



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

Associações entre epífitas vasculares e seus hospedeiros em três ambientes  
florestais na Amazônia Central, Brasil

**CARLOS RENATO BOELTER**

**Manaus, Amazonas**

**Setembro, 2011**



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**CARLOS RENATO BOELTER**

Associações entre epífitas vasculares e seus hospedeiros em três ambientes  
florestais na Amazônia Central, Brasil

Orientador: Dr. Charles Eugene Zartman

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Botânica.

**Manaus, Amazonas**

**Outubro de 2011**

**Bancas examinadoras:**

**Plano de trabalho**

Dr. Eduardo Venticinque - INPA

Dr. Henrique Nascimento - INPA

Dra. Veridiana Vizoni Scudeller – INPA

**Aula de qualificação**

Dra. Veridiana Vizoni Scudeller – INPA

Dr. Valdely Ferreira Kinupp

Dra. Maria de Lourdes da Costa Soares Morais– INPA

**Defesa**

Dra. Veridiana Vizoni Scudeller –UFAM- INPA

Dr. Thierry Ray Jehlen Gasnier-UFAM

Dra. Julia Sfair- UNICAMP

## FICHA CATALOGRÁFICA

B671

Boelter, Carlos Renato

Associações entre epífitas vasculares e seus hospedeiros em três ambientes florestais na Amazônia Central, Brasil /Carlos Renato Boelter.---  
Manaus : [s.n.], 2012.  
xii, 43 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) --- INPA, Manaus, 2012

Orientador : Charles Eugene Zartman

Área de concentração : Biodiversidade Vegetal da Amazônia, Reprodução e Crescimentos de Vegetais

1. Epífitas vasculares. 2. Plantas hospedeiras. 3. Modelos nulos. 4. Fósforo. 5. Ecologia vegetal. I. Título.

CDD 19. ed. 581.5

### **Sinopse:**

**Estudou-se a influência da composição das árvores hospedeiras e fatores edáficos sobre a riqueza, abundância e composição de espécies de epífitas vasculares na reserva florestal Adolfo Ducke, Manaus, Amazonas. Associações entre o tipo de casca das árvores hospedeiras e as epífitas vasculares também foi estuda.**

**Palavras-chave: Diversidade, Epífitas, Nitrogênio, Fósforo e textura da casca.**

## **DEDICATÓRIA**

Dedico a presente tese a minha família que sempre me ajudou e me incentivou em todos os momentos de minha vida. Dedico a minha Mãe Vanda Correa Boelter, que desde quando eu estava em seu útero me ensinou a amar, cultivar e cuidar das plantas e da natureza. Dedico também ao meu pai Ruben Boelter grande Dr. Farmacobotânico que sempre me incentivou a estudar botânica e indiretamente me ensinou a subir em árvores.

Ao meu irmão Ruben A. Boelter que muito me ensinou e inspirou a cursa as trilhas desta linda profissão. Ao meu irmão Otto F Boelter, pelo companheirismo e amizade em muitas trilhas que percorremos. A Minha irmã Valéria Boelter que sempre me ensinou a acreditar no amor.

Dedico especialmente minha esposa Julia Meirelles linda prenda e botânica por florescer tão bela em meu caminho, pelo amor, carinho e alegria que são indispensáveis para minha vida.

## **AGRADECIMENTOS**

- Agradeço ao meu orientador Charles Zartman,
- Minhas colegas de laboratório Marta Regina Pereira e Katia Kangani,
- Agradeço também José Adailton Correia da Silva pela ajuda em campo e ascensão ao dossel
- A CAPES pela bolsa de estudo concedida
- Ao PPG-Botânica, INPA.
- As secretárias do curso de Botânica
- Agradeço também Cristian Dambros pela ajuda nas análises estatísticas
- Agradeço também aos revisores do plano e aos participantes da aula de qualificação

## RESUMO

O objetivo deste estudo foi investigar como unidades de habitat (baixio, vertente e platô) e composição de árvores hospedeiras, características da casca e fertilidade do solo influenciam a estrutura da comunidade de epífitas vasculares em uma floresta na Amazônia central. Estudos anteriores em outras regiões neotropicais demonstraram que estas variáveis influenciam a composição, riqueza e abundância de epífitas em relação ao tipo de habitat. Métodos: Na Reserva Florestal Adolpho Ducke, onde a abundância de todas as espécies de epífitas vasculares foi registrada 300 árvores hospedeiras com DAP > 30 cm. As árvores hospedeiras foram amostradas dentro de 30 parcelas estabelecidas em baixa altitude, inclinação e habitat de terras altas, e as espécies epifíticas foram classificadas em quatro tipos hábitos vegetativos (Todas as epífitas vasculares, holoeplíticas, hemieplíticas secundárias e primárias). No total foram registrados 21.000 indivíduos, 122 espécies distribuídas em 66 gêneros e 20 famílias de epífitas vasculares. Nossos resultados mostram que na Amazônia central, o habitat baixio é distinto na riqueza de espécies, abundância e composição quando comparado com ambos os ambientes de vertente e platô. As análises de regressões Gam Generalized Additive Modelling demonstram que as variáveis composição da árvore hospedeira, fósforo (P) e Nitrogênio (N) juntas explicam 70% da variação na riqueza de espécies e 73% da variação de composição para todas as espécies epífitas, 50% da variação na riqueza de espécies e 73% da variação de composição do holoeplíticas. Além disso, modelos nulos demonstram que a maioria (76%) em positivas e 96% em associações negativas) das espécies de epífitas não apresentam preferências pelos cinco tipos de textura da casca classificados no estudo. Os tipos de habitat Amazônia central tem uma forte influência na comunidade epífita principalmente entre baixio e vertente e baixio-platô. A composição de árvores hospedeiras em conjunto com as condições edáficas, especificamente disponibilidade de N e P, são aparentemente fortes preditores da riqueza, composição e abundância de epífitas em uma floresta na Amazônia central. Poucas associações significativas tanto positivas e negativas entre os tipos de substratos e entre as espécies de epífitas foram detectadas. Sugerimos que as diferenças na estrutura da comunidade epífitas em relação às árvores hospedeira são devido a fatores filogenéticos ou físicos-ambientais, como a arquitetura da planta hospedeira ou diferenças microclimáticas. Este estudo corrobora com outros estudos experimentais que mostraram os efeitos diretos (água de gotejamento) e indiretos (composição árvore hospedeira) da fertilidade do solo na comunidade epifítica.

## ABSTRACT

The goal of this study was to investigate how habitat type (lowland, slope, upland), host tree composition, bark characteristics and soil fertility influence community attributes of vascular epiphytic plants in a central Amazonian Forest. Previous studies in other neotropical regions have shown that these variables have different levels of influence on the composition, richness and abundance of epiphytes in relation to habitat type; however such quantitative studies have yet to be conducted in the central Amazonia. In the Adolpho Ducke Forest Reserve the abundances of all species of vascular epiphytes were recorded from 300 host trees with DBH > 30 cm. The host trees were distributed among 30 sample plots established in lowland, slope and upland habitats, and the epiphytic species were classified into 3 vegetative types (holo-epiphytes, primary hemiepiphytes and secondary hemiepiphytes). Overall 21, 000 individuals representing 122 species distributed in 66 genera and 20 families of epiphytic vascular plant taxa were registered during the course of the study. Our results show that in central Amazonia, lowland habitats are distinct in species richness, abundance and composition when compared to both slope and upland environments. Multiple regression techniques (General Additive Models) demonstrate that host tree composition, phosphorous (P) and nitrogen (N) availability together explain 70% of the variation in species richness and 73% of compositional variation for all epiphyte species, 50 % of the variation in species richness and 73% of the compositional variation for holo-epiphytes. Furthermore, null models demonstrate that a majority (76% in positive and 96% in negative associations) of the epiphyte taxa do not exhibit neither preferences nor for five types of bark texture classified in the study. In central Amazonia habitat types have a strong influence on epiphyte community attributes principally among lowland-slope and lowland-upland environments. Host plant composition in concert with edaphic conditions, specifically N and P availability, are apparently the strongest predictors of composition, richness and abundance of epiphytes in central Amazonian forests. Few significant positive and negative associations between substrate type and epiphyte taxa were detected suggesting that differences in epiphyte community structure in relation to host plant composition is due to phylogenetic or other unmeasured physical/environmental factors such as host plant architecture or microclimatic differences. This study corroborates with other experimental studies which have demonstrated both the direct (throughfall effects) and indirect (host tree composition) effects of soil fertility on epiphyte community attributes.



## **Sumário**

<b>Apresentação.....</b>	<b>X</b>
<b>Objetivos.....</b>	<b>XII</b>
<b>Capítulo 1</b>	
<b>Título.....</b>	<b>1</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>2</b>
<b>Introdução.....</b>	<b>3</b>
<b>Método.....</b>	<b>6</b>
<b>Área de estudo.....</b>	<b>6</b>
<b>Delineamento amostral.....</b>	<b>7</b>
<b>Amostragem de epífitas.....</b>	<b>8</b>
<b>Análises estatísticas.....</b>	<b>9</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>10</b>
<b>Discussão.....</b>	<b>16</b>
<b>Conclusão.....</b>	<b>19</b>
<b>Agradecimentos.....</b>	<b>20</b>
<b>Referências bibliográficas.....</b>	<b>21</b>
<b>Legenda das figuras.....</b>	<b>27</b>
<b>Legenda das tabelas.....</b>	<b>28</b>
<b>Tabelas.....</b>	<b>29</b>
<b>Figuras.....</b>	<b>39</b>

## Introdução geral

As epífitas vasculares são plantas que se fixam sobre outros vegetais, utilizando apenas o substrato disponibilizado pelo seu hospedeiro, fazem parte de um dos grupos de plantas mais diversificados apresentando cerca de 30.000 espécies distribuídas em 65 famílias (Kress, 1989; Benzing, 1990). Além disso, as epífitas contribuem com cerca de 10% da diversidade de todas as plantas vasculares do planeta, sendo um importante componente das florestas neotropicais onde contribuem com 50% do número do total de espécies de plantas (Kelly *et al.*, 2004). Localmente, na região neotropical, atingem o máximo de sua representatividade ostentando 600 espécies e cerca de 40.000 indivíduos (Bussmann, 2001; Wolf and Garcia-Franco, 2003; Wolf, 2005; Boelter, *et al.*, 2011). Na floresta Amazônica o número de espécies epifíticas é fortemente influenciado pelo gradiente de umidade (diminuição da estação seca) e pelo aumento da altitude e fertilidade do solo em direção ao oeste dos Andes, nestas regiões ocorrerem mais de 400 espécies de epífitas vascular (Gentry and Dodson, 1987; Kreft *et al.*, 2004,). No entanto para Amazônia Brasileira Central um estudo realizado em 25 ha na Reserva Florestal Adolfo Ducke, onde o período de seca é maior, os solos são pobres e a altitude é baixa foi registrada uma alta riqueza com de 250 espécies de epífitas (Ribeiro *et al.*, 1999). Além disso, em florestas tropicais, localmente em uma única árvore hospedeiras podem coexistir mais de 80 espécies de epífitas (Kreft *et al.*, 2004).

O que garante a coexistência desta miríade de espécies é uma combinação de processos ecológicos, por exemplo, partição de nicho ao longo do gradiente vertical, exclusão competitiva, dispersão de sementes, preferências por hospedeiro ou por diferentes tipos de substratos e processos evolutivos como radiação adaptativa especiação e gargalo de garrafa (Gentry e Dodson, 1989; Benzing, 1990; Callaway *et al.*, 2002; Givnish, *et al.*, 2007; Werner and Gradstein, 2008; Burns and Zotz, 2010 ).

Preferência por hospedeiro esta relacionada com as características estruturais da árvore hospedeira como tamanho, idade, propriedades físico-

químico da casca e interações positivas com outros grupos de epífitas. (Frei *et al.*, 1972; Trenblay *et al.*, 1998; Zotz and Vollrath, 2003). As árvores hospedeiras preferidas abrigam muitas espécies e indivíduos de epífitas, geralmente são grandes apresentam maior idade, assim como cascas rugosas e não descamantes e com maior capacidade de reter água. Também apresentam interações positivas com líquens e briófitas (Zotz *et al.*, 1999; Ragan *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002) Estas características são importantes para o estabelecimento e sobrevivência das epífitas vasculares (Benzing, 1990 ; Mehlreter *et al.*, 2005; López-vilalobo *et al.*, 2008;). Por outro lado árvores hospedeiras limitantes abrigam poucas espécies e indivíduos de epífitas, geralmente apresentam cascas lisas ou descamantes e com baixa capacidade de reter água. Tanto na casca assim como em líquens são encontradas substâncias ácidas que inibem o crescimento das epífitas vasculares (Frei *et al.*, 1972; Callaway *et al.*, 2001; López-Vilalobo *et al.*, 2008; Vergara-Torres, *et al.*, 2010). Contudo, (Benevides *et al.*, 2011) através de randomizações encontrou poucas associações entre as espécies de epífitas vasculares e as árvores hospedeiras. Neste contexto as espécies de epífitas vasculares possivelmente estão dando preferência às características estruturais das árvores, por exemplo, textura da casca ao invés da identidade das árvores.

