



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**COMPOSIÇÃO, PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO VERTICAL E FORMAS DE  
VIDA EPIFÍTICAS DE *PHILODENDRON* SCHOTT (ARACEAE JUSS.) NA  
AMAZÔNIA CENTRAL**

**MARIANA VICTÓRIA IRUME**

**Manaus, Amazonas**

**Novembro, 2019.**



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**  
**MARIANA VICTÓRIA IRUME**

**COMPOSIÇÃO, PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO VERTICAL E FORMAS DE  
VIDA EPIFÍTICAS DE *PHILODENDRON* SCHOTT (ARACEAE JUSS.) NA  
AMAZÔNIA CENTRAL**

Orientador: Dr. Michael John Gilbert Hopkins

Co-orientadores: Dr. Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno, Dr. Charles Eugene Zartmann & Dr. William Ernest Magnusson

Coorientação no Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior – PDSE/CAPES (Processo nº 88881.134007/2016-01): Dra. Sylvia Mota de Oliveira & Dr. Hans ter Steege

Instituto no exterior: Naturalis Biodiversity Center, Herbarium Leiden (NL) Netherlands

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

**Manaus, Amazonas**

**Novembro, 2019.**

## **Bancas examinadoras**

### **Plano de Pesquisa**

Dr. Marcos Nadruz Coelho

Dra. Ana Maria Benavides

Dra. Carolina Castilho

### **Aula de Qualificação**

Dra. Veridiana Scudeller

Dr. Valdely Ferreira Kinupp

Dr. José Luis Camargo

Dr. Mike Hopkins

Dr. Gil Vieira

### **Defesa pública**

Dr. Flavio Nunes Ramos

Dra. Veridiana Vizoni Scudeller

Dr. Valdely Ferreira Kinupp

Dra. Juliana Hipólito de Sousa

Dra. Maria Anália Duarte de Souza

## FICHA CATALOGRÁFICA

CSSEDABINFA - Ficha Catalográfica Automática gerada com dados fornecidos pelo(a) autor(a)  
Bibliotecário responsável: Jorge Luiz Galvão Alauzo - CRB11/908

171c Irume, Mariana  
Composição, padrões de distribuição vertical e formas de vida epifíticas de *Philodendron* Schott (Araceae Juss.) na Amazônia central-AM / Mariana Irume; orientador Michael John Gilbert Hopkins Hopkins . -- Manaus: (s.l.), 2019.  
105 f.  
Tese (Doutorado - Programa de Pós Graduação em Botânica) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2019.  
1. *Philodendron*. 2. Composição florística. 3. Distribuição vertical . 4. Formas de vida epifíticas . 5. Fases ontogenéticas . I. Hopkins , Michael John Gilbert Hopkins , orient. II. Título.  
CDD: 580

### Sinopse:

Este estudo avaliou a composição florística, as variações no epifitismo e a distribuição vertical de *Philodendron* Schott em uma floresta de planície na região de Manaus-AM, na Amazônia Central. Aspectos como a distribuição vertical, formas de vida epifíticas, variações nas fases ontogenéticas, composição florística (riqueza e abundância) e taxonomia foram analisados. Uma espécie nova foi descrita e publicada para o gênero na RFAD.

**Palavras chave:** composição florística, *Philodendron* Schott (Araceae Juss.), epifitismo, padrões de distribuição vertical, formas de vida epifíticas, fases ontogenéticas, zonas dos forófitos, espécie nova, Amazônia Central.

## DEDICATÓRIA

*“A sabedoria e ao poder divino da natureza ...  
a mãe terra...e a minha mãe ...  
aos guardiões da floresta ...  
A magia dos incríveis, misteriosos e fascinantes ‘amigos das árvores’... os meus adoráveis amigos  
(Em Latim: Philo = amigo; dendron = árvore; Philodendron Schott) ...  
a cada encontro inesquecível ...  
aos sonhos que podemos ter..  
a sagrada Ilex paraguariensis St.-Hil ...  
aos apaixonantes jardins suspensos nas florestas ...  
a cada nova e emocionante descoberta ...  
aos obstáculos e aos instintos ...  
aos 12 anos e 9 meses de imersão na Amazônia encantada ...  
a certeza da escolha certa ...  
a mágica do tempo ...  
as incontáveis aventuras emocionantes na selva ...  
a oportunidade incessante de aprender ...  
a consciência galáctica do enlaçador de mundos ...  
a força e a coragem para levantar, lutar, recomeçar e seguir sempre em frente ...  
a imensidão do universo ...  
aos pampas e as florestas ...  
ao movimento e ao fluxo contínuo do rio que deságua no mar ...  
ao oceano verde e ao azul ...  
ao tom lunar do desafio ...  
a intensidade da vida ...  
a capacidade eterna de transcender ...  
e ao poder do infinito ...*

## AGRADECIMENTOS

- *“SEMPRE em primeiro lugar a DEUS, meu guia protetor, meu melhor amigo! Por todas as bênçãos e por toda a proteção e luz, por estar sempre e em todas as horas nos meus pensamentos, pela presença na minha vida. Por me permitir sentir, contemplar e viver a sua maior e mais sagrada obra, por me conectar com a natureza, que me encanta e apaixona todos os dias. Por seu chamado..., por cada desafio e por cada descoberta, por tudo que reservou para mim...*
- *Aos meus pais, meus heróis, minha base, minhas raízes, minha inspiração, por todo o amor, por todos os exemplos, por estarem sempre presentes e torcendo bem pertinho mesmo estando distante, por acreditarem no meu sonho e por entenderem a razão e a escolha da minha vida.*
- *A toda a minha querida e abençoada família, meu avô: naturalista e parataxônomo que abriu a porta e me mostrou o “jardim secreto”; minha avó: guerreira, forte e amável, por cada ensinamento precioso e por cada oração; minha irmã: pela força, amor e torcida; aos tios, tias, primos que formam essa aliança de amor e tradição.*
- *A Ilex paraguariensis St.-Hil. que é presente todos os dias, noites e madrugadas na minha vida, aonde quer que eu vá, que me renova, fortalece e encoraja.*
- *A mocrejada... minhas irmãs eternas, de sempre e para sempre...pelos 20 anos de parceria, alegria e união. Por uma história de amizade verdadeira que nem o tempo nem a distância jamais puderam separar nem mudar.*
- *A Lara, a irmã que conquistei na Amazônia, pelos quase 13 anos de amizade e companheirismo, por cada segundo que passamos juntas no trance, na floresta, na vida, um presente doce que me traz força, luz, coragem e cor. Que faz um dia qualquer se transformar em um momento inesquecível. Por todo o amor e torcida!*
- *A Rina, minha querida irmãzinha amazônida dedo verde, por mais de uma década de amizade e lealdade, por cada momento mágico que passamos juntas, coletando, plantando, cultivando, fotografando, descobrindo os mistérios do mundo das plantas e da floresta, por todo o amor e torcida!*
- *As irmãs Maihyra e Maíra, a família que escolhi em Manaus, por uma amizade verdadeira!! Das que transformam e renovam, que dão estímulo, que alegram e consolam, que dividem e multiplicam, que enchem a vida de razões e emoções. Por cada discussão, conversa e divã. Pelo apoio e torcida!*
- *Ao Demian, querido e iluminado, que foi essencial para a execução desta Tese, que esteve presente ajudando em tudo, no campo, no laboratório, na coleção, na vida, por todo o amor, e torcida!*
- *A Amazônia, que sempre foi meu fascínio, meu sonho e meu horizonte. Que me recebeu e acolheu em Manaus, por me fazer ter certeza que encontrei minha outra metade.*
- *Aos amigos que me enchem de amor e fazem eu me sentir muito sortuda e feliz por tê-los na minha vida em Manaus, Naia, Davizão, Kalê, Vivica..*
- *Aos “amigos das árvores” (Philodendron Schott) minha maior paixão!! Por me darem a chance de descobri-los e estudá-los, por me surpreender mais e mais a cada dia, por me conectarem com os melhores sentimentos e emoções, por me fazerem perceber que o universo é infinito, nem tudo é o que parece e que tudo está em movimento na natureza...*

- Ao INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia), por ser a minha direção desde o princípio, por ser a Instituição que me recebeu desde quando escolhi a pesquisa, por me proporcionar a conexão com a floresta nos quase 13 anos que estou na Amazônia, pela oportunidade crescente de aprender, por cada porta que se abriu, e também por cada uma que se fechou, por me fazer ter o orgulho e a satisfação de realizar minha formação acadêmica na Amazônia.
- A PPG-Botânica, por me trazer a certeza da escolha de ser botânica, por concretizar meu sonho!
- Ao CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), pela bolsa concedida durante o Doutorado e pela taxa de bancada, que permitiu que eu conseguisse financiar parcialmente os custos com as excursões, com o material de consumo e permanente.
- Ao Herbário INPA e seu curador Dr. Mike Hopkins, pelas consultas ao acervo.
- Ao Antônio T. Mello (“cachorrinho”), um profissional incrível e muito competente, pela amizade eterna, pela dedicação e assistência no trabalho de campo desde minhas primeiras excursões até hoje, e lá se passaram quase 13 anos trabalhando juntos, com muitas descobertas e muitas aventuras na selva. Por me trazer segurança e garantir o êxito e a qualidade na execução do trabalho. Sem esta colaboração, empenho, disposição e interesse por esta pesquisa, sem a experiência nas trilhas e na floresta, identificação das coletas de árvores e escaladas aos forófitos, nada teria sido possível!!! Meu grande amigo e companheiro na selva!!
- Ao meu orientador Dr. Mike Hopkins, pela orientação, acolhida, pela atenção, compreensão, por mediar os problemas, pelo interesse, pela confiança, pelo estímulo, pelo empenho em ajudar, pelos empréstimos de material, pela amizade, pelo apoio e pela torcida!!!
- Ao meu coorientador Pedro Pequeno o “gigante”, por tudo!! Por acreditar, pelo direcionamento, pela orientação, pelo interesse na minha pesquisa, por tornar meu sonho real, por transformar meus dados em informações valiosas, por toda a dedicação, envolvimento, comprometimento, pelas ideias maravilhosas, pelas discussões infinitas, pelas correções, sugestões, análises estatísticas, por dividir seu brilhantismo com simplicidade, pela torcida, pela amizade eterna!!
- Ao meu coorientador Dr. Charles Zartmann, pela orientação, pelo brilhantismo que contagia e inspira, pelo apoio, pela parceria e colaboração, por me fazer sempre pensar nas hipóteses biológicas, pelas discussões e ideias, pela companhia maravilhosa na Alemanha, pelo incentivo!!
- Ao meu coorientador William Magnusson, pelo interesse em colaborar desde o início da proposta, por acreditar em mim e no meu trabalho, por me motivar a seguir sempre em frente e além, pelos jantares alegres com seu grupo, pelo apoio financeiro e logístico, por ter ministrado a melhor disciplina que eu fiz ao longo da minha vida acadêmica, onde pude aprender e ter a certeza que estava diante de um gênio da ciência, pelo carinho, confiança e pelo apoio até hoje, pela colaboração que me enche de orgulho!
- Ao seu José Guedes, querido amigo e técnico exemplar, que me ensinou todas as técnicas para prensar as amostras gigantes de *Philodendron*, com todo o carinho, paciência e disposição.
- Ao “Dr. Pedro Ivo in memoriam”, grande mestre e amigo, que me ensinou muito, o qual tive a sorte de conhecer e trabalhar, por ser o mensageiro inicial que chamou a minha atenção e despertou para os encantos dos jardins suspensos de epífitas s.l. na Amazônia.

- Ao CENBAM (*Centro de Estudos Integrados da Biodiversidade Amazônica*), pelo apoio financeiro e logístico para as expedições.
- A DSER (*A Divisão de Suporte às Estações e Reservas*), ao Sr. Robenildo, A Reserva Ducke Sede (RFAD), ao gerente Jackson, ao Seu Aroldo e a toda equipe de segurança, a querida Maria, aos técnicos, escaladores e parataxônomos, pela acolhida carinhosa e alegre durante os períodos de expedição na RFAD.
- Ao Mauro Rocha dos Santos “Maurinho” e ao Dyrlei “o bota”, por cada dia árduo e exaustivo de trabalho como carregadores, nas entradas e nas saídas das minhas excursões para a Ducke, por infinitas indas e vindas para levar todo o material de trabalho, além de louças, panelas e o rancho, de baixo de sol ou de chuva, subindo ladeiras gigantes, carregando uma casa nas costas para montar a estrutura necessária para a execução do trabalho durante as excursões. Por nunca perderem a disposição e a alegria, pelo comprometimento e por tornarem tudo real e possível!
- As queridas Andresa e Cida, que me ajudaram muito com a burocracia, reserva de carro e organização da logística durante o período de coleta de dados.
- A Dra. Carolina Castilho, por autorizar o acesso ao banco de dados da composição florística de árvores da RFAD.
- Ao PPBio (*Programa de Pesquisa em Biodiversidade*), pelo compartilhamento do repositório de metadados abióticos da RFAD.
- A secretária do Dr. Mike: Jéssica e as secretárias da PPG-Botânica: Neide, Léia, Carminha e Tiago, pelo auxílio, apoio, torcida e orações.
- Ao Dr. Alberto Vicentini e ao Dr. Charles Zartmann, por promoverem a oficina de técnicas em Taxonomia no PPG- Botânica, pelo treinamento para descrever espécies novas, oportunidade na qual pude participar, onde tive o estímulo e o apoio que precisava para realizar um grande sonho antigo, que era aprender a fazer uma diagnose e publicar uma espécie nova de *Philodendron* para a Amazônia.
- A Maihyra Pombo, Gabriel Ferreira e Alysson Barbosa, meus colegas e amigos, por compartilharem seu conhecimento na Taxonomia, por incentivarem e ajudarem na realização da minha primeira experiência prática com a ciência da Taxonomia na descrição do *P. melloi* Irume, M.V. & M.L. Soares.
- A Mariana Mesquita, pela disposição em ajudar em todos os assuntos relacionados ao Herbário, pelo carinho e torcida de sempre!
- Ao Laboratório de Microscopia Eletrônica (LME) no INPA e ao Lucas Castanhola, pelo auxílio e suporte durante o processo de descrição e diagnose do *P. melloi* Irume, M.V. & M.L. Soares.
- A querida Dôra por cada palavra de conforto, apoio, entusiasmo, pela compreensão, carinho e pela torcida!
- A Dra. Fátima de Oliveira, pelo empréstimo de material para dissecar as flores, ao Luis Melo, pelo empréstimo de material e disposição em ensinar a usar a lupa e tirar as fotos.
- Ao Projeto Natura em nome do coordenador Dr. Charles Zartmann, que permitiu o uso inúmeras vezes da casa de apoio de Balbina (Presidente Figueiredo AM) como base durante as excursões para coletas extras de *Philodendron Schott*.



- *A todos os colegas e aos amigos e amigas queridos da Botânica, em especial: Leleu (Carlos Boelter), Gabriel, Alysson, Lorena, Vivi, por cada momento especial que passamos juntos, pelas conversas, reuniões, churras regados a risadas e enquetes, pelo carinho, apoio e torcida!*
- *Ao Sci-Hub e a Alexandra Elbakyan, por proporcionarem o acesso ao referencial bibliográfico, que foi fundamental e decisivo para a realização deste estudo.*
- *Ao Nate Hartley, Luana Calazans, Dr. Marcos Nadruz Coelho, Dr. Santelmo Vasconcelos e Dr. André Mantovani, pelas identificações taxonômicas, pelo compartilhamento do referencial bibliográfico, conversas e apoio, que foram fundamentais para o desenvolvimento deste estudo.*
- *Ao PELD-MAUA (Pesquisa Ecológica de Longa Duração), do grupo MAUA (Ecologia, Monitoramento e Uso Sustentável de Áreas Úmidas) em nome da coordenadora Dra. Maria Teresa Fernandez Piedade, pela confiança, pelo interesse e aceite da minha inclusão para participar do Projeto em 2016, por acreditar no meu trabalho, apoiar a minha permanência no Projeto, pelo financiamento para a coleta de dados e monitoramento de epífitas incluindo Philodendron em Florestas de Terra Firme na ReBio Uatumã, RDS Uatumã e Parque Nacional do Jaú, pelo estímulo no Doutorado e ao nosso grupo Amazon Epiphyte Task Force (Amazon Epiphytes Network).*
- *Ao Adriano Quaresma, meu amigo e coordenador do Projeto Amazon Epiphytes Network, pelas discussões sobre o mundo das epífitas, pelo apoio e torcida, pela adorável parceria e companhia no campo e na Alemanha, pela disponibilidade para resolver as questões do PELD, pela parceria e colaboração!*
- *Aos coordenadores, a toda a equipe de apoio e técnicos da ReBio Uatumã, RDS-ATTO e Parque Nacional do Jaú, pelo auxílio para entradas e saídas durante as excursões.*
- *A BOGPM - Urucu e a PETROBRAS- AS (AM) em nome de Miguel, Rogério, Larynne, por todas as oportunidades de embarcar para o Urucu para coletar Philodendron, pela oportunidade de participar da revitalização do epifitário, uma proposta que me trouxe muita satisfação, entusiasmo e alegria, a todos os técnicos do viveiro e de campo, pelo auxílio nas coletas e preparo do material, pela dedicação com o cultivo das plantas e amizade.*
- *A CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), pela bolsa de Doutorado Sanduíche no Exterior (PDSE), para período de estágio Sanduíche na Holanda, pela oportunidade maravilhosa e inesquecível que contribuiu imensamente para o direcionamento e desdobramentos desta pesquisa.*
- *Ao Instituto Naturalis Biodiversity Center-Museum and Research in Leiden e ao Herbarium Leiden (NL) Netherlands, pela oportunidade única de aprendizado, pela chance de consultar toda a coleção de Philodendron, o que me permitiu aprender e apreciar ainda mais o gênero! Por ser a morada do P. melloi no velho continente.*
- *A minha adorável e maravilhosa coorientadora Sylvia M. de Oliveira e ao querido coorientador Hans ter Steege na Holanda, pela oportunidade, orientação, acolhida em Leiden, por cada dia de aprendizado, discussão e direcionamento da Tese, que foram essenciais para a minha formação acadêmica.*

- *A Dra. Beatriz Ronch Teles, pelo empenho para a garantia da liberação da bolsa PDSE para todos os alunos do INPA, sem o qual eu não teria tido a chance de realizar esta etapa tão importante para a minha formação e história acadêmica.*
- *Aos “Leiderianos” (Marlon, Tamara, Ever, Beto, Ana, Lua, Lucas, Jhohann e João, meus amigos queridos e mais do que especiais, que compartilharam comigo a experiência inesquecível do período de Sanduíche na Holanda, por tornaram os meses em Leiden uma história divertida e feliz!*
- *A Dra. Glenda-Mendieta e ao Dr. Gerhard Zotz, pelo convite para integrar no grupo de pesquisas EPIG (Epiphyte Inventory Group Database- A Global Initiative To Bring Together Epiphyte Inventory Data From Across The World) e a Philipps Universität Marburg- Germany, pelo convite para integrar o grupo de Pesquisas e participar do workshop em Marburg na Alemanha, onde as discussões com os coordenadores e com o grupo foram decisivas para o direcionamento da redação e conclusões da Tese.*
- *Aos revisores do Projeto da Tese, aos avaliadores e membros da banca da Aula de Qualificação, e aos avaliadores e membros da banca de Defesa de Doutorado, por contribuírem para o meu aprendizado e por ajudarem a direcionar e lapidar esta Tese.*
- *..... A todos que contribuíram de alguma forma para o meu aprendizado que é constante, aos envolvidos na realização deste estudo e na elaboração da Tese. A todos que vão continuar colaborando para os desdobramentos dos resultados desta Pesquisa, Muito obrigada!!!! A hooo*

---

*“Em algum lugar algo incrível  
está esperando para ser descoberto...”*

*Carl Sagan*

## SUMÁRIO

OBJETIVOS.....	1
Objetivo geral.....	1
Objetivos específicos.....	1
CAPÍTULO 1. Efeitos das formas de vida epifíticas e das fases ontogenéticas na distribuição vertical em plantas escaladoras na Amazônia central .....	2
RESUMO.....	3
ABSTRACT.....	4
1. INTRODUÇÃO.....	5
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
2.1. Área de estudo.....	11
2.2. Delineamento amostral.....	11
2.3. Análises estatísticas.....	15
3. Resultados.....	16
3.1. Composição florística de <i>Philodendron</i> Schott na Reserva Ducke (RFAD).....	16
3.2. O epifitismo em <i>Philodendron</i> Schott.....	16
3.3. Padrões de distribuição vertical em <i>Philodendron</i> Schott.....	18
3.3.1. Distribuição vertical e as variações na altura média de ocorrência individual.....	18
3.3.2. Efeito das formas de vida epifíticas nos padrões de distribuição vertical.....	20
3.3.3. Efeito da interação entre formas de vida e fases ontogenéticas nos padrões de distribuição vertical.....	21
3.3.4. Padrões de distribuição vertical e o sistema de zonas proposto por Johansson (1974).....	25
4. Discussão.....	26
4.1. Composição florística e o epifitismo de <i>Philodendron</i> Schott na Reserva Ducke (RFAD).....	26
4.2. Padrões de distribuição vertical em <i>Philodendron</i> Schott.....	33
4.2.1. Distribuição vertical e as variações na altura média de ocorrência a nível individual e específico em <i>Philodendron</i> .....	33
4.2.2. Efeito das formas de vida epifíticas nos padrões de distribuição vertical nas espécies e nos indivíduos em <i>Philodendron</i> .....	40
4.2.3. Efeito da interação entre formas de vida e fases ontogenéticas nos padrões de distribuição vertical nas espécies e nos indivíduos em <i>Philodendron</i> .....	50
4.2.4. Padrões de distribuição vertical em <i>Philodendron</i> e o sistema de zonas de Johansson (1974).....	56
5. CONCLUSÃO.....	58
6. AGRADECIMENTOS.....	61
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62
8. ANEXO.....	75
CAPÍTULO 2. <i>Philodendron melloi</i> (Araceae), a new species from central Amazonia, Brazil.....	77
Abstract.....	78
Resumo.....	78
1. Introduction.....	79
2. Material and methods.....	79
3. Taxonomy.....	80
4. Acknowledgements.....	85
5. References.....	87

## LISTA DE TABELAS

### **CAPÍTULO 1. Efeitos das formas de vida e das fases ontogenéticas na distribuição vertical em plantas escaladoras na Amazônia central .....2**

**Tabela 1.** Ocorrência do epifitismo nas espécies, indivíduos e nas fases ontogenéticas registradas em *Philodendron* na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: EP = epífita; HM.= hemiepífita; TN = trepadeira nômade; N° ind. = número total de indivíduos; N° spp. = número total de espécies; fases ontogenéticas (PL = plântula; JV = juvenil; AD = adulto); % = proporção no percentual total registrado.....17

**Tabela 2.** Valor do R<sup>2</sup> ou percentual da variação na altura média de ocorrência dos indivíduos explicada apenas para fatores fixos nas análises estatísticas através de Modelo Linear de efeitos Mistos (LMM) da distribuição vertical nas espécies em *Philodendron* Schott registradas na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM.. .....20

**Tabela 3.** Espécies de *Philodendron* Schott e as variações na altura média de ocorrência nas distintas formas de vida epifíticas e nas fases ontogenéticas registradas na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: F.V.= forma de vida epifítica.; EP = epífita; HM.= hemiepífita; TN = trepadeira nômade; N° ind. = número de indivíduos total na espécie; ; N° ind. = número de indivíduos total nas fases ontogenéticas (PL = plântula, JV = juvenil; AD = adulto); Alt.\_Média = altura média de ocorrência nas fases ontogenéticas (PL = plântula, JV = juvenil; AD = adulto) em metros; Alt.M. = altura média de ocorrência geral da espécie em metros; Ampl. = amplitude média de distribuição vertical geral da espécie em metros .....22

**Tabela 4.** Formas de vida epifíticas, fases ontogenéticas e distribuição vertical em *Philodendron* na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: EP = epífita; HM.= hemiepífita; TN = trepadeira nômade; N° ind. = número total de indivíduos na fase ontogenética; Total = número de indivíduos total registrado na forma de vida epifítica; fases ontogenéticas (PL = plântula; JV = juvenil; AD = adulto); ALT = altura média de ocorrência (em metros); Ampl. = amplitude média de distribuição vertical na forma de vida epifítica (em metros); % = proporção no percentual total registrado.....24

## LISTA DE TABELAS

### **CAPÍTULO 1. Efeitos das formas de vida e das fases ontogenéticas na distribuição vertical em plantas escaladoras na Amazônia central .....2**

**Tabela 5.** Distribuição das espécies e dos indivíduos de *Philodendron* Schott registrados na RFAD, Manaus-AM nas zonas de Johansson (1974) adaptadas neste estudo. Onde: N° ind. = número total de indivíduos; N° spp. = número total de espécies; % = proporção no percentual total registrado; Z1 = metade inferior do fuste; Z2 = metade superior do fuste Z3 = copa dos forófitos; % = proporção no percentual total registrado.....**25**

### **CAPÍTULO 2. *Philodendron melloi* (Araceae), a new species from central Amazonia, Brazil.....77**

**TABLE 1.** Comparison of vegetative and reproductive characters showing morphological differences among *P. melloi*, *P. barrosoanum* and *P. hylaeae*. Where: length and/or diameter = cm; n° = number; Te = terrestrial, Nv = nomadic vine; Ru = rupicolous; Hm = hemiepiphyte; Ad = Anterior division; Pd = Posterior division; Plv = Primary lateral veins; Lav = Lateral acroscopic veins; Lbv = Lateral basioscopic veins.....**86**

## LISTA DE FIGURAS

### **CAPÍTULO 1. Efeitos das formas de vida e das fases ontogenéticas na distribuição vertical em plantas escaladoras na Amazônia central .....2**

**Figura 1.** Localização geográfica da área de estudo (canto superior esquerdo), Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) (02° 55' S, 59° 59' W) próxima à cidade de Manaus-AM, Brasil (Barbosa *et al.* 2013; Ribeiro *et al.* 1999). Desenho amostral (lado direito) com o mapa topográfico e hidrográfico da RFAD, disposição do sistema de trilhas e das parcelas permanentes (círculos), onde as 43 parcelas neste estudo (250 x 5 m) foram amostradas (estrelas). Desenho esquemático da parcela RAPELD (canto inferior esquerdo), com 250 m de extensão e 40 m de largura, mostrando a trilha de central de acesso (linha central escura).....**12**

**Figura 2.** Desenho esquemático do modelo das zonas de Johansson (1974) adaptado neste estudo. Onde: Zonas dos forófitos = categorias: (1) metade inferior dos troncos, (2) metade superior dos troncos, (3) copa das árvores.....**13**

**Figura 3.** Distribuição vertical e a variação na altura média de ocorrência intra e interespecífica nas espécies de *Philodendron* Schott registradas ao longo do gradiente vertical na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: Height = altura média de ocorrência (em metros).....**19**

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1. Efeitos das formas de vida e das fases ontogenéticas na distribuição vertical em plantas escaladoras na Amazônia central .....2

**Figura 4.** Estratificação vertical nas espécies de *Philodendron* Schott em função das três formas de vida epifíticas registradas na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: Height = altura média de ocorrência dos indivíduos (em metros); Nomadic vine = trepadeiras nômades, Hemiepiphyte = hemiepífitas, Epiphyte = epífita.....21

**Figura 5.** Interação entre formas de vida hemiepifíticas e fases ontogenéticas na estratificação vertical das espécies de *Philodendron* Schott. na área da RFAD, Manaus-AM. Onde: Nomadic vine = trepadeiras nômades; Hemiepiphytes = hemiepífitas; (a) altura média de ocorrência nas espécies trepadeiras nômades em metros (m); (b) altura média de ocorrência nas espécies hemiepífitas em metros (m); Ontogenetic stage = fase ontogenética; Seedling = plântula; Young = juvenil; Adult = adulto.....22

**Figura 6.** Distribuição vertical das espécies de *Philodendron* Schott usando o sistema de zonas de Johansson (1974) adaptado neste estudo na área da RFAD, Manaus. Onde: zonas verticais dos forófitos Z1 = metade inferior do fuste, Z2= metade superior do fuste, Z3 = copa dos forófitos.....25

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 2. *Philodendron melloi* (Araceae), a new species from central Amazonia, Brazil.....77

**FIGURE 1.** Map showing the locality data for the collection points of fertile populations of *Philodendron melloi* in central Amazonia.....82

**FIGURE 2.** *Philodendron melloi*. **A.** Habit. **B.** Plasticity foliar in ontogenetic development of leaves. **C.** Detail of the form and width of the base of the anterior lobe, the abaxial and adaxial leaf faces. **D.** Inflorescence in a transversal cut. **E.** Peduncle and stipe. **F.** Prophyll. **G.** Frontal view of the inflorescence and detail of the persistent prophyll **H.** Staminate fertile flowers on a superior view. **I.** Staminate fertile flowers in a transversal cut and a lateral view. **J.** Sterile staminodes in a lateral view. **K.** Detail of ovules and trichomes **L.** Gynoecium in a lateral view showing locules with ovules and details of the external trichomes on the stigma **M.** Gynoecium in a longitudinal cut, show axile placentation and ovules inserted into the entire length of the placenta. **N.** Transversal cut of the ovary.....83

## LISTA DE FIGURAS

**CAPÍTULO 2. *Philodendron melloi* (Araceae), a new species from central Amazonia, Brazil.....77**

**FIGURE 3. *Philodendron melloi*. A.** Habit. **B.** Left blade adaxial surface. **C.** Left blade abaxial surface. **D.** Prophyll. **E.** Inflorescence in anthesis at the ground. **F.** Sympodium floral with four inflorescences. **G.** Inflorescence and floral button, adaxial side. **H.** Inflorescence and floral button, detail of spathe and floral cataphyll, abaxial side. **I.** Detail staminate zone, male-sterile zone, pistillate zone and stipe. **J.** Fertile collect. **K.** Infrutescence mature. **L.** Detailed view of the distinctive vegetative characters between similar species collected in RFAD, *P. melloi* (on top), *P. barrosoanum* (on the left side) and *P. hylaeae* (in the right side) respectively.....**84**

## ANEXO

**Tabela 6.** Distribuição infragenérica das espécies e dos indivíduos de *Philodendron* Schott e formas de vida epifíticas registradas na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: Subgênero: *Philodendron*; *Meconostigma*; *Pteromischum*; FV= formas de vida epifíticas (ou grupos funcionais).: EP = epífita; HM.= hemiepífita; TN = trepadeira nômade; N° ind. = número total de indivíduos da espécie; N° ind. \_FV = número de indivíduos em geral registrados nesta forma de vida epifítica.....**75**

---



## **OBJETIVOS**

### **Objetivo geral**

Avaliar a composição florística, os padrões de distribuição vertical e as variações no epifitismo de *Philodendron* Schott (Araceae Juss.) em uma floresta de planície na Amazônia central, a fim de determinar quais as variáveis preditoras que melhor explicam as variações na altura de ocorrência no gênero.

### **Objetivos específicos**

- Avaliar a composição, riqueza e abundância florísticas de *Philodendron* na área da Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD).
- Analisar os padrões de distribuição vertical de *Philodendron* a fim de averiguar se existem diferenças consistentes na altura média de ocorrência intra e interespecíficas nos estratos verticais na floresta através de análises estatísticas.
- Investigar os possíveis determinantes das variações na altura média de ocorrência dos indivíduos de *Philodendron* testando o efeito das variáveis preditoras: formas de vida epifíticas, fases ontogenéticas e zonas nos forófitos (zonas de Johansson 1974) através de análises estatísticas.
- Descrever taxonomicamente possíveis espécies novas para o gênero se registradas na RFAD.

