na Região Sudeste do Brasil, abriga uma grande biodiversidade, tendo sido classificada como um dos sítios mais insubstituíveis do planeta (Le Saout 2013) e reconhecida como área estratégica para

adoção de medidas de conservação no estado de Minas Gerais (Drummond *et al.* 2005; IEF 2021). A Floresta Atlântica, domínio fitogeográfico altamente biodiverso e heterogêneo em que a Serra da Mantiqueira se encontra, concentra cerca de 46% das espécies de plantas brasileiras (Stehmann *et al.* 2009; Forzza *et al.* 2012) e é considerada um *hotspot* de biodiversidade no planeta (Mittermeier *et al.* 2004). Estudos realizados na área concluem que, diante das fortes pressões provocadas pela elevada densidade demográfica e pela fragmentação dos ecossistemas observadas ao longo da história na região em que se estabelece esse domínio fitogeográfico, contíguo ao litoral, atualmente restam entre 8% e 26% da área original da Floresta Atlântica (Ribeiro *et al.* 2009; Rezende *et al.* 2018).

Por força da frequente imersão em nevoeiros e nuvens, até mesmo durante os meses mais secos do ano, bem como da interceptação da água pelas copas das árvores e da acumulação desse recurso nos tecidos vegetais e no solo (Arcova 2013) as florestas nebulares são fitofisionomias que favorecem o estabelecimento de epífitas (Bruijnzeel *et al.* 2010). Em sentido amplo, os ambientes nebulares respondem por apenas 2,5% das florestas tropicais do planeta e, até por conta de sua intrínseca relação com recursos hídricos que não derivam de mananciais ou cursos de água, são fortemente sensíveis a alterações climáticas, como o aquecimento global (Martinelli 2007; Bruijnzeel *et al.* 2010; Los *et al.* 2021; Antunes 2021).

Buscando suprir a lacuna de conhecimento decorrente da escassez de dados sobre as relações comensalistas entre epífitas e forófitos na Floresta Atlântica, sobretudo em florestas nebulares genericamente falando, este trabalho foi realizado em um desses ambientes, a nanofloresta nebulosa, predominantemente composta por arbustos e árvores de pequeno e médio porte, com dossel composto por indivíduos com uma média de 3 a 5 m de altura, além de árvores ocasionais com cerca de 10 m de altura (Oliveira-Filho 2009;

Oliveira-Filho *et al.* 2013). A pesquisa teve como objetivo a identificação dos padrões da rede ecológica travada entre epífitas e forófitos na nanofloresta nebulosa da Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Chapadão da Serra Negra, situada na Serra Negra da Mantiqueira, na Zona da Mata de Minas Gerais. Neste sentido, testamos as hipóteses de baixa taxa de interação entre epífitas e árvores hospedeiras, pequeno grau de especialização entre elas e alto índice de aninhamento da rede amostrada.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em um fragmento de nanofloresta nebulosa a cerca de 1000m de altitude, localizado na Reserva Particular do Patrimônio Natural Chapadão da Serra Negra, situada no município de Santa Bárbara do Monte Verde-MG nas coordenadas geográficas 21°57'50"S, 43°48'01"W (Figura 1). A RPPN é vizinha do Parque Estadual da Serra Negra da Mantiqueira – PESNM, que faz parte da porção central da Serra da Mantiqueira. Segundo a classificação de Köppen-Geiger, o clima é mesotérmico úmido, do tipo Cwb. A região tem médias anuais de temperatura e pluviosidade, respectivamente, de 20,6°C e 1376 mm, com invernos secos e frios e verões brandos e úmidos (Kottek *et al.* 2006). A vegetação é composta predominantemente por nanoflorestas, também denominadas nanoflorestas latifoliadas nebulares perenifólias tropicais superomontanas e arbustais nebulares ou arbustais latifoliados nebulares perenifólios tropicais superomontanos (Oliveira-Filho 2009; Oliveira-Filho *et al.* 2013). Na nanofloresta nebulosa, objeto do presente estudo, o dossel é contínuo e composto por um adensamento

de indivíduos de porte arbóreo (com a altura variando entre 3 e 10 metros), predominando as famílias Myrtaceae, Asteraceae, Melastomataceae, Primulaceae e Lauraceae.

Importante registrar que a área de estudo trata-se de local montanhoso e com baixo grau de antropização, onde não se tem notícias de realização de atividades de agropecuária. Historicamente, a área recebeu uma pequena e esparsa visitação por seres humanos ao longo da história recente (de modo que, antes da criação da RPPN, as poucas pessoas que iam até o local o faziam durante atividades de caça ilegal ou, eventualmente, de turismo). Por tais razões, trata-se de sítio em bom estrado de conservação.

Na região predominam solos ácidos, pertencentes ao grupo Andrelândia, comumente apresentando baixa fertilidade natural (Olszewski *et al.* 2008). Uagoda *et al.* (2011) indicam que no local há a predominância de quartzito grosseiro, com solo composto por 95% de quartzo, com grãos variando entre 3 mm e 8 mm, e quartzito impuro, com quartzo associado ao feldspato e traços de muscovita.

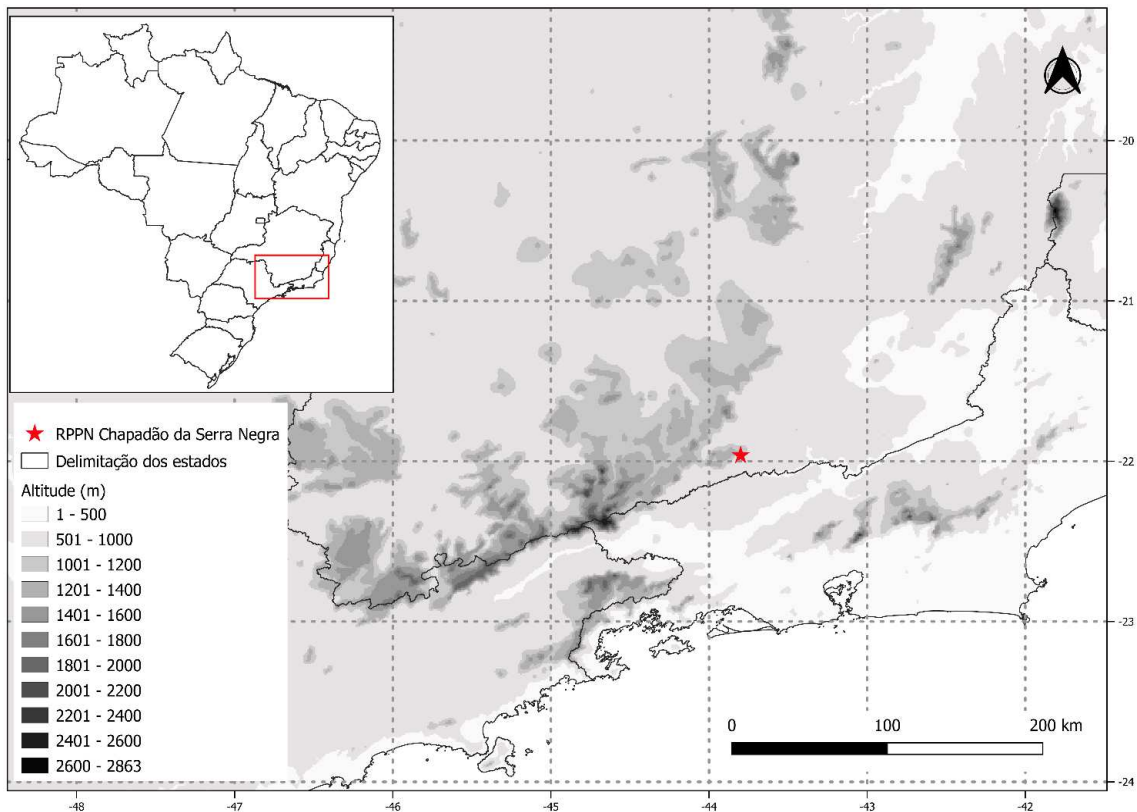


Figura 1 – Localização da área de estudo. Mapa criado com o *software* QGIS v.3.16.9.

Amostragem

Foram delimitadas três parcelas no interior da nanofloresta distribuídas de modo a representar a variação da vegetação, sendo uma próxima ao curso d'água permanente existente na região (Córrego Pinheiros), uma próxima a um curso d'água temporário, associado a existência de gruta e uma distante de ambos. As parcelas medem 20 x 20m, totalizando 1200m² de área amostrada. Os forófitos com DAP \geq 10cm a 1,3m do solo tiveram sua altura estimada, foram identificados em campo ou, quando necessário, coletados para identificação posterior. As epífitas foram identificadas e os indivíduos contados, empregando-se o método de “stand” (Sanford 1968), em que a existência de um indivíduo é considerada quando este se encontra espacialmente separado de outro da mesma espécie. Dessa forma, as aglomerações de rosetas (em casos de bromélias), de

pseudobulbos (em casos de orquídeas) e de folhas (em casos de samambaias e outros grupos) que estivessem sem conexões com outros exemplares da mesma espécie foram contadas como um indivíduo, ou “stand”. A inspeção foi realizada com o auxílio de binóculos Nikon Monarch 2.

A classificação das famílias 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), sendo a delimitação das espécies considerada de acordo com Flora e Funga do Brasil (2022).