A disponibilidade de nutrientes no solo pode também estruturar a comunidade epifítica em escala local (Benner e Vitousek, 2007, Gentry and Dodson, 1987). Um estudo realizado no Havaí demonstrou que a riqueza e abundância de epífitas cresceu rapidamente, quando adicionado P no solo, porém as epífitas não responderam a adição de N. Além disso, o P também influenciou a composição das espécies de epífitas. O P do solo é disponibilizado para as epífitas através da casca das árvores e da água de gotejo via condução-respiração, este mecanismo direto e indireto leva o P do solo para a copa das árvores (Benner e Vitousek, 2007). Na Amazônia central a disponibilidade P no solo é baixa (Quesada *et al.* 2010 ) e possivelmente pode ter um efeito direto sobre a composição de árvores hospedeiras e indireto na composição de epífitas vasculares. Entretanto para Amazônia Colombiana a fertilidade do solo e composição de árvores hospedeiras influencia fortemente a composição de epífitas vasculares (Benevides *et al.*, 2005a,b)

Em escala local o microclima também é uma importante fator relacionado a diversidade de epífitas vasculares (Benzing, 1990; Dentry and Dodson, 1987; Stuntz *et al.*, 2002; Laubel and Zotz, 2003) Sendo assim, microclimas mais úmidos oferecem melhores condições para germinação e o futuro estabelecimento das epífitas vasculares, já que o suplemento de água é o principal fator ecofisiológico relacionado ao crescimento vegetativo das epífitas (Laubel and Zotz, 2003; Padmawathe *et al.*, 2004; ). Na Amazônia Colombiana diferenças na umidade entre os habitats influenciam a riqueza e abundância das epífitas vasculares (Benevides *et al.*, 2011).

Para a Amazônia central estudos buscando compreender as relações entre epífitas vasculares e seus hospedeiros e a avaliar como os fatores topográficos e a disponibilidade de nutrientes no solo influenciam a estrutura da comunidade epifítica ainda são escassos.

### **Objetivo geral**

Este estudo tem o objetivo de avaliar como a riqueza abundância e composição de epífitas vasculares difere entre habitats em uma floresta de terra firme na Amazônia Central.

### **Objetivos específicos**

Os principais objetivos deste estudo é testar se a riqueza, abundância e composição de todas as epífitas vasculares e separadamente pelos hábitos vegetativos (holoepífitas, hemiepífitas primárias e hemiepífita secundárias) diferem entre os três habitats (platô, vertente e Baixo). Testar o efeito das variáveis independentes como composição de árvores hospedeiras e fatores edáficos (P, N) influenciam a riqueza, abundância e composição das epífitas separadamente por hábitos vegetativos. Testar através de modelos nulos se existe preferência em dois níveis taxonômicos (família e espécie) de epífitas vasculares por tipos de casca

1 **Capítulo 1.**

2 Associações entre epífitas vasculares e seus hospedeiros em três ambientes  
3 florestais na Amazônia Central, Brasil

4 **Carlos Renato Boelter<sup>1</sup> · Charles Eugene Zartman<sup>2</sup>**

5 

---

6

7

8

9 C. R. Boelter<sup>1</sup> · C. E. Zartman<sup>2\*</sup>

10 <sup>1,2</sup> Botany Department, National Institute of Amazonian Research, Av. André

11 Araujo, Aleixo, Manaus, AM 69060-001, Brazil

12 e-mail: charles.zartman@inpa.gov.br

13 C. R. Boelter: e-mail: [leleuboelter@yahoo.com.br](mailto:leleuboelter@yahoo.com.br)

14

15

16

17

18

19

20

21

22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49

## **Abstract**

**Background and Aims:** The goal of this study was to investigate how habitat type (lowland, slope, upland), host tree composition, bark characteristics and soil fertility influence community attributes of vascular epiphytic plants in a central Amazonian Forest. Previous studies in other neotropical regions have shown that these variables have differing levels of influence on the composition, richness and abundance of epiphytes in relation to habitat type; however such quantitative studies have yet to be conducted in the central Amazonia.

**Methods:** In the Adolpho Ducke Forest Reserve the abundances of all species of vascular epiphytes were recorded from 300 host trees with DBH > 30 cm. The host trees were distributed among 30 sample plots established in lowland, slope and upland habitats, and the epiphytic species were classified into 3 vegetative types (holo-epiphytes, primary epiphytes and secondary epiphytes).

**Key Results:** Overall 21, 000 individuals representing 122 species distributed in 66 genera and 20 families of epiphytic vascular plant taxa were registered during the course of the study. Our results show that in central Amazonia, lowland habitats are distinct in species richness, abundance and composition when compared to both slope and upland environments. Multiple regression techniques (General Additive Models) demonstrate that host tree composition, phosphorous (P) and nitrogen (N) availability together explain 70% of the variation in species richness and 73% of compositional variation for all epiphyte species, 50 % of the variation in species richness and 73% of the compositional variation for holo-epiphytes. Furthermore, null models demonstrate that a majority (76% in positive and 96% in negative associations) of the epiphyte taxa do not exhibit neither preferences nor for five types of bark texture classified in the study.

**Conclusion:** In central Amazonia habitat types have a strong influence on epiphyte community attributes principally among lowland-slope and lowland-upland environments. Host plant composition in concert with edaphic conditions, specifically N and P availability, are apparently the strongest predictors of composition, richness and

50 abundance of epiphytes in central Amazonian forests. Few significant positive and  
51 negative associations between substrate type and epiphyte taxa were detected suggesting  
52 that differences in epiphyte community structure in relation to host plant composition is  
53 due to phylogenetic or other unmeasured physical/environmental factors such as host  
54 plant architecture or microclimatic differences. This study corroborates with other  
55 experimental studies which have demonstrated both the direct (throughfall effects) and  
56 indirect (host tree composition) effects of soil fertility on epiphyte community attributes.

57 **Key words: Epiphytes, community structure, bark texture, null models, Amazonian**  
58 **Forest, phosphorus, nitrogen.**

## 59 **Introdução**

60 As epífitas vasculares são um dos grupos de plantas mais diversificados  
61 apresentando cerca de 30.000 espécies distribuídas em 65 famílias (Kress, 1989;  
62 Benzing, 1990). Além disso, as epífitas contribuem com cerca de 10% da  
63 diversidade de todas as plantas vasculares do planeta, sendo um importante  
64 componente das florestas neotropicais onde contribuem com 50% do número do  
65 total de espécies de plantas (Kelly *et al.*, 2004). Localmente, na região  
66 neotropical, atingem o máximo de sua representatividade ostentando 600 espécies  
67 e cerca de 40.000 indivíduos (Bussmann, 2001; Wolf and Garcia-Franco, 2003;  
68 Wolf, 2005; Boelter, *et al.*, 2011). Em escala regional Amazônica o número de  
69 espécies epifíticas é fortemente influenciado pelo gradiente de umidade  
70 (diminuição da estação seca) e o aumento da altitude e fertilidade do solo nas  
71 regiões próximas ao Andes, nestas regiões ocorrerem mais de 400 espécies de  
72 epífitas vasculares (Gentry and Dodson, 1987; Kreft *et al.*, 2004.). Porém, na  
73 Amazônia Brasileira Central onde os períodos de seca são extensos, os solos são  
74 pobres e a altitude é baixa a riqueza de epífitas foi relativamente alta sendo

75 registradas mais de 250 espécies (Ribeiro *et al.*, 1999). Além disso, em florestas  
76 tropicais, localmente em uma única árvore hospedeiras podem coexistir mais de  
77 80 espécies de epífitas (Kreft *et al.*, 2004, Kromer *et al.*, 2005). O que garante a  
78 coexistência desta miríade de espécies é uma combinação de processos  
79 ecológicos, por exemplo, partição de nicho ao longo do gradiente vertical,  
80 exclusão competitiva, dispersão de sementes, preferências por hospedeiro ou por  
81 diferentes tipos de substratos e processos evolutivos como radiação adaptativa  
82 especiação e gargalo de garrafa (Callaway *et al.*, 2002, Gentry and Dodson, 1989;  
83 Benzing, 1990; Givnish, *et al.*, 2007; Werner e Gradstein, 2008; Burns and Zotz,  
84 2010 ).

85 A preferência por hospedeiro esta relacionada com as características  
86 estruturais como tamanho, idade, propriedades físico-químico da casca e  
87 interações positivas com outros grupos de epífitas. (Frei *et al.*, 1972; Tremblay *et*  
88 *al.*, 1998; Zotz and Vollrath, 2003). As árvores hospedeiras preferidas abrigam  
89 muitas espécies e indivíduos de epífitas, geralmente são grandes apresentam  
90 maior idade, assim como cascas rugosas e não descamantes e com maior  
91 capacidade de reter água. Também apresentam interações positivas com líquens e  
92 briófitas (Zotz *et al.*, 1999; Callaway *et al.*, 2002a b) Estas características são  
93 importantes para o estabelecimento e sobrevivência das epífitas vasculares  
94 (Benzing, 1990 ; Mehltreter *et al.*, 2005; Lopéz-Vilalobo *et al*, 2008).

95 Por outro lado árvores hospedeiras limitantes abrigam poucas espécies e  
96 indivíduos de epífitas, geralmente apresentam cascas lisas ou descamantes e com  
97 baixa capacidade de reter água. Tanto na casca assim como em líquens são  
98 encontradas substâncias ácidas que inibem o crescimento das epífitas vasculares  
99 (Frei *et al*, 1972; Callaway *et a.,l* 2001; Lopés-Vilalobo *et al* 2008; Vergara-



100 Torres, *et al.*, 2010). Contudo, (Benevides *et al.*, 2011) através de randomizações  
101 encontrou poucas associações entre as espécies de epífitas vasculares e as árvores  
102 hospedeiras. Neste contexto as espécies de epífitas vasculares possivelmente estão  
103 dando preferência às características estruturais das árvores, por exemplo, textura  
104 da casca ao invés da identidade das árvores hospedeiras.

105 A disponibilidade de nutrientes no solo pode também estruturar a  
106 comunidade epifítica em escala local (Gentry and Dodson, 1987; Benner and  
107 Vitousek, 2007). Um estudo realizado no Haváí demonstrou que a riqueza e  
108 abundância de epífitas aumentaram rapidamente, quando adicionado fósforo no  
109 solo, porém as epífitas não responderam a adição de nitrogênio. Além disso, o P  
110 também influenciou a composição das epífitas. O P do solo é conduzido pela  
111 árvore hospedeira e disponibilizado para as epífitas através da água de gotejo e da  
112 este mecanismo leva o P do solo para a copa das árvores (Benner and Vitousek,  
113 2007). Na Amazônia central a disponibilidade P no solo é baixa (Quesada *et al.*,  
114 2010 ) e possivelmente pode ter um efeito direto sobre a composição de árvores  
115 hospedeiras e indireto na composição de epífitas vasculares. Entretanto para  
116 Amazônia ocidental a fertilidade do solo e composição de árvores hospedeiras  
117 influencia fortemente a composição de epífitas vasculares (Benevides *et al.*,  
118 2005a,b)

119 Em escala local o microclima também é uma importante fator relacionado a  
120 diversidade de epífitas vasculares (Gentry and Dodson, 1987; Benzing, 1990;  
121 Stuntz *et al.*, 2002; Laube and Zotz, 2003) Sendo assim, microclimas mais úmidos  
122 oferecem melhores condições para germinação e o futuro estabelecimento das  
123 epífitas vasculares, já que o suplemento de água é o principal fator ecofisiológico

124 relacionado ao crescimento vegetativo das epífitas (Laube and Zotz, 2003;  
125 Padmawathe et al, 2004; ). Na Amazônia Colombiana diferenças de umidade  
126 entre os habitats influenciaram fortemente a riqueza e abundância das epífitas  
127 vasculares (Benevides et al., 2011).

