

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS**

**BIANCA APARECIDA BORGES E SILVA**

**DIVERSIDADE BETA DA ASSEMBLEIA DE EPÍFITAS ENTRE ÁRVORES EM  
PASTAGENS E FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA**

**ALFENAS/MG**

**2023**

**BIANCA APARECIDA BORGES E SILVA**

**DIVERSIDADE BETA DA ASSEMBLEIA DE EPÍFITAS ENTRE ÁRVORES EM  
PASTAGENS E FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas/UNIFAL-MG. Área de concentração: Diversidade Biológica e Conservação.

Orientador: Flavio Nunes Ramos

Coorientador: Juliano Sarmiento Cabral

**ALFENAS / MG**

**2023**

Silva, Bianca Aparecida Borges e .

Diversidade beta da assembleia de epífitas entre árvores em pastagens e fragmentos de Mata Atlântica / Bianca Aparecida Borges e Silva. - Alfenas, MG, 2023.

72 f. : il. –

Orientador(a): Flavio Nunes Ramos.

Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - Universidade Federal de Alfenas, Alfenas, MG, 2023.

Bibliografia.

1. Epífitas vasculares. 2. Diversidade beta. 3. Efeito das pastagens. 4. Fragmentação. 5. Paisagens atropizadas. I. Nunes Ramos, Flavio, orient. II. Título.

## BIANCA APARECIDA BORGES E SILVA

“ Diversidade beta da assembleia de epífitas entre árvores em pastagens e fragmentos de Mata Atlântica”

A Banca examinadora abaixo-assinada aprova a Dissertação apresentada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Ciências Ambientais.

Aprovada em: 16 de fevereiro de 2023.

Prof. Dr. Flavio Nunes Ramos

Instituição: Universidade Federal de Alfenas (UNIFAL)

Prof. Dr. Adriano Costa Quaresma

Instituição: Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA)

Profa. Dra. Samyra Furtado

Instituição: Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF)



Documento assinado eletronicamente por **Adriano Costa Quaresma, Usuário Externo**, em 16/02/2023, às 11:04, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **SAMYRA GOMES FURTADO, Usuário Externo**, em 16/02/2023, às 11:09, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Flávio Nunes Ramos, Professor do Magistério Superior**, em 16/02/2023, às 11:11, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.unifal-mg.edu.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_ace\\_sso\\_externo=0](https://sei.unifal-mg.edu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_ace_sso_externo=0), informando o código verificador **0919818** e o código CRC **6EA352FE**.

Dedico este trabalho a minha família, principalmente ao meu avô, Paulo Reis Borges, o homem mais importante da minha vida, que mesmo sem saber muito bem o que eu fazia, falava de mim sempre com muito orgulho, esteve ao meu lado em todos os momentos comemorando cada conquista. Foi um homem incrível, só quem teve a oportunidade de conhecê-lo sabe a imensidão que ele era. Essa é a primeira coisa importante que vai acontecer em minha vida e que ele não vai estar aqui para compartilhar mais esse momento comigo. Ainda assim, continuará sempre sendo por ele. Que de onde você esteja ainda possa se orgulhar de mim. Te amo pra sempre vovô, sinto muito a sua falta!

## **AGRADECIMENTO**

Agradeço aos meus orientadores Flavio e Juliano, pela disponibilidade, apoio e orientação.

Ao João Pedro e a professora Érika que auxiliaram em diversos momentos, com muita boa vontade e disposição.

Ao grupo ECOVEG, pelas conversas e discussões quinzenais, que foram enriquecedoras.

Ao André que contribuiu com a correção para a qualificação.

Aos membros da banca de acompanhamento, Samyra e Adriano, que contribuíram muito com a discussão e desenvolvimento deste trabalho.

A Universidade Federal de Alfenas, pelo ensino público de qualidade e gratuito, e aos seus professores que contribuem brilhantemente para o mestrado em Ciências Ambientais.

De coração, muito obrigada!

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoas de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de financiamento 001.

## RESUMO

A diversidade beta pode ser entendida como uma medida que compara a diversidade em duas escalas diferentes: alfa e gama. A transformação do uso da terra para pastagens e agricultura intensiva cria nas paisagens os mosaicos agrícolas onde fragmentos de vários cultivos e pastagens se conectam com áreas naturais impondo condições espacialmente uniformes na paisagem, causando perda de habitat, de refúgio, de alimento e de corredores de dispersão, condições essas que são toleráveis apenas por um pequeno subconjunto de espécies nativas abundantes, causando a diminuição da diversidade beta local. As epífitas são particularmente sensíveis à fragmentação florestal, devido ao seu hábito ecológico muito específico, por serem plantas atmosféricas e viverem sem conexão com o solo, dependendo diretamente de seus forófitos. O objetivo deste estudo foi responder se: (1) O padrão de particionamento aditivo da diversidade entre as assembleias de epífitas do pasto e de florestas é semelhante? (2) O padrão de formação das assembleias de epífitas resulta dos processos de substituição de espécies ou aninhamento? e (3) Esses processos são diferentes entre pastos e florestas? Para isso utilizamos os dados de riqueza e abundância de Angiospermas epífitas coletados em 15 paisagens, cada uma consistindo em um fragmento florestal com uma pastagem adjacente. Amostramos as epífitas em 600 árvores nas florestas e 720 nas pastagens. Calculamos a beta diversidade através da partição aditiva da diversidade. Encontramos um total de 10.298 indivíduos pertencentes a 23 espécies e quatro famílias: Bromeliaceae, Orchidaceae, Cactaceae e Piperaceae. Nas pastagens encontramos 9939 indivíduos, pertencentes a 16 espécies. Bromeliaceae foi a família encontrada com maior abundância, principalmente três espécies de *Tillandsia*, e Orchidaceae com maior riqueza. Nas florestas encontramos 359 indivíduos, pertencentes a 18 espécies. Orchidaceae foi a família mais rica e mais abundante. Verificamos que apesar da diferença de riqueza ter sido baixa, a diversidade beta entre as florestas e as pastagens foi alta, devido à mudança de dominância de algumas espécies nas pastagens, principalmente a superpopulação do gênero *Tillandsia* (Bromeliaceae), e o principal processo responsável foi o aninhamento. Concluímos que os fragmentos florestais remanescentes não se encontram em bom estado de conservação, mas ainda assim suportam uma comunidade de epífitas vasculares adaptadas a esses ambientes, que desempenham um papel muito importante no ecossistema.

**Palavras-chave:** diversidade-beta; efeito das pastagens; epífitas vasculares, fragmentação; paisagens antropizadas

## ABSTRACT

Beta diversity can be understood as a measure that compares diversity on two different scales: alpha and gamma. The transformation from land use to pastures and intensive agriculture creates agricultural mosaics in landscapes where fragments of various crops and pastures connect with natural areas, imposing spatially uniform conditions on the landscape, causing loss of habitat, refuge, food and corridors of dispersal, conditions that are tolerable only by a small subset of abundant native species, causing local beta diversity to decrease. Epiphytes are particularly sensitive to forest fragmentation, due to their very specific ecological habits, as they are atmospheric plants and live without connection to the soil, depending directly on their phorophytes. The aim of this study was to answer whether: (1) Is the pattern of additive partitioning of diversity between epiphyte assemblages in grassland and forests similar? (2) Does the formation pattern of epiphyte assemblages result from species replacement or nesting processes? and (3) Are these processes different between pastures and forests? For this, we used data on the richness and abundance of epiphytic Angiosperms collected in 15 landscapes, each consisting of a forest fragment with an adjacent pasture. We sampled epiphytes on 600 trees in the forests and 720 in the pastures. We calculated the beta diversity through the additive diversity partition. We found a total of 10,298 individuals belonging to 23 species and four families: Bromeliaceae, Orchidaceae, Cactaceae and Piperaceae. In the pastures we found 9939 individuals, belonging to 16 species. Bromeliaceae was the family found with greater abundance, mainly three *Tillandsia* species, and Orchidaceae with greater richness. In the forests we found 359 individuals, belonging to 18 species. Orchidaceae was the richest and most abundant family. We verified that despite the difference in richness being low, the beta diversity between forests and pastures was high, due to the change in dominance of some species in the pastures, mainly the overpopulation of the genus *Tillandsia* (Bromeliaceae), and the main responsible process was the nesting. We conclude that the remaining forest fragments are not in a good state of conservation, but still support a community of vascular epiphytes adapted to these environments, which play a very important role in the ecosystem.