Análise dos dados

Para caracterizar os parâmetros estruturais da rede de interações entre epífitas e forófitos foram calculadas as métricas: 1) tamanho da rede, representado pela soma do número total de espécies do nível superior (epífitas) com as do nível inferior (forófitos); 2) conectância (C), representada pelo número de interações observadas dividido pelo número de interações teoricamente possíveis na rede (Jordano 1987; Dunne *et al.* 2002), cujo valor varia de 0 (sem interação) a 1 (todas as espécies ligadas umas às outras); 3) aninhamento (NODF, Nestedness based on Overlap and Decreasing Fill), como sendo o padrão estrutural no qual poucas espécies conectadas (especialistas) interagem com um subgrupo de espécies muito conectadas (generalistas), espécies generalistas interagem entre si e há baixa frequência de interação entre espécies especialistas. No caso de redes epífitas-forófitos, o aninhamento representa espécies de forófitos com baixa interação formando um subgrupo de espécies que mantém grande número de interações, cujo valor varia de 0 (não aninhado) a 100 (completamente aninhado) (Almeida-Neto & Ulrich, 2011). Essa métrica foi comparada com valores estimados por modelos nulos de Patefield

(Galeano *et al.* 2008) a fim de se verificar se existe algum padrão ou se o aninhamento ocorre ao acaso (Bascompte *et al.* 2003); 4) equidade das interações, cujos valores variam de 0 a 1, sendo que os maiores valores representam abundância similar entre interações e valores menores significam dominância de poucas (Ceballos *et al.* 2016), também sendo comparada com valores estimados por modelos nulos de Patefield; 5) especialização (H^2), representando a seletividade no uso dos recursos da rede inteira, cujo valor varia de 0 (generalização total) a 1 (especialização total) (Blüthgen *et al.* 2008); 6) generalidade e vulnerabilidade, consideradas, respectivamente, como a média ponderada de espécies de forófitos por espécies de epífitas e espécies de epífitas por espécie de forófitos (Sáyago *et al.* 2013, Ceballos *et al.* 2016).

Todas as análises foram conduzidas com o auxílio do programa R 4.2.1 (R Core Team 2022) e o pacote *bipartite* (Dormann *et al.* 2008).

Resultados

Foram analisados 322 forófitos nas três parcelas, representados por 92 espécies. Esses forófitos abrigaram 3327 indivíduos de epífitas, representados por 113 espécies, 55 gêneros e 20 famílias (Tabela 1). As famílias mais ricas foram Orchidaceae (37 espécies), Bromeliaceae (20 espécies) e Polypodiaceae (15 espécies), representando 63,7% do total de espécies de epífitas registradas.

Tabela 1 – Lista de espécies de epífitas amostradas e respectivos dados de abundância e número de forófitos onde foram registradas.

Táxons	Número de indivíduos	Número de forófitos colonizados
Araceae (2/7)		
<i>Anthurium minarum</i> Sakur. & Mayo	4	3
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	6	6

<i>Anthurium</i> sp.	1	1
<i>Philodendron appendiculatum</i> Nadruz & Mayo	27	22
<i>Philodendron cordatum</i> Kunth ex Schott	11	8
<i>Philodendron propinquum</i> Schott	11	8
<i>Philodendron</i> sp.	10	7
Aspleniaceae (1/5)		
<i>Asplenium auriculatum</i> Sw.	20	6
<i>Asplenium</i> cf. <i>auritum</i> Sw.	12	2
<i>Asplenium harpeodes</i> Kunze	2	1
<i>Asplenium praemorsum</i> Sw.	16	7
<i>Asplenium</i> cf. <i>raddianum</i> Gaudich.	1	1
Begoniaceae (1/1)		
<i>Begonia angularis</i> Raddi	1	1
Bromeliaceae (7/20)		
<i>Aechmea</i> cf. <i>aiuruocensis</i> Leme	2	2
<i>Aechmea bruggeri</i> Leme	1	1
<i>Billbergia alfonsi-joannis</i> Reitz	1	1
<i>Bilbergia</i> sp.	1	1
<i>Neoregelia chlorosticta</i> (Baker) L.B.Sm.	4	1
<i>Nidularium apiculatum</i> L.B.Sm.	2	2
<i>Nidularium ferdinandocoburgii</i> Wawra	107	69
<i>Quesnelia indecora</i> Mez	7	4
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	91	51
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	31	17
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	432	160
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	5	5
<i>Vriesea bituminosa</i> Wawra	285	111
<i>Vriesea</i> cf. <i>corcovadensis</i> (Britten) Mez	3	3
<i>Vriesea heterostachys</i> (Baker) L.B.Sm.	37	22
<i>Vriesea longicaulis</i> (Baker) Mez	83	52
<i>Vriesea vagans</i> (L.B.Sm.) L.B.Sm.	63	35
<i>Vriesea</i> sp. 1	6	5
<i>Vriesea</i> sp. 2	2	2
<i>Vriesea</i> sp. 3	1	1
Cactaceae (2/5)		
<i>Hatiora salicornioides</i> (Haw.) Britton & Rose	2	2
<i>Rhipsalis elliptica</i> G.Lindb. ex K.Schum.	11	10
<i>Rhipsalis floccosa</i> Salm-Dyck ex Pfeiff.	1	1
<i>Rhipsalis lindbergiana</i> K.Schum.	14	13
<i>Rhipsalis pilocarpa</i> Loefgr.	19	15
Dryopteridaceae (2/4)		
<i>Elaphoglossum pachydermum</i> (Fée) T.Moore	23	14
<i>Elaphoglossum miersii</i> (Baker) C.Chr.	1	1
<i>Elaphoglossum</i> sp.	5	4
<i>Rumohra adiantiformis</i> (G. Forst.) Ching.	1	1
Gesneriaceae (1/1)		
<i>Nematanthus crassifolius</i> (Schott) Wiehler	21	15
Hymenophyllaceae (1/1)		

<i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw.	17	12
Lygodiaceae (1/1)		
<i>Lygodium volubile</i> Sw.	2	1
Marcgraviaceae (1/1)		
<i>Marcgravia polyantha</i> Delpino	22	14
Melastomataceae (1/1)		
<i>Pleiochiton blepharodes</i> (DC.) Reginato et al.	1	1
Nephrolepidaceae (1/1)		
<i>Nephrolepis cordifolia</i> (L.) C.Presl	2	1
Orchidaceae (19/37)		
<i>Acianthera saundersiana</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	18	14
<i>Acianthera tricarinata</i> (Poepp. & Endl.) Pridgeon & M.W.Chase	9	2
<i>Acianthera</i> sp. 1	2	1
<i>Acianthera</i> sp. 2	3	1
<i>Anathallis</i> aff. <i>adenochila</i> (Loefgr.) F.Barros	24	2
<i>Anathallis rubens</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	51	13
<i>Bulbophyllum exaltatum</i> Lindl.	1	1
<i>Bulbophyllum granulatum</i> Barb.Rodr.	19	2
<i>Campylocentrum pauloense</i> (Schltr.) Hoehne	13	8
<i>Cattleya loddigesii</i> Lindl.	3	2
<i>Encyclia patens</i> Hook.	77	33
<i>Epidendrum armeniacum</i> Lindl.	1	1
<i>Epidendrum chlorinum</i> Barb.Rodr.	1	1
<i>Epidendrum proligerum</i> Barb.Rodr.	26	12
<i>Epidendrum pseudodiforme</i> Hoehne & Schltr	2	2
<i>Eurystyles actinosophila</i> (Barb.Rodr.) Schltr.	2	2
<i>Gomesa cuneata</i> (Scheidw.) M.W.Chase & N.H.Williams	3	2
<i>Gomesa gomezoides</i> (Barb.Rodr.) Pabst	5	3
<i>Gomesa lietzei</i> (Regel) M.W.Chase & N.H.Williams	13	5
<i>Gomesa recurva</i> R.Br.	36	27
<i>Gomesa</i> sp.	1	1
<i>Grobya amherstiae</i> Lindl	1	1
<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R. Br.	104	11
<i>Lankesterella ceracifolia</i> Ames	5	2
<i>Maxillaria brasiliensis</i> Brieger & Illg	5	3
<i>Maxillaria humilis</i> (Link & Otto) Schuit. & M.W.Chase	6	3
<i>Maxillaria picta</i> Hook	2	2
<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl	1	1
<i>Octomeria wawrae</i> Rchb. f. ex Wawra	12	5
<i>Octomeria</i> sp.	26	6
<i>Pabstiella</i> sp.	2	1
<i>Polystachya estrellensis</i> Rchb.f.	69	24
<i>Polystachya paulensis</i> Rchb.f.	19	2
<i>Prosthechea pachysepala</i> (Klotzsch) Chiron & V.P.Castro	2	2
<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb. f.) Foldats.	1	1
<i>Stelis aprica</i> Lindl.	94	4
<i>Stelis papaquerensis</i> Rchb.f.	6	1
Piperaceae (1/7)		