128           Para a Amazônia central estudos buscando compreender as relações entre  
129 epífitas vasculares e seus hospedeiros e a avaliar como os fatores topográficos e a  
130 disponibilidade de nutrientes no solo influenciam a estrutura da comunidade  
131 epifítica ainda são escassos.

132           Os principais objetivos deste estudo é testar se a riqueza, abundância e  
133 composição de todas as epífitas vasculares e separadamente pelos hábitos  
134 vegetativos (holoepífitas, hemiepífitas primárias e hemiepífitas secundárias)  
135 diferem entre os três habitats (platô, vertente e Baixo). Testar o efeito das  
136 variáveis independentes como composição de árvores hospedeiras e fatores  
137 edáficos (P, N) influenciam a riqueza, abundância e composição das epífitas  
138 separadamente por hábitos vegetativos. Testar através de modelos nulos se existe  
139 preferência em dois níveis taxonômicos (família e espécie) de epífitas vasculares  
140 por tipos de casca.

## 141 **Métodos**

### 142 **Área de estudo**

143           Este projeto foi conduzido na Reserva Florestal Adolpho Ducke,  
144 pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A Reserva  
145 Ducke possui uma área de 10.000 ha (10 km X 10 km) situada ao Norte da cidade  
146 de Manaus (2°55'a 3°01'S; 59°53'a 59°59'W) (Figura 1). O clima é caracterizado

147 como tropical úmido, com temperaturas médias anuais de 26°C. A precipitação  
148 anual varia de 1750-2500 mm (Marques-Filho *et al.* 1981). O relevo é ondulado  
149 com altitude variando entre 80 até 140 m acima do nível do mar. Os solos diferem  
150 quanto aos ambientes sendo os platôs argilosos (latossolos amarelo-álico) e as  
151 regiões mais baixas arenosas (podozóis e areias quartzosas) (Ribeiro, *et al* 1999).  
152 A vegetação é caracterizada como floresta Amazônica de terra firme apresentando  
153 quatro ambientes florestais distintos: platô, vertente, baixio. A estrutura da  
154 vegetação entre os ambientes difere bastante (Ribeiro et al.1999). A floresta de  
155 platô possui um dossel onde as árvores podem variar entre 35 e 40 metros, sendo  
156 que as árvores emergentes podem atingir mais de 45 metros de altura. A floresta  
157 de vertente apesar de estruturalmente semelhante á floresta de platô, apresenta  
158 uma composição de árvores diferentes, o dossel pode varia entre 25 e 35 metros  
159 de altura. No entanto, o baixio apresenta um dossel onde as árvores podem variar  
160 entre 25 e 35 metros. (Ribeiro, *et al* 1999).

### 161 **Delineamento amostral**

162 Entre setembro 2010 e fevereiro de 2011 nos registramos a presença e abundância  
163 de epífitas vasculares em 30 parcelas delimitadas pelo programa PPBIO  
164 (Programa de Pesquisas em Biodiversidade). Em cada parcela foram aleatorizadas  
165 10 árvores com o DBH > 30 cm totalizando 300 árvores hospedeiras. Do total de  
166 30 parcelas 13 pertencem a florestas de platô, 11 a florestas de baixio e 6 a  
167 florestas de vertente. Os habitats foram selecionados de acordo com o teor de  
168 argila, areia, silte, inclinação e altitude (metadados PPBIO) Além disso, para cada  
169 árvore foram registradas sua altura, Diâmetro (DBH) e o tipo de casca (lisa,  
170 rugosa, áspera, fissurada e descamante). *Binocular* e *single rope* técnicas seguindo  
171 o procedimento de Mitchell et al. (2002) foram utilizadas para acesso a copa de

172 todas as árvores estudadas. A maioria das espécies foi identificada no campo pelo  
173 primeiro autor. O material estéril com maiores dificuldades de identificação foi  
174 levado ao Herbário do INPA para comparação. Todas as espécies de epífitas  
175 vasculares foram identificadas através da referente bibliografia: Flora of the  
176 Venezuelan Guayana (Steyermark *et al.*, 1999) e Flora da Reserva Ducke (Ribeiro  
177 *et al.* 1999). Os nomes das espécies foram atualizadas de acordo com a flora do  
178 Brasil (Forzza *et al.* 2010) ver <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/>.

### 179 **Amostragem de epífitas**

180 Para cada árvore amostrada registrou-se a presença e abundância das  
181 espécies de epífitas vasculares. Além disso, o tipo de casca, sendo áspera,  
182 descamante, fissurada, lisa ou rugosa, também foi registrado para cada árvore  
183 hospedeira. As espécies clonais foram identificadas como indivíduos, quando as  
184 plantas estavam com suas genetas espacialmente separadas (Sanford 1968).  
185 Algumas espécies superabundantes como *Camaridium ochroleucum*, *Camaridium*  
186 *rigidum*, *Ornitidium parviflorum* que saturavam os troncos das árvores  
187 hospedeiras foram quantificadas através de suas rametas, pois seus rizomas são  
188 pendentes e fáceis de quantificar. Para categorizar as plantas de acordo com o seu  
189 hábito vegetativo foi utilizado a classificação proposta por Benzing (1990),  
190 Holoepífita: plantas que completam todo seu ciclo de vida sobre um árvore  
191 hospedeira; Hemiepífita primária: plantas que completam parte do seu ciclo de  
192 vida sobre uma árvore, primeiro se estabelecem sobre a árvore hospedeira depois  
193 lançam suas raízes no solo; Hemiepífita secundária: Plantas que também  
194 completam parte do ciclo de vida sobre uma árvore, primeiro se estabelecem no  
195 solo e depois escalam a árvore e suas raízes perdem o contato como solo.

196

197 **Analises estatística**

198           Para diferenciar a riqueza e abundância de espécies de epífitas entre os  
199 habitats foi utilizado Anova one-way seguido teste *a posteriori* de TukeyHSD.  
200 Este teste foi realizado com todas as epífitas e separadamente para cada habito  
201 vegetativo. Como medida de riqueza e abundância foi utilizado o número de  
202 espécies e indivíduos por parcela, respectivamente. A composição de espécies  
203 epifíticas foi sumarizada em dois eixos de ordenação através de Non Metric  
204 Dimensional Scaling (NMDS) utilizando a matriz de dissimilaridade de Sørensen e  
205 os escores da ordenação ao longo dos diferentes habitats foram comparados  
206 através de Anova one-way e Tukey HSD. Para detectar diferenças entre Altura,  
207 DAP e composição de árvore hospedeira (escores da ordenação) assim como teor  
208 P, N, entre os habitats foi utilizado Anova one-way e Tukey HSD. O efeito das  
209 variáveis ambientais sobre a comunidade de epífitas foi testado através de  
210 regressões (GAM) Generalized Additive Modelling com a riqueza, abundância e  
211 composição de espécies de epífitas vasculares (variáveis dependentes) contra a  
212 composição de árvores, P e N (variáveis independentes) altitude, teor de argila,  
213 areia e estrutura da vegetação. As análises foram feitas com todas as epífitas  
214 vasculares e separadamente por habito vegetativo. Para evitar colinearidade das  
215 variáveis independentes foi realizado previamente um teste de correlação de  
216 Pearson, sendo mantidas somente as variáveis não correlacionadas entre si (Zuur  
217 et al., 2007). Devido à alta colinearidade, foram excluídas das análises variáveis  
218 como altitude, teor de argila, areia e estrutura da vegetação. As variáveis  
219 independentes P, N e composição de árvores hospedeiras foram preferencialmente  
220 selecionadas por estas influenciarem a estrutura da comunidade epifítica (Benner  
221 and Witousek, 2007; Benevides *et al.*, 2011).

222 Para testar separadamente se as famílias e as espécies de epífitas  
223 vasculares estão associadas a determinados tipos de casca, foi criado um modelo  
224 nulo onde todas as espécies e cada família de epífita foram randomizadas (1.000  
225 vezes) sobre cada tipo de textura de casca. Nesta modelo a distribuição observada  
226 é comparada com aquela gerada pelas aleatorizações. Para determinar a força da  
227 associação das espécies e famílias com o tipo de casca, foi calculado o tamanho  
228 do efeito padronizado (*SES*) através da formula:

$$SES_{ij} = \frac{N_{ij(obs)} - \bar{N}_{ij(sim)}}{S_{(sim)}}$$

229 onde *N* é o número de interações entre a espécie ou família *i* e o tipo de casca *j* e *S*  
230 é o desvio padrão deste valor nas comunidades simuladas. Estabelecemos um  
231 valor fixo de 2 e -2, onde as com associações positivas (mais associações do que  
232 esperado ao acaso) devem obterem valores acima de 2 desvios padrão para serem  
233 consideradas significativas. Para as associações negativas (menos associações do  
234 que esperado ao acaso) foram considerados significativos valores abaixo de -2. As  
235 associações que ocorrerem ao acaso tem valores próximos a zero, seguindo uma  
236 curva de distribuição normal (Gotelli and Rohde, 2002).

## 237 **Resultados**

238 No total foram registrados 21.733 indivíduos de epífitas vasculares  
239 distribuídos em 122 espécies, 66 gêneros e 20 famílias. As famílias mais  
240 representativas foram Orchidaceae (43 espécies), Araceae (30 espécies)  
241 Bromeliaceae e Clusiaceae (8 espécies), juntas contribuíram com 66.6% das  
242 espécies encontradas (Table 1.) O gênero *Philodendron* foi o mais rico com 19  
243 espécies. Quanto ao tipo de habito vegetativo a riqueza de holoepífitas (85

244 espécies) foi maior quando comparado a de hemiepífita-primária (16 espécies) e  
245 hemiepífita secundária (22 espécies) O mesmo ocorre para abundância de  
246 holoepifitas (20.607) quando comparada a de hemi-epífita primaria (N=683) e  
247 hemi-epífita secundaria (N= 443). As cinco espécies de epífitas vasculares mais  
248 abundantes são *Camaridium ochroleucum* (N=6985), *Scaphyglottis stelatta*  
249 (N=1271), *Hymenophyllum polyanthus* (N=1110), *Microgramma baldiwini*  
250 (N=1027), *Ornithidium rigidum* (N=1516), juntos representam 51.1 % de todos os  
251 indivíduos registrados.

## 252 **Relação das epífitas vasculares com o tipo de habitat**

### 253 *Todas as epífitas vasculares*

254 A riqueza de todas as epífitas vasculares entre os habitats foi  
255 significativamente diferente para baixio e vertente e baixo e platô, ( $F_{(2,27)} = 25.9$   
256  $p < 0.0001$ ) (Figura 2a), sendo que no baixio ocorreu um número bem mais  
257 elevado de espécies quando comparado com os demais habitats. Em relação à  
258 abundância epifítica o baixio apresentou maior número de indivíduos do que  
259 vertente e platô ( $F_{(2,27)} = 11.8$ ,  $p < 0.0001$ ) (figura. 2b). O resultado do primeiro  
260 eixo da ordenação (NMDS) detectou 72% e o segundo eixo da ordenação 4.5% da  
261 variação da composição das espécies de epífitas vasculares entre os habitats,  
262 separando baixio de platô, e baixio de vertente (Figura 3). O resultado do escore  
263 da ordenação entre os habitats foi significativo ( $F_{(2,27)} = 40.4$ ,  $p < 0.0001$ ). (Tabela  
264 2)

### 265 *Holoepífita*

266 A riqueza de holoepífitas foi significativamente diferente entre Baixio e  
267 platô e baixio e vertente ( $F_{(2,27)} = 23.2$ ,  $p < 0.0001$ ). O mesmo foi registrado para  
268 Abundância ( $F_{(2,27)} = 11.8$ ,  $p < 0.0001$ ). (Tabela 2) Para a composição de espécies

269 de holopífitas o primeiro eixo da ordenação captou (68.2%) da variação das  
270 espécies entre os habitats, separando Baixio de vertente e Baixio de Platô ( $F_{(2,27)}=$   
271 47.8,  $p < 0.0001$ ). (Tabela 2)

#### 272 *Hemiepífita primária*

273 A riqueza de hemiepífitas primária entre os habitats foi significativa  
274 ( $F_{(2,27)}= 4.28$ ,  $p < 0.03$ ), porém o teste de Tukey não demonstrou haver  
275 significância entre os habitats. Contudo para abundância não houve diferença  
276 entre os habitats ( $F_{(2,27)}= 0.77$ ,  $p > 0.47$ ). Entretanto houve diferença na  
277 composição de espécies hemiepífitas primárias ( $F_{(2,27)}= 3.69$ ,  $p > 0.004$ ), porém o  
278 teste de Tukey não detectou diferenças significativas entre os habitats (Tabela 2).

