## UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

## TIAGO BÖER BREIER

## O EPIFITISMO VASCULAR EM FLORESTAS DO SUDESTE DO BRASIL

Teses apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, para a obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. João Semir

Co-orientador: Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues

Campinas, SP

JNIDADE _	BC	30	
Nº CHAMAD	ATTU	MADIN	0
To this residence to the entire transport	B74:	te /	
V	EX	-	
TOMBO BC/			
PROC 16-P.	00086-0	15	
C	Ð_		
PREÇO	11.00		
DATA 0710	7105		
NE CAD		-	
Bil	id.	3587	58

## FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

B747e

Breier, Tiago Böer

O epifitismo vascular em florestas do sudeste do Brasil / Tiago Böer Breier. -- Campinas, SP: [s.n.], 2005.

Orientador: João Semir. Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Epífitas. 2. Biogeografia. 3. Ecologia.

4. Distribuição espacial. 5. Florística.

I. João Semir. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

4. Epifitas \x Hestribuefe geografica

Título em inglês: Vascular epiphytism in forests of southeastern Brazil.

Palavras-chave em inglês (keywords): epiphytes, biogeography, ecology, spacial distribuition, floristic.

Área de concentração: Ecologia vegetal.

Titulação: Doutorado.

Banca examinadora: João Semir, Jorge Luiz Waechter, Sergius Gandolfi, Vinicius Castro

Souza, Alexandre Adalardo de Oliveira.

Data da defesa: 20/05/2005.

# BANCA EXAMINADORA

Universidade Estadual de Campinas, 20 de maio de 2005.

1- Prof. Dr. João Semir	
2- Prof. Dr. Jorge Luiz Waechter	
3- Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira	
4- Prof. Dr. Vinicius Castro Souza	
5- Prof. Dr. Sergius Gandolfi	
6- Prof. Dr. Luiza Sumiko Kinoshita	
7- Prof. Dr. George John Shepherd	

## **AGRADECIMENTOS**

A realização deste trabalho foi possível graças ao fato do Estado de São Paulo possuir uma grande rede de unidades de conservação bem organizada e distribuída, gerenciada pelo Instituto Florestal; uma robusta estrutura para pesquisa em Botânica em universidades públicas e institutos de pesquisa, com renomados professores e pesquisadores; recursos financeiros para os trabalhos de campo e processamento da informação coletada em projetos temáticos como o Biota/FAPESP e muitas pessoas as quais me apoiaram durante a realização deste trabalho.

Quero expressar meus sinceros agradecimentos ao:

- Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas e ao Laboratório de Taxonomia UNICAMP, pelo apoio logístico e infra-estrutura, corpo de professores e funcionários;
- Apoio financeiro da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Programa BIOTA/FAPESP O Instituto Virtual da Biodiversidade (www.biota.org.br) e pelo Fundo de Apoio a Pesquisa da Universidade Estadual de Campinas (FAEP UNICAMP);
- Ao Instituto Florestal de São Paulo por permitir a realização do trabalho em suas
   Unidades de Conservação;
- Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior CAPES pela bolsa de doutorado concedida;
  - Pela orientação pelos professores João Semir e Ricardo R. Rodrigues;
  - A prof. Maria do Carmo Amaral por gentilmente ceder espaço na casa de vegetação;

- Pela ajuda nos trabalhos de campo Adam Bahrami, João Breier, Jean C. Budke,
   Rodrigo B. Singer, Vinícius A. O. Dittrich, Márcia R. Andrade, Rodrigo B. Singer, Hélbia
   Nakakura e Ana Cláudia B. Breier;
- Pela ajuda nas traduções a Fabiana Umetsu, Marcus J. Gilroy Ware, André Simões e Julie H.A. Dutil;
- Pela ajuda nas análises multivariadas George J. Shepherd, e sugestões nos manuscritos Giselda Durigan, Fabiana Umetsu, Hylio Fernandes e Ana Cláudia B. Breier, e membros da pré-banca;
- Agradecimentos aos pesquisadores pela ajuda na determinação do material Ângela Martins, Fábio de Barros, Jefferson Prado, José Eduardo L. S. Ribeiro, Marcus Nadruz, Maria G. Wanderley, Renata G. Udulutsch, Rodrigo B. Singer, Vinícius A. O. Dittrich e Vinícius C. Souza;
- Aos colegas do Laboratório de Taxonomia Vegetal Rodrigo S. Rodrigues, Andrea Rodrigues, Lidyane Aona, Leonardo Meireles, Fabiano T. Farah, Flávio Soares Jr., Hélbia Nakamura, Rosana Singer, Rodrigo B. Singer, Rosilene R. Silva, Ana Paula Fortuna, Ana Cristina Aguiar (cabeção), Emerson Pansarin, Sérgio Morbiolo, Roberta M. Cerqueira, Catia Urbanetz e Karina Findanza;
- Aos colegas do Projeto Parcelas Permanentes Mariana Giannotti, Rose P. M. Souza, Natália M. Ivanauskas, Cibele Castro, Rodrigo Tsuji, Andreia Vanini, Flaviana M. de Souza, Rejane Botrel, Alexandre R. Duarte, Ana Paula G. Savassi, Daniela Sampaio, Renata G. Udulutsch, Eliton R. Silveira e Silvana Vieira;
- Aos amigos da Banda BEMOL de música orgânica livre Hylio Fernandes, Gustavo Meyer, Gustavo B. Rosa, Umberto Ito, Rossano Marchetti e Mayara Arruda;

- Aos colegas do clã Kanagawa-riu Ninjutsu Frederico J. Sousa, Leandro C. Faria, Celso O. Kaminishikawahara, Marcelo D. Yamaki, Liane K. Sataki, Evandro Sandrin, Alberto S. Alves, Heloisa P. Vieira e Ekler P. Mattos;
- Aos moradores da Ilha do Cardoso pela carinhosa acolhida Eliane Neves, Tiago Neves, Adriano Neves, Suélen Neves, Leandro Neves, Leda Neves e o seu Teteco.
- As amigas Cheng Yu Hsueh (Eva), Pei Chun Lee (Bianca), Qui Jingyi (Marina) e a Sra. Ko Lin Chin Chu por me ensinarem os segredos da culinária oriental;
- Aos amigos da Ecologia Jivanildo Miranda, Mário Almeida Neto, Márcio U. Prado, Paulo Guimarães Jr., Gustavo B. Rosa, Flávio T. C. Gomes, Andrea H. Lamberts, Ligia P. Prado, Talita Fontoura, Márcia R. Andrade, Anelisa Miranda;
  - Aos amigos do APF Algo Parecido com Futebol;
  - A Dona Aci Meyer por me acolher em sua casa;
  - A Fabiana Umetsu pelo carinho e atenção;
  - Aos meus pais João e Talita e minha irmã Ana Cláudia dos quais me orgulho muito;
  - E a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização desse trabalho.

... sonhei que era um coelhinho ...

Allan Sieber (Preto no Branco)

# SUMÁRIO

Resumo	2
Abstract	3
Introdução	4
Capítulo I - Vascular epiphytes in a savanna forest in southeastern Brazil Introduction Material and Methods Results and Discussion Conclusion References	10 13 14 16 21 22
Capítulo II - Vascular epiphytes in a neotropical seasonal forest in southeastern Brazil Introduction Material and Methods Results Discussion Literature Cited	30 33 36 30 40 43
Capítulo III - Epífitos vasculares em uma Floresta Ombrófila Densa Submontana no sudeste do Brasil Introdução Material e Métodos Resultados e Discussão Referências Bibliográficas	52 55 56 58 65
Capítulo IV - Epífitos vasculares em uma Floresta de Restinga parcialmente inundada no sudeste do Brasil Introdução Material e Métodos Resultados e Discussão Referências Bibliográficas	81 84 85 86 90
Capítulo V - Epífitos vasculares em quatro Formações Florestais do sudeste do Brasil Introdução Material e Métodos Resultados e Discussão Referências Bibliográficas	98 101 102 103 109
Conclusão	129
Referências Bibliográficas	133

## **RESUMO**

O presente estudo aborda quatro comunidades de epífitos vasculares em diferentes formações florestais do Estado de São Paulo, comparando composição florística, formas de vida, síndromes de polinização e dispersão, com base nos dados coletados em uma amostragem padronizada realizada em áreas de 10,24ha em cada formação: Floresta de Restinga (Parque Estadual Ilha do Cardoso), Floresta Ombrófila Densa Submontana (Parque Estadual Carlos Botelho), Floresta Estacional Semidecidual (Estação Ecológica Caetetus) e Cerradão (Estação Ecológica Assis). Foram registradas respectivamente 178, 161, 25 e 16 espécies de epífitos vasculares, ou seja, plantas que crescem sem contato caule-solo, incluindo plantas com estruturas haustoriais. Ao todo, nas quatro parcelas, foram registradas 277 espécies de epífitos vasculares pertencentes 109 gêneros e a 37 famílias. As maiores similaridades, no nível de espécie, foram encontradas comparando a flora das florestas mesófilas entre si e a flora das florestas higrófilas entre si, as demais comparações par a par, entre uma floresta mesófila e uma higrófila apresentaram baixos valores de similaridade. A única espécie presente nas quatro formações foi *Pleopeltis* angusta (Polypodiaceae). Em todas as áreas, holoepífitos verdadeiros foram à forma de vida com maior número de espécies. Entomofilia e anemocoria foram respectivamente às síndromes de polinização e dispersão com maior número de espécies. Estudos detalhados sobre estrutura e distribuição espacial das comunidades de epífitos indicam grandes diferenças na ocupação do espaço, de acordo com o tipo de floresta. A riqueza de epífitos apresentou diferentes respostas, de acorco com o tipo florestal, a parâmetros quantitativos dos forófitos e a parâmetros quantitativos das parcelas.

*Palavras-chaves*: epífitos vasculares, comunidades, síndromes de polinização, síndromes de dispersão, formas de vida, biogeografia, ecologia.

## **ABSTRACT**

This work presents four communities of vascular epiphytes in different forest formations in the State of São Paulo, and it compares the floristic composition, life forms, pollination and dispersal syndromes, using data collected through standardized samplings, performed in 10,24ha areas in each formation: Coastal Plain Forest (Ilha do Cardoso State Park), Submontane Rain Forest (Carlos Botelho State Park), Seasonal Semideciduous Forest (Caetetus Ecological Station) and Woody Savanna Forest (Assis Ecological Station). I sampled respectively 178, 161, 25 and 16 species of vascular epiphytes (plants that grow without stem-soil contact, including plants with haustorial structures. Altogether, in the four plots studied, there were 277 species of vascular epiphytes belonging to 109 genera and 37 families. The highest similarity values, in the species level, were found in the comparison among the flora of mesophilous forests and among the flora of hygrophilous forests; the other paired comparisons, between one mesophilous and one hygrophilous forest, presented the lowest similarities values. The only species common to all four forest formations, in the plot sampling, was *Pleopeltis angusta* (Polypodiaceae). In all areas, the life form of true holoepiphyte was the richer. Entomophily and anemocory were, respectively, the most diverse syndromes. Detailed studies on the spatial distribution of epiphyte communities suggest large differences in space occupation, according to forest type. Epiphyte richness presented different types of relationship, according to forest formation, to quantitative parameters of phorophytes and to quantitative parameters measured in the plots.

*Keywords*: vascular epiphytes, community, pollination syndromes, dispersal syndromes, life forms, biogeography, ecology

# INTRODUÇÃO

Entre as alterações desencadeadas pelo homem na natureza e intensificadas no último século, a destruição de habitats é considerada o principal processo responsável pela elevação das taxas de extinção de espécies no mundo (Henle et al. 1996). As mudanças físicas associadas com a perda de habitat e fragmentação incluem: (1) a redução da área total e recursos dos habitats nativos; (2) um incremento no isolamento dos fragmentos remanescentes e das suas populações locais; (3) mudanças significantes nas características ambientais dos fragmentos, incluindo mudanças na radiação solar, ventos e umidade - o chamado efeito de borda (Saunders et al. 1991). Nesse contexto, as unidades de conservação brasileiras assumem importante papel na preservação e manutenção da biodiversidade através da perpetuação de espécies, comunidades e ecossistemas. Os epífitos vasculares respondem diretamente ao grau de distúrbios nas florestas, conforme detectado em trabalhos realizados na Floresta Ombrófila Mista no Paraná (Borgo & Silva 2003) e nos Andes Venezuelanos (Barthlott et al. 2001). A dependência mecânica dos epífitos vasculares pelo componente arbóreo é óbvia e a conversão da vegetação florestal original em vegetação sem árvores resulta na exclusão total dos epífitos na área afetada.

A cobertura vegetal original no Estado de São Paulo pertence a dois importantes biomas continentais do Brasil, o Bioma Mata Atlântica cobrindo aproximadamente 68% da área do Estado e o Bioma Cerrado cobrindo aproximadamente 32% (IBGE 2004a). Atualmente estes biomas estão com suas áreas originais muito reduzidas e fragmentadas e, devido à grande biodiversidade que possuem, são considerados *Hotspots* para conservação biológica (Mittermeier *et al.* 1999, Myers *et al.* 2000). A transformação de florestas contínuas em fragmentos florestais circundados por uma matriz com atividades antrópicas foi um processo que substituiu e fragmentou grandes áreas de florestas na paisagem do

território paulista, principalmente nas últimas décadas (Fundação SOS Mata Atlântica/INPE 1992).

A diversidade de epífitos em florestas maduras é resultado, em parte, da variedade de ambientes disponíveis em uma única árvore e ou no dossel florestal (Hietz 1997), sendo que em algumas comunidades os epífitos vasculares apresentam marcada distribuição vertical e preferências por determinadas regiões dos forófitos (Breier 1999, Nieder et al. 2001, Rogalski & Zanin 2003, Kelly et al. 2004). A riqueza de epífitos está fortemente relacionada com parâmetros quantitativos dos forófitos - indivíduos arbóreos que portam epífitos - como o diâmetro do tronco na altura do peito (Hietz & Hietz-Seifert 1995, Hietz-Seifert et al. 1996, Breier 1999, Zotz & Vollrath 2003), o volume da copa (Zotz et al. 1999), a altura total do forófito (Kelly 1985, Breier 1999, Kersten & Silva 2002) e a idade do forófito (Merwin et al. 2003). Os valores de diversidade alfa e beta, abundância e biomassa de epífitos respondem diretamente ao estádio de desenvolvimento da floresta e intensidade dos distúrbios (Hietz-Seifert et al. 1996, Barthlott et al. 2001). A diversidade alfa responde à densidade de árvores hospedeiras (Zotz et al. 1999) e apresenta negativa correlação com a distância das árvores remanescentes isoladas da borda da floresta (Hietz-Seifert et al. 1996). Embora um estudo realizado na África tenha registrado maior riqueza de epífitos em fragmentos florestais que na floresta primária (Nkongmeneck et al. 2002) os parâmetros discutidos acima sobre estudos realizados nas Américas sugerem que epífitos vasculares são um bom grupo bioindicador do estado de conservação das florestas.

As florestas tropicais úmidas possuem grande variedade de formas de vida vegetal, apresentando componentes ou sinúsias mecanicamente independentes como as árvores, arbustos e ervas terrestres; e componentes mecanicamente dependentes da estrutura oferecida pelas árvores, como os epífitos, os hemiepífitos e as lianas, e ainda, formas

heterotróficas como as parasitas (incluindo hemiparasitas) e as saprófitas (Richards 1952). Hosokawa (1950) propõe o conceito de Quociente Epifítico (EQ), que é a proporção de espécies de epífitos em relação aos outros componentes florestais registrados em uma determinada área.

Os epífitos são mais influenciados pelo tamanho da amostra do que os demais componentes florestais, ou seja, suas curvas de acumulação de espécies por unidade de área aumentam mais que as curvas dos outros componentes florestais. Entre as causas destes padrões está o fato de que os epífitos possuem um pequeno porte e enquanto a riqueza de ervas terrestres é limitada pela área de superfície de solo disponível, os epífitos dispõem de uma ampla superfície estratificada verticalmente ao longo dos forófitos. Contudo, há a indicação de que as curvas de acúmulo de espécies epifíticas estabilizam mais rapidamente que os demais componentes florestais, no entanto, trabalhos com amostragens maiores necessitam ser realizados para elucidar esta questão (Nieder *et al.* 1999, 2001, Hietz 1997).

Gentry & Dodson (1987a) destacam a grande contribuição das formas de vida "não lenhosas" na riqueza florística das florestas tropicais, onde os epífitos, além de contribuírem com grande parte da riqueza de plantas vasculares das florestas úmidas, também apresentam considerável contribuição à flora das florestas com estacionalidade marcada (Gentry & Dodson 1987b, Breier *et al.* 2003a, Breier *et al.* 2003b, Breier *et al.* 2004).

O estudo do epifitismo nas florestas neotropicais tem atraído botânicos desde o século XIX (Schimper 1888), no entanto, inventários sobre o sinúsia epifítica são escassos no território paulista (Pinto *et al.* 1995, Dislich & Mantovani 1998, Breier *et al.* 2001, 2003a, 2003b, 2003c, 2004, Piliacklas *et al.* 2003). Considerando a recente lista de espécies da flora vascular ameaçada de extinção no Estado de São Paulo (Resolução SMA 48, de

21/09/2004), é facilmente detectável a grande quantidade de espécies epifíticas, nas diferentes categorias de ameaça. As famílias Grammitidaceae, Lomariopsidaceae, Lycopodiaceae (pteridófitas), Bromeliaceae, Gesneriaceae, Orchidaceae e Piperaceae (angiospermas) apresentam cinco ou mais espécies epifíticas em algum grau de ameaça de extinção, o que indica que medidas urgentes para o conhecimento e conservação da diversidade epifítica se fazem necessárias.

Um dos maiores problemas no estudo do epifitismo é o acesso ao dossel da floresta (Moffett 1993, Mitchell et al. 2002), o que, consequentemente, causa restrições no número de árvores amostradas (Freiberg 1996, Freiberg & Freiberg 2000, Breier et al. 2002). Assim, de modo a contornar os problemas causados pela dificuldade de estudo dos epífitos vasculares nas altas árvores das florestas tropicais, muitos trabalhos com epífitos têm sido desenvolvidos nos estratos inferiores das florestas (Kernan & Fowler 1995, Senna & Waechter 1997), em florestas de baixa estatura (Bennett 1987, Catling & Lefkovitch 1989, Zimmerman & Olmsted 1992, Kersten & Silva 2001), em formações vegetais que não possuem um dossel contínuo, como o cerrado e campos rupestres (Gottsberger & Morawetz 1993, Werneck & Espírito-Santo 2002), em pomares e áreas com atividades silviculturais (Yeaton & Gladstone 1982, Catling et al. 1986, Breier et al. 2001, Merwin et al. 2003) ou sobre uma única espécie de forófito nativo (Zotz et al. 1999, Gonçalves & Waechter 2002, 2003, Flores-Palacios & Garcia-Franco 2004). Porém, muitas vezes, os trabalhos discutidos acima registram apenas um grupo taxonômico da comunidade epifítica vascular. Houve um incremento substancial na qualidade e quantidade de estudos sobre epífitos com o surgimento de novas técnicas para obter o acesso ao dossel florestal (Lowman 2001), como o uso de equipamentos de alpinismo adaptados para escalada arbórea (Perry 1978, Nadkarni 1984, Ingram & Nadkarni 1993, Freiberg 1996, Freiberg & Freiberg 2000, Breier

et al. 2002), a instalação de guindastes (Nieder et al. 2000) e plataformas na copa das árvores (Breier et al. 2002).

Apesar do considerável acréscimo recentemente verificado no número de inventários sobre vegetação epifítica, padrões de diversidade em gradientes ambientais são dificilmente detectados devido a diferentes restrições que impedem a comparação entre os inventários: (1) Os trabalhos nem sempre são claros quanto à delimitação do objeto de estudo, ou seja, o que está sendo considerado como epífitos verdadeiros, facultativos, acidentais, parasitas, hemiparasitas e hemiepífitos. (2) Há uma grande variedade de unidades amostrais. Epífitos são amostrados em árvores ou partes destas, em áreas demarcadas sobre a superfície do solo ou incluídos em flórulas locais ou floras regionais. (3) O esforço amostral pode variar muito entre os inventários, de modo a torná-los incomparáveis, mesmo com uso de estimadores de diversidade (Wolf & Flamenco-S 2003).

Estudos em parcelas permanentes proporcionam uma excelente descrição espacial dos elementos bióticos e abióticos da paisagem, permitindo o acompanhamento da dinâmica florestal em larga escala e o teste de hipóteses sobre a manutenção da diversidade biológica à luz de mudanças climáticas globais (Condit 1995). Deste modo, o projeto temático "Diversidade, dinâmica e conservação de florestas no Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes" (BIOTA-FAPESP, 1999/09635-0), com o qual este trabalho está vinculado, aborda detalhadamente diversos aspectos descritivos de remanescentes florestais, em bom estado de preservação e desenvolvimento, em quatro formações florestais do Estado de São Paulo e tendo em vista uma futura abordagem dinâmica.

Este trabalho traz uma amostragem padronizada e distribuída em quatro diferentes formações florestais do Estado de São Paulo, do leste para o oeste, no Bioma Mata Atlântica, a Floresta de Restinga (Parque Estadual Ilha do Cardoso), a Floresta Ombrófila

Densa Submontana (Parque Estadual Carlos Botelho), a Floresta Estacional Semidecidual (Estação Ecológica Caetetus); e no Bioma Cerrado, o Cerradão (Estação Ecológica Assis). Foram estudados além da composição florística, aspectos ecológicos dos epífitos vasculares, como formas de vida, síndromes de polinização e dispersão, distribuição horizontal e vertical. Os capítulos a seguir estão redigidos na forma de artigos sendo um para cada formação florestal e um quinto artigo comparativo entre a florística, formas de vida, síndromes de polinização e dispersão para as quatro áreas.

# CAPÍTULO I

## **Edinburgh Journal of Botany**

# VASCULAR EPIPHYTES IN A SAVANNA FOREST IN SOUTHEASTERN BRAZIL

T. B. Breier<sup>1</sup>, A. P. G. Savassi<sup>2</sup>, R. R. Rodrigues<sup>3</sup> & J. Semir<sup>4</sup>

E-mail: tiagobreier@gmail.com

Short running title: VASCULAR EPIPHYTES IN A SAVANNA FOREST.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, UNICAMP, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Agroecossistemas, ESALQ - USP, 13418-900, Piracicaba, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ - USP, 13418-900, Piracicaba, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup> Departamento de Botânica, UNICAMP, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brazil.

## **ABSTRACT**

This study detailed the patterns of distribution and ecological aspects of a vascular epiphyte community in a savanna forest in Assis Ecological Station, county of Assis, State of São Paulo, Brazil. An area of permanent plot in 10.24ha was sampled in a floristic survey and in 1.2ha, the vascular epiphyte community was sampled in a detailed study on its horizontal and vertical distribution in 2510 trees with diameter at breast height (dbh)  $\geq$  5cm. In the floristic survey, 16 species belonging to 11 genera and five families of vascular epiphytes were recorded. The richest family was Polypodiaceae (fern), with seven species, followed by Bromeliaceae, with four species, then Orchidaceae, with three species, and finally Viscaceae and the fern Vittariaceae, with one species each. The number of epiphytic species per phorophyte showed significant and negative relationship to total phorophyte height but not to phorophyte dbh. Number of epiphyte species per plot was not related to biotic plot characteristics as average dbh, average tree height, or number of tree individuals per plot. Epiphytes occur mainly in the basal intervals from the ground to two meters in vertical distribution. Co-occurrence of epiphyte species showed a random pattern in the cerradão community where the study was carried out. In the epiphytic species community of cerradão, the most frequent habit was holoepiphytic; wind-dispersal and animalpollination were the most common syndromes.

Keywords: cerrado, cerradão, savanna forest, vascular epiphytes, community, seasonal dry vegetation, Assis Ecological Station, pollination syndromes, dispersal syndromes, habit, Biota Program

## **RESUMO**

Este estudo detalhou os padrões de distribuição e aspectos ecológicos de uma comunidade de epífitos vasculares no cerradão da Estação Ecológica Assis, município de Assis, Estado de São Paulo, Brasil. Uma área de 10,24ha foi amostrada no inventário florístico e em 1,2ha, a comunidade de epífitos vasculares foi amostrada em um estudo detalhado de sua distribuição horizontal e vertical em 2510 árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) > 5cm. No inventário florístico, foram registradas 16 espécies, pertencentes a 11 gêneros e cinco famílias de epífitos vasculares. A família mais rica foi Polypodiaceae (pteridófita), com sete espécies, seguida por Bromeliaceae com quatro, Orchidaceae com três, Viscaceae e pela pteridófita Vittariaceae com uma espécie cada. O número de espécies de epífitos por forófito mostrou relação significativa e negativa com a altura total do forófito, mas não com o DAP do forófito. O número de espécies de epífitos por parcela não esteve relacionado com a média do DAP das árvores da parcela, nem com a média da altura total das árvores e nem com o número de indivíduos arbóreos por parcela. Os epífitos ocorreram preferencialmente entre zero e dois metros a partir do solo, na distribuição vertical. Quanto à co-ocorrência, as espécies epifíticas apresentaram um padrão aleatório. Na comunidade de epífitos do cerradão, o hábito mais frequente foi o holoepifitismo; a dispersão anemocória e a polinização zoofílica foram as síndromes mais frequentes.

Palavras-chaves: cerrado, cerradão, savana lenhosa, epífitos vasculares, comunidade, vegetação estacionalmente seca, Estação Ecológica Assis, síndromes de polinização, síndromes de dispersão, hábito, programa Biota

## **INTRODUCTION**

Schimper (1888) was the first to work with neotropical vascular epiphytic flora, and he suggested that the increase of the dry season caused the reduction of richness in vascular epiphytic flora. Gentry & Dodson (1987) sampled all vascular plants in three plots, each in a different forest type along a moisture gradient in Ecuador, and concluded that although richness of vascular epiphytes is reduced in forests with a marked dry season, epiphytes are characteristically present even in dry neotropical forests. In 1892, Eugenio Warming published a classic work on cerrado vegetation, which discussed the near complete absence of vascular epiphytes in this ecosystem, in Lagoa Santa, Minas Gerais, Brazil, and attributed part of this absence to the dry climate. However, Warming compiled a list of around 80 species of vascular epiphytes as well as some mistletoes and parasitic plants that were still present in neighbouring regions (Warming, 1973).

Some studies of vascular epiphytes have been done in Brazilian sites with clearly marked dry season. Epiphytes have been sampled in Amazonian savanna (Gottsberger & Morawetz, 1993), rupestrian field (Werneck & Espirito-Santo, 2002), and seasonal forests in Southeastern Brazil (Dislich & Mantovani, 1998). Angiosperm epiphytes were studied in seasonal forests in Southeastern Brazil (Pinto *et al.*, 1995).

The Brazilian Cerrado Biome is one of the richest savanna biomes in the world and it is home to an immensely diverse array of flora and fauna (Oliveira-Filho & Ratter, 2002). It is considered one of the world's biodiversity hotspots, and therefore a priority for biodiversity conservation (Mittermeier et al., 1999; Myers et al. 2000). A phytogeographic analysis of the woody species composition, made for the Cerrado Biome, suggested that the vegetation therein is very heterogeneous and São Paulo has higher tree and shrub diversity when compared to other Brazilian cerrado areas (Ratter *et al.*, 2003). Cerrado vegetation in

São Paulo can be divided into two main types: (1) cerradão, which is made up of almost closed woodland composed mainly of trees of the same species found in cerrado, but of larger size and therefore casting considerably more shade so that ground vegetation is much reduced, and (2) open vegetation of cerrado with substantial ground vegetation (Oliveira-Filho & Ratter, 2002; Durigan *et al.*, 2003).

The aim of this study was to examine the vascular epiphyte community in a savanna forest, and register its species, life forms, pollination and dispersal syndromes. The study also describes epiphyte horizontal and vertical distribution patterns associated to biotic characteristics of the phorophytes, and it tests the possibility of co-occurrence of epiphytic species.

#### MATERIAL AND METHODS

This study was carried out on a permanent plot of 10.24ha located in the cerradão terrain of Assis Ecological Station, county of Assis, São Paulo, Brazil (50°22'W 22°35'S). The altitude of the Ecological Station varies between 520m and 590m above sea level and the vegetation is cerrado *lato sensu*, where cerradão is the dominant vegetation type (physiognomy - henceforth) (Durigan *et al.*, 1999). Average annual precipitation was 1401.4mm, and average annual temperature was 22.1°C, at 58 month of observation in Assis Meteorological Station (CIIAGRO - Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas / Instituto Agronômico / São Paulo, unpublished data).

A floristic inventory of vascular epiphytes was compiled in the 10.24ha mentioned before (320x320m) divided in 256 permanently delimited square plots of roughly 20x20m each. Horizontal and vertical distribution was sampled in an area of 1.2ha, comprising 30 of the plots, selected at random. In addition to the floristic inventory, other records were made

in each of the smaller plots using two sampling units. One was a simple list of epiphytes occurring in the plot, and the other was a per tree measurement of every tree with diameter at breast height > 5cm (1.3m above the soil). Therefore, species that were present in a given plot, but occurred on tree excluded from the other sampling, for example, in dead trees, trees thinner than 5cm, on climbers, or on the soil, were included only in the first of the two measurements. When trees were forked, so that they had two or more diameters at breast height, those diameters were added together. Rather than measuring the exact height at which the specimens occurred, a simpler but no less effective method was used. The trees were simply divided into intervals of one meter, and the interval in which the epiphyte occurred was recorded. For example, a specimen occurring at 1.83m was recorded as being in interval 2 (henceforth referred to as I2). Data on the trees themselves (species, dbh and height) were provided by a thematic project carried out in the same plots as this study: 'Diversidade, dinâmica e conservação de florestas no Estado de São Paulo: 40ha de Parcelas Permanentes' (Diversity, Dynamics, and Conservation in the Forests in the State of São Paulo: 40ha of Permanent Plots) (Biota / FAPESP 1999/09635-0).

Fieldwork was conducted in January 2002 and species vouchers were deposited at UEC, SPSF and ESA Herbaria. This work sampled all plants that were growing on other plants or trees and that did not have any stem-soil contact (Benzing 1990), thus climbers were not registered. The pollination syndromes for the recorded plants are based on Proctor et al. (1996), and for Orchidaceae, criteria follow van Der Pijl & Dodson (1969) and Dressler (1993). Dispersion syndromes are according to van Der Pijl (1969) and Gentry & Dodson (1987).

To predict the number of species that might be found in a larger area, a jackknife estimate (Krebs, 1999) - based on the observed frequency of rare species in the community

- was used. Regression analyses were applied using Bioestat 3.0 Software (Ayres *et al.*, 2003).

Ecosim7 software (Gotelli & Entsminger, 2004) was used in order to investigate patterns of species co-occurrence in a presence-absence matrix, and both the C-score and Checkerboard co-occurrence indexes were applied. EcoSim7 generates 5000 random matrices by default in order to if check that the results are not given by chance. Two hypotheses were considered: H0= all epiphytes show a random pattern, and H1= all epiphytes do not show a random pattern. The C-score index measures the average number of checkerboard units between all possible pairs of species. In a competitively structured community, results generated by C-score should be significantly larger than expected by chance. In order to calculate the Checkerboard index, EcoSim7 scans the matrix rows and tabulates the number of species pairs that never co-occur on any site. In a competitively structured community, there should be more Checkerboard pairs of species than would be expected by chance. For these analyses, the simulation algorithm used fixed rows and fixed columns.