**Keywords:** beta-diversity; pasture effect; vascular epiphytes; fragmentation; anthropized landscapes

## SUMÁRIO

<b>1.</b>	<b>REVISÃO DA LITERATURA .....</b>	<b>12</b>
1.1	EPÍFITAS VASCULARES E SUA PRESENÇA NA MATA ATLÂNTICA .....	12
1.2	OS EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL .....	13
<b>1.2.1</b>	<b>O efeito da fragmentação florestal em epífitas .....</b>	<b>14</b>
1.3	O ESTUDO DE BETA DIVERSIDADE .....	15
<b>1.3.1</b>	<b>Beta diversidade e sua importância na conservação da biodiversidade e conservação de ambientes alterados .....</b>	<b>19</b>
<b>1.3.2</b>	<b>A diferença entre o uso de dados de abundância e dados de riquezas nas análises de Diversidade Beta .....</b>	<b>19</b>
<b>1.3.3</b>	<b>Análise de diversidade beta em epífitas .....</b>	<b>20</b>
1.4	EFEITOS DAS PASTAGENS NAS COMUNIDADES DE EPÍFITAS .....	23
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>26</b>
<b>2</b>	<b>ARTIGO: DIVERSIDADE BETA ENTRE ASSEMBLÉIAS DE EPÍFITAS EM PASTAGENS E FRAGMENTOS FLORESTAIS .....</b>	<b>36</b>
2.2	MATERIAL E MÉTODO .....	39
<b>2.2.1</b>	<b>Área de estudo .....</b>	<b>39</b>
<b>2.2.2</b>	<b>Amostragem .....</b>	<b>40</b>
<b>2.2.3</b>	<b>Análise Estatística .....</b>	<b>43</b>
2.3	RESULTADOS .....	44
<b>2.3.1</b>	<b>Diversidade beta geral entre pastos e fragmentos .....</b>	<b>47</b>
<b>2.3.2</b>	<b>Comparação dentro de cada habitat .....</b>	<b>48</b>
<b>2.3.3</b>	<b>Resultado Diversidade Beta par a par entre pastagens e entre fragmentos .....</b>	<b>48</b>
<b>2.3.4</b>	<b>Diversidade beta entre duplas (fragmentos e pastagens de uma mesma paisagem) .....</b>	<b>50</b>

<b>2.3.5</b>	<b>Relação da beta diversidade com ambiente/paisagem .....</b>	<b>51</b>
<b>2.4</b>	<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>51</b>
<b>2.4.1</b>	<b>Beta diversidade geral .....</b>	<b>52</b>
<b>2.4.2</b>	<b>Beta diversidade entre habitats .....</b>	<b>56</b>
<b>2.4.3</b>	<b>Beta diversidade geral entre a pastagem e fragmento de uma mesma paisagem .....</b>	<b>59</b>
<b>2.4.4</b>	<b>Conservação .....</b>	<b>61</b>
<b>2.5</b>	<b>CONCLUSÃO .....</b>	<b>62</b>
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>64</b>
	<b>ANEXOS .....</b>	<b>70</b>

## 1 REVISÃO DA LITERATURA

Epífitas são plantas que não estão conectadas ao solo e que, em pelo menos um estágio de seu ciclo de vida, utilizam como suporte, mas não como nutrientes, seus forófitos (ZOTZ, 2016). Portanto, o epifitismo é uma interação ecológica comensal entre plantas, na qual uma espécie é dependente e se beneficia do substrato de uma espécie hospedeira (CALLAWAY *et al.*, 2002).

Representando cerca de 10% de todas as plantas vasculares (ZOTZ *et al.*, 2021), as epífitas são encontradas preferencialmente em florestas tropicais úmidas (HIETZ *et al.*, 2021), mas diversas espécies são encontradas em manguezais, florestas decíduas e até mesmo em ambientes semi-áridos (IBSCH *et al.*, 1996; MONTAÑA *et al.*, 1997; OLMSTED; JUÁREZ, 1996). Esses organismos são componentes-chave em ecossistemas tropicais, sendo importantes representantes vegetais desses locais (KELLY *et al.*, 2004). Além da relação ecológica de comensalismo com os forófitos (BENZING, 1990), as epífitas apresentam interações com diversos animais, vertebrados ou invertebrados, fornecendo abrigo ou recursos alimentares (ANGELINI; SILLIMAN, 2014; DEJEAN *et al.*, 1995; DISLICH, 1996; LASKY; KEITT, 2012; SCHEFFERS *et al.*, 2014), desempenham um importante papel na ciclagem de nutrientes e na retenção de água no dossel das árvores (STANTON *et al.*, 2014). Esse grupo também é considerado biomonitores e indicadores dos impactos causados pela poluição atmosférica, devido a sua capacidade de retirada de compostos do ar e sua alta sensibilidade às variações da umidade atmosférica e mudanças climáticas (LI *et al.*, 2015; SODHI, 2008). Essas características fazem com que as epífitas sejam um modelo adequado para estudos de fragmentação de habitat (MAGRACH, 2012).

### 1.1 EPÍFITAS VASCULARES E SUA PRESENÇA NA MATA ATLÂNTICA

Em Florestas Neotropicais, as epífitas chegam a constituir até 50% de toda a flora vascular (HIETZ *et al.*, 2021). A maior diversidade presente nesses ambientes pode ser explicada pela topografia apresentada pelos Neotrópicos. Ambientes mais montanhosos possuem maior quantidade de microssítios diferentes (GENTRY; DODSON; 1987), além de serem ambientes bastantes úmidos, requisito básico para o estabelecimento da maioria das epífitas (HIETZ *et al.*, 2021), Estima-se que a Mata Atlântica abrigue cerca de 3 a 4 mil espécies de epífitas vasculares (RAMOS *et al.*,

2019), sendo o domínio fitogeográfico brasileiro que apresenta a maior riqueza de bromélias (MARTINELLI *et al.*, 2008). A distribuição de epífitas ao longo da Mata Atlântica varia de acordo com seus subtipos e aspectos evolutivos (RAMOS *et al.*, 2019). A floresta ombrófila, além de seus altos índices pluviométrico, são perenifólia apresentando intensa evapotranspiração, alta precipitação atmosférica e unidade relativa do ar, ambiente ideal para a propagação de epífitas (MENINE NETO *et al.*, 2016).

## 1.2 OS EFEITOS DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL

A fragmentação florestal é resultado da exploração dos recursos naturais por atividades humanas, principalmente, pelo agronegócio, formando mosaicos de fragmentos florestais circundados por pastagens e culturas agrícolas (AERTS; HONNAY; 2011). Como consequência, a estrutura da paisagem sofre rupturas na continuidade do dossel florestal causando perda de habitats, mudanças na estrutura e composição de espécies, alterações nas condições microclimáticas locais (SOH *et al.*, 2019), e ainda pode ocasionar o isolamento de espécies (CORRAL; VALÉRIO; 2019). A fragmentação está relacionada, ainda, a alterações do regime de chuvas, degradação ambiental, alterações climáticas, declínio de populações, e consequentemente pode causar a redução da biodiversidade (SILVA *et al.*, 2017).