#### 279 *Hemiepífita secundária*

280 A riqueza de hemiepífita secundária foi diferente entre os habitats  
281 ( $F_{(2,27)}= 5.26$ ,  $p < 0.01$ ). Para abundância de hemiepífita secundária os habitats  
282 também diferem ( $F_{(2,27)}= 5.04$ ,  $p < 0.01$ ), Porém o teste de Tukey mostrou  
283 diferenças apenas entre Baixio e Vertente. (tabela 2) A composição de espécies  
284 de hemiepífita secundária foi significativamente diferente ( $F_{(2,27)}= 9.35$ ,  $p <$   
285  $0.0007$ ). No entanto o teste de Tukey demonstrou haver diferenças entre Baixio e  
286 Platô e Vertente e Baixio (Tabela 2).

#### 287 **Relação da composição de hospedeiros P, N, DAP e Altura entre os habitats**

288 A variável composição de hospedeiro foi significativamente diferente entre os  
289 habitats, ( $F_{(3,27)}=31.47$ ,  $p < 0.0001$ ) separando baixio de vertente (Tukey ,  $p <$   
290  $0.0001$  ) e baixo de plato (Tukey,  $p < 0.0003$  ). O mesmo ocorreu para variável P  
291 ( $F_{(2,27)}= 11.12$ ,  $p < 0.0003$ ) que foi o recurso mais abundante nos baixios do que  
292 vertente (Tukey,  $p < 0,0003$  ) e platô (Tukey,  $p < 0.006$ ). No entanto para a  
293 variável N houve diferenças entre os habitats ( $F_{(2,27)}= 8.53$   $p < 0.001$ ) porém o



294 baixo diferiu de platô (Tukey,  $p < 0.001$ ) e vertente e platô Tukey,  $p < 0.04$ )  
295 DAP não teve relação com diferentes habitats. Para altura média das árvores  
296 Baixo diferiu de Vertente e platô ( $F_{(3,26)} = 9.72$ ,  $p < 0.000$ ), demonstrando ser um  
297 local onde as árvores são mais baixas do que platô (Tukey,  $p < 0,000$ ) e vertente  
298 (Tukey,  $p < 0,009$ ).

299 **A resposta das epífitas vasculares a composição de árvores, P e N no geral**  
300 **(variáveis contínuas)**

301 *Todas as epífitas vasculares*

302 As variáveis composição de hospedeiro, P e N juntas explicam 70.5% da  
303 riqueza de espécies. Quando analisadas separadamente a variável composição de  
304 hospedeiros e riqueza de epífitas não demonstram ter relação significativa entre si  
305 (Tabela 3). O mesmo não ocorre com P, que demonstrou estar fortemente  
306 associado a riqueza de epífitas ( $t = 53.2$ ;  $P < 000.1$ ). Assim como P, N também  
307 teve uma relação significativa com riqueza de epífitas ( $t = 7.7403$ ;  $P < 005$ ).  
308 (Tabela 3)

309 Contudo, abundância de todas epífitas vasculares não teve relação com  
310 composição de hospedeiros ( $t = 0.116$   $P > 0.12$ ), P ( $t = 1.116$ ;  $P > 0.28$ ) e N ( $t =$   
311  $2.031$ ;  $P > 0.22$ ). No entanto, o primeiro eixo da análise de ordenação NMDS,  
312 detectou uma substancial mudança na composição das espécies, onde as três  
313 variáveis juntas explicam 73.3% da composição de epífitas vasculares. A variável  
314 N, quando analisada separadamente não demonstrou ter relação com a  
315 composição de epífitas vasculares ( $t = 1.581$ ;  $P > 0.125$ ). Por outro lado P ( $t = 4162$   
316  $p < 0.001$ ) e composição de hospedeiro ( $t = 17.171$ ;  $P < 0.012$ ) estão fortemente  
317 relacionado com a composição de todas as epífitas vasculares. O mesmo ocorreu  
318 para segundo eixo da ordenação NMDS, onde variáveis P, e composição de

319 hospedeiros tiveram forte relação com a composição de todas as epífitas, as três  
320 variáveis juntas explicam 57 % da variação na composição das espécies. (Tabela  
321 3)

### 322 *Holoepífitas*

323 As três variáveis, composição de hospedeiro, P e N juntas respondem a  
324 50.4% da riqueza de holoepífitas, Porém, apenas P apresentou uma relação  
325 significativa com a riqueza de holoepífita ( $t= 5.330$   $p<0.001$ ). Assim como  
326 riqueza de todas as epífitas, a abundância de holoepífitas não está relacionada com  
327 nenhuma das três variáveis. No entanto as variáveis, composição de árvores ( $t=$   
328  $4.009$ ;  $p<0.001$ ) e P ( $t= 4.01$ ;  $p<0.001$ ) estão fortemente relacionados com  
329 composição de holoepífitas, juntas as três variáveis explicam 73.5% da  
330 composição das espécies de holoepífitas vasculares. (Tabela 3)

### 331 *Hemiepífitas primárias*

332 Para hemiepífitas primárias as três variáveis juntas explicam somente  
333 18% da riqueza de epífitas, apenas N, teve relação com riqueza de hemiepífitas.  
334 Abundância, composição não estão relacionadas com nenhuma das três variáveis.  
335 (Tabela 3)

### 336 *Hemiepífitas secundárias*

337 Para hemiepífito secundário as variáveis, composição de hospedeiros, P e  
338 N, juntas explicam 53.3% da riqueza de espécies. Entretanto apenas variável P  
339 teve relação com a riqueza ( $t=6.118$ ;  $P<0.001$ ), abundância ( $t= 3.773$ ;  $P<0.001$ ) e  
340 composição ( $t= 4.493$ ;  $P<0,001$ ) de hemiepífitos secundários. As três variáveis  
341 juntas explicam somente 33.5% da abundância e 43% da composição de  
342 hemiepífitas secundárias. (Tabela3)

## 343 **Associação das epífitas vasculares com o tipo de casca**

### 344 *Nível de família*

345 No total de 300 árvores hospedeiras 127 indivíduos (42.3%) pertencem  
346 ao ritidoma áspero, seguido do ritidoma descamante com 118 (39.3%). Para o  
347 ritidoma fissurado foram registrados 26 indivíduos (8.6%), já para liso foram  
348 encontrados 21 indivíduos (7%). No entanto no ritidoma rugoso foram  
349 registrados apenas 8 indivíduos (2.6%) (Figura 5).

350 Das 20 famílias de epífitas vasculares encontradas na reserva Ducke,  
351 Clusiaceae e Gesneriaceae tiveram associações positivas com o tipo de casca  
352 descamante (mais indivíduos do que esperado ao acaso) e apenas  
353 Hymenophyllaceae entre as associações negativas (menos indivíduos do que  
354 esperado pelo acaso) (Table.4). Para o tipo de casca fissurada apenas a família  
355 Oleandraceae obteve associação positiva. Interessantemente o tipo de casca liso  
356 teve quatro associações positivas: Cyclanthaceae, Lomariopsidaceae, Moraceae e  
357 Solanaceae, e apenas negativa representa. O tipo de casca rugoso obteve quatro  
358 associações positivas, sendo as famílias Cyclanthaceae, Hymenophyllaceae,  
359 Orchidaceae e Polypodiaceae. No entanto Pteridaceae, Araceae e Gesneriaceae  
360 tiveram menos indivíduos do que esperado ao acaso.

### 361 *Nível de espécie*

362 No total das 610 possibilidades das 122 espécies de epífitas vasculares  
363 terem associações com os cinco tipos de cascas apenas 34 associações  
364 significativas foram detectadas e 31 espécies tiveram associações com os tipos de  
365 casca, sendo 30 positivas e 4 negativas (Tabela 4). Entre as positivas 75% das  
366 espécies não apresentam relação significativa com os cinco tipos de casca. Além  
367 disso, os tipos de cascas descamantes, fissurado e áspero tiveram apenas 1% das

368 associações positivas, no entanto os tipos de casca lisos e rugosos tiveram um  
369 desempenho melhor com 8% e 10% das associações positivas respectivamente.  
370 (Figura. 5). Já para a as associações negativas 96% das espécies não tiveram  
371 associações com os tipos de casca, sendo que apenas os ritidomas descamantes e  
372 rugosos tiveram raras associações positivas, com apenas 2% das espécies. (Figura.  
373 6).

### 374 **Discussão**

375 As epífitas vasculares são um importante componente ecológico e  
376 taxonômico da floresta Amazônica onde contribuem com a diversidade de  
377 espécies em escala regional e local (Kreft *et al.*, 2004; Kromer *et al.*, 2005). Na  
378 Amazônia oriental os habitats influenciam a riqueza, abundância e composição de  
379 todas as espécies de epífitas vasculares, assim como entre holoepífitas e  
380 hemipífitas secundárias (Benevides *et al.*, 2005a, b). Nossos resultados também  
381 demonstram que na Amazônia central existe uma substancial diferença entre os  
382 habitats. Hipotetizamos que essas diferenças são geradas por quatro fatores que  
383 possivelmente variam entre ambientes: (1) composição dos hospedeiros; (2) efeito  
384 do tipo de casca das árvores hospedeira; (3) disponibilidade de nutrientes nos solos;  
385 e (4) diferenças microclimáticas.

386 Em florestas neotropicais já foi demonstrado que a composição de  
387 árvores hospedeiras influencia a abundância, riqueza e composição de epífitas  
388 vasculares (Flores-Palacios and Garcia-Franco, 2008; Benevides *et al.*, 2011).  
389 Um dos fatores que possivelmente geram este padrão é a distribuição dos  
390 indivíduos de árvores hospedeiras preferidas (que apresentam mais indivíduos de  
391 epífitas do que esperado ao acaso) e hospedeiros limitados (apresentam menos  
392 indivíduos de epífitas do que esperado ao acaso) em uma determinada área

393 (Flores-Palacios and Garcia-Franco 2006; Vergara-Torres *et al.*, 2010;). Por  
394 exemplo, na Amazônia Colombiana quando controlada a composição de árvores  
395 hospedeiras o efeito do habitat sobre similaridade na composição tanto para  
396 holoepífitas assim como para hemiepífitas secundárias diminui significativamente  
397 (Benevides *et al.*, 2011). Por outro lado o habitat influencia diretamente a  
398 riqueza, abundância e composição de epifítica como um todo (Benevides *et al*  
399 2005, Boelter et al., 2011). Nossos resultados mostraram que a comunidade  
400 epifítica na Amazônia central foi fortemente influenciada, tanto pelo habitat,  
401 separando baixio de vertente-platô, assim como pela composição de árvores  
402 hospedeiras. Apesar não termos encontrado relação entre as epífitas vasculares e o  
403 tipo de casca

404           As propriedades físico-químicas da casca um dos fatores que influenciam  
405 diretamente o estabelecimento e crescimento das epífitas vasculares sobre uma  
406 árvore hospedeira (Lopés-Vilalobo *et al* 2008; Valência-Días *et al*, 2010). Porem  
407 um estudo realizado na América Central demonstrou que a textura da casca não  
408 está relacionada a qualidade dos hospedeiros (Vergara Torres- et al 2010). Por  
409 outro lado árvores hospedeiras com casca rugosa e com maior capacidade de reter  
410 água contribuem com a riqueza, abundância e composição das epífitas vasculares  
411 (Callaway et al., 2002; Zotz and Vollrath, 2003; Laube and Zotz, 2006). Em  
412 nosso estudo na Amazônia central a composição de árvores hospedeiras influencia  
413 a composição de epífitas vasculares. Por outro lado as análises de modelo nulo  
414 demonstraram que entre 75-96% das espécies de epífitas não tem preferência pela  
415 textura da casca. Entretanto para floresta Amazônica Colombiana onde a  
416 composição de epífitas vasculares influencia a composição de árvores hospedeiras  
417 foi encontrada poucas associações positivas entre as espécies de epífitas

418 vasculares e seus hospedeiros. Além disso, em uma Floresta tropical no Panamá a  
419 distribuição de 69-81% das epífitas sobre as três árvores mais abundantes foram  
420 randomicamente indistinguível (Laube and Zotz, 2006). Além disso, outros  
421 estudos demonstraram não haver preferência pelas espécies de hospedeiros  
422 (Vergara Torres- et al 2010). Sendo assim, possivelmente outros fatores  
423 filogenéticos assim como a arquitetura da árvore hospedeira e microclima podem  
424 estar gerando este padrão ao invés da casca ou identidade do hospedeiro.