To investigate whether intervals of height form clusters according to species occurrence and whether species form clusters according to height intervals, a Two-Way Indicator Species Analysis - TWINSPAN (Hill 1979) was applied using PC-Ord4 program.

#### RESULTS AND DISCUSSION

In 10.24ha of cerradão, 16 species, 11 genera and five families of vascular epiphytes were recorded. The richest family was Polypodiaceae with seven species, Bromeliaceae with four and Orchidaceae with three species. For Viscaceae and Vittariaceae, only one species of each was found (Table 1). A similar richness pattern was reported to seasonal

montane forests in Argentina for Brown (1990) where Polypodiaceae was the richest family, followed by Bromeliaceae and Orchidaceae, respectively. In other studies focusing vascular epiphytes carried out in Brazilian forests, the richest families were Orchidaceae, Bromeliaceae and Polypodiaceae, respectively (Waechter, 1986; Fontoura et al., 1997; Waechter, 1998; Kersten & Silva 2001; Kersten & Silva, 2002), but in Amazonian Forest, Araceae presents more species than Polypodiaceae (Ribeiro et al., 1999). On fig trees (Ficus organensis (Miq.) in Southern Brazil, the families Cactaceae and Piperaceae also contain more species than Polypodiaceae (Gonçalves & Waechter, 2002; Gonçalves & Waechter, 2003). Polypodiaceae was not found on individuals of Vellozia piresiana L.B. Sm. (Werneck & Espírito-Santo, 2002) and one study showed it as the most species-rich family in the epiphyte community (Dislich & Mantovani, 1998). Although Polypodiaceae was the family presenting more species in the epiphytic community of the cerradão, this number is smaller than what is found in 'hygrophillous forests' (Waechter, 1986; Fontoura et al., 1997; Dittrich et al., 1998; Waechter, 1998; Kersten & Silva, 2001; Kersten & Silva, 2002). Galvani & Baptista (2004) registered six Bromeliaceae, four Polypodiaceae and one Cactaceae as epiphyte species in a subtropical savanna in the State of Rio Grande do Sul.

Microgramma persicariifolia (Schrad.) C.Presl was found in a permanent plot area, but it had contact stem-soil contact like a liana, thus it was not considered as a vascular epiphyte in this study. Other species of vascular epiphytes were registered in Assis Ecological Station but outside permanent plot: Aechmea bromeliifolia (Rudge) Baker, Aechmea distichantha Lem., Polypodium squalidum Vell. Outside the plot, other species were present in riparian forests at the Ecological Station: Billbergia distachia (Vell.) Mez, Campylocentrum aromaticum Barb.Rodr., Campylocentrum grisebachii Cogn., Oncidium pumilum Cogn., Pleurothallis pubescens Lindl. and Pleurothallis saundersiana Rchb.f.

All epiphytic species registered in 10.24ha were also registered in the detailed sample area of 1.2ha (Table 2). A jackknife estimate of species richness was calculated from the number of species in the 30 plots (1.2ha) and gave a result of 13 to 30 species (with 99% confidence), which was consistent with the number of species found - 16.

The most frequently occurring life form of vascular epiphytes was holoepiphytes, with 14 species. One species of mistletoe and one of a facultative epiphyte were also recorded (Table 1). The absence of hemiepiphytes is consistent with the absence of Araceae, Moraceae and other families of hemiepiphytes usually found in Brazilian forests (Waechter, 1986; Fontoura *et al.*, 1997; Dislich & Mantovani, 1998; Dittrich *et al.*, 1998; Waechter, 1998; Kersten & Silva, 2001). The only species with a facultative habit was *Epidendrum elongatum* Jacq., which showed preference to grow on the ground level in the study site.

All phanerophytic holoepiphytes showed animal-pollination syndromes (Table 1), and the importance of animals with pollen vectors for epiphytic plants was emphasized by Gentry & Dodson (1987). The commonest dispersal syndrome in the epiphyte community was sporochory, which was present in by 11 species. Additionally, two species presented pogonochory, making a total of 13 species whose seeds are dispersed by wind. Only three species were zoochoric (Table 1). The frequency of anemochoric species in the epiphytic community was stressed in other studies in Brazil (Dittrich *et al.*, 1998; Gonçalves & Waechter, 2003).

In the area of 1.2ha, all species of vascular epiphytes were recorded and sampled in the two aforementioned units - plots (n=30, with presence of epiphytes on 28) and trees (n=2418, with presence of epiphytes on 64) (Table 2). Epiphyte species presence was checked in the whole plot, but some plots did not present any epiphyte on trees. The four

most frequent species on phorophytic individuals were ferns, including some which used poikilohydry (*Pleopeltis angusta* Humb. & Bonpl. ex Willd., *Pleopeltis astrolepis* (Liebm.) E. Fourn.) or deciduous fronds (*Polypodium catharinae* Langsd. & Fisch.) as strategies to survive during dry periods (Benzing, 1986). In other epiphytic communities, some fern species are also the most common epiphytes, given the horizontal distribution (Waecheter, 1998; Kersten & Silva, 2001; Kersten & Silva, 2002; Gonçalves & Waechter, 2002).

The phorophyte trees with vascular epiphytes belonged to 13 families, 16 genera and 19 species. *Tapirira guianensis* Aubl. and *Myrcia guianensis* (Aubl.) DC. seem to be the main phorophyte species because they were the most frequent tree species with recorded epiphytes and showed the highest number of epiphyte species present (Table 3). The epiphytic species preference for any phorophytic species was not tested because of few number or recordings on each phorophyte species.

The dbh of all of sampled trees (n=2390) varied from 5cm to 62.1cm and the average dbh of all trees with gathering vascular epiphytes (n=61) was 11.6cm. This average was significantly higher (t test, p<0.018) than the average dbh of trees without epiphytes (9.73cm; n=2329). A similar calculation could be made for average total tree height, where the trees with epiphytes (n=63) presented an average of 6.90m and trees without epiphytes (n=2315) were 7.49m high, these values were not being significantly different (Mann-Whitney test, p<0.162). The estimated height of sampled trees varied between 1m and 16m (n=2378). Richness of epiphyte species was negative related to tree height (n=63, r²=0.085, p<0.019) (Figure 1) and it was not related to dbh (n=61, r²=0.005, p<0.609). In others studies, richness of epiphyte species showed a strong positive relationship with dbh (Hietz & Hietz-Seifert, 1995; Hietz-Seifert *et al.*, 1996; Zotz & Vollrath, 2003) and height (Kelly, 1985; Kersten & Silva, 2002).

The epiphyte species co-occurrence matrix used by the C-score index was similar to the average of the 5000 matrices simulated from the original data (p>0.1, in 30 runs). Therefore compared to the simulated universe of random matrices with identical row and column values for their totals, the epiphyte co-occurrence matrix expected by chance, and epiphyte species co-occurrence, showed a random pattern. The Checkerboard index is defined as the number of species pairs in a matrix that shows a pattern of perfect "checkerboards" and never co-occur, which would produce variations in the checkerboard pattern. The result of the Checkerboard index for the epiphyte co-occurrence matrix was only a bit more than the average of the simulated matrices and was not significant (p>0.01, in 30 runs). In consistency with this result, epiphyte species showed a random pattern, but considering the probability (p<0.1, in 30 runs), the species were not random.

The epiphytes growing in the cerradão usually occurred below six meters. This was hardly a surprise, given that the height average of phorophytes was 6.90m, though some of the sampled trees were as tall as 16m. The richest height interval in species was between one and two meters and all species were registered between ground and two meters. *Pleopeltis angusta* Humb. & Bonpl. ex Willd. was the only species that occurred at heights between four and six meters, and was the most frequent and abundant species (Table 4). In a coastal plain forest of State of Paraná, Kersten & Silva (2001) also detected that basal intervals (zero at two meters) showed more richness of epiphytes.

The number of vascular epiphyte species was not related to the number of trees in each plot (n=30,  $r^2$ =0.016, p<0.506), nor with the dbh average per plot (n=30,  $r^2$ =0.007, p<0.654) or height average of trees per plot (n=30,  $r^2$ =0.024, p<0.578). Number of trees per plot varied from 32 to 110, with an average of 80.6 trees per plot, the average of tree dbh

per plot varied between 7.2 and 11cm, with an average of 8.3cm, and the average of total tree height per plot varied between 6 and 9.25m, with average of 7.33m.

#### **CONCLUSION**

This is the most extensive study of a vascular epiphyte community in a Neotropical savanna forest to date, both in terms of its sampled area size (floristic survey: 10.24ha, detailed survey: 1.2ha) and in terms of the number of trees sampled (n= 2418 in 1.2ha). This study details the patterns of distribution and of ecological aspects of its synusia in a Brazilian cerradão. The 1.2ha sampled area was sufficient to contain all species that occur in the 10.24 ha sampled in floristic survey.

The number of epiphytic species in cerradão is lower when compared to other Brazilian forest areas, although the cerradão does have a characteristic species pool. The epiphytic species community of the cerradão has the same patterns as the rainforest, in the sense that the most frequently occurring life form is the holoepiphyte, and that wind-dispersal and animal-pollination are the most common syndromes.

Epiphyte species distribution in cerradão was not related to phorophyte characteristics such as dbh or height. Number of epiphyte species per plot was not related to biotic plot characteristics such as dbh average, average tree height, or number of tree individuals per plot. The co-occurrence of epiphytes species showed only a random pattern in cerradão community, with no specific co-occurrence preferences. All species recorded on trees appeared in the first two meters height, though two additional species were not encountered on trees. Thus the epiphytes preferred environments more protected from sunlight and wind. The most abundant species were ferns, including some which used poikilohydry or deciduous fronds strategies to survive during dry periods.

#### **ACKNOWLEDGMENTS**

We would like to thank the Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal and Departamento de Botânica of the Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP and Parcelas Permanentes Biota FAPESP, for logistic support and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES for the PhD scholarship for the first author. Many thanks for supporting and company during fieldwork to Adam Bahrami (Harvard University, Department of Organismic & Evolutionary Biology). Thanks to Marcus J. Gilroy Ware (Hampshire College, School of Cognitive Science), André Simões (Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP), Julie H.A. Dutil (Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP) and Fabiana Umetsu (Universidade de São Paulo - USP) for reviewing the English version. Thanks to George J. Shepherd (Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, Instituto de Biologia) for his support in multivariate analysis and comments on the manuscript. Thanks to Giselda Durigan (Instituto Florestal de São Paulo, Estação Ecológica Assis) for her comments on the manuscript.

## **REFERENCES**

AYRES, M., AYRES, M. Jr., AYRES, D. L. & SANTOS, A. A. S. (2003). *BioEstat 3.0*, aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e biomédicas. Belém: Sociedade Civil Mamirauá.

BENZING, D. H. (1986). The vegetative basis of vascular epiphytism. Selbyana 9:23-43.

BENZING, D. H. (1990). Vascular epiphytes: General biology and related biota.

Cambridge: Cambridge University Press.

- BROWN, A. D. (1990). El epifitismo en las selvas montanas del Parque Nacional "El Rey", Argentina: Composición florística y patrón de distribución. *Revista de Biologia Tropical* 38(2A):155-166.
- DISLICH, R. & MANTOVANI, W. (1998). A flora de epífitas vasculares da reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira" (São Paulo, Brasil). Boletim Botânico da Universidade de São Paulo 17:61-83.
- DITTRICH, V. A. O., KOZERA, C. & SILVA, S. M. (1998). Levantamento florístico dos epífitos vasculares do Parque Barigüi, Curitiba, Paraná, Brasil. *Iheringia: Série Botânica* 52:11-21.
- DRESSLER, L. R. (1993). *Phylogeny and classification of the orchid family*. Cambridge: Harward University Press.
- DURIGAN, G., BACIC, M. C., FRANCO G. A. D. C. & SIQUEIRA M. F. (1999).

  Inventário florístico do cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. *Hoehnea* 26(2):149-172.
- DURIGAN, G. SIQUEIRA, M. F., FRANCO, G. A. D. C., BRIDGEWATER, S. & RATTER, J. A. (2003). The vegetation of priority areas for cerrado conservation in São Paulo State, Brazil. *Edinb. J. Bot.* 60(2):217-241.
- FONTOURA, T., SYLVESTRE L. S., VAZ, A. M. S. F. & VIEIRA, C. M. (1997). *Epífitas vasculares, hemiepífitas e hemiparasitas da Reseverva Ecológica de Macaé de Cima*. Pp.89-101. In Lima, H. C. & Guedes-Bruni, R. R. (eds.). Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica. Rio de Janeiro: Jardim Botânico.

- GALVANI, F. R. & BAPTISTA, L. M. R. (2004). Flora do Parque Estadual do Espinilho Barra do Quaraí/RS. *Revista da Faculdade de Zoologia, Veterinária e Agronomia*. 10:148-168.
- GENTRY, A. H. & DODSON, C. (1987). Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74:205-233.
- GONÇALVES, C. N. & WAECHTER, J. L. (2002). Epífitos vasculares sobre espécimes de *Ficus organensis* isolados no norte da Planície Costeira do Rio Grande do Sul: Padrões de abundância e distribuição. *Acta Botânica Brasílica* 16(4):429-441.
- GONÇALVES, C. N. & WAECHTER, J. L. (2003). Aspectos florísticos e ecológicos de epífitos vasculares sobre figueiras isoladas no norte da planície costeira do Rio Grande do Sul. *Acta Botânica Brasílica* 17(1):89-100.
- GOTELLI, N. J. & ENTSMINGER, G. L. (2004). *Ecosim: nulls models software for ecology*. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, Burlington. VT05465 URL: (http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm).
- GOTTSBERGER, G. & MORAWETZ, W. (1993). Development and distribution of the epiphytic flora in an Amazonian savanna in Brazil. *Flora* 188:145-151.
- HIETZ, P. & HIETZ-SEIFERT, U. (1995). Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6:719-728.
- HIETZ-SEIFERT, U., HIETZ, P. & GUEVARA, S. (1996). Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 75:103-111.
- HILL, M. O. (1979). TWINSPAN A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Ithaca: Cornell University.

- KELLY, D. L. (1985). Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. *Journal of Biogeography* 12:223-241.
- KERSTEN, R. A. & SILVA, S. M. (2001). Composição florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta da planície litorânea na Ilha do Mel, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 24(2):231-226.
- KERSTEN, R. A. & SILVA, S. M. (2002). Florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta ombrófila mista aluvial do rio Barigüi, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25(3):259-267.
- KREBS, C. (1999). Ecological methodology. Menlo Park: Benjamin Cummings.
- MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., MYERS, N. & ROBLES GIL, P. (1999).

  Hotspots: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions.

  Cidade do México: Conservation International.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., FONSECA, G. A. B & KENT J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. & RATTER, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. Pp.91-120. In Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of Neotropical Savanna*. New York: Columbia University Press.
- PINTO, A. C. R., DEMATTÊ, M. E. S. P. & PAVANI, M. C. M. D. (1995). Composição florística de epífitas (Magnoliophyta) em fragmento de floresta no município de Jaboticabal, SP, Brasil. *UNESP* 23(2):283-289.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. (1996). *The natural history of pollination*. London: Harper-Collins Publishers.

- RATTER, J. A., BRIDGEWATER, S. & RIBEIRO, J. F. (2003). Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinb. J. Bot.* 60(1):57-109.
- RIBEIRO, J. E. L. S., HOPKINS, J. J. G., VICENTINI, A., SOTHERS C. A. COSTA, M. A. S., BRITO, J. M., SOUZA, M. A. D., MARTINS, L. H. P., LOHMANN, L. G., ASSUNÇÃO, P. A. C. L., PEREIRA, E. C. SILVA, C. F., MESQUITA, M. R., PROCÓPIO, L. C. (1999). Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. INPA, Manaus. 816 pp.
- SCHIMPER, A. F. W. (1888). Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena: Gustav Fischer.
- VAN DER PIJL, L. (1969). *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer-Verlag.
- VAN DER PIJL, L. & DODSON, C. H. (1969). Orchid flowers; their pollination and evolution. Miami: University of Miami Press.
- WAECHTER, J. L. (1986). Epífitos vasculares da Mata Paludosa do Faxinal, Torres, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia: Série Botânica* 34:39-49.
- WAECHTER, J. L. (1998). Epifitismo vascular em uma floresta de restinga do Brasil subtropical. *Ciência & Natura* 20:43-66.
- WARMING, E. (1973). Lagoa Santa. São Paulo: Livraria Itatiaia Ed.
- WERNECK M. S. & ESPÍRITO-SANTO, M. M. (2002). Species diversity and abundance of Vascular Epiphytes on Vellozia peresiana in Brazil. *Biotropica* 34(1):51-57.
- ZOTZ, G. & VOLLRATH, B. (2003). The epiphyte vegetation of the palm Socratea exorrhiza correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology* 19:81-90.

Table 1. Families and species of vascular epiphytes sampled in 10.24 ha of Cerradão, Estação Ecológica Assis, São Paulo, Brazil. Pollination syndromes (PS), dispersal syndromes (DS) and habit (HA). ANE: anemophily, ENT: entomophily, ORN: ornithophily; SPO: sporochory, POG: pogonochory, ORN: ornithochory, CHI: chiropterochory; FAC: facultative, HOL: holoepiphyte, HPA: hemi-parasitic.

Family	Species	PS	DS	HA
Bromeliaceae	Acanthostachys strobilacea (Schult.f.) Klotzsch	ORN	ORN	HOL
	Billbergia zebrina (Herb.) Lindl.	ORN	CHI	HOL
	Tillandsia pohliana Mez	ORN	POG	HOL
	Tillandsia recurvata (L.) L.	ENT	POG	HOL
Orchidaceae	Catasetum fimbriatum (E. Morren) Lindl. & Paxton	ENT	SPO	HOL
	Epidendrum elongatum Jacq.	ENT	SPO	FAC
	Rodriguesia decora Rchb. f.	ENT	SPO	HOL
Polypodiaceae	Microgramma squamulosa (Kaulf.) de la Sota	-	SPO	HOL
	Microgramma vacciniifolia (Langsd. & fisch.) Copel.	-	SPO	HOL
	Pleopeltis angusta Humb. & Bonpl. ex Willd.	-	SPO	HOL
	Pleopeltis astrolepis (Liebm.) E. Fourn.	-	SPO	HOL
	Polypodium catharinae Langsd. & Fisch.	-	SPO	HOL
	Polypodium hirsutissimum Raddi	-	SPO	HOL
	Polypodium latipes Langsd. & Fisch.	-	SPO	HOL
Viscaceae	Phoradendron falcifrons (Hook. & Arn.) Eichler	ANE/ENT	ORN	HPA
Vittariaceae	Vittaria lineata (L.) Sm.	-	SPO	HOL

Table 2. Occurrence of vascular epiphytes in the 1.2ha sampled area in Estação Ecológica de Assis; plots (n=30, 28 with epiphytes) and trees (n=2510, 64 with epiphytes).

Species	Plot	Tree
Pleopeltis angusta	18	32
Microgramma squamulosa	12	14
Polypodium catharinae	9	5
Polypodium hirsutissimum	3	2
Rodriguesia decora	3	2
Pleopeltis astrolepis	2	6
Tillandsia pohliana	2	4
Tillandsia recurvata	2	2
Microgramma vacciniifolia	2	1
Polypodium latipes	1	3
Acanthostachys strobilacea	1	2
Catasetum fimbriatum	1	1
Epidendrum enlongatum	1	1
Vittaria lineata	1	1
Phoradendron falcifrons	1	0
Billbergia zebrina	1	0

Table 3. Families and species of phorophytes sampled in the 1.2ha of Cerradão, Estação Ecológica Assis; number of phorophytic individuals with vascular epiphytes (NPI) and maximum number of vacular epiphytic species growing on any given phorophytic individual (NES).

Family	Species	NPI	NES
Anacardiaceae	Tapirira guianensis Aubl.	8	3
Annonaceae	Xylopia aromatica (Lam.) Mart.	2	1
Asteraceae	Gochnatia polymorpha (Less.) Cabrera	1	1
Bombacaceae	Eriotheca gracilipes (K. Schum.) A. Robyns	1	1
Caesalpiniaceae	Copaifera langsdorffii Desf.	5	1
Fabaceae	Machaerium acutifolium Vogel	4	1
	Machaerium brasiliense Vogel	1	1
	Platypodium elegans Vogel	1	1
Lauraceae	Nectandra cuspidata Nees & Mart.	1	2
	Ocotea corymbosa (Meisn.) Mez	6	1
Lythraceae	Lafoensia pacari A. StHil.	2	1
Monimiaceae	Siparuna guianensis Aubl.	1	1
Myrsinaceae	Rapanea umbellata (Mart.) Mez	3	1
Myrtaceae	Myrcia guianensis (Aubl.) DC.	5	3
	Myrcia lingua (O. Berg) Mattos & D. Legrand	2	1
	Myrcia venulosa DC.	1	1
Rubiaceae	Amaioua intermedia Mart.	1	1
	Faramea montevidensis (Cham. & Schldl.) DC.	1	1
Vochysiaceae	Vochysia tucanorum Mart.	3	1

Table 4. Two-way ordered table of vascular epiphytes in the Estação Ecológica Assis. (n=64 trees). Columns represent height intervals of 1m. Cutting levels (0, 2, 5, 10, 15). The numbers in the cells represent `pseudospecies´ (Hill, 1979).

Species	I1	I2	I3	I4	I5	I6			
Acanthostachys strobilacea	-	1	2	-	-	-	0	0	0
Rodriguesia decora	1	2	1	-	-	-	0	0	0
Tillandsia recurvata	1	-	-	-	-	-	0	0	1
Tillandsia pohliana	2	2	-	-	-	-	0	0	1
Catasetum fimbriatum	2	-	-	-	-	-	0	0	1
Polypodium hirsutissimum	1	1	-	-	-	-	0	0	1
Epidendrum enlongatum	-	1	-	-	-	-	0	0	1
Polypodium latipes	2	1	-	-	-	-	0	0	1
Microgramma vacciniifolia	1	1	-	-	-	-	0	0	1
Microgramma squamulosa	3	3	2	1	-	-	0	1	
Polypodium catharinae	2	2	-	1	-	-	0	1	
Pleopeltis angusta	4	5	5	3	2	1	1	0	
Pleopeltis astrolepis	2	2	2	2	-	-	1	0	
Vittaria lineata	-	1	-	1	1	-	1	1	
	0	0	0	1	1	1			
	0	0	1	0	1	1			

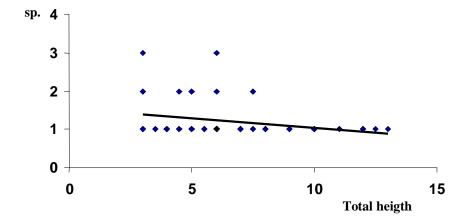


Figure 1. Relationship between total height of phorophytes (m) and number of vascular epiphyte species in Assis Ecological Station, São Paulo, Brazil (n=63,  $r^2=0.085$ , p<0.019\*).

# Capítulo II

# **Biotropica - The Association for Tropical Biology and Conservation**

Short running authors: Breier, Rodrigues and Semir

Short running title: VASCULAR EPIPHYTES IN A SEASONAL FOREST

# VASCULAR EPIPHYTES IN A SEASONAL SEMIDECIDUOUS FOREST IN SOUTHEASTERN BRAZIL

Tiago B. Breier<sup>1</sup>, Geraldo A. D. C. Franco<sup>2</sup>, Ricardo R. Rodrigues<sup>3</sup> & João Semir<sup>4</sup>

E-mail: tiagobreier@gmail.com

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, UNICAMP, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Divissão de Dasonomia, Instituto Florestal, 02377-000, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ - USP, 13418-900, Piracicaba, São Paulo, Brazil

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup> Departamento de Botânica, UNICAMP, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brazil.

# **ABSTRACT**

This study detailed floristic composition, distribution patterns and ecological aspects of a vascular epiphyte community in a seasonal forest in Caetetus Ecological Station, county of Gália, State of São Paulo, Brazil. An area 10.24ha was sampled in a floristic survey and in 1.2ha, the vascular epiphyte community was sampled in a detailed study on its horizontal and vertical distribution in 1287 trees with diameter at breast height > 5cm. In the floristic survey, 25 species, 17 genera and nine families were recorded. The most common family was Polypodiaceae with six species, followed Cactaceae and Piperaceae with four, then Bromeliaceae and Orchidaceae with three species each, Aspleniaceae with two and finally Araceae, Viscaceae and Vittariaceae with one species each. Number of epiphytic species per phorophyte showed significant and positive relationships to phorophyte diameter at breast height and total phorophyte height. Number of species per plot was not related to diameter at breast height average, average tree height or number of tree individuals per plot. Multivariate analysis showed that vascular epiphytes in seasonal forest didn't present a soilcanopy gradient. Peperomia circinnata Link. was the most frequent species in the horizontal distribution. In epiphytic species community the most frequent habit was holoepiphytic; wind-dispersal and animal-pollination were the most common syndromes.

Keywords: seasonal semideciduos forest, vascular epiphytes, community, horizontal distribution, vertical distribution, pollination syndromes, dispersal syndromes, life forms, Caetetus Ecological Station

#### RESUMO

Este estudo apresenta a composição florística, os padrões de distribuição e aspectos ecológicos dos epífitos vasculares em uma Floresta Estacional Semidecidual na Estação Ecológica Caetetus, município de Gália, Estado de São Paulo, Brasil. Uma área de 10,24ha foi amostrada no inventário florístico e em 1,2ha, a comunidade de epífitos vasculares foi amostrada em um estudo detalhado de sua distribuição horizontal e vertical em 1287 árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) > 5cm. No inventário florístico, foram registradas 25 espécies, 17 gêneros e nove famílias de epífitos vasculares. A família mais rica foi Polypodiaceae, com seis espécies, seguida por Cactaceae e Piperaceae com quatro, Bromeliaceae e Orchidaceae com três, Aspleniaceae com duas e Araceae, Viscaceae e Vittariaceae com uma espécie cada. O número de espécies de epífitos por forófito esteve positivamente relacionado com o DAP do forófito e com a altura total do forófito. O número de espécies de epífitos por parcela não esteve relacionado com a média do DAP das árvores da parcela, com a média da altura total das árvores por parcela ou com o número total de indivíduos arbóreos por parcela. Análises multivariadas indicaram que os epífitos da Floresta Estacional não apresentaram um gradiente de distribuição vertical solo-dossel embora algumas espécies possuam preferências por determinados intervalos de altura. A espécie com maior frequência de distribuição horizontal foi Peperomia circinnata Link. A comunidade de epífitos apresentou como hábito mais frequente o holoepífito. As síndromes de dispersão anemocórica e polinização zoofílica foram as mais frequentes.

Palavras-chaves: Floresta Estacional, epífitos vasculares, comunidade, distribuição horizontal, distribuição vertical, síndromes de polinização, síndromes de dispersão, formas de vida, Estação Ecológica Caetetus

In southeastern Brazil, the transition between and savanna involves a great extension of seasonal forests. and seasonal forest are a continuous of distribution considering the arboreal component, but there are consistent differences as considering these distinct forest formations (Oliveira-Filho & Fontes 2000). In Ecuador, Gentry & Dodson (1987) sampled all vascular plants in three plots, each in a different forest type along a moisture gradient, and concluded that although the richness of vascular epiphytes is reduced in forests with a marked dry season, epiphytes are characteristically present even in dry neotropical forests.

The diversity of vascular epiphytes was studied in a classic and pioneering work on vascular epiphytes published by Schimper (1888), which covered floristic, ecological and geographic aspects of epiphyte biology. Publications on vascular epiphytes in the Brazilian territory, after Schimper (who made surveys in Blumenau-SC), were made by Hertel (1950), Braga & Braga (1975), Aguiar *et al.* (1981), Waechter (1986, 1998), Cervi *et al.* (1988), Gottsberger & Morawetz (1993), Pinto *et al.* (1995), Fontoura *et al.* (1997), Dislich & Mantovani (1998), Dittrich *et al.* (1998), Kersten & Silva (2001, 2002), Werneck & Espirito-Santo (2002), Gonçalves & Waechter (2002, 2003), Borgo & Silva (2003), Rogalski & Zanin (2003) and Breier & Waechter (submitted paper).

The aim of this study was to examine the vascular epiphyte community in a seasonal forest, and register species, life forms, pollination and dispersal syndromes. This study also describes the horizontal and vertical distribution patterns associated with biotic characteristics of the phorophytes, and investigates the possibility of co-occurrence of epiphytic species.

# MATERIAL AND METHODS

This study was carried out on a plot of 10.24ha located in the seasonal semideciduous forest terrain of Caetetus Ecological Station, county of Galia, São Paulo, Brazil (49°42'1.926"W, 22°24'32.353"S). The altitude of the Ecological Station varied between 550m and 650m above sea level (Mattos *et al.* 1996). It receives about 1319.5 mm of average annual precipitation with a pronounced dry season from late July to September (with less than 50mm a month). The average annual temperature was 21.7°C and month average varied from 17.0 to 24.5°C, within 58 months of observation performed by Galia Meteorological Station (CIIAGRO - Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas / Instituto Agronômico / São Paulo, unpublished data). The vegetation of Caetetus Ecological Station is seasonal semideciduous forest (IBGE 2004).

A floristic inventory of vascular epiphytes was compiled in the aforementioned 10.24ha (320x320m) divided into 256 square permanently demarcated plots of roughly 20x20m each. Horizontal and vertical distribution measurements were performed in an area of 1.2ha, which comprised 30 of the square plots, selected at random. In addition to the floristic inventory, a recording was made in each of the smaller plots using two sampling units. One was a simple list of epiphytes occurring the plot, and the other was a per tree measurement of every tree with diameter at breast height 5cm (1.3m above the soil). Therefore, species that were present in a given plot, but that did not occur on a tree with the above characteristics, for example, on dead trees, trees smaller than 5cm, on climbers or on the soil, were included only in the former of the two measurements. When trees were forked, so that they had two or more diameters at breast height, those diameters were summed. Rather than measuring the exact height at which the specimens occurred, a simpler but no less effective method was used. The trees were simply divided into intervals

of one meter, and the interval in which the epiphyte occurred was recorded. Data on the trees themselves (species, dbh and height) were provided by the thematic project carried out in the same plots as this study: "Diversidade, dinâmica e conservação de florestas no Estado de São Paulo: 40ha de Parcelas Permanentes" (Diversity, Dynamics and Conservation in the Forests in the State of São Paulo: 40ha of Permanent Plots) (Biota / FAPESP 1999/09635-0).

Fieldwork was conducted in February 2002 and species vouchers were deposited at UEC, SPSF and ESA Herbaria. In this work, all plants that were growing on other plants or trees that did not have any stem-soil contact were sampled (Benzing 1990). Thus holoepiphytes, hemi-parasitic plants and facultative epiphytes were all registered, but climbers were not. The pollination syndromes for the recorded plants are according to Proctor et al. (1996), and for Orchidaceae, criteria follow van Der Pijl & Dodson (1969) and Dressler (1993). Dispersion syndromes are according to van Der Pijl (1969) and Gentry & Dodson (1987).

In order to predict the number of species that would be found in a larger area, a jackknife estimate (Krebs, 1999), based on the observed frequency of rare species in the community, was used. In order to investigate if epiphytic richness is related to tree dbh or to total tree height, regression analysis was applied to a number of epiphyte species with respect to those measurements. Regression analysis and statistical tests were applied using Bioestat 3.0 Software (Ayres *et al.*, 2003).