<i>Peperomia corcovadensis</i> Gardner	10	7
<i>Peperomia aff. crinicaulis</i> C.DC.	1	1
<i>Peperomia diaphanoides</i> Dahlst.	26	22
<i>Peperomia hilariana</i> Miq.	1	1
<i>Peperomia aff. rotundifolia</i> (L.) Kunth	8	3
<i>Peperomia tetraphylla</i> Hook. & Arn.	45	10
<i>Peperomia trinervis</i> Ruiz & Pav.	1	1
Poaceae (1/1)		
Poaceae indeterminada	1	1
Polypodiaceae (9/15)		
<i>Campyloneurum austrobrasilianum</i> (Alston) de la Sota	4	2
<i>Campyloneurum nitidum</i> (Kaulf.) Presl.	38	18
<i>Cochlidium punctatum</i> (Raddi) L. E. Bishop	4	2
<i>Lellingeria apiculata</i> (Kunze ex Klotzsch) A.R.Sm. & R.C.Moran	15	6
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	279	112
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	13	12
<i>Pecluma chnoophora</i> (Kunze) Salino & F.C.Assis	2	2
<i>Pecluma pectinatiformis</i> (Lindm.) M.G.Price	10	8
<i>Pecluma truncorum</i> (Lindm.) M.G.Price	4	1
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	3	2
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E.Fourn.	44	25
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	647	193
<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	44	27
<i>Serpocaulon catharinae</i> (Langsd. & Fisch.) A.R.Sm.	5	5
<i>Serpocaulon fraxinifolium</i> (Jacq.) A.R.Sm.	1	1
Rubiaceae (1/1)		
<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	21	18
Solanaceae (1/1)		
<i>Dyssochroma viridiflorum</i> (Sims) Miers	9	7
Thelypteridaceae (1/1)		
<i>Thelypteris</i> sp.	1	1
Urticaceae (1/1)		
<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	1	1
Eudicotiledônea indeterminada	1	1

O tamanho da rede foi de 205 (113 espécies de epífitas e 92 espécies de forófitos) (Figura 2), apresentando baixo valor de conectância ($C = 0,09$), equidade de interações relativamente baixa (0,54), embora maior do que aquela esperada ao acaso (Figura 3), além de baixo nível de especialização ($H^2 = 0,27$). As espécies de epífitas interagiram em média com 2,5 espécies de forófitos (generalidade) e as espécies de forófitos interagiram em média com 1,05 espécie de epífita (vulnerabilidade). O modelo nulo indicou padrão de aninhamento ponderado menor do que o esperado ao acaso (20,4) (Figura 4).

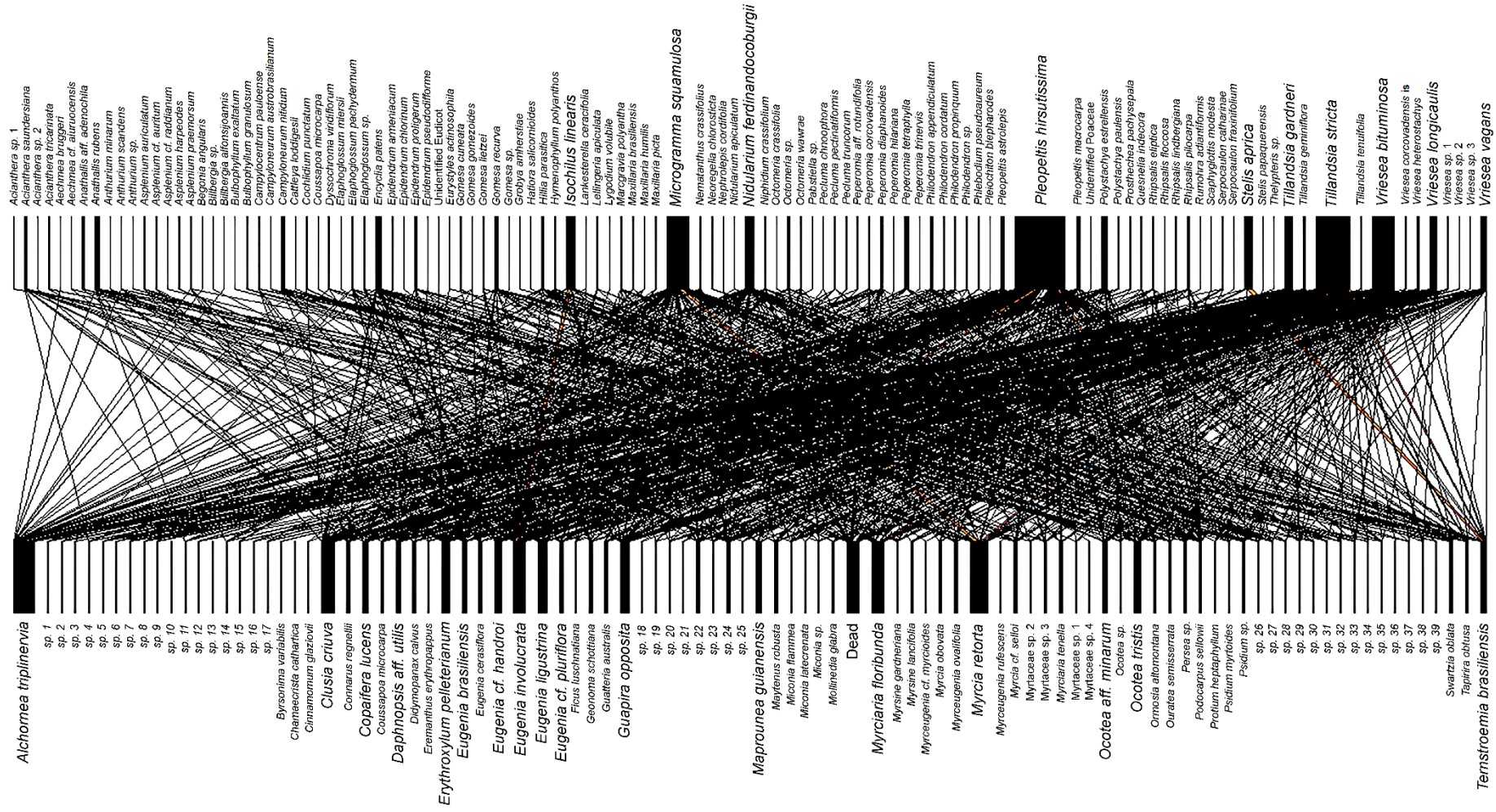


Figura 2 – Rede de interação comensalística entre epífitas (acima) e forófitos (abaixo) amostrada em fragmento de nanofloresta na RPPN Chapadão da Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. A espessura dos retângulos representa a abundância da espécie na rede. Quanto maior o retângulo maior o número de indivíduos da espécie. A espessura das linhas é proporcional à frequência de ligações de epífitas com os forófitos

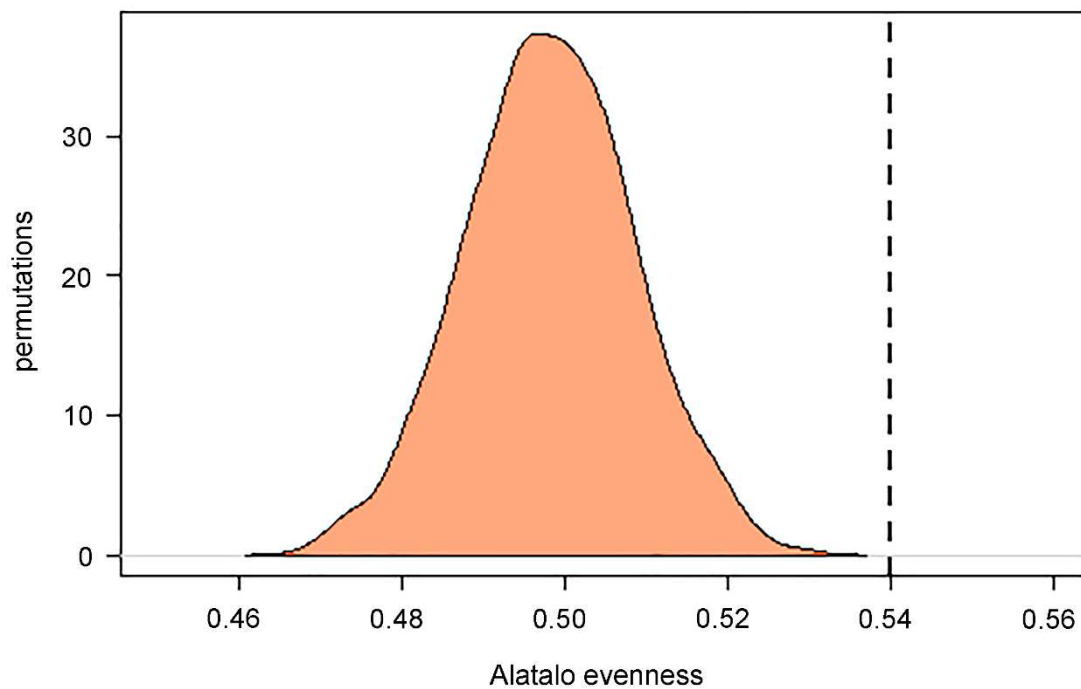


Figura 3 – Equidade de interações na comunidade de epífitas e forófitos encontrados na nanofloresta da RPPN Chapadão da Serra Negra, Minas Gerais, Brasil, em comparação com modelo nulo de Patefield. Linha tracejada representa os dados observados e figura laranja o modelo nulo. Número de permutações do modelo nulo = 1000.