425           A fertilidade do solo é um fator que pode estruturar a comunidade  
426 epifítica em diferentes caminhos, principalmente quanto a disponibilidade de P e  
427 N (Benner and Vitousek, 2007). Um estudo realizado em uma floresta no Havaí  
428 mostrou que a riqueza abundância de epífitas aumenta significativamente quando  
429 adicionado P no solo. O P adicionado no solo é absorvido pelas árvores  
430 hospedeiras e conduzido ao dossel via água de gotejamento e disponibilizado para  
431 epífitas na copa e nas cascas árvores (Benner and Vitousek, 2007). Segundo  
432 (Benevides *et al.*, 2005) a quantidade de nutrientes do solo influencia a  
433 composição das epífitas vasculares entre as unidades de habitats. Nos solos da  
434 Amazônia central o P é um recurso escasso ocorrendo em baixa quantidade  
435 (Quesada, 2008). Entretanto, na Reserva Ducke os baixios apresentam maior  
436 quantidade de P que vertente e platô. O fator P pode estar alterando diretamente a  
437 composição de árvores hospedeiras e indiretamente a composição das epífitas  
438 vasculares. Além disso, o P pode estar disponível no solo, casca e copa das  
439 árvores, este fator pode explica a maior riqueza, abundância e diferenças na  
440 composição de holoepífitas (dependem do Hospedeiro para se estabelecer) e  
441 hemiepífita secundária (depende do solo para se estabelecer) nos baixios em

442 relação vertente-platô. Por outro lado este padrão pode estar correlacionado com  
443 fatores ambientais.

444 Em escala local o microclima é um importante fator para manutenção da  
445 diversidade epifítica (Gentry and Dodson 1987; Benzing 1990; Stuntz *et al.*,  
446 2002). Na Amazônia Colombiana a composição de espécies em diferentes  
447 habitats, foi fortemente influenciada pela umidade (Benevides *et al.*, 2005). Em  
448 Florestas Tropicais a temperatura, luminosidade e velocidade do vento aumentam  
449 em direção ao dossel enquanto que a umidade diminui (Kromer *et al.*, 2007).  
450 Neste contexto na reserva florestal Adolfo Ducke, onde as árvores do platô e  
451 vertente são mais altas que o baixio, as espécies de epífitas podem não estar se  
452 estabelecendo devido ao microclima mais seco no alto das copas. Além disso, os  
453 baixios por serem ambientes mais úmidos encontraram maior riqueza e  
454 abundância e diferente composição de espécies quando comparados vertente e  
455 platô que são ambientes mais secos (Ribeiro *et al.*, 1999). Estes padrões podem  
456 estar sendo estruturado pelas diferenças microclimáticas entre os habitats, porém  
457 estudos relacionando o microclima com processos ecológicos são necessários para  
458 compreendermos melhor este padrão das epífitas vasculares entre os habitats.

## 459 **Conclusão**

460 Nosso estudo pela primeira vez utilizou dados quantitativos para testar  
461 como a riqueza, abundância e composição de epífitas vasculares diferem em três  
462 ambientes florestais na Amazônia Central. Além disso, testamos se as espécies de  
463 epífitas apresentam preferência por tipo de cascas. Contudo, testamos também se  
464 as variáveis edáficas podem estruturar a comunidade epifítica de forma direta e  
465 indireta.

466 Na Floresta Amazônica central as unidades de habitat influenciam  
467 diretamente a riqueza composição de epífitas separando baixo de vertente-platô.  
468 Além disso, demonstramos que a composição de árvores hospedeiras influencia a  
469 composição de epífitas vasculares. Nosso estudo demonstrou que não há  
470 preferência em nível de família e espécies de epífitas vasculares pelo tipo de  
471 casca. Interessantemente nossos resultados indicam que a variáveis edáficas  
472 alteram a composição de árvores hospedeiras de forma direta e a composição de  
473 epífitas de forma indireta. Esse interessante mecanismo esta relacionado ao fluxo  
474 de P na interface solo-dossel, pois o fósforo absorvido e transportado pelas  
475 árvores hospedeiras e liberado pelas folhas junto com a água de gotejo e  
476 disponibilizado para as epífitas vasculares (Benner and Vitousek 2007). Além  
477 disso, o fósforo é retido pela casca das árvores, sendo que o P é um recurso  
478 importantíssimo para o estabelecimento de plântulas epifíticas (Laube and Zotz  
479 2003). Sendo assim, podemos concluir que a forte diferença na abundância,  
480 riqueza e composição de epífitas vasculares entre baixo e vertente-platô esta  
481 relacionado aos fatores edáficos, umidade e composição de árvores hospedeiras.  
482 Porém, são necessários outros estudos, principalmente buscando compreender os  
483 processos ecológicos que geram determinados padrões entre epífitas vasculares e  
484 seus hospedeiros na floresta amazônica Central.

#### 485 **Agradecimentos**

486 Eu agradeço a Charles Zartman pela orientação a José Adailton Correia da Silva  
487 pela ajuda em campo, A CAPES pela bolsa cedida, Ao INPA (Instituto Nacional  
488 de Pesquisa na Amazônia) e ao PPG-BOTÂNICA-INPA pela infraestrutura e apoio  
489 técnico



490 **Referências Bibliográficas**

491 Benavides AM, Vasco AD, Duivenvoorden JF. 2011. Association of vascular  
492 epiphytes with landscape units and phorophytes in humid lowland forests of  
493 Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* **27**: 223-237.  
494 doi:10.1017/S0266467410000726

495 Beneavides AM, Duque AJM, Duivenvoorden JF, Vasco AG, Calleja R. 2005. A  
496 first quantitative census of vascular epiphytes in rain forests of Colombian  
497 Amazonia. *Biodiversity and Conservation* **14**: 739-758. doi:10.1007/s10531-  
498 004-3920.

499 Benner JM, & Vitousek PM. 2007. Development of a diverse epiphyte community  
500 in response to phosphorus fertilization. *Ecology letters* **10**: 628- 636.  
501 doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01054.x

502 Benzing HD, 1990. *Vascular epiphytes. General biology and related biota*  
503 Cambridge: Cambridge University Press

504 Boelter CR, Zartman CE, Fonseca CR. 2011. Exotic tree monocultures play a  
505 limited role in the conservation of Atlantic Forest epiphytes. *Biodiversity and*  
506 *Conservation* **20**: 1255-1272. doi:10.1007/s10531-011-0026z

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

509 Bussmann RW, 2001. Epiphyte diversity in a tropical Andean Forest – Reserva  
510 Biológica San Francisco, Zamora-Chinchipec, Ecuador. *Ecotropica* **7**: 43-60

511 Callaway RM, Reinhart KO, Moore GW, Moore DJ, Pennings SC. 2002. Epiphyte  
512 host preferences and host traits: mechanisms for species-specific  
513 interactions. *Oecologia* **132: 221-230**. doi:10.1007/s00442-002-0943-3

514 Callaway RM, Reinhart KO, Tucker SC, Pennings SC. 2001. Effects of epiphytic  
515 lichens on host preference of the vascular epiphyte *Tillandsia usneoides*.  
516 *Oikos* **94: 433-441**.

517 Forzza RC, Leitman PM, Costa AF, *et al.*, 2010. Introdução. in *Lista de Espécies*  
518 *da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

519 Flores-Palacios A, Garcia-Franco. 2006. The relationship between tree size and  
520 epiphyte species richness: Testing four different hypotheses. *Jorn. Biog*  
521 **33:323-330**.

522 Flores-Palacios A, Garcia-Franco JG. 2008. Habitat isolation changes the beta  
523 diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest,  
524 Veracruz, Mexico. *Biodiver and Conserv* **17:191-207** doi: 10.1007/s10531-  
525 007-9239-6

526 Frei JK, Dodson CH, Club B, Dec NN, John S, Frei K. 1972. The Chemical Effect  
527 of Certain Bark Substrates on the Germination and Early Growth of  
528 Epiphytic, *Bolletín of the Torrey botanical club* **99: 301-307**.

529 Gentry HA, Dodson HC. 1987. *Diversity and Biogeography of Neotropical*  
530 *Vascular epiphytes* *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74: 205-233**

531 Givnish T, Millam CM, Berry PE, Kenneth JS. 2007. Phylogeny, adaptive  
532 radiation, and historical biogeography of bromeliaceae inferred from. *Aliso*  
533 **23: 3-26**

- 534 Kress W. 1989. Systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana*  
535 **9: 2-22**
- 536 Kelly DL, Donovan G, Feehan J, Murphy S, Drangeid SO, Marcano-Berti L.  
537 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of  
538 Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical*  
539 *Ecology* **20 643-666**. doi:10.1017/S0266467404001671
- 540 Kreft H, Koster N, Kuper, Jurgen N, Bartholott W. 2004. Diversity and  
541 biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador.  
542 *Journal of Biogeography* **31: 1463–147**
- 543 Kromer T, Kessler M, Gradstein SR, Aceby A. 2005. Diversity patterns of vascular  
544 epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of*  
545 *Biogeography* **32: 1799-1809**. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01318.x
- 546 Kromer T, Kessler M, Gradstein SR. 2007. Vertical stratification of vascular  
547 epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes : the  
548 importance of the understory. *Plant Ecology* **189:261-278**.  
549 doi:10.1007/s11258-006-9182-8
- 550 Laube S Zotz G. 2003. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular  
551 epiphyte ? *Vascular* **17: 598-604**
- 552 Laube S, Zotz G. 2006. Neither Host-specific nor Random : Vascular Epiphytes  
553 on Three Tree Species in a Panamanian Lowland Forest. *Annals of Botany*,  
554 **97:1103-1114**. doi:10.1093/aob/mcl067
- 555 Laube S, Zotz G. 2006. Long-term changes of the vascular epiphyte assemblage  
556 on the palm *Socratea exorrhiza* in a lowland forest in Panama. **17: 307-314**.

557 López-Villalobos A, flores-Palacio A, Ortiz-Pulido R. 2008. The relationship  
558 between bark peeling rate and the distribution and mortality of two epiphyte  
559 species. *Plant ecology* **198**: 265-274. doi:10.1007/s11258-008-9402-5

560 Marques-Filho AO, Ribeiro MNG, Santos HM, Santos JM. 1981. Estudos  
561 climatológicos da Reserva Florestal Ducke. IV. Precipitação. *Acta*  
562 *Amazonica*, 11:759-768. *Acta Amazonica* **11**: 759-768.

563 Mehltreter K, Flores-palacios, Garcia-Franco j. 2005. Host preferences of low-  
564 trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of*  
565 *Tropical Ecology* **21**: 651-660. doi:10.1017/S0266467405002683

566 Mitchell AW, Secoy K, Jackson T. 2002 The global canopy handbook. *In*  
567 Techniques of access and study Forest Roofunknown. Global Canopy  
568 Programme, Oxford, UK.