## Capítulo 1

---

### **“Effects of epiphytic life form and ontogenetics stage on the vertical distribution of an central Amazonian climbing plants”**

“Efeitos das formas de vida epifíticas e das fases ontogenéticas na distribuição vertical em plantas escaladoras na Amazônia central”

---

Irume, M.V.<sup>1</sup>; Magnusson, W. E.<sup>2</sup>, Oliveira, S.M.de<sup>3</sup>; ter Steege, H.<sup>4</sup>; Hopkins, M.J.G.<sup>1</sup>; Zartman, C.E.<sup>1</sup>; Soares, M.L.C.<sup>1</sup>; Pequeno, P. A.C.L.<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Coordenação de Pesquisas em Biodiversidade, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus-AM, CEP 69067-375, Brasil

<sup>2</sup> Coordenação de Pesquisas em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA)

<sup>3</sup> Biodiversity Discovery Group, Naturalis Biodiversity Center, Leiden, 2333 CR, The Netherlands

<sup>4</sup> Naturalis Biodiversity Center, PO Box 9517, Leiden, 2300 RA, The Netherlands

<sup>5</sup> Programa de Pós-graduação em Recursos Naturais, Universidade Federal de Roraima –UFRR

## RESUMO

Plantas epífitas apresentam alta plasticidade morfofisiológica, diversidade autoecológica, distintas formas de vida e estratégias vegetativas especializadas para a ascensão vertical e estabelecimento sobre os substratos forofíticos. Entretanto, a organização espacial vertical destas plantas é pouco conhecida, e não está claro como e o quanto fatores como as fases ontogenéticas e a forma de vida afetam a altura de ocorrência dos indivíduos. Neste estudo investigamos esta questão a partir de observações *in situ* do habitat e da forma de regeneração de *Philodendron* Schott (Araceae Juss.), um dos gêneros mais representativos do hábito epifítico no mundo. O estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke – RFAD (02° 55'S, 59°59'W), uma grande remanescente de floresta tropical na Amazônia central. Foram amostradas 43 parcelas (250 m x 5 m) cobrindo uma área de 64 km<sup>2</sup>. Nas parcelas todos os indivíduos arbóreos, palmeiras e/ou lianas com DAP  $\geq$  10 cm forófitos de *Philodendron* foram amostrados. Foram inventariados todos os indivíduos sobre seus forófitos, e registrada a fase ontogenética (plântula, juvenil, adulto). Na classificação das formas de vida epifíticas foram distinguidas as epífitas *s.s.*, hemiepífitas e as trepadeiras nômades. Para isso, foi registrado individualmente o local do nicho de regeneração e avaliadas as possíveis conexões das plantas com o solo. Também medimos a altura de ocorrência dos indivíduos sobre seus forófitos. Foram registrados 4.638 indivíduos distribuídos taxonomicamente em 34 espécies. Dentre estes, foram amostrados 1661 indivíduos na fase de plântulas (35.8% ind.), 1928 juvenis (41.5% ind.), e, 1049 adultos (22.6% ind.). A riqueza de espécies foi similar entre as formas hemiepifítica e trepadeira nômade, e apenas uma espécie ocorreu como epífita, sendo que, uma destas é nova para a ciência. As trepadeiras nômades se destacaram como a forma de vida mais abundante. A altura média de ocorrência em nível genérico foi de 3.59 m, enquanto a amplitude foi de 16.59 m. Foram detectadas diferenças estatisticamente significativas na altura média de ocorrência dos indivíduos entre espécies. Foi possível observar a formação de um gradiente na distribuição vertical das espécies, principalmente até 10 m, o que pode indicar o efeito da partição fina dos nichos verticais ao longo dos substratos forofíticos nesta floresta. Foi registrada uma interação significativa entre fases ontogenéticas e formas de vida sobre a altura de ocorrência dos indivíduos, de modo que o padrão ontogenético de mudança da altura diferiu entre hemiepífitas e trepadeiras nômades. Esta interação explicou 54% da variação na altura de ocorrência. A ocorrência individual e específica em determinadas alturas ou estratos na floresta parece estar relacionada com as diferenças na história de vida, forma de regeneração, ontogenia, variação na plasticidade e nas estratégias vegetativas especializadas de cada espécie. As evidências reunidas neste estudo demonstram que no gênero o epifitismo ocorre em “movimento”. Os distintos padrões em escala espaço-temporal na distribuição vertical evidenciaram o efeito das variações *sui generis* no epifitismo durante a ascensão vertical destas espécies escaladoras ao dossel nesta floresta.

**Palavras-chave:** Composição florística, distribuição vertical, variações no epifitismo, nicho de regeneração, formas de vida epifíticas; ontogenia, plantas escaladoras, *Philodendron* Schott, floresta de planície, Amazônia central.

## ABSTRACT

Epiphytic plants have high morphophysiological plasticity, autoecological diversity, different life forms and specialized vegetative strategies for vertical ascension and establishment on phorophytic substrates. However, the vertical spatial organization of these plants is little known, and it is not clear how and how much factors such as the ontogenetic phases and the way of life affect the height of occurrence of individuals. In this study we investigated this issue based on in situ observations of the habitat and the form of regeneration of *Philodendron* Schott (Araceae Juss.), One of the most representative genera of the epiphytic habit in the world. The study was carried out at the Adolpho Ducke Forest Reserve – RFAD (02° 55'S, 59°59'W), a large tropical forest remnant in central Amazonia. We sampled 43 plots (250 m x 5 m) covering an area of 64 km<sup>2</sup>. Within plots, all tree individuals, palms and/or lianas with diameter at breast height  $\geq 10$  and containing *Philodendron* were sampled. We sampled all individuals in the genus, and recorded their ontogenetic stage (seedling, young, and adult). Regarding epiphytic life form, we distinguished epiphytes *s.s.*, hemiepiphytes and nomadic vines. This classification was performed by recording the regeneration niche site of each individual and evaluating the connexion between each plant and soil. We measured the occurrence height of focal individuals on their phorophytes. We recorded 4638 individuals distributed taxonomically in 34 species. Among these, we sampled 1661 individuals as seedlings (35.8%), 1928 as young (41.5%) and 1049 as adults (22.6%). Species richness was similar between hemiepiphytes and nomadic vines, and there was only one species of epiphyte *s.s.*, one of which is new to science. Nomadic vines were the most abundant life form. Mean occurrence height of the genus was 3.59 m, with a range of 16.59 m. We detect statistically significant differences in mean occurrence height of individuals among species. A gradient of vertical distribution among species could be observed, mainly up to 10 m, which could reflect fine-scale niche partitioning among species in this forest. We also recorded a significant interaction between the effects of ontogenetic stage and life form on the occurrence height of individuals. Accordingly, the ontogenetic pattern of change in occurrence height differed between hemiepiphytes and nomadic vines. This interaction explained 54% of the variation in individual occurrence height. Individual occurrence at certain heights or strata in the forest appears to be related to differences in life history, regeneration niche, ontogeny, phenotypic plasticity and specialized vegetative strategies of each species. The evidence gathered in this study shows that, in *Philodendron*, epiphytism occurs in “movement”. The distinct ontogenetic patterns of vertical distribution between life forms revealed the effect of *sui generis* variation in epiphytism during the ascension of climbing species to the canopy.

**Key words:** floristic composition, vertical distribution, epiphytism. variation, regeneration niche; epiphytic life forms; ontogeny, climbing plants, *Philodendron* Schott, lowland forest, central Amazon.

## 1. INTRODUÇÃO

O epifitismo é uma das mais importantes associações entre espécies vegetais em que plantas utilizam outras plantas como habitat (Richards 1996). Nesta interação o forófito disponibiliza o suporte estrutural para o desenvolvimento de plantas com variadas formas de vida epifíticas (Benzing 1990), que compõem jardins verticais suspensos nas florestas.

As epifitas apresentam padrões complexos na distribuição espacial (Madison 1979b), que ocorrem em múltiplas escalas (Mendieta-Leiva & Zotz 2015) e são influenciados por inúmeras variáveis abióticas e bióticas (Ding *et al.* 2016). A estratificação vertical destas assembleias é frequentemente atribuída à partição de nichos ao longo de gradientes verticais heterogêneos nas florestas (Gentry & Dodson 1987a,b; ter Steege & Cornelissen 1989; Benzing 1990; Jácome *et al.* 2004; Krömer *et al.* 2007; Woods *et al.* 2015). As evidências de partição de nicho epifítico sugerem que a distribuição vertical das plantas segue o gradiente microclimático do dossel (ter Steege e Cornelissen 1989), o que pode representar algum tipo de preferência por estrato ou microambiente específico. Os gradientes nas condições abióticas em particular em relação à radiação e a umidade, além das características dos substratos forofíticos, são citados como os principais fatores de influência na distribuição vertical destas espécies nas florestas (Benzing 1990; Wagner *et al.* 2015; Zotz 2016).

Em uma única região as condições microambientais podem variar em diferentes escalas e determinar a distribuição destas espécies (Williams-Linera & Lawton 1995). A heterogeneidade nos ambientes verticais em pequenas escalas nas florestas pode favorecer o estabelecimento e a ocorrência de espécies com distintas formas de vida epifíticas e estratégias ecológicas, em diferentes estratos verticais (Petter *et al.* 2016). Entretanto, a clareza na categorização destas plantas é um pré-requisito na tentativa de captar a variação biológica nos diferentes grupos funcionais e ecológicos, a fim de compreender e reconhecer os padrões na distribuição e segregação vertical destas espécies nas florestas (Gentry & Dodson 1987a; Benzing 1990; Moffett 2000; Zotz 2013 a;b). Porém, a diferenciação entre as formas e os limites na ocorrência do epifitismo nas plantas estruturalmente dependentes é ainda cercada de hipóteses e presunções não testadas e sem resposta.

Atualmente, na diferenciação categórica das formas de vida epifíticas são reconhecidos três grupos funcionais de espécies: epifitas *s.s.* (verdadeiras ou holoeipifitas), hemiepifitas (forma primária) e trepadeiras nômades (forma secundária). Tendo em vista as inúmeras divergências conceituais, estudiosos no assunto destacaram a necessidade de

discernir com clareza a forma de regeneração nas espécies, ou seja, o habitat de germinação e estabelecimento de plântulas, sobre os forófitos, ou no solo (Gentry & Dodson 1987 a;b; Benzing 1990), além das possíveis conexões das plantas com o solo, para a distinção adequada dos grupos funcionais epifíticos (Moffet 2000; Zotz 2013a,b).

Em contradição à relevância da fase inicial na regeneração de nichos na estratificação vertical de epífitas vasculares já confirmada em estudos experimentais (Salinas & Armesto 2012; Wagner *et al.* 2013), as diferenças na regeneração das espécies entre as distintas formas de vida epifíticas, foram raramente testadas *in situ* em estudos ecológicos de campo. De acordo com esta premissa, as diferenças na sensibilidade ao longo do gradiente vertical de umidade sobre os forófitos, durante estas fases iniciais, podem explicar os padrões na estratificação vertical destas espécies nas florestas (Wagner *et al.* 2013). Neste sentido, uma alta diversidade de nichos verticais pode promover uma especialização diferencial das espécies aos microambientes, determinada pelas diferenças nos requerimentos e tolerâncias individuais e específicos nestas plantas, e, conseqüentemente, uma distribuição epifítica irregular nos estratos nas florestas neotropicais (ter Steege & Cornelissen 1989). De modo que, gêneros com membros com variadas formas de vida epifíticas são ideais para o estudo do epifitismo (Zotz 2013a;b).

Nesta perspectiva, toda a variabilidade prevista na ocorrência do epifitismo pode ser reconhecida em *Philodendron* Schott (Araceae Juss.) (Mayo 1986; Croat 1997; Mayo *et al.* 1997; Canal *et al.* 2018), em Latim *Philo* = amigo; *dendron* = árvore, “amigo das árvores”. No gênero existem espécies representantes dos três extremos no *continuum* do epifitismo (Richards 1952; Kelly 1985), onde, 2/3 destas são hemiepifíticas e 1/3 são epifíticas, enquanto poucas são terrícolas (Madison 1977; Gentry 1993; Mayo *et al.* 1997; Croat 1988, 1997). E ainda, ocupa a 14ª posição no ranking entre os gêneros mais representativos do hábito epifítico no mundo (Benzing 1990). Além disso, é também o mais representativo entre todos os gêneros epifíticos com espécies escaladoras no mundo (Gentry 1991).

*Philodendron* é o segundo gênero mais rico em espécies em Araceae, com ~ 560 espécies reconhecidas atualmente, mas, extimativas sugerem a existência de 700 a 1000 (Boyce & Croat 2018; Govaerts *et al.* 2018). Recentemente, a monofilia em *Philodendron* foi confirmada, enquanto as implicações taxonômicas nas relações infragenéricas são ainda hoje discutidas (Sakuragui *et al.* 2018; Vasconcelos *et al.* 2018; Canal *et al.* 2018, 2019).

Estudos filogenéticos e biogeográficos recentes consideram prudente tratar *Philodendron* como um único gênero. Dentro do gênero três principais linhagens são

reconhecidas correspondendo aos três subgêneros atualmente reconhecidos: *Meconostigma* (Schott) Engl., que compreende 21 espécies, *Pteromischum* (Schott) Mayo inclui 82 espécies, e *Philodendron* (Schott) Engler com cerca de 460 espécies aceitas e um número estimado de 600 – 700 (Mayo 1988, 1991; Grayum 1996; Croat 1997; Canal *et al.* 2018, 2019; Boyce & Croat 2018; Govaerts *et al.* 2018; Vasconcelos *et al.* 2018). Estes subgêneros se distinguem morfológicamente e anatomicamente, nos padrões de distribuição geográfica, e, nas preferências em relação ao habitat (Mayo 1986, 1988, 1991; Croat 1994; Grayum 1996; Mayo *et al.* 1997; Sakuragui 2001; Sakuragui *et al.* 2011; Vasconcelos *et al.* 2018; Canal *et al.* 2019).

*Philodendron* é amplamente distribuído nas florestas neotropicais e nas florestas de planície se destaca dentre os elementos epifíticos mais característicos. A maior diversidade de espécies ocorre nas regiões de planície adjacentes ao Norte do Andes (na ecorregião de Chocó e na Amazônia Ocidental) (Grubb *et al.* 1963; Croat 1992, 1994, 1997; Mora *et al.* 2006; Wester *et al.* 2011; Canal *et al.* 2018, 2019; Vasconcelos *et al.* 2018). No Brasil, o gênero ocupa a 20ª posição na classificação dos gêneros de angiospermas mais diversos (BFG 2015), e 168 espécies foram descritas até o momento, sendo que destas, 79 são endêmicas (Sakuragui *et al.* 2019). O centro secundário de diversidade de espécies é na Mata Atlântica (39% ou 64 spp.) (Mayo 1990b; Sakuragui 2001). Enquanto a maior diversidade de espécies ocorre na Amazônia (59% ou 99 spp.).

Há um consenso entre os estudiosos de que o gênero é particularmente diversificado no estado do Amazonas, onde este, é representado por 78 espécies, ou 46.4% do total estimado de registros (Madison 1979a; Mayo 1988, 1991; Mayo *et al.* 1995 a,b; Sakuragui 2001; Irumé *et al.* 2013; Boelter *et al.* 2014; Sakuragui *et al.* 2019). Inclusive espécies novas continuam sendo descritas e adicionadas para o grupo na região Amazônia brasileira (Gonçalves 2004, 2005, 2008; Croat *et al.* 2013a,b; Irumé *et al.* 2017). Em discrepância com o avanço no conhecimento no âmbito taxonômico no gênero, são ainda incipientes as informações sobre a autoecologia e os padrões de distribuição vertical destas espécies nestas florestas.

A alta diversidade ecológica e a admirável plasticidade morfoanatômica e fisiológica a nível individual e específico em *Philodendron* (Mantovani 1999, Mantovani *et al.* 2018; Vasconcelos *et al.* 2018), são as peculiaridades mais fascinantes no gênero. Nestas espécies estão presentes inúmeras adaptações e estratégias reprodutivas e vegetativas especializadas, que são utilizadas para a escalada e ascensão ao dossel, assim como, para o estabelecimento e sobrevivência nos habitats verticais nas florestas (Mayo 1986; Ray 1990, 1992; Benzing

1990; Gottsberger & Amaral Jr. 1984; Silberbauer-Gottsberger *et al.* 2001; Grayum 1996; Croat 1997; Gonçalves-Souza *et al.* 2016).

Os padrões elaborados de desenvolvimento do caule em Araceae evoluíram em associação com o hábito de escalada. A variabilidade exibida nestas espécies é determinada pelo sistema genético (morfogênese) e por variação natural individual. Em *Philodendron* a maioria das espécies hemiepifíticas escaladoras, exibe mudanças heteroblásticas e heterofílicas, hábitos de crescimento complexos e não unidirecionais ao longo da ontogenia. Com o desenvolvimento heteroblástico ocorre completa flexibilidade nas estratégias vegetativas e na morfologia dos segmentos do caule (ou metâmeros), podendo incluir desde os internós, as folhas (pecíolos e lâminas), como também as raízes aéreas adventícias âncoras e alimentadoras (Ray 1979, 1986, 1990, 1992; Croat 1988; Lee & Richards 1991; Andrade & Mayo 2000; Zotz *et al.* 2011).

Durante a ascensão vertical de uma planta escaladora ao dossel o forrageamento por luz é acompanhado pela plasticidade morfológica (Hutchings & de Kroon 1994; Mantovani *et al.* 2018). As espécies epifíticas escaladoras buscam ascender ao dossel ao longo do seu desenvolvimento, em busca da altura ideal para a floração na maturidade. Inclusive, sem a capacidade de alcançar alturas mais elevadas, a maioria destas espécies nunca seria capaz de exibir a morfogênese ou as variações naturais (Mayo 1986, Grayum 1996; Croat 1988, 1997; Ray 1979, 1986, 1990, 1992).

A plasticidade pode promover que as espécies em *Philodendron* respondam as mudanças no ambiente local através do “movimento”. Esta “mobilidade” pode ocorrer a partir do deslocamento do meristema apical caulinar, reprodução vegetativa por flagelos, incremento contínuo e perpétuo de segmentos do caule, morfologia foliar plástica, dimorfismo radicular, e ainda, pela degeneração e queda da porção basal do caule e das raízes aéreas iniciais. Além disso, estas espécies podem variar entre as fases e/ou formas de crescimento sésseis (fixas) á móveis (flagelares), como também, entre formas adultas para juvenis (*v.s.*) (Ray 1979, 1986, 1990, 1992).

Dessa forma, em *Philodendron* as plantas são capazes de se deslocar sobre os forófitos através de movimentos variados, desde ascendentes (escalar), descendentes (descer), até horizontais (rastejar) no solo (Strong & Ray 1995; Croat 1988, 1997; Benzing 1989, 1990; Ray 1979, 1986, 1990, 1992; Lee & Richards 1991; Gentry 1991; Andrade & Mayo 2000). Em vista disso, a plasticidade morfofisiológica diferencial entre as espécies escaladoras nas distintas fases ontogenéticas e formas de vida epifíticas, pode ser determinante nos padrões



de distribuição e na faixa de ocorrência vertical destas plantas nas florestas (Mantovani 1999; Mantovani *et al.* 2018).

Em controvérsia à diversidade *sui generis* nos atributos e nas estratégias morfofisiológicas e ecológicas em *Philodendron*, a distribuição vertical genérica é citada como tipicamente limitada aos primeiros metros do solo, e, as espécies são consideradas “hemiepífitas de troncos” (Krömer *et al.* 2007) típicas nos sub-bosques. O gênero é frequentemente citado como um elemento altamente abundante e conspícuo nos estratos inferiores nas florestas tropicais de planície (Engwald *et al.* 2000; Nieder *et al.* 1999; 2000; Benavides *et al.* 2005; 2006; Irumé *et al.* 2013; Magalhães & Lopes 2015). Enquanto algumas podem apresentar ocorrência típica em alturas elevadas no dossel (Grubb *et al.* 1963; Croat 1985, 1988, 1994; ter Steege *et al.* 1989; Ray 1992; Vieira & Yzar 1999; Mantovani 1999; Pos & Slegers 2010; Woods *et al.* 2015). Por outro lado, também é prevista uma distribuição diversificada com grande variação infragenérica na preferência das espécies por estratos específicos nas florestas (Croat 1985, 1997; Jácome *et al.* 2004).

Ao passo que, as evidências teóricas sugerem que o hábito de crescimento escalador e móvel extremamente variável nestas espécies, pode promover diferenças individuais em relação à altura de ocorrência nos diferentes microambientes verticais nas florestas (Grub *et al.* 1963; Croat 1988; Benzing 1989; Gentry 1991; Ray 1990, 1992; Andrade & Mayo 2000). E ainda, pode favorecer a ocorrência destas em diferentes “zonas” nos forófitos. Entretanto, a eficiência na utilização do esquema das zonas de Johansson (1974), que é fundamentado nas estruturas principais nas árvores hospedeiras (Zotz 2016), ainda não foi avaliada exclusivamente e a nível individual para o gênero.

Neste contexto, as variações nos padrões de distribuição vertical em *Philodendron* são atribuídas à possível influência das formas de vida epifíticas nestas espécies (Kelly 1985; Mantovani 1999; Nieder *et al.* 1999; 2000; Benavides *et al.* 2005; Mantovani *et al.* 2018), inclusive em estudos direcionados exclusivamente às espécies de Araceae (Jácome *et al.* 2004; Rogalski *et al.* 2016). Porém, a distinção e a classificação dos grupos funcionais e ecológicos epifíticos nestas espécies são historicamente realizadas de forma teórica, pontual e arbitrária. Sem incluir observações individuais *in situ* do nicho de regeneração a nível taxonômico específico, assim como, das possíveis conexões das plantas com o solo (Moffet 2000; Zotz 2013a,b). Isto ocorre na contramão ao fato destes indícios serem cruciais para elucidar a ocorrência do epifitismo no gênero. Neste sentido, até o momento, é desconhecida uma parte

crucial da cadeia de evidências sobre a distribuição epifítica nos estágios de regeneração inicial em condições de campo (Wagner *et al.* 2013).

Sobretudo, e ainda mais alarmante, é que as espécies em *Philodendron* são tipicamente plantas escaladoras e a preferência destas pelos microambientes verticais é predita a partir de registros da altura de ocorrência restritos à poucos indivíduos adultos (Jácome *et al.* 2004; Rogalski *et al.* 2016). Nunca foi anteriormente testado o efeito das variações individuais e ontogenéticas na altura média de ocorrência entre os distintos grupos funcionais epifíticos nestas espécies, o que promove especulações vagas sobre uma possível diferenciação ou microzoneamento vertical destas plantas nas florestas. Aliás, outro aspecto importante é que as evidências científicas acerca dos padrões de distribuição vertical no gênero são muitas vezes provenientes de estudos sobre as assembleias epifíticas em geral. De modo que, em amostras pequenas de indivíduos sem observações específicas repetidas, podem ocorrer desde a generalização em padrões, até conclusões equivocadas, sem fundamentação biológica e ecológica sólida (Moffet 2000; Zotz 2013a,b).

Diante disso, permanece uma incógnita para a ciência se a nível individual estas espécies exibem preferências por ocorrer em determinadas alturas sobre os forófitos. Ou ainda, se as diferenças entre as fases ontogenéticas, em função das variações nas formas de vida epifíticas no gênero, podem determinar a organização do arranjo espacial e a segregação vertical intra e interespecífica destas espécies nos variados microambientes nos sub-bosques nas florestas de planície.

A fim de investigar o efeito das variações no epifitismo na determinação dos padrões de distribuição vertical em *Philodendron*, este estudo buscou responder as seguintes perguntas: **(I)** Há diferença significativa na altura média de ocorrência a nível individual e interespecífico em *Philodendron*, o que pode indicar um efeito do particionamento fino de nichos ao longo do gradiente vertical nos forófitos?; **(II)** As formas de vida epifíticas estão relacionadas com as variações na altura média de ocorrência individual, o que sugere que os grupos funcionais podem explicar os padrões de estratificação vertical no gênero?; **(III)** Há efeito da interação entre as fases ontogenéticas e as formas de vida epifíticas na altura média de ocorrência individual nestas espécies, o que pode demonstrar que os padrões de distribuição vertical no gênero podem estar associados as diferenças na forma de regeneração (local/habitat de germinação da semente e estabelecimento inicial da plântula, no solo ou sobre o forófito) entre estes grupos funcionais?; **(IV)** O sistema de zonação dos forófitos através do método

das zonas de Johansson (1974) pode ser usado como um proxy adequado para prever a localização e as variações na altura média de ocorrência destas espécies nesta floresta?

## **2. Material & Métodos**

### **2.1. Área de estudo**

Este estudo foi realizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke – RFAD (02° 55'S, 59°59'W) (Figura 1), pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A Reserva localiza-se a noroeste de Manaus- AM e possui uma área de floresta primária de 10.000 ha (10 x 10 km). A área da RFAD é classificada como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (IBGE 2004) e a vegetação é classificada como floresta úmida de terra firme. A altura média das árvores está compreendida entre 15 - 40 m, com árvores emergentes que podem atingir 45 m ou mais (Ribeiro *et al.* 1999).

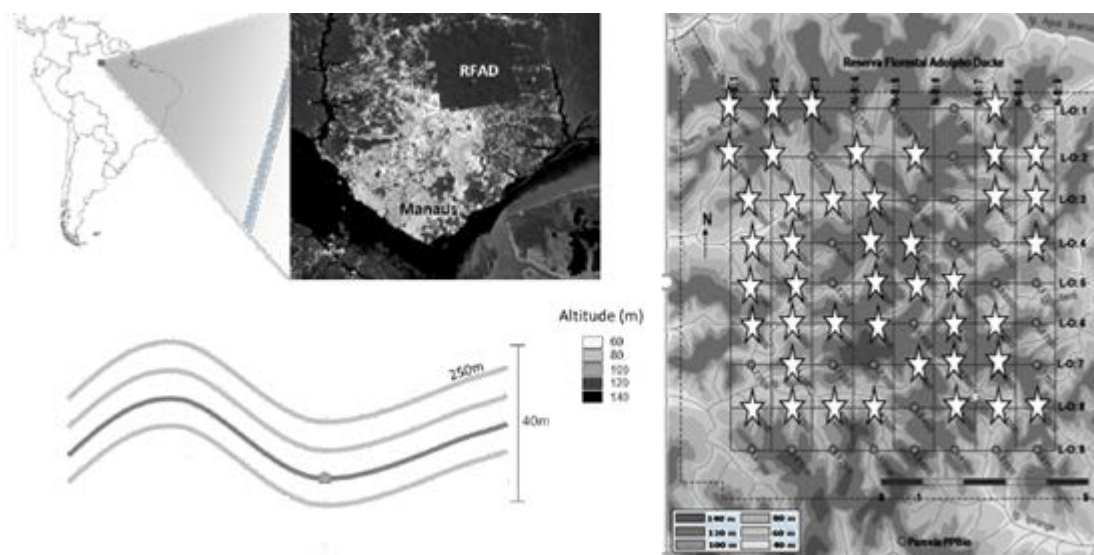
A precipitação anual varia de 1.750 a 2.500 mm com a maior parte da chuva ocorrendo entre novembro e maio. A umidade relativa varia de 75-86% e a temperatura média anual é de 26° C com variação mensal de  $\pm 3^{\circ}$  C (Oliveira *et al.* 2011). A formação geológica presente é denominada Alter do Chão. Os solos são derivados dos depósitos de sedimentos flúvio-lacustres do Terciário e que foram expostos à alta pluviosidade e temperatura, resultando na remoção da maioria dos nutrientes (Chauvel *et al.* 1987; Sombroek 2000).

A topografia é variável, com áreas altas e planas, vertentes e baixios, onde em algumas áreas ocorre inundação periódica. A altitude varia de aproximadamente 39 m a 109 m s.n.m, a inclinação média varia de 0.5 a 27°, e a biomassa arbórea viva acima do solo (árvores e palmeiras acima de 1 cm de diâmetro) varia de 210.9 a 426.3 Mg/ha (Castilho *et al.* 2006).

### **2.2. Delineamento amostral**

Na RFAD o sistema de trilhas é constituído por 18 trilhas de 8 km cada; onde 9 trilhas estão dispostas no sentido leste-oeste e 9 no sentido norte-sul, cobrindo uma área de 64 km<sup>2</sup> (Figura 1.). Neste sistema foram estabelecidas 72 parcelas de amostragem, onde as trilhas são paralelas e se entrecruzam a cada 1 km. Este estudo seguiu a metodologia RAPELD (Magnusson *et al.* 2005) e foram amostradas parcelas de 250 m x 5 m (1.250 m alocados do lado esquerdo da trilha de acesso), onde a unidade amostral foi o indivíduo. Neste estudo

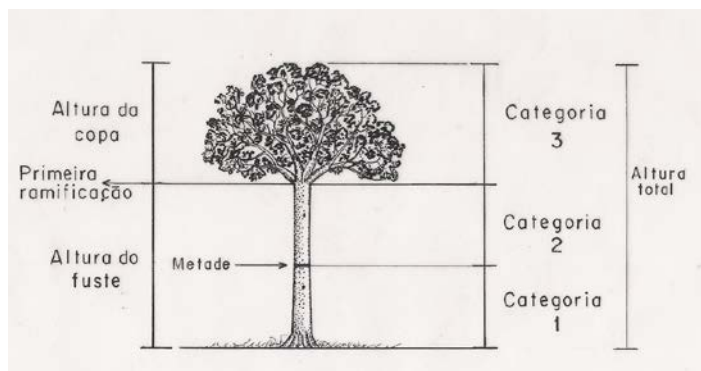
foram amostradas 43 parcelas resultando em uma área amostrada de 5.37 ha, que foram acessadas através dos cinco acampamentos (Base, Central, Tinga, Ipiranga, Bolívia).



**Figura 1.** Localização geográfica da área de estudo (canto superior esquerdo), Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) (02° 55'S, 59°59'W) próxima à cidade de Manaus-AM, Brasil (Barbosa *et al.* 2013; Ribeiro *et al.* 1999). Desenho amostral (lado direito) com o mapa topográfico e hidrográfico da RFAD, disposição do sistema de trilhas e das parcelas permanentes (círculos), onde as 43 parcelas neste estudo (250 x 5 m) foram amostradas (estrelas). Desenho esquemático da parcela RAPELD (canto inferior esquerdo), com 250 m de extensão e 40 m de largura, mostrando a trilha de central de acesso (linha central escura).

Nas parcelas todos os indivíduos arbóreos, palmeiras e/ou lianas com DAP  $\geq 10$  cm forófitos de *Philodendron* Schott, foram amostrados. Neste estudo não foram quantificados troncos caídos e/ou árvores mortas. Ressalta-se que foi considerado fuste, todo o segmento abaixo da primeira ramificação principal e copa o segmento desenvolvido acima desta. Para todos os forófitos foram registradas a altura total (máxima alcançada), e, a altura da primeira ramificação (onde foi considerado o início da copa) (Figura 2).

Cada forófito foi dividido em zonas de altura, que foram utilizadas para fazer inferências sobre o gradiente microclimático existente entre o dossel e o solo da floresta. Para isto, foi utilizado o método de divisão vertical do forófito em três zonas ecológicas (baseado em Johansson (1974), adaptado de ter Steege & Cornelissen (1989), e, modificado nesta pesquisa), onde: (1) metade inferior dos troncos, (2) metade superior dos troncos, (3) copa das árvores (Figura 2).



**Figura 2.** Desenho esquemático do modelo das zonas de Johansson (1974) adaptado neste estudo. Onde: Zonas dos forófitos = categorias: (1) metade inferior dos troncos, (2) metade superior dos troncos, (3) copa das árvores.

Foram inventariados todos os indivíduos de *Philodendron* Schott sobre seus forófitos nas parcelas amostradas. O critério adotado para quantificar os indivíduos foi o caule principal, não importando se eram indivíduos geneticamente diferentes ou não (*sensu* Sanford 1968). Para definição do número de indivíduos em cada árvore hospedeira, foi avaliado se o indivíduo em estudo não possuía nenhum contato com outro através de caules flageliformes. Se detectada a existência de tal conexão, foi considerado um único indivíduo. Para os indivíduos que crescem formando rosetas (e.g. *Philodendron linnaei* Kunth), foram numeradas as que estiveram distintamente separadas de outras no forófito. Se as rosetas estavam conectadas através de um flagelo cíclico vertical, foi considerado um só indivíduo.

Para todos os indivíduos foi registrada a fase ontogenética (plântula = PL, juvenil = JV, adulto = AD) durante o período da amostragem. Em decorrência da ecologia e morfologia plásticas nestas espécies, para a diferenciação e determinação ontogenética foram realizadas observações individuais do conjunto de características morfológicas vegetativas que são consideradas pelos estudiosos no assunto como diagnósticas no gênero (Mayo 1986, 1991; Croat 1988, 1997; Grayum 1996; Mayo *et al.* 1997; Andrade & Mayo 2000). Além da observação da presença de estruturas maduras reprodutivas. Para a distinção das fases ontogenéticas o critério utilizado foi o diâmetro do último internó na porção distal do caule, onde: plântula =  $\leq 0.5$  cm; juvenil =  $> 0.6$  cm  $\leq 1.0$  cm; adulto =  $> 1.1$  cm. Plântulas menores que 5 cm não foram amostradas devido à dificuldade para identificação botânica.

Os indivíduos de *Philodendron* foram classificados quanto à forma de vida epífita tendo como critério a relação das plantas com seus forófitos e/ou com o solo, de acordo com o conceito de Benzing (1990), adaptado por Moffet (2000), revisado por Zotz (2013 a;b), e adotado nesta pesquisa para os seguintes grupos funcionais ou tipos biológicos: **1)** epífitas *s.s.*

(verdadeiras ou holoepífitas, *sensu strictu*): germinam sobre os forófitos onde desenvolvem todo seu ciclo de vida em regime permanente, sem nenhuma conexão com o solo; **2**) hemiepífitas (forma primária): germinam sobre os forófitos, sem nenhuma conexão com o solo, e, após, podem se conectar com o solo através de raízes aéreas alimentadoras; **3**) trepadeiras nômades (forma secundária): germinam no solo e escalam os forófitos para se estabelecerem nos ambientes epifíticos, podem perder a conexão basal inicial do caule, e, após, podem se reconectar com o solo através de raízes aéreas alimentadoras.