Com a redução da abundância local de espécies, as populações e comunidades florestais podem ter seus processos ecológicos afetados, devido ao aumento do isolamento entre populações e os efeitos das mudanças microclimáticas (RATHCKE; JULES, 1993). Em plantas, por exemplo, foram encontradas alterações na taxa de crescimento populacional devido a mudanças microclimáticas como temperatura e umidade do solo e do ar (BRUNA *et al.*, 2002). A diminuição da área foliar em resposta ao estresse causado pela escassez de água e aumento de temperatura é comum em plantas tropicais, pois limita a perda de água (BRUNA *et al.*, 2002). Além disso, essa redução na taxa de crescimento ocasionada pela fragmentação, pode acarretar em importantes consequências para a demografia de plantas de sub-bosque, alterando a estrutura da população e reduzindo a abundância de plantas reprodutivas (BRUNA; KRESS; 2002). A fragmentação também pode afetar o sucesso reprodutivo total de plantas, causando declínio na qualidade e quantidade de polinização e redução da quantidade de pólen encontrada nos estigmas, tubos

polínicos e frutos (AGUILAR *et al.*, 2004). Isso provavelmente ocorre devido à redução no tamanho da população, que aumenta o endocruzamento, e conseqüentemente causa a perda de variabilidade genética, diminuição na produção de sementes e ainda pode aumentar o risco de extinção das populações (AGUILAR *et al.*, 2004).

A transformação do uso da terra para pastagens e agricultura intensiva cria nas paisagens os mosaicos agrícolas (DO VALE *et al.*, 2017), onde fragmentos de vários cultivos e pastagens se conectam com áreas naturais impondo condições espacialmente uniformes na paisagem, causando perda de habitat, de refúgio, de alimento e de corredores de dispersão, condições essas que são toleráveis apenas por um pequeno subconjunto de espécies nativas abundantes, causando a diminuição da diversidade beta local (GABRIEL *et al.*, 2006). Devido a filtragem de espécies com base na capacidade de dispersão, essa redução pode persistir mesmo após a interrupção das atividades antrópicas (CLOUGH *et al.*, 2007).

O tamanho do efeito causado pelas mudanças de uso da terra, varia de acordo com a localização, com o grupo taxonômico que está sendo estudado, com as métricas ecológica e as escalas que serão usadas e até mesmo o tipo de perturbação que está sendo analisada (CHISHOLM *et al.*, 2013; DO VALE *et al.*, 2017). Por exemplo, em pastagens observou-se a redução da diversidade e alteração na composição de insetos da mata primária em direção às pastagens, os índices de diversidade diminuíram de acordo com o aumento no nível de antropização do ambiente, mas o número de indivíduos coletados aumentou (THOMAZINI, 2002). Comparada a outros ambientes, como canavial, floresta nativa e plantação de eucalipto, a pastagem aparece como o ambiente com menor riqueza de espécies e ocorrências de mamíferos de médio e grande porte (DOTTA; VERDADE, 2007).

### **1.2.1 O efeito da fragmentação florestal em epífitas**

Quando tratamos de escalas espaciais maiores, a diversidade, abundância e composição das comunidades de epífitas são fortemente influenciadas pelas condições ambientais (KREFT *et al.*, 2004), em escalas menores, são a estrutura e a dinâmica florestal as principais responsáveis (DING *et al.*, 2016). As epífitas são organismos que habitam o dossel, muitas vezes dependendo de árvores grandes para se manterem (SODHI *et al.*, 2008), de condições microclimáticas muito específicas, como alta umidade e baixa radiação solar (WERNER *et al.*, 2005), além de muitas

vezes contarem com polinizadores especializados (HIETZ, 1998). Sendo assim, a sensibilidade à mudanças de habitats, seus padrões de riqueza, composição e estrutura, fazem com que esses organismos sejam particularmente sensíveis (TIMSINA *et al.*, 2016) à mudanças no tamanho, estrutura e composição causadas pela fragmentação florestal (LAURANCE, 2007).

Estudos têm mostrado como a riqueza, abundância e a estrutura das comunidades de epífitas vasculares tem sido afetada por distúrbios antrópicos (ALVARENGA *et al.*, 2010; HUNDERA *et al.*, 2013; PETTER *et al.*, 2021). Em escalas maiores a fragmentação florestal é um dos principais fatores que afetam a biodiversidade de epífitas, já em menor escala é o efeito de borda que tem demonstrado maior influência (PARRA-SANCHEZ; EDWARDS, 2022). Florestas intocadas fornecem um habitat único para epífitas que fragmentos florestais ou florestas que passaram por algum tipo de perturbação não conseguem cumprir com essa função (PARRA-SANCHEZ; BANKS-LEITE, 2020). Esses vegetais têm se mostrado mais sensíveis ao efeito de borda do que outros organismos (PARRA-SANCHEZ; BANKS-LEITE, 2020). As paisagens agrícolas formadas a partir da fragmentação florestal, também são um grande fator que tem contribuído para a redução da diversidade e a alteração da composição de epífitas vasculares (OSIE *et al.*, 2022).

Como consequência da redução de epífitas vasculares observa-se a perda de serviços ecossistêmicos como a diminuição do sequestro de carbono e a diminuição do armazenamento de água nos extratos vegetais (ZOTZ, 2016). Além disso, ocorre a redução de visitantes como aves (CRUZ-ANGÓN; GREENBERG, 2005), invertebrados (CRUZ-ANGÓN *et al.*, 2009), répteis e anfíbios (MCCRACKEN, FORSTNER, 2014).

### 1.3 O ESTUDO DE BETA DIVERSIDADE

Biodiversidade pode ser definida como a variabilidade de organismos vivos de todas as origens (BRASIL, 2000 10p), e pode ser dividida em três métricas: I) diversidade alfa ( $\alpha$ ) ou diversidade local, II) diversidade gama ( $\gamma$ ) ou diversidade regional e III) diversidade beta ( $\beta$ ) (FRANCO, 2013). A primeira se refere ao número total de espécies em um habitat, a segunda é o número total de espécies observado

em todos os habitats de uma região, e a diversidade beta refere-se à diferença ou mudança de espécies ao longo de um gradiente ambiental (MAGURRAN, 2004).

O termo diversidade beta foi introduzido pela primeira vez por Whittaker (1960) que a definiu como “a extensão da mudança na composição da comunidade, ou o grau de diferenciação da comunidade, em relação a um gradiente ambiental complexo, ou um padrão de ambientes”. Antes disso, o conceito já havia sido aplicado em alguns trabalhos que utilizaram medidas de similaridade para comparar a composição de diferentes biotas (JACCARD, 1912; SIMPSON, 1943; SØRENSEN, 1948), mas o termo em si, ainda não era utilizado. Segundo Baselga (2010), a diversidade beta pode ser entendida como uma medida que compara a diversidade em duas escalas diferentes, sendo elas alfa e gama. Existem duas formas de fazer essa comparação, a primeira é a formulação clássica multiplicativa ( $\beta = \text{gama}/\text{alfa}$ ) (LANDE, 1996), e a segunda, proposta mais recentemente, utiliza a partição aditiva da diversidade ( $\beta = \text{gama} - \text{alfa}$ ) (VEECH *et al.*, 2002).

No entanto, para produzir componentes alfa e beta independentes, as diferentes medidas de diversidade requerem diferentes partições (aditiva e multiplicativa) (JOST, 2007). Atualmente, para calcular o índice de diversidade beta, a metodologia utilizada é a medida de dissimilaridade de Simpson (*bsim*), recuperada por Lennon *et al.* (2001), com base em Simpson (1943). Essa medida discrimina eficientemente dois fenômenos que refletem na diversidade beta: nestedness ou aninhamento, e turnover ou substituição de espécies, e ainda, quando existe influência dos dois processos simultaneamente (BASELGA, 2010).

O aninhamento ocorre quando o local com menor diversidade de espécies representa um subconjunto dos locais mais ricos (ULRICH; GOTELLI, 2007). Enquanto que quando ocorre a substituição de algumas espécies por outras, por consequência da ordenação ambiental ou restrições espaciais históricas, representa a substituição de espécies (QIAN *et al.*, 2005). O aninhamento reflete uma situação não aleatória, em que ocorre um processo de perda de espécies por algum fator de desagregação das assembleias (GASTON; BLACKBURN, 2000), ao contrário da substituição de espécies que é aleatória (QIAN *et al.*, 2005). Para entender os padrões bióticos e suas causas, é necessário que os processos de aninhamento e substituição de espécies sejam compreendidos separadamente (BASELGA, 2010). Vários estudos de análise de diversidade beta têm sido aplicados em fragmentos florestais, a fim de entender como a composição das comunidades têm sido afetadas pela intensificação

das atividades antrópicas ou pela influência das matrizes (CARNEIRO *et al.*, 2016; MELO; WAECHTER, 2020; TUKIAINEN *et al.*, 2019).