569 Padmawate R, Quereshi Q, Rawat GS. 2004. Effects of logging on vascular  
570 epiphytes diversity in a moist lowland of eastern Himalaya, India. *Biol*  
571 *Conserv* **119**:81-92

572 Quesada A, Baker, T. R, Czimczik C *et al.*, 2010. Variations in chemical and  
573 physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis.  
574 *Biogeosciences*, **7**: 1515-1541. doi:10.5194/bg-7-1515-2010

575 Ribeiro JEL, Hopkins MJG, Vicentini A. et al., 1999. Florada Reserva Ducke.  
576 INPA, Manaus

577 Sanford DW. 1968. Distribution of epiphytic orchids in semi deciduous tropical  
578 forest in Southern Nigeria. *J. Ecol.* **56**: 697-705

- 579 Steyermark JA, Berry PE, Yatskivych K, Holst B. 1999. Flora of the Venezuelan  
580 Guayana. Missouri Botanical Garden Press, USA.
- 581 Stuntz S, Simon U, Zotz G. 2002. Rainforest air-conditioning: the moderating  
582 influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns. *J.Biomet.*  
583 **46: 53-59**. ISI>://000176322500001
- 584 Tremblar, R. L. E. Meléndez-Ackerman, D. Kapan. 2006. Do epiphytic orchids behave  
585 as metapopulations? Evidence from colonization, extinction rates and asynchronous  
586 population dynamics. *Biol. Conserv.* **129:70-81**
- 587 Valência S, Díaz, Flores-Palacios A, Rodrigues-Lopes V, Ventura-Zapata E,  
588 Jiménez-Aparicio AR. 2010. Effect of host-bark extracts on seed germination  
589 in *Tillandsia recurvata*, an epiphytic bromeliad. *Journal of Tropical Ecology*  
590 **26: 571–581**.
- 591 Vergara-Torres CA, Alvarez MC Pacheco-Álvares, Flores-Palacios A. 2010. Host  
592 preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of  
593 central Mexico. *J.Trop.Ecol.* **26: 563-570** doi:10.1017/S0266467410000349
- 594 Werner FA, Gradstein SR. 2008 Seedling establishment of vascular epiphytes on  
595 isolated and enclosed forest trees in an Andean landscape, Ecuador. *Biodiver*  
596 *and Conserv* **17: 3195–3207**
- 597 Wolf JHD. 2005. The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-  
598 oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico **212: 376-393**.  
599 ISI>://000229876300033
- 600 Wolf JHD, Flamenco A. 2003. Patterns in species richness and distribution of  
601 vascular epiphytes in Chiapas, Mexico, **30:1689-1707**

602 Zotz G, Vollrath B. 2003. The epiphyte of the palm *Socratea exorrhiza* vegetation  
603 correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical*  
604 *Ecology* **19**: 81-90. doi:10.1017/S0266467403003092

605 Zotz G, Bermejo P, Dietz H. 1999. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on  
606 Barro Colorado Panama Island. *Journal of Biogeography* **26**: 761-776.

607 Zuur I. 2007. *Analyzing Ecological Data Springer*

608

609

610

611

612

613

614

615

616

617

618

619

620

621

622 **Legenda das figuras**

623 **Figura 1.** Mapa da área de estudo representando as 30 parcelas demarcadas e suas  
624 cotas altimétricas na reserva Adolfo Ducke, Manaus, Brasil.

625 **Figura 2.** Riqueza (a), abundância (b) e composição (c) de espécies composição  
626 das espécies de epífitas vasculares em três habitats: Lowland (L), Slope (S) e  
627 Upland (U) em uma floresta de Terra Firme na Amazonia Central, Brasil. Teste  
628 No-parametric multidimensional scaling (nMDS).

629 **Figura 3.** Composição das espécies de epífitas vasculares em três habitats:  
630 Lowland, Slope e Upland em uma floresta de Terra Firme na Amazônia Central,  
631 Brasil. No-parametric multidimensional scaling (nMDS)

632 **Figura 4.** Porcentagem do número do tipo de textura de casca, Aspero,  
633 Descamante, Fissurado, Liso e Rugoso em uma floresta de Terra Firme na  
634 Amazônia Central, Brasil.

635 **Figura 5.** Porcentagem do número de espécies de epífitas vasculares que tiveram  
636 associações positivas e negativas com os cinco tipos de casca árvores hospedeiras.  
637 NP trata-se das espécies que não tiveram associações com os tipos de casca.

638

639

640

641

642

643 **Legenda das Tabelas**

644 **Tabela 1.** Lista das espécies de epífitas vasculares e seus respectivos habitat e  
645 habito vegetativo H (Holoepífito), P (Hemiepífito-primário) S (Hemiepífito-  
646 secundário) na Reserva florestal Adolfo Ducke, Manaus Brasil.

647 **Tabela 2.** Riqueza abundância e composição de espécies de todas as epífitas,  
648 holoepífitas, hemiepífitas primárias e hemiepífitas secundárias entre, baixio  
649 vertente e platô na Reserva Florestal Adolfo Ducke. Valores entre parentes  
650 representam as médias entre os habitats (TukeySHD). \* P< 00,5 e \*\* P<0001

651 **Tabela 3.** Regressões (GAM) Generalized additive Models, relação das variáveis  
652 dependentes, riqueza, abundância e composição de epífitas vasculares com as  
653 variáveis independentes, composição de hospedeiro (NMDS1 e 2), Fósforo e  
654 nitrogênio na Reserva Florestal Adolfo Ducke, Manaus, Brasil.

655 **Tabela 4.** Associação entre as e espécies de epífitas vasculares e os tipos de casca  
656 na Reserva Florestal Adolfo Ducke, Manaus Brasil. \*\* (espécies que tiveram  
657 associações positivas), \* (espécies que tiveram associações negativas), NA não  
658 tiveram associações.

659

660

661

662

663

664



Family/Species	Lowland	Slop	Upland	Records	Habit
<b>Araceae</b>	<b>441</b>	<b>152</b>	<b>423</b>	<b>1016</b>	
<i>Anthurium bonplandii</i>	33	10	24	67	H
<i>Anthurium eminens</i>	4	-	1	5	S
<i>Anthurium gracile</i>	11	-	8	19	H
<i>Anthurium trinerve</i>	23	14	30	67	H
<i>Heteropsis flexuosa</i>	44	3	82	129	S
<i>Heteropsis macrophylla</i>	5	-	7	12	S
<i>Heteropsis riedelianum</i>	10	2	10	22	S
<i>Heteropsis sp</i>	2	-	-	2	S
<i>Monstera oblique</i>	1	-	1	2	S
<i>Philodendron barrosoanum</i>	1	-	-	1	S
<i>Philodendron billietiae</i>	10	13	15	38	P
<i>Philodendron elaphoglossoides</i>	19	5	12	36	S
<i>Philodendron fragantissimum</i>	17	2	5	24	P
<i>Philodendron goeldii</i>	14	7	-	21	P
<i>Philodendron insigne</i>	2	5	6	13	H
<i>Philodendron linnaei</i>	35	17	18	70	H
<i>Philodendron megalophyllum</i>	4	8	2	14	P
<i>Philodendron melinonii</i>	41	16	103	160	H
<i>Philodendron ornatum</i>	21	1	-	22	S
<i>Philodendron pedatum</i>	2	1	-	3	S
<i>Philodendron platypodum</i>	12	3	-	15	S
<i>Philodendron pulchrum</i>	70	22	18	110	H
<i>Philodendron sp1</i>	11	1	2	14	H
<i>Philodendron sp2</i>	3	3	2	8	S
<i>Philodendron sp4</i>	1	-	-	1	S

Family/Species	Lowland	Slop	Upland	Records	Habit
<i>Philodendron tortum</i>	4	5	7	16	S
<i>Philodendron toshibai</i>	15	14	68	97	S
<i>Philodendron wittianum</i>	6	-	-	6	S
<i>Rhodospatha oblongata</i>	5	-	-	5	S
<i>Rhodospatha venosa</i>	15	-	1	16	S
<b>Aspleniaceae</b>	<b>17</b>	<b>9</b>	<b>15</b>	<b>41</b>	H
<i>Asplenium angustum</i>	2	3	4	9	H
<i>Asplenium salicifolium</i>	3	1	1	5	H
<i>Asplenium serratum</i>	12	5	10	27	H
<b>Bromeliaceae</b>	<b>89</b>	<b>8</b>	<b>12</b>	<b>109</b>	
<i>Aechmea beeriana</i>	41	2	1	44	H
<i>Aechmea contracta</i>	1	1	-	2	H
<i>Aechmea mertensii</i>	2	1	-	3	H
<i>Aechmea rodriguesiana</i>	1	3	1	5	H
<i>Guzmania brasiliensis</i>	12	-	-	12	H
<i>Guzmania lingulata var. Minor</i>	1	-	1	2	H
<i>Neuregelia eleutheropetala</i>	-	-	1	1	H
<i>Vriesea splitgerberi</i>	31	1	8	40	H
<b>Cactaceae</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>9</b>	<b>14</b>	H
<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	3	2	9	14	H
<b>Clusiaceae</b>	<b>191</b>	<b>142</b>	<b>240</b>	<b>573</b>	
<i>Clusia grandiflora</i>	19	32	18	69	P
<i>Clusia insignis</i>	5	-	-	5	P
<i>Clusia leprantha</i>	12	1	14	27	P
<i>Clusia obovata</i>	9	3	5	17	P
<i>Clusia octandra</i>	141	103	203	447	P
<i>Clusia panapanari</i>	-	2	-	2	P
<i>Clusia scrobiculata</i>	4	-	-	4	P

Family/Species	Lowland	Slop	Upland	Records	Habit
<i>Clusia spathulaefolia</i>	1	1	-	2	P
<b>Cyclanthaceae</b>	<b>40</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>44</b>	
<i>Asplundia vaupesiana</i>	5	-	-	5	S
<i>Hevodianthus funifer</i>	32	-	1	33	S
<i>Ludovia lancifolia</i>	-	1	2	3	S
<i>Thoracocarpus bissectus</i>	3	-	-	3	S
<b>Dryopteridaceae</b>	<b>877</b>	<b>115</b>	<b>167</b>	<b>1159</b>	
<i>Elaphoglossum glabellum</i>	534	30	9	573	H
<i>Elaphoglossum luridum</i>	327	84	158	569	H
<i>Elaphoglossum raywaense</i>	2	-	-	2	H
<i>Elaphoglossum styriacum</i>	14	1	-	15	H
<b>Ericaceae</b>	<b>5</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>5</b>	
<i>Psamminisia guianensis</i>	5	-	-	5	P
<b>Gesneriaceae</b>	<b>333</b>	<b>343</b>	<b>574</b>	<b>1250</b>	
<i>Codonanthe calcarata</i>	-	1	-	1	H
<i>Codonanthe crassifolia</i>	277	256	422	955	H
<i>Codonanthopsis ulei</i>	56	86	152	294	H
<b>Hymenophyllaceae</b>	<b>1064</b>	<b>50</b>	<b>-</b>	<b>1114</b>	
<i>Hymenophyllum polyanthus</i>	1060	50	-	1110	H
<i>Trichomanes ankersii</i>	4	-	-	4	H
<b>Lomariopsidaceae</b>	<b>3</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>3</b>	
<i>Nephrolepis rivulares</i>	3	-	-	3	H
<b>Marcgraviaceae</b>	<b>3</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>3</b>	
<i>Souroubea sp</i>	3	-	-	3	H
<b>Melastomataceae</b>	<b>4</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>4</b>	
<i>Blakea rosea</i>	4	-	-	4	H
<b>Moraceae</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	
<i>Ficus krukowii</i>	-	-	3	3	P

Family/Species	Lowland	Slop	Upland	Records	Habit
<b>Oleandraceae</b>	<b>20</b>	-	-	<b>20</b>	
<i>Oleanda articulate</i>	20	-	-	20	H
<b>Orchidaceae</b>	<b>12136</b>	<b>1160</b>	<b>1861</b>	<b>15157</b>	
<i>Batemannia colley</i>	21	1	16	38	H
<i>Bifrenaria longicornis</i>	38	1	6	45	H
<i>Camaridium micranthum</i>	89	7	19	115	H
<i>Camaridium ochroleucum</i>	6729	147	109	6985	H
<i>Catasetum sp</i>	-	2	1	3	H
<i>Cattleya wallisii</i>	-	-	3	3	H
<i>Christensonella uncata</i>	202	-	-	202	H
<i>Dichaea panamensis</i>	4	-	-	4	H
<i>Dryadella osmariniana</i>	2	-	-	2	H
<i>Epidendrum nocturnum</i>	7	1	6	14	H
<i>Epidendrum sculptum</i>	25	1	-	26	H
<i>Epidendrum strobiliferum</i>	11	-	-	11	H
<i>Heterotaxis sessile</i>	538	63	123	724	H
<i>Heterotaxis superflua</i>	536	41	-	577	H
<i>Heterotaxis violaceopunctata</i>	3	-	-	3	H
<i>Hylaeorchis petiolaris</i>	134	-	-	134	H
<i>Masdevallia wendlandiana</i>	85	-	-	85	H
<i>Maxillaria kegelli</i>	41	5	1	47	H
<i>Maxillaria parkeri</i>	20	2	-	22	H
<i>Maxillaria tenuis</i>	75	1	9	85	H
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	5	-	-	5	H
<i>Octomeria brevifolia</i>	22	82	271	375	H
<i>Octomeria grandiflora</i>	81	99	298	478	H
<i>Octomeria sagittata</i>	100	133	178	411	H
<i>Ornithidium rigidum</i>	1344	170	2	1516	H