Ecosim7 program (Gotelli & Entsminger, 2004) was also used in order to investigate patterns of species co-occurrence in a presence-absence matrix, and both the C-score and Checkerboard co-occurrence indexes were applied. EcoSim7 generates 5000 random matrices by default in order to check if that the results were not by chance. Two

hypotheses were considered: H0= all epiphytes show a random pattern, and H1= all epiphytes do not show a random pattern. The C-score index measures the average number of checkerboard units between all possible pairs of species. In a competitively structured community, results generated by C-score should be significantly larger than expected by chance. In order to calculate the Checkerboard index, EcoSim7 scans the matrix rows and tabulates the number of species pairs that never co-occur on any site. In a competitively structured community, there should be more Checkerboard pairs of species than would be expected by chance. For these analyses, the simulation algorithm used fixed rows and fixed columns.

Principal component analysis was used to ordinate vertical distribution of vascular epiphytes. To investigate whether intervals of height form clusters according to species occurrence and whether species form clusters according to height intervals, a Two-Way Indicator Species Analysis - TWINSPAN (Hill 1979). In both analyses, FITOPAC program was used (G. J. Shepherd - UNICAMP).

# **RESULTS**

In the 10.24ha of seasonal forest studied, 25 species belonging to 17 genera and nine families of vascular epiphytes were recorded. The richest family was Polypodiaceae with six species. Cactaceae and Piperaceae were represented by four species, Bromeliaceae and Orchidaceae with three species and Aspleniaceae with two species. For Araceae, Viscaceae and Vittariaceae, only one species was found (Table 1).

Microgramma persicariifolia (Schrad.) C.Presl was found in the permanent plot area, but it had stem-soil contact, thus it was not considered as a vascular epiphyte in this study. Other species of vascular epiphytes were registered in Caetetus Ecological Station

but outside of permanent plot: Asplenium mucronatum C.Presl, Rhipsalis baccifera (J.S.Muell.) Stearn, Rhipsalis floccosa Salm-Dyck ex. Pfeiff., Trichomanes angustatum Carmich., Bulbophyllum tripetalum Lindl., Catasetum fimbriatum (E.Morren) Lindl. & Paxton, Maxillaria chrysantha Barb.Rodr., Octomeria cf. fasciculata Barb.Rodr., Pleurothallis aphtosa Lindl., Pleurothallis obovata Lindl. and Peperomia rotundifolia (L.) Kunth.

The most frequently occurring life form of vascular epiphytes was holoepiphytism, with 20 species. Three species of facultative epiphytes, one species of mistletoe and one of primary hemiepiphyte were also recorded (Table 1).

Ornithophily and entomophily were the most common pollination syndromes showed by angiosperm epiphytes in seasonal forest. Species of *Peperomia* were anemophilous (Table 1). The commonest dispersal syndrome in the epiphyte community was sporochory, which was represented by 12 species. Additionally, three species presented pogonochory, making a total of 15 total species whose seeds are dispersed by wind. Only ten species were zoochorous (Table 1).

In the detailed sample in 1.2ha, 16 species of vascular epiphytes were registered (Table 2). A jackknife estimate of species richness was calculated from the number of species in the 30 plots (1.2ha), resulting in a range of 14 to 28 species (with 99% confidence), which was consistent with the number of species found - 25.

In 1.2ha of sampled area, all species of vascular epiphytes were recorded and sampled in the two aforementioned units - plots (n=30, with presence of epiphytes on 17) and trees (n=1287, with presence of epiphytes on 34) (Table 2). Epiphyte species was analysed in the whole plot, without necessarily being registered on any tree of that plot. This was necessary in order to show epiphyte specimens growing on dead trees, on trees

under 5cm dbh, on climbing plants, or simply on the soil, after falling from the phorophyte (Table 2).

Trees with vascular epiphytes belonged to nine families, 12 genera and 13 species. *Metrodorea nigra* A.St.-Hil. was the phorophytic species showing more tree individuals with host epiphytes. On the other hand, *Aspidosperma polyneuron* Müll.Arg. was the phorophytic species that hosted the higher number of epiphytes species growing on any phorophytic individual (Table 3). The epiphytic species preference for any phorophytic species was not tested because of the few number or recordings on each phorophyte species.

The dbh of all sampled trees (n=1284) varied from 5cm to 85.3cm and the average dbh of all trees with vascular epiphytes (n=31) was 26.3cm. This average was significantly higher (Mann-Whitney-test, p<0.001) than the average dbh of trees without epiphytes 12.1cm (n=1237). A similar calculation could be made of average total tree height, where the trees with epiphytes (n=34) showed 13.76m and the trees without epiphytes (n=1233) were 7.42m high, these result was significantly different (z-test, p<0.001). The estimated height of sampled trees varied between 2m and 30m (n=1267). In trees where epiphytes were present, richness of epiphyte species showed a positive and significant relationship to dbh (n=31,  $r^2$ =0.444, p<0.001) (Figure 1) and to tree height (n=34,  $r^2$ =0.327, p<0.001) (Figure 2).

Co-occurrence index C-score in the epiphyte matrix was larger than that of the average of simulated matrices. Further, compared to the simulated universe of random matrices with identical row and column values for their totals, there was much less co-occurrence in the epiphyte matrix than expected by chance (p<0.05, in 30 runs). The null hypothesis was rejected showing that epiphyte species do not show a random distribution.

C-score measures the species tendency to avoid each other. Larger values of C-score show little co-occurrence among species pairs. Another co-occurrence index is given by the number of "checkerboards pairs". It is computed as the number of species pairs in the matrix that never co-occurs, thereby appearing as a "checkerboard" pattern. The observed number of checkerboards pairs was less than expected by chance, although this pattern was not significant (p>0.1, in 30 runs). Interpretation of these data thereby suggests a random pattern of vascular epiphyte occurrence on host trees.

PCA ordination indicated that vascular epiphytes of the seasonal forest did not show a soil-canopy gradient because no arch effect was evident, and only scattered points were shown. Eigenvalue axis one was 23.78% and the eigenvalue axis two was 21.22%, both were higher than the broken stick value. The absence of soil-canopy gradient to vascular epiphytes corroborated TWINSPAN analysis (Table 4). This analysis indicated a continuum in vertical intervals in different groups according to its components species. Epiphytic species more widely distributed in tree verticals intervals were *Pleopeltis angusta* Humb. & Bonpl. ex Willd., *Lepismium warmingianum* (Schumann) Barthlott and *Polypodium polypodioides* (L.) Watt and epiphytic species more restricted in verticals intervals were *Peperomia tetraphylla* (G. Forst.) Hook. & Arn., *Asplenium auritum* Sw. and *Pleurothallis nemorosa* Barb.Rodr. The absence of soil-canopy gradient in vascular epiphytes can be an effect of the few number of trees with epiphytes in seasonal forest (only 34 phorophytes in 1287 tree sampled in 1.2ha).

Peperomia circinnata Link showed the highest pseudospecies value (Table 4), therefore it was the most frequent species in the same vertical interval. This indicated that *P. circinnata* was the species with the wider horizontal distribution, too. In other epiphytic communities, usually some fern species (Polypodiaceae) are the most common epiphytes,

given the horizontal distribution (Waecheter, 1998; Kersten & Silva, 2001; Kersten & Silva, 2002; Gonçalves & Waechter, 2002).

Number of vascular epiphyte species was not related to the number of tree individuals in each plot (n=17,  $r^2=0.002$ , p<0.845), nor even with the height average of trees per plot (n=17,  $r^2=0.036$ , p<0.527) or dbh average of trees per plot (n=17,  $r^2=0.017$ , p<0.617). The number of trees per plot varied from 24 to 57, with an average of 42.8 trees per plot, the average of tree dbh per plot varied between 10.1 and 18cm, with an average of 12.5cm, and the average of total tree height per plot varied between 5.68 and 9.48m, with average of 7.59m.

# DISCUSSION

Richness of 25 species (16 angiosperms and 10 ferns) in a 10.4ha of a semidecidual seasonal forest is reasonable. Others inventories about epiphytes in seasonal forests were registered 12 species of angiosperms in 4.4ha in county of Jaboticabal (Pinto *et al.* 1995) and 37 species (27 angiosperms and 10 ferns) in 10.2ha in county of São Paulo (Dislich & Mantovani 1998), both in State of São Paulo. In a deciduous seasonal forest in State of Rio Grande do Sul, 70 species were registered (63 angiosperms and 6 ferns) (Rogalski & Zanin 2003), probably this seasonal forest was richer than others because it did not have a dry period and its rainfall was well distributed, and it had two seasons with marked thermal variation (Leite 2002). This suggests that epiphyte richness shows a stronger response to rainfall than to thermal seasonality. However, in the study of Rogalski & Zanin (2003), they sampled a larger area of seasonal forest than mentioned inventories, though this area was disturbed by timber extraction.

Benzing (1990) compared humidity to dry-conditions-growing epiphyte communities and he stressed that for ferns, only a few genera occur where there is exposure to extreme hot temperatures or to seasonality in rainfall. Aroids, gesneriads, and many other dicots follow similar distributions because they also tend to be shade-tolerant and inefficient water users. Atmospheric *Tillandsia*, in contrast, cannot survive either deep shade or abundant moisture. Orchids often dominate the upper canopies in multistratal forest, but numerous species also adjust to dim light at high humidity. Bromeliaceae as a whole are versatile, and *Peperomia*, although predominantly mesic, contains a few stresstolerant epiphytes as well. In Caetetus' forest, many species occurred in plots nearly at a stream where the environmental humidity was greater. Others seasonal forests in Argentina have characteristically epiphytes that are atmospheric bromeliads (*Tillandsia*) and ferns that survive the dry periods (Brown 1990).

In Caetetus, canopy of seasonal forest has a greater heterogeneity expressed by quantitative parameters of plots (number of tree, total tree height average and dbh average per plot). This heterogeneity probably offers many micro-sites to epiphyte vegetation. However, the segregation of canopy in vertical strata according to epiphyte species was not detected for this community. Other studies described the vertical distribution of vascular epiphytes with definite soil-canopy gradient (Zotz & Vollrath 2003, Breier & Waechter, submitted paper). One co-occurrence index indicated that epiphytes have a random pattern and one indicated that co-occurrence of epiphytes on individuals trees was less than expected by chance. Stochastic processes seem to provide a better explanation for the observed vertical distribution of epiphyte species. The problem in detection of vertical gradient can be due to less occurrence of epiphytes in seasonal forest, only 34 trees with epiphytes in 1.2ha.

Trees with epiphytes were significantly higher and thicker than trees without epiphytes, because epiphyte richness was positively related to both phorophyte dbh and to total height. In others studies, richness of epiphyte species shows a strong relationship to dbh (Hietz & Hietz-Seifert, 1995; Hietz-Seifert *et al.*, 1996; Zotz & Vollrath, 2003) total height (Kelly, 1985; Kersten & Silva, 2002) and crow volume (Zotz *et al.* 1999). Number of epiphyte species per plot was not related to biotic plot characteristics such as dbh average, average tree height or number of tree individuals per plot. Zotz *et al.* (1999) showed a correlation between tree density and average epiphyte richness in same sectors of Barro Colorado Island. They suggested that close proximity of suitable hosts probably facilitate dispersal of epiphytes.

# **ACKNOWLEDGMENTS**

This work was supported by the State of São Paulo Research Foundation (FAPESP) within the BIOTA/FAPESP The **Biodiversity** Virtual Institute (www.biota.org.br). We would like to thank the Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal and Departamento de Botânica of the Universidade Estadual de Campinas -UNICAMP, for logistic support and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES for the PhD scholarship of the first author. I thank a lot João Breier for his company during fieldwork. Thanks to Fabiana Umetsu for revising the English version. Thanks to Jefferson Prado, Vinícius Antonio de Oliveira Dittrich, Vinícius Castro Souza, Renata Giassi Udulutsch e Rodrigo Bustus Singer, for the help in the identification of species of vascular epiphytes.

# LITERATURE CITED

- AGUIAR L. W., CITADINI-ZANETTE V., MARTAU L. and BAKES A. 1981.

  Composição florística de epífitos vasculares numa área localizada nos municípios de

  Montenegro e Triunfo, Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia: Série Botânica 28: 55-93.
- AYRES, M., AYRES, M. Jr., AYRES, D. L. and SANTOS, A. A. S. 2003. BioEstat 3.0, aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e biomédicas. Belém: Sociedade Civil Mamirauá.
- BENZING, D. H. 1990. Vascular epiphytes: General biology and related biota. Cambridge: Cambridge University Press.
- BORGO M. and SILVA S. M. 2003. Epífitos vasculares em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 26(3):391-401.
- BRAGA M. M. N. and BRAGA P. I. S. 1975. Estudos sobre a vegetação das campinas amazônicas IV. Estudos ecológicos na Campina da Reserva Biológica INPA SUFRAMA (Manaus Caracaraí). Acta Amazonica 5(3): 274-260.
- BREIER, T. B. and WAECHTER, J. L. Spatial distribution of vascular epiphytes in a coastal forest in southern Brazil. Plant Ecology (submitted paper).
- BROWN, A. D. 1990. El epifitismo en las selvas montanas del Parque Nacional "El Rey", Argentina: Composición florística y patrón de distribución. Revista de Biologia Tropical 38(2A): 155-166.
- CERVI A. C., ACRA L. A, RODRIGUES L., TRAIN S., IVANCHECHEN S. and MOREIRA A. L. O. R. 1988. Contribuição ao conhecimento das epífitas (exclusive Bromeliaceae) de uma floresta de araucária do Primeiro Planalto Paranaense. Ínsula 18:75-82.

- DISLICH, R. and MANTOVANI, W. 1998. A flora de epífitas vasculares da reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira" (São Paulo, Brasil). Boletim Botânico da Universidade de São Paulo 17:61-83.
- DITTRICH, V. A. O., KOZERA, C. and SILVA, S. M. 1998. Levantamento florístico dos epífitos vasculares do Parque Barigüi, Curitiba, Paraná, Brasil. Iheringia: Série Botânica 52:11-21.
- DRESSLER, L. R. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Cambridge: Harward University Press.
- FONTOURA, T., SYLVESTRE L. S., VAZ, A. M. S. F. and VIEIRA, C. M. 1997. Epífitas vasculares, hemiepífitas e hemiparasitas da Reseverva Ecológica de Macaé de Cima. Pp.89-101. In Lima, H. C. & Guedes-Bruni, R. R. (eds.). Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica. Rio de Janeiro: Jardim Botânico.
- GENTRY, A. H. and DODSON, C. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Annals of Missouri Botanical Garden 74:205-233.
- GONÇALVES, C. N. and WAECHTER, J. L. 2002. Epífitos vasculares sobre espécimes de *Ficus organensis* isolados no norte da Planície Costeira do Rio Grande do Sul: Padrões de abundância e distribuição. Acta Botânica Brasílica 16(4):429-441.
- GONÇALVES, C. N. and WAECHTER, J. L. 2003. Aspectos florísticos e ecológicos de epífitos vasculares sobre figueiras isoladas no norte da planície costeira do Rio Grande do Sul. Acta Botânica Brasílica 17(1):89-100.
- GOTELLI, N. J. and ENTSMINGER, G. L. 2004. Ecosim: nulls models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, Burlington. VT05465 URL: (http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm).

- GOTTSBERGER, G. and MORAWETZ, W. 1993. Development and distribution of the epiphytic flora in an Amazonian savanna in Brazil. Flora 188:145-151.
- HERTEL R. J. G. 1950. Contribuição à ecologia da flora epifítica da Serra do Mar (vertente oeste) do Paraná. Arquivos do Museu Paranaense 8:3-63.
- HIETZ, P. and HIETZ-SEIFERT, U. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. Journal of Vegetation Science 6:719-728.
- HIETZ-SEIFERT, U., HIETZ, P. and GUEVARA, S. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. Biological Conservation 75:103-111.
- HILL, M. O. 1979. TWINSPAN A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Ithaca: Cornell University.
- IBGE. 2004. Mapa de vegetação do Brasil. Brasília: IBGE
- KELLY, D. L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. Journal of Biogeography 12:223-241.
- KERSTEN, R. A. and SILVA, S. M. 2001. Composição florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta da planície litorânea na Ilha do Mel, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 24(2):231-226.
- KERSTEN, R. A. and SILVA, S. M. 2002. Florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta ombrófila mista aluvial do rio Barigüi, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 25(3):259-267.
- KREBS, C. 1999. Ecological methodology. Menlo Park: Benjamin Cummings.
- LEITE, P. F. 2002. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. Ciência & Ambiente 24:51-73.

- MATTOS, I. F. A., ROSSI, M., SILVA, D. A. and PFEIFER, R. M.1996. Levantamento do meio biofísico e avaliação da fragilidade do ecossistema na Estação Ecológica Caetetus, São Paulo. Sociedade & Natureza 15:388-393.
- OLIVEIRA-FILHO A. T. and FONTES M. A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Altantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. Biotropica 32(4b): 793-810.
- PINTO, A. C. R., DEMATTÊ, M. E. S. P. and PAVANI, M. C. M. D. 1995. Composição florística de epífitas (Magnoliophyta) em fragmento de floresta no município de Jaboticabal, SP, Brasil. UNESP 23(2):283-289.
- PROCTOR, M., YEO, P. and LACK, A. 1996. The natural history of pollination. London: Harper-Collins Publishers.
- ROGALSKI, J. M. and ZANIN E. M. 2003. Composição florística de epífitos vasculares no estreito de Augusto César, Floresta Estacional Decidual do Rio Uruguai, RS, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 26(4):551-556.
- SCHIMPER, A. F. W. 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena: Gustav Fischer.
- Van DER PIJL, L. 1969. Principles of dispersal in higher plants. Berlin: Springer-Verlag.
- Van DER PIJL, L. & DODSON, C. H. 1969. Orchid flowers; their pollination and evolution. Miami: University of Miami Press.
- WAECHTER, J. L. 1986. Epífitos vasculares da Mata Paludosa do Faxinal, Torres, Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia: Série Botânica 34:39-49.
- WAECHTER, J. L. 1998. Epifitismo vascular em uma floresta de restinga do Brasil subtropical. Ciência & Natura 20:43-66.
- WERNECK M. S. and ESPÍRITO-SANTO, M. M. 2002. Species diversity and abundance of Vascular Epiphytes on Vellozia peresiana in Brazil. Biotropica 34(1):51-57.

- ZOTZ, G., BERMEJO, P. and DIETZ H. 1999. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. Journal of Biogeography 26:761-776.
- ZOTZ, G. and VOLLRATH, B. 2003. The epiphyte vegetation of the palm Socratea exorrhiza correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. Journal of Tropical Ecology 19:81-90.

Table 1. Families and species of vascular epiphytes sampled in the 10.24 ha of seasonal forest in Caetetus Ecological Station, São Paulo, Brazil. Pollination syndromes (PS), dispersal syndromes (DS) and habit (HA). ANE: anemophily, ENT: entomophily, ORN: ornithophily; SPO: sporochory, POG: pogonochory, ORN: ornithochory, CHI: chiropterochory; PHE: primary hemiepiphyte, FAC: facultative, HOL: holoepiphyte, HPA: hemi-parasitic.

Family	Specie	PS	DS	HA
Araceae	Philodendron bipinatifidum Schott	ENT	CHI	PHE
Aspleniaceae	Asplenium auritum Sw.	-	SPO	FAC
_	Asplenium kunzeanum klotzsch ex. Rosenst.	-	SPO	FAC
Bromeliaceae	Tillandsia tricholepis Baker	ORN	POG	HOL
	Tillandsia loliacea Mart. ex Schult. f.	ORN	POG	HOL
	Tillandsia recurvata (L.) L.	ENT	POG	HOL
Cactaceae	Epiphyllum phyllanthus (L.) Haw.	ENT	ORN	HOL
	Lepismium cruciforme (Vell.) Miq.	ENT	ORN	HOL
	Lepismium warmingianum (Schumann) Barthlott	ENT	ORN	HOL
	Rhipsalis cereuscula Haw.	ENT	ORN	HOL
Orchidaceae	Miltonia flavescens Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Ornithocephalus myrticola Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Pleurothallis nemorosa Barb.Rodr.	ENT	SPO	HOL
Piperaceae	Peperomia alata Ruiz et Pav.	ANE	EPI	HOL
•	Peperomia pereskiaefolia (Jacq.) H.B.K.	ANE	EPI	FAC
	Peperomia circinnata Link	ANE	EPI	HOL
	Peperomia tetraphylla (G. Forst.) Hook. & Arn.	ANE	EPI	HOL
Polypodiaceae	Campyloneurum rigidum J. Sm.	-	SPO	HOL
• •	Microgramma squamulosa (Kaulf.) de la Sota	-	SPO	HOL
	Pecluma filicula (Kaulf.) M.G. Price	-	SPO	HOL
	Pleopeltis angusta Humb. & Bonpl. ex Willd.	-	SPO	HOL
	Polypodium menisciifolium Langsd. & Fisch.	-	SPO	HOL
	Polypodium polypodioides (L.) Watt	-	SPO	HOL
Viscaceae	Phoradendron mucronatum (DC.) Krug & Urb.	ENT	ORN	HPA
Vittariaceae	Vittaria lineata (L.) Sm.	-	SPO	HOL

Table 2. The occurrence of epiphytes in the 1.2ha sampled area in Caetetus Ecological Station; plots (n=30, 17 with epiphytes) and trees (n=1287, 34 with epiphytes).

Specie	Plot	Tree	
Peperomia circinnata	10	17	
Polypodium polypodioides	7	8	
Lepismium warmingianum	6	6	
Pleopeltis angusta	5	5	
Rhipsalis cereuscula	4	2	
Tillandsia loliacea	4	2	
Peperomia pereskiaefolia	3	4	
Philodendron bipinatifidum	3	2	
Tillandsia recurvata	3	1	
Epiphyllum phyllanthus	2	3	
Microgramma squalmulosa	2	2	
Pleurothallis nemorosa	1	1	
Peperomia tetraphylla	1	1	
Asplenium auritum	1	1	
Phoradendron crassifolium	1	0	
Tillandsia tricholepis	1	0	

Table 3. Families and species of phorophytes sampled in the 1.2ha of seasonal forest in Caetetus Ecological Station; the number of phorophytic individuals with epiphytes (NPI) and maximum number of epiphytic species growing on any given phorophytic individual (NES).

Family	Specie	NPI	NES
Apocynaceae	Aspidosperma polyneuron Müll.Arg.	1	6
Arecaceae	Syagrus oleracea (Mart.) Becc.	2	1
Euphorbiaceae	Alchornea glandulosa Poepp. & Endl.	2	3
	Croton floribundus Spreng.	3	3
Fabaceae	Lonchocarpus cultratus (Vell. ) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima	1	1
	Machaerium stipitatum (DC.) Vogel	2	3
Lauraceae	Ocotea indecora (Schott) Mez	2	1
	Ocotea velutina (Nees) Rohwer	1	1
Meliaceae	Trichilia catigua A.Juss.	2	1
Myrtaceae	-	1	1
Rutaceae	Balfourodendron riedelianum (Engl.) Engl.	2	3
	Metrodorea nigra A.StHil.	7	2
Sapotaceae	Chrysophyllum gonocarpum (Mart. & Eichler) Engl.	3	2

Table 4. Two-way ordered table of vascular epiphytes in Caetetus Ecological Station (n= 34 trees). Columns represent height intervals of 1m (1=0 -1m, 2=1-2m, ..., 28=27-28m). Cut levels (0, 2, 5, 10, 20). Epiphytic species abbreviations present the four first letters of genera plus the four first letters of epithet. The numbers in the cells represent `pseudospecies´ (Hill, 1979).

	2	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1									1		2	2	2	2	2	2		_
	1	2	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	9	1	6	7	2	4	5	3	0	8	6	7	8	3	4	5		
Philbipi	-	-	1	1	1	-	-	1	1	1	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0 0	0
Tillrecu	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0 0	0
Epipphyl	-	-	-	-	-	-	1	2	2	2	2	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0 0	0
Lepiwarm	-	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	-	2	1	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0 0	1
Pleunemo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0 0	1
Pepetetr	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0 0	1
Asplauri	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0 0	1
Pepecirc	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	2	1	3	3	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	0 1	
Polypoly	-	-	1	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	2	2	1	1	1	-	-	-	1	1	1	-	-	-	0 1	
Pleoangu	-	-	1	1	1	-	-	1	1	1	1	1	-	-	1	1	1	1	-	1	-	-	1	1	1	-	-	-	0 1	
Rhipcere	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	1	1	1	1	-	-	-	1	
Tillloli	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	1	
Pepepere	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	1	1	1	-	-	-	1	
Micrsqua	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	
_																														
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1		
	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1					

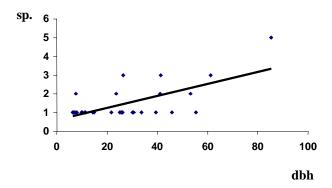


Figure 1. Relationship between dbh of phorophytes (cm) and the number of vascular epiphytes species in seasonal forest in Caetetus Ecological Station, São Paulo, Brazil (n=31,  $r^2=0.444$ , p<0.001).

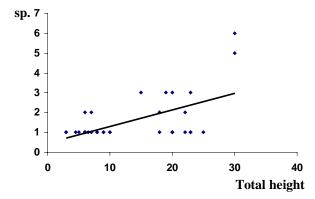


Figure 2. Relationship between total height of phorophytes (m) and the number of vascular epiphytes species in seasonal forest in Caetetus Ecological Station, São Paulo, Brazil (n=34,  $r^2=0.327$ , p<0.001).

# Capítulo III

# **Biota Neotropica**

# EPÍFITOS VASCULARES EM UMA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA SUBMONTANA NO SUDESTE DO BRASIL

Tiago Böer Breier<sup>1</sup>, Alexandre Romariz Duarte<sup>2</sup> & Vinicius Castro Souza<sup>3</sup>, Ricardo Ribeiro Rodrigues<sup>4</sup> & João Semir<sup>5</sup>

E-mail: tiagobreier@gmail.com

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, UNICAMP, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Agroecossistemas, ESALQ - USP, 13418-900, Piracicaba, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ - USP, 13418-900, Piracicaba, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup> Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ - USP, 13418-900, Piracicaba, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>5</sup> Departamento de Botânica, UNICAMP, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brazil.

# **ABSTRACT**

This work presents the floristic composition and ecological aspects of vascular epiphytes in a Submontane Rain Forest located at Carlos Botelho State Park, Sete Barras County, State of São Paulo, Brazil. The floristic inventory of the vascular epiphyte community was performed in an area of 10,24ha; in 1ha (25 plots measuring 20x20m), the vascular epiphyte community was sampled in a detailed study of horizontal distribution of 1,072 trees with circumference at breast height (CAP)  $\geq$  15cm. In the floristic sampling, 161 species of vascular epiphytes belonging to 75 genera and 27 families were recorded. The richest family was Orchidaceae (42 species), followed by Bromeliaceae (27), Polypodiaceae (14), Araceae (13), Cactaceae (11), and the other families contained less than 10 species each. The most diverse life form in the permanent plot was true holoepiphyte, with 131 species. The most frequent pollination syndromes were entomophily, with 79 species, and ornithophily, with 33 species. Main dispersal agent was wind, including 100 anemochoric species, and the endozooocory syndrome was quite frequent, with 49 species. Epiphyte richness in each plot was positively related to total number of trees in each plot, to average tree circumference and to average of total tree height. Multivariate analyses suggest the preference of holoepiphyte and hemiepiphyte species to certain phorophyte species. Phorophytes without branch limit the colonization by most holoepiphyte, more than hemiepiphytes.

Keywords: Submontane Rain Forest, vascular epiphytes, community, pollination syndromes, dispersal syndromes, life forms, Carlos Botelho State Park

# **RESUMO**

Este trabalho aborda a composição florística e aspectos ecológicos dos epífitos vasculares em uma Floresta Ombrófila Densa Submontana, no Parque Estadual Carlos Botelho, município de Sete Barras, Estado de São Paulo, Brasil. Em 10,24ha foi realizado o inventário florístico dos epífitos vasculares e em 1ha (25 parcelas de 20x20m) a comunidade de epífitos vasculares foi amostrada em um estudo detalhado da distribuição horizontal sobre 1072 árvores com circunferência à altura do peito (CAP) > 15cm. No inventário florísitico dos epífitos vasculares foram registradas 161 espécies pertencentes a 75 gêneros e 27 famílias. A família mais rica foi Orchidaceae (42 espécies), seguida por Bromeliaceae (27), Polypodiaceae (14), Araceae (13), Cactaceae (11) e as demais famílias com menos de 10 espécies cada. A forma de vida com maior número de representantes foram os epífitos verdadeiros, com 131 espécies. As síndromes de polinização mais comuns foram entomofilia com 79 espécies e ornitofilia com 33. O principal agente dispersor dos epífitos foi o vento, totalizando 100 espécies anemocóricas sendo que a endozoocoria também foi bastante frequente, com 49 espécies. A riqueza de epífitos por parcela esteve positivamente relacionada com o número total de árvores por parcela, a média das circunferências das árvores e a média da altura total das árvores. Análises multivariadas indicam a preferência das espécies de holoepífitos e hemiepífitos por determinadas espécies de forófitos. Forófitos que não apresentam ramificação são mais limitantes para a ocupação pela maioria dos holoepífitos do que para os hemiepífitos.

Palavras-chaves: Floresta Ombrófila Densa, epífitos vasculares, comunidade, síndromes de polinização, síndromes de dispersão, formas de vida, Parque Estadual Carlos Botelho

# INTRODUÇÃO

A região de ocorrência natural da Floresta Ombrófila Densa reflete um clima de pluviosidade acentuada e com equilíbrio térmico. Por conta disto, há abundância de formas de vida vegetal com gemas reprodutivas desprovidas de proteção contra a seca e as baixas temperaturas. Plantas mais sensíveis se abrigam nos ambientes inferiores da floresta. Essa formação vegetal possui grande número de espécies endêmicas ou exclusivas, que provavelmente não estão aptas a conquistar outros espaços (Leite 2002). Entre as formas de vida vegetal encontradas nas florestas tropicais úmidas, se destacam as plantas vasculares que vegetam sem contato caule solo em pelo menos parte do seu ciclo vital (epífitos, hemiepífitos, hemiparasitas e parasitas), e que podem compor até 30% de todas as espécies de plantas vasculares em uma determinada área como na Serra de Macaé de Cima no Estado do Rio de Janeiro (Lima & Guedes-Bruni 1997). Estudos sobre epífitos vasculares em florestas sem estacionalidade pluviométrica marcada do leste do Brasil foram realizados por Schimper (1888), Hertel (1950), Waechter (1986, 1998), Cervi et al. (1988), Fontoura et al. (1997), Dislich & Mantovani (1998), Dittrich et al. (1998), Kersten & Silva (2001, 2002), Gonçalves & Waechter (2002, 2003), Borgo & Silva (2003), T.B. Breier & J.L. Waechter (dados não publicados). Este trabalho teve como objetivo registrar e descrever a comunidade de epífitos vasculares em uma Floresta Ombrófila Densa Submontana, registrando as espécies, as formas de vida, as síndromes de polinização e dispersão. Também foram realizadas análises para detectar a preferência das espécies de epífitos por espécies de forófitos e a resposta dos epífitos a parâmetros quantitativos das parcelas e dos forófitos.