Um exemplo da aplicação de análise de diversidade beta em fragmentos florestais foi o trabalho de Carneiro *et al.* (2016), que demonstrou que alguns fragmentos de Mata Atlântica, rodeados por pastagem, plantações de café e de cana, apresentaram alta diversidade beta entre si, e que isso foi resultado do processo de substituição de espécies, com os fragmentos apresentando muitas espécies raras e exclusivas, não sendo dominados por algumas poucas espécies. Por sua vez, Melo e Waechter (2020), mostraram que embora ambos os processos, aninhamento e substituição de espécies, sejam importantes para a estruturação da comunidade de bromélias e manutenção da biodiversidade em falésias rochosas da Mata Atlântica, a substituição de espécies contribui mais com os padrões totais de diversidade beta da região.

Em alguns trabalhos os padrões da diversidade beta foram relacionados tanto à (i) processos determinísticos ambientais, como limitação de dispersão, conectividade, diversidade de habitats favoráveis e alimentos disponíveis (GAVISH *et al.*, 2019), microhabitats e microclima, formas de relevo (TUKIAINEN *et al.*, 2019) e a (ii) fatores históricos, mas sem a determinação, se essas mudanças ocorreram por aninhamento ou substituição de espécie. A determinação dos processos para a formação da diversidade beta é importante, já que para fins de conservação, são necessárias estratégias diferentes para tentar restaurar os danos resultantes de cada um dos processos (BASELGA, 2010).

Quando a perturbação ambiental gera o aninhamento das espécies, as estratégias de conservação podem priorizar, em suas análises, um pequeno número de espécies apenas nos locais mais ricos (BASELGA, 2010), já que as espécies que estão presentes no local, são todas nativas. Portanto, os locais mais ricos abrigam a maior riqueza de espécies nativas que pretende-se conservar. Porém, em locais onde a substituição de espécies é o processo dominante, é necessário maior esforço de conservação de um grande número de espécies em locais diferentes, não necessariamente os mais ricos (BASELGA, 2010). Isso acontece porque se houver substituição de espécies, os locais mais ricos podem apresentar espécies invasoras, por isso a maior necessidade de conservação em locais diferentes, para garantir que o maior número de espécies nativas sejam conservadas. Quando a interpretação dos resultados é utilizada para realizar as estimativas da biodiversidade global, essas

análises podem ser comprometidas, pois se utilizar os dados na análise do subconjunto de biota mais rica, como é feito no aninhamento, quando na verdade o processo que ocorreu foi o de substituição de espécies, ocorrerá uma superestimação da diversidade global (BASELGA, 2010). A diversidade global aparecerá como sendo mais diversa, enquanto que, o que pode ter acontecido é a entrada de espécies invasoras (substituição de espécies) que acabou aumentando a biota do subconjunto analisado.

Os efeitos das ações antrópicas nas assembleias podem ser muito variados. Quando ocorre a redução da abundância total de muitas espécies em toda a assembleia, a diversidade beta pode aumentar à medida que as espécies se tornam mais raras (KARP *et al.*, 2012), mesmo que a espécie esteja sendo ameaçada (MORI *et al.*, 2015). Durante os estágios iniciais de impactos antrópicos, pode ocorrer a perda gradual de espécies locais, e o estabelecimento de espécies invasoras, dessa forma, ao analisar os dados, as espécies nativas com abundância reduzida, e o aparecimento de novas espécies, que são invasoras, os resultados podem mostrar um aumento da diversidade beta (ROSENZWEIG, 2001). O aumento da riqueza local pode acontecer, por exemplo, pelas mudanças microclimáticas causadas pelas atividades antrópicas, as novas condições podem favorecer determinado grupo, que tem sua riqueza aumentada, tornando o cenário homogêneo, e assim diminuindo os valores de diversidade beta (GERING; CRIST, 2002; KARP *et al.*, 2012). Portanto, organismos generalistas, ou com maior habilidade de dispersão, podem ocasionar a diminuição da diversidade beta (JUEN; DE MARCO, 2011).

As ações de conservação de iniciativa política, sejam elas regionais ou globais, utilizam como base, há muito tempo, estudos com diversidade alfa e gama (SOCOLAR *et al.*, 2016). Provavelmente, dados detalhados sobre diversidade gama nunca existirão na maior parte do mundo, sendo assim, torna-se necessário um melhor entendimento dos processos e padrões subjacentes à manutenção e perda de diversidade beta para conservar efetivamente a diversidade gama (GARDNER *et al.*, 2013).

### **1.3.1 Beta diversidade e sua importância na conservação da biodiversidade e conservação de ambientes alterados**

Cada vez mais as análises de diversidade beta tem sido empregado nos estudos de invasão biológica (LARSON; POOL, 2020), avaliação de perda de diversidade (CARNEIRO *et al.*, 2016), identificação de lacunas em áreas protegidas (HOFFMAN *et al.*, 2019), influência na perda de diversidade pelo uso de terra (KARP *et al.*, 2018), pela fragmentação florestal (ZHAO *et al.*, 2021) e por pastagens (LASMAR *et al.*, 2021). Para prever os efeitos da homogeneização e da perda de diversidade dos ecossistemas é preciso entender a dinâmica das comunidades ecológicas (ERIKSSON; HILLEBRAND, 2019). A diversidade beta, por reconhecer a identidade das espécies, pode ser um melhor indicador ecológico de resposta da biodiversidade à extração de recursos naturais do que a diversidade alfa (JONES *et al.*, 2022). A análise de diversidade beta auxilia na detecção da perda de diversidade em grandes escalas, a partir de espécies amostradas localmente (SOCOLAR *et al.*, 2016), fornece padrões e preditores da biodiversidade em larga escala importantes para uma efetiva conservação da biodiversidade regional (ELE *et al.*, 2020; KARKAREY *et al.*, 2022).

Quando os índices de diversidade beta são combinados com ordenações multivariadas e são particionados, podemos avaliar como as interações ambientais, espaciais e bióticas influenciam na composição da comunidade (RUHÍ *et al.*, 2017). A abordagem aditiva pode ajudar a explorar padrões ecológicos em múltiplas escalas aninhadas (EKROOS *et al.*, 2016). Quando analisada ao longo do tempo, a diversidade beta pode mostrar o papel dos processos históricos (XING *et al.*, 2015), ou das ações antrópicas na estruturação das comunidades (CAPINHA *et al.*, 2015) e pode ajudar capturar toda a variação na composição da comunidade presente em metacomunidades altamente dinâmicas e assim identificar locais-chave para conservar a biodiversidade de forma eficiente (RUHÍ *et al.*, 2017).

### **1.3.2 A diferença entre o uso de dados de abundância e dados de riquezas nas análises de Diversidade Beta**

A diversidade beta é medida a partir de dados multivariados dispostos em tabelas, onde os diferentes locais avaliados estão nas linhas e as espécies ou grupos taxonômicos encontram-se nas colunas. Os valores desta tabela podem ser dados de

presença e ausência / incidência ou dados de abundância / quantitativo de espécies (WHITTAKER, 1960). Os principais coeficientes utilizados são o de Jaccard (1912) e Sorensen para dados de riqueza e o de Bray-Curtis para dados de abundância (ANDERSON *et al.*, 2011). O tipo de dado escolhido dependerá das respostas que estamos buscando (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012).