Family/Species	Lowland	Slop	Upland	Records	Habit
<i>Ornithocephalus ciliates</i>	64	-	-	64	H
<i>Paphinia grandiflora</i>	2	-	-	2	H
<i>Pleurothallis discophyla</i>	2	-	-	2	H
<i>Polystachya strellensis</i>	1	-	27	28	H
<i>Prosthechea fragans</i>	310	1	-	311	H
<i>Rodriguezia lanceolata</i>	5	-	-	5	H
<i>Rudolfiella aurantiaca</i>	26	25	28	79	H
<i>Scaphyglottis reflexa</i>	1	3	-	4	H
<i>Scaphyglottis sickii</i>	101	-	21	122	H
<i>Scaphyglottis stellata</i>	457	112	702	1271	H
<i>Sobralia fragans</i>	14	-	4	18	H
<i>Sobralia macrophylla</i>	2	1	-	3	H
<i>Specklinia picta</i>	551	13	2	566	H
<i>Stelis argentata</i>	292	-	-	292	H
<i>Stelis sp</i>	20	-	-	20	H
<i>Trichosalpinx orbiculares</i>	119	27	7	153	H
<i>Trigonidium acuminatum</i>	4	222	28	254	H
<i>Trisetella Triglochin</i>	50	-	-	50	H
<b>Polypodiaceae</b>	<b>372</b>	<b>205</b>	<b>520</b>	<b>1097</b>	
<i>Dicranoglossum desvauxii</i>	2	-	-	2	H
<i>Microgramma baldwinii</i>	321	189	517	1027	H
<i>Micropolypodium nanum</i>	46	16	-	62	H
<i>Serpocaulon triseale</i>	3	-	3	6	H
<b>Pteridaceae</b>	<b>115</b>	<b>-</b>	<b>1</b>	<b>116</b>	
<i>Ananthacorus angustifolius</i>	33	-	-	33	H
<i>Hecistopteris pumila</i>	80	-	-	80	H
<i>Polytaenium guayanense</i>	2	-	-	2	H
<i>Vittaria lineate</i>	-	-	1	1	H

<b>Family/Species</b>	<b>Lowland</b>	<b>Slop</b>	<b>Upland</b>	<b>Records</b>	<b>Habit</b>
<b>Solanaceae</b>	2	-	-	2	
<i>Markea coccinea</i>	2	-	-	2	H
<b>Urticaceae</b>	2	1	-	3	
<i>Coussapoa orthoneura</i>	2	1	-	3	S
<b>Records</b>	<b>15717</b>	<b>2188</b>	<b>3828</b>	<b>21733</b>	

666

667

668

669

670

671

672

673

674

675

676

677

678

679

680 **Tabela 2**

<b>All epiphytes</b>				
Habitat				
Slope-Lowland	15.3 (7.3-23.2)**	1064.1(302.1-1826.1)**	0.70 (0.9-0.4)**	0.1 (0.3-0.1)
Slope-Upland	2.6 (5.0-10.3)	70.2 (811.2-870.7)	0 (0.3-0.1)	0.1 (0-0.4)
<b>Holo epiphytes</b>				
Habitat	Richness	Abundance	NMDS1	NMDS2
Upland-Lowland	13.1 (8.2-18.1)**	1127 (-1738-516.4)**	0.8 (0.6-1.1)**	0 (0.3-0.2)
Slope-Lowland	10.2 (4.9-17)**	1057 (300.1-18414)**	0.8(0.5-1.09)**	0.2 (0.5-0.1)
Slope-Upland	2 (3.7-8.2)	70 (685-806)	0 (0.3-0.2)	0.2 (0.5-0.1)
<b>Primary hemi-epiphytes</b>				
Habitat	Richness	Abundance	NMDS1	NMDS2
Upland-Lowland	1.7 (0.2-3.2)	1.7 (12.4-15.8)	0.4 (0.5-1.1)	0. (0.4-0.4)
Slope-Lowland	0.4 (1.3-2.3)	6.4 (10.7-24.5)	0.3 (0.9-0.3)	0.7 (0.2-1.2)
Slope-Upland	1.2 (0.5-3.4)	8.4 (8.5-25.4)	0.2 (0.9-0.3)	0.7 (0.2-1.2)
<b>Secondary hemi-epiphyte</b>				
Habitat	Richness	Abundance	NMDS1	NMDS2
Upland-Lowland	2.7 (0.1-5.3)**	4.1 (4-12.1)	0.9 (0.4-1.5)**	0.1 (0.7-0.6)
Slope-Lowland	3.7 (0.4-6.8)**	12.8 (2.8-22.7)**	0.7 (0.005-1.5) *	0.5 (0.3-1.3)
Slope-Upland	0.8 (2.2-3.9)	8.7 (1-18.4)	0.2 (0.9-1.4)	0.4 (03-1.2)

681

682

683

684

685

686

687 **Tab.3**

	Host tree composition	Phosphorus	Nitrogen	Explained variance (%)
<b>All epiphytes</b>				
Richness	0.276	< <b>0.001</b>	<b>0.055</b>	70.5
Abundance (log)	0.12	0.28	0.22	-
NMDS1	<b>0.012</b>	< <b>0.001</b>	0.125	73.7
NMDS2	<b>0.037</b>	<b>0.027</b>	0.227	57
<b>Holo-epiphytes</b>				
Richness	0.358	<b>0.003</b>	0.169	50.4
Abundance (log)	0.189	0.589	0.527	-
NMDS1	< <b>0.001</b>	< <b>0.001</b>	0.247	73.5
NMDS2	0.955	0.999	0.999	-
<b>Primary hemi-epiphytes</b>				
Richness	0.494	0.924	<b>0.018</b>	18.3
Abundance (log)	0.211	0.115	0.215	-
NMDS1	0.179	0.678	0.681	-
NMDS2	0.121	0.423	0.069	-
<b>Secondary hemi-epiphytes</b>				
Richness	0.529	< <b>0.001</b>	0.487	53.3
Abundance (log)	0.455	< <b>0.001</b>	0.302	33.5
NMDS1	0.621	<b>0.001</b>	0.142	43.7
NMDS2	0.869	0.63	0.309	-

**Tab.4**



<b>Family/species</b>	Áspero	Descamante	Fissurado	Liso	Rugoso
<b>Araceae</b>	0.3316566	-0.2725012	1.2637691	0.7930261	-2.388313*
<i>Monstera oblique</i>	NA	0.2632316	NA	NA	2.773
<i>Philodendronme galophyllum</i>	-0.496525	-0.6669025	0.1187017	2.0391078*	0.8038621
<i>Philodendron pulchrum</i>	0.1207113	-1.2163244	0.7617478	-0.2010313	2.0476819*
<i>Philodendron toshibai</i>	-2.1704**	3.1415663*	0.3422436	-1.2953956	-1.0718308
<b>Bromeliaceae</b>	0.3664687	-0.6316139	0.1433753	-0.5912552	0.6567063
<i>Aechme amertensii</i>	NA	NA	1.756435	2.480196*	NA
<i>Aechmea rodriguesiana</i>	-0.259371	-0.1246239	NA	2.0025892*	NA
<b>Clusiaceae</b>	-1.907859	2.1626973*	1.3914022	0.1350353	-1.2267462
<i>Clusias scrobiculata</i>	NA	NA	3.158959*	NA	NA
<b>Cyclanthaceae</b>	0.9006645	NA	-0.1069817	2.3702039*	2.9034531*
<i>Asplundia vaupesiana</i>	NA	NA	NA	1.757571	4.165073*
<i>Thoracocarpus bissectus</i>	0.153482	NA	NA	2.429242*	NA
<b>Dryopteridaceae</b>	0.4348871	-1.234653	0.9076566	-0.4484311	1.2721437
<i>Elaphoglossum styriacum</i>	NA	0.687533	0.2405817	3.6999711*	NA
<b>Gesneriaceae</b>	-0.891172	2.3462554*	-0.4317776	0.6587894	NA
<i>Codonanthe crassifolia</i>	-0.734868	1.8304987	-0.1412179	-0.3199495	NA
<b>Hymenophyllaceae</b>	0.5970634	-2.245051**	0.14789669	0.0806878	NA
<i>Hymenophyllum polyanthus</i>	1.0274397	-2.0877189**	0.2497198	NA	NA
<i>Trichomanes ankersii</i>	NA	NA	NA	3.956283*	NA
<b>Lomariopsidaceae</b>	NA	NA	NA	3.374167*	NA
<i>Nephrolepsis rivulares</i>	NA	NA	NA	4.18342*	NA
<b>Moraceae</b>	0.1364576	NA	NA	2.4660553*	2.871901*
<i>Ficus krukowii</i>	0.141865	NA	NA	2.800865*	0.06577172
<b>Oleandraceae</b>	NA	NA	3.374167*	NA	4.5438409
<i>Oleandra articulata</i>	NA	NA	3.049662*	NA	4.103855*
<b>Orchidaceae</b>	1.013926	-0.6135238	-0.9590795	-2.082914**	NA

<b>Family/species</b>	Áspero	Descamante	Fissurado	Liso	Rugoso
<i>Camaridium micranthum</i>	2.1653587*	-2.197269**	0.08569405	-0.0875341	2.4175798*
<i>Masdevallia wendlandiana</i>	-0.272808	NA	NA	NA	2.7742227*
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	NA	NA	NA	NA	6.297358*
<i>Octomeria brevifolia</i>	-1.884036	2.3039067*	0.7629765	-0.4174863	NA
<i>Ornithidium rigidum</i>	0.8805281	-1.1391956	-0.3092023	NA	2.086294*
<i>Pleurothallis discophyla</i>	0.1673571	NA	NA	NA	1.8960461
<i>Rodriguezia lanceolata</i>	NA	NA	NA	NA	2.1173854*
<i>Scaphyglottis reflexa</i>	0.1191176	NA	2.12882*	NA	-0.7937917
<i>Scaphyglottis sickii</i>	1.27952	-1.390106	NA	NA	2.086294*
<i>Specklinia picta</i>	1.913086	-2.0151138**	NA	-0.2322149	4.066017*
<i>TrisetellaTriglochin</i>	0.6036159	NA	NA	NA	3.5396737*
<b>Polypodiaceae</b>	-0.837712	1.4984612	-1.1996198	0.3388992	4.8023822*
<i>Dicranoglossum desvauxii</i>	NA	NA	NA	NA	NA
<b>Pteridaceae</b>	0.8225825	-1.8347452	NA	0.3533622	NA
<i>Ananthacorus angustifolius</i>	0.5449906	NA	NA	NA	4.8023822*
<i>Hecistopteris pumila</i>	0.1257201	NA	NA	2.5109158*	NA
<b>Solanaceae</b>	0.0575416	NA	NA	2.05753826*	NA
<i>Markea coccinea</i>	0.1350619	NA	NA	2.3550177*	NA