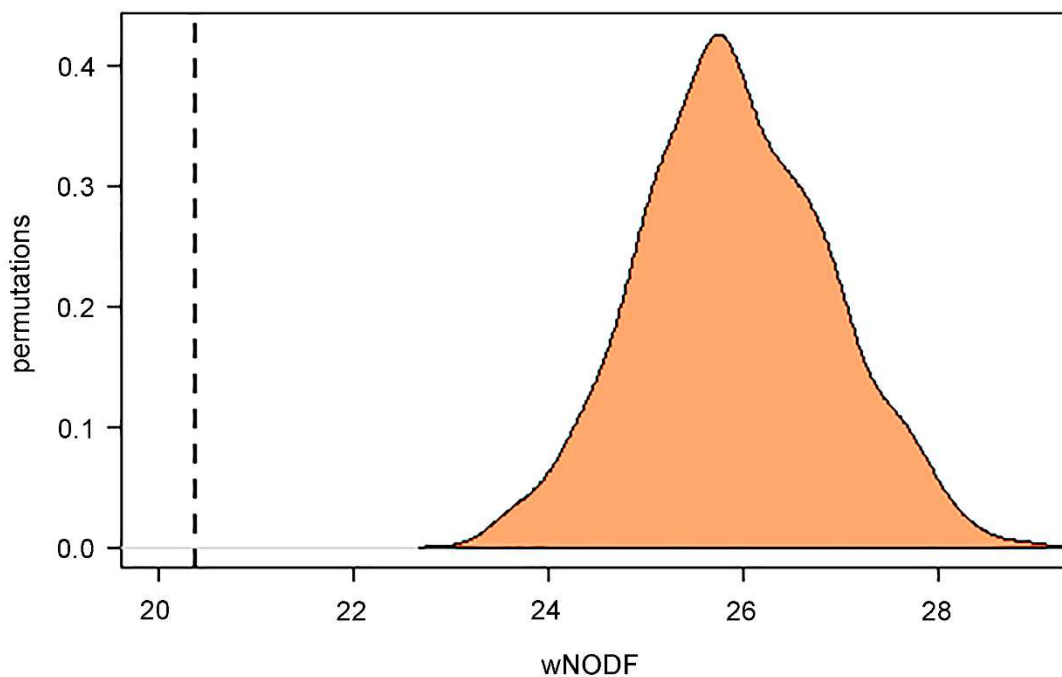


Figura 4 - Análise de aninhamento (NODF) da comunidade de epífitas e forófitos encontrados na nanofloresta da RPPN Chapadão da Serra Negra, Minas Gerais, Brasil, em comparação com modelo nulo de Patefield. Linha tracejada representa os dados observados e figura laranja o modelo nulo. Número de permutações do modelo nulo = 1000.

As espécies de epífitas vasculares com o maior número de interações na rede foram *Pleopeltis hirsutissima* (193), *Tillandsia stricta* (160), *Microgramma squamulosa* (112) e *Vriesea bituminosa* (111), sendo também as mais abundantes com, respectivamente, 647, 432, 279 e 285 indivíduos.

Os forófitos apresentaram média de altura de 7,4m e DAP de 29,4. Apenas 18 espécies de forófitos apresentaram mais de cinco indivíduos na rede de interação (representando 186 indivíduos e perfazendo 58,5% do total), com maior destaque para *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) e *Myrcia retorta* (Myrtaceae) com 26 e 22 indivíduos, respectivamente, seguidas por *Clusia criuva* (Clusiaceae, com 15), *Eugenia involucrata* e *Myrciaria floribunda* (Myrtaceae, com 14 cada), *Guapira opposita* (Nyctaginaceae, com 11) e *Eugenia ligustrina* (Myrtaceae, com 10). O restante das espécies de forófitos apresentou menos de 10 indivíduos. Chama a atenção a presença de 15 árvores mortas, que se mantiveram como forófitos na rede de interação.

Discussão

Os dados coletados confirmaram parcialmente as hipóteses do presente trabalho, na medida em que a análise da rede ecológica obtida aponta para uma baixa taxa de interação entre epífitas e forófitos e um pequeno grau de especialização das epífitas. Tais resultados sugerem que a definição dos padrões da rede é influenciada fortemente pelas características morfoanatômicas desses vegetais e das árvores que lhes hospedam. Todavia, a rede amostrada, contrariando a segunda hipótese, apresentou baixo índice de aninhamento (NODF).

Apesar do bom número de espécies de epífitas vasculares amostradas - 113 espécies representadas por 3327 indivíduos - e do considerável tamanho da rede de

interações entre epífitas e forófitos – 205 (113 epífitas e 92 forófitos), os valores dos índices calculados, sobretudo o de conectância ($C = 0,09$), foram baixos, o que revela um pequeno grau de interações. Para fins de comparação do presente estudo com outros similares (Tabela 2), observamos que o valor do índice (C) da rede investigada por Ceballos *et al.* (2016) foi de 0,26, o de Francisco *et al.* (2018) foi de 0,53, o de Francisco *et al.* (2019), que assim como o presente trabalho foi realizado em uma floresta nebulosa, foi de 0,18, os valores das duas redes de interação investigadas por Oliveira (2020) e por Couto *et al.* (2022) foram, respectivamente, de 0,16 e 0,17 e de 0,26 e 0,18, enquanto os de Sayago *et al.* (2013) e de Zotarelli *et al.* (2019), que foram restritos a uma só família de epífitas, foram, respectivamente 0,35 e 0,08. O baixo valor de conectância da rede amostrada nessa pesquisa pode ser explicado pela forte dominância, nas comunidades de epífitas e de forófitos, de determinadas espécies. Tal cenário se reflete em um número maior de ligações entre poucos táxons dominantes, que, por sua vez, demonstram grande adaptação ao ecossistema das nanoflorestas nebulosas. Estudos semelhantes apontam para a correlação entre os aumentos da conectividade e da resiliência, todavia, redes com índices baixos de conectância e de aninhamento se mostram mais susceptíveis à perda de táxons especialistas (Hagen *et al.* 2012, Sayago *et al.* 2013).

Tabela 2 - Métricas de redes de interação apuradas no presente trabalho e em demais estudos que investigaram a relação entre epífitas e forófitos, com seu respectivo grupo estudado e país.

Estudo	Grupo	País	C	NODF	E.I.	H ²	Gen.	Vul.	T.R	Epi. spp.	For. spp.
Presente Estudo	Epífitas vasculares	Brasil	0.09	20.4	0.54	0.27	2.5	1.05	205	113	92
Laube & Zotz 2006	Epífitas vasculares	Panamá	s.i.	20.8	s.i.	0.28	s.i.	s.i.	107	59	48
Silva <i>et al.</i> 2010	Orchidaceae	Brasil	s.i.	41.3	s.i.	s.i.	s.i.	s.i.	237	105	132
Sáyago <i>et al.</i> 2013	Bromeliaceae	México	0.35	62.9	0.82	0.23	8.8	4.9	62	12	50
Zhao <i>et al.</i> 2015	Epífitas vasculares	China	s.i.	16.4	0.6	0.5	7.2	7.6	180	103	77
Ceballos <i>et al.</i> 2016	Epífitas vasculares	Argentina	0.26	37.6	0.64	0.08	8.47	5.7	44	20	24
Francisco <i>et al.</i> 2018	Epífitas vasculares	Brasil	0.53	41.41	s.i.	0.47	1.53	6.57	223	85	138
Francisco <i>et al.</i> 2019	Epífitas vasculares	Brasil	0.18	59.23	s.i.	0.26	2.48	14.75	88	66	22
Zottarrelli <i>et al.</i> 2019	Orchidaceae	Brasil	0.08	14.1	s.i.	s.i.	s.i.	s.i.	66	27	39
Oliveira 2020 (ambiente 01)	Epífitas vasculares	Brasil	0.16	48	0.61	0.27	9.03	5.82	71	33	38
Oliveira 2020 (ambiente 02)	Epífitas vasculares	Brasil	0.17	42.8	0.66	0.34	15.8	4.6	90	24	66
Couto <i>et al.</i> 2022 (ambiente 01)	Epífitas vasculares	Brasil	0.26	78.3	s.i.	0.08	4.91	2.06	25	13	12
Couto <i>et al.</i> 2022 (ambiente 02)	Epífitas vasculares	Brasil	0.18	54.84	s.i.	0.23	6.16	4.44	36	25	11

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

O grande número de espécies (113) e de indivíduos (3327) amostrados, revelam a alta riqueza de epífitas vasculares no local, confirmando, assim, a grande biodiversidade do local de estudo e a existência de um ambiente propício ao estabelecimento desses vegetais. Apesar do pequeno tamanho das parcelas amostradas, a riqueza de espécies de epífitas registrada neste trabalho foi a maior dentre as identificadas nas pesquisas, nacionais e internacionais, mencionadas na Tabela 2 (levemente maior que em Zhao *et al.* (2013), com 103 spp., que em Francisco (2018), com 85 spp., que em Burns & Zotz (2010), com 77 spp., que em Francisco (2019), com 66 spp., e bem maior que em Laube & Zotz (2006), que em Silva *et al.* (2010), que em Oliveira (2020) e que em Couto (2022), considerando os dois ambientes por eles investigados, e que em Zottarelli *et al.* (2020)). É provável que as altas taxas de riqueza e de biodiversidade do local de estudo tenham impactado na rede ecológica de modo a aumentar as interações entre epífitas e forófitos (Buckley *et al.* 2010), o que por sua vez, explica os baixos valores de conectância e de aninhamento da rede amostrada. O baixo índice de conectância observado na rede amostrada também pode ser decorrente, conforme defende Araújo (2019), do fato de a área de estudo se tratar de local com pequeno grau de antropização.