Dados de presença e ausência são normalmente empregados com o objetivo de identificar a taxa de substituição de espécies e de rotatividade ao longo de um gradiente ecológico, enquanto que os dados de abundância são empregados para estudar as taxas de rotatividade para identificar o aparecimento e desaparecimento de espécies com distribuições unimodais ao longo de gradientes (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012). Normalmente, para análises realizadas em gradientes espaciais amplos são utilizados dados de presença e ausência (ALAHUHTA *et al.*, 2017), enquanto que a maior parte dos estudos que utilizam dados de abundância são feitos em pequenas áreas geográficas e quantificam de forma mais detalhada processos espaciais e ambientais (DE RAEDT *et al.*, 2019).

Nas análises de diversidade beta, dados de riqueza/presença e ausência podem apresentar maior efeito de subamostragem do que dados de abundância, isso devido às espécies raras, que são melhor identificadas nas amostragens que levam em conta os dados de abundância, já que em relação à presença e ausência, sua presença será registrada assim como as espécies mais abundantes (BECK *et al.*, 2013). Como é mais comum encontrar registros de presença e ausência do que de abundância, são necessários estudos mais robustos para escolher a métrica utilizada para esses dados e diminuir os efeitos da subamostragem (BECK *et al.*, 2013). Devido a maior dificuldade de encontrar dados de abundância do que dados de presença e ausência, são poucos os estudos que trabalham com dados de abundância (LIU *et al.*, 2022; PODANI *et al.*, 2013).

### **1.3.3 Análise de diversidade beta em epífitas**

Grande parte dos estudos de diversidade beta em epífitas encontrados, foram feitos em comunidades de briófitas e de líquens, ou seja, organismos avasculares. Em uma análise de diversidade beta de epífitas avasculares em um gradiente de elevação em florestas alpinas, foi analisada a resposta dessa comunidade plantas às mudanças climáticas (NASCIMBENE; SPITALE, 2017). Os resultados sugeriram que o

aquecimento global pode ter impactado essa comunidade, sendo que o aumento de temperatura causou mais perda de espécies em líquens, e rotatividade de espécies nas briófitas, ou seja, as estratégias de conservação para os dois grupos devem ser diferentes (NASCIMBENE; SPITALE, 2017). Em análise comparando a presença de epífitas avasculares em forófitos de diferentes idades, encontrou-se que a riqueza é aumentada em árvores mais velhas (PATIÑO *et al.*, 2018). Os autores sugeriram que isso aconteceu porque quanto mais velha as árvores, maiores elas são e conseqüentemente oferecem uma gama maior de habitats favoráveis à epífitas, aumentando assim sua riqueza (PATIÑO *et al.*, 2018). Diversos outros estudos também trabalharam com epífitas avasculares (BERDUGO *et al.*, 2022; HÉRNANDEZ-HÉRNANDEZ *et al.*, 2017; NASCIMBENE *et al.*, 2015) ou com comparações entre epífitas vasculares e avasculares (MANDL *et al.*, 2010; NÖSKE *et al.*, 2008).

Em epífitas vasculares, os estudos de diversidade beta são mais escassos, mas trazem contribuições importantes para auxiliar na conservação e monitoramento da biodiversidade e de manejo florestal (GUZMÁN-JACOB *et al.*, 2020; MARTÍNEZ-MELÉNDEZ *et al.*, 2022). Em um estudo realizado em florestas primárias, secundárias e perturbadas, ao comparar a diversidade de epífitas vasculares entre as diferentes áreas, encontrou-se que a diferença de composição da comunidade de epífitas vasculares entre as áreas estava relacionada com a diversidade de forófitos e com o microclima (BARTHLOTT *et al.*, 2001).

Quando comparados fragmentos de floresta nebulosa, fragmentos ribeirinhos e áreas de pastagem, os resultados mostraram que a alta riqueza de epífitas em florestas nubladas se deve a alta diversidade de microambientes desses ecossistemas, e que a umidade influencia diretamente na riqueza e composição de epífitas (FLORES-PALÁCIOS; GARCÍA-FRANCO, 2008). Os fragmentos ribeirinhos apresentaram riqueza de epífitas tão alta quanto nas florestas nubladas (FLORES-PALÁCIOS; GARCÍA-FRANCO, 2008). A comunidade de epífitas das pastagens foi diferente, apesar de apresentar alta riqueza, essa riqueza foi quase a metade da encontrada nos outros ambientes, além disso, a diversidade beta entre as pastagens foi baixa, indicando que as pastagens foram ocupadas pelo mesmo grupo de espécies (FLORES-PALÁCIOS; GARCÍA-FRANCO, 2008). A partir do estudo, sugeriram que para a conservação da comunidade de epífitas de florestas nubladas é necessária a

preservação de grandes áreas nas quais existam diferentes micro-habitats e forófitos (FLORES-PALÁCIOS; GARCÍA-FRANCO, 2008).

Análises de diversidade beta também foram usadas para entender como as comunidades de epífitas vasculares e sua composição e diversidade é afetada pelas alterações florestais (LARREA; WERNER, 2010). Para isso foram analisadas três áreas: floresta madura intacta; floresta madura com alterações e subsolo aberto para pastagem de gado; e árvores remanescentes isoladas em pastagens de gado (LARREA; WERNER, 2010). Eles concluíram que a diferença de composição acentuada das árvores isoladas para as demais áreas está atribuída ao microclima e ao estresse hídrico, apoiando a ideia de que a composição da comunidade de epífitas é um indicador mais preciso de perturbação humana, do que a riqueza (LARREA; WERNER, 2010). Em estudo mais recente, bastante similar, realizado em três áreas diferentes de manejo florestal, mostrou que o tipo de manejo florestal influencia na diversidade de epífitas vasculares, e que o Método de Desenvolvimento Silvicultural cumpre com o objetivo de conciliar, regenerar e conservar uma riqueza razoável de epífitas em áreas de floresta manejada (MARTÍNEZ - MELENDÉZ *et al.*, 2022). Análises de diversidade beta permitem conhecer os padrões de distribuição, a diversidade e a rotatividade de espécies ao longo de um gradiente ambiental, auxiliando na identificação de locais e espécies mais vulneráveis às mudanças climáticas e aos impactos ambientais (MORENO-CHACÓN; SALDANÑA, 2019).

Um estudo recente analisou os efeitos de atividades antrópicas em epífitas vasculares ao longo de um gradiente elevacional, e concluiu que a interação entre elevação florestal e a intensidade de uso florestal influencia intensamente a distribuição espacial e a diversidade de epífitas vasculares (GUZMÁN-GACOB *et al.*, 2020). A mesma análise realizada em florestas com altitudes e níveis pluviométricos diferentes, determinou que ambos os fatores influenciam no estabelecimento e composição da comunidade de epífitas, sendo que a elevação média de 500-2000m apresenta a maior diversidade dessa comunidade, e que a quantidade de chuva influencia positivamente o estabelecimento de epífitas vasculares até chegar em 2500mm, e depois disso a diversidade passa a diminuir (WOLF; ALEJANRO, 2003). Índices de precipitação foram apontados como fatores que influenciam na riqueza e composição de epífitas em outros trabalhos, sendo que os padrões de riqueza de epífitas vasculares são diferentes dos padrões de árvores, os autores ressaltaram a

importância de conservar os poucos gradientes de altitude intactos da América Latina, para preservar a diversidade de epífitas vasculares (CARDELÚS *et al.*, 2006).

Áreas verdes urbanas também foram analisadas com dados coletados de epífitas aplicando análise de diversidade beta para verificar a homogeneidade dessas áreas (ALVIM *et al.*, 2021). Através dos resultados, foi possível verificar que existe uma baixa diversidade beta entre as áreas devido a seleção de espécies resistentes a um ambiente de alta limitação por conta dos distúrbios antrópicos (ALVIM *et al.*, 2021).

Também foram comparadas uma monocultura de espécies exóticas, uma monocultura de espécies nativas e área de fragmentos nativos de Floresta de Araucárias utilizando análises de diversidade beta (BOELTER *et al.*, 2011). A diversidade beta entre as áreas foi alta, sendo que a Floresta de Araucárias abrigava maior número de espécies, seguida pela monocultura de espécie nativa e depois a monocultura exótica (BOELTER *et al.*, 2011). A diversidade e a idade dos forófitos foram apontados como os responsáveis pelos resultados encontrados (BOELTER *et al.*, 2011).