# **MATERIAL E MÉTODOS**

Este trabalho foi realizado em um trecho de floresta localizada no Parque Estadual Carlos Botelho, município de Sete Barras, Estado de São Paulo, Brasil (47°55′21.792 "W, 24°10′53.723" S). A vegetação da área de estudo é a Floresta Ombrófila Densa Submontana (IBGE 2004), conhecida também como Mata Atlântica. A precipitação média anual é de 1591mm, sendo que entre os meses de junho a agosto a precipitação é em média menor que 100mm mensais. A temperatura média anual é de 18,1°C, com médias mensais variando de 15,7°C a 21,2°C, e não foram registradas temperaturas abaixo de zero grau Celsius em 56 meses de observação (março/2000 até outubro/2004) na estação meteorológica Sete Barras (CIIAGRO - Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas / Instituto Agronômico / São Paulo, dados não publicados).

O inventário florístico foi realizado em uma área de 10,24ha (320x320m), dividida em 256 parcelas de 20x20m, onde foram registradas todas as espécies ocorrentes nas parcelas. Este estudo é vinculado ao Projeto Temático "Diversidade, dinâmica e conservação de florestas no Estado de São Paulo: 40ha de Parcelas Permanentes" (Biota / FAPESP 1999/09635-0). Os trabalhos de campo foram realizados de agosto a novembro de 2002 e o material testemunho está depositado nos herbários UEC, SPSF e ESA.

Este inventário registra todas as plantas que crescem sem contato caule-solo: holoepífitos verdadeiros, acidentais e facultativos, hemiepífitos primários e secundários, hemiparasitas (Benzing 1990). As síndromes de polinização estão de acordo com Proctor *et al.* (1996), e para Orchidaceae, de acordo com van Der Pijl & Dodson (1969) e Dressler (1993). Síndromes de dispersão estão de acordo com van Der Pijl (1969) e Gentry & Dodson (1987).

No estudo da distribuição horizontal dos epífitos foram amostradas 25 parcelas de 20x20m, totalizando 1ha, sendo que as 25 parcelas estavam distribuídas aleatoriamente nos 10,24ha. Foram registradas todas as espécies de epífitos vasculares ocorrentes sobre os forófitos (indivíduos arbóreos que portam epífitos). O critério de inclusão dos indivíduos arbóreos no levantamento foi à circunferência na altura do peito (CAP) maior ou igual a 15cm, a altura total da árvore foi estimada durante o levantamento dos epífitos vasculares com uso de uma vara com altura conhecida. Dados sobre o CAP e a identidade da espécie arbórea foram fornecidos pelo Projeto Temático.

Espécies de difícil determinação em campo foram registradas com apenas um nome correspondendo a duas ou três espécies. Assim, o registro de *Aechmea pectinata* Baker indica um possível registro *A. ornata* Baker; *Rhipsalis elliptica* G.Lindb. ex. K.Schum. inclui *R. pachyptera* Pfeiff.; *R. teres* (Vell.) Steud. inclui *R. campos-portoana* Loefgr.; *Campyloneurum minus* Fée inclui *C. nitidum* (Kaulf.) C.Presl. e *C. rigidum* J.Sm.; *Vriesea sp.* inclui todas as espécies de *Vriesea* em estado vegetativo.

Para avaliar a resposta dos epífitos às variáveis quantitativas das parcelas foram realizadas regressões lineares simples com uso do programa Bioestat3.0 (Ayres *et al.* 2003). A preferência e especificidade entre espécies de epífitos e hemiepífitos por espécies de forófitos foi avaliada através de PCA - Análise de Componentes Principais - covariância, e análise de agrupamento usando o coeficiente de Bray Curtis com agrupando por Média de Grupo (UPGMA), através do uso do Programa Fitopac (versão experimental G.J. Shepherd), a partir de uma matriz que considerou a proporção participativa da espécie arbórea na comunidade e o número de registros da espécie epifítica. Nas linhas da matriz estão as espécies arbóreas e nas colunas, as espécies de epífitos e hemiepífitos vasculares

(em duas matrizes separadas), sendo que o valor contido em cada célula (c) destas matrizes foi preenchida por valores resultantes da fórmula:

$$c = \text{Nep} / (\text{Nid } i / \text{Nid total})$$

onde:

c =valor contido nas células da matriz;

Nep = Número de indivíduos forofíticos da espécie i com registro da espécie epifítica;

Nid i = Número de total de indivíduos forofíticos da espécie i;

Nid total = Número total de forófitos registrados.

De modo a conferir maior robustez às análises, foram eliminadas as espécies raras, considerando somente as espécies de holoepífitos (n=22) e hemiepífitos (n=12) com 20 ou mais registros sobre forófitos, e as espécies de forófitos com 10 ou mais indivíduos (n=12). Vetores de pequeno comprimento não foram representados nos gráficos.

# RESULTADOS E DISCUSSÃO

Em 10.24ha de Floresta Ombrófila Densa Submontana, foram registradas 161 espécies de epífitos vasculares pertencentes a 75 gêneros e 27 famílias. A família com maior riqueza de espécies foi Orchidaceae com 42 espécies, seguida por Bromeliaceae (27), Polypodiaceae (14), Araceae (13), Cactaceae (11), e as demais famílias tiveram menos de 10 espécies cada (Tabela 1). Algumas espécies de pteridófitas registradas na parcela sempre apresentaram contato caule-solo e por isso foram consideradas lianas: *Trichomanes radicans* Sw., *Lomagramma guianensis* (Aubl.) C.Presl., *Lomariopsis marginata* (Schrad.) Kuhn, *Salpichaena volubilis* (Kaulf.) J.Sm. Outros estudos realizados em formações

florestais ombrófilas do litoral do Brasil também indicam as famílias Orchidaceae, Bromeliaceae e Polypodiaceae como as mais ricas em espécies, respectivamente (Waechter 1986, 1998, Fontoura *et al.* 1997, Kersten & Silva 2001, 2002).

A riqueza de espécies e formas de vida encontrada sobre as árvores em 10.24ha de Floresta Ombrófila Densa Submontana no Parque Estadual Carlos Botelho contrasta fortemente com a flora de regiões temperadas, como a do país vizinho Uruguai, com precipitação anual variando de 1.000 a 1.400mm e altitudes inferiores a 513m, e que possui em seu território de 177.000km² um elenco de 46 espécies de epífitos e hemiparasitas (Paz & Bassagoda 2002). Em outros levantamentos realizados em regiões tropicais na América do Sul, em áreas localizadas entre 2.100 a 2.900m acima do nível do mar, em parcelas menores que 1,5ha, foram registradas grandes riquezas de espécies de epífitos vasculares: Sehuencas (Bolívia) - 204 espécies (Ibisch 1996), La Carbonera (Venezuela) - 191 espécies (Barthlott *et al.* 2001), Merida (Venezuela) - 128 espécies (Kelly *et al.* 1994) e Cajanuma (Equador) - 138 espécies (Bøgh 1992).

A forma de vida mais rica em espécies encontrados na parcela permanente foram os epífitos verdadeiros com 131 espécies. Outras formas de vida registradas foram os epífitos acidentais com quatro espécies: *Begonia fruticosa* (Klotzsch) A.DC., *Clidemia hirta* (L.) D.Don, *Olfersia cervina* (L.) Kunze e *Stigmatopteris caudata* (Raddi) C.Chr. Epífitos facultativos com quatro espécies: *Asplenium auritum* Sw., *Begonia fruticosa* (Klotzsch) A.DC., *Clidemia blepharodes* DC. e *Fuchsia regia* (Vand. ex Vell.) Munz. Uma espécie de hemiparasita foi registrada: *Psittacanthus dichrous* Mart. e 12 espécies consideradas hemiepífitos secundários (Tabela 1).

Espécies que germinam sobre as árvores e durante seu ciclo vital estabelecem contato com o solo são consideradas hemiepífitos primários. Na parcela permanente foram

encontradas nove espécies de hemiepífitos primários listadas na Tabela 1. Schlegelia parviflora (Oerest.) Monach. (Schlegeliaceae) e Oreopanax capitatus (Jacq.) Decne. & Planch. (Araliaceae) são espécies de hemiepífitos primários encontrados no Parque Estadual Carlos Botelho e que não foram registradas na parcela permanente. A presença de hemiepífitos primários e secundários adicionou 21 espécies à lista florística da área estudada, embora a maioria delas seja Araceae, outras famílias foram registradas contribuindo para caracterização florística das florestas ombrófilas no Brasil (Waechter 1986, 1998, Fontoura et al. 1997, Dislich & Mantovani 1998, Dittrich et al. 1998, Kersten & Silva 2001). Embora, Rumohra adiantiformis (G.Forst.) Ching seja citada como epífito facultativo em outros levantamentos, na área somente foi encontrada apresentando contato caule-solo.

A síndrome de polinização mais comum foi entomofilia, com 79 espécies polinizadas por insetos, onde se destaca a participação das famílias Orchidaceae, Araceae e Cactaceae com muitas espécies entomófilas. A ornitofilia também foi bastante freqüente, com 33 espécies sendo destacada a participação da família Bromeliaceae. Entre os epífitos anemófilos foi registrada apenas a família Piperaceae. Espécies de plantas polinizadas por morcegos foram raras, ao todo quatro espécies (Tabela 1). A importância dos animais como vetores de pólen na polinização de plantas epifíticas já havia sido salientada por Gentry & Dodson (1987).

O principal agente dispersor dos epífitos na Floresta Atlântica de encosta é o vento, podendo ocorrer de duas formas: por diásporos diminutos (esporocoria) ou pelo uso de estruturas que permitem a flutuação nas correntes de ar (pogonocoria). Foram registradas 82 espécies com síndrome esporocórica, representada principalmente por orquídeas e pteridófitas. Dispersão por síndrome pogonocória foi registrada em 18 espécies,

representada principalmente por bromélias, da sub-famíla Tillandsioideae. A endozoocoria também foi bastante frequente com 49 espécies, onde Araceae, Cactaceae e Bromeliaceae da subfamília Bromelioideae foram os *taxa* com maior número de espécies endozoocóricas (Tabela 1). A frequência de anemocoria em espécies epifítica já foi enfatizada por outros autores para florestas do Brasil (Dittrich *et al.* 1998, Gonçalves & Waechter, 2003).

Em 1ha, 25 parcelas descontínuas de 20x20m, foram amostrados 1072 árvores com CAP maior ou igual à 15cm, das quais 955 foram hospedeiras (forófitos) de pelo menos uma espécie epifítica, sendo que o número máximo de espécies amostradas sobre um único forófito foi de 39. Na média, considerando todas as árvores amostradas, foram registradas 4,1 espécies de epífitos por árvore. A Figura 1 apresenta a distribuição do número de indivíduos arbóreos de acordo com o número de espécies epifíticas ocorrentes, o que, de acordo com cada intervalo de ocorrência, está fortemente relacionado com a média da circunferência na altura do peito (n=29, r²=0,754, p<0,009) e a média da altura total da árvore (n=29, r²=0,674, p<0,029).

A relação entre riqueza de epífitos e estes parâmetros quantitativos dos forófitos foi detectada em diversos trabalhos realizados na América (Kelly 1985, Hietz & Hietz-Seifert 1995, Hietz-Seifert *et al.* 1996, Breier 1999, Kersten & Silva 2002, Zotz & Vollrath 2003). A riqueza de epífitos vasculares respondeu a características das parcelas de 20x20m, como o número total de árvores por parcela (Figura 2), a média das circunferências das árvores por parcela (Figura 3) e a média da altura total das árvores (Figura 4). A riqueza de epífitos foi relacionada positiva e significativamente com a média da altura total das árvores por parcela (n=25, r²=0,492, p<0,001), com o número de árvores por parcela (n=25, r²=0,467, p<0,001) e com a média da circunferência das árvores por parcela (n=25, r²=0,236, p<0,014). O número de árvores por parcela variou de 5 a 92, com média de 42,9 e desvio

padrão de 22,1. A média da circunferência das árvores por parcela variou de 30,3 a 60,7cm, com média de 42,2cm e desvio padrão de 7,0cm e a média da altura total das árvores por parcela variou de 4,6 a 11,1m com média de 8,5m e desvio padrão de 1,6m. A resposta da riqueza de epífitos vasculares a parâmetros biótico-quantitativos das parcelas refletem a dependência desta sinúsia à estrutura oferecida pelo dossel, ocorrendo maiores riquezas em unidades de área que possuem maiores densidades de árvores e um dossel mais alto, em média.

Em 25 parcelas de 20x20m totalizando 1ha, 1072 indivíduos arbóreos foram registrados. Informações sobre a identidade de 798 destes indivíduos estavam disponíveis pelo Projeto Temático e destes, 699 indivíduos portaram pelo menos uma espécie de epífito vascular. A Tabela 2 relaciona as famílias e espécies dos forófitos registrados e a abundância epifítica. Um total de 117 espécies arbóreas foi registrado hospedando pelo menos uma espécie de epífito, destas 12 espécies possuíam mais de 10 indivíduos com presença de epífitos, sendo que *Euterpe edulis* Mart. foi a mais freqüente, com 164 indivíduos.

As preferências das espécies de epífitos e hemiepífitos por espécies de forófitos foram estudadas separadamente através de análises multivariadas, essas análises consideram a abundância das espécies forofíticas conforme descrito na metodologia.

Para as espécies que vegetam sem contato nenhum com o solo durante seu ciclo de vida, as Figuras 5 e 6 apresentam Análises de Componentes Principais onde as espécies arbóreas se encontram dispersas no espaço multivariado e os vetores são as espécies de epífitos. A Figura 5 descreve 59,18% da variação e a Figura 6 descreve 52,62%. Em ambas é possível detectar que as pteridófitas *Pecluma truncorum* (Lindm.) M.G.Price e *Trichomanes pyxidiferum* L. são vetores relativamente opostos as demais espécies de

epífitos provavelmente pela preferência pelo feto arborescente *Alsophila sternbergii* (Sternb.) D.S. Conant. As análises sugerem que as espécies arbóreas preferidas pela maioria dos epífitos analisados foram *Eugenia melanogyna* (D. Legrand) Sobral e *Chrysophyllum inornatum* Mart. Já as espécies menos procuradas foram *Euterpe edulis* e *Alsophila sternbergii*, ambas são espécies de forófitos que não possuem ramificação e provavelmente este é o motivo pelo qual a ancoragem dos epífitos sobre estes fanerófitos é dificultada. Para *Euterpe edulis* a grande maioria dos indivíduos amostrados ainda são muito jovens e isso pode contribuir para a acentuar a "evitação" detectada na análise dos epífitos por esta espécie.

O único caso de especificidade entre epífito e forófito foi registrado para *Pecluma truncorum* que foi registrada exclusivamente sobre *Alsophila sternbergii*, provavelmente pelo tipo bastante particular de substrato que o caule deste feto arborescente oferece. Observamos um caso onde *Pecluma truncorum* vegetava junto ao caule do feto hemiepífito secundário *Polybotrya cylindrica* Kaulf.

A análise de agrupamento indica que *Euterpe edulis* e *Alsophila sternbergii* apresentaram a maior diferenciação na composição florística de epífitos vasculares, quando comparadas as demais espécies arbóreas e a segunda maior diferenciação na composição florística quando comparadas entre si (Figura 7).

As Análises de Componentes Principais para as espécies de hemiepífitos, tanto primários como secundários, nas Figuras 8 e 9, apresentam as espécies arbóreas dispersas no espaço multivariado onde os vetores são as espécies de hemiepífitos. A preferência das espécies de hemiepífitos por determinada espécie de forófito é indicada pelos vetores, que estão distribuídos de modo radial. A Figura 8 descreve 70,21% da variação e a Figura 9 descreve 60,65%, ou seja, comparando com as análises das Figuras 5 e 6, há relações mais

fortes entre os hemiepífitos vasculares e as espécies de forófitos do que entre os epífitos vasculares e os forófitos.

Comparando os resultados das análises multivariadas de hemiepífitos com holoepífitos, o fato das espécies de forófito de *Euterpe edulis* e *Alsophila sternbergii* não possuírem ramificação apresenta menor expressão na distribuição das espécies de hemiepífitos. As análises de agrupamento indicam menor diferenciação entre os grupos de espécies arbóreas formados pela composição de espécies de hemiepífitos do que entre os grupos formados pela composição de espécies de holoepífitos (Figuras 7 e 10). O dendrograma das espécies de hemiepífitos apresentou baixa correlação cofenética.

#### **AGRADECIMENTOS**

Este trabalho foi parcialmente financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade (<a href="www.biota.org.br">www.biota.org.br</a>) e pelo Fundo de Apoio a Pesquisa (FAEP . UNICAMP). Nos agradecemos ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal e ao Departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, pelo apoio logístico e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES pela bolsa de doutorado concedida ao primeiro autor. Agradecemos a companhia nos trabalhos de campo a Jean C. Budke, Rodrigo B. Singer, Vinícius A. O. Dittrich. Agradecemos a Fábio de Barros, Jefferson Prado, Marcus Nadruz, Maria G. Wanderley, Renata G. Udulutsch, Rodrigo B. Singer, Vinícius A. O. Dittrich., Vinícius C. Souza pela ajuda na determinação do material.

# REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AYRES, M., AYRES, M. Jr., AYRES, D. L. and SANTOS, A. A. S. 2003. BioEstat 3.0, aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e biomédicas. Belém: Sociedade Civil Mamirauá.
- BARTHLOTT, W., SCHIMIT-NEUERBURG, V., NIEDER, J. & ENGWALD S. 2001.

  Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary mountain rain forest in the Venezuelan Andes. Plant Ecology 152:145-156.
- BENZING, D.H. 1990. Vascular epiphytes: General biology and related biota. Cambridge: Cambridge University Press.
- BØGH, A. 1992. The composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an Ecuadorian mountain rain forest. Selbyana 13:25-34.
- BORGO, M. & SILVA, S.M. 2003. Epífitos vasculares em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 26(3):391-401.
- BREIER, T.B. 1999. Ecologia e estrutura do Florística e ecologia de epífitos vasculares em uma floresta costeira do sul do Brasil. M.Sc. thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- BREIER, T. B. & WAECHTER, J. L. Spatial distribution of vascular epiphytes in a coastal forest in southern Brazil. Plant Ecology (submitted paper).
- CERVI A.C., ACRA L.A, RODRIGUES L., TRAIN S., IVANCHECHEN S. & MOREIRA A.L.O.R. 1988. Contribuição ao conhecimento das epífitas (exclusive Bromeliaceae) de uma floresta de araucária do Primeiro Planalto Paranaense. Ínsula 18:75-82.
- DISLICH, R. & MANTOVANI, W. 1998. A flora de epífitas vasculares da reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira" (São Paulo, Brasil). Boletim Botânico da Universidade de São Paulo 17:61-83.

- DITTRICH, V.A.O., KOZERA, C. & SILVA, S. M. 1998. Levantamento florístico dos epífitos vasculares do Parque Barigüi, Curitiba, Paraná, Brasil. Iheringia: Série Botânica 52:11-21.
- DRESSLER, L. R. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Cambridge: Harward University Press.
- FONTOURA, T., SYLVESTRE L. S., VAZ, A.M.S.F. & VIEIRA, C.M. 1997. Epífitas vasculares, hemiepífitas e hemiparasitas da Reseverva Ecológica de Macaé de Cima. Pp.89-101. In Lima, H. C. & Guedes-Bruni, R. R. (eds.). Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica. Rio de Janeiro: Jardim Botânico.
- GENTRY, A.H. & DODSON, C. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Annals of Missouri Botanical Garden 74:205-233.
- GONÇALVES, C.N. & WAECHTER, J.L. 2002. Epífitos vasculares sobre espécimes de *Ficus organensis* isolados no norte da Planície Costeira do Rio Grande do Sul: Padrões de abundância e distribuição. Acta Botânica Brasílica 16(4):429-441.
- GONÇALVES, C.N. & WAECHTER, J.L. 2003. Aspectos florísticos e ecológicos de epífitos vasculares sobre figueiras isoladas no norte da planície costeira do Rio Grande do Sul. Acta Botânica Brasílica 17(1):89-100.
- HERTEL R.J.G. 1950. Contribuição à ecologia da flora epifítica da Serra do Mar (vertente oeste) do Paraná. Arquivos do Museu Paranaense 8:3-63.
- HIETZ, P. & HIETZ-SEIFERT, U. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. Journal of Vegetation Science 6:719-728.

- HIETZ-SEIFERT, U., HIETZ, P. & GUEVARA, S. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. Biological Conservation 75:103-111.
- IBISCH, P.L. 1996. Neotropische Epiphytendiversität das Beispiel Bolivien. Martina Galounder-Verlag, Wiehl, Germany.
- IBGE. 2004. Mapa de vegetação do Brasil. Brasília: IBGE
- KELLY, D.L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. Journal of Biogeography 12:223-241.
- KELLY, D.L., TANNER, E.V.J., NICLUGHADHA, E.M., & KAPOS, V. 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan andes. Journal of Biogeography 21:421-440.
- KERSTEN, R.A. & SILVA, S.M. 2001. Composição florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta da planície litorânea na Ilha do Mel, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 24(2):231-226.
- KERSTEN, R.A. & SILVA, S.M. 2002. Florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta ombrófila mista aluvial do rio Barigüi, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 25(3):259-267.
- LIMA, H.C. & GUEDES-BRUNI R.R. 1997. Diversidade de plantas vasculares na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. Pp.29-63. In Lima, H. C. & Guedes-Bruni, R. R. (eds.). Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica. Rio de Janeiro: Jardim Botânico.
- PAZ, E. A. & BASSAGODA, M. J. 2002. Aspectos fitogeográficos y diversidad biológica de las formaciones boscosas del Uruguay. Ciência & Ambiente 24: 35-50.

- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. The natural history of pollination. London: Harper-Collins Publishers.
- SCHIMPER, A.F.W. 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena: Gustav Fischer. 162p.
- Van DER PIJL, L. 1969. Principles of dispersal in higher plants. Berlin: Springer-Verlag.
- Van DER PIJL, L. & DODSON, C.H. 1969. Orchid flowers; their pollination and evolution. Miami: University of Miami Press.
- WAECHTER, J.L. 1986. Epífitos vasculares da Mata Paludosa do Faxinal, Torres, Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia: Série Botânica 34:39-49.
- WAECHTER, J.L. 1998. Epifitismo vascular em uma floresta de restinga do Brasil subtropical. Ciência & Natura 20:43-66.
- ZOTZ, G. & VOLLRATH, B. 2003. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. Journal of Tropical Ecology 19:81-90.

Tabela 1. Famílias e espécies de epífitos vasculares amostrados em 10.24ha de uma floresta ombrófila densa no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. Síndromes de Polinização (SP), síndromes de dispersão (SD) e forma de vida (FV). ANE: anemofilia, ENT: entomofilia, ORN: ornitofilia; AUT: autocoria, SPO: esporocoria, POG: pogonocoria, EPI: epizoocoria, END: endozoocoria; ACC: epífito acidental, PHE: hemiepífito primário, SHE: hemiepífito secundário, FAC: epífito facultativo, HOL: holoepifito, HPA: hemiparasita.

Família	Espécie	SP	SD	FV
Araceae	Anthurium langsdorffii Schott	ENT	END	HOL
	Anthurium pentaphyllum (Aubl.) G.Don	<b>ENT</b>	<b>END</b>	SHE
	Anthurium scandens (Aubl.) Engl.	<b>ENT</b>	END	HOL
	Monstera adansonii Schott	<b>ENT</b>	END	SHE
	Philodendron corcovadense Kunth	<b>ENT</b>	<b>END</b>	PHE
	Philodendron crassinervium Lindl.	<b>ENT</b>	<b>END</b>	PHE
	Philodendron eximium Schott	<b>ENT</b>	END	PHE
	Philodendron loefgrenii Engl.	<b>ENT</b>	<b>END</b>	PHE
	Philodendron martianum Engl.	<b>ENT</b>	<b>END</b>	HOL
	Philodendron obliquifolium Engl.	<b>ENT</b>	<b>END</b>	SHE
	Philodendron ochrostemon Schott	ENT	<b>END</b>	SHE
	Philodendron vargealtense Sakuragui	ENT	<b>END</b>	PHE
	Syngonium vellozianum Schott	<b>ENT</b>	<b>END</b>	SHE
Aspleniaceae	Asplenium auritum Sw.	-	SPO	FAC
•	Asplenium mucronatum C.Presl	-	SPO	HOL
	Asplenium pteropus Kaulf.	-	SPO	HOL
	Asplenium scandicinum Kaulf.	-	SPO	HOL
Begoniaceae	Begonia fruticosa (Klotzsch) A.DC.	ENT	SPO	FAC
C	Begonia herbacea Vell.	ENT	SPO	HOL
	Begonia radicans Vell.	<b>ENT</b>	SPO	SHE
Blechnaceae	Blechnum binervatum (Poir.) C.V. Morton & Lellinger	-	SPO	SHE
Bombacaceae	Spirotheca passifloroides Cuatrec.	ORN	POG	PHE
Bromeliaceae	Aechmea coelestis (K.Koch) E.Morren	ORN	<b>END</b>	HOL
	Aechmea gamosepala Wittmack	ORN	<b>END</b>	HOL
	Aechmea nudicaulis (L.) Griseb.	ORN	<b>END</b>	HOL
	Aechmea ornata Baker	ORN	<b>END</b>	HOL
	Aechmea pectinata Baker	ORN	<b>END</b>	HOL
	Billbergia amoema (Lodd.) Lindl.	ORN	<b>END</b>	HOL
	Canistropsis billbergioides (Schult.f.) Leme	ORN	<b>END</b>	HOL
	Edmundoa lindenii (Regel) Leme	ORN	<b>END</b>	HOL
	Neoregelia laevis (Mez) L.B.Sm.	ORN	<b>END</b>	HOL
	Nidularium krisgreeniae Leme	ORN	<b>END</b>	HOL
	Nidularium rutilans E.Morren	ORN	<b>END</b>	HOL
	Racinaea spiculosa (Griseb.) M.A. Spencer & L.B. Sm.	<b>ENT</b>	POG	HOL
	Tillandsia globosa Wawra	ORN	POG	HOL
	Tillandsia stricta Soland.	ORN	POG	HOL
	Tillandsia tenuifolia L.	ORN	POG	HOL
	Vriesea carinata Wawra	ORN	POG	HOL
	Vriesea drepanocarpa (Baker) Mez	ORN	POG	HOL
	Vriesea ensiformis (Vell.) Beer	ENT	POG	HOL
	Vriesea erythrodactylon (E.Morren) E.Morren ex Mez	ORN	POG	HOL
	Vriesea incurvata Gaudich.	ORN	POG	HOL
	Vriesea inflata (Wawra) Wawra	ORN	POG	HOL

continuação	XI	ORN	POG	HOL
	Vriesea friburgensis Mez			
	Vriesea longiscapa Ule	CHI	POG	HOL
	Vriesea philippocoburgii Wawra	ORN	POG	HOL
	Vriesea rodigasiana E.Morren	ORN	POG	HOL
	Vriesea scalaris E.Morren	ORN	POG	HOL
	Vriesea vagans (L.B.Sm.) L.B.Sm.	ORN	POG	HOL
Cactaceae	Hatiora salicornioides (Haw.) Britton & Rose	ENT	END	HOL
	Lepismium cruciforme (Vell.) Miq.	ENT	END	HOL
	Lepismium houlletianum (Lem.) Barthlott	ENT	END	HOL
	Rhipsalis campos-portoana Loefgr.	ENT	END	HOL
	Rhipsalis elliptica G.Lindb. ex. K.Schum.	ENT	END	HOL
	Rhipsalis grandiflora Haw.	ENT	END	HOL
	Rhipsalis pachyptera Pfeiff.	ENT	<b>END</b>	HOL
	Rhipsalis paradoxa (Salm-Dyck ex Pfeiff.) Salm-Dyck	ENT	<b>END</b>	HOL
	Rhipsalis pilocarpa Loefgr.	<b>ENT</b>	<b>END</b>	HOL
	Rhipsalis puniceo-discus G.Lindb.	ENT	<b>END</b>	HOL
	Rhipsalis teres (Vell.) Steud.	ENT	END	HOL
Cecropiaceae	Coussapoa microcarpa (Schott) Rizzini	ENT	END	PHE
Clusiaceae	Clusia criuva Cambess.	ENT	END	PHE
Cyclanthaceae	Thoracocarpus bissectus (Vell.) Harling	ENT	END	SHE
Dryopteridaceae	Olfersia cervina (L.) Kunze	_	SPO	ACC
Dryopteridaeeae	Polybotrya cylindrica Kaulf.	_	SPO	SHE
	Stigmatopteris caudata (Raddi) C.Chr.	_	SPO	ACC
Gesneriaceae	Codonanthe devosiana Lem.	ENT	END	HOL
Gesileriaceae		ENT	END	HOL
	Codonanthe gracilis (Mart.) Hanst. Nematanthus gregarius D.L.Denham	ORN	END	HOL
	Nematanthus striatus (Handro) Chautems	ORN	END	HOL
	Nematanthus wettsteinii (Fritsch) H.E.Moore	ORN	END	HOL
TT 1 11	Sinningia douglasii (Lindl.) Chautems	ORN	AUT	HOL
Hymenophyllaceae	Trichomanes angustatum Carmich.	-	SPO	HOL
	Trichomanes cf. diaphanum Kunth	-	SPO	HOL
	Trichomanes cf. krausii Hook. & Grev.	-	SPO	HOL
	Trichomanes polypodioides L.	-	SPO	HOL
	Trichomanes pyxidiferum L.	-	SPO	HOL
Lomariopsidaceae	Elaphoglossum crassinerve Moore	-	SPO	HOL
	Elaphoglossum glabellum J.Sm.	-	SPO	HOL
	Elaphoglossum lingua (Raddi) Brack.	-	SPO	HOL
	Elaphoglossum ornatum (Mett. ex Kuhn) H.Christ	-	SPO	HOL
Loranthaceae	Psittacanthus dichrous Mart.	ORN	END	HPA
Lycopodiaceae	Huperzia flexibilis (Fée) B.Øllg.	-	SPO	HOL
	Huperzia mandiocana (Raddi) Trens.	=	SPO	HOL
Marcgraviaceae	Marcgravia polyantha Delpino	CHI	<b>END</b>	SHE
	Norantea brasiliensis Choisy	ORN	<b>END</b>	SHE
Melastomataceae	Bertolonia mosenii Cogn.	ENT	<b>END</b>	ACC
	Clidemia blepharodes DC.	ENT	<b>END</b>	FAC
	Clidemia hirta (L.) D.Don	ENT	END	ACC
	Distribution of the state of the Distribution	ENT	END	ПОІ

Pleiochiton ebracteatum (L.) D.Don

Fuchsia regia (Vand. ex Vell.) Munz

Nephrolepidaceae

Onagraceae

Nephrolepis rivularis (Vahl) Mett. ex Krug

continua...