As famílias Orchidaceae, Bromeliaceae e Polypodiaceae apresentaram maior riqueza e esse resultado está em consonância com os dados colhidos em estudos realizados em outros locais do planeta (Benzing 1990; Zotz 2016), na Região Neotropical (Gentry & Dodson 1987; Marcusso *et al.* 2022) e também, de modo específico, na Floresta Atlântica (Kersten 2010; Freitas *et al.* 2016; Ramos *et al.* 2019; Francisco *et al.* 2018; Francisco *et al.* 2019 e Couto *et al.* 2022). São, portanto, as principais famílias de epífitas vasculares e esse padrão normalmente se confirma, independentemente das espécies e características dos forófitos amostrados ou do domínio fitogeográfico investigado (*e.g.*, Furtado & Menini Neto 2015; Marcusso & Monteiro 2016; Barbosa *et*

al. 2020; Dias-Terceiro *et al.* 2021).

Tais resultados confirmam a predição de que características ecofisiológicas e morfoanatômicas presentes em espécies dessas três famílias contribuem para maior adaptação ao ambiente e, por consequência, a um papel de maior destaque na rede ecológica. Como exemplo de adaptações que permitem o estabelecimento de tais vegetais a condições de estresse hídrico, podemos citar a poiquiloidria observada em *Pleopeltis hirsutissima* - epífita com maior número de conexões (647), e cutícula espessa em *Microgramma squamulosa* - 4ª mais conectada, com 279 interações; a presença de escamas para proteção contra insolação e absorção de água usada por *T. stricta* e *T. gardneri* - 2ª e 8ª mais conectada, respectivamente com 432 e 91 interações, assim como pelas pteridófitas acima destacadas; de tanques de armazenamento de água observados em *Vriesea bituminosa*, *Nidularium ferdinandocoburgii* e *Vriesea longicaulis* - 3ª, 5ª e 9ª espécies com maior número de interações, com 285, 107 e 83 registros, respectivamente; e a presença de velame nas raízes, estratégia adotada pelos táxons *Isochilus linearis*, *Stelis aprica*, *Encyclia patens* e *Polystachya estrellensis* - 6ª, 7ª, 10ª e 11ª espécies com mais conexões na rede, respectivamente com 104, 94, 77 e 69 interações (Benzing, 1990; Fahn & Cutler 1992; Zotz 2016). Além disso, percebe-se um relevante traço em comum nas epífitas registradas em maior número, exceção feita a *Nidularium ferdinandocoburgii*, as demais espécies acima citadas se valem da estratégia da anemocoria para dispersão de sementes.

Já o índice de equidade de interações, embora seja maior que o modelo nulo, também apresentou um valor relativamente baixo – 0,54 - quando comparado com as redes ecológicas estabelecidas entre epífitas e forófitos avaliadas em estudos parecidos (menor que os 0,61 e os 0,66 nos dois ambientes testados por Oliveira (2020), que os 0,82 de Sáyago *et al.* (2013), que os 0,60 de Zhao *et al.* (2013) e que os 0,64 em Ceballos *et*

al. (2016)) . Observou-se, assim, de acordo com Ceballos *et al.* (2013), uma rede ecológica caracterizada por um padrão de interações uniformes entre epífitas e árvores hospedeiras. Este resultado reforça a ideia de que há baixo grau de conectância entre forófitos e epífitas, bem como a existência de espécies que exercem forte dominância na comunidade ecológica.

A métrica empregada para avaliação da especialização (H^2) da rede ecológica também apresentou um pequeno valor quando comparado aos outros estudos similares – 0,27. Os resultados sugerem, conforme já observado por Sayago *et al.* (2013), Ceballos *et al.* (2016) e Zotarelli *et al.* (2016), que a estratégia de dispersão de sementes por anemocoria, adotada pelas orquídeas, samambaias e por boa parte das bromélias, contribui para um padrão pouco especializado entre as redes bipartidas entre epífitas e forófitos. O pequeno valor de H^2 já era esperado, na medida em que epífitas são vegetais estruturalmente dependentes e, portanto, necessitam desenvolver estratégias que permitam sua sobrevivência no local para onde o vento (e, conseqüentemente, o acaso) levaram suas sementes (Ceballos *et al.* 2016). Esse baixo índice de especialização também indica que as epífitas do local amostrado são oportunistas e que a comunidade é mais sensível ao desaparecimento de táxons especialistas (Hagen *et al.* 2012, Sayago *et al.* 2013). Chama a atenção o fato de que a métrica de especialização apurada em nosso trabalho foi muito próxima ao índice de 0,26 encontrados na única pesquisa que envolveu a análise da rede de interações entre epífitas e forófitos estabelecidos em uma floresta nebulosa no domínio da Floresta Atlântica (Francisco *et al.* 2019).

O índice de aninhamento (NODF) da rede ecológica amostrada se revelou baixo – 20,4 – mesmo para os padrões esperados em redes formadas por epífitas vasculares e árvores hospedeiras. De acordo com Naranjo *et al.* (2019), em se tratando de epífitas e forófitos somente redes com NDOF maior que 60 são aninhadas. Estudos sugerem que o

baixo valor de aninhamento observado na rede amostrada é reflexo da ocorrência de poucas ligações entre táxons especialistas de forófitos e táxons especialistas de epífitas (Silva *et al.* 2010, Sayago *et al.* 2013, Ceballos *et al.* 2016).

A análise do índice de generalidade (G) da rede investigada, em que se apurou a interação média das epífitas com 2,5 forófitos, sugere que a grande abundância de árvores hospedeiras em uma floresta tropical e os altos níveis de umidade de tais ambientes conduzem a um estabelecimento menos restritivo de epífitas, favorecendo hábitos generalistas (Silva *et al.* 2010, Ceballos *et al.* 2016). Esse padrão estocástico de fixação das epífitas parece ainda mais acentuado em florestas nebulares, na medida em que o índice de generalidade apurado em nosso trabalho foi quase o mesmo dos 2,48 apurados na outra pesquisa realizada em uma floresta nebulosa (Francisco *et al.* 2019). Os valores encontrados para vulnerabilidade (V), que revelam que as espécies de forófito se conectaram, em média, a 1,05 espécie de epífitas apontam para esse mesmo sentido. Ambos valores são considerados baixos e são ainda inferiores aos índices apurados nos estudos semelhantes acima citados, exceção feita à generalidade apurada por Francisco *et al.* (2019).

Como exemplo emblemático desse padrão pouco restritivo no estabelecimento de epífitas, merece registro o fato de que dentre as sete espécies de forófito com mais indivíduos, quatro são da família Myrtaceae (*Myrcia retorta*, com 22 indivíduos, *Eugenia involucrata* e *Myrciaria floribunda*, com 14 cada, e *Eugenia ligustrina*, com 10) cujos ritidomas são lisos e/ou cujas cascas se desprendem com frequência (Roth 1987, Soffiatti & Angyalossy-Alfonso 1999). Tais características morfoanatômicas e ecofisiológicas, assim como a média de altura e DAP significativamente menores das Myrtaceae (demonstrada por um teste t: altura = 7,02m, $t = 23,27$, $p < 0,05$; DAP = 23,9cm, $t = 4,4$, $p < 0,001$), seriam, em tese, traços que os tornariam forófitos menos adequados em

comparação com os demais, os quais podem apresentar cascas mais rugosas e perenes e/ou troncos de maior calibre e porte maiores. Todavia, o presente estudo revelou, confirmando as observações de Francisco *et al.* (2018, 2019), e de Couto *et al.* (2022), também realizadas no domínio da Floresta Atlântica, que os indivíduos da família Myrtaceae se destacam como bons forófitos, de modo que tais dados demonstram o quanto há pouca especialização na relação entre epífitas e forófitos. Em um possível contraponto, as árvores da família Myrtaceae estão entre as mais bem representadas nas florestas nebulares e na Floresta Atlântica (Pompeu *et al.* 2014, Ribeiro *et al.* 2018, Antunes 2020) e, apesar de, na área amostrada, apresentarem baixos CAPs e alturas quando comparados com outros indivíduos arbóreos, o fato de serem bons forófitos talvez decorra justamente do elevado acúmulo de propágulos ao longo do seu tempo de vida e da grande abundância de espécies dessa família.

Em geral, quanto maior o CAP e a altura dos forófitos, mais frequente tende a ser a interceptação de propágulos dispersos por anemocoria, isso por conta de fustes com áreas maiores, da existência de *microhabitats* decorrentes de condições diversas de exposição ao sol e de filtros ambientais (Richards 1996, Couto *et al.* 2022), embora árvores de menor porte e com maior representatividade no ambiente possam atuar como forófitos relevantes, conforme demonstrado por algumas espécies de Myrtaceae e também por *Clusia criuva* (Clusiaceae), no presente estudo.

Apesar de haver um considerável número de estudos sobre redes de interação entre epífitas e animais (*e.g.*, Bascompte *et al.* 2003, Bascompte & Jordano 2006, Jordano *et al.* 2006, Boechat 2014), são raras as pesquisas que se dedicam à compreensão das redes de interação formadas entre epífitas e forófitos. Se considerarmos somente pesquisas realizadas no Brasil, observamos um número ainda menor, de modo que apenas; Francisco *et al.* (2018; 2019); Oliveira (2020) e Couto *et al.* (2022) são dedicados

às epífitas vasculares em geral, ao passo que outros estudos, como os de Silva *et al.* (2010) e de Zottarelli *et al.* (2019), se dedicam exclusivamente à compreensão das redes de interações estabelecidas entre orquídeas e forófitos. Frise-se que o único trabalho realizado em florestas nebulares estabelecidas no domínio da Floresta Atlântica foi o de Francisco *et al.* (2019), muito embora a rede amostrada tenha sido a de epífitas e forófitos estabelecidos em uma floresta nebulosa em sentido estrito, ao passo que a presente pesquisa foi desenvolvida em uma nanofloresta nebulosa. Tais fatos, embora impliquem na restrição da amplitude da discussão como um todo, conferem ao presente trabalho o importante papel de servir como base para futuras pesquisas dedicadas à compreensão das redes de interação estabelecidas entre epífitas vasculares e forófitos, sobretudo nas ameaçadas nanoflorestas nebulares, ambientes notavelmente propícios ao estabelecimento de epífitas. De acordo com Sayago *et al.* (2013) epífitas vasculares podem ser classificadas como um dos mais vulneráveis grupos de plantas do reino vegetal, portanto, o conhecimento sobre os padrões das redes ecológicas travadas entre elas e os forófitos é de fundamental importância para a definição de estratégias de conservação mais eficazes que as atuais.