Para a classificação das formas de vida epifíticas foi observada individualmente *in situ* a forma da regeneração das espécies, ou seja, o local/habitat da germinação da semente e estabelecimento da plântula, onde **1**) no solo = consideradas trepadeiras nômades, ou **2**) sobre os forófitos = consideradas epifíticas *s.s.* e/ou hemiepifíticas. Adicionalmente, foram registradas a nível individual e em todas as fases ontogenéticas, as possíveis conexões das plantas com o solo. Estas ligações terrestres podem ocorrer: **1**) através da presença de raiz aérea alimentadora enterrada no solo; **2**) através da conexão inicial basal do caule e (ou) das raízes aéreas adventíceas iniciais. As plântulas que apresentaram a presença ou vestígio deste tipo de conexão inicial, ou ainda, quando esta conexão estava visivelmente degenerada e rompida, foram consideradas como trepadeiras nômades. Enquanto as plântulas sem nenhuma conexão inicial com o solo, foram consideradas epifíticas *s.s.* ou hemiepífitas.

Foi estimada a altura de ocorrência dos indivíduos de *Philodendron* sobre seus forófitos. A ordem da numeração dos indivíduos e leitura dos dados foi no sentido crescente dos troncos. A altura válida para o registro da localização de ocupação dos indivíduos, foi padronizada na altura máxima em que o indivíduo ocorreu, sendo considerada a brotação de folhas ou a roseta mais alta na extensão do forófito. A altura das plantas individuais foi estabelecida com auxílio de tubos telescópicos de 1.5 m, divididos em 5 seções de 0.30 m. A amplitude de distribuição vertical de cada espécie foi considerada a partir da variação na altura de ocorrência em nível individual e ontogenético sobre os forófitos, sendo obtida através da subtração das alturas máxima e mínima alcançadas.

Todos os indivíduos foram coletados estando no estágio fértil ou estéril, para a identificação taxonômica. As coletas e os registros foram realizados através da combinação entre a escalada técnica do forófito, e, a observação à distância com auxílio de um binóculo (7 x 40). Representantes de todas as espécies foram transferidos para cultivo em viveiro particular em Manaus-AM, para auxiliar na observação das variações morfológicas ontogenéticas, como também, para aguardar a floração. O material coletado foi herborizado

de acordo com as técnicas específicas para espécimes da família (Croat 1985). O material coletado estéril foi arquivado como testemunho e o fértil foi incorporado ao acervo do Herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e outros da região norte. A identificação das espécies foi realizada com auxílio de bibliografia específica, comparação com a coleção do Herbário do INPA e por consultas a especialistas na família.

As consultas à literatura especializada foram baseadas fundamentalmente nas obras de Schott (1860), Engler (1878), Krause (1913), Mayo (1986, 1989), Croat (1985, 1988, 1997), Mayo *et al.* (1997), Soares (1996), Soares & Mayo (1999), Sakuragui (2001), e, nas revisões taxonômicas dos subgêneros *Meconostigma* (Mayo 1991), *Pteromischum* (Grayum 1996) e *Philodendron* (Croat 1997), além das seções *Macrobelyum* (Sakuragui *et al.* 2005) e *Schizophyllum* (Sakuragui 2012). A classificação das espécies seguiu o sistema de classificação proposto por APG IV (Angiosperm Phylogeny Group 2016). Para a correção nomenclatural dos táxons foram consultados os sites do Missouri Botanical Garden, The Plant List e Lista de espécies da Flora do Brasil.

### **2.3. Análises estatísticas**

A composição florística de *Philodendron* na área de estudo foi registrada através dos parâmetros de riqueza e abundância de espécies. Para investigar os determinantes da altura de ocorrência dos indivíduos, foram realizadas quatro análises complementares baseadas em Modelos Lineares de Efeitos Mistos (LMM). Em todas as análises, a unidade amostral foi o indivíduo de *Philodendron*, e a variável dependente foi o logaritmo da altura de ocorrência, para contabilizar a heterocedasticidade. Nestas análises, todos os dados incluindo todas as formas de vida epifíticas foram utilizados. A identidade da parcela e/ou da espécie de forófito foi usada como fator aleatório, para levar em conta a autocorrelação entre indivíduos de forófitos com base nessas variáveis. Primeiro, testamos se existem diferenças consistentes na altura média de ocorrência entre as espécies de *Philodendron*. Em segundo lugar, testamos o efeito das formas de vida epifíticas. Na terceira análise, testamos o efeito da interação entre formas de vida (trepadeiras nômades e hemiepifitas) e fases ontogenéticas (plântula, juvenil e adulto). Na quarta análise, testamos o efeito das zonas dos forófitos conforme proposto por Johansson (1974). Todas as análises foram realizadas na plataforma computacional R 3.4.4 (R Core Team 2018).

### 3. Resultados

#### 3.1. Composição florística de *Philodendron* Schott na Reserva Ducke (RFAD)

Foram registrados 4638 indivíduos de *Philodendron* Schott. distribuídos taxonomicamente em 34 espécies. Dentre estes, foram amostrados 1661 indivíduos na fase de plântulas (35.8% ind.), 1928 indivíduos juvenis (41.5% ind.), e, 1049 indivíduos na fase de adultos (22.6% ind.) na área de estudo (Tabela 1). Estes indivíduos foram registrados ocorrendo sobre 1271 forófitos, distribuídos em 55 famílias, 185 gêneros e 566 espécies. A taxa média de ocupação de forófitos por indivíduos de *Philodendron* foi de 3.66 (variando de 1 a 43 ind.), enquanto a taxa média de espécies foi de 1.69 (variando de 1 a 8 spp.).

Os três subgêneros de *Philodendron* ocorreram na área de estudo. As espécies e os indivíduos foram principalmente representados pelo subgênero *Philodendron* (Schott) Engler com 29 espécies (85.2% spp.) e, com 4443 indivíduos (95.7% ind.), após, subgênero *Pteromischum* (Schott) Mayo com quatro espécies (11.7 % spp.), e, 175 ind. (3.77% ind.), seguidos pelo subgênero *Meconostigma* (Schott) Engler, representado por apenas uma espécie (*P. goeldii* G.M. Barroso) (2.9% spp.) e 20 indivíduos (0.43% ind.).

Dentre as 34 espécies registradas na área de estudo somente duas não apresentaram o hábito de crescimento escalador (*P. insigne* Schott: epífita e *P. melinonii* Brongn. Ex Regel: hemiepífita). *Philodendron fragrantissimum* (Hook.) G. Don foi a espécie mais abundante neste estudo, e, foi representada por 1352 indivíduos (29.1%). Esta foi seguida por *Philodendron hopkinsianum* M.L. Soares & Mayo, representada por 777 indivíduos (16.7% ind.). As cinco espécies mais abundantes (ou 14.7% spp.), somaram 3171 indivíduos, e, representaram juntas, 68.3% do total registrado. Embora algumas espécies tenham sido representadas por muitos indivíduos, no entanto, 55.8% destas (ou 19 spp.), foram representadas por menos de 50 indivíduos cada, e, contribuíram com apenas 8.7% do total (405 ind.).

#### 3.2. O epifitismo em *Philodendron* Schott

Em *Philodendron* embora seja difícil atribuir as espécies inequivocamente à forma de vida epifítica (Zotz 2013b; Canal *et al.* 2018), as evidências registradas neste estudo específico confirmaram que há um padrão taxonômico rígido na ocorrência do epifitismo nos



representantes do gênero, com alta fidelidade em relação a forma de regeneração no ciclo de desenvolvimento das espécies.

Foram registradas espécies representantes dos três grupos funcionais epifíticos na área de estudo. O epifitismo obrigatório e completo (germinação e desenvolvimento até a maturidade exclusivamente sobre os forófitos), foi confirmado somente em *Philodendron insigne* Schott. Conforme esperado, nas espécies hemiepifíticas as plântulas apresentaram ocorrência restrita e exclusiva na germinação sobre os substratos forofíticos. Enquanto nas trepadeiras nômades, as plântulas apresentaram somente a ocorrência do epifitismo secundário, ou seja, após a germinação no solo e escalada aos forófitos, o que confirmou a ocorrência do epifitismo obrigatório na regeneração do ciclo de vida nestas espécies.

A riqueza de espécies foi similar entre as formas hemiepifítica (17 spp. ou 50%), e, trepadeiras nômades (16 spp. ou 47%). Enquanto as trepadeiras nômades se destacaram como a forma de vida mais abundante, e, foram representadas por 3687 indivíduos, perfazendo 79.4% do total registrado. Enquanto as hemiepifitas foram representadas por 912 indivíduos (19.6% ind.), e, as epifitas (*P. insigne*), por 39 indivíduos (0.8% ind.) (Tabela 1).

Na classificação das formas de vida epifíticas no gênero foi registrado um padrão incomum em *P. melloi* Irume, M.V & M.L. Soares. Esta espécie que foi recentemente descrita para a RFAD (Irume *et al.* 2017), foi registrada raras vezes ocorrendo como trepadeira nômade nas parcelas amostradas, mas, foi observada frequentemente como planta terrícola na RFAD.

**Tabela 1.** Ocorrência do epifitismo nas espécies, indivíduos e nas fases ontogenéticas registradas em *Philodendron* na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: EP = epífita; HM.= hemiepífita; TN = trepadeira nômade; N° ind. = número total de indivíduos; N° spp. = número total de espécies; fases ontogenéticas (PL = plântula; JV = juvenil; AD = adulto); % = proporção no percentual total registrado.

<b>Epifitas</b>	<b>N° ind</b>	<b>%</b>	<b>%</b>	<b>N° spp.</b>	<b>%</b>
<b>N° ind</b>	39	_100	0,84	1	2.94
N° ind._PL	3	7.69	0.06	_	_
N° ind._JV	10	25.4	0.21	_	_
N° ind._AD	26	66.6	0.56	_	_
<b>Total</b>	<b>39</b>	<b>100</b>	<b>4638</b>	<b>34</b>	_
<b>Hemiepifitas</b>	<b>N° ind</b>	<b>%</b>	<b>%</b>	<b>N° spp.</b>	<b>%</b>
<b>N° ind</b>	912	100	16.6	17	50
N° ind._PL	235	25.7	5.0	_	_
N° ind._JV	240	26.3	5.1	_	_
N° ind._AD	437	47.9	9.42	_	_
<b>Total</b>	<b>912</b>	<b>100</b>	<b>4638</b>	<b>34</b>	_

**Continuação Tabela 1.**

<b>Trepadeiras nômades</b>	<b>Nº ind</b>	<b>%</b>	<b>%</b>	<b>Nº spp.</b>	<b>%</b>
<b>Nº ind</b>	3687	100	79.8	16	47
Nº ind._PL	1423	38.5	30.6	–	–
Nº ind._JV	1678	45.5	36.1	–	–
Nº ind._AD	586	15.8	12.6	–	–
<b>Total</b>	<b>3687</b>	<b>100</b>	<b>4638</b>	<b>34</b>	–

### 3.3. Padrões de distribuição vertical em *Philodendron* Schott

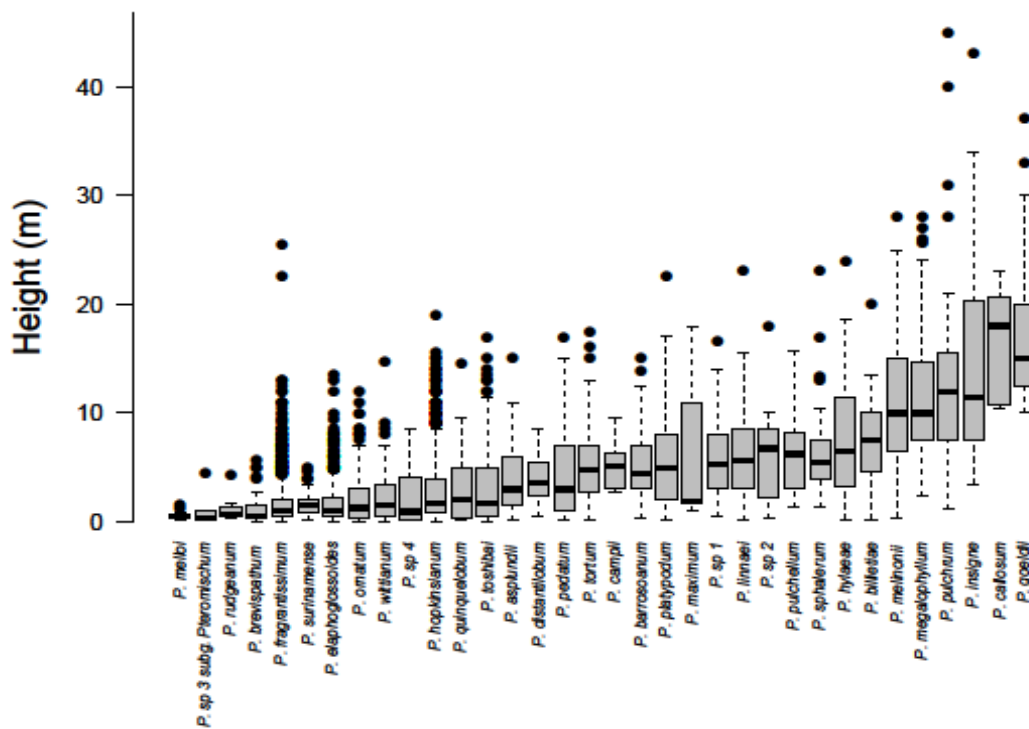
#### 3.3.1. Distribuição vertical e as variações na altura média de ocorrência individual

As espécies em *Philodendron* foram registradas ocorrendo principalmente como plantas escaladoras típicas nos sub-bosques na floresta na área da RFAD. Onde a altura média de ocorrência a nível genérico foi de 3.59 m. Foi registrada uma tendência ampla na distribuição vertical das espécies nos variados estratos nesta floresta, e a amplitude média geral registrada para o gênero foi de 16.59 m. A altura mínima de estabelecimento dos indivíduos foi de 0.05 m, enquanto a máxima foi de 45 m.

Foram detectadas diferenças estatisticamente significativas na altura média de ocorrência a nível individual e específico no gênero ( $F = 50.749$ ;  $P < 0.0001$ ) (Tabela 2). Foi possível observar a formação de um gradiente na distribuição vertical das espécies, e um microzoneamento com diferenças intra e interespecíficas significativas na altura média de ocorrência principalmente até 10 m. (Figura 3). As espécies apresentaram uma diferenciação na ocorrência da altura ótima ao longo do gradiente vertical dos forófitos, o que sugeriu uma especialização individual destas aos microambientes e estratos verticais nesta floresta.

As espécies *P. melloi* e *P. goeldii* ocorreram nos extremos no gradiente vertical (Figura 3, Tabela 3). Entretanto, as categorias taxonômicas específicas explicaram somente 30% da variação na altura média de ocorrência dos indivíduos no gênero, de modo que 1/3 desta variação foi conservada a nível de espécie (Tabela 2). A variação na altura média de ocorrência atribuível a espécie foi baixa porque a maior parte da variação ocorreu dentro das espécies, e não entre elas.

Em nível específico as maiores alturas médias de ocorrência foram registradas em *P. goeldii* (17.62 m), *P. callosum* (16.3 m) e *P. insigne* (14.55 m), enquanto as menores médias foram registradas em *P. melloi* (0.66 m), e, em *P. sp 3* (1.12 m) (Figura 3, Tabela 3).



**Figura 3.** Distribuição vertical e a variação na altura média de ocorrência intra e interespecífica nas espécies de *Philodendron* Schott registradas ao longo do gradiente vertical na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: Height = altura média de ocorrência (em metros).

As espécies de *Philodendron* apresentaram preferência por ocorrer nos estratos inferiores no sub-bosque da floresta. Do total de espécies registradas, 52,9 % (18 spp.) apresentaram altura média de ocorrência superior a 5 m, enquanto 47% destas (16 spp.) ocorreram em média abaixo de 5 m de altura na floresta.

De forma geral, as espécies apresentaram uma distribuição ampla ao longo do gradiente vertical dos forófitos, visto que, 76,4% destas (26 spp.), apresentaram amplitude de distribuição sobre os forófitos maior do que 10 m. Em algumas espécies foram registrados valores extremamente elevados na amplitude de distribuição vertical na área de estudo (Tabela 3), dentre estas, 26,4% (9 spp.) apresentaram amplitude maior do que 20 m. As espécies que mais se destacaram quanto a amplitude vertical foram: *P. pulchrum* com 43,8 m, *P. insigne* com 39,5 m, e *P. melinonii* com 27,6 m. As espécies que apresentaram as menores amplitudes foram: *P. melloi* (1,3 m), e *P. rudgianum* (3,9 m).

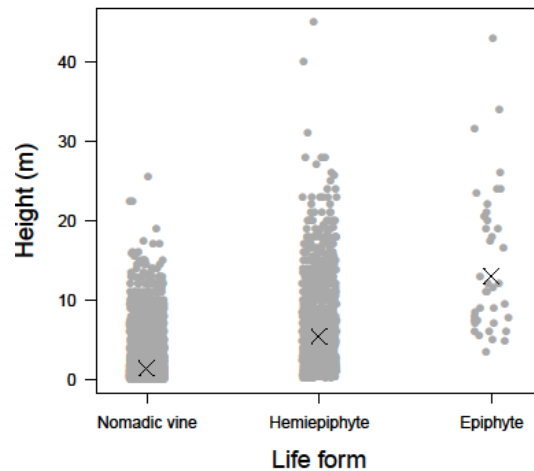
**Tabela 2.** Valor do  $R^2$  ou percentual da variação na altura média de ocorrência dos indivíduos explicada apenas para fatores fixos nas análises estatísticas através de Modelo Linear de efeitos Mistos (LMM) da distribuição vertical nas espécies em *Philodendron* Schott registradas na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM.

<b>Data</b>	<b><math>R^2</math></b>	<b>Predictor</b>	<b><math>F</math></b>	<b><math>P</math></b>
<b>All life forms</b>	0.30	Species	50.749	< 0.001
<b>All life forms</b>	0.21	Life form	515.0837	< 0.001
<b>Epiphytes excluded</b>	0.54	Life form	1645.86	< 0.001
		Developmental stage	1749.5229	< 0.001
		Interaction	118.9155	< 0.001
<b>All life forms</b>	0.39	Johansson zone	1355.033	< 0.001

### 3.3.2. Efeito das formas de vida epifíticas nos padrões de distribuição vertical

Foi registrada variação estatisticamente significativa na altura média de ocorrência individual nas espécies entre as distintas formas de vida epifíticas ( $F = 515.0837$ ;  $P < 0.0001$ ) (Tabela 2). Foi possível observar uma distribuição diferencial entre os grupos funcionais epifíticos e uma tendência de segregação vertical das espécies nesta floresta (Figura 4).

A distribuição vertical das trepadeiras nômades ocorreu principalmente concentrada nos primeiros metros do solo na floresta. Esta forma de vida apresentou altura média de ocorrência de 2.40 m, e a amplitude média de distribuição de 12.36 m. Enquanto as hemiepifitas ocorreram preferencialmente nos estratos intermediários no sub-bosque na floresta, com altura média de 7.92 m, e, amplitude de 19.22 m. Enquanto *P. insigne* (epífita), apresentou preferência por ocorrer nos estratos superiores e no dossel, em média a 14.55 m de altura e com amplitude vertical média de 39.5 m (Figura 5), mas, foi observada exclusivamente como planta rosetada não escaladora. Entretanto, as formas de vida epifíticas explicaram somente 21% da variação na altura média de ocorrência das espécies no gênero (Tabela 2). Quando foram considerados apenas os indivíduos adultos na amostra, as formas de vida epifíticas explicaram apenas 17% desta variação ( $F = 85.5864$ ;  $P < 0.0001$ ).

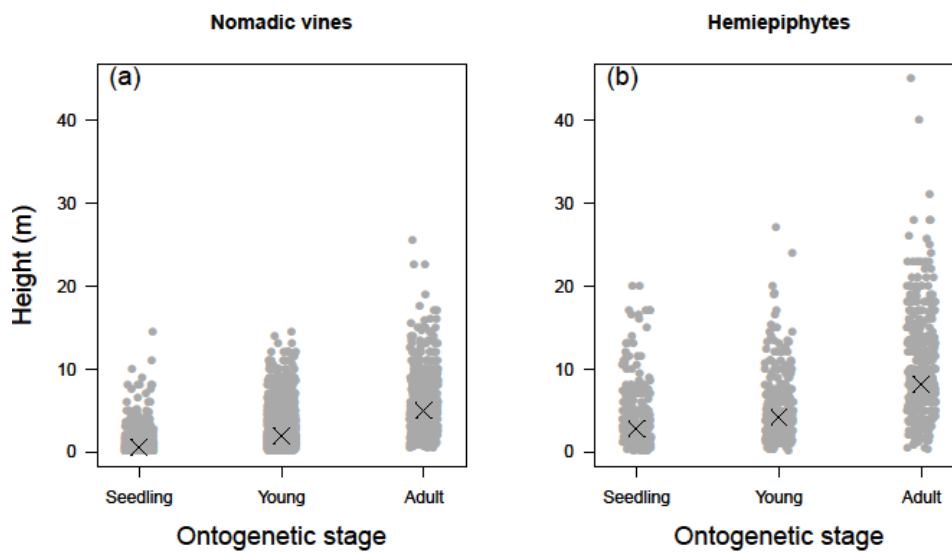


**Figura 4.** Estratificação vertical nas espécies de *Philodendron* Schott em função das três formas de vida epifíticas registradas na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: Height = altura média de ocorrência dos indivíduos (em metros); Nomadic vine = trepadeiras nômades, Hemiepiphyte = hemiepífitas, Epiphyte = epífita.

### 3.3.3. Efeito da interação entre formas de vida e fases ontogenéticas nos padrões de distribuição vertical

Foi registrada uma variação estatisticamente significativa na altura média de ocorrência individual nas espécies em *Philodendron* determinada pelo efeito da interação entre as fases ontogenéticas e as formas de vida ( $F = 118.9155$ ;  $P < 0.0001$ ) (Tabela 2). Foi registrado um padrão diferencial na estratificação vertical ao longo da ontogenia entre os distintos grupos funcionais., com diferenças pronunciadas na altura média de ocorrência individual nas espécies (Figura 5, Tabela 4).

As espécies hemiepifíticas e trepadeiras nômades em *Philodendron* apresentaram uma tendência crescente na altura média de ocorrência sobre os forófitos, com variações individuais entre as fases ontogenéticas, o que confirmou a aptidão nestas plantas ao hábito de escalada e ascensão ao dossel durante seu ciclo de desenvolvimento. Em geral, os indivíduos na fase de plântulas ocorreram em média a 1.36 m de altura, os juvenis em média a 3.02 m, enquanto os adultos em média a 8.16 m.



**Figura 5.** Interação entre formas de vida hemiepipífíticas e fases ontogenéticas na estratificação vertical das espécies de *Philodendron* Schott. na área da RFAD, Manaus-AM. Onde: Nomadic vine = trepadeiras nômades; Hemiepiphytes = hemiepipítas; (a) altura média de ocorrência nas espécies trepadeiras nômades em metros (m); (b) altura média de ocorrência nas espécies hemiepipítas em metros (m); Ontogenetic stage = fase ontogenética; Seedling = plântula; Young = juvenil; Adult = adulto.

O efeito da fase ontogenética na altura média de ocorrência individual, variou de acordo com a forma de vida (*v.s.*). Nas trepadeiras nômades a altura média de ocorrência das plântulas foi de 0.82 cm, dos juvenis foi de 2.52 m, e, dos adultos foi de 5.92 m. Enquanto as plântulas nas hemiepipítas apresentaram altura média de 4.53 m, os juvenis 6.06 m, e os adultos 10.77 m. A espécie epífítica ocorreu na fase de plântula em média a 10.16 m, na fase juvenil em média a 14.92 m, e, na fase adulta, em média a 14.91 m de altura. (Tabela 4).

Os padrões na distribuição vertical das espécies em *Philodendron* demonstraram em parte o efeito causado pelas distintas formas de vida, e, em parte, pela ontogenia das espécies. A interação entre as fases do ciclo de desenvolvimento e as formas de vida, foi capaz de explicar 54% da variação na altura média de ocorrência dos indivíduos registrada nesta floresta (Tabela 2). Através da decomposição dos efeitos, e ignorando a correlação entre as variáveis, as fases ontogenéticas sozinhas explicaram 42% desta variação.

**Tabela 3.** Espécies de *Philodendron* Schott e as variações na altura média de ocorrência nas distintas formas de vida epífíticas e nas fases ontogenéticas registradas na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: F.V.= forma de vida epífítica.; EP = epífita; HM.= hemiepipífita.; TN = trepadeira nômade; N° ind. = número de indivíduos total na espécie; ; N° ind. = número de indivíduos total nas fases

ontogenéticas (PL = plântula, JV = juvenil; AD = adulto); Alt.\_Média = altura média de ocorrência nas fases ontogenéticas (PL = plântula, JV = juvenil; AD = adulto) em metros; Alt.M. = altura média de ocorrência geral da espécie em metros; Ampl. = amplitude média de distribuição vertical geral da espécie em metros.

Espécie	F.V.	N° ind.	N° ind.			Alt. Média			Alt. M.	Ampl.
			PL	JV	AD	PL	JV	AD		
<i>P. asplundii</i>	HM	98	37	26	35	1.5	4.6	5.7	3.8	14.9
<i>P. barrosoanum</i>	HM	89	35	25	29	4.5	5.2	6.48	5.3	13.5
<i>P. billietiae</i>	HM	34	9	11	14	5.7	6.7	9.0	7.4	19.7
<i>P. brevispathum</i>	TN	30	15	10	5	0.3	1.8	3.6	1.3	5.5
<i>P. callosum</i>	HM	7	1	3	3	10.5	13.5	21	16.3	12.5
<i>P. campii</i>	HM	6	0	4	2	0	4.0	7.8	5.3	6.7
<i>P. distantilobum</i>	HM	17	3	8	6	2.6	3.6	5.0	3.9	8
<i>P. elaphoglossoides</i>	TN	543	195	215	133	0.5	1.6	3.7	1.7	13.4
<i>P. fragrantissimum</i>	TN	1352	606	660	86	0.6	2.1	5.7	1.7	25.4
<i>P. goeldii</i>	HM	20	0	2	18	0	15	17.9	17.6	24
<i>P. hopkinsianum</i>	TN	777	320	404	53	1.0	3.4	9.7	2.9	18.9
<i>P. hylaeae</i>	HM	59	12	16	31	3.6	6.4	9.3	7.4	18.4
<i>P. insigne</i>	EP	39	3	10	26	10.1	14.9	14.9	14.5	39.5
<i>P. linnaei</i>	HM	127	25	57	45	3.8	5.5	8.3	6.1	22.8
<i>P. maximum</i>	HM	10	4	3	3	1.5	4.9	12.6	5.8	17
<i>P. megalophyllum</i>	HM	80	7	19	54	4.8	9.6	12.7	11.3	25.6
<i>P. melinonii</i>	HM	200	69	23	108	6.9	9.3	13.4	10.7	27.6
<i>P. melloi</i>	TN	12	3	5	4	0.2	0.8	0.7	0.6	1.3
<i>P. ornatum</i>	TN	266	101	95	70	1.0	1.8	4.2	2.1	11.9
<i>P. pedatum</i>	HM	55	14	19	22	1.4	3.2	7.97	4.6	16.8
<i>P. platypodum</i>	TN	127	8	38	81	0.5	2.1	7.5	5.4	22.4
<i>P. pulchellum</i>	TN	24	4	9	11	3.4	5	8.4	6.3	14.5
<i>P. pulchrum</i>	HM	39	4	6	29	3.6	4.2	16.1	13.1	43.8
<i>P. quinquelobum</i>	TN	30	8	14	8	2.4	2.3	5.7	3.2	14.3
<i>P. rudgeanum</i>	TN	8	2	4	2	0.5	0.8	2.6	1.2	3.9
<i>P. sp 1</i>	HM	22	9	6	7	6.2	6.5	5.2	6.0	16
<i>P. sp 2</i>	HM	12	1	5	6	1.6	3.7	9.0	6.2	17.7
<i>P. sp 3</i>	TN	6	3	2	1	0.5	0.3	4.5	1.1	4.3
<i>P. sp 4</i>	TN	18	11	4	3	1.6	2.1	4.66	2.3	8.4
<i>P. sphalerum</i>	HM	37	5	7	25	4.7	5.2	7.2	6.5	21.7
<i>P. surinamense</i>	TN	34	9	18	7	1.2	1.8	2.3	1.7	4.4
<i>P. tortum</i>	TN	110	24	38	48	2.5	4.8	6.7	5.1	17.4
<i>P. toshibai</i>	TN	233	81	109	43	0.8	3.1	9.1	3.42	16.9
<i>P. wittianum</i>	TN	117	33	53	31	0.7	1.9	4.31	2.23	14.6
<b>Total Geral</b>	-	<b>4638</b>	<b>1661</b>	<b>1928</b>	<b>1049</b>	<b>91.9</b>	<b>162.8</b>	<b>274.0</b>	<b>195.2</b>	<b>16675</b>

Através da análise detalhada e individual da forma de regeneração nas espécies foi possível registrar padrões diferenciais na ocorrência do epifitismo entre os grupos funcionais. Em cada grupo funcional, as espécies apresentaram alta fidelidade individual ao habitat (no

solo ou aéreo/sobre o forófito) onde ocorreu a germinação da semente e o estabelecimento da plântula nas parcelas amostradas. Assim como, completa diferenciação quanto ao critério da conexão inicial (trepadeiras nômades) ou não (hemiepífitas e epífitas) dos indivíduos com o solo nesta floresta. Estas diferenças pronunciadas foram refletidas na altura média de ocorrência dos indivíduos entre os distintos grupos funcionais, tanto na fase de regeneração, como também, nas fases ontogenéticas posteriores.

**Tabela 4.** Formas de vida epifíticas, fases ontogenéticas e distribuição vertical em *Philodendron* na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: EP = epífita; HM.= hemiepífita; TN = trepadeira nômade; N° ind. = número total de indivíduos na fase ontogenética; Total = número de indivíduos total registrado na forma de vida epifítica; fases ontogenéticas (PL = plântula; JV = juvenil; AD = adulto); ALT = altura média de ocorrência (em metros); Ampl. = amplitude média de distribuição vertical na forma de vida epifítica (em metros); % = proporção no percentual total registrado.

<b>EP</b>	<b>N° ind</b>	<b>%</b>	<b>%</b>	<b>ALT</b>	<b>TN</b>	<b>N° ind</b>	<b>%</b>	<b>%</b>	<b>ALT</b>	<b>HM</b>	<b>N° ind</b>	<b>%</b>	<b>%</b>	<b>ALT</b>
<b>PL</b>	3	7.69	0.06	10.16	<b>PL</b>	1423	38.5	30.6	0.82	<b>PL</b>	235	25.7	5	4.53
<b>JV</b>	10	25.6	0.21	14.92	<b>JV</b>	1678	45.5	36.1	2.52	<b>JV</b>	240	26.3	5.1	6.0
<b>AD</b>	26	66.6	0.56	14.91	<b>AD</b>	586	15.8	12.6	5.92	<b>AD</b>	437	47.9	9.42	10.7
<b>Total</b>	39	_	0.84	14.55	<b>Total</b>	3687	_	79.8	2.4	<b>Total</b>	912	_	19.6	7.92
<b>Ampl.</b>	39.5	_	_	_	<b>Ampl.</b>	12.3	_	_	_	<b>Ampl.</b>	19.2	100	_	_
<b>Total</b>	<b>39</b>	<b>100</b>	<b>4638</b>	<b>567.5</b>	<b>Total</b>	<b>3687</b>	<b>100</b>	<b>4638</b>	<b>8880.2</b>	<b>Total</b>	<b>912</b>	<b>100</b>	<b>4638</b>	<b>7227.4</b>

A mudança na altura média de ocorrência dos indivíduos de *Philodendron* entre as fases do ciclo de desenvolvimento, parece ser um pouco mais forte nas espécies hemiepifíticas. Visto que, em média as trepadeiras nômades apresentaram uma tendência de deslocamento vertical de 5.1 m entre as fases de plântulas até adultas. Enquanto as hemiepífitas apresentaram em média um deslocamento de 6.2 m ao longo da sua ontogenia, o que representou uma diferença de 1.1 m a mais na altura média escalada por estas espécies na área de estudo.