**ENT** 

ORN

**END** 

SPO

**END** 

HOL

HOL

FAC

continuação Ophioglossaceae	Cheiroglossa palmata (L.) C.Presl	-	SPO	HOI
Orchidaceae	Bifrenaria harrisoniae (Hook.) Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Cirrhaea dependens Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Dichaea pendula (Aubl.) Cogn.	ENT	SPO	HOL
	Dichaea trulla Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Elleanthus brasiliensis Rchb.f.	ORN	SPO	HOI
	Encyclia fragrans (Sw.) Lemée	ENT	SPO	HOI
	Encyclia vespa (Vell.) Dressler	ENT	SPO	HOI
	Epidendrum armeniacum Lindl.	ENT	SPO	HOI
	Epidendrum elongatum Jacq.	ENT	SPO	HOI
	Epidendrum proligerum Barb.Rodr.	ENT	SPO	HOI
	Epidendrum ramosum Jacq.	ENT	SPO	HOI
	Gomesa recurva Lodd.	ENT	SPO	HOl
	Gongora bufonia Lindl.	ENT	SPO	HOl
	Huntleya meleagris Lindl.	ENT	SPO	HO
	Isochilus linearis (Jacq.) R.Br.	ENT	SPO	HO
	Lanium avicula (Lindl.) Benth.	ENT	SPO	НО
	Leptotes bicolor Lindl.	ENT	SPO	HO
	Maxillaria brasiliensis Brieger & Illg	ENT	SPO	НО
	Maxillaria leucaimata Barb.Rodr.	ENT	SPO	НО
	Maxillaria ochroleuca Lodd. ex Lindl.	ENT	SPO	НО
	Maxillaria parviflora (Poepp. & Endl.) Garay	ENT	SPO	НО
	Maxillaria picta Hook.	ENT	SPO	НО
	Maxillaria rigida Barb.Rodr.	ENT	SPO	НО
	Octomeria gracilis Barb.Rodr.	ENT	SPO	НО
	Octomeria juncifolia Barb.Rodr.	ENT	SPO	НО
	Oncidium fimbriatum Hoffmanns.	ENT	SPO	НО
	Oncidium flexuosum Sims	ENT	SPO	НО
	Phymatidium falcifolium Lindl.	ENT	SPO	НО
	Pleurothallis auriculata Lindl.	ENT	SPO	НО
	Pleurothallis deregularis (Barb.Rodr.) Luer	ENT	SPO	HO
	Pleurothallis hypnicola Lindl.	ENT	SPO	HO
	Pleurothallis lineolata (Barb.Rodr.) Cogn.	ENT	SPO	HO
	Pleurothallis marginalis Rchb.f.	ENT	SPO	НО
	Pleurothallis obovata Lindl.	ENT	SPO	НО
	Pleurothallis saundersiana Rchb.f.	ENT	SPO	НО
	Pleurothallis trifida Lindl.	ENT	SPO	НО
	Promenaea stapelioides (Link & Otto) Lindl.	ENT	SPO	HO
	Reichenbachanthus emarginatus Garay	ENT	SPO	НО
	Rodriguesia venusta Rchb.f.	ENT	SPO	НО
	Scaphyglottis modesta Rchb.f.	ENT	SPO	НО
	Stelis calotricha Schltr.	ENT	SPO	НО
	Xylobium variegatum (Ruiz & Pav.) Garay & Dunst.	ENT	SPO	HO
Piperaceae	Peperomia alata Ruiz et Pav.	ANE	EPI	HO
	Peperomia catharinae Miq.	ANE	EPI	HO
	Domonomia como qua domaia Condnon	ANE	EDI	HO

Peperomia corcovadensis Gardner

Peperomia obtusifolia (L.) A.Dietr.

Peperomia rotundifolia (L.) Kunth

Peperomia pereskaeifolia (Jacq.) Kunth

continua...

ANE

ANE

ANE

ANE

EPI

EPI

EPI

EPI

HOL

HOL

HOL HOL

continua	

commuação				
	Peperomia urocarpa Fisch. & C.A.Mey.	ANE	EPI	HOL
	Sarcorhachis obtusa (Miq.) Trel.	ANE	-	SHE
Polypodiaceae	Campyloneurum minus Fée	-	SPO	HOL
	Campyloneurum nitidum (Kaulf.) C.Presl.	-	SPO	HOL
	Campyloneurum rigidum J.Sm.	-	SPO	HOL
	Microgramma geminata (Schrad.) Presl	-	SPO	HOL
	Microgramma percursa (Cav.) de la Sota	-	SPO	HOL
	Microgramma tecta (Kaulf.) Alston	-	SPO	HOL
	Microgramma vacciniifolia (Langsd. & Fisch.) Copel.	-	SPO	HOL
	Pecluma truncorum (Lindm.) M.G.Price	-	SPO	HOL
	Pleopeltis angusta Humb. & Bonpl. ex Willd.	-	SPO	HOL
	Pleopeltis astrolepis (Liebm.) E.Fourn.	-	SPO	HOL
	Polypodium catharinae Langsd. & Fisch.	-	SPO	HOL
	Polypodium chnoophorum Kunze	-	SPO	HOL
	Polypodium fraxinifolium Jacq.	-	SPO	HOL
	Polypodium hirsutissimum Raddi	-	SPO	HOL
Rubiaceae	Hillia illustris (Vellozo) K.Schum.	CHI	POG	HOL
Solanaceae	Dyssochroma viridiflora Miers	CHI	END	PHE
Vittariaceae	Polytaenium cajenense (Desv.) Benedict	-	SPO	HOL
	Radiovittaria stipitata (Kunze) E.H.Crane	_	SPO	HOL

Tabela 2. Famílias, espécies e abundância dos forófitos registrado em 1ha na Floresta Ombrófila Densa Submontana do Parque Estadual Carlos Botelho.

<b>Familia</b>	Espécie	Abundância
Annonaceae	Guatteria australis A. StHil.	1
	Rollinia sericea (R.E. Fr.) R.E. Fr.	1
Apocynaceae	Malouetia arborea (Vell.) Miers	2
Aquifoliaceae	Ilex integerrima Reissek	2
Arecaceae	Euterpe edulis Mart.	164
Bignoniaceae	Jacaranda puberula Cham.	1
C	Tabebuia serratifolia (Vahl) G. Nicholson	8
Bombacaceae	Quararibea turbinata (Sw.) Poir.	1
	Spirotheca passifloroides Cuatrec.	1
Boraginaceae	Cordia sylvestris Fresenius	1
Burseraceae	Protium widgrenii Engl.	4
Caesalpiniaceae	Copaifera trapezifolia Hayne	1
Canellaceae	Capsicodendron dinisii (Schwacke) Occhioni	1
Cecropiaceae	Cecropia glaziovi Snethlage	3
Cecropiaceae	Coussapoa microcarpa (Schott) Rizzini	3
	Pourouma acutiflora Trécul	1
Celastraceae	Maytenus aquifolium Mart.	1
Colustraceae	Maytenus robusta Reissek	1
Chrysobalanaceae	Hirtella hebeclada Moric. ex DC.	2
Clusiaceae	Garcinia gardneriana (Planch. & Triana) Zappi	28
Cyatheaceae	Alsophila sternbergii (Sternb.) D.S. Conant	46
Cyameaceae		7
Eumhamhiaaaa	Cyathea phalerata Mart.	
Euphorbiaceae	Alchornea glandulosa Poepp.	2
	Croton macrobothrys Baill.	1
	Hyeronima alchorneoides Allemão	8
T-1	Tetrorchidium rubrivenium Poepp.	1
Fabaceae	Andira anthelmia (Vell.) J.F. Macbr.	3
	Dahlstedtia pinnata (Benth.) Malme	1
	Myrocarpus frondosus Allemão	1
	Platymiscium floribundum Vogel	2
	Pterocarpus rohrii Vahl	6
	Zollernia ilicifolia (Brongn.) Vogel	3
Flacourtiaceae	Casearia decandra Jacq.	3
	Casearia obliqua Spreng.	3
	Casearia sylvestris Sw.	4
Icacinaceae	Citronella paniculata (Mart.) R.A. Howard	4
Lauraceae	Cryptocarya moschata Nees & C. Mart.	4
	Endlicheria paniculata (Spreng.) J.F. Macbr.	8
	Nectandra membranacea (Sw.) Griseb.	4
	Ocotea dispersa (Nees) Mez	1
	Ocotea teleiandra (Meisn.) Mez	1
Lecythidaceae	Cariniana estrellensis (Raddi) Kuntze	6
Magnoliaceae	Talauma ovata A. StHil.	3
Melastomataceae	Mouriri chamissoana Cogn.	1
Meliaceae	Cabralea canjerana (Vell.) Mart.	4
	Guarea macrophylla Vahl	3
Mimosaceae	Inga edulis Mart.	3
	Inga lenticellata Benth.	1
	Inga praegnans T.D. Penn.	2
	Sorocea bonplandii (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess. Boer	3
Myristicaceae	Virola bicuhyba (Schott ex Spreng.) Warb.	8

continuação	Ardisia martiana Miq.	1
Myrsinaceae	Rapanea hermogenesii Jung-Mend. & Bernacci	3
Myrtaceae	Calyptranthes lanceolata O. Berg	2
Wightaceae	Canpomanesia sp.	1
	Eugenia bocainensis Mattos	1
	Eugenia bocamensis Mattos Eugenia bunchosiifolia Nied.	2
	Eugenia cambucarana Kiaersk.	2
	Eugenia cerasiflora Miq.	1
	Eugenia cereja D. Legrand	1
	Eugenia cuprea (O. Berg) Mattos	11
	Eugenia melanogyna (D. Legrand) Sobral	13
	Eugenia mosenii (Kasusel) Sobral	3
	Eugenia neoglomerata Sobral	6
	Eugenia neoverrucosa Sobral	1
	Eugenia platysema O. Berg	2
	Eugenia pruinosa D. Legrand	2
	Eugenia riedeliana O. Berg	2
	Eugenia schuchiana O. Berg	2
	Eugenia stictosepala Kiaersk.	4
	Eugenia subavenia O. Berg	7
	Eugenia xiriricana Mattos	5
	Gomidesia anacardiaefolia (Gardner) O. Berg	6
	Gomidesia flagellaris D. Legrand	10
	Gomidesia spectabilis (DC.) O. Berg	4
	Gomidesia tijucensis (Kiaersk.) D. Legrand	2
	Marlierea eugeniopsoides (D. Legrand & Kausel) D. Legrand	1
	Marlierea obscura O. Berg	5
	Marlierea suaveolens Cambess.	5
	Marlierea tomentosa Cambess.	6
	Myrceugenia kleinii D. Legrand & Kausel	1
	Myrcia pubipetala Miq.	1
	Myrcia sp.	3
	Myrcia tenuivenosa Kiaersk.	1
	Myrciaria sp.	3
	Neomitranthes glomerata (D. Legrand) D. Legrand	7
	Neomitranthes sp.	1
	Plinia complanata M.L.Kawas. & B.Holst	1
Nyctaginaceae	Guapira opposita (Vell.) Reitz	22
Olacaceae	Heisteria silvianii Schwacke	4
	Tetrastylidium grandifolium (Baill.) Sleumer	24
Proteaceae	Roupala brasiliensis Klotzsch	3
Quiinaceae	Quiina glaziovii Engl.	4
Rubiaceae	Alibertia myrcifolia Spruce ex K. Schum.	5
	A1 · C · 1 1 C 1 · ·	_

*Alibertia myrcifolia* Spruce ex K. Schum. *Alseis floribunda* Schott 5 Amaioua intermedia Mart. Bathysa meridionalis L.B. Sm. & Downs 20 Chomelia catharinae (L.B. Sm. & Downs) Steyerm. 1 Coussarea contracta (Walp.) Müll. Arg. 20 Faramea montevidensis (Cham. & Schltdl.) DC. 4 Posoqueria acutifolia Mart. 3 Psychotria nemorosa Gardner 2 Psychotria suterella Müll. Arg. 6 Rudgea jasminoides (Cham.) Müll. Arg. 16 Simira sampaioana (Standl.) Steyerm. 5 continua...

continuação		
Sabiaceae	Meliosma selowii Urb.	3
Sapindaceae	Allophylus petiolulatus Radlk.	1
	Cupania oblongifolia Mart.	2
	Matayba guianensis Aubl.	2
	Matayba juglandifolia Radlk.	6
Sapotaceae	Chrysophyllum inornatum Mart.	12
-	Chrysophyllum viride Mart. & Eichler	9
	Diploon cuspidatum (Hoehne) Cronquist	5
	Ecclinusa ramiflora Mart.	6
	Pouteria caimito (Ruiz & Pav.) Radlk.	3
	Pouteria psammophila (Mart.) Radlk.	2

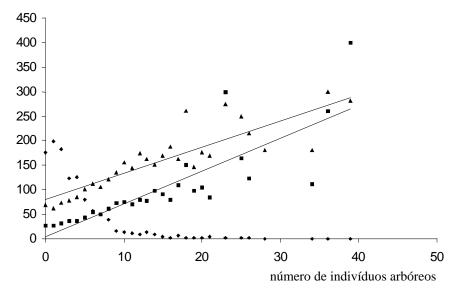


Figura 1. Distribuição do número de espécies epifíticas (losango, n=29) e regressões da média das circunferências (cm) aferidas na altura do peito (quadrado, n=29, r²=0,754, p<0,009) e da média da altura total (dm) das árvores (triângulo, n=29, r²=0,674, p<0,029) de acordo com o número de indivíduos arbóreos.

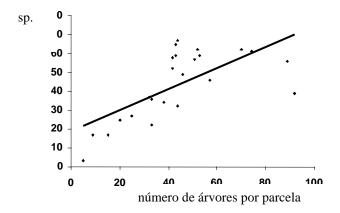


Figura 2. Regressão linear simples do número de espécies de epífitos vasculares e o número de árvores por parcela de 20x20m (n=25, r<sup>2</sup>=0,467, p<0,001).

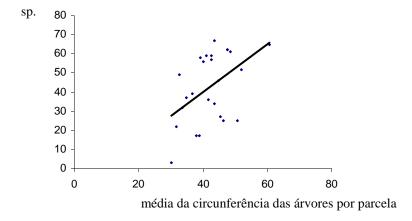


Figura 3. Regressão linear simples do número de espécies de epífitos vasculares e a média da circunferência das árvores por parcela de 20x20m (n=25, r<sup>2</sup>=0,236, p<0,014).

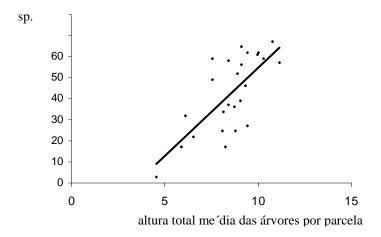


Figura 4. Regressão linear simples do número de espécies de epífitos vasculares e a altura total média das árvores por parcela de 20x20m (n=25, r<sup>2</sup>=0,492, p<0,001).

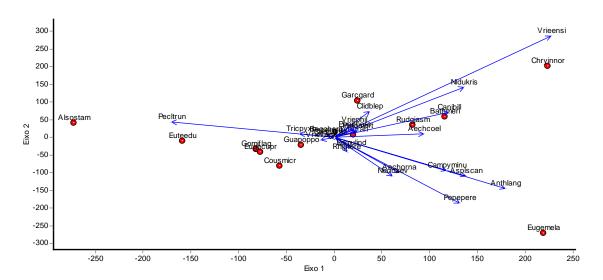


Figura 5. Análise de Componentes Principais - PCA, covariância, entre espécies de epífitos vasculares e espécies de forófitos. Acrônimos formados pelas quatro primeiras letras do gênero e as quatro primeiras letras da espécie (Tabelas 1 e 2). Autovalor no primeiro eixo 37,00% e autovalor no segundo eixo 22,18%.

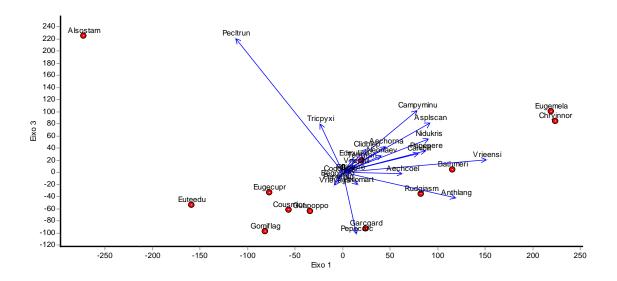


Figura 6. Análise de Componentes Principais - PCA, covariância, entre espécies de epífitos vasculares e espécies de forófitos. Acrônimos formados pelas quatro primeiras letras do gênero e as quatro primeiras letras da espécie (Tabelas 1 e 3). Autovalor no primeiro eixo 37,00% e autovalor no terceiro eixo 15,62%.

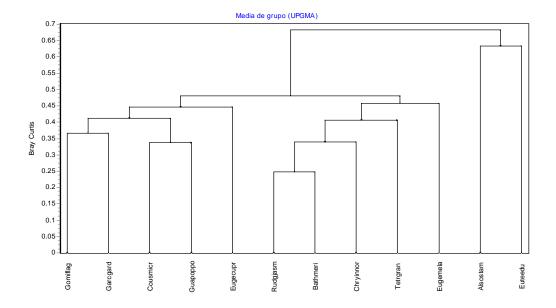


Figura 7. Análise de agrupamento com média de grupo UPGMA, coeficiente de Bray Curtis, entre espécies de epífitos vasculares e espécies de forófitos. Acrônimos formados pelas quatro primeiras letras do gênero e as quatro primeiras letras da espécie (Tabelas 1 e 3). Correlação cofenética de 0,8957.

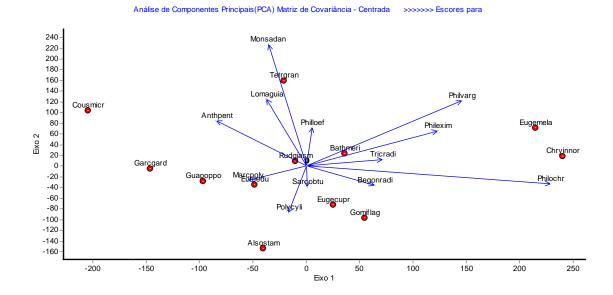


Figura 8. Análise de Componentes Principais - PCA, covariância, entre espécies de hemiepífitos vasculares e espécies de forófitos. Acrônimos formados pelas quatro primeiras letras do gênero e as quatro primeiras letras da espécie (Tabelas 1 e 3). Autovalor no primeiro eixo 48,55% e autovalor no segundo eixo 21,66%.

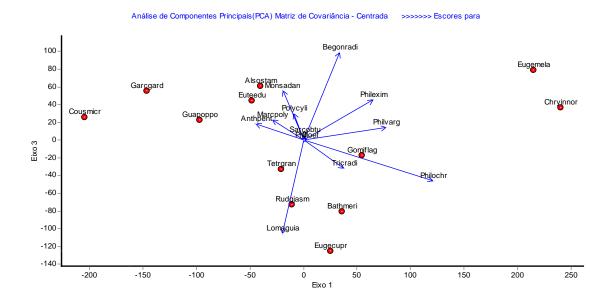


Figura 9. Análise de Componentes Principais - PCA, covariância, entre espécies de hemiepífitos vasculares e espécies de forófitos. Acrônimos formados pelas quatro primeiras letras do gênero e as quatro primeiras letras da espécie (Tabelas 1 e 3). Autovalor no primeiro eixo 48,55% e autovalor no terceiro eixo 12,10%.

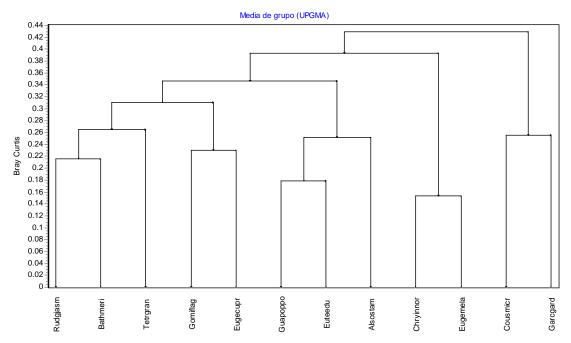


Figura 10. Análise de agrupamento co média de grupo UPGMA, coeficiente de Bray Curtis, entre espécies de hemiepífitos vasculares e espécies de forófitos. Acrônimos formados pelas quatro primeiras letras do gênero e as quatro primeiras letras da espécie (Tabelas 1 e 3). Correlação cofenética de 0,6633.

Ca	pítu	ılo	IV
----	------	-----	----

# **Biota Neotropica**

# EPÍFITOS VASCULARES EM UMA FLORESTA DE RESTINGA PARCIALMENTE INUNDADA NO SUDESTE DO BRASIL

Tiago Böer Breier<sup>1</sup>, Ricardo Ribeiro Rodrigues<sup>2</sup> & João Semir<sup>3</sup>

E-mail: tiagobreier@gmail.com

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, UNICAMP, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ - USP, 13418- 900, Piracicaba, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Departamento de Botânica, UNICAMP, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brazil.

#### **ABSTRACT**

This floristic inventory of a vascular epiphyte community was performed in 10,24ha of Restinga Forest at Ilha do Cardoso State Park in the State of São Paulo, Brazil. Altogether, 178 species of vascular plants belonging to 84 genera and 33 families that grow without contact stem-soil were recorded, including plants with haustorial structures. The most diverse family was Orchidaceae, with 72 species, followed by Bromeliaceae (33), Polypodiaceae (11) and Araceae (11), and the other families had less than 10 species each. The most diverse genera were *Vriesea* (15) e *Maxillaria* (12). Among the life forms found in the plot, 129 species were true holoepiphytes, 16 were facultative epiphytes, 11 were primary hemiepiphytes, 11 were secondary epiphytes, 9 were accidental epiphytes and 3 were hemiparasites. The most diverse pollination syndromes were entomophily, with 101 species and ornithophily, with 32 species. The main dispersal syndrome presented by Restinga Forest epiphytes was anemochory, with 105 species, followed by ornithochory, with 40 species.

Keywords: Coastal plain Atlantic rain forest, restinga, vascular epiphytes, community, pollination syndromes, dispersal syndromes, life forms, Ilha do Cardoso State Park

#### **RESUMO**

O inventário florístico dos epífitos vasculares foi realizado em uma área de 10,24ha na Floresta de Restinga parcialmente inundada do Parque Estadual Ilha do Cardoso, no Estado de São Paulo, Brasil. Ao todo foram registradas 178 espécies pertencentes a 84 gêneros e 33 famílias de plantas vasculares que crescem sem contato caule-solo, incluindo plantas com estruturas haustoriais. A família com maior riqueza de espécies foi Orchidaceae, com 72 espécies, seguida por Bromeliaceae (33), Polypodiaceae (11) e Araceae (11), sendo as demais famílias com menos de 10 espécies cada. Os gêneros mais ricos em espécies foram *Vriesea* (15) e *Maxillaria* (12). Entre as formas de vida encontradas na parcela, foram registradas 129 espécies de holoepífitos verdadeiros, 16 epífitos facultativos, 11 hemiepífitos primários, 11 hemiepífitos secundários, oito epífitos acidentais e três espécies de hemiparasitas. As síndromes de polinização mais diversos foram entomofilia com 101 espécies e ornitofilia com 32. A principal síndrome de dispersão dos epífitos na Floresta Restinga é a esporocoria com 105 espécies seguida pela endozoocoria com 40 espécies.

Palavras-chaves: Floresta de Restinga, restinga, epífitos vasculares, comunidade, síndromes de dispersão, síndromes de polinização, formas de vida, Parque Estadual Ilha do Cardoso

## INTRODUÇÃO

A diversidade tropical está ameaçada pela conversão dos ecossistemas florestais em pastagens, lavouras e outras formas de uso da terra (Henle *et al.* 1996). Os epífitos constituem um importante indicador do grau de interferência antrópica nestes ecossistemas pois muitas espécies necessitam de condições ecológicas especiais, oferecidas por florestas em estádio clímax, para desenvolverem e se reproduzir (Barthlott *et al.* 2001). As florestas tropicais úmidas são conhecidamente caracterizadas, por componentes mecanicamente independentes como os componentes arbóreo, ervas e arbustos, e pela presença dos componentes mecanicamente dependentes como os epífitos, hemiepífitos primários e secundários, estrangulantes e lianas. Cada componente ou sinúsia é uma comunidade funcional de espécies, com formas de vida e exigências similares (Richards 1952, Walter 1986). Os epífitos podem constituir 1/3 de todas as espécies de plantas vasculares em uma área contribuindo com grande participação na florística e ecologia das florestas tropicais úmidas (Gentry & Dodson 1987).

Para os neotrópicos, um clássico e pioneiro trabalho sobre epífitos vasculares foi publicado por Schimper (1888), abrangendo aspectos florísticos, ecológicos e geográficos. Publicações direcionadas aos epífitos vasculares, ocorrentes em florestas ombrófilas do território brasileiro, foram, além de Schimper, que realizou amostragens em Blumenau (SC), realizados por Hertel (1950), Waechter (1986, 1998), Cervi *et al.* (1988), Fontoura *et al.* (1997), Dislich & Mantovani (1998), Dittrich *et al.* (1998), Kersten & Silva (2001, 2002), Gonçalves & Waechter (2002, 2003), Borgo & Silva (2003), T.B. Breier & J.L. Waechter (dados não publicados).

Este trabalho tem como objetivo registrar e descrever a comunidade de epífitos vasculares em uma Floresta de Restinga parcialmente inundada no Parque Estadual Ilha do

Cardoso, Estado de São Paulo, Brasil, registrando as espécies, formas de vida, síndromes de polinização e dispersão.

### MATERIAL E MÉTODOS

Este trabalho foi realizado no extremo sul do litoral do Estado de São Paulo, município de Cananéia, no Parque Estadual Ilha do Cardoso, em uma parcela permanente de 10,24ha com centro nas coordenadas 47°55'58.73"2W e 25°04'35.166"S. O Parque possui uma área de aproximadamente 22.500ha ocupados por diferentes formações vegetais naturais, relacionadas principalmente com as características do substrato, deste modo a amostragem foi realizada na floresta de restinga que se desenvolve sobre solos podzólicos hidromórficos da planície litorânea (Barros et al., 1991), podendo ser denominada como floresta de restinga brejosa, turfosa, inundada ou parcialmente inundada. Estes solos são resultado de sedimentação marinha recente e caracterizados pelo alto teor de areia, baixos teores de argila e silte, e baixa fertilidade (Pfeifer, 1989). Durante os trabalhos de campo foi constatado que ao longo dos 10.24ha existe um mosaico de terrenos variando de bem drenados até periodicamente inundados.

A precipitação média anual é de 2027mm sendo que os meses de junho e agosto apresentam, na média, menos de 100mm mensais. A temperatura média anual é de 22,6°C com médias mensais variando de 18,2°C a 26,6°C e não foram registradas temperaturas abaixo de zero graus Celsius em 56 meses de observação (março/2000 até outubro/2004) na Estação Meteorológica Cananéia (CIIAGRO - Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas / Instittuto Agronômico / São Paulo, dados não publicados).

O inventário florístico foi realizado em uma área de 10.24ha (320x320m) dividida em 256 parcelas de 20x20m onde foram registradas todas as espécies ocorrentes nas parcelas.

Este estudo é vinculado ao Projeto Temático "Diversidade, dinâmica e conservação de florestas no Estado de São Paulo: 40ha de Parcelas Permanentes" (Biota / FAPESP 1999/09635-0). Os trabalhos de campo foram realizados de maio a julho de 2002 e o material testemunho está depositado nos herbários UEC, SPSF e ESA.

Este inventário registra todas as plantas que crescem sem contato caule-solo: holoepífitos verdadeiros, acidentais e facultativos, hemiepífitos primários e secundários, hemiparasitas (Benzing 1990). As síndromes de polinização estão de acordo com Proctor *et al.* (1996), e para Orchidaceae de acordo com van Der Pijl & Dodson (1969) e Dressler (1993). Síndromes de dispersão estão de acordo com van Der Pijl (1969) e Gentry & Dodson (1987).

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

Em 10.24ha da Floresta de Restinga, foram registradas 34 famílias, 84 gêneros e 178 espécies de plantas vasculares que crescem sem contato caule-solo, incluindo plantas com estruturas haustoriais. A família com maior riqueza de espécies foi Orchidaceae com 72 espécies, seguida por Bromeliaceae (33), Polypodiaceae (11) e Araceae (11), as demais famílias com menos de 10 representantes cada. Os gêneros mais ricos em espécies foram *Vriesea* (15) e *Maxillaria* (12). Outros estudos realizados sobre epífitos em florestas das planícies costeiras do Brasil citam um grande contingente de espécies para essas formações florestais. Deste modo, uma floresta palustre no município de Torres, Rio Grande do Sul foi registrado 120 espécies (Waechter 1986) e para florestas que se desenvolvem sobre terrenos bem drenado foram registrados 77 espécies na Ilha do Mel, Paraná (Kersten & Silva 2001), 31 espécies em Osório (Waechter 1998) e 37 espécies em Viamão (Breier & Waechter, dados não publicados) ambos no Rio Grande do Sul.

Holoepífitos verdadeiros foram à forma de vida mais rica em espécies encontrada na parcela, com 129 espécies. A restinga apresenta uma curiosa particularidade em relação às bromélias, onde muitas espécies de Bromeliaceae tipicamente holoepífitas verdadeiras em outras formações florestais, na restinga se comportam como holoepífitas facultativas e muitas vezes são encontradas com mais freqüência vegetando no solo do que sobre forófitos. As espécies que ilustram esta situação são: *Aechmea pectinata* Baker, *Nidularium innocentii* Lem., *Vriesea altodaserrae* L.B.Sm., *Vriesea atra* Mez, *Vriesea friburgensis* Mez, *Vriesea ensiformis* (Vell.) Beer, *Vriesea erythrodactylon* (E.Morren) E.Morren ex Mez, *Vriesea gigantea* Gaudich., *Vriesea incurvata* Gaudich. e *Vriesea vagans* (L.B.Sm.) L.B.Sm (Tabela 1).

Freitas et al. (1998) estudaram os sitos preferenciais de ocorrência das espécies Nidularium procerum Lindm. e Nidularium innocentii, em uma floresta palustre na Reserva Biológica Poço das Antas, Estado do Rio de Janeiro, e detectaram que ambas as espécies são mais comuns nos solos encharcados, com diferentes classes de saturação de água, do que sobre forófitos. Entre as causas deste padrão, a saturação de água no solo é um fator que restringe a ocorrência de várias espécies xerófitas potencialmente competidoras das Bromeliaceae e, como estas espécies de bromélias são bastante independentes dos seus órgãos subterrâneos para nutrição, conseguem colonizar sem dificuldades sites no interior das florestas paludosas. Para as espécies de Nidularium estudadas por Freitas et al. (1998) foi detectado um pequeno sucesso na dispersão e estabelecimento no habitat epifítico o que sugere que limitações na dispersão das espécies sobre as árvores façam com que elas sejam mais comuns nos habitats terrestres. Segundo Fischer & Araújo (1995), bromélias da subfamíla Bromelioideae dispersadas por aves, como várias Aechmea, ocorrem no dossel

superior enquanto as dispersadas por pequenos mamíferos não voadores, como *Nidularium* e *Quesnelia*, ocupam estratos basais da floresta.

Ente os holoepífitos acidentais foram registradas oito espécies sendo que a maioria dessas ocorrências provavelmente são decorrentes de acidentes dispersivos combinados com a acumulação de húmus nos troncos dos forófitos. A maioria das espécies registradas como epífitos acidentais é tipicamente arbórea na restinga: *Ilex theezans* Mart., *Euterpe edulis* Mart., *Piptocarpha oblonga* (Gardner) Baker, *Maytenus robusta* Reissek, *Calophyllum brasiliensis* Cambess. e *Rapanea venosa* Mez. As demais espécies de holoepífitos acidentais são preferentemente ervas terrestres: *Quesnelia arvensis* (Vell.) Mez e *Lindsaea lancea* (L.) Bedd.