#### 1.4 EFEITOS DAS PASTAGENS NAS COMUNIDADES DE EPÍFITAS

As pastagens correspondem a uma das principais causas do desmatamento no mundo, representando cerca de 70% de todos os tipos de uso de terra nos trópicos (HOLL, 1999; WOODS *et al.*, 2015). A conversão de áreas florestais em pastagens causam alto impacto ambiental provocando alterações microclimáticas, redução do extrato vegetal, perda de microhabitats, além de afetar a dispersão de propágulos vegetais (GUEVARA; LABORDE, 1933; HARVEY *et al.*, 2011; HOLL, 1999). A pastagem pode ainda mudar a composição de espécies dentro dos fragmentos ao qual estão em contato, podendo influenciar negativamente a riqueza, abundância, e biomassa de diversos organismos (TAVARES *et al.*, 2019). Por isso, quando áreas de pastagem são abandonadas contribuem para o aumento da regeneração de matas nativas (FERNANDES *et al.*, 2015).

Poucos estudos têm avaliado o impacto das pastagens nas comunidades de epífitas vasculares, o que se sabemos até agora é que apesar do ambiente hostil imposto por esse tipo de paisagem, as pastagens podem apresentar alta abundância e riqueza de espécies de epífitas (EINZMANN *et al.*, 2016; EINZMANN; ZOTZ, 2017;

POLTZ; ZOTZ, 2011) e que, apesar disso, existe uma perda substancial da riqueza de epífitas na transição de áreas florestais para pastagens (GUEVARA; LABORDE, 1933; POLTZ; ZOTZ, 2011), e uma mudança na composição da comunidade, onde espécies higrófilas são substituídas nas pastagens por espécies tolerantes à seca (EINZIMANN *et al.*, 2016). Fatores climáticos, como o gradiente pluviométrico, o tipo e idade de árvores remanescentes nas pastagens, a distância das pastagens com fragmentos florestais mostraram ter grande influência no estabelecimento dessas plantas em pastagens (HIETZ-SEIFERT *et al.*, 1996; OLIVEIRA *et al.*, 2015; POLTZ; ZOTZ, 2011; TREJO-CRUZ *et al.*, 2021). O tipo de forófito afeta o estabelecimento de epífitas nas pastagens, onde árvores grandes tendem a ter maior riqueza e abundância de epífitas florestais, enquanto as espécies de epífitas especialistas em pastagens não são favorecidas por coroas com alta densidade foliar, e tem seu estabelecimento melhor relacionado com a rugosidade da casca do forófito (ELIAS *et al.*, 2021).

Cada grupo taxonômico ou funcional responde de uma forma às pastagens (KIEBACHER *et al.*, 2017), as espécies que são encontradas com alta abundância nessas, são aquelas que normalmente são tolerantes a microclimas quentes e ensolarados e acabam sendo beneficiadas pelo impacto ambiental causado pelos sistemas pastoris (ENGEMANN *et al.*, 2016), por exemplo, bromélias xeromórficas costumam se restabelecer primeiro do que outras epífitas vasculares em ambientes perturbados (ACUNÃ-TARAZONA *et al.*, 2015). Em estudo realizado em pastagem, foi confirmada a existência de um filtro ambiental exercido pelas condições severas das pastagens, onde 94% das espécies de epífitas encontradas em pastagens, representavam espécies especializadas em pastagens forófito (ELIAS *et al.*, 2021). Alguns estudos mostraram que os habitats para epífitas nas pastagens não estavam saturados mesmo com altas taxas de abundância encontradas (EINZMANN; ZOTZ, 2017; FLORES-PALÁCIOS; GARCÍA-FRANCO, 2006).

É possível que árvores isoladas em pastagens suportem maior biomassa de epífitas por oferecerem condições favoráveis a determinados grupos de epífitas como as *Tilladsias* (FLORES-PALÁCIO; GARCÍA-FRANCO, 2004), também exercem influência sobre a chuva de sementes, melhorando o microclima, atraindo polinizadores e na regeneração de mudas de epífitas nas pastagens (SIQUEIRA *et al.*, 2017). Árvores isoladas em pastagens apresentam alto valor na conservação de epífitas vasculares, mesmo que ocorra uma mudança na composição da comunidade

(LARREA; WERNER, 2010) em contrapartida, a longo prazo, as árvores isoladas das pastagens apresentaram baixo valor da conservação da diversidade de epífitas vasculares, por suportarem menor estabelecimento de mudas de epífitas do que as árvores florestais (WERNER; GRADSTEIN, 2008).

## REFERÊNCIAS

- ACUNÃ-TARAZONA, M.; TOLEDO-ACEVES, T.; FLORES-PALACIOS, A.; SOSA, V.J.; MARTÍNEZ, M.L. Post-stripping recolonization of vascular epiphytes in cloud-forest fragments in Mexico. **Journal of Tropical Ecology**: Cambridge, v. 31, n. 6, p. 499 - 508, 2015.
- AERTS, R.; HONNAY, O. Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. **BMC Ecology**: London, v. 29, n. 11, p. 1-10, 2011.
- AGUILAR, R.; GALETTO, L. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). **Oecologia**: Berlin, v. 138, p. 513–520, 2004.
- ALAHUHTA, J.; KOSTEN, S.; AKASAKA, M.; AUDERSET, D.; AZZELLA, M.M.; BOLPAGNI, R.; BOVE, C.P.; CHAMBERS, P.A.; CHAPPUIS, E.; CLAYTON, J.; DE WINTON, M.; ECKE, F.; GACIA, E.; GECHEVA, G.; GRILLAS, P.; HAUXWELL, J.; HELLSTEN, S.; HJORT, J.; HOYER, M.V.; ILG, C.; KOLADA, A.; KUOPPALA, M.; LAURIDSEN, T.; LI, E.H.; LUKÁCS, B.A.; MJELD, M.; MIKULYUK, A.; MORMUL, R.P.; NISHIHIRO, J.; OERTLI, V.; RHAZI, L.R.M.; SASS, L.; SCHRANZ, C.; SONDERGAARD, M.; YAMANOUCHI, T.; YU, Q.; WANG, H.; WILLBY, N.; ZHANG, X.K.; HEINO, J. Global variation in the beta diversity of lake macrophytes is driven by environmental heterogeneity rather than latitude. **Journal of Biogeography**: Oxford, v. 44, n. 8, p. 1758-1769, 2017.
- ALVIM, F.S.; FURTADO, S.G.; MENINI NETO, L. Are vascular epiphytes in urban green areas subject to the homogenization of biodiversity? A case study in the Brazilian Atlantic Forest. **Urban Ecosystems**: Oxford, v.24, p. 701-713, 2021.
- ANDERSON, M.J.; CRIST, T.O.; CHASE, J.M.; VALLEND, M.; INOUE, B.D.; FREESTONE, A.L.; SANDERS, N.J.; CORNELL, H.V.; COMITA, L.S.; DAVIES, K.F.; HARRISON, S.P.; KRAFT, N.J.B.; STEGEN, J.C.; SWENSON, N.G. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**: France, v. 14, n. 1, p. 19 - 28, 2011.
- ANGELINI, C.; SILLIMAN, B.R. Secondary foundation species as drivers of trophic and functional diversity: Evidence from a tree-epiphyte system. **Ecology**: Washington, v.95, p. 185–196, 2014.
- ALVARENGA, L.D.P.; PÔRTO, K.C.; DE OLIVEIRA, J.R.d.P.M. Habitat loss effects on spatial distribution of non-vascular epiphytes in a Brazilian Atlantic forest. **Biodiversity and Conservation**: London, v.19, p. 619–635, 2010.
- BARTHLOTT, G.; SCHMIT-NEUERBURG, V.; NIEDER, J.; ENGWALD, S. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. **Plant Ecology**: [S.l.], v. 152, p. 145-156, 2001.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**: [S.l.], v. 19, p. 134-143, 2010.
- BENZING, D.H. **Vascular epiphytes**. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
- BERDUGO, M.B.; GRADSTEIN, S.R.; GUÉROT, L.; LEÓN-YÁNEZ, S.; BENDIX, J.; BADER, M.Y. Diversity patterns of epiphytic bryophytes across spatial scales: Species-rich crowns and beta-diverse trunks. **Biotropica**: Washington, v. 54, n. 4, p. 893-905, 2022.