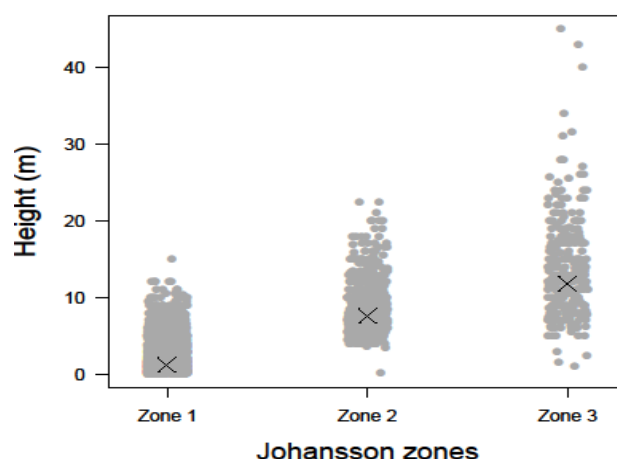
### 3.3.4. Padrões de distribuição vertical e o sistema de zonas proposto por Johansson (1974)

De forma geral, as espécies em *Philodendron* apresentaram uma distribuição ampla nas três zonas de Johansson. Enquanto os indivíduos ocorreram concentrados principalmente na metade inferior do fuste nos forófitos (Zona 1) (Tabela 5).

**Tabela 5.** Distribuição das espécies e dos indivíduos de *Philodendron* Schott registrados na RFAD, Manaus-AM nas zonas de Johansson (1974) adaptadas neste estudo. Onde: N° ind. = número total de indivíduos; N° spp. = número total de espécies; % = proporção no percentual total registrado; Z1 = metade inferior do fuste; Z2 = metade superior do fuste Z3 = copa dos forófitos; % = proporção no percentual total registrado.

Zonas de Johansson	N° ind.	%	N° spp.	%
1	3743	80.7	32	94.1
2	592	12.7	32	94.1
3	303	6.5	27	79.4
<b>Total</b>	<b>4638</b>	<b>100</b>	<b>34</b>	<b>100</b>

Este método de zonação dos forófitos apresentou relação significativa com a altura média de ocorrência das espécies nesta floresta ( $F = 1355.033$ ;  $P < 0.0001$ ) (Figura 6, Tabela 2). De modo que, as zonas dos forófitos explicaram 39% da variação na altura média de ocorrência nas espécies no gênero na área de estudo.



**Figura 6.** Distribuição vertical das espécies de *Philodendron* Schott usando o sistema de zonas de Johansson (1974) adaptado neste estudo na área da RFAD, Manaus. Onde: zonas verticais dos forófitos Z1 = metade inferior do fuste, Z2= metade superior do fuste, Z3 = copa dos forófitos.

Na distribuição nos dois principais segmentos verticais dos forófitos (fuste e copa), do total de espécies registradas, 79.4% (27 spp.) foram generalistas e colonizaram os dois segmentos. Nos fustes foi registrada a ocorrência de todas as espécies (34 spp., 100%), e, dentre estas, 7 espécies (20.5%) foram exclusivas neste segmento. Enquanto na copa, foi registrada a ocorrência de 27 espécies (79.4% spp.), nenhuma exclusiva. A maioria das espécies (32 spp. ou 94.1% spp.), foi registrada mais abundantemente nos fustes do que nas copas. Apenas *P. insigne* (epífita), e, *P. goeldii* (hemiepífita), foram registradas mais abundantemente na copa dos forófitos.

#### **4. Discussão**

##### **4.1. Composição florística e o epifitismo de *Philodendron* Schott na Reserva Ducke (RFAD)**

Este foi o primeiro estudo exclusivo e detalhado realizado em uma floresta de planície na Bacia Amazônica sobre a composição florística, distribuição vertical e autoecologia em *Philodendron* em relação as variações no epifitismo e nas fases ontogenéticas no gênero. Além do acréscimo na ocorrência de espécies prevista para o gênero na Reserva Ducke (34 spp.), tanto por Soares & Mayo (1999) (27 spp.), quanto por Boelter *et al.* (2014) (19 spp.), foi descrita e revelada para a ciência uma espécie nova (*P. melloi* Irume, M.V. & M.L. Soares), e, outras estão em fase de diagnose para posterior publicação.

A riqueza de espécies registrada na área da RFAD pode ser considerada elevada na Amazônia Brasileira. Tendo em vista que, nesta região é esperada a ocorrência de 99 espécies, enquanto para o estado do Amazonas, a previsão é de 78 espécies (Sakuragui *et al.* 2018). Dessa forma, o número de espécies apontado neste estudo, representou respectivamente, 34.4%, e, 43.5% destes totais previstos, o que demonstra a alta representatividade da Reserva Ducke para a conservação da diversidade genética deste grupo de epífitas escaladoras nesta região. Este resultado se assemelha a riqueza prevista para o gênero no sudoeste da Amazônia no Estado do Acre, onde Obermüller *et al.* (2014) citam a ocorrência de 35 espécies a partir da compilação de uma base de dados de Herbários.

A alta riqueza de *Philodendron* registrada na RFAD segue um padrão típico no gênero nas florestas de planície neotropicais, onde é considerado amplamente distribuído (Wester *et al.* 2011; Vasconcelos *et al.* 2018; Canal *et al.* 2019). Diversos inventários sobre as assembleias epifíticas na Amazônia extra-brasileira, citam a sua grande representatividade na

composição nestas florestas (Nieder *et al.* 2000; Arévalo & Betáncur 2004, 2006; Benavides *et al.* 2005, 2006, 2011, 2013; Acebey & Krömer 2001). Em algumas florestas de planície na Bacia Amazônica, ao contrário do restante da América tropical, este é mais abundante e diverso, do que *Anthurium* Schott, que é o maior gênero de Araceae em número de espécies (Madison 1979a; Croat & Lambert 1986; Mora *et al.* 2006; Obermüller *et al.* 2014).

Enquanto nos poucos estudos quantitativos com as assembleias epifíticas na Amazônia Brasileira, *Philodendron* é igualmente citado como um dos principais componentes da flora epifítica (Pos & Slegers 2010; Obermüller *et al.* 2012, 2014; Irumé *et al.* 2013; Boelter *et al.* 2014; Magalhães & Lopes 2015; Quaresma & Jardim 2014, Quaresma *et al.* 2017), pois os autores registraram alta riqueza e abundância florística para o gênero.

Na distribuição taxonômica em nível infragênico a maioria das espécies de *Philodendron* amostradas foi representante do subgênero *Philodendron* (85.2% spp.). Este resultado confirmou o padrão descrito na literatura específica sobre a maior representatividade na riqueza de espécies neste subgênero (Mayo 1986; Croat 1997; Vasconcelos *et al.* 2018). Segundo Canal *et al.* (2018, 2019) a alta taxa de diversificação neste subgênero, em comparação com os outros subgêneros, está associada à elevação dos Andes que impulsionou a criação de novos habitats, e, conseqüentemente, a colonização destas espécies nas florestas nesta região, o que provavelmente promoveu a evolução do hábito epifítico no gênero.

A distribuição genérica similar da riqueza de espécies entre as formas de vida hemiepifítica e trepadeiras nômades registrada em *Philodendron* na floresta da RFAD confirmou o padrão citado por Croat (1985, 1988), que descreve o gênero como largamente hemiepifítico *s.l.*, com poucas espécies epifíticas verdadeiras. No entanto, este resultado contradiz a expectativa de Williams-Linera & Lawton (1995) e de Putz & Holbrook (1986), assim como, de Zotz (2013b), pois os autores não consideram a ocorrência do hábito primário em Araceae (incluindo *Philodendron*). Por outro lado, os autores citam que este é um dos gêneros mais importantes do hemiepifitismo secundário nos neotrópicos, e preveem a ocorrência deste hábito na maioria das espécies no grupo.

Na distribuição genérica da abundância nas formas de vida epifíticas em *Philodendron* na RFAD, a superioridade na representação numérica das trepadeiras nômades registrada no gênero, foi confirmada neste estudo, e está em consonância com outros estudos, tanto na Amazônia Venezuelana (Hernández-Rosas 1999), na Bolívia (Acebey & Kromer 2001), no Panamá (Ortiz *et al.* 2019), quanto no Brasil (Irumé *et al.* 2013; Quaresma & Jardim 2014; Magalhães & Lopes 2015; Santos Jr. & Jardim 2017). Segundo Ortiz *et al.* (2019) que também

registraram uma maior abundância das trepadeiras nômades no Panamá, um aspecto que pode estar relacionado é que esta forma de vida apresenta um padrão de ocorrência preferencial em áreas de baixa altitude (entre 100 e 300 m), como é o caso na floresta de planície na RFAD (40 – 140 m).

A prevalência do hábito de vida das trepadeiras nômades também pode estar relacionada ao maior sucesso na colonização e no estabelecimento destas espécies a partir da reprodução vegetativa (Irumé *et al.* 2013). De acordo com Croat (1988) a reprodução vegetativa pode ser tão bem-sucedida que as espécies se tornam mais abundantes nesta situação. A possibilidade de uma maior contribuição do recrutamento vegetativo e menor por sementes na colonização para as espécies de *Philodendron*, também foi citada por Benavides *et al.* (2013) em clareiras florestais na Amazônia Colombiana.

No entanto, este resultado da superioridade das trepadeiras nômades em detrimento as hemiepífitas na área de estudo foi divergente do registrado por Boelter *et al.* (2014) na área da RFAD, sendo que as epífitas foram a forma de vida com a maior abundância genérica (365 ind. ou 54.5%). Esta disparidade nos resultados pode estar relacionada às diferenças no delineamento amostral e nos critérios para a classificação das formas de vida epifíticas. Além disso, estas divergências podem ser explicadas pelas diferenças no critério de inclusão de indivíduos na amostragem, tendo em vista que os autores incluíram apenas indivíduos adultos, ocorrendo em árvores com DAP  $\geq$  30 cm.

A alta abundância registrada para *Philodendron* neste estudo ocorreu principalmente em decorrência da representatividade dos indivíduos na fase de plântulas (35,8% ind.) e de juvenis (41.5% ind.). Este resultado foi similar ao reportado por Magalhães & Lopes (2015) em estudo sobre a riqueza e abundância de epífitas na Amazônia Oriental, onde os autores registraram 70% dos indivíduos (sendo a maioria *Philodendron*), na fase de juvenis. Segundo Croat (1988), em situações em que a reprodução vegetativa é muito bem-sucedida, as plantas epifíticas adultas e sexuadamente reprodutoras, podem se tornar raras, e, neste caso, são mais abundantes as plantas em fases ontogenéticas iniciais. Nesta perspectiva, a ocorrência menor de indivíduos adultos na amostragem, pode significar que, na área da RFAD as espécies estão obtendo mais sucesso na reprodução vegetativa, do que na reprodução sexuada.

Na distribuição da composição florística em assembleias epifíticas o padrão comumente registrado nos estudos é de uma grande proporção de espécies raras localmente, pois, as populações tem tamanho pequeno e são bem distribuídas (Richards 1996; Nieder *et al.* 2000; Zotz & Volrath 2003; Pos & Slegers 2010; Benavides *et al.* 2011; Wester *et al.*

2011). De acordo com Kuper *et al.* (2004) frequentemente, mais de 25% das espécies tem menos de 5 indivíduos na amostra.

Isto possivelmente está relacionado ao fato destas espécies raras apresentarem requerimentos específicos (Zotz & Schultz 2008). Enquanto outras, são representadas por muitos indivíduos, correspondendo a maior parte deste total. Este padrão foi confirmado neste estudo para *Philodendron*, e, também está de acordo com os resultados obtidos em estudos com espécies epifíticas em outras florestas de planície (Engwald *et al.* 2000, Nieder *et al.* 2000; Zotz & Volrath 2003; Benavides *et al.* 2011; Irumé *et al.* 2013; Quaresma *et al.* 2018).

De acordo com Croat (1992, 1997) *P. fragrantissimum* que foi a espécie mais abundante neste estudo, é a segunda espécie do gênero mais amplamente distribuída nos neotrópicos, e apresenta uma vasta distribuição na Bacia Amazônica. Uma distribuição extensa pode estar associada a existência de vantagens na biologia reprodutiva das espécies, como a manutenção de longos períodos de floração (Canal *et al.* 2018, 2019), ou ainda, a períodos intercalados e repetidos ao longo do ano.

Em outros estudos com as assembleias epifíticas tanto na Amazônia Venezuelana (Nieder *et al.* 2000), como na Amazônia Colombiana (Benavides *et al.* 2005, 2011), esta espécie também foi a mais abundante entre as espécies de *Philodendron* amostradas, apesar de sua abundância não ter sido tão expressiva quanto nesta pesquisa. Além disso, esteve dentre as espécies que compreenderam a maior parte da biomassa epifítica registrada (Benavides *et al.* 2006). Resultado similar foi registrado por Jácome *et al.* (2004) em uma floresta na costa do Pacífico na região de Chocó na Colômbia, local que abrange a maior riqueza de Araceae do mundo (Croat 1992, Mora *et al.* 2006). *P. fragrantissimum* foi registrada como a segunda espécie mais abundante em *Philodendron*, e, a terceira na família.

No Brasil, *P. fragrantissimum* ocorre na Amazônia e na Mata Atlântica (Sakuragui *et al.* 2019). Na região da Amazônia Brasileira é conhecida por comunidades tradicionais como “cipó-tracuá”, por suas raízes alimentadoras que possuem um óleo essencial aromático utilizado na medicina popular (Castellar *et al.* 2013), além disso, as raízes são usadas no artesanato local e as plantas como ornamentais. Na porção central em outra floresta de planície nesta região, a espécie também se destacou entre as mais abundantes nas assembleias epifíticas estudadas (Irumé *et al.* 2013).

De acordo com os estudos de campo e experimentais de Ray (1986, 1990, 1992), *P. fragrantissimum* é uma escaladora com alta plasticidade morfo-anato-fisiológica nos caracteres vegetativos durante o seu ciclo de desenvolvimento. Além disso, o autor registrou

que a espécie apresenta mudanças heteroblásticas e heterofílicas, com padrões múltiplos, onde estruturas distintas e independente de outras nos segmentos do caule podem sofrer expressiva variação. Estas mudanças envolvem os tipos de crescimento, tamanho e as formas dos segmentos do caule, o que inclui a alta assimetria e morfologia foliar plástica.

Segundo Ray (1986, 1990, 1992), em *P. fragrantissimum* além das mudanças ontogenéticas reguladas por fatores endógenos, relacionadas ao tamanho ou mudança de fase reprodutiva, também ocorrem mudanças estimuladas pelo ganho ou perda de contato com o suporte forofítico. Esta espécie exibe ainda uma alta habilidade móvel para o deslocamento, através de estratégias elaboradas para a reprodução vegetativa por flagelos, com capacidade para mudanças abruptas nas formas de crescimento móveis para sésseis *v.s.*. O estudioso afirma ainda que, a magnitude extraordinária na taxa de mudanças nas formas e nos tamanhos das estruturas vegetativas individuais nesta espécie, promove a alta eficiência para a sua mobilidade. Como também, amplia a possibilidade de ajustes nestas estruturas durante a sua ascensão vertical aos forófitos ao longo do seu desenvolvimento, em resposta as mudanças nos microambientes locais nas florestas.

Andrade & Mayo (2000) corroboraram com as predições anteriores de Ray. Os autores estudaram a dinâmica da morfologia do caule em *P. fragrantissimum*, e reportaram uma variabilidade significativa na morfologia, arquitetura e reprodução vegetativa ao longo do ciclo de desenvolvimento nesta espécie. Portanto, este conjunto de atributos reportado pelos estudiosos, certamente promove a ampla distribuição espacial, elevada abundância, e, o sucesso tanto nos sub-bosques, como também nos variados estratos verticais superiores registrados para esta espécie na floresta na RFAD.

*Philodendron hopkinsianum* M.L. Soares & Mayo que foi registrada como a segunda espécie mais abundante neste estudo, é uma espécie com distribuição restrita a apenas três estados na região norte do Brasil, e, apresenta ocorrência limitada às Florestas de Terra Firme na Amazônia (Sakuragui *et al.* 2019). Similarmente, Irumé *et al.* (2013) também registraram uma alta abundância desta espécie na Amazônia central, em outra Floresta de Terra Firme na região do Rio Urucu, onde esta foi a segunda espécie mais abundante no gênero (105 ind.). A espécie também recebeu destaque no estudo de Vasconcelos *et al.* (2018), onde foi citada para caracterizar o clado das trepadeiras nômades amazônicas (ANV) junto com *P. fragrantissimum*. Os autores descrevem que dentro deste clado estas duas espécies compartilham um hábito muito semelhante, consistindo de plantas com internós relativamente longos e transformando-se em uma roseta com internós muito curtos. Entretanto, na RFAD *P.*

*hopkinsianum* foi observada comumente com hábito escandente, raras vezes formando roseta ou cestas de liteira e húmus.

Dentre estas duas espécies mais abundantes na RFAD houve uma diferença de 12.3% (575 ind.) no número de indivíduos registrados. Estas espécies são morfologicamente muito semelhantes (Soares & Mayo 2001), e, ambas ocorreram na área de estudo como trepadeiras nômades. Entretanto, a heteroblastia e plasticidade únicas, associadas ao arsenal peculiar e sofisticado nas adaptações e estratégias vegetativas, típicas em *P. fragrantissimum*, parecem lhe conferir vantagens no estabelecimento, sobrevivência, e, na ocupação dos ambientes disponíveis na floresta, em detrimento de *P. hopkinsianum*.

Porém, são necessários estudos futuros experimentais e funcionais comparativos, para testar a eficiência nos traços individuais e específicos destas espécies, a fim de esclarecer quais são os atributos que determinam a ocorrência diferencial destas espécies. Além disso, as diferenças nos modelos arquiteturais, nas estratégias para reprodução, na dinâmica morfológica do caule (Andrade & Mayo 2000), na plasticidade morfofisiológica e anatômica (Mantovani 1999), ou na capacidade específica de ajustes no forrageio por luz (Mantovani *et al.* 2018), também podem estar envolvidas nas diferenças registradas na abundância entre estas espécies.

A classificação das formas de vida para algumas espécies neste estudo foi divergente das formas classificadas em estudos anteriores na RFAD, tanto por Soares & Mayo (1999), como por Boelter *et al.* (2014). Como também, em outras florestas de planície nesta região. Estas incongruências podem estar associadas ao fato desta pesquisa ter sido a primeira iniciativa realizada *in loco* para analisar criteriosamente as variações no epifitismo a nível individual, ontogenético e específico em *Philodendron*.

E ainda, fundamentalmente, para a atribuição da categoria referente na classificação das espécies, foram avaliadas a forma de regeneração (local de germinação e estabelecimento inicial de plântulas, no solo ou sobre as árvores) e os possíveis contatos destas plantas com o solo na floresta (através de raízes adventícias iniciais, conexão inicial basal do caule e/ou de raízes alimentadoras). Além disso, neste contexto, Zotz (2013a) afirma que a categorização conflitante de uma determinada espécie, pode ser causada pela plasticidade de espécies individuais, ou ainda, pode resultar de divergências conceituais.

Outra possibilidade é que, em algumas espécies pode haver variação ou alternância na forma de vida epifítica como um “comportamento espaço-temporal“. Esta hipótese foi citada por Grub *et al.* (1963) em um estudo no Equador, onde os autores afirmam que estas plantas

se comportam em diferentes momentos como epífitas e escaladoras (incluindo hemiepífitas e trepadeiras nômades). Esta suposição foi apoiada por Kelly (1985) em um estudo na Jamaica, onde a autora afirmou que as formas de vida mecanicamente dependentes, podem mostrar um *continuum* na variação de uma categoria para a próxima. A autora faz referência a *Philodendron lacerum* (Jacq.) Schott como exemplo de uma espécie que pode apresentar todas as formas de vida epifíticas, e ainda, a alternância entre estas categorias.

Similarmente, Croat (1988) concorda com a hipótese da alternância entre as formas de vida epifíticas em relação a variação na emissão ou ruptura das conexões das plantas com o solo. Enquanto Zotz & Schultz (2008) em um estudo em uma floresta de planície no Panamá, enfatizam a ocorrência simultânea das formas de vida em indivíduos diferentes em espécies no gênero. Isto pode estar associado ainda, segundo Madison (1979a) a plasticidade individual nestas espécies, pois estas são geneticamente variáveis e fenoticamente bastante plásticas.

Kelly (1985) acrescenta ainda, que pode haver outro gradiente na variação nas formas epifíticas *s.l.* em relação ao grau de fidelidade ao hábito epifítico, que varia em um espectro de epifitismo obrigatório a facultativo (*sensu* Schimper 1884). Enquanto Gentry (1991) ressalta que não está claro se indivíduos diferentes de uma mesma espécie, podem ser epifíticos e não epifíticos. Além disso, Zotz (2013a) salienta que pode haver variação regional no grau de fidelidade ao hábito epifítico dentro de uma espécie. Neste sentido, é possível que a forma de vida registrada para uma determinada espécie de *Philodendron* em um local ou ambiente, não necessariamente também ocorra em outro. Desta forma, a determinação dos grupos funcionais para estas espécies registradas na RFAD, descreve os padrões locais do gênero nesta floresta, e, portanto, pode guiar o entendimento do epifitismo no grupo, mas, deve ser utilizada com cautela, e não como um modelo geral específico.

Isto mostra que a observação das variações nas formas de vida epifíticas nas espécies no gênero, é extremamente difícil, o que pode causar divergências significativas na interpretação dos resultados tanto dos padrões do epifitismo, quanto dos padrões de distribuição vertical no gênero. Dessa forma, se torna evidente que a classificação inequívoca do epifitismo no gênero, requer um alto esforço amostral em uma escala espacial mais ampla. Além de observações minuciosas individuais e repetidas do habitat e da forma de regeneração das espécies, assim como, das possíveis conexões das plantas com o solo, incluindo muitos indivíduos, em diferentes fases ontogenéticas epifíticas.



## 4.2. Padrões de distribuição vertical em *Philodendron* Schott

### 4.2.1. Distribuição vertical e as variações na altura média de ocorrência a nível individual e específico em *Philodendron*

Os resultados obtidos neste estudo sobre os padrões de distribuição vertical em *Philodendron* confirmaram a ocorrência típica ou a altura ótima de ocorrência da maioria das espécies nos sub-bosques nesta floresta. Onde os ambientes são possivelmente mais sombreados e úmidos, principalmente até 10 m de altura.

Este padrão observado reforça a proposição de Kromer *et al.* (2007), que consideram estas espécies como especialistas de troncos. Além disso, está em consonância com os resultados de outros estudos em florestas de planície, em que espécies do gênero foram incluídas, tanto na Amazônia Venezuelana (Nieder *et al.* 1999; Engwald *et al.* 2000), na Amazônia Colombiana (Benavides *et al.* 2005), no Equador (Haro-Carrion *et al.* 2009), na Bolívia (Acebey & Krömer 2001) e no Panamá (Zotz & Volrath 2003). Como também, no Brasil, tanto na Amazônia central em uma floresta de Terra-Firme (Irumé *et al.* 2013), em uma floresta de igapó (Quaresma *et al.* 2018), assim como, na porção oriental desta região (Magalhães & Lopes 2015).

A altura média de ocorrência geral de *Philodendron* registrada na floresta na RFAD (3.9 m) foi comparável, mas, inferior ao resultado obtido no estudo de Nieder *et al.* (2000) em uma floresta de planície na Amazônia Venezuelana, onde a altura média foi de 5.6 m. Entretanto, em relação à altura máxima alcançada pelas espécies, os autores registraram valores bem inferiores, pois esta foi de 22 m, enquanto na RFAD foi de 45 m. Em outro estudo nesta mesma região, Engwald *et al.* (2000) citaram que o gênero ocorreu somente até 8 m. Isto revela variações significativas exibidas na distribuição vertical entre as espécies neste gênero nas florestas de planície neotropicais.

As espécies no gênero são a maioria escaladoras esciófitas (Grubb *et al.* 1963). De acordo com Mayo *et al.* (2007), a ocorrência destas plantas prioritariamente nos microambientes com maior umidade e menor iluminação, possivelmente está relacionada ao fato do crescimento na maioria das espécies em Araceae, ser dependente de água abundante disponível, especialmente em relação a umidade atmosférica. Hernández-Rosas (1999, 2000) explicam que as espécies em *Philodendron* são plantas com metabolismo fotossintético C3, ou seja, são adaptadas a condições de sombra, e necessitam de uma umidade relativa alta e/ou

constante ao longo do dia para se estabelecerem e crescerem, por isto, é possível entender sua ocorrência preferencial em alturas baixas nos forófitos.

Em virtude da ausência do metabolismo CAM (Metabolismo Ácido das Crassuláceas) nestas espécies (Carter & Martin 1994; Zotz & Ziegler 1997, Silveira & Lasso 2016), Benzing (1987, 1990) explica que a preferência/restrrição parcial destas plantas nos sub-bosques nas florestas pode ser uma consequência da falta de grandes adaptações aos ambientes secos nos habitats epifíticos no dossel. Em vista disso, o autor atribuiu a existência destas espécies nos substratos arbóreos principalmente as adaptações e estratégias vegetativas nas espécies. Estas podem incluir tanto a economia de água (suculência, esclerofilia, variações na espessura e permeabilidade cuticular, deciduidade foliar, plasticidade foliar e heterofilia), quanto a captação e o armazenamento de nutrientes através de mecanismo de represamento de húmus em cestas de liteira (detritos) nas raízes e nos caules aéreos nas plantas, além de do hábito escalador ou lianescente, ou ainda, a heteroblastia (Benzing 1990; Grayum 1996; Croat 1997; Mayo *et al.* 1997; Mantovani 1999; Mantovani *et al.* 2018).

A ocorrência do epifitismo em *Philodendron* baseado principalmente em estratégias vegetativas e no hábito escalador proposta por Benzing (1987, 1990), foi confirmada neste estudo. Do total de espécies registradas na área da RFAD somente duas não apresentaram o hábito de crescimento escalador (*P. insigne*, *P. mellinoni*). Este importante achado além de confirmar a predição anterior, amplia o entendimento sobre a habilidade extraordinária para a escalada nestas espécies. Como também, sobre a dinâmica no epifitismo em “movimento” no gênero, embora não promova a sua ocorrência ampla nos estratos superiores no dossel. De modo que, este conjunto de características morfofisiológicas e funcionais em *Philodendron*, associado a alta plasticidade individual e específica nestes caracteres, possivelmente determina os padrões de distribuição e a segregação vertical destas espécies na floresta, como também, promovem a ocorrência do seu epifitismo *sui generis* observado na RFAD.

*P. melloi* que foi a espécie que apresentou a menor altura média de ocorrência dentre as espécies registradas na área de estudo, é tipicamente terrícola e menos frequentemente trepadeira nômade (Irumé *et al.* 2017). Apesar desta apresentar alta heteroblastia e heterofilia nas formas e no tamanho nas folhas ao longo da sua ontogenia, esta variabilidade não se estende aos demais segmentos do caule. Nem tampouco, na eficiência nas adaptações e estratégias vegetativas para a escalada e estabelecimento no dossel, tal como a capacidade para a emissão de raízes alimentadoras e para a propagação vegetativa por flagelos, que foram raramente observadas durante o período da amostragem.

Dessa forma, a restrição nestas estratégias em *P. melloi*, e, possivelmente, também a ausência de atributos funcionais especializados para a sobrevivência nos variados estratos no dossel, são as prováveis características envolvidas na fraca habilidade para a escalada e na mobilidade limitada nesta espécie. Isto provavelmente configura restrições ao seu sucesso no epifitismo, pode também representar limitações para o seu sucesso no estabelecimento nos substratos forófitos e nos estratos verticais superiores nesta floresta.

*P. fragrantissimum* que foi a espécie mais abundante na RFAD ocorreu em média a 1.7 m de altura sobre os forófitos, e, se considerada apenas a fase adulta, a espécie ocorreu a 5.7 m. Este resultado se iguala ao padrão registrado por Jácome *et al.* (2004) na Colômbia, incluindo somente indivíduos adultos, e, onde esta que também foi a mais abundante no gênero, ocorreu em média a 5.6 m no gradiente vertical.

No entanto, Ray (1992) considera *P. fragrantissimum* como uma escaladora média-alta, que atinge uma altura média antes de se tornar séssil. Este padrão foi confirmado por Hernández-Rosas & Carlsen (2003) em um estudo na Amazônia Venezuelana, visto que esta foi registrada entre 19 e 20 m de altura, ocorrendo somente na parte superior dos fustes até a copa das árvores. Assim como, registrado por Quaresma *et al.* (2018) na Amazônia central onde a espécie ocorreu entre 6 e 18 m de altura na floresta de igapó. As diferenças entre estes resultados e o presente estudo, certamente se devem ao fato dos estudos anteriores incluírem somente indivíduos adultos na amostragem.

Na RFAD *P. fragrantissimum* apresentou uma amplitude de distribuição vertical de 25.4 m, o que revelou sua alta capacidade como planta escaladora. Esta ocorreu em todas as zonas dos forófitos incluindo desde as duas regiões no fuste até a copa, o que pode demonstrar uma semelhança entre os padrões observados. Isto pode estar relacionado a alta plasticidade, aos múltiplos padrões de desenvolvimento do caule, e ao método de locomoção extremo através de flagelos que são característicos nesta espécie (Croat 1978, 1997; Ray 1990, 1992). Além disso, foi reportado por Hernández-Rosas (1999) na Amazônia Venezuelana que esta apresenta associação com ninhos de formigas, o que pode facilitar sua ocorrência mais ampla.

Em discrepância com a altura média de ocorrência típica registrada em *Philodendron* na RFAD nos primeiros metros do solo na floresta, surpreendentemente, a maioria das espécies apresentou valores muito elevados em relação a amplitude média de distribuição vertical na floresta. Enquanto a minoria apresentou limites mais estreitos na ocorrência vertical. Desse modo, enquanto muitas espécies do gênero na RFAD demonstraram que

podem ocorrer em uma faixa mais longa no gradiente vertical (mais tolerantes ou generalistas quanto à altura), algumas foram mais especialistas em uma faixa mais restrita de altura.

Neste sentido, Grubb *et al.* (1963) explicam que as espécies escaladoras heliófitas ocorrem em locais ensolarados na parte alta da copa das árvores, enquanto as esciófitas tem um limite superior para a ocorrência, que é na base da parte superior das copas das árvores (ca. 21-24 m acima do solo). Esta heterogeneidade na distribuição vertical nas espécies pode ser determinada por um gradiente de adaptação entre as espécies (Mantovani 1999, Jácome *et al.* 2004).

Para Hernández-Rosas (2000) as espécies com intervalo de distribuição amplo são capazes de explorar diferentes estratos com ampla tolerância a condições microclimáticas distintas. Haro-Carrión *et al.* (2009) registraram o gradiente vertical em quatro espécies de *Philodendron* em florestas de planície naturais e em plantações de cacao no Equador. Os autores registraram que igualmente alta amplitude de distribuição nestas espécies, e apenas uma destas apresentou maior abundância na copa. No entanto, os autores não fizeram distinção entre as formas de vida epifíticas, o que dificulta a compreensão e diferenciação dos padrões individuais e específicos, e, a comparação dos resultados.

A alta amplitude genérica registrada na RFAD é comparável à registrada por Nieder *et al.* (2000) na Amazônia Venezuelana, onde o gênero ocorreu entre 0.5 e 22 m de altura na floresta. Assim como, no Brasil por Mantovani (1999) na Floresta Atlântica, onde as três espécies do gênero avaliadas apresentaram amplitude de 14 a 24 m, e, por Quaresma *et al.* (2018) que registraram *P. acutatum* apresentando alta amplitude na distribuição vertical (15 m). Uma distribuição vertical ampla também foi citada para algumas espécies do gênero por Kelly (1985) em uma floresta montana baixa na Jamaica.

Entretanto, a distribuição vertical ampla das espécies em *Philodendron* não é um consenso entre os estudiosos. Nesta perspectiva, é sugerido que o padrão de distribuição vertical em nível genérico é diferenciado de outros gêneros epifíticos nas florestas na região da bacia Amazônica, pois é predito que as espécies têm a altura de ocorrência considerada restrita aos primeiros metros do solo nas florestas, e o hábito generalista não é reconhecido nestas (Nieder *et al.* 1999; Engwald *et al.* 2000).

Neste sentido, não é esperado que as espécies em *Philodendron* se distribuam formando um gradiente vertical acentuado nas florestas. Porém, os achados neste estudo detalhado revelaram que existem diferenças significativas na organização espacial/temporal vertical entre estas espécies nesta floresta, sendo possível observar a formação de um

gradiente na distribuição vertical no gênero. O que sugere um particionamento vertical fino de nichos intra e interespecífico entre estes táxons nesta floresta. Este padrão de distribuição diferencial sugerindo separação e diferenciação de nichos verticais é frequentemente citado para as espécies epifíticas (Johansson 1974; Gentry & Dodson 1987a, 1987b; ter Steege & Cornelissen 1989; Benzing 1990; Krömer *et al.* 2007; Wagner *et al.* 2013; Woods *et al.* 2015; Petter *et al.* 2016), como também, foi anteriormente proposto por Jácome *et al.* (2004) para Araceae, incluindo espécies de *Philodendron*.