Das 22 espécies de hemiepífitos, 11 são hemiepífitos primários que germinam sobre a árvore e posteriormente estabelecem o contato com o solo sendo representados por quatro famílias: Araceae, Araliaceae Cecropiaceae e Moraceae. Os hemiepífitos secundários germinam no solo, escalam a árvore e posteriormente perdem o contato caule-solo, embora algumas espécies mantenham o contato raiz-solo. Várias famílias de plantas vasculares foram registradas com pelo menos uma espécie de hemiepífito vascular: Araceae, Basellaceae, Blechnaceae, Begoniaceae, Dryopteridaceae, Cyclanthaceae, Marcgraviaceae, Orchidaceae e Piperaceae. Entre as hemiparasitas foram registradas três espécies pertencentes a duas famílias: Loranthaceae e Viscaceae (Tabela 1).

A síndrome de polinização mais comum foi entomofilia, com 103 espécies, onde se destaca a participação das famílias Orchidaceae e Araceae com muitas espécies entomófilas (Tabela 1). A ornitofilia também foi bastante freqüente, com 32 espécies, destacando a participação da família Bromeliaceae. Entre os epífitos anemófilos apenas a família Piperaceae. Espécies de plantas polinizadas por morcegos foram apenas quatro: *Vriesea* 

atra, Vriesea gigantea, Marcgravia polyantha Delpino e Hillia illustris (Vellozo) K.Schum, sendo que é possível, como ocorre com bromélias quiropterófilas (Sazima et al. 1995), que as demais espécies sejam também eventualmente visitadas por beija-flores durante o dia.

Neste estudo, o principal agente dispersor dos epífitos na Floresta Atlântica de encosta é o vento, sendo que a síndrome que usa diásporos diminutos é denominada esporocoria e representada principalmente por orquídeas e pteridófitas, num total de 105 espécies esporocóricas. A síndrome anemocórica que usa estruturas flutuantes como plumas é denominada pogonocoria e foram representadas por 26 espécies, principalmente bromélias da sub-famíla Tillandsioideae (*Catopsis, Racinaea, Tillandsia e Vriesea*). A endozoocoria também foi freqüente e representada por 40 espécies, principalmente Araceae e Bromeliaceae da subfamília Bromelioideae: *Aechmea, Billbergia, Edmundoa, Neoregelia, Nidularium e Quesnelia* (Tabela 1). Fischer & Araújo (1995) reconhecem como visitantes das inflorescências de *Nidularium innocentii e Quesnelia arvensis* mamíferos de pequeno porte e não voadores e os caracterizam como vetores de diásporos destas plantas.

#### **AGRADECIMENTOS**

Este trabalho foi parcialmente financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade (<a href="www.biota.org.br">www.biota.org.br</a>) e pelo Fundo de Apoio a Pesquisa (FAEP . UNICAMP). Agradecemos ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal e ao Departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, pelo apoio logístico e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES pela bolsa de doutorado concedida ao primeiro autor. Agradecemos a companhia nos trabalhos

de campo a Márcia R. Andrade, Rodrigo B. Singer, Hélbia Nakakura e Ana Cláudia B. Breier. Agradecemos a Fábio de Barros, Jefferson Prado, Marcus Nadruz, Maria G. Wanderley, Renata G. Udulutsch, Rodrigo B. Singer, Vinícius A. O. Dittrich e Vinícius C. Souza pela determinação do material botânico.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BENZING, D.H. 1990. Vascular epiphytes: General biology and related biota. Cambridge: Cambridge University Press.
- BARROS, F., MELO, M.M.R..F., CHIEA, S.A.C., KIRIZAWA, M., WANDERLEY, M.G.L. & JUNG-MENDAÇOLLI, S.L. 1991. Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso: Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. Instituto de Botânica, São Paulo.
- BARTHLOTT, W., SCHIMIT-NEUERBURG, V., NIEDER, J. & ENGWALD, S. 2001.

  Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. Plant Ecology 152:145-156.
- BORGO, M. & SILVA, S.M. 2003. Epífitos vasculares em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 26(3):391-401.
- BREIER, T.B. & WAECHTER, J.L. Spatial distribution of vascular epiphytes in a coastal forest in southern Brazil. Plant Ecology (submitted paper).
- CERVI, A.C., ACRA, L.A, RODRIGUES, L., TRAIN, S., IVANCHECHEN, S. & MOREIRA, A.L.O.R. 1988. Contribuição ao conhecimento das epífitas (exclusive Bromeliaceae) de uma floresta de araucária do Primeiro Planalto Paranaense. Ínsula 18:75-82.

- DISLICH, R. & MANTOVANI, W. 1998. A flora de epífitas vasculares da reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira" (São Paulo, Brasil). Boletim Botânico da Universidade de São Paulo 17:61-83.
- DITTRICH, V.A.O., KOZERA, C. & SILVA, S. M. 1998. Levantamento florístico dos epífitos vasculares do Parque Barigüi, Curitiba, Paraná, Brasil. Iheringia: Série Botânica 52:11-21.
- DRESSLER, L. R. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Cambridge: Harward University Press.
- FISCHER, E.A. & ARAUJO, A.C. 1995. Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic rainforest, south-eastern Brazil. Journal of Tropical Ecology 11:559-567.
- FONTOURA, T., SYLVESTRE L.S., VAZ, A.M.S.F. & VIEIRA, C.M. 1997. Epífitas vasculares, hemiepífitas e hemiparasitas da Reseverva Ecológica de Macaé de Cima. Pp.89-101. In Lima, H. C. & Guedes-Bruni, R. R. (eds.). Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica. Rio de Janeiro: Jardim Botânico.
- FREITAS, C. A., SCARANO F. R. & WENDT, T. 1998. Habitat choice in two facultative epiphytes of the genus *Nidularium* (Bromeliaceae). Selbyana 19(2):236-239.
- GENTRY, A.H. & DODSON, C. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Annals of Missouri Botanical Garden 74:205-233.
- GONÇALVES, C.N. & WAECHTER, J.L. 2002. Epífitos vasculares sobre espécimes de *Ficus organensis* isolados no norte da Planície Costeira do Rio Grande do Sul: Padrões de abundância e distribuição. Acta Botânica Brasílica 16(4):429-441.

- GONÇALVES, C.N. & WAECHTER, J.L. 2003. Aspectos florísticos e ecológicos de epífitos vasculares sobre figueiras isoladas no norte da planície costeira do Rio Grande do Sul. Acta Botânica Brasílica 17(1):89-100.
- HENLE, K., POSCHLOD, P., MARGULES, C. & SETTELE, J. 1996. Species survival in reation to habitat quality, size and isolation: summary conclusions and future directions. pp. 373-381. In: Settele J., Margules C., & Poschlod P. eds. Species survival in fragmented landscapes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- HERTEL, R.J.G. 1950. Contribuição à ecologia da flora epifítica da Serra do Mar (vertente oeste) do Paraná. Arquivos do Museu Paranaense 8:3-63.
- KERSTEN, R.A. & SILVA, S.M. 2001. Composição florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta da planície litorânea na Ilha do Mel, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 24(2):231-226.
- KERSTEN, R.A. & SILVA, S.M. 2002. Florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta ombrófila mista aluvial do rio Barigüi, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Botânica 25(3):259-267.
- PFEIFFER, R.M., NOFFS, M.S. & SILVA, D.A. 1989. Correlação de características do meio biofísico do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Revista do Instituto Florestal 1: 39-49.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. The natural history of pollination. London: Harper-Collins Publishers.
- RICHARDS, P.W. 1952. The tropical rain forest. Cambridge, University Press. 450p.
- SAZIMA, M., BUZATO, S. & SAZIMA I. 1995. Polinização de *Vriesea* por morcegos no Sudeste brasileiro. Bromélia 2(4): 29-37.
- SCHIMPER, A.F.W. 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena: Gustav Fischer.

162p.

- Van DER PIJL, L. 1969. Principles of dispersal in higher plants. Berlin: Springer-Verlag.
- Van DER PIJL, L. & DODSON, C.H. 1969. Orchid flowers; their pollination and evolution. Miami: University of Miami Press.
- WAECHTER, J.L. 1986. Epífitos vasculares da Mata Paludosa do Faxinal, Torres, Rio Grande do Sul, Brasil. Iheringia: Série Botânica 34:39-49.
- WAECHTER, J.L. 1998. Epifitismo vascular em uma floresta de restinga do Brasil subtropical. Ciência & Natura 20:43-66.
- WALTER, H. 1986. Vegetação e zonas climáticas: Tratado de ecologia global. São Paulo: EPU. 326p.

Tabela 1. Famílias e espécies de epífitos vasculares amostrados em 10.24ha de uma floresta de restinga no Parque Estadual Ilha do Cardoso, São Paulo, Brasil. Síndromes de Polinização (SP), síndromes de dispersão (SD) e forma de vida (FV). AUT: autogamia, ANE: anemofilia, ENT: entomofilia, ORN: ornitofilia; AUT: autocoria, SPO: esporocoria, POG: pogonocoria, END: endozoocoria, EPI: epizoocoria; ACC: epífito acidental, PHE: hemiepífito primário, SHE: hemiepífito secundário, FAC: epífito facultativo, HOL: holoepifito, HPA: hemiparasita.

Família	Espécie	SP	SD	FV
Aquifoliaceae	Ilex theezans Mart.	ENT	END	ACC
Araceae	Anthurium itanhaense Engl.	ENT	END	FAC
	Anthurium pentaphyllum (Aubl.) G.Don	ENT	END	SHE
	Anthurium scandens (Aubl.) Engl.	ENT	END	HOL
	Monstera adansonii Schott	ENT	END	SHE
	Philodendron aff. appendiculatum Nadruz & Mayo	ENT	END	PHE
	Philodendron bipinatifidum Schott	ENT	END	PHE
	Philodendron corcovadense Kunth	ENT	END	PHE
	Philodendron crassinervium Lindl.	ENT	END	PHE
	Philodendron eximium Schott	ENT	END	PHE
	Philodendron loefgrenii Engl.	ENT	END	PHE
	Philodendron vargealtense Sakuragui	ENT	END	PHE
Araliaceae	Oreopanax capitatus (Jacq.) Decne. & Planch.	ENT	END	PHE
Arecaceae	Euterpe edulis Mart.	ENT	END	ACC
Aspleniaceae	Asplenium serratum L.	-	SPO	HOL
Asteraceae	Piptocarpha oblonga (Gardner) Baker	ENT	POG	ACC
Basellaceae	Anredera cordifolia (Ten.) Steenis	ENT	SPO	SHE
Begoniaceae	Begonia radicans Vell.	ENT	POG	SHE
Blechnaceae	Blechnum binervatum (Poir.) C.V. Morton & Lellinger	-	SPO	SHE
Bromeliaceae	Aechmea gamosepala Wittmack	ORN	END	HOL
	Aechmea nudicaulis (L.) Griseb.	ORN	END	HOL
	Aechmea pectinata Baker	ORN	END	FAC
	Billbergia amoema (Lodd.) Lindl.	ORN	END	HOL
	Billbergia zebrina (Herb.) Lindl.	ORN	END	HOL
	Catopsis sessiliflora (Ruiz & Pav.) Mez	ENT	POG	HOL
	Edmundoa lindenii (Regel) Leme	ORN	END	HOL
	Neoregelia laevis (Mez) L.B.Sm.	ORN	END	HOL
	Nidularium innocentii Lem.	ORN	END	FAC
	Nidularium procerum Lindm.	ORN	END	FAC
	Quesnelia arvensis (Vell.) Mez	ORN	END	ACC
	Racinaea spiculosa (Griseb.) M.A. Spencer & L.B.Sm.	ENT	POG	HOL
	Tillandsia dura Baker	ORN	POG	HOL
	Tillandsia gardneri Lindl.	ORN	POG	HOL
	Tillandsia geminiflora Brongn.	ORN	POG	HOL
	Tillandsia globosa Wawra	ORN	POG	HOL
	Tillandsia stricta Soland.	ORN	POG	HOL
	Tillandsia tenuifolia L.	ORN	POG	HOL
	Vriesea altodaserrae L.B.Sm.	ORN	POG	FAC
	Vriesea atra Mez	CHI	POG	FAC
	Vriesea carinata Wawra	ORN	POG	HOL
	Vriesea friburgensis Mez	ORN	POG	FAC
	Vriesea ensiformis (Vell.) Beer	ORN	POG	FAC
	Vriesea erythrodactylon (E.Morren) E.Morren ex Mez	ORN	POG	FAC

continua	

continuação				
	Vriesea flammea L.B.Sm.	ORN	POG	HOL
	Vriesea gigantea Gaudich.	CHI	POG	FAC
	Vriesea heterostachys (Baker) L.B.Sm.	ORN	POG	HOL
	Vriesea incurvata Gaudich.	ORN	POG	FAC
	Vriesea inflata (Wawra) Wawra	ORN	POG	HOL
	Vriesea paludosa L.B.Sm.	ORN	POG	HOL
	Vriesea platzmannii E.Morren	ORN	POG	HOL
	Vriesea rodigasiana E.Morren	ORN	POG	HOL
	Vriesea vagans (L.B.Sm.) L.B.Sm.	ORN	POG	FAC
Cactaceae	Rhipsalis teres (Vell.) Steud.	ENT	END	HOL
Cecropiaceae	Coussapoa microcarpa (Schott) Rizzini	ENT	END	PHE
Celastraceae	Maytenus robusta Reissek	ENT	END	ACC
Clusiaceae	Calophyllum brasiliensis Cambess.	ENT	END	ACC
	Clusia criuva Cambess.	ENT	END	PHE
Cyclanthaceae	Thoracocarpus bissectus (Vell.) Harling	ENT	END	SHE
Dryopteridaceae	Polybotrya cylindrica Kaulf.	-	SPO	SHE
Gesneriaceae	Codonanthe devosiana Lem.	ENT	END	HOL
	Codonanthe gracilis (Mart.) Hanst.	ENT	END	HOL
	Nematanthus fritschii Hoehne	ORN	END	FAC
Grammitidaceae	Cochlidium serrulatum (Sw.) L.E.Bishop	-	SPO	HOL
Hymenophyllaceae	Hymenophyllum asplenioides (Sw.) Sw.	-	SPO	HOL
, <sub>F</sub> ,	Hymenophyllum hirsutum (L.) Sw.	-	SPO	HOL
	Hymenophyllum polyanthos (Sw.) Sw.	-	SPO	HOL
	Trichomanes cristatum Kaulf.	-	SPO	HOL
	Trichomanes polypodioides L.	-	SPO	HOL
	Trichomanes pyxidiferum L.	-	SPO	HOL
Lindsaeaceae	Lindsaea lancea (L.) Bedd.	-	SPO	ACC
Lomariopsidaceae	Elaphoglossum crassinerve Moore	-	SPO	HOL
	Elaphoglossum herminieri (Bory ex Fée) T.Moore	-	SPO	HOL
	Elaphoglossum lingua (Raddi) Brack.	-	SPO	HOL
	Elaphoglossum macahense (Fée) Rosenst.	-	SPO	HOL
Loranthaceae	Struthanthus concinnus Mart.	ENT	END	HPA
Lycopodiaceae	Huperzia flexibilis (Fée) B.Øllg.	-	SPO	HOL
	Huperzia mandiocana (Raddi) Trens.	-	SPO	HOL
Marcgraviaceae	Marcgravia polyantha Delpino	CHI	END	SHE
1,141,6814,140,440	Norantea brasiliensis Choisy	ORN	END	SHE
Melastomataceae	Clidemia blepharodes DC.	ENT	END	FAC
Moraceae	Ficus enormis Mart. ex Miq.	ENT	END	PHE
Myrsinaceae	Rapanea venosa Mez	ENT	END	ACC
Nephrolepidaceae	Nephrolepis rivularis (Vahl) Mett. ex Krug	-	SPO	HOL
Orchidaceae	Bifrenaria harrisoniae (Hook.) Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
Oremdaceae	Brassavola tuberculata Hook.	ENT	SPO	HOL
	Bulbophyllum glutinosum (Barb.Rodr.) Cogn.	ENT	SPO	HOL
	Bulbophyllum napellii Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Campylocentrum parahybunense (Barb.Rodr.) Rolfe	ENT	SPO	HOL
	Catasetum rodigasianum Rolfe	ENT	SPO	HOL
	Catasetum trulla Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Cattleya forbesii Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Cattleya guttata Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Came ya ganara Linui.	En 11		

...continuação

continuação				
	Dichaea mosenii Cogn.	ENT	SPO	HOL
	Dichaea pendula (Aubl.) Cogn.	ENT	SPO	HOL
	Dichaea trulla Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Elleanthus brasiliensis Rchb.f.	ORN	SPO	HOL
	Encyclia fragrans (Sw.) Lemée	ENT	SPO	HOL
	Encyclia glumacea (Lindl.) Pabst	ENT	SPO	HOL
	Encyclia patens Hook.	ENT	SPO	HOL
	Encyclia pygmaea (Hook.) Dressler	ENT	SPO	HOL
	Epidendrum latilabre Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Epidendrum nocturnum Jacq.	ENT	SPO	HOL
	Epidendrum ochrochlorum Barb.Rodr.	ENT	SPO	HOL
	Epidendrum paniculatum Ruiz et Pav.	ENT	SPO	HOL
	Epidendrum ramosum Jacq.	ENT	SPO	HOL
	Epidendrum rigidum Jacq.	ENT	SPO	HOL
	Epidendrum strobiliferum Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Epidendrum versicatum Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Gongora bufonia Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Huntleya meleagris Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Jacquiniella globosa (Jacq.) Schltr.	ENT	SPO	HOL
	Lockhartia lunifera (Lindl.) Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria bradei Schltr. ex Hoehne	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria brasiliensis Brieger & Illg	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria desvauxiana Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria jenischiana (Rchb.f.) C.Schweinf.	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria leucaimata Barb.Rodr.	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria madida Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria notylioglossa Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria ochroleuca Lodd. ex Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria parviflora (Poepp. & Endl.) Garay	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria picta Hook.	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria rigida Barb.Rodr.	ENT	SPO	HOL
	Maxillaria rufescens Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Miltonia spectabilis Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Myoxanthus exasperatus (Lindl.) Luer	ENT	SPO	HOL
	Octomeria gracilis Barb.Rodr.	ENT	SPO	HOL
	Octomeria grandiflora Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Octomeria juncifolia Barb.Rodr.	ENT	SPO	HOL
	Octomeria linearifolia Barb.Rodr.	ENT	SPO	HOL
	Octomeria margaretae Pabst ex Toscano	ENT	SPO	HOL
	Octomeria riograndensis Schltr.	ENT	SPO	HOL
	Octomeria serrana Hoehne	ENT	SPO	HOL
	Oncidium flexuosum Sims	ENT	SPO	HOL
	Oncidium trulliferum Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Pleurothallis deregularis (Barb.Rodr.) Luer	AUT	SPO	HOL
	Pleurothallis fluminensis Pabst	ENT	SPO	HOL
	Pleurothallis marginalis Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Pleurothallis obovata Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Pleurothallis punctatifolia (Barb.Rodr.) Pabst	ENT	SPO	HOL
	Pleurothallis saundersiana Rchb.f.	ENT	SPO	HOL

continua	

commuação				
	Pleurothallis seriata Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Pleurothallis serpentula Barb.Rodr.	ENT	SPO	HOL
	Polystachya caespitosa Barb.Rodr.	ENT	SPO	HOL
	Polystachya estrellensis Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Promenaea rollisonii (Rchb.f.) Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Reichenbachanthus emarginatus Garay	ENT	SPO	HOL
	Scaphyglottis modesta Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Scaphyglottis sp.	ENT	SPO	HOL
	Stelis papaquerensis Rchb.f.	ENT	SPO	HOL
	Trigonidium obtusum Lindl.	ENT	SPO	HOL
	Vanilla chamissonis Klotzsch	ENT	SPO	SHE
	Xylobium colleyi (Batem. ex Lindl.) Rolfe	ENT	SPO	HOL
	Xylobium variegatum (Ruiz & Pav.) Garay & Dunst.	ENT	SPO	HOL
	Zygostastes lunata Lindl.	ENT	SPO	HOL
Piperaceae	Peperomia corcovadensis Gardner	ANE	EPI	HOL
	Peperomia glabella (Sw.) A.Dietr.	ANE	EPI	HOL
	Peperomia obtusifolia (L.) A.Dietr.	ANE	EPI	HOL
	Peperomia pereskaeifolia (Jacq.) Kunth	ANE	EPI	HOL
	Peperomia rupestris Kunth	ANE	EPI	HOL
	Sarcorhachis obtusa (Miq.) Trel.	ANE	-	SHE
Polypodiaceae	Campyloneurum acrocarpum Fée	-	SPO	FAC
	Campyloneurum nitidum (Kaulf.) C.Presl.	-	SPO	HOL
	Microgramma geminata (Sharad.) R.M.Tryon & A.F.Tryon	-	SPO	FAC
	Microgramma percursa (Cav.) de la Sota	-	SPO	HOL
	Microgramma squamulosa (Kaulf.) de la Sota	-	SPO	HOL
	Microgramma vacciniifolia (Langsd. & Fisch.) Copel.	-	SPO	HOL
	Pleopeltis angusta Humb. & Bonpl. ex Willd.	-	SPO	HOL
	Pleopeltis astrolepis (Liebm.) E.Fourn.	-	SPO	HOL
	Polypodium hirsutissimum Raddi	-	SPO	HOL
	Polypodium latipes Langsd. & Fisch.	-	SPO	HOL
	Polypodium menisciifolium Langsd. & Fisch.	-	SPO	HOL
Rubiaceae	Hillia illustris (Vellozo) K.Schum.	CHI	POG	HOL
Viscaceae	Phoradendron piperoides (Kunth) Trel.	ENT	END	HPA
	Phoradendron crassifolium (Pohl ex DC.) Eichler	ENT	END	HPA
Vittariaceae	Hecistopteris pumila (Spreng.) J.Sm.	-	SPO	HOL
	Radiovittaria stipitata (Kunze) E.H.Crane	-	SPO	HOL
	Vittaria lineata (L.) Sm.	-	SPO	HOL

Capítulo '	V
------------	---

# **Biota Neotropica**

# EPÍFITOS VASCULARES EM QUATRO FORMAÇÕES FLORESTAIS DO SUDESTE DO BRASIL

Tiago Böer Breier<sup>1</sup>, Ricardo Ribeiro Rodrigues<sup>2</sup> & João Semir<sup>3</sup>

E-mail: tiagobreier@gmail.com

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, UNICAMP, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ - USP, 13418- 900, Piracicaba, São Paulo, Brazil.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Departamento de Botânica, UNICAMP, 13083-970, Campinas, São Paulo, Brazil.

## **ABSTRACT**

This work was performed in São Paulo State, in four conservation units, distributed from east to west: Ilha do Cardoso State Park - PEIC, Carlos Botelho State Park - PECB, Caetetus Ecological Station - EEC and Assis Ecological Station - EEA. In each conservation unit, a 10,24ha - plot was set, where Restinga Forest, Submontane Rain Forest, Seasonal Semideciduous Forest and Savanna Forest were sampled, respectively. Altogether, in the four plots, 277 species of vascular epiphytes belonging to 109 genera and 37 families were registered. The highest values of floristic similarity were found in the comparison between the flora of "mesophilous forests" (EEC and EEA - 33,3%), and between the flora of "hygrophilous forests" (PEIC and PECB - 31,9%) using Jaccard coefficient, the other paired comparisons, between one mesophilous and one hygrophilous forest presented low values of similarity, ranging from 3,0 to 4,2%. The only species present in the four forest formations was *Pleopeltis angusta* (Polypodiaceae). The life form of true holoepiphyte type, the pollination syndrome of the entomophily type and the dispersion syndrome sporochory were the most species-rich in the four forest formations.

Keywords: vascular epiphytes, community, pollination syndromes, dispersal syndromes, life forms

#### **RESUMO**

Este trabalho foi realizado no Estado de São Paulo, em quatro unidades de conservação, distribuídas do leste para o oeste, sendo o Parque Estadual Ilha do Cardoso - PEIC, Parque Estadual Carlos Botelho - PECB, Estação Ecológica Caetetus - EEC e Estação Ecológica Assis - EEA. Em cada unidade de conservação, foi instalada uma parcela de 10,24ha onde foram amostradas a Floresta de Restinga, a Floresta Ombrófila Densa Submontana, a Floresta Estacional Semidecídua e o Cerradão, respectivamente. Ao todo, nas quatro parcelas, foram registradas 277 espécies de epífitos vasculares pertencentes 109 gêneros e a 37 famílias. As maiores similaridades foram encontradas comparando a flora das florestas mesófilas entre si (EEC e EEA - 33,3%) e a flora das florestas higrófilas entre si (PEIC e PECB - 31,9%) com uso do coeficiente de Jaccard, as demais comparações par a par, entre uma floresta mesófila e uma higrófila apresentaram baixos valores de similaridade, variando de 3,0 a 4,2%. A única espécie presente nas quatro formações foi *Pleopeltis* angusta (Polypodiaceae). A forma de vida do tipo holoepífito verdadeiro, a síndrome de polinização do tipo entomofilia e a síndrome de dispersão esporocoria foram as que apresentaram maior número de espécies nas quatro formações.

Palavras-chaves: epífitos vasculares, comunidades, síndromes de polinização, síndromes de dispersão, formas de vida

# INTRODUÇÃO

No sudeste do Brasil, a transição entre a floresta higrófila costeira e os cerrados envolvem uma grande extenção de florestas estacionais. No entanto, apenas recentemente estão sendo elucidadas as relações florísticas entre essas diferentes formações florestais, sobretudo com foco voltado para o componente arbóreo (Oliveira-Filho & Fontes 2000).

Na literatura são encontradas diversas definições e classificações para as florestas ocorrentes no sudeste brasileiro. Assim, a floresta atlântica pode ser definida de duas formas, *sensu stricto* e *sensu lato*. A primeira abrange apenas a estreita faixa de vegetação litorânea chamada de Mata Atlântica (Azevedo 1950) ou Floresta Ombrófila Densa (IBGE 2004). E a segunda (Fernandes & Bezerra 1990) inclui também a Floresta Estacional e a Floresta Ombrófila Mista (IBGE 2004).

Os epífitos vasculares são importantes componentes da riqueza de espécies e complexidade das florestas neotropicais. No entanto, há carência de estudos em grandes escalas biogeográficas. Algums estudos sobre distribuição geográfica dos epífitos vasculares foram feitos na tentativa de elucidar padrões de distribuição para os Neotrópicos (Gentry & Dodson 1987, Kelly *et al.* 1994, Nieder *et al.* 1999, Wolf & Flamenco-S 2003, Kelly *et al.* 2004, Kreft *et al.* 2004, Küper *et al.* 2004). Estes estudos foram baseados em um banco de dados para apenas poucas localidades ou restritos a regiões definidas. O objetivo deste trabalho é comparar a composição florística de epífitos vasculares em quatro formações florestais do sudeste do Brasil discutindo também formas de vida, síndromes de polinização e dispersão.

#### MATERIAL E MÉTODOS

Este trabalho foi realizado no Estado de São Paulo, em quatro unidades de conservação gerenciadas pelo Instituto Florestal. As unidades de conservação estudadas foram, do leste para o oeste, o Parque Estadual Ilha do Cardoso - PEIC (47°55'W, 25°04'S), o Parque Estadual Carlos Botelho - PECB (47°55'W, 24°10'S), a Estação Ecológica Caetetus - EEC (49°42'W, 22°24'S) e a Estação Ecológica Assis - EEA (50°22'W, 22°35'S) (Figura 1). Em cada unidade de conservação foi instalada uma parcela de 10,24ha onde foram amostradas as formações florestais de Floresta de Restinga parcialmente inundada, Floresta Ombrófila Densa Submontana, Floresta Estacional Semidecídua e Cerradão, respectivamente. Ao todo, nas quatro parcelas foram amostrados 40,96ha. A localização das unidades de conservação e das parcelas estão nas Figuras 2, 3, 4 e 5. Este trabalho está vinculado ao Projeto Temático "Diversidade, dinâmica e conservação de florestas no Estado de São Paulo: 40ha de Parcelas Permanentes" (Biota / FAPESP 1999/09635-0).

As quatro unidades de conservação estão sujeitas a diferentes regimes climáticos. Nas formações litorâneas foram registradas as maiores precipitações e uma sazonalidade pluviométrica discreta quando comparada a sazonalidade pluviométrica das formações florestais interioranas. A Figura 6 mostra os diagramas climáticos para as quatro áreas, adaptados de Walter (1984), onde é importante ressaltar que as informações usadas para compor os diagramas compreendem as médias de um pequeno período de observação, variando entre 56 e 58 meses, coletadas em estações meteorológicas próximas às unidades de conservação. A precipitação média anual e a temperatura média anual para cada área: PEIC (2027mm, 22,6°C), PECB (1591mm, 18.1°C), EEC (1320mm, 21,7°C) e EEA (1401mm, 22.1°C) (CIIAGRO - Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas /

Instituto Agronômico / São Paulo, dados não publicados). Na Figura 7 estão representados os diagramas de perfil da vegetação de cada um dos tipos florestais.

Este inventário registra todas as plantas que crescem sem contato caule-solo: holoepífitos verdadeiros, acidentais e facultativos, hemiepífitos primários e secundários, hemiparasitas (Benzing 1990), portanto, lianas não foram consideradas na amostragem. Algumas espécies de Bromeliaceae holoepífitas características na Floresta de Restinga se comportam como facultativas sendo incluídas a mesma espécie em duas categorias diferentes conforme o local de ocorrência.

As síndromes de polinização estão de acordo com Proctor *et al.* (1996), e para Orchidaceae, de acordo com van Der Pijl & Dodson (1969) e Dressler (1993). Síndromes de dispersão estão de acordo com van Der Pijl (1969) e Gentry & Dodson (1987). As espécies foram determinadas através de bibliografia especializada, consulta a especialistas e herbários. Material testemunho está tombado nos herbários UEC, SPSF e ESA. A similaridade entre áreas foi calculada com uso do Coeficiente de Similaridade de Jaccard (Krebs 1999).

### RESULTADOS E DISCUSSÃO

Foram registrados ao todo, em 40,96ha, distribuídos em quatro formações florestais no Estado de São Paulo, 37 famílias, 109 gêneros e 277 espécies de epífitos vasculares (Listas das espécies nos capítulos anteriores). Considerando como epífitos vasculares todas as plantas que vegetam sem contato caule-solo durante seu ciclo de vida, distribuídos em diferentes categorias como epífitos acidentais, facultativos e verdadeiros, também hemiepífitos primários e secundários, e plantas com estruturas haustoriais.

Na Figura 8, estão representados o número de famílias, gêneros e espécies com representantes vegetando sem contato caule-solo nas quatro áreas. A área com maior número de representantes nas três categorias taxonômicas foi o PEIC com 34 famílias, 83 gêneros e 178 espécies e a área com menor número foi a EEA com 5, 11 e 16. Um interessante padrão é evidenciado onde o número de espécies com representantes epifíticos ocorrentes nas florestas do interior (EEC e EEA) é menor que o número de famílias com representantes epifíticos ocorrentes nas florestas litorâneas (PEIC e PECB).