BOELTER, C.R.; ZARTMAN, C.E.; FONSECA, C.R. Exotic tree monocultures play a limited role in the conservation of Atlantic Forest epiphytes. **Biodiversity and Conservation**: London, v. 20, p. 1255 - 1272, 2011.

BRASIL. A Convenção sobre Diversidade Biológica - CDB. Brasília: Ministério do Meio Ambiente - MMA Secretaria de Biodiversidade e Florestas, 2000.

BRUNA, E.M.; NARDY, O.; STRAUSS, S.Y.; HARRISON, S. Experimental assessment of *Heliconia acuminata* growth in a fragmented Amazonian landscape. **Journal of Ecology**: [S.l.], v. 90, p. 639–649, 2002.

BRUNA, E.M.; KRESS, W.J. Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). **Conservation Biology**: [S.l.], v. 16, p. 1256-1266, 2002.

CALLAWAY, R.M.; REINHART, K.O.; MOORE, G.W.; MOORE, and D.J.; PENNING, S.C. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. **Oecologia**: Berlin, v. 133, p. 221-230, 2002.

CAPINHA, C.; ESSL, F.; SEEBENS, H.; MOSER, D.; PEREIRA, H. M. The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. **Science**: United States, v.348, p. 1248-1251, 2015.

CARDELÚS, C.L.; COLWELL, R.K.; WATKINS JR, J.E. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. **Journal of Ecology**: [S.l.], v. 94, n. 1, p. 144-156, 2006.

CARNEIRO, M.S.; CAMPOS, C.C.F. RAMOS, F.N.; DOS SANTOS, F.A.M. Spatial species turnover maintains high diversities in a tree assemblage of a fragmented tropical landscape. **Ecosphere**: [S.l.], v.7, n.10, 2016.

CHISHOLM, R. A.; MULLER-LANDAU, H. C.; ABDUL RAHMAN, K.; BEBBER, D. P.; BIN, Y.; BOHLMAN, S. A., ... & CAO, H. Scale- dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. **Journal of Ecology**: [S.l.], v.101, n.5, p. 1214-1224, 2013.

CLOUGH, Y.; HOLZSCHUH, A.; GABRIEL, D.; PURTAUF, T.; KLEIJN, D.; KRUESS, A.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Alpha and Beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. **Journal of Applied Ecology**: Oxford, v. 44, p. 804-812, 2007.

CORRAL, A; VALÉRIO, L.M. Efeito do tamanho e distância de fragmentos florestais urbanos na composição de aves no perímetro urbano de Campo Grande – MS. *Atualidades ornitológicas*, n. 210, p. 33-46, 2019.

CRUZ-ANGÓN, A.; BAENA, M. L.; GREENBERG, R. The contribution of epiphytes to the abundance and species richness of canopy insects in a Mexican coffee plantation. **Journal of Tropical Ecology**: Cambridge, v. 25, n.5, p.453–463, 2009.

CRUZ-ANGÓN, A.; GREENBERG, R. Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. **Journal of Applied Ecology**: Oxford, v.42, n.1, p. 150–159, 2005.

DEJEAN, A.; OLMSTED, I.; SNELLING R. R. Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an biosphere reserve, Quintana Roo, Mexico. **Biotropica**: Washington, v. 27, n 1, p. 57-70, 1995.

DE RAEDT, J.; BAERT, J.M.; JANSSEN, C.R.; DE LAENDER, F. Stressor fluxes alter the relationship between beta-diversity and regional productivity. **Oikos**: [S.I.], v. 128, n. 7, p. 1015-1026, 2019.

DING, Y.; LIU, G.; ZANG, R.; ZHANG, J.; LU, X.; HUANG, J. Distribution of vascular epiphytes along a tropical elevational gradient: Disentangling abiotic and biotic determinants. **Scientific Reports**: United Kingdom, v. 6, 19706, 2016.

DISLICH, R. **Florística e estrutura do componente epifítico vascular na mata da Reserva da Cidade Universitária “Armando de Salles Oliveira”, São Paulo, SP**. 1996. 175f. Dissertação (Mestrado em 1996). Universidade de São Paulo, SP. 1996.

DOTTA, G; VERDADE, L.M. Trophic categories in a mammal assemblage: diversity in an agricultural landscape. **Biota Neotropical**: Brasil, v.7, n.2, p.287-292, 2007.

DO VALE, I; MIRANDA, I.S.; MITJA, D.; DOS SANTOS, G.G.A.; DOS SANTOS, A.A.; LIMA, T.T.S.; COSTA, L.G.S.; Riqueza de plantas em mosaicos rurais na região do «arco do desmatamento», Amazônia Oriental, Brasil. **Espacios**: Venezuela, v. 38, n. 36, 2017.

EINZMANN, H.J.R.; DÖCKE, L.; ZOTZ, G. Epiphytes in human settlements in rural Panama. **Plant Ecology and Diversity**: [S.I.], v. 9, n.3, p. 277-287, 2016.

EINZMANN, H.J.R.; ZOTZ, G. “No signs of saturation”: long-term dynamics of vascular epiphyte communities in a human-modified landscape. **Biodiversity and Conservation**: London, v. 26, p. 13939 - 1410, 2017.

EKROOS, J., ÖDMAN, A. M.; ANDERSSON, G. K. S.; BIRKHOFER, K.; HERBERTSSON, L.; KLATT, B. K.; OLSSON, O.; OLSSON, P. A.; PERSSON, A. S.; PRENTICE, H. C. “Sparing Land for Biodiversity at Multiple Spatial Scales.” **Frontiers in Ecology and Evolution**: Suíça, v.3, p.145, 2016.

ELIAS, J.P.C.; MORTARA, S.R.; NUNES-FREITAS, A.F.; VAN DEN BERG, E.; RAMOS, F.N. Host tree traits in pasture areas affect forest and pasture specialist epiphyte species differently. **American Journal of Botany**: United States, v. 108, n. 4, p. 598 - 606, 2021.

ELE, J.; LIN, S.; KONG, F.; YU, J.; ZHU, H.; JIANG, H. Determinants of the beta diversity of tree species in tropical forests: Implications for biodiversity conservation. **Science of The Total Environment**: Amsterdam, v. 7,4, 135301, 2020.

ENGEMANN, K.; SANDEL, B.; ENQUIST, B. J.; JORGENSEN, P. M.; KRAFT, N.; MARCUSE-KUBITZA, A.; MCGILL, B.; MORUETA-HOLME, N.; PEET, R.K.; VIOLLE, C.; WISER, S.; SVENNING, J.C. Patterns and drivers of plant functional group dominance across the Western Hemisphere: a macroecological re-assessment based on a massive botanical dataset. **Botanical Journal of the Linnean Society**: Oxford, v. 180, p. 141–160, 2016.

ERIKSSON, B.; HILLEBRAND, K. Rapid reorganization of global biodiversity. **Science**: United States, v.366, p. 308–309, 2019.

FERNANDES, M. R. M.; MATRICARDI, E. A. T.; ALMEIDA, A. Q.; FERNANDES, M. M. Mudanças do Uso e de Cobertura da Terra na Região Semiárida de Sergipe. **Revista Floresta e Ambiente**: Seropédica, v. 22, n. 4, p. 472-482, 2015.

FLORES-PALACIOS, A.; GARCÍA-FRANCO, J.G. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. **Plant Ecology**: [S.I.], v. 173, p. 259 - 269, 2004.

FLORES-PALACIOS, A.; GARCÍA-FRANCO, J. G. The relationship between tree size and epiphyte species richness: Testing four different hypotheses. **Journal of Biogeography**: Oxford, v. 33, p. 323–330, 2006.