Porém, Nieder *et al.* (2000) não acharam diferenças significativas na altura média de ocorrência entre as três espécies mais abundantes no gênero na Amazônia Venezuelana, incluindo *P. fragrantissimum* e *P. hylaeae*. Em controvérsia, na RFAD estas duas espécies apresentaram formas de vida distintas, e se diferenciaram claramente, tanto no habitat de regeneração, na altura média de ocorrência geral, como também, na altura ótima nas diferentes fases ontogenéticas.

A diferenciação e a segregação vertical de espécies do gênero observada na RFAD sugerem que existem diferenças não só na altura média de ocorrência das espécies, mas também, diferenças na sua tolerância (*e.g.* no quão longa é a faixa de altura na qual uma espécie pode ocorrer). A distribuição epifítica diferencial nos estratos verticais é frequentemente citada como o resultado de um balanço entre os requerimentos de luz e umidade nas espécies (Hernández-Rosas 2000).

A altura ótima de ocorrência ou preferencial de uma espécie epifítica em uma floresta, se refere a sua ocorrência típica em um determinado intervalo de altura particular, ou em alguma região vertical específica dos forófitos. Desta forma, Benzing (1990) explica que a espécie demonstra ter adaptações ou estratégias específicas para viver em um estrato vertical com um conjunto particular de condições microclimáticas, ou é restrita a certo estrato por competição com outras espécies competitivamente superiores. Enquanto a ausência ou raridade de uma espécie em determinado estrato vertical é tida como uma evidência de que as condições microclimáticas ou competitivas, não são adequadas para a existência dessa espécie nesta posição ao longo do gradiente vertical na floresta (Zimmerman & Olmsted 1992; Ruíz-Cordova *et al.* 2014).

De acordo com Nieder *et al.* (1999) a altura ótima para a ocorrência de uma espécie epifítica nas florestas, corresponde às suas adaptações fisiológicas e mecânicas ao epifitismo. Para os autores, esta preferência por micro-habitat demonstra ser determinante para a formação de um gradiente vertical na distribuição das espécies epifíticas neotropicais. Isto

indica que as variações nos gradientes verticais de luz e umidade mesmo em intervalos estreitos de altura na floresta na RFAD, podem ser determinantes dos padrões de distribuição vertical diferencial das espécies e dos indivíduos em *Philodendron*.

Em oposição aos resultados obtidos sobre a distribuição vertical em *Philodendron* na RFAD, os achados de alguns estudos diferem deste padrão comum na ocorrência do gênero nas florestas neotropicais. Em um estudo em uma floresta de planície na Amazônia Oriental, Pos & Slegers (2010) registraram a maior riqueza e abundância do gênero nos estratos superiores e na copa das árvores.

As divergências entre os resultados deste estudo e os registrados por Pos & Slegers (2010), podem estar relacionadas ao fato da amostragem anterior ter sido realizada com baixo esforço amostral, em poucas árvores selecionadas (10 ind.), onde foram incluídos poucos indivíduos do gênero (39 ind.). Além disso, as disparidades registradas possivelmente podem estar relacionadas as diferenças no delineamento e na escala amostral, como também, climáticas, estruturais e na composição florística entre as florestas estudadas. Cabe ressaltar ainda, que *P. melinonii* foi a espécie mais abundante registrada pelos autores, e, segundo citado por Gibernau *et al.* (2000), esta é tipicamente adaptada as alturas mais elevadas e aos ambientes mais secos nas florestas.

Similarmente, ter Steege & Cornelissen (1989) em um estudo sobre a distribuição e ecologia de epífitas em uma floresta de planície na região da Guiana, registraram as três espécies de *Philodendron* amostradas (*P. insigne*, *P. callosum* e *P. pedatum*) ocorrendo em alturas elevadas e na copa das árvores. Contudo, considerando a nível de espécie, estas também foram registradas na RFAD, e, com exceção de *P. pedatum*, igualmente apresentaram a altura de ocorrência elevada, sendo que foram típicas nos estratos superiores, o que coincide com o padrão anteriormente citado. Porém, o padrão ocorrente no gênero mencionado pelos autores, foi tido com base em poucas espécies e indivíduos, além disso, foram observados somente indivíduos na fase de adultos. Isto pode estar envolvido nesta divergência específica.

Segundo Kelly (1985) as espécies que ocorrem nos estratos médio e superior apresentam adaptações evidentes para a conservação de água. Estas espécies habituadas aos ambientes com condições xéricas no dossel apresentam adaptações morfo-fisiológicas como suculência, deciduidade, cutícula espessa e crescimento formando cestas de liteira ou húmus, o que permite o seu estabelecimento em alturas mais elevadas nas florestas (Benzing 1989; Mantovani 1999; Jácome *et al.* 2004; Silveira & Lasso 2016).

De acordo com Mantovani (1999) as espécies no gênero demonstraram uma tendência ao aumento na espessura das folhas, cutícula, esclerofilia e na suculência ao longo do caminho vertical na floresta. Em vista disso, a disponibilidade de um arcabouço de adaptações e estratégias vegetativas em *Philodendron* (Benzing 1987, 1990) além da flexibilidade para modificações nestas características (Mantovani 1999; Mantovani *et al.* 2018), podem promover a ocorrência de algumas espécies em posições mais elevadas ao longo do gradiente vertical na floresta na RFAD. Embora não configure um padrão comum no gênero, Croat (1985, 1994) afirmou que algumas espécies ocorrem em posições muito altas na copa das árvores onde há mais luz disponível.

No extremo superior do gradiente vertical na floresta *P. goeldii* se destacou dentre as demais espécies no gênero, pois foi comumente registrada na copa das árvores e em alturas elevadas nesta floresta. Além disso, apresentou a maior altura média de ocorrência na RFAD. Este padrão registrado concorda com as afirmações de Mayo (1991) e de Croat (1997b) onde os autores descrevem que esta usualmente ocorre nas maiores alturas no dossel. Assim como, Sakuragui *et al.* (2018), que ressaltam que todas as espécies existentes neste subgênero têm uma preferência notável por habitats abertos e a capacidade de tolerar um certo grau de seca. Como também, corrobora com os resultados obtidos por Pos & Slegers (2010) no Estado do Pará, onde os autores registraram *P. solimoesense* A.C. Sm. que é outra espécie deste subgênero com ocorrência prevista na região da Amazônia, somente em alturas elevadas e na copa média dos forófitos.

*P. callosum* também se destacou em relação à altura média de ocorrência na RFAD. Este resultado corrobora o registro no estudo de ter Steege & Cornelissen (1989), pois esta espécie ocorreu somente no dossel médio na floresta. A espécie foi considerada por Croat (1988, 1997b) como uma hemiepífita escaladora que frequentemente ocorre alto no dossel, típica em áreas expostas. Enquanto Croat & Lambert (1986) afirmam que esta espécie é tipicamente terrícola com caule prostrado, ou epífita frequentemente crescendo em áreas abertas em pleno sol. Segundo descrito por estes autores *P. callosum* se caracteriza pelas folhas fortemente oblongo-elípticas e coriáceas. Além disso, neste estudo apresentou a estratégia de formar roseta e cesta de liteira. Para Mantovani (1999) isto provavelmente contribui para o sucesso em ambientes méxicos e xéricos em alturas superiores na floresta.

Os resultados obtidos neste estudo demonstraram que a variabilidade e as diferenças intra e interespecíficas na ascensão vertical nestas espécies são muito mais pronunciadas e significativas do que eram previstas na literatura disponível. Este importante achado confirma

o alto potencial destas espécies epifíticas escaladoras predito por Gentry (1991). Além disso, confirma a proposição de Benzing (1987, 1990) e de Ray (1992) de que o hábito do caule escandente confere a estas plantas a possibilidade de se movimentar e ascender em altura, a fim de buscar condições mais adequadas ou locais mais favoráveis para o seu desenvolvimento sobre os seus forófitos, o que possivelmente promove a alta amplitude de distribuição vertical destas espécies nesta floresta.

A partir do particionamento taxonômico na altura média de ocorrência das espécies na RFAD foi detectado um padrão na distribuição vertical do gênero na floresta. Desta forma, foi possível demonstrar indiretamente até mesmo para um grupo de plantas tão plástico, complexo e diverso como em *Philodendron*, o provável efeito dos gradientes abióticos verticais como por exemplo a luz e a umidade, na altura ótima na organização vertical destas espécies. Entretanto, semelhante ao que foi registrado por Sanger & Kirkpatrick (2017b), o particionamento distinto de espécies relacionadas taxonomicamente ao longo de gradientes microambientais verticais, parece ter refletido apenas parcialmente a variação em suas características ecomorfológicas, e, com isso, a maior parte da variação na altura média de ocorrência das espécies não foi explicada neste estudo.

Diante disso, nossos resultados apontam a necessidade de investigações futuras em estudos complementares com as espécies de *Philodendron*, sobre quais são os atributos morfofisiológicos e funcionais a nível individual e específico, que permitem a maior aptidão em alturas mais elevadas, conferem vantagem na amplitude de ocorrência, assim como, explicam a diferenciação do gênero na distribuição ao longo dos gradientes verticais nas florestas.

#### **4.2.2. Efeito das formas de vida epifíticas nos padrões de distribuição vertical nas espécies e nos indivíduos em *Philodendron***

Neste estudo a investigação sistemática e individual das formas de vida em *Philodendron* permitiu a comprovação da existência de um padrão taxonômico rigoroso na ocorrência do epifitismo nas espécies no gênero. As evidências reunidas neste estudo demonstram que todas as variações no epifitismo ocorrem a nível genérico, mas, a nível de espécie, as formas de vida são conservadas. Este resultado revela que a alta flexibilidade ecológica e morfofisiológica no gênero, não se estende a origem nas vias de regeneração no hábito epifítico nestas espécies. No entanto, estes achados se opõem a predição de Moffet



(2000) e de Zotz (2013a,b) que questionam a ocorrência ampla do epifitismo nos representantes do gênero.

Foi possível reconhecer padrões de ocorrência vertical e separar grupos de espécies por formas de vida epifíticas no gênero. Em concordância com a afirmação de que embora seja difícil de serem categorizadas (Croat 1985, Hoolbrok & Putz 1996a; Moffet 2000; Zotz 2013a,b; Canal *et al.* 2018), isto demonstra que desconsiderar as variações e diferenças no epifitismo nestas espécies, remete a parcialidade frente a complexidade nas estratégias de vida nestas plantas escaladoras e competidoras eficazes.

Nosso modelo previu uma tendência de mudança na distribuição vertical entre as formas de vida epifíticas em *Philodendron* da base do fuste dos forófitos até as alturas mais elevadas no dossel da floresta, sugerindo que uma parte da variação observada na altura de ocorrência típica das espécies pode ser atribuída as diferenças na composição dos grupos funcionais no gênero. Neste contexto, a estratificação vertical observada sugere a separação de nichos em função das formas de vida epifíticas, possivelmente em resposta às condições microambientais nesta floresta. Este padrão foi anteriormente predito por Croat (1988).

As evidências reunidas neste estudo apoiam a proposição de Jácome *et al.* (2004) já que os autores atribuem a distribuição vertical diferencial das espécies no gênero, à influência das formas de vida epifíticas. O que para eles, similarmente, revela a separação de nichos epifíticos. Como também, reforçam a conclusão de Nieder *et al.* (2001), de que as diferenças entre os hábitos de vida nestas espécies em termos de requerimentos ecológicos e reprodução, podem conduzir a distintos padrões espaciais nas florestas.

O padrão de distribuição vertical diferencial nas três formas de vida epifíticas em *Philodendron* observados na RFAD, também está de acordo com os resultados obtidos por Rogalski *et al.* (2016), em um estudo sobre a distribuição espacial de Araceae em uma floresta sub-montana no Estado de Santa Catarina. Onde foram amostradas três espécies do gênero representando os três grupos funcionais epifíticos. Similarmente, a espécie trepadeira nômade foi registrada nos primeiros metros do solo (entre zero e 6 m), e a espécie hemiepifítica ocorreu no estrato médio e superior da floresta (entre 14 e 16 m). Entretanto, o padrão da espécie epifítica diferiu do registrado no presente estudo, pois esta ocorreu principalmente nos primeiros metros do solo na floresta.

A ocorrência vertical diferencial nos três grupos funcionais em *Philodendron* na floresta na RFAD está em consonância com o padrão de distribuição vertical encontrado por Mantovani (1999) em um estudo na Floresta Atlântica no Estado do Rio de Janeiro, onde

foram incluídas duas espécies do gênero, sendo uma epífita e uma hemiepífita. O autor avaliou as adaptações morfofisiológicas das espécies ao dossel. Neste, as diferenças na altura média de ocorrência das espécies igualmente foram relacionadas às variações no epifitismo.

Similarmente, muitos autores atribuem a altura média típica e os intervalos de ocupação de cada espécie epifítica de diferentes táxons ao longo do gradiente vertical dos forófitos, ao seu conjunto de características morfológicas, ecofisiológicas, funcionais, e, hábitos de crescimento (Kelly 1985; Nieder *et al.* 1999, 2000; Hernández-Rosas 1999; 2000; Acebey & Kromer 2001; Hernández-Rosas & Carlsen 2003; Magalhães & Lopes 2015).

Este conjunto de características é frequentemente utilizado para inferências sobre as formas de vida epifíticas nestas espécies. Assim como, para explicar os padrões diferenciais na distribuição vertical específicos e individuais destes táxons nas florestas (Kelly 1985; Mantovani 1999; Nieder *et al.* 1999; 2000; Benavides *et al.* 2005; Mantovani *et al.* 2018). Por outro lado, foram poucas vezes testados os efeitos diretos das distintas formas de vida epifíticas na distribuição vertical nestas assembleias, e ainda, nunca foram anteriormente avaliados em nível genérico e específico em *Philodendron* em grande escala.

Neste estudo os grupos funcionais em *Philodendron* demonstraram preferências significativas por microambientes diferentes e definidos ao longo do gradiente vertical, o que parece estar intimamente relacionado com as diferenças na história de vida, características morfofisiológicas e nas estratégias vegetativas. Os padrões na ocorrência do epifitismo registrados na floresta na RFAD revelaram que as espécies apresentam diferenças naturais evidentes na sua biologia e na forma de regeneração, que correspondem as categorias funcionais teóricas.

Na distribuição vertical em *Philodendron* as espécies formaram agrupamentos nos intervalos de altura na área de estudo, o que sugere que as características individuais e específicas, tais como: morfológicas, funcionais e/ou ecológicas das espécies, possivelmente podem ser compartilhadas por conjuntos de espécies com atributos semelhantes, que permitem a ocorrência frequente destas plantas em determinada localização sobre os forófitos.

De acordo com Benzing (1990) e Nieder *et al.* (1999) o hábito de vida epifítico requer características vegetativas e reprodutivas especializadas, para adquirir, processar e usar os recursos escassos no dossel, visto que a água e a irradiação tendem a ser os fatores mais limitantes na determinação da distribuição para estas plantas (Zotz & Hietz 2001; Zotz 2016). Muitos autores citam que determinados traços fisiológicos e morfológicos lhes permitem

prosperar na ausência de conexão com o solo (Schimper 1884; Madison 1977; Benzing 1990; Hoolbrok & Putz 1996a; Silveira & Lasso 2016; Zotz 2016).

Para Benzing (1990) as espécies que ocorrem nos estratos intermediários e superiores de altura, nas primeiras bifurcações do tronco e nas ramificações principais da copa, tem aparência xeromórfica e possíveis adaptações às condições microclimáticas flutuantes. Nestes ambientes onde a radiação e as variações na umidade relativa são comuns, as espécies possivelmente sejam obrigadas a fazer ajustes para a captação dos nutrientes esporádicos disponíveis, como também, para resistir a seca. O autor cita ainda, que estas espécies exibem características associadas ao estresse hídrico ou nutricional.

Na área da RFAD com excessão de *P. goeldii* a única espécie registrada que apresentou a altura média de ocorrência mais elevada ao longo do gradiente vertical, foi *P. insigne*, a qual pertence ao grupo funcional das epífitas verdadeiras. A ocorrência do epifitismo obrigatório nesta espécie também foi registrada na RFAD por Soares & Mayo (1999), assim como, por Boelter *et al.* (2014). Não só, mas também, por Mori *et al.* (1997) e, por Gibernau *et al.* (2007, 2008) na Guiana Francesa, onde os autores citam que, as suas raízes são habitadas por uma variedade de espécies de formigas, sendo que estas interações podem ser intermediárias entre não obrigatórias, e, obrigatórias e específicas.

De acordo com Morales-Linares *et al.* (2017), as plantas parecem ser favorecidas pela estabilidade, proteção e interações nutricionais que são oferecidas pelos jardins de formigas (AGs), comumente registrados nos estratos superiores nas florestas. A presença de nectários extraflorais (EFNs) foi registrada no pecíolo de *P. insigne* por Gonçalves-Souza *et al.* (2016), que são estruturas que atraem formigas para serem utilizadas para proteção contra herbivoria. Além disso, as formigas são potenciais dispersoras de sementes em *Philodendron* (Madison 1979c; Croat 1997). Dessa forma, como as associações mirmecófitas são típicas em *P. insigne* (Croat 1997; Gibernau *et al.* 2007), parece ser atribuível a esta dependência mutualística, a sua eficiência e ampliação na capacidade para colonizar diferentes ambientes e os estratos superiores ao longo do gradiente vertical dos forófitos na floresta na RFAD.

O resultado de um padrão de distribuição vertical da espécie epifítica em alturas superiores registrado na RFAD está em conformidade com a expectativa para este grupo funcional entre os táxons epifíticos de forma geral. Também está em consonância com a predição de Mantovani (1999) sobre a distribuição vertical nesta forma de vida em outras espécies do gênero. Entretanto, difere de Croat (1988), o qual afirma que as epífitas em *Philodendron* que ocorrem muito elevadas no dossel são incomuns, tanto pela fraca

capacidade para tolerar os efeitos da seca, como pela dificuldade de adquirir nutrientes. Isto foi confirmado por Rogalski *et al.* (2016), pois uma espécie epifítica do gênero foi registrada pelos autores ocorrendo somente nos primeiros metros do solo até 8 m de altura na floresta.

A ocorrência típica de *P. insigne* em alturas mais elevadas, assim como, a sua alta amplitude vertical registrada neste estudo, está em consonância com a narrativa de Croat (1997b) para esta espécie. O autor considera esta como uma planta epifítica típica em alturas superiores e no dossel, mas, algumas vezes podendo ocorrer em estratos mais baixos na floresta. Esta é uma epífita amplamente distribuída na Bacia Amazônica (Croat & Lambert 1986), e o seu sucesso no epifitismo completo e obrigatório em alturas superiores pode estar relacionado ao seu hábito de crescimento do caule. Esta apresenta o crescimento acaulescente e sésil, onde os internós são curtos e a disposição das folhas forma uma “roseta”, que funciona como uma cesta de liteira (Croat 1988; Soares & Mayo 1999).

Além do hábito rosulado e um caule densamente enraizado *P. insigne* exibe folhas coriáceas e oblanceoladas (Croat 1997; Croat & Lambert 1986; Mayo *et al.* 1997). De acordo com Sheridan (1994), este arranjo rosetado funciona como um funil, o que confere competência oligotrófica, pois permite a captura e a retenção de água e de nutrientes escassos no dossel. Resultado similar foi registrado por ter Steege & Cornelissen (1989) em um estudo na Guiana, onde os autores registraram esta espécie ocorrendo somente nos estratos superiores de altura, no dossel inferior nas bifurcações na copa das árvores. Portanto, este conjunto de características parece promover o seu estabelecimento e a sua sobrevivência bem-sucedidos nos variados estratos epifíticos na floresta na área de estudo.

Em paralelo, a ocorrência das espécies hemiepifíticas em *Philodendron* registrada em alturas intermediárias na floresta na RFAD, corresponde aos achados de outros estudos anteriores (Pos & Slegers 2010; Mantovani 1999; Rogalski *et al.* 2016). Este resultado pode estar relacionado ao fato das espécies neste grupo funcional exibirem inúmeras adaptações morfofisiológicas e anatômicas, particularmente necessárias na fase de desenvolvimento em suspensão, quando vivem como plantas epifitas.

Entretanto, em contraste com às espécies epifíticas, as hemiepifíticas foram menos investigadas em diferentes âmbitos pelos estudiosos. Embora alguns autores citem que é esperado um alto grau de plasticidade fisiológica no desenvolvimento nestas plantas (Kelly 1985; Mantovani 1999) para lidarem com as mudanças radicais em seu ambiente de enraizamento. Sendo que isto, segundo Holbrook & Putz (1996a,b) permite que as plantas

primeiro sobrevivam aos rigores do habitat epifítico, e, posteriormente, compitam com outras plantas pelos recursos no solo.

O ciclo de vida natural no grupo funcional hemiepifítico inclui tanto uma fase epifítica, quanto uma fase terrestre, onde dois padrões de crescimento muito distintos são mostrados pelas espécies (Putz & Holbrook 1986; Croat 1988; Williams –Linera & Lawton 1995; Meyer & Zotz 2004). Desta forma, estas plantas devem passar por uma transformação na forma de crescimento de epífita a “arbórea” (com raiz alimentadora conectada com o solo).

Segundo Holbrook & Putz (1996a,b) é na fase epifítica que ocorre a principal restrição na história de vida das hemiepífitas. Os autores explicam que o hábito epifítico não é uma forma de crescimento alternativa ou opcional para a maioria destas espécies, mas sim uma fase necessária no desenvolvimento de um indivíduo reprodutivamente maduro. Neste sentido, Putz *et al.* (1995) citam que o padrão esperado é de sucesso nesta conexão com o solo, para a maturação e para a reprodução. Muitas destas espécies conseguem aumentar seu acesso aos recursos desenvolvendo raízes alimentadoras que crescem em direção para o solo, onde estes são mais abundantes na floresta (Putz & Holbrook 1986; Patiño *et al.* 1999).

Em contrapartida, a ausência eventual, transitória ou até mesmo obrigatória de conexão terrestre em algumas espécies hemiepifíticas é prevista e aceita na biologia destas plantas (Kress 1986; Croat 1985, 1988, 1997; Mayo 1986; Benzing 1990; Gentry 1991; Williams-Linera & Lawton 1995; Holbrook & Putz 1996a,b). De modo que, a eventualidade individual na conexão com o solo, não deve ser determinante para a classificação da forma de vida hemiepifítica nestas espécies, mas sim, a sua capacidade de estabelecerem esta conexão.

Inclusive o estudo de Meyer & Zotz (2004) revelou que as raízes alimentadoras aéreas nas hemiepífitas só eventualmente estabelecem uma conexão com o solo. Para Todzia (1986), isso ocorre pelo fato destas plantas crescerem muito lentamente por anos, antes de serem grandes o suficiente para enviarem raízes para o chão. Neste sentido, Meyer & Zotz (2004) e Patiño *et al.* (1999) consideram que as diferenças nas estratégias de crescimento e sobrevivência das raízes aéreas alimentadoras, podem representar um grande desafio para a ocorrência vertical destas espécies.

Enquanto Kelly (1985) explica que as raízes âncoras (grampiformes) que são bem desenvolvidas nas hemiepífitas além de servirem para a adesão e ascensão vertical, são aptas para a absorção suficiente de água e de nutrientes para manter a planta madura por períodos prolongados e indefinidos. Desse modo, os padrões de distribuição vertical das espécies neste grupo funcional podem não necessariamente estar relacionados as conexões terrestres, mas

sim, as diferenças na performance nos traços funcionais relacionados a fase epifítica nestas plantas. As adaptações e estratégias aos ambientes no dossel incluem a estrutura foliar e as relações hídricas nas plantas.

Muito autores citam que a maioria das hemiepífitas é no mínimo um pouco xeromórfica, as folhas têm cutículas espessas, menor densidade estomática, capacidade eficiente de armazenamento de água na hipoderme e maior área foliar (Putz & Holbrook 1986; Williams-Linera & Lawton 1995; Holbrook & Putz 1996a). Seguindo este contexto, Mantovani (1999) comprovou que os atributos estruturais foliares como a espessura da cutícula, configuram adaptações importantes para o sucesso no epifitismo e na distribuição vertical nestas espécies do gênero.

Assim como ocorre nas espécies hemiepifíticas em *Philodendron*, nas trepadeiras nômade as plantas também apresentam a necessidade de se adaptarem a dois momentos e ambientes muito distintos ao longo do seu ciclo de desenvolvimento nas florestas. Porém, isto ocorre exatamente em um fluxo espacial e temporal inverso nesta forma de vida. Embora ambas tenham apresentado uma tendência a ascensão vertical aos forófitos, as trepadeiras nômade apresentaram a altura ótima de ocorrência nos primeiros metros do solo na RFAD.

A ocorrência das espécies trepadeiras nômade nos ambientes mais sombreados e úmidos, na porção inferior no gradiente vertical dos forófitos registrada neste estudo, corrobora com o padrão citado por Freiberg (1997), pois o autor cita que estas raramente buscam alturas elevadas e microambientes secos e mais expostos no dossel. Este resultado também está em consonância com o padrão descrito na literatura para outras espécies no gênero representantes deste grupo funcional (Kelly 1985; Acebey & Kromer 2001; Quaresma & Jardim 2014; Magalhães & Lopes 2015). Assim como, está em consenso com os resultados obtidos por Rogalski *et al.* (2016), que explicaram o padrão vertical na ocorrência destas plantas a partir das estratégias específicas típicas nesta forma de vida. Como também, pode ser resultado da ausência de outras adaptações necessárias aos estratos epifíticos superiores ao longo do gradiente vertical nos forófitos.

Após escalarem o forófito e frequentemente perderem a sua conexão inicial basal do caule com o solo, estas espécies necessitam se comportar como epífitas verdadeiras durante períodos ainda incertos e desconhecidos. Neste contexto, Croat (1988) explica que as espécies neste grupo funcional usualmente apresentam um caule não frondoso que funciona como suporte, no entanto, esta forma de crescimento não permite muito acúmulo de detritos e liteira. O que segundo o autor, explica o fato destas serem bem menos sucedidas no armazenamento

de nutrientes, e, conseqüentemente, mais restritas quanto à altura de ocorrência na distribuição vertical nas florestas.

Segundo Simmonds (1950) estas espécies em geral são mais comuns nos troncos do que nas copas das árvores, devido a existência de um limite fisiológico para a escalada imposto pela dificuldade de manutenção da conexão vascular adequada entre as folhas e a raiz. De acordo com o autor, é provável também que elas não tenham tempo para alcançarem as copas, devido as taxas de crescimento muito lentas. Além disso, o autor acrescenta que o processo de subida está sujeito a inúmeros riscos de acidentes e de danos às plantas.

A mudança do hábito terrestre para epifítico durante a ascensão vertical nas espécies trepadeiras nômades, é seguida por modificações morfológicas externas e profundas no corpo vegetativo, um tipo de crescimento denominado alomórfico (metamórfico) (Ray 1987, 1990, 1992). Ray (1986) cita que nesta transição ocorrem mudanças nos componentes estruturais nas plantas, tais como: um número indeterminado de segmentos no caule, os internós se tornam gradualmente mais curtos e grossos, além de alterações progressivas no tamanho e na forma das folhas e dos internós.

Além destas, Mantovani *et al.* (2018) afirmam que ocorrem mudanças morfofisiológicas e anatômicas e aumento da plasticidade no nível foliar, que são importantes ajustes para os gradientes abióticos verticais variados nas florestas. O que incluem o aumento da área foliar, suculência, espessura do mesófilo e do poro estomático. Estas transformações estruturais podem otimizar o forrageamento por luz e o fluxo de água na planta, minimizando os problemas impostos pelo crescimento vertical. De acordo com Hernández-Rosas (2000) a verticalidade dos troncos dos forófitos é limitante para o desenvolvimento de outros grupos funcionais, mas, favorece a escalada e o estabelecimento para as trepadeiras nômades.

Segundo Putz & Holbrook (1986) durante a fase epifítica as raízes aéreas adventícias dimórficas são responsáveis tanto pela escalada, quanto pela captação de nutrientes e de água do fluxo descendente no caule dos forófitos. Pois a presença de tricomas nestas raízes indica o potencial para absorver água e nutrientes que escorrem pelos troncos (Benzing 1990; López-Portillo *et al.* 2000; Mantovani *et al.* 2017). Além disso, de acordo com López-Portillo *et al.* (2000) e Filartiga *et al.* (2013), os caules têm uma função complementar em períodos de estresse de água, como nas fases epifíticas nestas plantas, ou ainda, quando as raízes alimentadoras são embolizadas ou danificadas, então as plantas podem usar a água estocada nos caules suculentos, para a sua manutenção e sobrevivência.

Inclusive Andrade & Mayo (2000) citam que são previstas variações no ciclo de crescimento, diferenças na ecologia reprodutiva, além de diferenciação na habilidade móvel nas trepadeiras nômades, o que pode representar uma diferenciação de nichos verticais entre espécies com esta mesma forma de vida epifítica. A diferenciação estreita de nichos entre as espécies de trepadeiras nômades pode ser observada na RFAD.

Em contrapartida ao padrão geral registrado para a maioria destas espécies nos primeiros metros do solo na RFAD, algumas (*P. platypodum*, *P. pulchellum* e *P. tortum*) apresentaram altura média de ocorrência maior do que 5 m, e ainda, alta amplitude de distribuição vertical, o que revelou a eficiência destas como plantas escaladoras nesta floresta. Na Amazônia oriental no Estado do Pará, Pos & Slegers (2010) também registraram *P. platypodum* ocorrendo em altura elevada somente na copa de uma árvore na área de estudo. Enquanto uma alta amplitude na distribuição vertical nas trepadeiras nômades foi também prevista por Ray (1979), pois o autor afirmou que as espécies podem sair do solo e alcançar até 30 m de altura.

Para Mantovani (1999) e Mantovani *et al.* (2018) a faixa de ocorrência na distribuição e a estratificação vertical nestas espécies, aparentemente depende da plasticidade morfofisiológica e anatômica individual nos traços funcionais foliares, para ajustar no forrageamento por luz às condições variáveis no dossel nas florestas. De acordo com os autores, a plasticidade fraca no contexto do comportamento de escalada e adaptação à luz, pode impedir uma espécie de alcançar os locais mais altos e mais expostos do dossel, onde as espécies com maior plasticidade são encontradas. Já que, segundo Petter *et al.* (2016), as espécies que podem ajustar suas características foliares ao ambiente, conseguem potencialmente ocupar maiores faixas verticais.

Diante disso, as espécies que apresentaram a maior amplitude na distribuição vertical e que foram registradas em alturas ótimas mais elevadas na RFAD, possivelmente exibem adaptações específicas e eficazes para o estabelecimento e sobrevivência nestes ambientes epifíticos. Ou ainda, apresentam uma maior capacidade de ajustes nos traços funcionais conforme sugerido na literatura disponível.

Entretanto, embora a diferença na altura média típica dos grupos funcionais tenha sido significativa, o que demonstrou que as variações no epifitismo exercem um efeito na segregação vertical no gênero, os resultados deste estudo desafiam o senso comum, pois a maior parte da variação na altura média das espécies foi apenas marginalmente esclarecida pelo efeito das categorias teóricas.



É importante ressaltar que além das diferenças na composição funcional, outro fator que pode estar envolvido na determinação da faixa vertical ocupada pelas espécies nos distintos grupos funcionais epifíticos em *Philodendron*, é a estrutura filogenética da assembleia. Ou seja, é possível que os traços funcionais sejam mais conservados a nível taxonômico, do que a nível de formas de vida. Diante disso, outras características não sumarizadas na categorização das formas de vida epifíticas podem promover a ocorrência diferencial e as preferências específicas e individuais por determinadas alturas ou estratos verticais na floresta na RFAD.

Desse modo, a distribuição vertical diferencial observada no gênero possivelmente seja melhor explicada pela composição taxonômica e pelas adaptações morfo-fisiológicas individuais das espécies aos ambientes epifíticos. O que possivelmente, reflete as diferenças intra e interespecíficas nos requerimentos ecofisiológicos, na plasticidade morfofisiológica e na capacidade de ajustes nos traços funcionais ao longo dos gradientes verticais, conforme mencionado por Mantovani (1999) e Mantovani *et al.* (2018). Portanto, segundo sugerido por Petter *et al.* (2016), para o entendimento da ocorrência preferencial de uma espécie ou de uma assembleia epifítica ao longo dos gradientes verticais nas florestas, é fundamental testar experimentalmente aspectos dos traços funcionais, incluindo a variabilidade intra e interespecífica.