As famílias mais ricas em espécies, considerando a lista florísitica total, foram Orchidaceae (95), Bromeliaceae (47), Polypodiaceae (20), Araceae (16), Cactaceae (14), Piperaceae (12) e Hymenophyllaceae (9). Das 37 famílias de plantas vasculares, com pelo menos um representante epifítico, ocorrendo em pelo menos uma formação florestal, a distribuição do número de famílias de acordo com a área foi de 33 no PEIC, 27 no PECB, 9 na EEC e 5 na EEA.

Famílias presentes nas quatro Unidades de Conservação foram Bromeliaceae, Orchidaceae, Polypodiaceae e Vittariaceae. Famílias presentes em três Unidades de Conservação foram Araceae, Aspleniaceae, Cactaceae, Piperaceae ausentes apenas na EEA e Viscaceae ausente apenas no PECB.

Ao todo, 15 famílias ocorreram em apenas duas formações sendo que todas estas estiveram presentes nas "florestas higrófilas" no PEIC e PECB. Begoniaceae, Blechnaceae, Clusiaceae, Cyclanthaceae, Dryopteridaceae, Gesneriaceae, Hymenophyllaceae, Lomariopsidaceae, Loranthaceae, Lycopodiaceae, Marcgraviaceae, Melastomataceae, Moraceae, Nephrolepidaceae e Rubiaceae.

Entre as 13 famílias registradas em apenas uma formação florestal seis possuem seus representantes como epífitos acidentais, raramente completando seu ciclo vital sobre os

forófitos. Assim as famílias Aquifoliaceae, Arecaceae, Asteraceae, Celastraceae, Lindsaeaceae e Myrsinaceae são caracterizadas por representantes tipicamente terrestres que foram registrados no hábito epifítico como acidentais.

Nove famílias foram registradas apenas no PEIC: Aquifoliaceae, Araliaceae, Arecaceae, Asteraceae, Basellaceae, Celastraceae, Grammitidaceae, Lindsaeaceae e Myrsinaceae. Quatro famílias ocorreram apenas no PECB: Bombacaceae, Onagraceae, Ophyoglossaceae e Solanaceae. Não houve famílias exclusivas na EEC e EEA.

Nas florestas ombrófilas (PEIC e PECB) a família mais rica foi Orchidaceae, seguida por Bromeliaceae e Polypodiaceae. Já nas florestas com estacionalidade marcada (EEC e EEA) a família mais rica foi Polypodiaceae (Figura 9), embora esta família apresente menos representantes nas florestas com estacionalidade marcada do que nas florestas ombrófilas. Quanto à proporção da participação das famílias nas comunidades florestais a Figura 10 indica a redução na proporção de participação comunitária de Orchidaceae nas florestas com estacionalidade marcada e um aumento na proporção de Polypodiaceae. Hymenophyllaceae está ausente nas florestas com estacionalidade marcada e Cactaceae apresenta maior participação nas florestas do PECB e EEC.

Os gêneros mais ricos em espécies considerando a lista florística total foram *Vriesea* (19), *Pleurothallis* (13), *Maxillaria* (12), *Epidendrum* (11), *Peperomia* (11), *Philodendron* (10), *Tillandsia* (10), *Rhipsalis* (9), *Octomeria* (7) e *Polypodium* (7). Nas quatro áreas, foram registrados um total de 109 gêneros de epífitos vasculares distribuídos em 83 no PEIC, 74 no PECB, 16 na EEC e 11 na EEA (Figura 8). Gêneros presentes nas quatro áreas foram: *Polypodium*, *Microgramma*, *Pleopeltis* e *Tillandsia*.

Nove gêneros estiveram presentes em três formações, sendo que destes, cinco estiveram ausentes na EEA (Asplenium, Peperomia, Philodendron, Pleurothallis,

Rhipsalis), dois ausentes na EEC (Billbergia e Epidendrum) e dois ausentes no PECB (Phoradendron e Vittaria).

Com ocorrência em duas formações 45 gêneros foram registrados e 51 gêneros foram exclusivos de apenas uma formação sendo que o número de gêneros exclusivos por área de estudo foi de 28 no PEIC, 20 no PECB, 2 na EEC e 1 na EEA. Representando respectivamente 33,7%, 27%, 12,5% e 9% do total de gêneros registrados para cada área.

Nas quatro áreas foram registras um total de 277 espécies de epífitos vasculares distribuídas em 178 no PEIC, 161 no PECB, 25 na EEC e 16 na EEA (Figura 8). A única espécie comum as quatro áreas foi a Polypodiaceae *Pleopeltis angusta* Humb. & Bonpl. ex Willd. Seis espécies ocorreram em pelo menos três áreas de estudo, sendo que *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota e *Vittaria lineata* (L.) Sm. estiveram ausentes no PECB. *Polypodium hirsutissimum* Raddi, *Pleopeltis astrolepis* (Liebm.) E.Fourn. e *Microgramma vacciniifolia* (Langsd. & Fisch.) Copel. estiveram ausentes na EEC e *Peperomia pereskaeifolia* (Jacq.) Kunth ausente na EEA.

Foram registradas 88 espécies comuns a duas áreas e 182 exclusivas de uma das formações florestais sendo que o número de espécies exclusivas por área foi de 90 no PEIC, 73 no PECB, 14 na EEC e 5 na EEA. Representando respectivamente 56,6%, 45,3%, 56% e 31,3% da flora de cada área. A similaridade florística entre as quatro áreas foi baixa (Figura 11), sendo que as maiores similaridades foram encontradas comparando a flora das florestas interioranas entre si (EEC e EEA - 33,3%) e as florestas litorâneas entre si (PEIC e PECB - 31,9%). A substituição florística de espécies em inventários de epífitos vasculares é muito alta. Em inventários de flora epifítica realizados em áreas distantes apenas alguns poucos quilometros, mais de 70% das espécies que ocorrem em um local não se repetem em outro (Küper *et al.* 2004).

Em parte, esta grande dissimilaridade florística entre os inventários de epífitos vasculares é causada porque algumas espécies apresentam uma pequena quantidade de indivíduos. Freqüêntemente, 25% das espécies presentes em uma determinda área amostrada possuem menos de cinco indivíduos (Rudolph *et al.* 1998, Nieder *et al.* 2000, Schmit-Neuerburg 2002, Küper *et al.* 2004) e apresetam uma dispersa e descontínua distribuição.

Segundo Kreft *et al.* (2004), parâmetros climáticos são fortes preditores para diversidade epifítica, principalmente a pluviosidade anual e sua distribuição ao longo do ano. As espécies de epífitos aumentam com o incremento da precipitação e decrescem com o incremento do número de meses secos, embora o fato de ambos parâmetros estarem fortemente correlacionacidos. Para as espécies arbóreas no sudeste do Brasil, os padrões florísticos nos três níveis taxonômicos (família, gênero e espécie) são fortemente correlacionados com a sazonalidade pluviométrica e térmica (Oliveira-Filho & Fontes 2000).

Nas quatro formações florestais, holoepífitos verdadeiros foram à forma de vida mais diversificada variando na composição florística de cada área entre 72,5% até 87,5% das espécies. As florestas com estacionalidade marcada (EEA e EEC) apresentaram ausência de hemiepífitos secundários e epífitos acidentais e para EEA também a ausência de hemiepífitos primários. A Figura 12 mostra a proporção das diferentes formas de vida em 10.24ha de cada o tipo de floresta, onde se torna evidente que não há substituição marcada entre a proporção das formas de vida de acordo com os tipos florestais.

As síndromes de polinização proporcionalmente mais comuns nas quatro áreas foram à entomofilia e a ornitofilia, sendo que para a EEC e EEA apresentaram maior proporção de anemofilia que as florestas do PEIC e PECB indicando uma sutil substituição da proporção

das síndromes de polinização das espécies ao longo dos diferentes tipos florestais (Figura 13).

Os tipos de síndromes de dispersão mais comuns nas quatro formações florestais foram proporcionalmente a esporocoria, a pogonocoria e a endozoocoria, sendo que para a EEC, a epizoocoria contribuiu com mais espécies que a pogonocoria, devido à presença de espécies do gênero *Peperomia*. Já a ausência de *Peperomia* na EEA confere a ausência de epizoocoria. De maneira geral, não há substituição da proporção das síndromes de dispersão das espécies ao longo dos diferentes tipos florestais (Figura 14).

As síndromes de polinização e dispersão, bem como as formas de vida estão fortemente relacionados com a composição florística das comunidades epifíticas dos diferentes tipos florestais, assim a presença de determinada família já define os possíveis tipos de dispersão, polinização e formas de vida. Por exemplo: a presença de espécies da família Orchidaceae já determina que a maioria dos seus representantes apresentará entomofilia, esporocoria e serão holoepífitos. Na Figura 10 temos uma indicação de que a proporção das principais famílias muda pouco nas comunidades epifíticas das diferentes formações florestais. E esta relativa estabilidade na proporção da participação de cada família, reflete na relativa estabilidade da participação percentual das síndromes de polinização, dispersão e formas de vida, nas comunidades das diferentes formações florestais.

#### **AGRADECIMENTOS**

Este trabalho foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito do Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade (www.biota.org.br) e pelo Fundo de Apoio a Pesquisa (FAEP .

UNICAMP). Agradecemos ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal e ao Departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, pelo apoio logístico e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES pela bolsa de doutorado concedida ao primeiro autor. Aos taxonomistas Ângela Martins, Fábio de Barros, Jefferson Prado, José Eduardo L. S. Ribeiro, Marcus Nadruz, Maria G. Wanderley, Renata G. Udulutsch, Rodrigo B. Singer, Vinícius A. O. Dittrich e Vinícius C. Souza.

### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AZEVEDO, A. 1950. Regiões climato-botânicas do Brasil. Estudo fitogeofráfico e florestal. Anuário Brasileiro de Economia Florestal 11:201-232.
- DRESSLER, L. R. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Cambridge: Harward University Press.
- IBGE. 2004. Mapa de biomas do Brasil. Brasília: IBGE
- FERNANDES, A. & BEZERRA, P. 1990. Estudo fitogeográfico do Brasil. Fortaleza: Stylus Com.
- GENTRY, A.H. & DODSON, C. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. Annals of Missouri Botanical Garden 74:205-233.
- KELLY, D.L., TANNER, V.J., NICLUGHADA, E.M. & KAPOS V. 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. Journal o Biogeography 21: 421-440.
- KELLY, D.L., O'DONOVAN, G., FEEHAN, J., MURPHY, S., DRANGEID S.O. & MARCANO-BERTI, L. 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the

- Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. Journal of Tropical Ecology 20: 643-666.
- KREBS, C. 1999. Ecological methodology. Menlo Park: Benjamin Cummings.
- KREFT, H., KÖSTER, N., KÜPER, W., NIEDER, J. & BARTHLOTT, W. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. Journal of Biogeography 31: 1463-1476.
- KÜPER, W., KREFT, H., NIEDER, J., KÖSTER, N. & BARTHLOTT, W. 2004. Large-sacale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests.
- NIEDER, J., ENGWALD, S. & BARTHLOTT, W. 1999. Patterns of neotropical epiphyte divesity. Selbyana 20: 66-75.
- NIEDER, J. ENGWALD, S., KLAWIN, M. & BARTHLOTT, W. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (inclusive hemiepiphytes) in a lowland Amazonian rain forest (Surumoni Crane Plot) in southern Venezuela. Biotropica 32: 385-396.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among altantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. Biotropica 32(4b): 793-810.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996. The natural history of pollination. London: Harper-Collins Publishers.
- RUDOLPH, D. RAUER, G., NIEDER, J. & BARTHLOTT, W. 1998. Distribytional patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a western Andean rain forest in Ecuador. Selbyana 19: 27-33.
- SCHMIT-NEUERBURG, V.M. 2002. Dynamics of vascular epiphyte vegetation in the Venezuelan lowland rain forest of the Surumoni Crane Project, Tese de Doutorado. Universidade de Bonn.

- Van DER PIJL, L. 1969. Principles of dispersal in higher plants. Berlin: Springer-Verlag.
- Van DER PIJL, L. & DODSON, C.H. 1969. Orchid flowers; their pollination and evolution. Miami: University of Miami Press.
- WALTER, H. 1986. Vegetação e zonas climáticas: Tratado de ecologia global. São Paulo: EPU. 326p.
- WOLF, J.H.D. & FLAMENCO-S, A. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. Journal of Biogeography 30: 1689-1707.

Tabela 1. Famílias e espécies de epífitos vasculares amostrados em 40,96ha (10,24ha em cada área) de florestas no Estado de São Paulo, Brasil. Parque Estadual Ilha do Cardoso (PEIC), Parque Estadual Carlos Botelho (PECB), Estação Ecológica Caetetus (EEC) e Estação Ecológica Assis (EEA). Síndromes de Polinização (SP), síndromes de dispersão (SD) e forma de vida (FV). AUT: autogamia, ANE: anemofilia, ENT: entomofilia, ORN: ornitofilia; AUT: autocoria, SPO: esporocoria, POG: pogonocoria, END: endozoocoria, EPI: epizoocoria; ACC: epífito acidental, PHE: hemiepífito primário, SHE: hemiepífito secundário, FAC: epífito facultativo, HOL: holoepifito, HPA: hemiparasita. Os números 0 e 1 representam a presença ou ausência da espécie na área.

Família / espécie	PEIC	PECB	EEC	EEA	SP	SD	FV
AQUIFOLIACEAE							
Ilex theezans Mart.	1	0	0	0	ENT	END	ACC
ARACEAE							
Anthurium itanhaense Engl.	1	0	0	0	ENT	END	FAC
Anthurium langsdorffii Schott	0	1	0	0	ENT	END	HOL
Anthurium pentaphyllum (Aubl.) G.Don	1	1	0	0	ENT	END	SHE
Anthurium scandens (Aubl.) Engl.	1	1	0	0	ENT	END	HOL
Monstera adansonii Schott	1	1	0	0	ENT	END	SHE
Philodendron aff. appendiculatum Nadruz & Mayo	1	0	0	0	ENT	END	PHE
Philodendron bipinatifidum Schott	1	0	1	0	ENT	END	PHE
Philodendron corcovadense Kunth	1	1	0	0	ENT	END	PHE
Philodendron crassinervium Lindl.	1	1	0	0	ENT	END	PHE
Philodendron eximium Schott	1	1	0	0	ENT	END	PHE
Philodendron loefgrenii Engl.	1	1	0	0	ENT	END	PHE
Philodendron martianum Engl.	0	1	0	0	ENT	END	HOL
Philodendron obliquifolium Engl.	0	1	0	0	ENT	END	SHE
Philodendron ochrostemon Schott	0	1	0	0	ENT	END	SHE
Philodendron vargealtense Sakuragui	1	1	0	0	ENT	END	PHE
Syngonium vellozianum Schott	0	1	0	0	ENT	END	SHE
ARALIACEAE							
Oreopanax capitatus (Jacq.) Decne. & Planch.	1	0	0	0	ENT	END	PHE
ARECACEAE							
Euterpe edulis Mart.	1	0	0	0	ENT	END	ACC
ASPLENIACEAE							
Asplenium auritum Sw.	0	1	1	0	-	SPO	FAC
Asplenium kunzeanum klotzsch ex. Rosenst.	0	0	1	0	-	SPO	FAC
Asplenium mucronatum C.Presl	0	1	0	0	-	SPO	HOL
Asplenium pteropus Kaulf.	0	1	0	0	-	SPO	HOL
Asplenium scandicinum Kaulf.	0	1	0	0	-	SPO	HOL
Asplenium serratum L.	1	0	0	0	-	SPO	HOL
ASTERACEAE							
Piptocarpha oblonga (Gardner) Baker	1	0	0	0	ENT	POG	ACC
BASELLACEAE							
Anredera cordifolia (Ten.) Steenis	1	0	0	0	ENT	SPO	SHE

BEGONIACEAE							
Begonia fruticosa (Klotzsch) A.DC.	0	1	0	0	ENT	SPO	FAC
Begonia herbacea Vell.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Begonia radicans Vell.	1	1	0	0	ENT	POG	SHE
BLECHNACEAE							
Blechnum binervatum (Poir.) C.V. Morton & Lellinger BOMBACACEAE	1	1	0	0	-	SPO	SHE
Spirotheca passifloroides Cuatrec.	0	1	0	0	ORN	POG	PHE
BROMELIACEAE							
Acanthostachys strobilacea (Schult.f.) Klotzsch	0	0	0	1		ORN	
Aechmea coelestis (K.Koch) E.Morren	0	1	0	0		END	
Aechmea gamosepala Wittmack	1	1	0	0	ORN	END	HOL
Aechmea nudicaulis (L.) Griseb.	1	1	0	0		END	
Aechmea ornata Baker	0	1	0	0	ORN	END	HOL
Aechmea pectinata Baker	1	1	0	0	ORN	END	FAC
Billbergia amoema (Lodd.) Lindl.	1	1	0	0	ORN	END	HOL
Billbergia zebrina (Herb.) Lindl.	1	0	0	1	ORN	END	HOL
Canistropsis billbergioides (Schult.f.) Leme	0	1	0	0	ORN	END	HOL
Catopsis sessiliflora (Ruiz & Pav.) Mez	1	0	0	0	ENT	POG	HOL
Edmundoa lindenii (Regel) Leme	1	1	0	0	ORN	END	HOL
Neoregelia laevis (Mez) L.B.Sm.	1	1	0	0	ORN	END	HOL
Nidularium innocentii Lem.	1	0	0	0	ORN	END	FAC
Nidularium krisgreeniae Leme	0	1	0	0	ORN	END	HOL
Nidularium procerum Lindm.	1	0	0	0	ORN	END	FAC
Nidularium rutilans E.Morren	0	1	0	0	ORN	END	HOI
Quesnelia arvensis (Vell.) Mez	1	0	0	0	ORN	END	ACC
Racinaea spiculosa (Griseb.) M.A. Spencer & L.B.Sm.	1	1	0	0	ENT	POG	HOL
Tillandsia dura Baker	1	0	0	0	ORN	POG	HOL
Tillandsia gardneri Lindl.	1	0	0	0	ORN	POG	HOL
Tillandsia geminiflora Brongn.	1	0	0	0		POG	
Tillandsia globosa Wawra	1	1	0	0		POG	
Tillandsia loliacea Mart. ex Schult. f.	0	0	1	0		POG	
Tillandsia pohliana Mez	0	0	0	1		POG	
Tillandsia recurvata (L.) L.	0	0	1	1		POG	
Tillandsia stricta Soland.	1	1	0	0		POG	
Tillandsia tenuifolia L.	1	1	0	0		POG	
Tillandsia tricholepis Baker	0	0	1	0		POG	
Vriesea altodaserrae L.B.Sm.	1	0	0	0		POG	
Vriesea atra Mez	1	0	0	0	CHI	POG	
Vriesea carinata Wawra	1	1	0	0		POG	
	0	1	0	0		POG	
Vriesea drepanocarpa (Baker) Mez	1	1				POG	
Vriesea ensiformis (Vell.) Beer			0	0			
Vriesea erythrodactylon (E.Morren) E.Morren ex Mez	1	1	0	0	OKN	POG	rac

1

0

0

Vriesea flammea L.B.Sm.

ORN POG HOL

Vriesea gigantea Gaudich.	1	0	0	0	CHI	POG	FAC
Vriesea heterostachys (Baker) L.B.Sm.	1	0	0	0	ORN	POG	HOL
Vriesea incurvata Gaudich.	1	1	0	0	ORN	POG	FAC
Vriesea inflata (Wawra) Wawra	1	1	0	0	ORN	POG	HOL
Vriesea longiscapa Ule	0	1	0	0	CHI	POG	HOL
Vriesea paludosa L.B.Sm.	1	0	0	0	ORN	POG	HOL
Vriesea philippocoburgii Wawra	0	1	0	0	ORN	POG	HOL
Vriesea platzmannii E.Morren	1	0	0	0	ORN	POG	HOL
Vriesea rodigasiana E.Morren	1	1	0	0	ORN	POG	HOL
Vriesea scalaris E.Morren	0	1	0	0	ORN	POG	HOL
Vriesea sp.	1	1	0	0	ORN	POG	FAC
Vriesea vagans (L.B.Sm.) L.B.Sm.	1	1	0	0	ORN	POG	FAC
CACTACEAE							
Epiphyllum phyllanthus (L.) Haw.	0	0	1	0	ENT	ORN	HOL
Hatiora salicornioides (Haw.) Britton & Rose	0	1	0	0	ENT	END	HOL
Lepismium cruciforme (Vell.) Miq.	0	1	1	0		END	
Lepismium houlletianum (Lem.) Barthlott	0	1	0	0	ENT	END	HOL
Lepismium warmingianum (Schumann) Barthlott	0	0	1	0		ORN	HOL
Rhipsalis campos-portoana Loefgr.	0	1	0	0		END	
Rhipsalis cereuscula Haw.	0	0	1	0	ENT		HOL
Rhipsalis elliptica G.Lindb. ex. K.Schum.	0	1	0	0	ENT		HOL
Rhipsalis grandiflora Haw.	0	1	0	0		END	
Rhipsalis pachyptera Pfeiff.	0	1	0	0	ENT		HOL
Rhipsalis paradoxa (Salm-Dyck ex Pfeiff.) Salm-Dyck	0	1	0	0	ENT	END	HOL
Rhipsalis pilocarpa Loefgr.	0	1	0	0	ENT	END	HOL
Rhipsalis puniceo-discus G.Lindb.	0	1	0	0	ENT		HOL
Rhipsalis teres (Vell.) Steud.	1	1	0	0	ENT	END	HOL
CECROPIACEAE							
Coussapoa microcarpa (Schott) Rizzini	1	1	0	0	ENT	END	PHE
CELASTRACEAE							
Maytenus robusta Reissek	1	0	0	0	ENT	END	ACC
CLUSIACEAE							
Calophyllum brasiliensis Cambess.	1	0	0	0	ENT	END	ACC
Clusia criuva Cambess.	1	1	0	0		END	
CYCLANTHACEAE							
Thoracocarpus bissectus (Vell.) Harling	1	1	0	0	ENT	END	SHE
DRYOPTERIDACEAE							
Olfersia cervina (L.) Kunze	0	1	0	0	_	SPO	ACC
Polybotrya cylindrica Kaulf.	1	1	0	0	_	SPO	SHE
Stigmatopteris caudata (Raddi) C.Chr.	0	1	0	0	_	SPO	ACC
GESNERIACEAE	Ü	•	Ŭ	Ü			
Codonanthe devosiana Lem.	1	1	0	0	ENT	END	HOL
			0	0			1101

Codonanthe gracilis (Mart.) Hanst.

Nematanthus fritschii Hoehne

ENT END HOL

ORN END FAC

continuação							
Nematanthus gregarius D.L.Denham	0	1	0	0	ORN	END	HOL
Nematanthus striatus (Handro) Chautems	0	1	0	0	ORN	END	HOL
Nematanthus wettsteinii (Fritsch) H.E.Moore	0	1	0	0	ORN	END	HOL
Sinningia douglasii (Lindl.) Chautems	0	1	0	0	ORN	AUT	HOL
GRAMMITIDACEAE							
Cochlidium serrulatum (Sw.) L.E.Bishop	1	0	0	0	-	SPO	HOL
HYMENOPHYLLACEAE							
Hymenophyllum asplenioides (Sw.) Sw.	1	0	0	0	-	SPO	HOL
Hymenophyllum hirsutum (L.) Sw.	1	0	0	0	-	SPO	HOL
Hymenophyllum polyanthos (Sw.) Sw.	1	0	0	0	-	SPO	HOL
Trichomanes angustatum Carmich.	0	1	0	0	-	SPO	HOL
Trichomanes cristatum Kaulf.	1	0	0	0	-	SPO	HOL
Trichomanes cf. diaphanum Kunth	0	1	0	0	-	SPO	HOL
Trichomanes cf. krausii Hook. & Grev.	0	1	0	0	-	SPO	HOL
Trichomanes polypodioides L.	1	1	0	0	-	SPO	HOL
Trichomanes pyxidiferum L.	1	1	0	0	_	SPO	HOL
LINDSAEACEAE							
Lindsaea lancea (L.) Bedd.	1	0	0	0	_	SPO	ACC
LOMARIOPSIDACEAE							
Elaphoglossum crassinerve Moore	1	1	0	0	_	SPO	HOL
Elaphoglossum glabellum J.Sm.	0	1	0	0	_	SPO	HOL
Elaphoglossum herminieri (Bory ex Fée) T.Moore	1	0	0	0	_	SPO	HOL
Elaphoglossum lingua (Raddi) Brack.	1	1	0	0	_	SPO	HOL
Elaphoglossum macahense (Fée) Rosenst.	1	0	0	0	_	SPO	HOL
Elaphoglossum ornatum (Mett. ex Kuhn) H.Christ	0	1	0	0	_	SPO	HOL
LORANTHACEAE							
Psittacanthus dichrous Mart.	0	1	0	0	ORN	END	HPA
Struthanthus concinnus Mart.	1	0	0	0	ENT	END	HPA
LYCOPODIACEAE							
Huperzia flexibilis (Fée) B.Øllg.	1	1	0	0	_	SPO	HOL
Huperzia mandiocana (Raddi) Trens.	1	1	0	0	_	SPO	HOL
MARCGRAVIACEAE							
Marcgravia polyantha Delpino	1	1	0	0	CHI	END	SHE
Norantea brasiliensis Choisy	1	1	0	0	ORN	END	SHE
MELASTOMATACEAE							
Bertolonia mosenii Cogn.	0	1	0	0	ENT	END	ACC
Clidemia blepharodes DC.	1	1	0	0		END	
Clidemia hirta (L.) D.Don	0	1	0	0		END	
Pleiochiton ebracteatum (L.) D.Don	0	1	0	0		END	
MORACEAE							
Ficus enormis Mart. ex Miq.	1	0	0	0	ENT	END	PHE
MYRSINACEAE							
Rapanea venosa Mez	1	0	0	0	ENT	END	ACC

continua	

continuação							
NEPHROLEPIDACEAE							
Nephrolepis rivularis (Vahl) Mett. ex Krug	1	1	0	0	-	SPO	HOL
ONAGRACEAE							
Fuchsia regia (Vand. ex Vell.) Munz	0	1	0	0	ORN	END	FAC
OPHIOGLOSSACEAE							
Cheiroglossa palmata (L.) C.Presl	0	1	0	0	-	SPO	HOL
ORCHIDACEAE							
Bifrenaria harrisoniae (Hook.) Rchb.f.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Brassavola tuberculata Hook.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Bulbophyllum glutinosum (Barb.Rodr.) Cogn.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Bulbophyllum napellii Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Campylocentrum parahybunense (Barb.Rodr.) Rolfe	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Catasetum fimbriatum (E. Morren) Lindl. & Paxton	0	0	0	1	ENT	SPO	HOL
Catasetum rodigasianum Rolfe	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Catasetum trulla Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Cattleya forbesii Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Cirrhaea dependens Rchb.f.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Cattleya guttata Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Dichaea mosenii Cogn.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Dichaea pendula (Aubl.) Cogn.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Dichaea trulla Rchb.f.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Elleanthus brasiliensis Rchb.f.	1	1	0	0	ORN	SPO	HOL
Encyclia fragrans (Sw.) Lemée	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Encyclia glumacea (Lindl.) Pabst	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Encyclia patens Hook.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Encyclia pygmaea (Hook.) Dressler	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Encyclia vespa (Vell.) Dressler	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Epidendrum armeniacum Lindl.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Epidendrum elongatum Jacq.	0	1	0	1	ENT	SPO	HOL
Epidendrum latilabre Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Epidendrum nocturnum Jacq.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Epidendrum ochrochlorum Barb.Rodr.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Epidendrum paniculatum Ruiz et Pav.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Epidendrum proligerum Barb.Rodr.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Epidendrum ramosum Jacq.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Epidendrum rigidum Jacq.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Epidendrum strobiliferum Rchb.f.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Epidendrum versicatum Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Gomesa recurva Lodd.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Gongora bufonia Lindl.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Huntleya meleagris Lindl.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Isochilus linearis (Jacq.) R.Br.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Jacquiniella globosa (Jacq.) Schltr.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Lanium avicula (Lindl.) Benth.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL

Leptotes bicolor Lindl.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Lockhartia lunifera (Lindl.) Rchb.f.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Maxillaria bradei Schltr. ex Hoehne	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Maxillaria brasiliensis Brieger & Illg	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Maxillaria desvauxiana Rchb.f.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Maxillaria jenischiana (Rchb.f.) C.Schweinf.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Maxillaria leucaimata Barb.Rodr.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Maxillaria madida Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Maxillaria notylioglossa Rchb.f.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Maxillaria ochroleuca Lodd. ex Lindl.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Maxillaria parviflora (Poepp. & Endl.) Garay	1	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Maxillaria picta Hook.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Maxillaria rigida Barb.Rodr.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Maxillaria rufescens Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Miltonia flavescens Lindl.	0	0	1	0	ENT	SPO	HOI
Miltonia spectabilis Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Myoxanthus exasperatus (Lindl.) Luer	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Octomeria gracilis Barb.Rodr.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Octomeria grandiflora Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Octomeria juncifolia Barb.Rodr.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Octomeria linearifolia Barb.Rodr.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Octomeria margaretae Pabst ex Toscano	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Octomeria riograndensis Schltr.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Octomeria serrana Hoehne	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Oncidium fimbriatum Hoffmanns.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Oncidium flexuosum Sims	1	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Oncidium trulliferum Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Ornithocephalus myrticola Lindl.	0	0	1	0	ENT	SPO	HOI
Phymatidium falcifolium Lindl.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis auriculata Lindl.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis deregularis (Barb.Rodr.) Luer	1	1	0	0	AUT	SPO	HOI
Pleurothallis fluminensis Pabst	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis hypnicola Lindl.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis lineolata (Barb.Rodr.) Cogn.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis marginalis Rchb.f.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis nemorosa Barb.Rodr.	0	0	1	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis obovata Lindl.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis punctatifolia (Barb.Rodr.) Pabst	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis saundersiana Rchb.f.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis seriata Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis serpentula Barb.Rodr.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOI
Pleurothallis trifida Lindl.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOI
Delegantes and the Deale Deale	1	Δ.	0	0	ENT	CDO	1101

Polystachya caespitosa Barb.Rodr.

Polystachya estrellensis Rchb.f.