Referências

Almeida-Neto M & Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ. Model. Softw.* 26: 173–8.

Antunes K (2020) Myrtaceae Juss. da Serra da Mantiqueira, Sudeste, Brasil: distribuição, serviços ecossistêmicos e conservação. Tese (doutorado) apresentada ao Programa de Pós Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza da UFJF. Juiz de Fora. 208 fl.

APG - Angiosperm Phylogeny Group (2016) An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Bot. J. Linn. Soc. 181: 1–20.

Araújo WS (2019) Evaluating the network structure of different Neotropical plant-plant interactions. Network Biology 9(2): 18-27.

Arcova FCS (2013) Avaliação do potencial hidrológico dos nevoeiros e da precipitação oculta em ambiente de Floresta Ombrófila Densa Montana na Serra do Mar, Cunha, SP. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.

Barbosa AEF, Basílio GA, Furtado EG & Menini Neto L (2020) The importance of heterogeneity of habitats for the species richness of vascular epiphytes in remnants of Brazilian montane seasonal semideciduous forest. Edinburgh Journal of Botany: 99-118.

Bascompte J, Jordano P, Melian CJ & 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 (2007) Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38: 567–93.

Beck E & Richter M (2008) Ecological aspects of a biodiversity hotspot in the Andes of southern Ecuador. In: Gradstein SR, Homeier J & Gansert D (orgs.) The tropical mountain forest – Patterns and processes in a biodiversity hotspot. Universitätsverlag, Gottingen, Pp. 195-217.

Bellay S, Oliveira EF, Almeida-Neto M *et al.* (2015) The patterns of organization and structure of interactions in a fish-parasite network of a neotropical river. Int. J. Parasitol.

45: 549–57.

Benzing DH (1990) Vascular epiphytes. Cambridge University Press, New York.

Benzing DH (2000) Bromeliaceae – Profile of an adaptive radiation. University Press, Cambridge.

Blüthgen N, Fründ JP, Vázquez DP & 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>

Bruijnzeel LA, M. Kappelle M, Mulligan M & Scatena FN (2010) Tropical montane cloud forests: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world In: Bruijnzeel LA, Scatena FN & Hamilton LS. *Tropical Montane Cloud Forests: Science for Conservation and Management*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 691-740.

Buckley HL, Miller TE, Ellison AM & Gotelli NJ (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>.

Burns KC & Zotz G (2010) A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale. *Ecology* 91: 377–385.

Ceballos SJ, Chacoff NP & Malizia A (2016) Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical forest. *Acta Oecologica* 77: 152-159.

Couto DR, Francisco TM & Nascimento MT (2022) Commensalistic epiphyte–phorophyte networks in woody vegetation of tropical inselbergs: Patterns of organization and structure. *Austral Ecology* 47(5): 911-927.

Dias-Terceiro RG, Gomes VS, Menezes MC, Demarchi LO, Fabricante JR & Albuquerque MB (2021) Componente epifítico vascular de Brejo de altitude no nordeste do Brasil: composição florística e estrutura fitossociológica. *Biotemas* 34(1): 1-13.

Dormann CF, Gruber B & Fründ J (2008) Introducing the bipartite package: analyzing ecological networks. *R News* 8: 8-11.

Drummond GM, Martins CS, Machado ABM, Sebaio FA & Antonini Y (orgs) (2005) *Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação*. 2nd ed. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.

Dunne JA, Williams RJ & Martinez ND (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>

Evans DM, Pocock MJO & Memmott J (2013) The robustness of a network of ecological networks to habitat loss. *Ecol. Lett.* 16: 844–52.

Fahn A & Cutler DF (1992) *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

Flora e Funga do Brasil (2022) Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em 07 nov 2022.

Fontoura F, Sylvestre LS, Vaz AMS & Vieira CM (1997) Epífitas vasculares, hemiepífitas e hemiparasitas da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: Lima HC & Guedes RR (orgs.) *Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Pp. 89-110.

Forzza RC, Baumgratz JFA, Bicudo CEM, Canhos DAL, Carvalho Jr AA, Coelho MAN, Costa AF, Costa DP, Hopkins MG, Leitman PM, Lohmann LG, Lughadha EM, Maia LC,

Martinelli G, Menezes M, Morim MP, Peixoto AL, Pirani JR, Prado J, Queiroz LP, Souza S, Souza VC, Stehmann JR, Sylvestre LS, Walter BMT & Zappi DC (2012) New Brazilian floristic list highlights conservation challenges. *Bioscience* 62: 39–45.

Francisco TM, Couto DR, Evans DM, Garbin ML & Ruiz-Miranda CR (2018) Structure and robustness of an epiphyte–phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg. *Austral Ecology* 43(8): 903-914.

Francisco TM, Couto DR, Garbin ML, Muylaert RL, Ruiz-Miranda CR (2019) Low modularity and specialization in a commensalistic epiphyte-phorophyte network in a tropical cloud forest. *Biotropica* 51(4): 509-518.

Freitas L, Salino A, Menini Neto L, Almeida TE, Mortara SR, Stehmann JR, Amorim AM, Guimarães EF, Coelho MN, Zanin A & Forzza RC (2016). A comprehensive checklist of vascular epiphytes of the Atlantic Forest reveals outstanding endemic rates. *PhytoKeys* 58: 65-79.

Furtado SG & Menini Neto L (2015) Diversity of vascular epiphytes in two high altitude biotopes in the Brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Botany* 38(2): 295-310.

Galeano J, Pastor JM & Iriondo JM (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>

Gentry AH & Dodson CH (1987) Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205–233.

Hagen M, Kissling WD, Rasmussen C et al. (2012) Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. *Advances in Ecological Research* 46: 89-120.

Hietz P, Hietz-Seifert U (1995) Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6: 487–498.

IEF – Instituto Estadual de Florestas (2021) Áreas prioritárias: estratégias para a conservação da biodiversidade e dos ecossistemas de Minas Gerais. Belo Horizonte: IEF. 162 p. Disponível em: https://biodiversitas.org.br/wp-content/uploads/2021/10/Relatorio_Areas-Prioritarias2021_PSCRMG.pdf

Jordano P (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am. Nat.* 129: 657–77.

Kelly DL, O’Donovan GO, Feehan J, Murphy S, Drangeld SO & Marcano-Berti L (2004) The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology* 20(6): 643-666.

Kersten RA & Silva S (2005) Florística e estrutura de comunidades de epífitas vasculares da planície litorânea In: Marques MCM & Britez RM (orgs.) *História Natural e conservação da Ilha do Mel*. Editora da Universidade Federal do Paraná, Curitiba. Pp. 125-143.

Kessler M & Kluge J (2008) Diversity and endemism in tropical montane forests – from patterns to processes. In: Gradstein SR, Homeier J & Gansert D (orgs.) *The tropical mountain forest – Patterns and processes in a biodiversity hotspot*. Universitätsverlag, Gottingen. Pp. 35-50.

Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B & Rubel F (2006) World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15 (3): 259-263.

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.

Le Saout S, Hoffmann M, Shi Y, Hughes A, Bernard C, Brooks TM, Bertzky B, Butchart SHM, Stuart SN, Badman T & Rodrigues ASL (2013) Protected Areas and Effective Biodiversity Conservation. *Science* 342: 802-805.

Los SO, Street-Perrott FA, Loader NJ & Froyd CA (2021) Detection of signals linked to climate change, land-cover change and climate oscillators in Tropical Montane Cloud Forests. *Remote sensing of environment* 260: 112431

Marcusso GM, Kamimura VA, Borgiani R, Menini Neto L & Lombardi JA (2022) Phytogeographic Meta-Analysis of the Vascular Epiphytes in the Neotropical Region. *The Botanical Review* 88: 388–412.

Marcusso GA & Monteiro R (2016) Composição florística das epífitas vasculares em duas fisionomias vegetais no município de Botucatu, estado de São Paulo, Brasil. *Rodriguésia* 67(3): 553-569.

Martinelli G (2007) Mountain biodiversity in Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 587–597.

Mello MAR, Rodrigues FA, Costa LF *et al.* (2015) Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos* 124: 1031–1039.

Mittermeier RA, Gil PR, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks J, Mittermeier CG, Lamourux J & Fonseca GAB (2004) Hotspots revisited: earth's biologically richest and most

endangered terrestrial ecoregions. Cemex, Washington.

Naranjo C, Iriando JM, Riofrio ML & 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>

Navarro G & Maldonado M (2002) Geografía ecológica de Bolívia, vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Simon I. Patiño, Cochabamba. 370p.