Além disso, de acordo com (Schmidt *et al.* 2001) para interpretar as possíveis correlações entre o comportamento ecofisiológico e as preferências de habitat nas espécies epifíticas escaladoras, como também, para esclarecer as tendências intraespecíficas e os padrões interespecíficos nas diferentes fases ontogenéticas. Assim como, entre os distintos grupos funcionais epifíticos na altura ótima de ocorrência nos estratos verticais nas florestas, é crucial considerar a importância das variações na fase de regeneração (Wagner *et al.* 2013), nas faixas de tamanho e ontogenéticas (Lorenzo *et al.* 2010), ou ainda, na capacidade diferencial de ajustes morfofisiológicos aos microambientes variados no dossel (Mantovani 1999; Mantovani *et al.* 2018).

Como a maioria das espécies registradas em *Philodendron* na RFAD foi escaladora e com habilidade “móvel”, os padrões na distribuição ao longo do gradiente vertical provavelmente também refletem as variações temporais na altura média de ocorrência durante a ascensão vertical, no desenvolvimento destas plantas até a maturidade. O que pode influenciar a organização espacial vertical do gênero nesta floresta. Tendo em vista que, a variabilidade ontogenética e ecofisiológica individual nas distintas faixas de tamanho nas

espécies, pode estar correlacionada com os padrões de distribuição e com as preferências de habitat registrados na área de estudo.

#### **4.2.3. Efeito da interação entre formas de vida e fases ontogenéticas nos padrões de distribuição vertical nas espécies e nos indivíduos em *Philodendron***

As evidências reunidas neste estudo demonstram que em *Philodendron* o epifitismo nos distintos grupos funcionais ocorre em “movimento ao longo dos gradientes verticais dos forófitos” em uma escala espaço-temporal durante a ontogenia das espécies. Os resultados obtidos aqui demonstraram que no gênero os padrões de distribuição das espécies nos microambientes e nos estratos verticais na floresta na área da RFAD, podem ser majoritariamente explicados pelo efeito da interação entre as formas de vida e as fases ontogenéticas.

Os critérios usados para a classificação e distinção dos grupos funcionais no gênero, fundamentados no habitat de regeneração e nas conexões das plantas com o solo, a nível individual e específico, revelaram indícios claros e sólidos da disparidade substancial na história natural, na autoecologia e nos padrões de distribuição vertical existentes.

Os resultados obtidos neste estudo possibilitaram caracterizar a dissimilaridade na estratificação vertical entre as formas de vida nas espécies, desde a sua fase inicial de desenvolvimento, com diferenças acentuadas já na primeira posição ótima ao longo do gradiente vertical dos forófitos. Estes achados revelam que as diferenças entre as espécies hemiepifíticas e trepadeiras nômades na ocorrência em determinadas alturas ou estratos distintos na fase de regeneração, podem exercer um papel fundamental na distribuição destes grupos funcionais nas fases posteriores do seu desenvolvimento nesta floresta.

De modo que, as evidências reunidas neste estudo apoiam a hipótese de Grubb (1977), de que os padrões na ocorrência das espécies epifíticas escaladoras têm forte relação com os requisitos de regeneração (germinação e estabelecimento), inclusive podendo refletir na divisão do nicho posterior nos indivíduos adultos. Seguindo esta premissa, as diferenças no nicho de regeneração podem ajudar a explicar os padrões diferenciais na distribuição dos grupos funcionais ao longo do gradiente vertical observados na floresta na área de estudo.

A altura média em que as espécies nos distintos grupos funcionais em *Philodendron* ocorreram na fase de regeneração na RFAD, variou consideravelmente. Estes indícios sugerem que estas espécies enfrentam condições microambientais distintas nas fases iniciais

na sua ontogenia. Inclusive as divergências pronunciadas na segregação vertical na fase de regeneração nestas distintas formas de vida, parecem representar as particularidades nos requerimentos iniciais essenciais para o estabelecimento dos indivíduos, como também, nas suas estratégias para a vida “arbórea” sobre os forófitos. Sobre esta perspectiva Zotz (2013a) explicou que, enquanto as hemiepífitas e as epífitas compartilham localmente as fases ontogenéticas precoces críticas na germinação e no estabelecimento de plântulas, as trepadeiras nômades mostram uma ecologia e habitat diferente na fase de regeneração.

Por outro lado, embora a fase de regeneração nos distintos grupos funcionais em *Philodendron* na RFAD ocorra em estratos diferentes na floresta, foi detectado um padrão em comum para ambos: as plântulas ocorreram em alturas inferiores em relação aos indivíduos juvenis e adultos. Este padrão possivelmente está relacionado a disponibilidade de umidade ser um fator crucial para a germinação e estabelecimento inicial das plantas epifíticas de forma geral (Benzing 1990; Lorenzo *et al.* 2010; Wagner *et al.* 2013). Tendo em vista que o sucesso na germinação de sementes no gênero, é reduzido em função da luminosidade, fato que foi descrito por Benavides *et al.* (2013) em um estudo experimental na Colômbia. Isto pode representar que níveis elevados de umidade nas fases iniciais no desenvolvimento nestas espécies, são uma exigência unânime para a germinação e para o estabelecimento dos indivíduos na fase de plântulas no gênero.

Neste sentido, Wagner *et al.* (2013) em um estudo experimental no Panamá documentaram que a sobrevivência das plântulas (sendo incluídas espécies de Araceae (*Anthurium*) e de Bromeliaceae) diminuiu com o aumento da altura sobre o gradiente vertical. Em vista disso, os autores concluíram que a sensibilidade diferencial ao gradiente vertical de umidade durante a fase de regeneração de nichos, pode explicar a estratificação vertical nas espécies. Para estes estudiosos, a fase de regeneração pode esclarecer a ligação entre o efeito dos gradientes microclimáticos verticais e a segregação vertical destas espécies nas florestas.

Similarmente, Lorenzo *et al.* (2010) em estudo sobre as adaptações morfofisiológicas e anatômicas à vida no dossel em uma espécie de *Anthurium*, registraram que as plântulas apresentam menor suculência, esclerofilia e resistência à perda de água, em comparação com indivíduos juvenis e adultos. O que, segundo os autores indica uma maior susceptibilidade potencial as condições abióticas estressantes como a dissecação, na fase inicial do desenvolvimento da espécie.

Contudo, Lorenzo *et al.* (2010) argumentam que as variações nos mecanismos morfofisiológicos e anatômicos que permitem o sucesso epifítico e a distribuição no dossel,

podem depender do tamanho das plantas. E ainda, que estas não são igualmente distribuídas entre as distintas fases ontogenéticas. Os referidos autores explicaram ainda, que as mudanças ontogenéticas na anatomia e ecofisiologia relacionadas ao tamanho, afetam a performance e a sobrevivência das plantas no campo. Segundo os autores uma evidência disso, é que as plantas adultas apresentam baixa condutância epidérmica para perda de água e valores maiores de suculência e esclerofilia. Todos estes traços conferem alta resistência as plantas adultas para lidarem com os recursos escassos nas alturas superiores em direção ao dossel. Isto pode ajudar a elucidar as diferenças nos padrões de distribuição vertical durante a ontogenia em *Philodendron* na RFAD.

Nesta perspectiva, para Schmidt *et al.* (2001) e Zotz *et al.* (2001) o efeito da variação no tamanho durante a ontogenia, pode refletir distintos padrões individuais e intraespecíficos na distribuição vertical em uma espécie. Estes autores sugerem que condições ambientais idênticas impõem níveis de estresse diferentes a indivíduos maiores e menores. Isto leva a mudanças significativas nas propriedades fisiológicas de órgãos individuais, e, conseqüentemente, influenciam na localização de uma planta na floresta. O que pode esclarecer a ocorrência das plântulas em ambos grupos funcionais em *Philodendron*, em alturas inferiores ao longo do gradiente vertical na floresta na RFAD, em comparação com os indivíduos juvenis e adultos registrados.

Portanto, os resultados obtidos neste estudo podem estar associados a influência das mudanças individuais no tamanho durante a ontogenia e a variação natural distinta nestas espécies, em associação com as mudanças nas fases e nas formas na ocorrência do epifitismo nos distintos grupos funcionais no gênero.

A interação entre formas de vida e fases ontogenéticas indicou que as diferenças nos padrões de distribuição vertical entre as fases, ocorrem ao longo da ontogenia. Além disso, que as diferenças entre as formas de vida aumentam ao longo da ontogenia, e ainda, são maiores na fase adulta. Em vista disso, o percentual explicado neste estudo da variação na altura média de ocorrência individual nas espécies no gênero, também pode estar relacionado às variações ontogenéticas na altura durante a mudança reprodutiva de fase juvenil para adulto nas plantas. Considerando as fases juvenil e adulta, a altura média de ocorrência dos indivíduos diferiu fortemente entre as espécies hemiepifíticas e trepadeiras nômades.

Sendo que, as trepadeiras nômades mantiveram os padrões ótimos na altura média de ocorrência dos indivíduos nas fases mais avançadas do seu desenvolvimento, sempre muito inferiores aos registrados nas hemiepifitas. Desse modo, o percentual explicado reflete não só

as diferenças na altura de ocorrência na fase de regeneração entre os grupos funcionais, mas também, conforme sugerido por Gentry (1991), parece refletir as aptidões diferenciais das espécies para a escalada ao forófito, bem como, para a sobrevivência nos estratos verticais na floresta. Para Grubb (1977) isto ocorre em virtude das condições ótimas para o desenvolvimento nos distintos grupos funcionais serem diferentes nas distintas fases no ciclo de vida nestas espécies.

Com base em sugestões de estudos anteriores, as diferenças nos requisitos de luz e umidade entre as espécies em indivíduos juvenis e adultos (Benzing 1989; Mantovani 1999; Nieder *et al.* 2000; Zotz & Volrath 2003; Zotz & Schults 2008), podem ajudar a esclarecer a organização vertical diferencial ao longo da ontogenia nos distintos grupos funcionais em *Philodendron* registrada na RFAD. Como nas espécies escaladoras a intensidade de luz é o fator abiótico mais importante para a mudança de fase ontogenética e para a transformação de folhas juvenis para adultas (Ray 1987, 1992; Lee & Richards 1991; Mantovani 1999).

Por conseguinte, a tolerância e os requerimentos individuais e específicos nos distintos grupos funcionais em relação as variações na disponibilidade de luz ao longo dos gradientes verticais dos forófitos, também podem estar envolvidos na determinação dos padrões registrados neste estudo. Neste contexto, as diferenças na distribuição e na estratificação vertical entre as formas de vida registradas para o gênero neste estudo, podem estar associadas as diferenças na variabilidade intra e interespecífica nos traços funcionais entre estas espécies nas fases ontogenéticas posteriores do seu desenvolvimento.

Neste sentido, as mudanças ecofisiológicas e ontogenéticas em plantas juvenis e adultas em *Philodendron* foram citadas por Mantovani (1999), em um estudo sobre as adaptações morfofisiológicas foliares à vida no dossel em Araceae. O autor registrou diferenças estruturais nos padrões anatômicos foliares entre os indivíduos nos distintos grupos funcionais e nas diferentes fases de desenvolvimento das plantas. De acordo com o autor, no gênero as espécies demonstraram uma tendência ao aumento na espessura das folhas, cutícula e suculência ao longo do caminho vertical na floresta durante a ontogenia.

Sob esta perspectiva, Lee & Richards (1991) afirmam que as diferenças entre os estágios juvenil e adulto, mostram que as adaptações da forma juvenil às condições externas, são diferentes da forma adulta. Segundo estes autores as espécies escaladoras na fase de juvenis parecem mais adaptadas as condições de maior sombreamento. Esta afirmativa foi confirmada neste estudo em relação à preferência na altura média de ocorrência para ambas formas de vida, pois os indivíduos juvenis ocorreram em alturas significativamente inferiores

aos adultos nesta floresta. De acordo com Strong & Ray (1975) e com Mantovani (1999), isto pode ser explicado em razão das espécies em cada grupo funcional apresentarem diferentes requerimentos de luz nas fases juvenil e adulta. Além disso, outros autores acrescentam que as espécies têm requerimentos especiais e distintos para a produção das raízes alimentadoras (López-Portillo *et al.* 2000; Caleño-Ruiz *et al.* 2018).

Paralelamente, tanto as espécies hemiepifíticas como as trepadeiras nômades apresentaram uma tendência ao incremento substancial na altura média de ocorrência durante o seu ciclo de desenvolvimento na RFAD. Além disso, uma alta amplitude de distribuição ao longo da sua ontogenia. Isto confirmou a predição de Gentry (1991) sobre a habilidade singular, extraordinária e ampla entre as espécies no gênero, como plantas escaladoras especializadas nas florestas de planície neotropicais.

Neste sentido, com Lee & Richards (1991) afirmam que as espécies escaladoras passam por mudanças ao longo do seu desenvolvimento ontogenético reprodutivo em alturas intermediárias nas florestas. Enquanto ter Steege & Cornelissen (1989) complementam que algumas espécies só produzem flores quando alcançam as forquilhas no dossel. Croat (1988) explicou que em *Philodendron* a maioria das espécies deve atingir uma determinada altura antes de assumir o crescimento adulto e florescer. Segundo o autor, a altura em que as espécies florescem é variável, com algumas próximas ao solo, enquanto outras na copa das árvores.

Seguindo nesta perspectiva, e, tendo em vista que as aráceas têm mecanismos de polinização altamente especializados, além dos polinizadores terem preferências por estratos particulares nas florestas (Ramírez 1993; Seres & Ramírez 1995; Croat 1997), a separação espacial vertical significativa entre as espécies registrada na RFAD, nas fases posteriores do desenvolvimento em cada grupo funcional em *Philodendron*, pode também estar relacionada aos gradientes nas interações bióticas com os seus polinizadores.

Em *Philodendron* ocorre alta especialização por polinizadores e as interações demonstram ser exclusivas (Gottsberger 1977). Os gêneros de besouros escaravelhos *Cyclocephala* e *Erioscelis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae, Cyclocephalini) são os seus polinizadores exclusivos. Estes polinizadores apresentam uma estratificação vertical pronunciada nas florestas que é determinada pelo gradiente nos espectros de cheiro volatilizados pelas inflorescências nas espécies do gênero durante a antese (Gottsberger & Amaral Jr. 1984; Schatz 1990; Seres & Ramírez 1995; Maia *et al.* 2010; Pereira *et al.* 2014).

No estudo de Sillberbauer-Gottsberger *et al.* (2001) na RFAD, *P. fragrantissimum* apresentou como polinizador específico *Cyclocephala tylifera* Höhne. Cada uma das demais

espécies no gênero apresentou dependência reprodutiva a um polinizador específico. Deste modo, a tendência de ascensão vertical e a ocorrência das espécies em *Philodendron* em cada grupo funcional, em alturas superiores e distintas nas fases avançadas do seu desenvolvimento na área de estudo, podem seguir um gradiente determinado pela estratificação vertical de seus polinizadores específicos.

Isto sugere que o gradiente ontogenético na distribuição vertical observado em *Philodendron* na RFAD, pode representar o ajuste necessário na altura de ocorrência destas espécies até a maturidade, à altura de ocorrência típica ou específica de seus polinizadores nesta floresta. Além disso, é importante considerar que pode haver sincronia nos padrões de ocorrência vertical em grupos de espécies de polinizadores que apresentam requisitos e preferências similares, com os padrões na altura de ocorrência das espécies em cada um dos grupos funcionais em *Philodendron* na área de estudo.

Contudo, é importante mencionar que as variações na altura de ocorrência ao longo da ontogenia em *Philodendron* podem ser reflexo também das interações competitivas interespecíficas no gênero. Inclusive Jácome *et al.* (2004) explicam que os padrões de distribuição vertical diferencial entre os táxons e grupos funcionais no gênero podem ser resultado da influência destas interações. Enquanto alguns outros estudos apontam como determinantes na organização e na distribuição vertical nestas assembleias, os efeitos espaciais e dos substratos forofíticos (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008; Ruíz-Cordova *et al.* 2014; Sanger & Kirkpatrick 2014; Quaresma *et al.* 2018).

Portanto, para esclarecer os processos e fatores envolvidos na distribuição vertical diferencial entre as fases na história de vida nestas espécies escaladoras, é crucial considerar a sugestão de Williams-Linera & Lawton (1995) de que, as mudanças nas fases iniciais e posteriores no desenvolvimento destas plantas em cada grupo funcional, ocorrem em microambientes e estratos verticais distintos na floresta, e ainda, variam em diferentes escalas espaciais e temporais.

De modo que, embora mais da metade da variação intra e interespecífica nos padrões de distribuição vertical em *Philodendron* na RFAD tenha sido explicada pelas variáveis testadas neste estudo, uma grande parte da variação permaneceu não esclarecida. Como as espécies registradas em ambas formas de vida podem apresentar estratégias e adaptações morfofisiológicas distintas ao epifitismo e a vida no dossel (Mantovani 1999), a disparidade na altura média de ocorrência ótima nas fases ontogenéticas iniciais, e, posteriores

reprodutivas entre estes grupos funcionais, provavelmente também reflete outras diferenças na autoecologia destas espécies não testadas aqui.

#### **4.2.4. Padrões de distribuição vertical em *Philodendron* e o sistema de zonas de Johansson (1974)**

Os sistemas de zoneamento amplos e teóricos pré-estabelecidos são frequentemente utilizados para subdividir uma determinada árvore hospedeira em zonas de habitat distintas, com o objetivo de determinar a localização típica de uma epífita no forófito, analisar a estratificação nas assembleias., ou ainda, fazer previsões sobre as variações ambientais verticais nas florestas, dentre estes, se destaca o esquema de zonas proposto por Johansson (1974). No entanto, a eficácia deste método continua sendo discutida (Nieder & Zotz 1998; Zotz 2007; Sanger & Kirkpatrick 2017a,b).

Neste estudo a análise espacial simples utilizando o modelo proposto por Johansson (1974) e adaptado neste estudo revelou que, a maioria das espécies de *Philodendron* registradas podem ocorrer amplamente distribuídas nas três zonas dos forófitos. Além disso, em uma mesma zona, ocorreu alta variação intraespecífica. As evidências reunidas sobre a tendência nos distintos grupos funcionais, de movimentos de ascensão vertical durante a ontogenia sobre os forófitos, e ainda, os valores muito expressivos na amplitude média geral destas espécies escaladoras, possivelmente explicam os registros da ocorrência ampla nas zonas de Johansson nesta floresta. Além disso, a alta plasticidade morfofisiológica e o arcabouço de estratégias vegetativas altamente especializadas para a escalada e estabelecimento nos ambientes epifíticos, possivelmente estão envolvidos na promoção desta extensa distribuição vertical nas zonas entre as espécies no gênero.

A ocorrência das espécies em *Philodendron* em mais de uma zona apoia os achados em estudos gerais com as assembleias epifíticas (ter Steege & Cornelissen 1989; Nieder *et al.* 1999; Krömer *et al.* 2007; Martínez-Meléndez *et al.* 2008). No entanto, nenhum destes estudos anteriores havia reportado a distribuição ampla destas em todas as zonas dos forófitos, nem tampouco, havia considerado a possibilidade de um hábito generalista na ocorrência vertical durante a ontogenia nos variados grupos funcionais no gênero.

Isto possivelmente está relacionado ao fato das variações individuais e ontogenéticas na altura de ocorrência não terem sido anteriormente avaliadas exclusivamente para estas espécies. Ou ainda, pelo fato dos padrões de distribuição no gênero terem sido descritos



baseados em poucas espécies, incluindo somente indivíduos adultos, sem observações repetidas. No entanto, o registro de uma distribuição ampla nas zonas, não é um consenso, pois em florestas nos Andes na Bolívia, as espécies no gênero ocorreram como especialistas de tronco nas primeiras zonas (Krömer *et al.* 2007). Enquanto na Guiana (ter Steege & Cornelissen 1989), e, no Brasil na Amazônia oriental, a maioria destas espécies ocorreu na copa dos forófitos nas zonas superiores nos forófitos (Pos & Slegers 2010).

Entretanto, é importante ressaltar que a maioria dos indivíduos de *Philodendron* registrados na RFAD, apresentou preferência pelos ambientes mais sombreados e úmidos nesta floresta, ocorrendo nos fustes principalmente concentrados na primeira zona dos forófitos. De modo que, os fustes parecem funcionar como uma fonte na distribuição de indivíduos para ascenderem aos estratos médios e superiores nas zonas de altura intermediária e superior. A ocorrência dos indivíduos principalmente na primeira zona dos forófitos foi também registrada na Amazônia Colombiana (Benavides *et al.* 2005, 2006), e, na Amazônia Brasileira (Irumé *et al.* 2013; Quaresma & Jardim 2014). Enquanto na Bolívia a maioria destes ocorreu na segunda zona, na parte superior dos troncos (Acebey & Krömer 2001).

Os resultados neste estudo evidenciaram que para *Philodendron* o sistema de zonas de Johansson é informativo dos padrões verticais gerais na ocorrência das espécies, mas, a maior parte da variação na altura de ocorrência das espécies não foi refletida pelo esquema teórico de divisão vertical dos forófitos. Isto está em consonância com a predição de Zotz (2007), pois o autor considera que as espécies podem demonstrar uma correspondência apenas parcial na distribuição vertical com as zonas de Johansson.

Em decorrência do registro da preferência e/ou da especialização de micro-habitat (Nieder *et al.* 1999; Woods *et al.* 2015) neste estudo em *Philodendron*, tanto a nível intra e interespecífico, ontogenético, como também, entre os distintos grupos funcionais, a altura acima do solo foi uma medida mais precisa para o detalhamento da organização e dos padrões de distribuição vertical individuais e específicos na ocorrência do epifitismo no gênero. E ainda, a altura estimada parece ser uma melhor preditora para as diferenças sutis na distribuição destas espécies epifíticas escaladoras nos microambientes verticais, visto que, esta diferenciação ocorreu principalmente até 10 metros de altura nesta floresta.

Este resultado corrobora com a afirmação de Sanger & Kirkpatrick (2017b), pois estes autores consideram que as zonas pré-definidas podem ser úteis para descrever padrões amplos na distribuição epifítica, mas, podem também, não revelar o particionamento fino do gradiente vertical dos forófitos. Anteriormente Nieder & Zotz (1998) e Zotz (2007), já haviam

salientado que este método descritivo amplo é útil, e ainda, que o uso do sistema dá a vantagem de fácil comparação entre os resultados em diferentes estudos. No entanto, para estes autores, um sistema de análise amplo não é capaz de detectar em escalas finas a partição de espécies ao longo de gradientes ambientais verticais, e, desta forma, a diferenciação nos padrões de ocorrência das espécies pode ser perdida.

Para Parker (1995), a altura é o único proxy bruto para as características ambientais nas florestas e é o eixo mais tratável para representar as possíveis variações na sua estrutura e organização espacial. Segundo Petter *et al.* (2016) embora a altura acima do solo não capture todos os fatores relevantes na variabilidade ambiental em pequenas escalas, é o proxy mais adequado das tendências verticais gerais nas condições ambientais em uma floresta. Estes autores citam que o ambiente em pequenas escalas pode ser muito heterogêneo, promovendo a ocorrência de espécies com traços e estratégias ecológicas distintas. Desse modo, foi predito que os gradientes ambientais verticais influenciam fortemente os traços funcionais das epífitas vasculares. Enquanto Sanger & Krikpatrick (2017a) acrescentam ainda, que grupos de espécies podem utilizar diferentes micro-sites dentro da mesma zona.

Por conseguinte, o uso unicamente das zonas de Johansson para análises dos padrões de distribuição típicos em *Philodendron*, pode obscurecer os efeitos do particionamento fino do habitat vertical sobre os forófitos nas espécies no gênero. Como também, conforme revelado neste estudo, pode encobrir as variações ocorrentes na fase de regeneração e ontogenéticas posteriores nos diferentes grupos funcionais, as quais foram possíveis de serem observadas quando utilizada a altura de ocorrência individual destas espécies. Diante disso, conforme recomendado por Zotz (2016), o uso destas zonas deve ser continuado, desde que dados adicionais como a altura acima do solo na árvore focal, sejam coletados e incorporados em análises sobre a distribuição vertical nestas assembleias e nos grupos funcionais epifíticos.

## 5. CONCLUSÃO

Este foi o primeiro estudo exclusivo e detalhado abordando as assembleias epifíticas em *Philodendron* Schott realizado em escala ampla em uma floresta na Bacia Amazônica. Nesta que foi a primeira iniciativa realizada *in situ* em uma amostragem sistemática para análise criteriosa das variações no epifitismo e nas fases ontogenéticas, como também, nos padrões de distribuição vertical, composição florística e autoecologia no gênero, foi possível revelar que tanto as diferenças intra e interespecíficas na organização e estratificação vertical

entre os táxons e grupos funcionais, quanto a ascensão e amplitude vertical, são muito mais pronunciadas e significativas do que eram previstas na literatura disponível.

Os resultados obtidos neste estudo evidenciam que é desafiadora a busca pelo entendimento dos padrões de distribuição vertical em espécies epifíticas escaladoras, ainda mais, nas que apresentam alta heteroblastia e plasticidade durante seu desenvolvimento sobre os forófitos, como é o caso em *Philodendron*. Nesta análise minuciosa e individual foi confirmada a ocorrência típica do gênero nos sub-bosques nesta floresta, entretanto, existe uma diferenciação significativa na altura ótima de ocorrência das espécies e dos grupos funcionais nos microambientes ao longo do gradiente vertical dos forófitos. Isto, demonstrou o efeito do particionamento fino de nichos durante a sua ontogenia sobre os forófitos. Como também, de forma geral, aponta limites amplos na sua ocorrência vertical na floresta na RFAD, assim como, o potencial e a eficiência para a escalada, além do seu sucesso no epifitismo em diferentes estratos verticais e zonas dos forófitos.

As evidências reunidas aqui revelam que todas as variações no epifitismo ocorrem em nível genérico, mas, em nível de espécie, as formas de vida são conservadas na escala espacial deste estudo. O que demonstra que a alta flexibilidade ecológica e morfofisiológica no gênero, não se estende a origem nas vias de regeneração no hábito epifítico. Esta investigação permitiu elucidar as diferenças na história de vida, autoecologia e nas estratégias vegetativas entre estas espécies e nos grupos funcionais, as quais são refletidas em padrões de distribuição diferenciais ao longo da ontogenia.

A partir do particionamento taxonômico na altura média de ocorrência das espécies foi detectado um padrão na distribuição vertical do gênero na floresta. Desta forma, foi possível demonstrar indiretamente até mesmo para um grupo de plantas tão plástico, complexo e diverso como *Philodendron*, o provável efeito dos gradientes abióticos verticais, como por exemplo a luz e a umidade, na altura ótima na organização vertical destas espécies. Entretanto, a variação em suas características ecomorfológicas parece ter sido apenas parcialmente refletida, e, com isso, uma grande parte da variação na altura média de ocorrência das espécies não foi explicada neste estudo.

Nosso modelo previu uma tendência de mudança na distribuição vertical entre as formas de vida epifíticas em *Philodendron* da base do fuste dos forófitos até as alturas mais elevadas no dossel da floresta, sugerindo que uma parte da variação observada na altura de ocorrência típica das espécies pode ser atribuída às diferenças na composição dos grupos funcionais no gênero. Neste contexto, a estratificação vertical observada sugere a separação

de nichos em função das formas de vida, possivelmente em resposta às condições microambientais nesta floresta.

Os grupos funcionais em *Philodendron* demonstraram preferências significativas por microambientes diferentes e definidos ao longo do gradiente vertical, o que parece estar intimamente relacionado com as diferenças na história de vida, características morfofisiológicas e estratégias vegetativas entre as espécies. Entretanto, embora a diferença na altura média típica dos grupos funcionais tenha sido significativa, o que demonstrou que as variações no epifitismo exercem um efeito na segregação vertical no gênero, os resultados deste estudo desafiam o senso comum, pois a maior parte da variação na altura média das espécies foi apenas marginalmente esclarecida pelo efeito das categorias teóricas. Ou seja, é possível que os traços funcionais sejam mais conservados a nível taxonômico, do que a nível de formas de vida. Diante disso, outras características não sumarizadas na categorização das formas de vida epifíticas, podem promover a ocorrência diferencial e as preferências específicas e individuais por determinadas alturas ou estratos verticais na floresta na RFAD.

Os resultados obtidos neste estudo demonstraram que no gênero os padrões de distribuição das espécies nos microambientes e nos estratos verticais nesta floresta, podem ser majoritariamente explicados pelo efeito da interação entre as formas de vida e as fases ontogenéticas. Estes achados demonstram que em *Philodendron* o epifitismo nos distintos grupos funcionais ocorre em “movimento ao longo dos gradientes verticais dos forófitos” em uma escala espaço-temporal durante a ontogenia das espécies.

Os critérios usados para a classificação e distinção dos grupos funcionais no gênero, revelaram indícios claros e sólidos da disparidade substancial existentes. Desse modo, foi possível caracterizar a dissimilaridade na estratificação vertical entre as formas de vida nas espécies, desde a sua fase inicial de desenvolvimento, com diferenças acentuadas já na primeira posição ótima ao longo do gradiente vertical dos forófitos. Portanto, as diferenças na fase de regeneração entre os grupos funcionais, podem exercer um papel fundamental na distribuição destes nas fases posteriores do seu desenvolvimento nesta floresta.

Embora mais da metade da variação intra e interespecífica nos padrões de distribuição vertical em *Philodendron* na RFAD tenha sido explicada pelas variáveis testadas neste estudo, uma grande parte da variação permaneceu não esclarecida. Em vista disso, a disparidade na altura média de ocorrência ótima nas fases ontogenéticas iniciais, e, nas fases posteriores reprodutivas entre estes grupos funcionais, provavelmente também reflete outras diferenças na autoecologia destas espécies não testadas aqui.

Similarmente, os resultados neste estudo evidenciaram que para *Philodendron* o sistema de zonas de Johansson é informativo dos padrões verticais gerais na ocorrência das espécies, mas, a maior parte da variação na altura de ocorrência destas não foi refletida pelo esquema teórico de divisão vertical dos forófitos. Neste sentido, a altura estimada parece ser uma melhor preditora para as diferenças sutis na distribuição destas espécies epifíticas escaladoras, nos microambientes verticais ao longo dos gradientes verticais dos forófitos. Assim sendo, recomenda-se o uso da altura de ocorrência dos indivíduos de forma concomitante com o esquema de zonas em estudos posteriores.

Diante disso, nossos resultados apontam que em estudos futuros que objetivem o reconhecimento dos padrões reais na distribuição vertical das espécies e de seus respectivos grupos funcionais em *Philodendron*, é imprescindível avaliar *in situ* o habitat e a forma de regeneração individual e específica nestas plantas, além das possíveis conexões com o solo, para captar as variações biológicas, ontogenéticas e ecológicas no gênero. A subjetividade na classificação das formas de vida epifíticas nestas espécies só será inequívoca, se muitos indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento forem observados, o que torna as diferenças nas fases no ciclo de vida, elementos fundamentais para a compreensão do epifitismo e da organização espacial vertical ocorrentes no gênero.

Além disso, é crucial mencionar que recomenda-se investigações futuras em estudos complementares abordando quais são os atributos morfofisiológicos e funcionais a nível individual e específico em *Philodendron*, responsáveis por promover a maior aptidão ao epifitismo para determinadas espécies em detrimento de outras, assim como, vantagens na amplitude de ocorrência, benefícios para a sobrevivência em alturas mais elevadas ao longo dos gradientes verticais nas florestas, ou ainda, os que melhor explicam a diferenciação nos padrões de distribuição vertical dos grupos funcionais no gênero.

## **6. AGRADECIMENTOS**

Agradecemos ao INPA e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPG-BOT), ao Herbário INPA e ao curador Dr. Michael JG Hopkins. Ao CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) (Processo-140183/2015-9) pela concessão da bolsa de Doutorado, e a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa de Doutorado Sanduíche no Exterior (PDSE) (Processo-88881.134007/2016-01) para o primeiro autor. Ao CENBAM (Centro de Estudos Integrados

da Biodiversidade Amazônica) pelo apoio financeiro e logístico para as expedições. Ao Instituto Naturalis Biodiversity Center (NL) e ao National Herbarium of the Netherlands (NHN) pela oportunidade e acolhida durante o período do estágio de Doutorado Sanduíche em Leiden na Holanda. A Philipps Universität Marburg- Germany e ao EPIG (Epiphyte Inventory Group Database - A Global Initiative To Bring Together Epiphyte Inventory Data From Across The World) sob a coordenação da Dra. Glenda Mendieta Leiva e do Dr. Gerhard Zotz, pelo convite para integrar o grupo de pesquisa e participar do workshop em Marburg na Alemanha, cujas discussões com os coordenadores e com o grupo foram decisivas para o direcionamento da redação deste manuscrito. Ao Antônio T. Mello pela amizade, dedicação e assistência fundamental no trabalho de campo.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Acebey, A.; Krömer (2001). Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna. **Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica**, 3(1/2): 104-123.