ENT SPO HOL

ENT SPO HOL

Promenaea rollisonii (Rchb.f.) Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Promenaea stapelioides (Link & Otto) Lindl.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Reichenbachanthus emarginatus Garay	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Rodriguesia decora Rchb. f.	0	0	0	1	ENT	SPO	HOL
Rodriguesia venusta Rchb.f.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Scaphyglottis modesta Rchb.f.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Scaphyglottis sp.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Stelis calotricha Schltr.	0	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Stelis papaquerensis Rchb.f.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Trigonidium obtusum Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Vanilla chamissonis Klotzsch	1	0	0	0	ENT	SPO	SHE
Xylobium colleyi (Batem. ex Lindl.) Rolfe	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
Xylobium variegatum (Ruiz & Pav.) Garay & Dunst.	1	1	0	0	ENT	SPO	HOL
Zygostastes lunata Lindl.	1	0	0	0	ENT	SPO	HOL
PIPERACEAE							
Peperomia alata Ruiz et Pav.	0	1	1	0	ANE	EPI	HOL
Peperomia catharinae Miq.	0	1	0	0	ANE	EPI	HOL
Peperomia circinnata Link	0	0	1	0	ANE	EPI	HOL
Peperomia corcovadensis Gardner	1	1	0	0	ANE	EPI	HOL
Peperomia glabella (Sw.) A.Dietr.	1	0	0	0	ANE	EPI	HOL
Peperomia obtusifolia (L.) A.Dietr.	1	1	0	0	ANE	EPI	HOL
Peperomia pereskaeifolia (Jacq.) Kunth	1	1	1	0	ANE	EPI	HOL
Peperomia rotundifolia (L.) Kunth	0	1	0	0	ANE	EPI	HOL
Peperomia rupestris Kunth	1	0	0	0	ANE	EPI	HOL
Peperomia tetraphylla (G. Forst.) Hook. & Arn.	0	0	1	0	ANE	EPI	HOL
Peperomia urocarpa Fisch. & C.A.Mey.	0	1	0	0	ANE	EPI	HOL
Sarcorhachis obtusa (Miq.) Trel.	1	1	0	0	ANE	-	SHE
POLYPODIACEAE							
Campyloneurum acrocarpum Fée	1	0	0	0	-	SPO	FAC
Campyloneurum minus Fée	0	1	0	0	-	SPO	HOL
Campyloneurum nitidum (Kaulf.) C.Presl.	1	1	0	0	-	SPO	HOL
Campyloneurum rigidum J.Sm.	0	1	1	0	-	SPO	HOL
Microgramma geminata (Sharad.) R.M.Tryon &	1	1	0	0	-	SPO	FAC
A.F.Tryon							
Microgramma percursa (Cav.) de la Sota	1	1	0	0	-	SPO	HOL
Microgramma squamulosa (Kaulf.) de la Sota	1	0	1	1	-	SPO	HOL
Microgramma tecta (Kaulf.) Alston	0	1	0	0	-	SPO	HOL
Microgramma vacciniifolia (Langsd. & Fisch.) Copel.	1	1	0	1	-	SPO	HOL
Pecluma filicula (Kaulf.) M.G. Price	0	0	1	0	-	SPO	HOL
Pecluma truncorum (Lindm.) M.G.Price	0	1	0	0	-	SPO	HOL
Pleopeltis angusta Humb. & Bonpl. ex Willd.	1	1	1	1	-	SPO	HOL
Pleopeltis astrolepis (Liebm.) E.Fourn.	1	1	0	1	-	SPO	HOL
Polypodium catharinae Langsd. & Fisch.	0	1	0	1	-	SPO	HOL

Polypodium chnoophorum Kunze

SPO HOL

cont	inua	ıção

commucquo							
Polypodium fraxinifolium Jacq.	0	1	0	0	-	SPO	HOL
Polypodium hirsutissimum Raddi	1	1	0	1	-	SPO	HOL
Polypodium latipes Langsd. & Fisch.	1	0	0	1	-	SPO	HOL
Polypodium menisciifolium Langsd. & Fisch.	1	0	1	0	-	SPO	HOL
Polypodium polypodioides (L.) Watt	0	0	1	0	-	SPO	HOL
RUBIACEAE							
Hillia illustris (Vellozo) K.Schum.	1	1	0	0	CHI	POG	HOL
SOLANACEAE							
Dyssochroma viridiflora Miers	0	1	0	0	CHI	END	PHE
VISCACEAE							
Phoradendron crassifolium (Pohl ex DC.) Eichler	1	0	0	0	ENT	END	HPA
Phoradendron falcifrons (Hook. & Arn.) Eichler	0	0	0	1	ENT	ORN	HPA
Phoradendron mucronatum (DC.) Krug & Urb.	0	0	1	0	ENT	ORN	HPA
Phoradendron piperoides (Kunth) Trel.	1	0	0	0	ENT	END	HPA
VITTARIACEAE							
Hecistopteris pumila (Spreng.) J.Sm.	1	0	0	0	-	SPO	HOL
Polytaenium cajenense (Desv.) Benedict	0	1	0	0	-	SPO	HOL
Radiovittaria stipitata (Kunze) E.H.Crane	1	1	0	0	-	SPO	HOL
Vittaria lineata (L.) Sm.	1	0	1	1	-	SPO	HOL
TOTAL DE ESPÉCIES	178	161	25	16			,

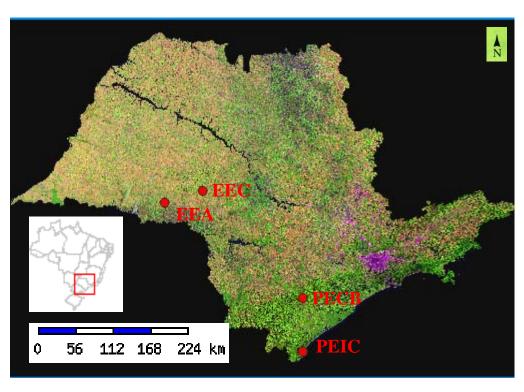


Figura 1. Estado de São Paulo indicando a localização das quatro áreas de estudo. EEA - Estação Ecológica Assis, EEC - Estação Ecológica Caetetus, PECB - Parque Estadual Carlos Botelho e PEIC - Parque Estadual Ilha do Cardoso (Fonte: Centro de Referência em Informação Ambiental).

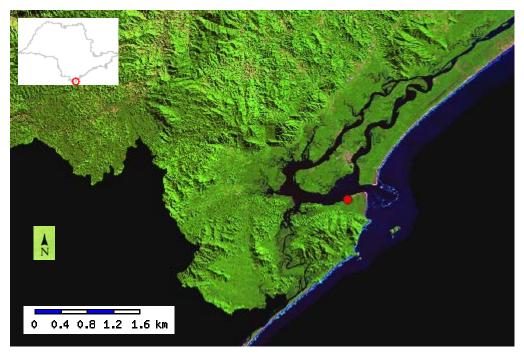


Figura 2. Localização da parcela permanente no Parque Estadual Ilha do Cardoso, São Paulo, Brasil (Fonte: Centro de Referência em Informação Ambiental).

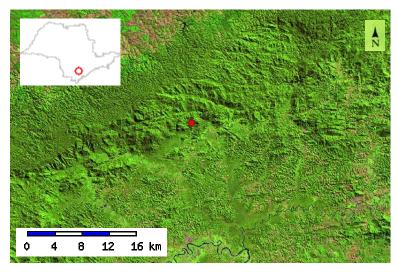


Figura 3. Localização da parcela permanente no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil (Fonte: Centro de Referência em Informação Ambiental).

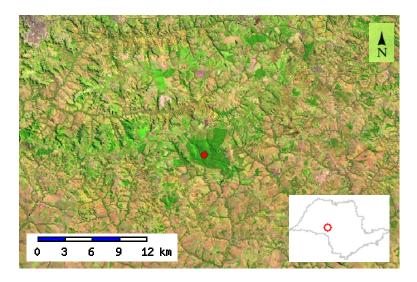


Figura 4. Localização da parcela permanente na Estação Ecológica Caetetus, São Paulo, Brasil (Fonte: Centro de Referência em Informação Ambiental).

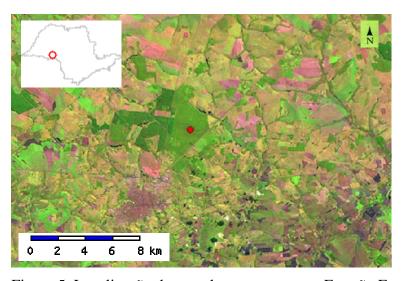


Figura 5. Localização da parcela permanente na Estação Ecológica Assis, São Paulo, Brasil (Fonte: Centro de Referência em Informação Ambiental).

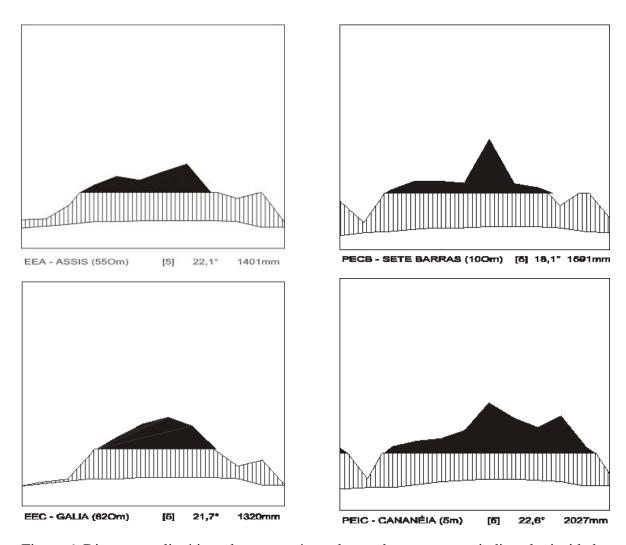
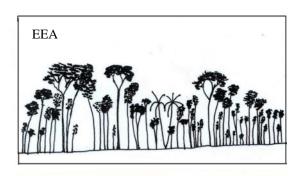
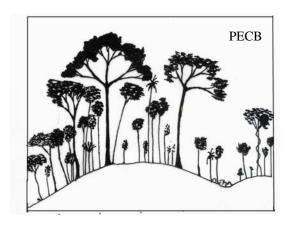
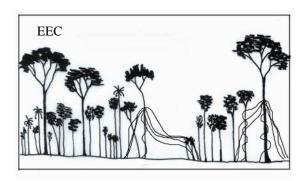


Figura 6. Diagramas climáticos das quatro áreas de estudo, parte negra indica pluviosidade acima de 100mm mensais (Fonte: CIIAGRI, adaptados de Walter 1986).







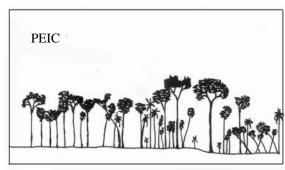


Figura 7. Diagrama de perfil das florestas estudadas. EEA - Estação Ecológica Assis, EEC - Estação Ecológica Caetetus, PECB - Parque Estadual Carlos Botelho e PEIC - Parque Estadual Ilha do Cardoso. Escala aproximada de 1:1000.

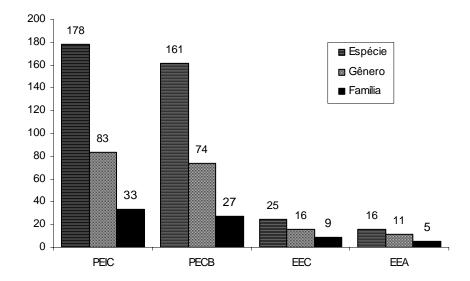


Figura 8. Relações florísticas em nível de família, gênero e espécie para quatro unidades de conservação do Estado de São Paulo. PEIC - Parque Estadual Ilha do Cardoso, PECB - Parque Estadual Carlos Botelho, EEC - Estação Ecológica Caetetus, EEA - Estação Ecológica Assis.

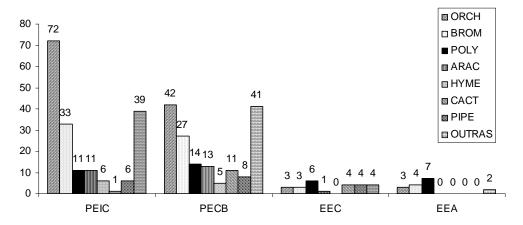


Figura 9. Número de espécies das principais famílias de epífitos vasculares para quatro unidades de conservação do Estado de São Paulo. PEIC - Parque Estadual Ilha do Cardoso, PECB - Parque Estadual Carlos Botelho, EEC - Estação Ecológica Caetetus, EEA - Estação Ecológica Assis.

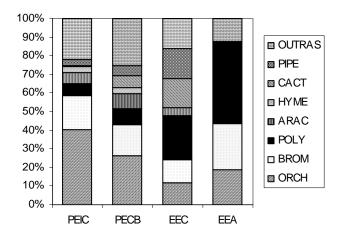


Figura 10. Percentual de espécies das principais famílias de epífitos vasculares em quatro unidades de conservação do Estado de São Paulo. PEIC - Parque Estadual Ilha do Cardoso, PECB - Parque Estadual Carlos Botelho, EEC - Estação Ecológica Caetetus, EEA - Estação Ecológica Assis.

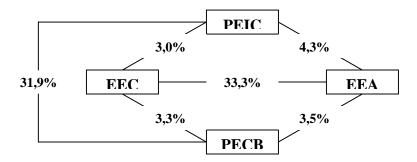


Figura 11. Similaridade florística entre às quatro áreas de acordo com o coeficiente de Jaccard. PEIC - Parque Estadual Ilha do Cardoso, PECB - Parque Estadual Carlos Botelho, EEC - Estação Ecológica Caetetus, EEA - Estação Ecológica Assis.

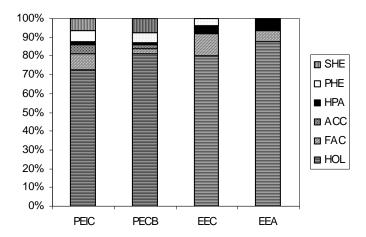


Figura 12. Formas de vida de epífitos vasculares em quatro Unidades de Conservação do Estado de São Paulo. PEIC - Parque Estadual Ilha do Cardoso, PECB - Parque Estadual Carlos Botelho, EEC - Estação Ecológica Caetetus, EEA - Estação Ecológica Assis, SHE - hemiepífitos secundários, PHE - hemiepífitos primários, HPA - hemiparasitas, ACC - epífitos acidentais, FAC - epífitos facultativos, HOL - epífitos verdadeiros.

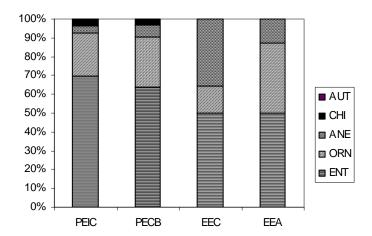


Figura 13. Síndromes de polinização de epífitos vasculares em quatro Unidades de Conservação do Estado de São Paulo. PEIC - Parque Estadual Ilha do Cardoso, PECB - Parque Estadual Carlos Botelho, EEC - Estação Ecológica Caetetus, EEA - Estação Ecológica Assis, AUT - autopolinização, CHI - quiropterofilia, ANE - anemofilia, ORN - ornitofilia, ENT - entomofilia.

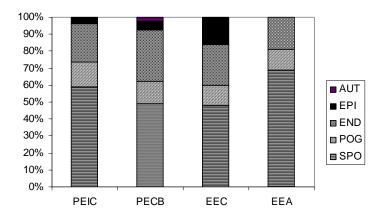


Figura 14. Síndromes de dispersão de epífitos vasculares em quatro Unidades de Conservação do Estado de São Paulo. PEIC - Parque Estadual Ilha do Cardoso, PECB - Parque Estadual Carlos Botelho, EEC - Estação Ecológica Caetetus, EEA - Estação Ecológica Assis, AUT- autocoria, EPI - epizoocoria, END - endozoocoria, POG - pogonocoria, SPO - esporocoria.

## CONCLUSÃO

As maiores similaridades florísticas de epífitos vasculares foram encontradas comparando a flora das florestas mesófilas entre si (Cerradão e Floresta Estacional Semidecidual) e a flora das florestas higrófilas entre si (Floresta Ombrófila Densa e Floresta de Restinga). Por outro lado, as demais comparações par a par, entre cada floresta mesófila com higrófila, apresentaram baixos valores de similaridade. Nossos resultados enfatizam que as comunidades de epífitos das florestas mesófilas, embora possuam menor riqueza, não representam um sub-grupo de espécies presentes nas formações florestais mais ricas. Deste modo, cada formação estudada possui um próprio elenco de espécies de epífitos características, adaptadas às diferentes condições bióticas e abióticas.

Apenas uma espécie ocorreu nas quatro formações, indicando que a grande maioria das espécies de epífitos vasculares possuem uma restrita plasticidade ecológica para colonizar diferentes tipos de floresta. No entanto, alguns padrões quantitativos relativos a caracteres ecológicos são mantidos nas comunidades epifíticas das diferentes florestas. Deste modo, em todas as áreas, os holoepífitos foram à forma de vida com maior número de espécies, e a entomofilia e a anemocoria foram às síndromes de polinização e dispersão mais comuns entre as espécies epifíticas. Para explicar a manutenção desses padrões nos diferentes tipos florestais, sugere-se que o fator filogenético seja o responsável, pois nas quatro áreas, as três famílias com maior riqueza de espécies foram Orchidaceae, Bromeliaceae e Polypodiaceae, alternando suas proporções. Assim, a predominância de espécies destas famílias na lista florística de cada área, leva à conservação das formas de vida, síndromes de polinização e dispersão mais características destas famílias. Ou seja, os padrões ecológicos como forma de vida mais rica em espécies, síndromes de polinização e dispersão estão fortemente relacionados à lista florística de cada área.

Nas florestas mesófilas, Cerradão e Floresta Estacional Semidecidual, foram realizados estudos ecológicos detalhados sobre a distribuição espacial das espécies epifíticas e interessantes resultado foram obtidos. Deste modo, no Cerradão, o número de espécies de epífitos responde de modo negativo ao incremento na altura total da árvore hospedeira e estas espécies mostram preferência por intervalos de altura de zero a dois metros, a partir do solo, sugerindo a procura por micro-ambientes com maior proteção da luz solar e ventos, e possivelmente, uma maior umidade do ar. O padrão de co-ocorrência dos epífitos sobre os indivíduos arbóreos foi aleatório e foi detectado um gradiente vertical solo-dossel, considerando a ocorrência das espécies nos diferentes intervalos de altura.

Na Floresta Estacional Semidecidual, o número de espécies epifíticas mostrou relações positivas e significativas com parâmetros quantitativos dos forófitos, como o diâmetro na altura do peito e altura total do forófito. Contudo, um gradiente solo-dossel de acordo com a ocorrência das espécies nos diferentes intervalos de altura não foi detectado. Quanto à co-ocorrência das espécies sobre um mesmo hospedeiro, o padrão de distribuição foi aleatório, e foi encontrada menor co-ocorrência que o esperado ao acaso, conforme o índice usado. Em ambas as florestas mesófilas, o número de indivíduos arbóreos que portava epífitos em 1.2ha foi extremamente reduzido, 64 e 34 forófitos, respectivamente. Nestas florestas mesófilas, a riqueza de epífitos não foi relacionada a parâmetros quantitativos das parcelas tais como: a densidade de indivíduos arbóreos, a média dos diâmetros (DAP) e das alturas totais dos indivíduos arbóreos. Ambas áreas amostradas encontram-se em bom estado de conservação, sendo um indicativo de que o epifitismo nessas formações apresenta-se de maneira menos conspícua do que nas florestas higrófilas.

Para as florestas higrófilas, Floresta Ombrófila Densa Submontana e Floresta de Restinga, a lista florística de epífitos apresentou pronunciada diversidade nos três níveis

taxonômicos: família, gênero e espécie. A diversidade nas florestas higrófilas foi tão marcada que o número absoluto de famílias com representantes epifíticos registradas nestas florestas foi maior que o número absoluto de espécies epifíticas registradas para as florestas mesófilas.

Para a Floresta Ombrófila Densa Submontana, a riqueza de espécies de epífitos responde de maneira positiva a caracteres quantitativos das árvores hospedeiras, tais como o diâmetro na altura do peito e a altura total do forófito. Também há uma forte relação entre a riqueza de epífitos e parâmetros quantitativos das parcelas, e assim, parcelas que possuam (1) maiores densidades arbóreas, (2) maiores valores de DAP ou (3) maior altura total das árvores, são propensas a apresentarem maior riqueza de epífitos vasculares. Quanto à especificidade entre epífitos e forófitos, apenas um caso foi registrado, em que *Pecluma truncorum* (Polypodiaceae) cresceu exclusivamente sobre *Alsophila sternbergii* (Cyatheaceae). Já a preferência de epífitos por espécies de forófitos foi detectada através de análises multivariadas. De acordo com estas análises, os holoepífitos de modo geral parecem evitar espécies arbóreas que não possuam ramificação, como *Euterpe edulis* e *Alsophila sternbergii*, o que para hemiepífitos, parece não ser relevante. Em 1ha, dos 1072 indivíduos arbóreos registrados, grande número (955) portava pelo menos uma espécie de epífito vascular e o número máximo de espécies registradas sobre um único forófito foi de 39.

Das quatro áreas amostradas, a Floresta de Restinga parcilamente inundada foi a que apresentou maior diversidade nos três níveis taxonômicos e também a maior ocorrência de epífitos acidentais. Várias espécies tipicamente holoepífitas em outras formações florestais, principalmente pertencentes à família Bromeliaceae, na restinga vegetam como epífitos

facultativos. A Floresta de Restinga foi à área com maior pluviosidade registrada e a maior riqueza de espécies de epífitos. No entanto, a relação entre pluviosidade e riqueza de espécies de epífitos não é direta já que a menor pluviosidade foi registrada para a Floresta Estacional Semidecidual o que não acarretou na menor riqueza de espécies. No Cerradão foi encontrada a menor riqueza epifítica.

Este trabalho contribui para o conhecimento sobre a distribuição geográfica, aspectos ecológicos e da estrutura das comunidades de epífitos vasculares em áreas distribuídas do litoral para o interior do continente, ao longo de uma estreita faixa latitudinal (22°24'S e 25°04'S). A amostragem dos epífitos vasculares foi realizada em quatro formações florestais representativas do sudeste do Brasil, trazendo fundamentação científica e teórica para a conservação deste diversificado e importante componente florestal. O cultivo de alguns espécimes na casa de vegetação da Taxonomia Vegetal - UNICAMP foi de extrema valia para obtenção de material fértil, passível de determinação, e isto contribuiu para que este trabalho incorporasse cerca de 1000 novos *vouchers* e cerca de 300 espécies nos herbários de São Paulo, provenientes de amostragens realizadas dentro de uma ampla escala espacial.

# REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barthlott W., Schimit-Neuerburg V., Nieder J., Engwald S. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* 152:145-156.
- Bennet, B.C. 1987. Spacial distribution of *Catopsis* and *Guzmania* (Bromeliaceae) in southern Florida. *Bull. Torrey Got. Club* 114:265-270.
- Borgo M. & Silva S.M. 2003. Epífitos vasculares em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26(3):391-401.
- Breier T.B. 1999. Ecologia e estrutura do Florística e ecologia de epífitos vasculares em uma floresta costeira do sul do Brasil. *M.Sc. thesis*, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Breier T.B., Farah F.T. & Aguiar S. 2001. Ocupação do nicho epifítico em bosques de *Pinus elliottii* na Serra do Mar, Itanhaém, SP, Brasil. Apresentado no *V Congresso de Ecologia do Brasil*, realizado no Hotel Plaza São Rafael, em Porto Alegre RS, de 04 a 09 de novembro.
- Breier T.B., Carvalho, H.F.B. & Fontoura, T. 2002. Epífitos vasculares sobre quatro Jequitibás-rosa na Serra do Teimoso, Bahia. XIV Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, Universidade Estadual Paulista UNESP, Rio Claro, SP.
- Breier T.B., Rodrigues R.R. & Semir J. 2003a. Epífitos vasculares em quatro florestas do Estado de São Paulo. Apresentado no *VI Congresso de Ecologia do Brasil*, realizado em Fortaleza CE, de 09 a 14 de novembro.
- Breier T.B., Rodrigues R.R. & Semir J. 2003b. Bromélias epifíticas em um gradiente de continentalidade para quatro florestas do Estado de São Paulo. Apresentado no 54<sup>0</sup>

- Congresso Nacional de Botânica, realizado na UNAMA, em Belém PA, de 13 a 18 de julho.
- Breier T.B., Rodrigues R.R. & Semir J. 2003c. Epífitos vasculares em 10 ha de restinga no Parque Estadual Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. Apresentado no 54<sup>0</sup> Congresso Nacional de Botânica, realizado na UNAMA, em Belém PA, de 13 a 18 de julho.
- Breier T.B., Rodrigues R.R. & Semir J. 2004. Pteridófitas epífitas em quatro formações florestais do Estado de São Paulo. Apresentado no *III Simpósio Interno do Projeto Parcelas Permanentes BIOTA FAPESP*, realizado no Parque Estadual Ilha do Cardoso, Cananéia SP, de 11 a 14 de julho.
- Catling P.M., Brownell V.R. & Lefkovitch L.P. 1986. Epiphytic orchids in a Belizean grapefruit orchard: distribution, colonization, and association. *Lindleyana* 1:194-202.
- Catling P.M. & Lefkovitch L.P. 1989. Association of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest. *Biotropica* 21:35-40.
- Condit R 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. Trends in Ecology and Evolution 10:18-22.
- Croat, T. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Stanford, USA.
- Dislich R. & Mantovani W. 1998. A flora de epífitas vasculares da reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira" (São Paulo, Brasil). *Boletim Botânico da Universidade de São Paulo* 17:61-83.
- Flores-Palacios A. & Garcia-Franco J. 2004. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. *Plant Ecology* 173: 259-269.
- Freiberg M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French guiana. *Biotropica* 28:345-355.

- Freiberg M. & Freiberg E. 2000. Epiphyte diversity and biomass in the canopy of lowland and montane forests in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*. 16:673-688.
- Fundação SOS Mata Atlântica/INPE. 1992. Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica no Estado de São Paulo no período de 1985-1990. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica/INPE.
- Gentry A.H. & Dodson C. 1987a. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica*. 19(2): 149-156.
- Gentry A.H. & Dodson C. 1987b. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:205-233.
- Gonçalves C.N. & Waechter J.L. 2002. Epífitos vasculares sobre espécimes de *Ficus* organensis isolados no norte da Planície Costeira do Rio Grande do Sul: Padrões de abundância e distribuição. *Acta Botânica Brasílica* 16(4):429-441.
- Gonçalves C.N. & Waechter J.L. 2003. Aspectos florísticos e ecológicos de epífitos vasculares sobre figueiras isoladas no norte da planície costeira do Rio Grande do Sul. *Acta Botânica Brasílica* 17(1):89-100.
- Gottsberger G. & Morawetz W. 1993. Development and distribution of the epiphytic flora in an Amazonian savanna in Brazil. *Flora* 188:145-151.
- Haber W.A. 2001. Number of species with different plant growth forms. *Monteverde:* ecology and conservation of a tropical cloud forest (Nadkarni N.M. & Wheelwright N.T., eds.) Oxford University Press, New York, Oxford.
- Hartshorn G.S. & Hammel B.E. 1994. Vegetation types and floristic patterns. *La Selva:* ecology and natural history of a neotropical rain forest (McDade L.A., Bawa K.S., Hespenheide H.A. & Hartshorn G.S., eds.) The University of Chicago Press, Chicago.

- Henle k., Poschlod P., Margules C. & Settele J. 1996. Species survival in reation to habitat quality, size and isolation: summary conclusions and future directions. pp. 373-381. In: Settele J., Margules C., & Poschlod P. eds. *Species survival in fragmented landscapes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Hietz, P. 1997. Diversity and conservation of epiphytes in a changing environment. *Pure and Applied Chemistry*. 70(11): 2114.
- Hietz P. & Hietz-Seifert U. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6:719-728.
- Hietz-Seifert U., Hietz P. & Guevara S. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 75:103-111.
- Hosokawa T. 1950. Epiphyte-quotient. Botanical Magazine Tokyo 63:739-740.
- IBGE. 2004. Mapa de biomas do Brasil. Brasília: IBGE
- Ingram S.W. & Nadkarni N.M. 1993. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a Neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 25:370-383.
- Kelly D.L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. *Journal of Biogeography* 12:223-241.
- Kelly D.L., O'Donovan G., Feehan J., Murphy S., Drangeid S.O. & Marcano-Berti, L. 2004. The epiphyte communities of a montane reian forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology* 20:643-666.
- Kernan C. & Fowler N. 1995. Differential substrate use by epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: a source of guild structure. *Journal of Ecology* 83:65-73.

- Kersten R.A. & Silva S.M. 2001. Composição florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta da planície litorânea na Ilha do Mel, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 24(2):231-226.
- Kersten R.A. & Silva S.M. 2002. Florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta ombrófila mista aluvial do rio Barigüi, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25(3):259-267.
- Lowman, M.D. 2001. Plants in the forest canopy some reflections on current research and future direction. *Plant Ecology* 153:39-50.
- Merwin M.C., Rentmeester, S.A. & Nadkarni N.M. 2003. The influence of host tree species on the distribution of epiphytic bromeliads in experimental monospecific plantations, La Selva, Costa Rica. *Biotropica*. 35(1):37-47.
- Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Myers N. & Robles Gil P. 1999. *Hotspots: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. Cidade do México: Conservation International.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Fonseca G.A.B & Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Mitchell A.W., Secoy K. & Jacson T. 2002. *The global canopy handbook. Techniques of access and study in the forest roof.* Global Canopy Programme, Oxford, UK.
- Moffett M.W. 1993. *The high frontier: exploring the tropical rain forest canopy*. Harvard University Press, Cambridge.
- Nadkarni N.M. 1984 Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica* 16:249-256.
- Nieder J., Engwald S. & Barthlott W. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. Selbyana 20:66-75.

- Nieder J., Engwald S., Klawun M. & 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.
- Nieder J., Prosperí J. & Michaloud G. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* 153:51-63.
- Nkongmeneck B.A., Lowman M.D. & Atwood J.T. 2002. Epiphyte diversity in primary and fragmented forests of Cameron, Central Africa: a preliminary survey. *Selbyana* 23f(1):121-130.
- Perry, D.R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10:155-157.
- Piliackas J.M., Barbosa L.M., Zacconi L.T. & Piliackas V.D.D. 2003. Fitossociologia da comunidade epífita vascular do manguezal do rio das bicas por meio da análise de imagens digitalizadas (Picinguaba, Ubatuba, SP, Brasil). Apresentado no 54<sup>0</sup> Congresso Nacional de Botânica, realizado na UNAMA, em Belém PA, de 13 a 18 de julho.
- Pinto A.C.R., Demattê M.E.S.P. & Pavani M.C.M.D. 1995. Composição florística de epífitas (Magnoliophyta) em fragmento de floresta no município de Jaboticabal, SP, Brasil. *UNESP* 23(2):283-289.
- Richards P.W. 1952. The tropical rain forest. Cambridge, University Press. 450p.
- Rogalski, J.M. & Zanin E.M. 2003. Composição florística de epífitos vasculares no estreito de Augusto César, Floresta Estacional Decidual do Rio Uruguai, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26(4):551-556.
- Saunders D.A., Hobbs R.J. & Margules C.R 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- Schimper A.F.W. 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena: Gustav Fischer.

- Senna R.M. & Waechter J.L. 1997. Pteridófitas de uma floresta com araucária. 1. Formas biológicas e padrões de distribuição geográfica. *Iheringia*, Série Botânica 48:41-58.
- Sugden A.M. & Robins R.J. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests. I. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* 11:173-188.
- Werneck M.S. & Espírito-Santo M.M. 2002. Species diversity and abundance of Vascular Epiphytes on *Vellozia peresiana* in Brazil. *Biotropica* 34(1):51-57.
- Wolf J.H.D. & Flamenco-S A. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *Journal of Biogeography* 30:1689-1707.
- Yeaton R.J. & Gladstone D.E. 1982. The parrern of colonization of epiphytes in Calabash trees (*Crescentia alata* HBK.) in guanacaste Porvince, Costa Rica. *Biotropica* 14:137-140.
- Zimmerman J.K. & Olmsted I.C. 1992. Host tree utilization by vascularepiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* 24:402-407.
- Zotz G., Bermejo P. & Dietz H. 1999. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Biogeography* 26:761-776.
- Zotz G. & Vollrath B. 2003. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology* 19: 81-90.