Nieder JS, Engwald MK, Barthlott W (2000) Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian rain forest (Surumoni crane plot) of Southern Venezuela. *Biotropica* 32(3): 385-396.

Oliveira-Filho AT (2009) Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos. *Rodriguésia* 60: 237-258.

Oliveira-Filho AT, Fontes MAL, Viana PL, Valente ASM, Salimena FRG & Ferreira FM (2013) O mosaico de fitofisionomias do Parque Estadual do Ibitipoca. In: Forzza RC, Menini Neto L, Salimena FRG & Zappi D. *Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno*. Editora da Universidade Federal de Juiz de Fora. Juiz de Fora. Pp. 53-93.

Oliveira RP (2020) Ecologia de epífitas vasculares em ambientes inundáveis e não inundáveis. Tese de Doutorado apresentada na Universidade Federal de Brasília, Brasil.

Olszewski N, da Costa LM, Fernandes EIF & Del'Arco OVC (2008) Paisagem e uso da terra em diferentes unidades geológicas em área sob influência do Rio Preto (MGRJ) *Revista de Biologia e Ciências da Terra*, vol. 8, núm. 2, 2008, pp. 45-59. Universidade Estadual da Paraíba Paraíba, Brasil

Pompeu PV, Fontes MAL, Santos RMD, Garcia PO, Batista TA, Carvalho WAC & Oliveira Filho ATD (2014) Floristic composition and structure of an upper montane cloud forest in the Serra da Mantiqueira Mountain Range of Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28: 456-464.

PPG I (2016) A community-based classification for extant ferns and lycophytes. *Journal of Systematics and Evolution* 54(6): 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>

R Core Team. (2012). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

Rezende CL, Scarano FR, Assadd ED, Joly CA, Metzgerf JP, Strassburgg BBN, Tabarelli M, Fonseca GA & Mittermeier RA (2018) From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation* 16: 208–214.

Ribeiro JHC, Santana LD & Carvalho FA (2018) Composition, structure and biodiversity of trees in tropical montane cloud forest patches in Serra do Papagaio State Park, southeast Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 75(2): 255-284.

Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FP & Hirota MM (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141–1153.

Richards PW (1996) *The tropical rain forest: an ecological study*. 2ª edição. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Roth I (1987) Estructura anatómica de la corteza de algunas especies arbóreas venezolanas de Myrtaceae. *Acta Botánica Venezuéllica*: 49-64.

Sanford WW (1968) Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest

in southern Nigeria. *Journal of Ecology* 56(3): 697-705.

Sayago R, Lopezaraiza-Mikel M, Quesada M, Alvarez-Añorve MY, Cascante-Marín A & Bastida JM (2013) Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 2012-2821.

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

Soffiatti P & Angyalossy-Alfonso V (1999) Estudo anatômico comparativo do lenho e da casca de duas espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae). *Brazilian Journal of Botany* 22: 175-184.

Stehmann JR, Forzza RC, Salino A, Sobral M, Costa DP & Kamino LHY (2009) Diversidade taxonômica na Floresta Atlântica In: Stehmann JR, Forzza RC, Salino A, Sobral M, Costa DP & Kamino LHY (orgs.) *Plantas da Floresta Atlântica*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Pp. 3–12.

Thébault E & Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329: 853–856.

Uagoda R, Avelar A & Netto ALC (2011) Karstic morphology control in noncarbonated rocks: Santana basin, middle Paraíba do Sul river valley, Brazil. *Zeitschrift für Geomorphologie* 55(1): 1-13.

Zhao M, Geekiyanage N, Xu J, Khin MM, Nurdiana DR, Paudel E & Harrison RD (2015) Structure of the epiphyte community in a tropical montane forest in SW China. *PloS one*, 10(4): e0122210.

Zotarelli HGS, Molina JMP, Ribeiro JMP & Sofia SH (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 (2016) *Plants on plants – The biology of vascular epiphytes*. Springer. New York.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho, por meio de duas pesquisas exploratórias, que se debruçaram sobre tema nunca ou pouco estudados em nanoflorestas e arbustais nebulares, confirmou a grande diversidade de epífitas vasculares nas úmidas florestas nebulares da Serra Negra da Mantiqueira. Pudemos ainda observar, *in loco*, a vasta gama de serviços ecossistêmicos desempenhados pelas epífitas nos ecossistemas montanos da Serra da Mantiqueira e as ótimas condições oferecidas pelos ambientes nebulares ao estabelecimento de espécies desse grupo vegetal.

No primeiro artigo, restou evidenciado que as diferentes condições microclimáticas predominantes nos ambientes contíguos amostrados impõem autênticos filtros ambientais, que exigem das epífitas vasculares uma série de adaptações morfoanatômicas e ecofisiológicas para se estabelecer no AN ou no ENN. Também chamou a atenção a elevada plasticidade de algumas espécies de epífitas, como *T. stricta* e do forófito avaliado – *E. erythropappus*, que, de acordo com a disponibilidade de água, a temperatura média e a insolação dos dois ambientes, se apresentam de forma notavelmente diversa e, por isso, são dominantes tanto no AN quanto no ENN. Já a pesquisa apresentada no Capítulo II, que se destaca por ser a primeira no Brasil dedicada ao estudo de rede de interações entre epífitas e forófitos realizado em uma nanofloresta nebulosa e apenas o segundo a ser realizado em florestas nebulares genericamente falando.

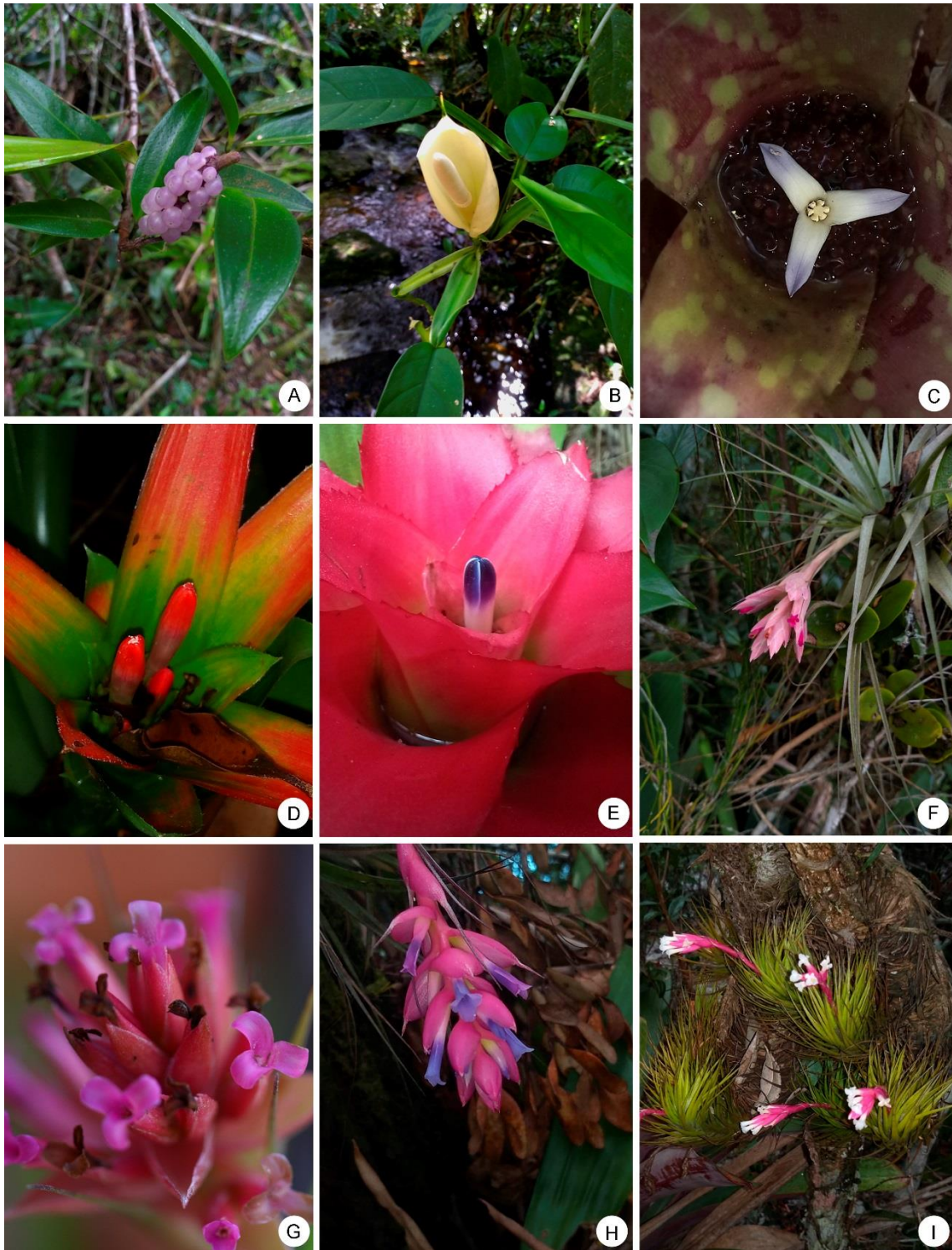
As hipóteses que testamos foram parcialmente confirmadas, pois, como prevíamos, a rede amostrada apresentou baixos valores de conectância, equidade de interações e de especialização, mas, ao contrário do que esperávamos, se revelou pouco aninhada.