Andrade, J.M.; Mayo, S.J. (2000). Dynamic shoot morphology in root-climbing Araceae: *Philodendron rudgeanum* Schott and *Philodendron fragrantissimum* (Hook.) G. Don **Feddes Repertorium** 111(5-6): 295-314.

APG IV. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society** 181: 1-20.

Arévalo, R.; Betancur, J. (2004). Diversidad de epífitas vasculares em cuatro bosques del sector suroriental de la Serranía de Chiribiquete, Guayana Colombiana. **Caldasia** 26 (2): 359-380.

Arévalo, R.; Betancur, J. (2006). Vertical distribution of vascular epiphytes in four forest types of the Serranía de Chiribiquete Colombian Guayana. **Selbyana** 27(2): 175–185.

Benzing, D. H. (1987). Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 183-204.

Benzing, D. H. (1989). **The evolution of epiphytism**. In: Vascular epiphytes: Setting the Scene (Cap 2; pp. 15-41). Springer, Berlin, Heidelberg.

Benzing, D.H. (1990). **Vascular epiphytes**. Cambridge: Cambridge University Press.

Benavides, A.M.; Duque, A.J.M.; Duivenvoorden, J.F.; Vasco, G.A.; Callejas, R. (2005). A first quantitative census of vascular epiphytes in rain forests of Colombian Amazonia. **Biodiversity and Conservation** 14: 739-758.

Benavides, A.M.D.; Hernández-G, A.L. (2015). Disponibilidad de raíces adventicias de tres especies silvestres cosechadas para la elaboración de artesanías em Santa Elena, Antioquia (Colombia). **Caldasia** 37(2): 345-358.

Benavides, A.M.; Wolf, J.H.D.; Duivenvoorden, J.F. (2006). Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows. **Journal of Tropical Ecology** 22: 705-717.

Benavides, A.M.; Wolf, J.H.D.; Duivenvoorden, J.F. (2013). Colonization of forest clearings and tree-fall gaps in lowland rain forests of Colombia by hemiepiphytic aroids: experimental and transect studies. **Journal of Tropical Ecology** 29: 123-130.

Benavides, A.M.; Vasco, A.; Duque, A.J.; Duivenvoorden, J.F. (2011). Association of vascular epiphytes with landscape units and phorophytes in humid lowland forests of Colombian Amazonia. **Journal of Tropical Ecology** 27: 223-237.

BFG—Brazilian Flora Group (2015) Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. **Rodriguésia** 66 (4): 1085–1113.

Boelter, C.R.; Dambros, C.S.; Nascimento, H.E.M.; Zartman, C.E. (2014). A tangled web in tropical tree-tops: effects of edaphic variation, neighbourhood phorophyte composition and bark characteristics on epiphytes in a central Amazonian forest. **Journal of Vegetation Science** 25(4): 1090-1099.

Boyce, P.C.; Croat, T.B. (2018). The Überlist of Araceae: totals for published and estimated number of species in aroid genera. Disponível em: <http://www.aroid.org/genera/180211uberlist.pdf>. In: CATE-ARACEAE. 2018: CATE-Araceae. Disponível em: (<http://www.cate-araceae.org>). (Acesso em: 06.07.2019).

Caleño-Ruíz, B. L.; Rodríguez-Eraso, N.; López-Camacho, R. (2018). Understanding the nursery habitat and provision service of a NTFP in a Colombian oak forest: A case of a nomadic vine. **Global Ecology and Conservation** 16: e00446.

Canal, D., Köster, N., Jones, K. E., Korotkova, N., Croat, T. B., & Borsch, T. (2018). Phylogeny and diversification history of the large Neotropical genus *Philodendron* (Araceae): Accelerated speciation in a lineage dominated by epiphytes. **American Journal of Botany** 105(6): 1035-1052.

Canal, D.; Köster, N.; Celis, M.; Croat, T.B.; Borsch, T.; Jones, K.E. (2019). Out of Amazonia and Back again: Historical Biogeography of the Species-Rich Neotropical Genus *Philodendron* (Araceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden** 104(1): 49-68.

Carter, J. P.; Martin, C.E. (1994). The occurrence of crassulacean acid metabolism among epiphytes in a high-rainfall region of Costa Rica. **Selbyana** 104-106.

Castellar, A.; Oliveira, D.R.; Leitão, S. G.; Bizzo, H.R.; Soares, M.J.C.; Kinupp, V.F.; Veiga-Júnior, V.F. (2013). Essential oil from *Philodendron fragrantissimum*, na aromatic Araceae from Amazonia, Brazil. **The Journal of Essential Oil Research** 25(3): 194-197.

Castilho, C. V.; Magnusson, W.E.; Araújo, R.N.O., Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Lima; A.P.; Higuchi, N. (2006). Variation in aboveground tree live biomass in a Central Amazonian forest: effects of soil and topography. **Forest Ecology and Management** 234:85– 96.

Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. (1987). On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. **Experientia** 43: 234-241.

Croat, T.B. (1978). **Flora of barro colorado island**. Stanford University Press.

Croat, T.B. (1985). Collecting and preparing specimens of Araceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 72(2): 252-258.

Croat, T.B. (1988). Ecology and life forms of Araceae. **Aroideana** 11(3-4): 4-55.

Croat, T.B. (1992). Species diversity of Araceae in Colombia: a preliminary survey. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 79(1): 17-28.

Croat, T.B. (1994). Taxonomic Status of Neotropical Araceae. **Aroideana** 17: 33-60.

Croat, T.B. (1997). A revision of *Philodendron* subgenus *Philodendron* (Araceae) for Mexico and Central America. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 84: 311-704.

Croat, T.B. (1997b). Araceae (Arum Family). In: Mori, S.A.; Cremers, G.; Gracie, C.; Granville, J.J.; Hoff, M.; Mitchell, J.D. (1997). Vascular plants of Central French Guiana: Part 1. Pteridophytes, Gymnosperms, and Monocotyledons: Araceae, pp.167-190. **Memoirs of The New York Botanical Garden** Vol 76 (1), 422p.

Croat, T.B.; de R. Cardoso, A.L., Moonen, J., Village, E.J.; Guiana, F. (2013a). *Philodendron joaosilvae*, a new species of *Philodendron* subgenus *Philodendron*, section *Philodendron* (Araceae) from Brazil. **Aroideana** 36E(1): 92-98.

Croat, T.B.; Grib, J.J.; Kostelac, C.V. (2013b). New Species of *Philodendron* (Araceae) from South America. **Aroideana** 36E(1): 16-70.

Croat T.B.; N. Lambert (1986). The Araceae of Venezuela. **Aroideana** 9(1-4): 3-213.

Ding, Y.; Liu, G.; Zang, R.; Zhang, J.; Lu, X.; Huang, J. (2016). Distribution of vascular epiphytes along a tropical elevational gradient: disentangling abiotic and biotic determinants **Scientific reports** 6 (2016): 19706.

Engler, A. (1878). Araceae. In: Martius, K.F.P. von Flora Brasiliensis: enumeratia plantarum in Brasilia. **Lipsiae** 3(2): 25-224.

Engwald, S.; Schmit-Neuerburg, V.; Barthlott, W. (2000). **Epiphytes in rain forests of Venezuela - diversity and dynamics of a biocenosis**. In: Results of worldwide ecological



studies. Proceedings of the first symposium by the AFW Foundation, Günter Heimbach, Hoheneim, Holland. (3- 9805730-2-8): 425-434.

Filartiga, A.L.; Vieira, R.C.; Mantovani, A. (2013). Size-correlated morpho-physiology of the aroid vine *Rhodospatha oblongata* along a vertical gradient in a Brazilian rain forest. **Plant Biology** 1-11 (2013).

Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: (< <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >) (Acesso em: 27/07/2019).

Freiberg, M. (1997). Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. **Selbyana** 18 (1): 77-84.

Gentry, A. H. (1991). **The distribution and evolution of climbing plants**. In: The Biology of vines. Putz, F.E.; Mooney, A. 1991. Cap 1; pp. 3-49. Cambridge. New York.

Gentry, A. H. (1993). **A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru), with supplementary notes on herbaceous taxa**. (University of Chicago Press ed). Conservation International. University of Chicago Press, Chicago, 895p.

Gentry, A.H.; Dodson, C.H. (1987a). Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. **Annals of the Missouri Garden** 74: 205-233.

Gentry, A.H.; Dodson, C.H. (1987b). Contribution of nontrees species richness of a tropical rain forest. **Biotropica** 19:149-156.

Gibernau, M., Barabé, D. (2000). Thermogenesis in three *Philodendron* species (Araceae) of French Guiana. **Canadian Journal of Botany** 78(5): 685-689.

Gibernau, M.; Orivel, J.; Delabie, J. H.; Barabé, D.; Dejean, A. (2007). An asymmetrical relationship between an arboreal ponerine ant and a trash-basket epiphyte (Araceae). **Biological Journal of the Linnean Society** 91(3): 341-346.

Gibernau, M.; Orivel, J.; Dejean, A.; Delabie, J.; Barabé, D. (2008). Flowering as a key factor in ant-*Philodendron* interactions **Journal of Tropical Ecology** 24: 689-692

Gonçalves, E.G. (2004). "*Philodendron cardosoi*, a new species of Araceae from Brazil." **Willdenowia** (2004): 525-527.

Gonçalves, E.G. (2005). A remarkable new species of *Philodendron* (Araceae) from northern Brazil. **Kew Bulletin** 60: 129-131.

Gonçalves, E.G. (2008). "*Philodendron lupinum* – A new species of Araceae from northwestern Brazil. **Aroideana** 31: 85-89.

Gonçalves-Souza, P.; Gonçalves, E.G.; Paiva, E.A.S. (2016). Extrafloral nectaries in *Philodendron* (Araceae): distribution and structure. **Botanical Journal of Linnean Society** 180: 229-240.

Gottsberger, G. (1977). Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. **Plant Systematic Evolution** 1: 211-226.

Gottsberger, G.; Amaral, A. Jr. (1984). Pollination Strategies in Brazilian *Philodendron* Species **Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 97S**: 391-410.

Govaerts, R.; Bogner, J.; Boos, P.; Boyce, B.; Cosgriff, T.B.; Croat, E.; Gonçalves, *et al.* (2018). **World Checklist of Araceae**. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published online. Disponível em: (<http://wmsp.science.kew.org>)(Acesso em: 06.07.2019).

Grayum, M.H. (1996). Revision of *Philodendron* Subgenus *Pteromischum* (Araceae) for Pacific and Caribbean Tropical America. **Systematic Botany Monographs** 47: 1-233.

Grubb, P.J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological reviews** 52(1): 107-145.

Grubb, P.J.; Lloyd, J.R.; Pennington, T.D.; Whitmore, T.C. (1963). A Comparison of Montane and Lowland Rain Forest in Ecuador I. The Forest Structure, Physiognomy, and Floristics. **Journal of Ecology** 51 (3): 567-601.

Haro-Carrión, X.; Lozada, T.; Koning, G.H.J. (2009). Conservation of vascular epiphyte diversity in shade cacao plantations in the Chocó Region of Ecuador. **Biotropica** 41(4): 520-529.

Hernández-Rosas, J.I. (1999). Diversidad de grupos funcionales de plantas do dosel de un bosque húmedo tropical Del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. **Ecotrópicos** 12(1): 33-46.

Hernández-Rosas, J.I. (2000). Patrones de Distribución de las epifitas vasculares y arquitectura de los forófitos de um bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. **Acta Biologica Venezuelana** 20 (3): 43-60.

Hernández-Rosas, J.I.; Carlsen, M. (2003). Estructura de las sinusias de plantas del dosel em um portador (*Eschweilera parviflora*, Lecythidaceae) del Bosque Húmedo Tropical del Alto Orinoco, Estado Amazonas, Venezuela. **Ecotrópicos** 16 (1): 1-10.

Holbrook N.M., Putz F.E. (1996a). **Physiology of Tropical Vines and Hemiepiphytes: Plants that Climb Up and Plants that Climb Down**. In: Mulkey S.S., Chazdon R.L., Smith A.P. (eds) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Springer, Boston, MA.

Holbrook, N.M.; Putz, F.E. (1996b). From epiphyte to tree: differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species oh hemiepiphytes. **Plant, Cell and Environment** 19: 631-642.

Hutchings, M. J.; de Kroon, H. (1994). Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. Academic Press. In :**Advances in Ecological Research** 25:159-238.

IBGE. (2004). **Mapa de Biomas do Brasil**. Ministério do Planejamento, Orçamento e Gestão.

Irume, M.V.; Soares, M.L.C.; Zartman, C.E.; Amaral, I.L. (2013). Floristic composition and community structure of epiphytic angiosperms in a terra firme forest in central Amazonia. **Acta Botanica Brasilica** 27(2): 378-393.

Irume, M.V.; Soares, M.D.L.; Mayo, S.J.; de Carvalho, R.B.; Zartman, C.E. (2017). *Philodendron melloi* (Araceae), a new species from central Amazonia, Brazil. **Phytotaxa** 319(2): 184-190.

Jácome, J.; Galeano, G.; Amaya, M.; Mora, M. (2004). Vertical distribution of epiphytic and hemiepiphytic Araceae in Tropical rain forest in Chocó, Colombia **Selbyana** 25 (1): 118-125.

Johansson, D.R. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. **Acta Phytogeographica Suecica** 59: 1-136.

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.

Krause, K. (1913). **Araceae–Philodendroidae–Philodendreae–Philodendrinae**. In: Engler A (ed) Das Pflanzenreich Heft 60 (IV.23Db). Engelmann, Leipzig, pp 1–143.

Krömer, T.; Kessler, M.; Gradstein, S.R. (2007). Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: The importance of the understory. **Plant Ecology** 189: 261–278.

Küper, W.; Kreft, H.; Nieder, J.; Köster, N.; Barthlott, W. (2004). Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. **Journal of Biogeography** 31(9): 1477-1487.

Lee D.W.; Richards J. (1991). **Heteroblastic development in vines**, The Biology of Vines (eds F.E. Putz & H.A. Mooney), pp. 205-243. Cambridge University Press, Cambridge.

López-Portillo, J.; Ewers, F. W.; Angeles, G.; Fisher, J. B. (2000). Hydraulic architecture of *Monstera acuminata*: evolutionary consequences of the hemiepiphytic growth form. **The New Phytologist**, 145(2): 289-299.

Lorenzo, N.; Mantuano, D.G.; Mantovani, A. (2010). Comparative leaf ecophysiology and anatomy of seedlings, young and adult individuals of the epiphytic aroid *Anthurium scandens* (Aubl.) Engl. **Environmental and Experimental Botany** 68: 314-322.

Madison, M. (1977). New Aroids from Western Ecuador. **Selbyana** 2 (1): 22-25.

Madison (1979a). Notes on some aroids along the Rio Negro, Brazil. **Aroideana** 2(3): 67-77.

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

Madison (1979c). Additional observations on ant-gardens in Amazonas. **Selbyana** 5(2): 107-115.

Magalhães, J.L.L.; Lopes, M.A. (2015). Species richness and abundance of low-trunk herb epiphytes in relation to host tree size and bark type, eastern Amazonia. **Revista Árvore** 39 (3): 457-466.

Magnusson, W.E; Lima, A.P., Luizão, R., Luizão, F., Costa F.R.C., Castilho, C.V.; Kinupp, V.P. (2005). RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. **Biota Neotropica** 5 (2): 19-24.

Maia, A.C. D.; Schlindwein, C.; Navarro, D. M. A. F.; Gibernau, M. (2010). Pollination of *Philodendron acutatum* (Araceae) in the Atlantic forest of northeastern Brazil: a single scarab beetle species guarantees high fruit set. **International Journal of Plant Sciences** 171(7): 740-748.

Mantovani, A. (1999). Leaf morpho-physiology and distribution of epiphytic Aroids along a vertical gradient in a Brazilian Rain Forest. **Selbyana** 20 (2): 241-249.

Mantovani, A.; Brito, C.; Mantuano, D. (2018). Does the same morphology mean the same physiology? Morphophysiological adjustments of *Philodendron hederaceum* (Jacq.) Schott, an isomorphic aroid, to ground-canopy transition. **Theoretical and Experimental Plant Physiology** 30 (2): 89-101.

Martínez-Meléndez, N.; Pérez-Farrera, M.A.; Flores-Palacios, A. (2008). Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. **Revista de Biología Tropical** 56(4): 2069-2086.

Mayo, S.J. (1986). **Systematics of *Philodendron* Schott (Araceae)**. Tese de Doutorado. Vol. 1-3, 673 p.

Mayo, S.J. (1988). Aspectos da evolução e da geografia do gênero *Philodendron* Schott (Araceae). **Acta Botanica Brasilica** 1(2): 27-40.

Mayo, S.J. (1989). Observations of gynoecial structure in *Philodendron* (Araceae). **Bot. J. Linn. Soc.** 100: 139-172.

Mayo, S.J. (1990b). Problems of speciation, biogeography and systematics in some Araceae of the Brazilian Atlantic Forest. In: Watanabe, S. *et al.*, Anais do II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira, São Paulo. **Brasil** (1): 235-258.

Mayo, S.J. (1991). A Revision of *Philodendron* subgenus *Meconostigma* (Araceae). **Kew Bulletin** 46 (4): 601-681.

Mayo, S.J.; Bogner, J., Boyce, P.C. (1995a). **The Arales**. In: Monocotyledons: systematics and evolution, Eds: Rudall, P.J.; Cribb, P.J.; Cutler D.F., Humphries, Royal Botanical Gardens, Kew, p. 277-286.

Mayo, S.J.; Bogner, J.; Boyce, P.C. (1997). **The Genera of Araceae**. Royal Botanic Gardens, Kew.

Mayo, S.J.; Coelho, M.N.; Ramalho, F.C.; Sakuragui, C.M. (1995b). **Checklist das Araceae do Brasil**. Resumo do Congresso Nacional de Botânica. Ribeirão Preto SP.

Mendieta-Leiva, G.; Zotz, G. (2015). A conceptual framework for the analysis of vascular epiphyte assemblages. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**. 17(6): 510–521.

Meyer, C.F.J.; Zotz, G. (2004). Do growth and survival of aerial roots limit the vertical distribution of hemiepiphytic aroids? **Biotropica** 36 (4): 483-491.

Missouri Botanical Garden. Disponível em: (<http://www.mobot.org/tropicos>) (Acesso em: 10/07/2019).

Moffett, M.W. (2000). What's "Up"? A critical look at the basic terms of canopy biology. **Biotropica** 32 (4a): 569-596.

Mora, M.; Bernal, R.; Croat, T.; Jácome, J. (2006). A Phytogeographic analysis of Araceae of Cabo Corrientes (Chocó, Colombia) and comparable lowland Tropical American Floras. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 93 (2): 359-366.

Morales-Linares, J.; García-Franco, J.G.; Flores-Palacios, A.J.; Venzuela-González, J.E.; Mata-Rosas, M.; Díaz-Castelazo, C. (2017). Spatial structure of ant-gardens: vertical distribution on host trees and succession/segregation of associated vascular epiphytes. **Journal of Vegetation Science** 28 (5): 1036-1046.

Nieder, J.; Engwald, S.; Barthlott, W. (1999). Patterns of neotropical epiphyte diversity. **Selbyana** 1(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.; Prospero, J.; Michaloud, G. (2001). Epiphytes and their contribution to canopy diversity. **Plant Ecology** 153: 51-63.

Nieder, J.; Zotz, G. (1998). Methods of analyzing the structure and dynamics of vascular epiphyte communities. **Ecotropica** 4: 33-39.

Obermuller, F.A.; Freitas, L.; Daly, DC.; Silveira, M. (2014). Patterns of diversity and gaps in vascular (hemi-) epiphyte flora of Southwestern Amazonia. **Phytotaxa** 166(4): 259-272.

Obermüller, F.A.; Silveira, M.; Salimon, C.I.; Daly, D.C. (2012). Epiphytic (including hemiepiphytes) diversity in three timber species in the southwestern Amazon, Brazil. **Biodiversity and Conservation** 21: 565–575.

Oliveira, M.L.; Baccaro, F.B.; Braga-Neto, R.; Magnusson, W.E. (2011). **Reserva Ducke: A biodiversidade amazônica através de uma grade**. PPBio.

Ortiz, O. O.; de Stapf, M.S.; Croat, T.B. (2019). Diversity and distributional patterns of aroids (Alismatales: Araceae) along an elevational gradient in Darién, Panama. **Webbia** 1-14.

Parker, G.G. (1995). **Structure and microclimate of forest canopies**. Pp. 73-106. In: Forest canopies. Lowman, M.D.; Nadkarni, N.M. (eds). Academic Press, San Diego.

Patiño, S.; Gilbert, G.S.; Zotz, G.; Tyree, M.T. (1999). Growth and survival of aerial roots of hemiepiphytes in a lower montane tropical moist forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology** 15: 651-665.

Pereira, J.; Schlindwein, C.; Antonini, Y.; Maia, A.C.D.; Dötterl, S.; Martins, C.; Navarro, D.M.A.F.; Oliveira, R. (2014). *Philodendron adamantinum* (Araceae) lures its single cyclocephaline scarab pollinator with specific dominant floral scent volatiles. **Biological Journal of the Linnean Society** 111(3): 679-691.

Petter, G.; Wagner, K.; Wanek, W.; Delgado, E.J.S.; Zotz, G.; Cabral, J.S.; Kreft, H. (2016). Functional leaf traits of vascular epiphytes: vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals. **Functional Ecology** 30 (2): 188-198.

Pos, E.T.; Slegers, A.D.M. (2010). Vertical distribution and ecology of vascular epiphytes in a lowland tropical rain forest of Brazil. **Boletim Museu Paranaense Emílio Goeldi. Ciências Naturais** 5(3): 335-344.

Putz, F.E.; Holbrook, N.M. (1986). Notes on the natural history of hemiepiphytes. **Selbyana** 9: 61-69.

Putz, F. E.; Romano, G.B.; Holbrook, N. M. (1995). Comparative phenology of epiphytic and tree-phase strangler figs in a Venezuelan palm savanna. **Biotropica** 183-189.

Quaresma, A.C.; Jardim, M.A.G. (2014). Floristic composition and spatial distribution of vascular epiphytes in the restingas of Maracanã, Brazil. **Acta Botanica Brasilica** 28 (1): 68-75.

Quaresma, A.C.; Piedade, M.T.; Feitosa, Y.O.; Wittmann, F.; ter Steege, H. (2017). Composition, diversity and structure of vascular epiphytes in two contrasting Central Amazonian floodplain ecosystems. **Acta Botanica Brasilica** 31 (4): 686-697.

Quaresma, A. C.; Piedade; M. T. F.; Wittmann, F.; ter Steege, H. (2018). Species richness, composition, and spatial distribution of vascular epiphytes in Amazonian black-water floodplain forests. **Biodiversity and conservation** 27(8): 1981-2002.

Ramírez, N. (1993). Estratificación de los sistemas de polinización en un arbustal de la Guayana Venezolana. **Revista de Biología Tropical** 471-481.

Ray, T.S. (1979). Slow-motion world of plant behavior visible in rainforest **Smithsonian** 9 (12): 121-30.

Ray, T. S. (1986). Growth correlations within the segment in the Araceae. **American Journal of Botany** 73(7): 993-1001.

Ray, T.S. (1987). Diversity of shoot organization in the Araceae. **American Journal of Botany** 74 (9): 1373-1387.

Ray, T.S. (1990). Metamorphosis in the Araceae. **American Journal of Botany** 77 (12): 1599-1609.

Ray, T.S. (1992). Foraging behaviour in tropical herbaceous climbers (Araceae). **Journal of Ecology** 189-203.

Schatz, G. E. (1990). **Some aspects of pollination biology in Central American forests.** Reproductive ecology of tropical forest plants 7: 69-84.

R Core Team (2018). **R: A language and environment for statistical computing.** R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.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, AM.

Richards, P.W. (1952). **The Tropical Rain Forest.** Cambridge, At the University Press. 405pp.

Richards, P.W. (1996). **The Tropical Rain Forest.** 2<sup>a</sup>ed., Cambridge University Press, Cambridge. 400 pp.

Rogalski, J.M.; Reis, A.; Reis, M.S.; Queiroz, M.H. (2016). Spatial distribution of Araceae on phorophytes in different areas of submontane rainforest, Santa Catarina Island (SC), southern Brazil. **Brazilian Journal of Botany:** 1-10.

Ruiz-Cordova, J.P.R.; Toledo-Hernández, V.H.; Flores-Palacios, A. (2014). The effect of substrate abundance in the vertical stratification of bromeliad epiphytes in a tropical dry forest (Mexico) **Flora** 209: 375-384.

Sakuragui, C.M. (2001). Biogeografia de *Philodendron* seção *Calostigma* (Schott) Pfeiffer (Araceae) no Brasil. **Acta Scientiarum** 23(2): 561-569.

Sakuragui, C.M. (2012). Two new species and a revised key for *Philodendron* section *Schizophyllum* (Araceae). **Systematic Botany** 37 (1): 43-47.

Sakuragui, C.M.; Calazans, L.S.B.; de Morais, É.B.; Coelho, M.A.N.; Pellegrini, M.O (2011). Diversity and conservation of *Philodendron* Schott (Araceae) in Atlantic Forest of Rio de Janeiro State, Brazil. **Feddes Repertorium** 122(7-8): 472-496.

Sakuragui, C.M.; Calazans, L.S.B.; de Oliveira, L.L.; Morais, E.B.; Benko-Iseppon, A.M.; Vasconcelos, S.; Schrago, C.E.G.; Mayo, S.J. (2018). Recognition of the genus *Thaumatophyllum* Schott- formerly *Philodendron* subg. *Meconostigma* (Araceae) - based on molecular and morphological evidence. **PhytoKeys** 98: 51-71.

Sakuragui, C.M.; Calazans, L.S.B.; Soares, M.L. (2019). *Philodendron*. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB5015>) (Acesso em: 06/08/2019).

Sakuragui, C.M.; Mayo, S.J.; Zappi, D.C. (2005). Taxonomic revision of Brazilian species of *Philodendron* Section *Macrobellium*. **Kew Bulletin** 60(4): 465-513.

Salinas, F.; Armesto, J.J. (2012). Regeneration niche of three epiphytic species of Gesneriaceae from Chilean rainforests: implications for the evolution of growth habits in Coronanthereae. **Botanical Journal of Linnean Society** 179: 79-92.

Sanford, W.W. (1968). Distribution of epiphytic orchids in Semi-Deciduous Tropical Forest in Southern Nigeria. **Journal of Ecology** 56 (3): 697-705.

Sanger, J.C.; Kirkpatrick, J.B. (2014). Epiphyte assemblages respond to host life form independently of variation in microclimate in lower montane cloud forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology** 30(6): 625-628.

Sanger, J.C.; Kirkpatrick, J.B. (2017a). Fine partitioning of epiphyte habiytat within Johansson zones in tropical Australian rain forest trees. **Biotropica** 49(1): 27-34.

Sanger, J. C.; Kirkpatrick, J. B. (2017b). The distribution of vascular epiphytes over gradients of light and humidity in north-east Australian rainforest. **Austral ecology** 42(8): 976-983.

Santos Jr., H.B.; Jardim, M. A. G. (2017). Epífitas e lianas em palmeiras amazônicas. **Biota Amazônia** 7(4): 13-16.

Schimper, A.F.W. (1884). Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. **Bot. Centralblatt** 17: 192-195, 223-227, 253-258, 284-294, 319-326, 350-359, 381-389.

Schmidt, G.; Stuntz, S.; Zotz, G. (2001). Plant size: na ignored parameter in epiphyte ecophysiology? **Plant Ecology** 153:65-72.

Schott, H.W. (1860). **Prodromus systematis aroidearum**. Vienna: Typis congregationis mechitharisticae, Vindobonae, 602p.

Sheridan, R.P. (1994). Adaptative morphology of the tropcial wet montane epiphyte *Anthurium hookeri*. **Selbyana** 15 (2): 18-23.



Seres, A.; Ramirez, N. (1995). Biología floral y polinización de algunas monocotiledóneas de un bosque nublado Venezolano. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 61-81.

Silberbauer-Gottsberger, I.; Webber, A.C.; Kúchmeister, H.; Gottsberger, G. (2001). Convergence in beetle-pollinated Central Amazonian Annonaceae, Araceae, Arecaceae, and Cyclanthaceae. Life forms and dynamics in tropical forests. **Dissertationes Botanicae** 346: 165-183.

Silvera, K.; Lasso, E. (2016). **Ecophysiology and crassulacean acid metabolism of tropical epiphytes**. In: Tropical Tree Physiology (pp. 25-43). Springer, Cham.

Simmonds, N. W. (1950). Notes on the biology of the Araceae of Trinidad. **Journal of Ecology** 38(2), 277-291.

Soares, M.L.C. (1996). **Levantamento florístico do gênero *Philodendron* Schott (Araceae) na Reserva Florestal Ducke- Manaus-AM**. Dissertação de Mestrado. INPA. 179 p.

Soares, M.L.C.; Mayo, S.J. (1999). **Araceae**. In: Ribeiro, J.E.L.S.; 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. (Eds). Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia central. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. p. 672-687.

Soares, M.L.; Mayo, S.J. (2001). Three new species of *Philodendron* (Araceae) from the Ducke Forest Reserve, central Amazonas, Brazil. **Feddes Repertorium** 112 (1-2): 37-45.

Sombroek, W.G. (2000). Amazon land forms and soils in relation to biological diversity. **Acta Amazonica** 30:81-100.

Strong Jr., D.R.; Ray Jr.; T.S. (1975). Host tree location behavior of a tropical vine (*Monstera gigantea*) by skototropism. **Science** 190: 804-806.

ter Steege, H.; Cornelissen, J.H.C. (1989). Distribution and ecology of vascular epiphytes in Lowland rain forest of Guiana. **Biotropica** 21:331-339.

The Plant List. Disponível em: (<http://www.theplantlist.org>) (Acesso em 10.07.2019).

Todzia, C. (1986). Growth habits, host tree species and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. **Biotropica** 18(1): 22-27.

Vasconcelos, S.; Soares, M.L.; Sakuragui, C.; Croat, T.B.; Oliveira, G.; Benko-Iseppon, A.M. (2018). New insights on the phylogenetic relationships among the traditional *Philodendron* subgenera and the other groups of the *Homalomena* clade (Araceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 127: 168–178.

Vieira, E.M.; Izar, P. (1999). Interactions between Aroids and Arboreal Mammals in the Brazilian Atlantic Rainforest **Plant Ecology** 145(1): 75-82.

- Wagner, K.; Bogusch, W.; Zotz, G. (2013). The role of the regeneration niche for the vertical stratification of vascular epiphytes. **Journal of Tropical Ecology** (2013) 29: 277-290.
- Wagner, K.; Mendieta-Leiva, G.; Zotz, G. (2015). Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms **AoB plants** 7(2015): plu092 1-4.
- Wester, S.; Mendieta-Leiva, G.; Nauheimer, L.; Wanek, W.; Kreft, H.; Zotz, G. (2011). Physiological diversity and biogeography of vascular epiphytes at Río Changuinola, Panama. **Flora** 206 (2011): 66-79.
- Williams-Linera, G.; Lawton, R.O. (1995). **The ecology of hemiepiphytes in forest canopies**. Forest canopies, 255-282. In: M. D. Lowman; N.M. Nadkarni (eds.). Forest canopies. 1st ed. Academic Press, San Diego.
- Woods, C. L.; Cardelús, C. L.; Dewalt, S.J. (2015). Microhabitat Associations of Vascular Epiphytes in a Wet Tropical Forest Canopy. **Journal of Ecology** 103(2): 421–30.
- Zimmerman, J.K.; Olmsted, I.C. (1992). Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. **Biotropica** 24:402-407.
- Zotz, G. (2007). Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages **Journal of Vegetation Science** 18: 123-130.
- Zotz, G. (2013a). The systematic distribution of vascular epiphytes—a critical update. **Botanical Journal of the Linnean Society** 171: 453-481.
- Zotz, G. (2013b). Hemiepiphyte': a confusing term and its history. **Annals of Botany** 111: 1015-1020.
- Zotz, G. (2016). **Plants on plants – the biology of vascular epiphytes**. In: Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0>
- Zotz, G.; Hietz, P.; Schmidt, G. (2001). Small plants, large plants: the importance of plant size for the physiological ecology of vascular epiphytes. **Journal of experimental Botany** 52(363): 2051-2056.
- Zotz, G.; Schultz, S. (2008). The vascular epiphytes of a lowland forest in Panama— species composition and spatial structure. **Plant Ecology** 195: 131-141.
- 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.
- Zotz, G.; Wilhelm, K.; Becker, A. (2011). Heteroblasty—a review. **The Botanical Review** 77 (2): 109-151.
- Zotz, G.; Ziegler, H. (1997). The occurrence of crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes from Central Panama. **The New Phytologist** 137(2): 223-229.