688

689

690

691

692

693

694

695

696 **Figura. 1**

697

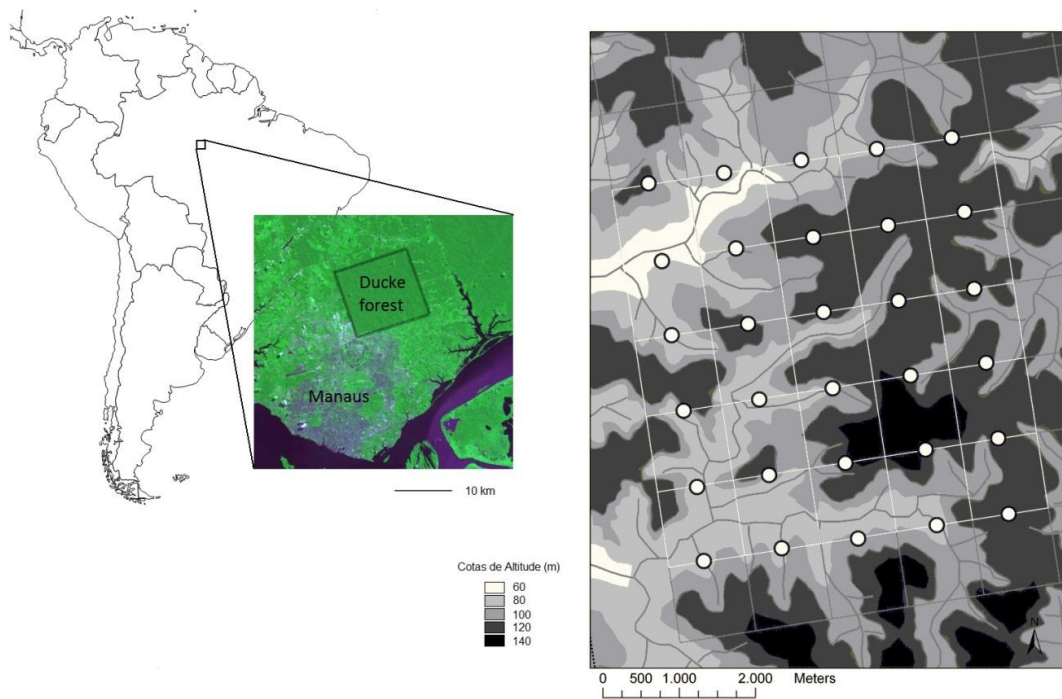
698

699

700

701

702



703

704

705

706

707

708

709

710

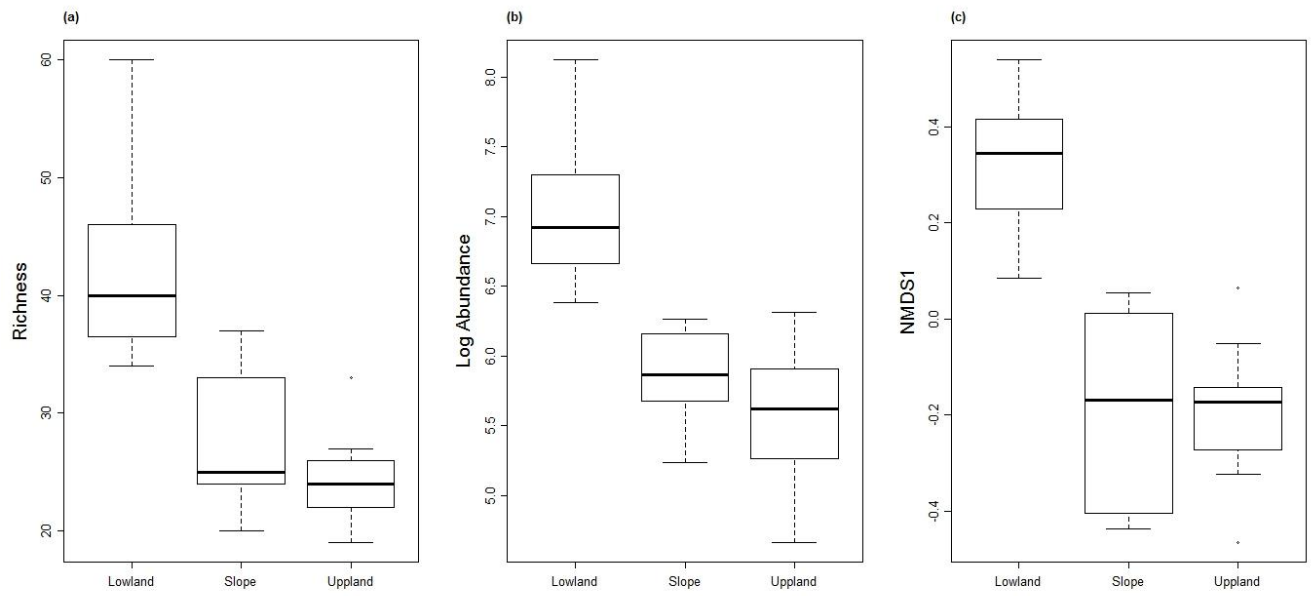
711 **Figura. 2**

712

713

714

715



716

717

718

719

720

721

722

723

724

725

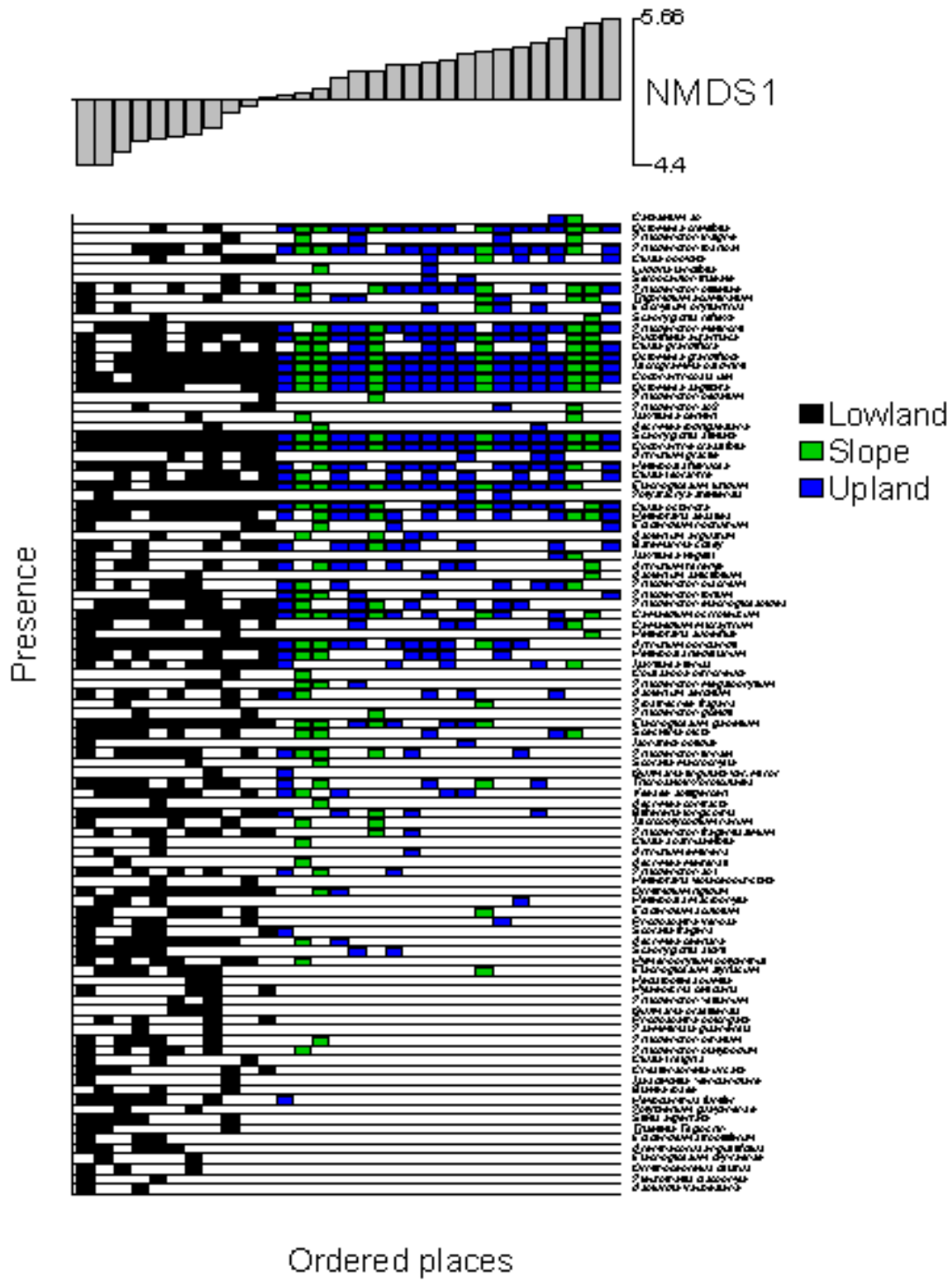
726

727 **Figura. 3**

728

729

730



731

732

733 **Figura. 4**

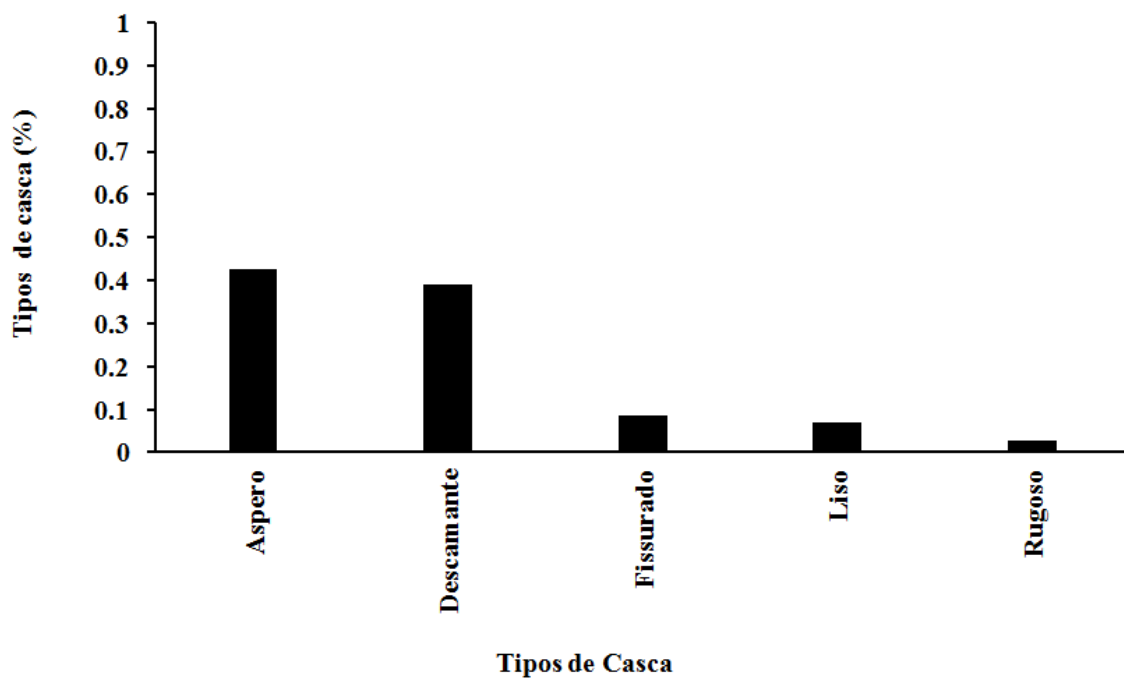
734

735

736

737

738



739

740

741

742

743

744

745

746

747 **Figura. 5**

748

749

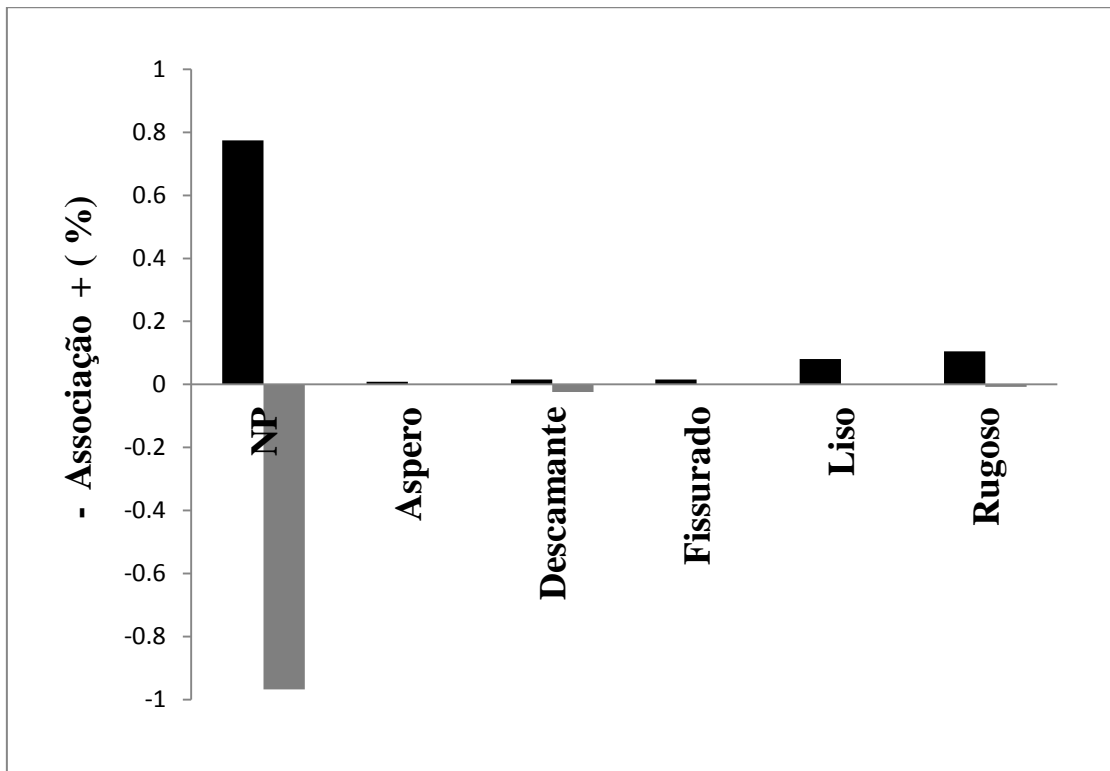
750

751

752

753

754



755