As históricas pressões antrópicas sofridas pelos ecossistemas nativos da Região Sudeste brasileira e a acentuada vulnerabilidade de ambientes como as florestas nebulares diante das mudanças climáticas dão o tom imperativo e urgente da necessidade de se adotar medidas para a conservação da preciosa biota local. O presente estudo contribui com a publicação de dados até então desconhecidos pela ciência, que podem ser determinantes na definição de estratégias eficazes de conservação das epífitas vasculares e, em sentido amplo, das florestas nebulares da Serra da Mantiqueira, em especial da Serra Negra da Mantiqueira.

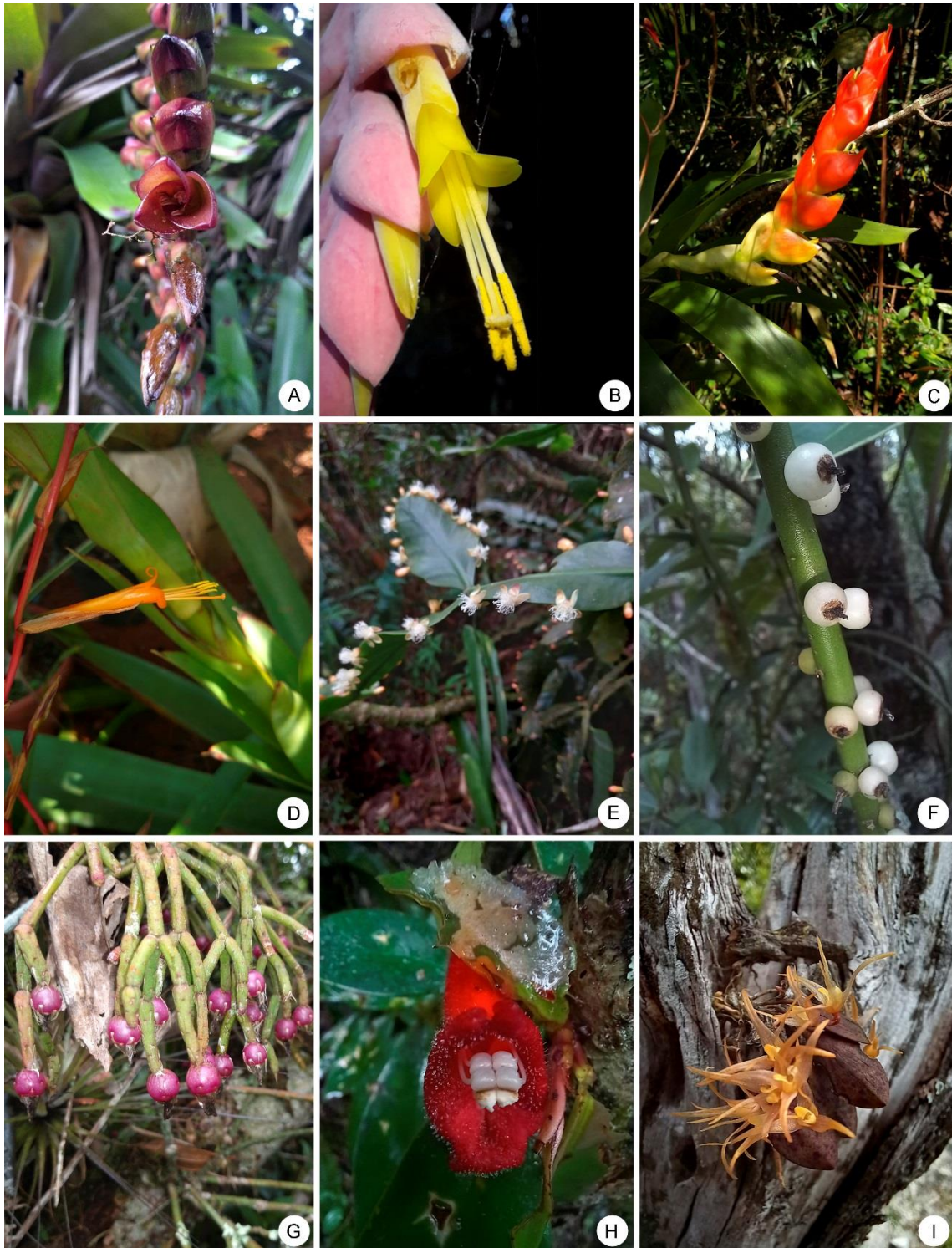
Anexo 1

Epífitas vasculares ocorrentes nas nanoflorestas e arbustais nebulares da RPPN

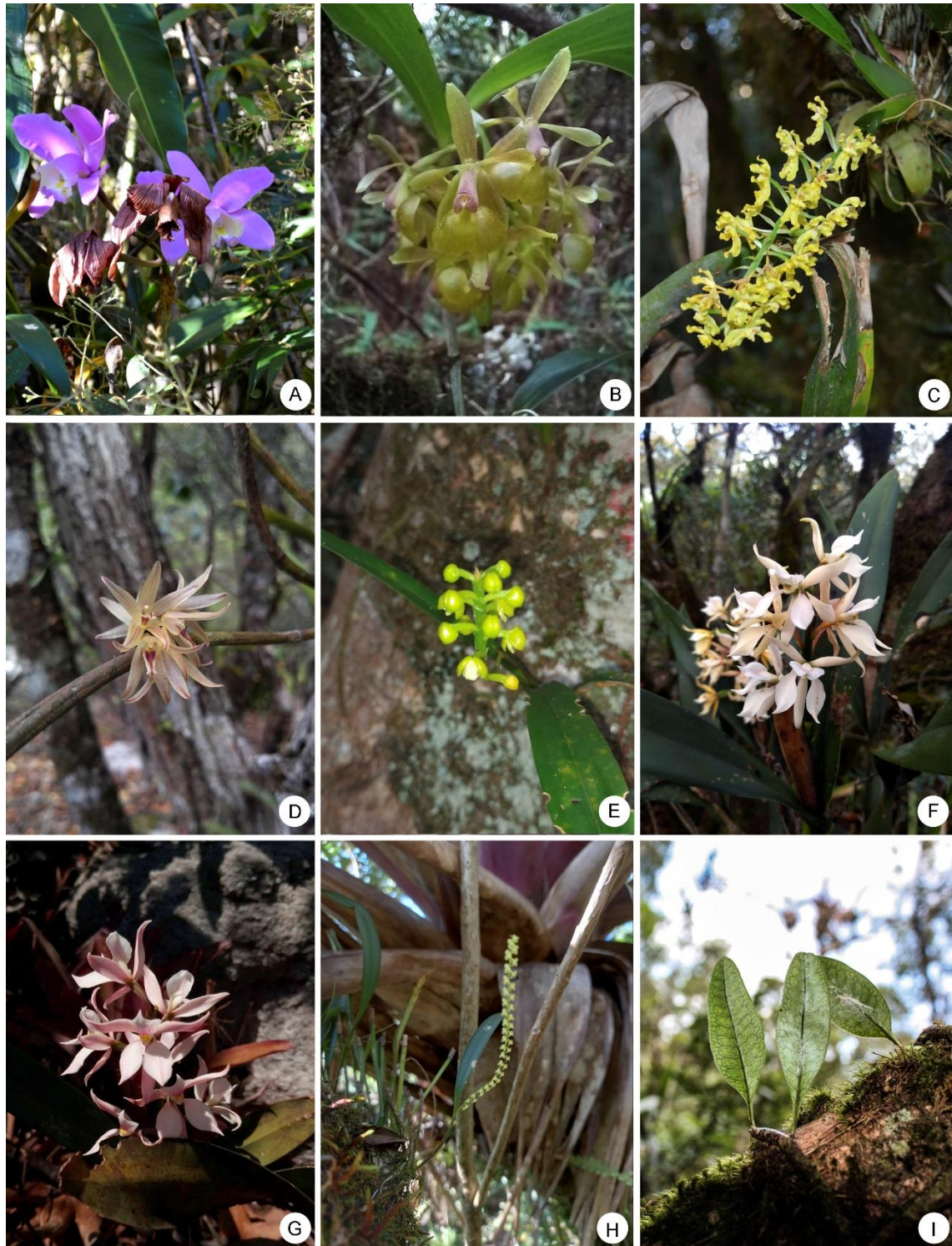
Chapadão da Serra Negra, Serra da Mantiqueira, Minas Gerais, Brasil



Prancha 1 – A-B: Araceae, A. *Anthurium scandens*, B. *Philodendron propinquum*; C-I: Bromelaiceae, C. *Neoregelia chlorosticta*, D. *Nidularium apiculatum*, E. *Nidularium ferdinandocoburgii*, F. *Tillandsia gardneri*, G. *Tillandsia geminiflora*, H. *Tillandsia stricta*, I. *Tillandsia tenuifolia*.



Prancha 2 – A-D: Bromeliaceae, A. *Vriesea bituminosa*. B. *Vriesea guttata*, C. *Vriesea heterostachys*, D. *Vriesea vagans*; E-G: Cactaceae, E. *Rhipsalis elliptica*, F. *Rhipsalis lindbergiana*, G. *Rhipsalis pilocarpa*; H: Gesneriaceae, *Nematanthus crassifolius*; I: Orchidaceae, *Anathallis liparanges*.



Prancha 3 – A-H: Orchidaceae, A. *Cattleya loddigesii*, B. *Epidendrum proligerum*, C. *Gomesa recurva*, D. *Octomeria praestans*, E. *Polystachya estrellensis*, F-G. *Prosthechea allemanoides*, H. *Stelis aprica*; I: Polypodiaceae, *Microgramma squamulosa*.