## 8. ANEXO

**Tabela 6.** Distribuição infragenérica das espécies e dos indivíduos de *Philodendron* Schott e formas de vida epifíticas registradas na floresta de planície na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD), Manaus-AM. Onde: Subgênero: *Philodendron*; *Meconostigma*; *Pteromischum*; FV= formas de vida epifíticas (ou grupos funcionais).: EP = epífita; HM.= hemiepífita; TN = trepadeira nômade; N° ind. = número total de indivíduos da espécie; N° ind. \_FV = número de indivíduos em geral registrados nesta forma de vida epifítica.

<b>Subgênero</b>	<b>Espécie_EP</b>	<b>N° ind.</b>
<i>Philodendron</i>	<i>P. insigne</i> Schott	39
<b>N° ind. _FV</b>		<b>39</b>
	<b>Espécie_HM</b>	
<i>Philodendron</i>	<i>P. asplundii</i> Croat & M.L. Soares	98
<i>Philodendron</i>	<i>P. barrosoanum</i> G.S. Bunting	89
<i>Philodendron</i>	<i>P. billietiae</i> Croat	34
<i>Philodendron</i>	<i>P. callosum</i> K. Krause	7
<i>Philodendron</i>	<i>P. campii</i> Croat	6
<i>Philodendron</i>	<i>P. distantilobum</i> K. Krause	17
<i>Meconostigma</i>	<i>P. goeldii</i> G.M. Barroso	20
<i>Philodendron</i>	<i>P. hylaeae</i> G.S. Bunting	59
<i>Philodendron</i>	<i>P. linnaei</i> Kunth	127
<i>Philodendron</i>	<i>P. maximum</i> K. Krause	10
<i>Philodendron</i>	<i>P. megalophyllum</i> Schott	80
<i>Philodendron</i>	<i>P. melinonii</i> Brongn. ex Regel	200
<i>Philodendron</i>	<i>P. pedatum</i> (Hook.) Kunth	55
<i>Philodendron</i>	<i>P. pulchrum</i> G.M. Barroso	39
<i>Philodendron</i>	<i>P. sp 1</i>	22
<i>Philodendron</i>	<i>P. sp 2</i>	12
<i>Philodendron</i>	<i>P. sphalerum</i> Schott	37
<b>N° ind. _FV</b>		<b>912</b>
<b>Subgênero</b>	<b>Espécie_TN</b>	<b>N° ind.</b>
<i>Philodendron</i>	<i>P. brevispathum</i> Schott	30
<i>Philodendron</i>	<i>P. elaphoglossoides</i> Schott	543
<i>Philodendron</i>	<i>P. fragrantissimum</i> (Hook.) G. Don	1352
<i>Philodendron</i>	<i>P. hopkinsianum</i> M.L. Soares & Mayo	777
<i>Philodendron</i>	<i>P. melloi</i> Irueme, M.V & M.L. Soares	12
<i>Philodendron</i>	<i>P. ornatum</i> Schott	266
<i>Pteromischum</i>	<i>P. platypodum</i> Gleason	127
<i>Philodendron</i>	<i>P. pulchellum</i> Engl.	24
<i>Philodendron</i>	<i>P. quinquelobum</i> K. Krause	30
<i>Pteromischum</i>	<i>P. rudgeanum</i> Schott	8
<i>Pteromischum</i>	<i>P. sp 3</i>	6

---

**Continuação Tabela 6.**

<b>Subgênero</b>	<b>Espécie_ TN</b>	<b>Nº ind.</b>
<i>Philodendron</i>	<i>P. sp 4</i>	18
<i>Pteromischum</i>	<i>P. surinamense</i> (Miq.) Engl.	34
<i>Philodendron</i>	<i>P. tortum</i> M.L. Soares & Mayo	110
<i>Philodendron</i>	<i>P. toshibai</i> M.L. Soares & Mayo	233
<i>Philodendron</i>	<i>P. wittianum</i> Engl.	117
<b>Nº ind._FV</b>	–	<b>3687</b>
<b>Total</b>	–	<b>4638</b>

---

## Capítulo 2

***Philodendron melloi* (Araceae), a new species from central Amazonia, Brazil**

***Philodendron melloi* (Araceae Juss.) uma nova espécie na Amazônia central, Brasil**

**Phytotaxa 319 (2): 184–190, 2017.**

<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.319.2.7> Copyright 2017 Magnolia Press

---

Irume, M.V.<sup>1</sup>; .., Soares, M.L.<sup>1</sup>; Mayo, S.J.<sup>2</sup>., Carvalho, R.B.de.<sup>1</sup>; Zartman, C.E.<sup>1</sup>;

<sup>1</sup> Coordenação de Pesquisas em Biodiversidade, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus-AM, CEP 69067-375, Brasil, ([www.inpa.org.br](http://www.inpa.org.br))

<sup>2</sup> Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB, England.

## Abstract

A new species of *Philodendron* in central Amazonia, Manaus-AM, Brazil, is described and illustrated. *Philodendron melloi* belongs to the subgenus *Philodendron* and is possibly a representative of the section *Tritomophyllum*. This newly described species is similar to *P. barrosoanum* and *P. hyleae*, but differs in its preference for terrestrial habitats, persistence of the prophyll, intermediate-sized width of leaf base at the anterior division (1.5–5.6 cm), oblong sinus, floral sympodium with 1–4 inflorescences, 3–6 locules per ovary, and a large number (15–25) of ovules per locule, inserted along the entire length of the placenta. The other two species only have 5 (4–6) and 2 ovules per locule respectively.

**Key words:** Aroid, epiphyte, taxonomy, tropical rain forest.

## Resumo

Uma nova espécie de *Philodendron* na Amazônia central, Manaus-AM, Brasil é descrita e ilustrada. *Philodendron melloi* pertence ao subgênero *Philodendron* e é possivelmente um representante da seção *Tritomophyllum* Schott. Esta é similar a *P. barrosoanum* G.S. Bunting (1964: 23) e *P. hyleae* G.S. Bunting (1975: 298), mas se diferencia destas por possuir hábito preferencialmente terrícola, pela persistência do profilo, largura intermediária da base da folha na divisão anterior (1.5–5.6 cm), sinus oblongo, 1–4 inflorescências por simpódio floral, 3–6 lóculos por ovário, e, o mais notável, um grande número de óvulos por lóculo (15–25), inseridos em toda a extensão da placenta. Enquanto as duas outras espécies possuem apenas 5 (4–6) e 2 óvulos por lóculo respectivamente.

**Palavras-chave:** Araceae, epífitas, taxonomia, floresta tropical.

## 1. Introduction

*Philodendron* from Latin means, *Philo* = friend; *dendron* = tree, or together, “friend of the trees”. The genus *Philodendron* Schott (1829: 780) presently recognized by 482 species, is the second most speciose genus of Araceae Juss. and estimates suggest that ca. 700 species may actually pertain to this group (Boyce & Croat 2016).

In Brazil, 168 species are presently described of which 79 are endemics to the country (Sakuragui *et al.* 2017). Most species occur in humid tropical forests, and the genus is best represented in the Amazon Basin (59%), followed by the Brazilian Atlantic Rainforest biome, of south-eastern Brazil (39%) (Sakuragui *et al.* 2017). In the Brazilian state of Amazonas *Philodendron* is particularly rich with 77 species currently recognized (Sakuragui *et al.* 2017). Recently, quantitative community studies of epiphytes from two sites in the central Amazonian region report this genus as a principal taxonomic component of the epiphytes (Irumé *et al.* 2013; Boelter *et al.* 2014).

*Philodendron* remains a focus of studies at several levels throughout the neotropics but the genus still remains poorly known at the sectional level and many species remain undescribed (Croat *et al.* 2014). An example of this is the typically low rates of species discovered in the Brazilian Amazon in recent decades. The description of this new taxon offers a new contribution to our understanding of morphological variation within this complex genus in central Amazonia. Such information should contribute to the formation of phylogenetic hypotheses regarding the inter-specific relationships in this genus.

## 2. Material and methods

The species was first discovered and collected in post-floral stage in 1996 at the Adolpho Ducke Forest Reserve-RFAD, 02° 55' S, 059° 59' W, administered by INPA (National Research Institute of Amazonian Research) and located northwest of Manaus, in Amazonas state (AM), by Dr. M.L. Soares and Dr. S. Mayo, however, has not been described.

Subsequently, in 2015 during the execution of the Ph.D. project of Irumé, M.V. in RFAD, the species was recognized and re-collected blooming *in situ* by the first author, with the assistance of the technician and parataxonomist Antônio Tavares Mello. Shortly thereafter, other paratypes were collected in RFAD and in four distinct locations in the municipality of

Presidente Figueiredo, state of Amazonas (Fig. 1). These data allowed for a more detailed understanding of the vegetative morphological plasticity of *Philodendron melloi* sp. nov., as well as that related to reproductive variability of the inflorescence in anthesis and its fruits, both of which had never been previously collected. Since then, the species has been researched, delimited and described.

The taxonomic analysis of the new species was conducted by comparing it with the holotypes of two morphologically similar species: *P. barrosoanum* Bunting (1964: 23) and *P. hylaeae* Bunting (1975: 298). Samples of the new material were subsequently illustrated through the use of a stereomicroscope and written descriptions follow the terminology of Krause (1913), Mayo (1986; 1988; 1989), Soares (1996), Croat (1997) and Beentje (2012).

### 3. Taxonomy

#### ***Philodendron melloi* Irume, M.V. & M.L. Soares sp. nov. (Figs. 1–3)**

*Philodendron melloi* is similar to *P. barrosoanum* Bunting (1964: 23) and *P. hylaeae* Bunting (1975: 298), but differs from these species principally due to a combination of the following characteristics: Its preferably terrestrial habitat, persistence of the prophyll, intermediate-sized width of leaf base at the anterior division (1.5–5.6 cm), oblong sinus, floral sympodium with 1–4 inflorescences, 3–6 locules per ovary, and a large number (15–25) of ovules per locule, inserted along the entire length of the placenta. The other two species only have 5 (4–6) and 2 ovules per locule, respectively.

**Type:**—BRAZIL. Amazonas: Manaus, central Amazonia, Adolpho Ducke Forest Reserve-RFAD, Camping Bolívia, S02° 58' 21.9" W059°57' 28.4", 10 January 2017 (fl., fr.), *Irume, M.V.* 72 (holotype and isotypes INPA 277451!).

Plant terrestrial, infrequently pendant in trees as nomadic vines and rarely rupicolous, erect-scandent. Roots climbing purple when young, brown when mature, roots aerial 0.3–1 cm in diameter, grey in colour. Stem decumbent 8.0–15.5 × 1.0–2.0 cm, light brown, internodes short, 1.0–2.0 × 0.8–2.5 cm. Prophyll 4.5–16.8(–20) × 0.6–2.5 cm, pink coloured, infrequently pink-green, longitudinally striped, persistent without forming fibers, when dry becoming pendent, orange-dark brown, recurved apex, stain darker, resin transparent with a sweet fragrance. Petiole 24.5–59.4 × 0.2–0.8 cm, subcylindrical, slightly sulcate on the adaxial face, dark-opaque green, apex purplish pink forming a ring, pulvinus 0.2–0.8 cm × 0.2–1.0 cm, with proximal white stripes at the insertion of the leaf lamina, extrafloral nectaries present at the apex, base inflated, greenish-yellowish-pink, resin transparent with a sweet fragrance. Leaf



blade trifold, hastate, subcoriaceous, adaxial face brilliant light and dark green, when young, dark grey-green, abaxial face light green-opaque, entire margin, pink to dark yellowish, apex strongly acuminate. Anterior division 20.2–32.6 × 6.2–13.1 cm, oblanceolate, apex acuminate 0.5–2.3 × 0.1–0.8 cm, width of base at the anterior lobe 1.5–5.6 cm. Principal vein impressed on the adaxial face, prominent raised on the abaxial face, dark green on the adaxial face, green-yellow on the abaxial face. Primary lateral veins 3–7 pairs on both sides, concolorous, impressed on the adaxial face, raised and well developed on the abaxial face, interprimary veins impressed on both faces. Posterior division lobes 14.4–25.5 × 4.3–10.8 cm, slightly asymmetrical, lanceolate-oblanceolate in form, apex slightly acuminate, lobes in almost patent position, acroscopic veins 1–4, basioscopic veins 2–5, interprimary veins impressed on both faces, sinus oblong. Floral sympodium 1–4 inflorescences, floral button pink-green to yellowish, apex apiculate, longitudinal stripes clear, floral cataphyll 4.0–10.1 × 1.0–1.8 cm, pink to clear brown. Peduncle 5.2–10.6 × 0.1–0.3 cm, subcylindrical, clear green-white, stripes stained vertically white near the insertion of the spathe, resin transparent with sweet fragrance. Spathe 4.2–6.2 cm long, slightly constricted, on both faces light green-white, apex apiculate, clear green, tube light green, longitudinal stripes, resin canals present, resin orange with a sweet fragrance, blade 2.3–3.5 × 0.5–1.8 cm, tube 2.0–3.0 × 0.8–2.1 cm. Spadix 3.0–6.8 cm long, apex rounded, fertile male zone 1.4–3.1 × 0.3–0.8 cm, white to light beige, resin dark orange with a sweet fragrance, intermediate sterile male zone 0.4–0.8 × 0.3–0.8 cm, light pink-orange, female zone 0.9–2.9 × 0.5–1.7 cm, light yellowish-green, stipe 0.2–0.5 × 0.2–1.2 cm, light green-white. Stamens 3–4(–6), 1.2–1.3 × 0.7–0.9 mm at the apex, resin dark orange, with a sweet fragrance. Staminodes 0.7–0.8 × 1.1–1.3 mm at apex. Gynoecium 2.2–3.0 × 1.1–1.5 mm at apex, ovary external trichomes 0.1 mm length, crystals of raphides in the epidermis, globose stigma, presence of unicellular trichomes in tufts, axile placentation, locules 3–6, mutigenous substance transparent in colour, ovules 15–25 for each locule, inserted along the entire length of the placenta, hemianatropous, funicle one to two times longer than the ovules, trichomes at the base and intermediate part of the funicle. Infructescence 4.2–5.5 × 1.2–2.7 cm. Fruits berries, dark orange, 0.3–0.7 cm × 0.1–0.2 cm in diameter, when immature light yellow, seeds very numerous, ca. 1 mm, oblong, succulent, longitudinally striped, presence of crystals of raphides in the epidermis.

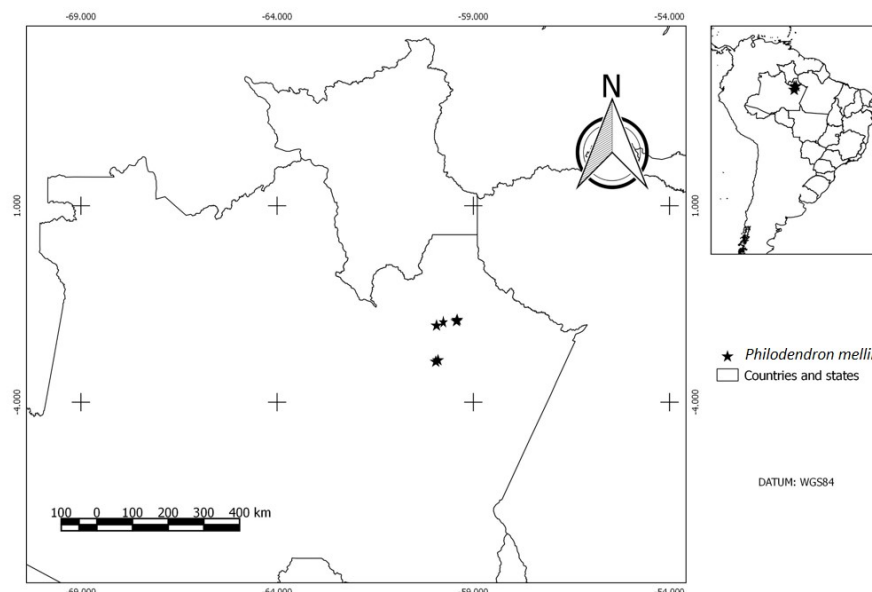
**Etymology:**—The specific epithet is given in honor of a technician and parataxonomist Antônio Tavares Mello (“Cachorrinho”), who contributed in an essential way to find,

recognize, and collect the new species in the field. His dedication in collaborating with us to gather several additional specimens essential for the description of the species is greatly appreciated.

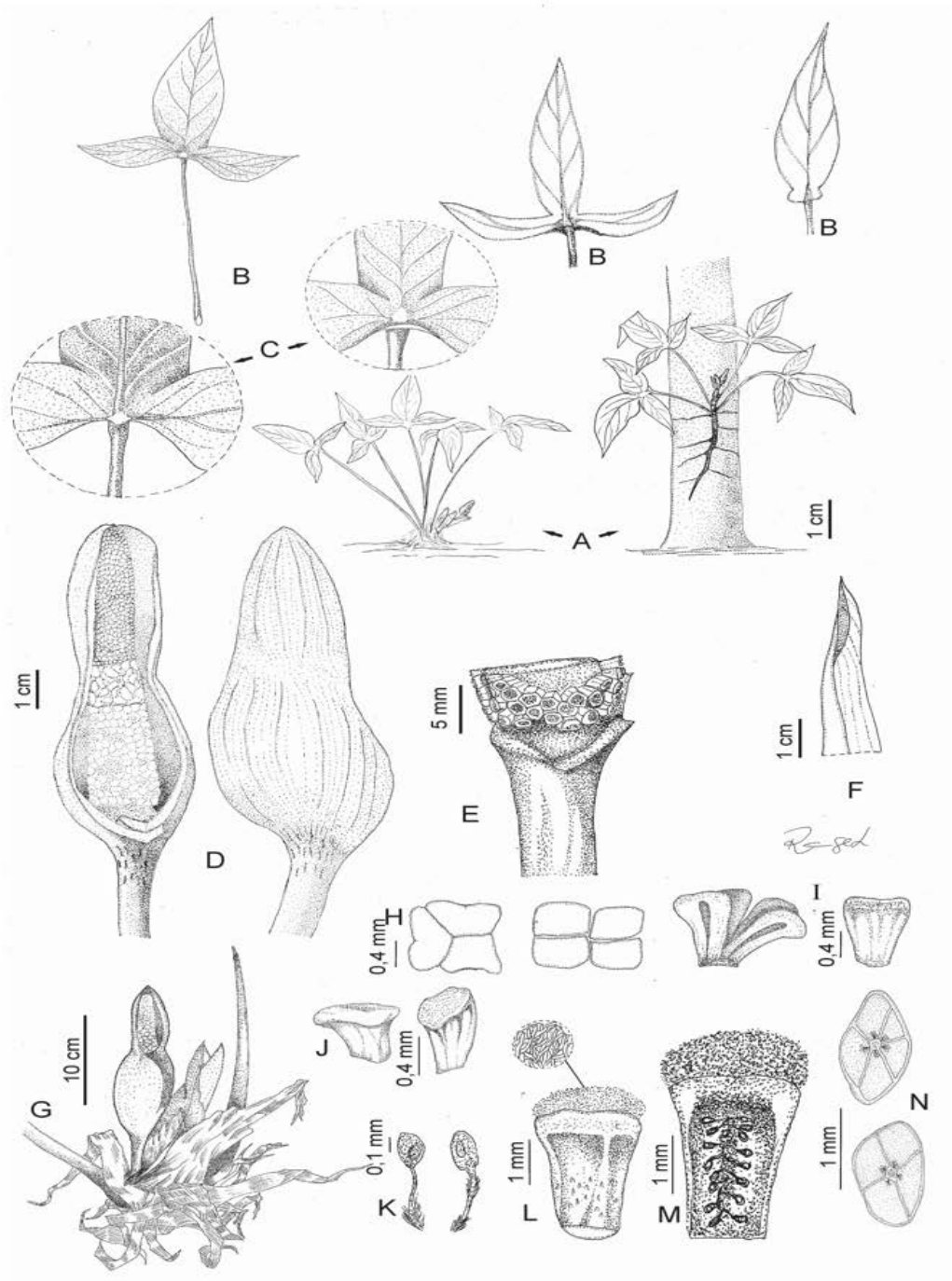
**Phenology:**—Inflorescences were collected in anthesis between the months of October and January. Infructescences were collected mature in April.

**Distribution and Ecology:**—The occurrence of *Philodendron melloi* was registered from “terra firme” (upland) humid tropical rainforests in central Amazonia, in the state of Amazonas, Brazil, at elevation between 39–109 m (Fig. 1). The local distribution of the newly described species is restricted to points indicated on the map where the individuals occur on the ground in densely aggregated populations, where only 1 to 2(–3) fertile individuals were located.

**Conservation:**—*Philodendron melloi* presents an aggregated spatial distribution and is restricted to certain points in terra-firme upland forests. In light of this, anthropogenic disturbance in the region as a result of deforestation, habitat fragmentation and excessive selective extraction without management plans are the greatest threats to this species in its habitat.



**FIGURE 1.** Map showing the locality data for the collection points of fertile populations of *Philodendron melloi* in central Amazonia.



**FIGURE 2.** *Philodendron melloi*. **A.** Habit. **B.** Plasticity foliar in ontogenetic development of leaves. **C.** Detail of the form and width of the base of the anterior lobe, the abaxial and adaxial leaf faces. **D.** Inflorescence in a transversal cut. **E.** Peduncle and stipe. **F.** Prophyll. **G.** Frontal view of the inflorescence and detail of the persistent prophyll **H.** Staminate fertile flowers on a superior view. **I.** Staminate fertile flowers in a transversal cut and a lateral view. **J.** Sterile staminodes in a lateral view. **K.** Detail of ovules and trichomes **L.** Gynoecium in a lateral view showing locules with ovules and details of the external trichomes on the stigma **M.** Gynoecium

in a longitudinal cut, show axile placentation and ovules inserted into the entire length of the placenta. N. Transversal cut of the ovary.



**FIGURE 3.** *Philodendron melloi*. **A.** Habit. **B.** Left blade adaxial surface. **C.** Left blade abaxial surface. **D.** Prophyll. **E.** Inflorescence in anthesis at the ground. **F.** Sympodium floral with four inflorescences. **G.** Inflorescence and floral button, adaxial side. **H.** Inflorescence and floral button, detail of spathe and floral cataphyll, abaxial side. **I.** Detail staminate zone, male-sterile zone, pistillate zone and stipe. **J.** Fertile collect. **K.** Infrutescence mature. **L.** Detailed view of the distinctive vegetative characters between similar species collected in RFAD, *P. melloi* (on top), *P. barrosoanum* (on the left side) and *P. hylaeae* (in the right side) respectively.

**Comments:**—Morphologically *Philodendron melloi* is similar and comparable to *P. barrosoanum* and *P. hylaeae*, both of which also occur at RFAD. However, various morphological characteristics (both vegetative and reproductive) may be used to distinguish it from these other two species (see Table 1). The morphological comparison details three species revealing that *P. melloi* exhibits a series of unique characteristics indicating it as a new taxon to science. Its preferably terrestrial habitat, persistence of the prophyll, intermediate-sized width of leaf base at the anterior division (1.5–5.6 cm), oblong sinus, floral sympodium with 1–4 inflorescences, 3–6 locules per ovary, and a large number (15–25) of ovules per locule, inserted along the entire length of the placenta, are some of the characteristics which distinguish the new species from morphologically similar ones (see Table 1).

**Paratypes:**—BRAZIL. Amazonas—AM: Manaus, Adolpho Ducke Forest Reserve (RFAD), Cultivated in vase at INPA, 02° 56' 06.4" S, 59° 53' 59.7" W, 09 December 2015 (fl.), *Irume*, M.V. 68 (INPA 277446!); Camping Bolívia, 02° 58' 21.9"S, W59° 57' 28.4" W, 4 October 2016 (fl.), *Irume*, M.V. 69 (INPA 277448!); 10 January 2017 (fl.,fr.), *Irume*, M.V. 72 (INPA 277451!); Presidente Figueiredo, Vila de Balbina, Trilha da Bica do Cabeça, 01° 56' 27.4" S, 59° 25' 43.1" W, 6 December 2015 (fl.), *R.O. Perdiz* 2975 (INPA 277447!); Trilha da Cachoeira da Sussuarana, 01° 54' 23.6" S, 59° 24' 41.1" W, 22 October 2016 (fl.), *Irume*, M.V. 70 (INPA 277449!); Trilha da Cachoeira Berro d'água, 02° 03' 9.28" S, 59° 56' 11.6" W, 03 January 2017 (fl.), *Irume*, M.V. 71 (INPA 277450!); Trilha da Cachoeira da Maroca, 02° 00' 48" S, 59° 51" 0.4" W, 12 April 2017, *Irume*, M.V. 73 (fr.) (INPA 277452!).

#### 4. Acknowledgements

We thank INPA and the Graduate Program in Botany (PPG–BOT), Herbarium INPA, the curator and advisor Dr. Michael J.G. Hopkins, CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) for the Doctoral grant offered to the first author, Lucas Castanhola for assistance in the Laboratory of Electronic Microscopy (LEM), and CENBAM (Centro de Estudos Integrados da Biodiversidade Amazônica) under the coordination of Dr. William E. Magnusson for financial and logistical support for expeditions. To Antônio T. Mello for his dedication and assistance in the field work, Maihyra M. Pombo, Gabriel E. Ferreira and Alysson M. Barbosa for helpful suggestions and encouragement that

led to the completion of this manuscript. Finally, to the Demian Torres Trindade for ideas, motivation and assistance in field work and the laboratory.

**TABLE 1.** Comparison of vegetative and reproductive characters showing morphological differences among *P. melloi*, *P. barrosoanum* and *P. hylaeae*. Where: length and/or diameter = cm; n° = number; Te = terrestrial, Nv = nomadic vine; Ru = rupicolous; Hm = hemiepiphyte; Ad = Anterior division; Pd = Posterior division; Plv = Primary lateral veins; Lav = Lateral acroscopic veins; Lbv = Lateral basioscopic veins.

	<i>P. melloi</i>	<i>P. barrosoanum</i>	<i>P. hylaeae</i>
<b>Form of life</b>	Te, Nv, Ru	Hm, Tn	Hm, Tn
<b>Prophyll_length</b>	4.5–16.8 (20)	30–35 cm	24–27 cm
<b>Prophyll_persistence</b>	persistence	marcescent–deciduous	deciduous
<b>Prophyll_color</b>	pink	green	green–pink
<b>Petiole_length</b>	24.5–59.4	58–79	56–90 (100)
<b>Petiole_diameter</b>	0.2–0.8	1.3–1.6	0.6–1.8
<b>Petiole_shape</b>	subcylindrical	cylindrical	subcylindrical
<b>Leaf blade_shape</b>	trifid–hastate	hastate–trilobate	trilobate–trisect
<b>Leaf blade_texture</b>	subcoriaceous	coriaceous	subcoriaceous
<b>Ad_width of leaf base</b>	1.5–5.6	12–14.5	0.7–1.6
<b>Ad_proportion</b>	moderate	long	narrow
<b>Pd_shape</b>	lanceolate–oblanceolate	ovate–elliptic	oblanceolate
<b>Pd_position</b>	spreading	lightly pendulous	ascending
<b>Plv_n°</b>	3–7 pairs	4–5 pairs	8–10 pairs
<b>Lav_n°</b>	1–4	3–4	2–5
<b>Lbv_n°</b>	2–5	4–6	8–12
<b>Sinus_shape</b>	oblong	square–campanulate	oblanceolated
<b>Inflorescences_n°</b>	1–4	4–5	3–4
<b>Spathe_length</b>	4.2–6.2	ca. 18	10–17 (20)
<b>Spadix_length</b>	3.0–6.8	ca. 18	12–16.5 (20)
<b>Stipe_presence</b>	yes	yes, briefly	sessile
<b>Placentation</b>	axile	axile	subbasal
<b>Locules_number</b>	3–6	8–11	6–8
<b>Ovules per locule</b>	15–25	5 (4–6)	2
<b>Ovule_type</b>	hemianatropous	axial–fasciculated	hemianatropous

## 5. References

- Bunting, G.S. (1964). Studies in Araceae. *Philodendron barrosoanum*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 50: 23-28.
- Bunting, G.S. (1975). Nuevas especies para la revision de las Araceae Venezoelanas. *Philodendron hylaeae*. *Acta Botanica Venezuelica* 10 (1-4): 263-335.
- Boelter, C.R.; Dambros, C.S.; Nascimento, H.E.M.; Zartman, C.E. (2014). A tangled web in tropical tree-tops: effects of edaphic variation, neighbourhood phorophyte composition and bark characteristics on epiphytes in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science* 25(4): 1090-1099.
- Boyce, P.C. & Croat, T.B. (2016). The Überlist of Araceae: totals for published and estimated number of species in aroid genera. Disponível em: <http://www.aroid.org/genera/120110uberlist.pdf> (acesso em: 04 de abril de 2017).
- Croat, T.B. (1997). A revision of *Philodendron* subgenus *Philodendron* (Araceae) for Mexico and Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 311-704.
- Croat, T.B.; Friedenber, B.; Kostelac, C.V. (2014). New species of *Philodendron* (Araceae) from South America. *Aroideana* 37E(1): 29–50.
- Irume, M.V.; Soares, M.L.C.; Zartman, C.E.; Amaral, I.L. (2013). Floristic composition and community structure of epiphytic angiosperms in a terra firme forest in central Amazonia. *Acta Botanica Brasilica* 27(2): 378-393.
- Beentje, H. (2012). *The Kew Plant Glossary: An Illustrated Dictionary of Plant Terms (with illustrations by Williamson, J.)*. Revised edition. Royal Botanic Gardens Kew, U.K. 164 pp.
- Krause, K. (1913). *Araceae-Philodendroidae-Philodendreae-Philodendrinae*. In: Engler A (Ed.) *Das Pflanzenreich*. Heft 60 (IV.23Db), W. Engelmann. Leipzig, Berlin, 1-143 pp.
- Mayo, S.J. (1986). *Systematics of Philodendron Schott (Araceae) with special reference to inflorescence characters*. (Ph.D. thesis). University of Reading, Reino Unido. UK, 792 pp.
- Mayo, S.J. (1988). Aspectos da evolução e da geografia do gênero *Philodendron* Schott (Araceae). *Acta Botanica Brasilica* 1: 27-40.
- Mayo, S.J. (1989). Observations of gynoecial structure in *Philodendron* (Araceae). *Botanical Journal Linnean Society* 100: 139-172.

Sakuragui, C.M.; Calazans, L.S.B.; Soares, M.L. (2017). *Philodendron*. In: Flora do Brazil 2020, em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB22033> (acesso em: 04 abril de 2017).

Soares, M.L.C. (1996). *Levantamento florístico do gênero Philodendron Schott (Araceae) na Reserva Florestal Ducke- Manaus-AM*. Dissertação de Mestrado. INPA. 179 pp.



# ATA DA DEFESA PÚBLICA



ATA DEFESA PÚBLICA DE TESE DE DOUTORADO DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BOTÂNICA) DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos oito dias do mês de outubro de 2019 às 09:00 horas, no auditório da Pós-graduação – INPA Campus I, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Dr. Flávio Nunes Ramos, da Universidade Federal de Alfenas (UNIFAL), Dra. Veridiana Vizoni Scudeller, da Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Dr. Gil Vieira, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Dra. Maria Anália Duarte de Souza, da Universidade Federal do Amazonas (UFAM) e Dra. Juliana Hipólito de Sousa, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), tendo como suplentes: Dr. Valdely Ferreira Kinupp, do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas (IFAM) e Dr. Jadson José Souza de Oliveira, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da **TESE DE DOUTORADO**, intitulada: **“Composição florística e padrões de distribuição vertical de *Philodendron Schott* (Araceae Juss.) em mesoescala na Amazônia central”** discente: **Mariana Victória Ireme**, sob orientação: Dr. Michael John Gilbert Hopkins e coorientação: Dr. Charles Eugene Zartman, Dr. William Ernest Magnusson e Dr. Pedro Aurélio Costa Lima Pequeno. Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, a discente foi arguida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
FLAVIO NUNES RAMOS	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
JULIANA HIPÓLITO DE SOUSA	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
MARIA ANÁLIA DUARTE DE SOUZA	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
GIL VIEIRA	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
VERIDIANA VIZONI SCUDELLER	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
VALDELY FERREIRA KINUPP	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
JADSON JOSÉ SOUZA DE OLIVEIRA	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO

Manaus (AM), 08 de outubro de 2019.

OBS: *A banca sugere aceitar as sugestões da banca.*

Nada mais havendo, foi lavrado a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

*Michael John Gilbert Hopkins*  
 Coordenador do programa de Pós-Graduação em Botânica  
 PO 119/2019