FLORES-PALACIOS, A.; GARCÍA-FRANCO, J.G. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. **Biodiversity and Conservation**: London, v. 17, p. 1091-207, 2008.

FRANCO, J.L.A. O conceito de biodiversidade e a história da biologia da conservação: da preservação da wilderness à conservação da biodiversidade. **História (São Paulo)**: Brasil, v. 32, n. 2, p. 21-48, 2013.

GABRIEL, D.; ROSCHEWITZ, I.; TSCHARNTKE, T.; THIES, C. Beta Diversity at diferente spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture. **Ecological Applications**: United States, v.16, p.2011-2021, 2006.

GARDNER, T.A.; FERREIRA, J.; BARLOW, J.; *et al.*, A social and ecological assessment of tropical land uses at multiple scales: the Sustainable Amazon Network. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**: United Kingdom, n. 368, 20120166, 2013.

GASTON, K.J.; BLACKBURN, T.M. Pattern and process in macroecology. **Blackwell Science**: Oxford, 2000.

GAVISH, Y.; GILADI, I.; ZIC, Y. Partitioning species and environmental diversity in fragmented landscapes: do the alpha, beta and gamma components match? **Biodiversity and Conservation**: London, v. 28, p. 769-786, 2019.

GENTRY, A. H.; DODSON, C. H. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. **Annals of the Missouri Botanical Garden**: United States, v. 74, p. 205-233, 1987.

GERING, J.C.; CRIST, T.O. The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. **Ecology Letters**: France, v. 5, p. 433-444, 2002.

GUEVARA, S.; LABORDE, J. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. **Vegetatio**: [S.I.], v.107, p. 319-338, 1993.

GUZMÁN- JACOB, V.; ZOTZ, G.; CRAVEN, D.; TAYLOR, A.; KRÖMER, T.; MONGE-GONZÁLES, M.L.; KREFT, H. Effects of forest- use intensity on vascular epiphyte diversity along an elevational gradient. **Diversity and Distributions**: [S.I.], v.26, p. 4-15, 2020.

HARVEY, C.A.; VILLANUEVA, C.; ESQUIVEL, H.; GÓMEZ, R.; IBRAHIM, M.; LOPEZ, M.; MARTINEZ, J.; MUÑOS, D.; RESTREPO, C.; SAÉNZ, J.C.R.; VILLACÍS, J.; SINCLAIR, F.L. Conservation value of dispersed tree cover threatened by pasture management. **Forest Ecology and Management**: Netherlands, v. 261, n. 10, p. 1664 - 1674, 2011.

HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, R.; BORGES, P.A.V.; GABRIEL, R.; RIGAL, F.; AH-PENG, C.; GONZÁLEZ-MANCEBO, J.M. Scaling  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity: bryophytes along an elevational gradient on a subtropical oceanic Island (La Palma, Canary Islands). **Journal of Vegetation Science**: [S.I.], v. 28, n. 6, 1209-1219, 2017.

HIETZ, P. Diversity and Conservation of Epiphytes in a Changing Environment. International Union of, Pure and Applied Chemistry (IUPAC) v.70, n.11, 1998.

HIETZ- SEIFERT, U.; HIETZ, P.; GUEVARA, S. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. **Biological Conservation**: Essex, v.75, p. 103–111, 1996.

HIETZ, P.; WAGNER, K.; NUNES RAMOS, F.; CABRAL, J. S.; AGUDELO, C.; BENAVIDES, A. M.; CACH'PÉREZ, M. J.; CARDELÚS, C. L.; CHILPA GALVÁN, N.; NASCIMENTO DA COSTA, L.E.; OLIVEIRA, R. DE P.; EINZMANN, H. J. R.; PAIVA FARIAS, R.; GUZMÁN JACOB, V.; KATTGE, J.; KESSLER, M.; KIRBY, C.; KREFT, H.; KRÖMER, T.; MALES, J.; MONSALVE CORREA, S.; MORENO'CHACÓN, M.; PETTER, G.; REYES'GARCÍA, C.; SALDAÑA, A.; COSTA, D.S.; TAYLOR, A.; ROSAS, N.V.; WANEK, W.; WOODS, C.L.; ZOTZ, G. Putting vascular epiphytes on the traits map. **Journal of Ecology**: [S.I.], v. 110, p. 340-358, 2022.

HOFFMAN, S.; SCHMITT, T.M.; CHIARUCCI, A.; IRL, S.I.; ROCCHINI, D.; VETAAS, O.R.; TANASE, M.A.; MERMOZ, S.; BOUVET, A.; BEIERKUHNLIN, C. Remote sensing of  $\beta$ -diversity: Evidence from plant communities in a semi-natural system. **Applied Vegetation Science**: Sweden, v. 22, n. 1, p. 13 - 26, 2019.

HOLL, K. D. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. **Biotropica**: Washington, v. 31, p. 229–242, 1999.

HUNDERA, K.; AERTS, R.; DE BEENHOUWER, M.; VAN OVERTVELD, K.; HELSEN, K.; MUYS, B.; HONNAY, O. Both forest fragmentation and coffee cultivation negatively affect epiphytic orchid diversity in Ethiopian moist evergreen Afromontane forests. **Biological Conservation**: Essex, v. 159, p. 285 - 291, 2013.

IBSCH, P.L.; BOEGNER, A.; NIEDER, J.; BARTHLOTT, W. How diverse are neotropical epiphytes? An analysis based on the “Catalogue of the flowering plants and Gymnosperms of Peru”. **Ecotropica**: [S.I.], v. 2, p. 13-28, 1996.

JACCARD, P. The Distribution of the Flora of the Alpine Zone. **New Phytologist**: London, v.11, p. 37-50, 1912.

JONES, G.M.; BROSI, B.; EVANS, J.M.; GOTTLIEB, G.W.; LOY, X.; NÚÑES-REGUEIRO, M.M.; OBER, H.K.; PIENAAR, E.; PILLAY, R.; PISARELLO, K. Conserving alpha and beta diversity in wood-production landscapes. **Conservation Biology**: [S.I.], v. 36, e13872, 2022.

JUEN, L.; DE MARCO, P. Jr. Odonate biodiversity in terra-firme forest streams in Central Amazonia: On the relative effects of neutral and niche drivers at small geographical extents. **Insect Conservation and Diversity**: United Kingdom, v.4, n.4, p. 265-274, 2011.

KARKAREY, R.; ARTHUR, R.; NASH, K.L.; PRATCHETT, M.S.; SANKARAN, N.; GRAHAM, N.A. Spatial decoupling of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity suggest different management needs for coral reef fish along an extensive mid-oceanic ridge. **Global Ecology and Conservation**: Netherlands, v. 26, e02110, 2022.

KARP, D.S.; ROMINGER, A.J.; ZOOK, J.; RANGANATHAN, J.; EHRLICH, P.R.; DAILY, G.C. Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. **Ecology Letters**: France, v.15, p. 963-970, 2012.

KARP, D.S.; FRISHKOFF, L.O.; ECHEVERRI, A.; ZOOK, J.; JUÁREZ, P.; CHAN, K.M.A. Agriculture erases climate-driven  $\beta$ -diversity in Neotropical bird communities. **Global Change Biology**: Oxford, v. 24, n. 1, p. 338-349, 2018.

KELLY, D. L.; O'DONOVAN, G.; FEEHAN, J.; MURPHY, S.; DRANGEID, S. O.; MARCANO-BERTI, L. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: Patterns in the distribution of the flora. **Journal of Tropical Ecology**: Cambridge, v.20, n. 6, p. 643– 666, 2004.

KIEBACHER, T.; KELLER, C.; SCHEIDEGGER, C.; BERGAMINI, A. Epiphytes in wooded pastures: Isolation matters for lichen but not for bryophyte species richness. **PlosOne**: United States, 0182065, 2017.

KREFT, H.; KÖSTER, N.; KÜPER, W.; NIEDER, J.; BARTHLOTT, W. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní. Ecuador. **Journal of Biogeography**: Oxford, v.31, n. 9, p. 1463– 1476, 2004.

LANDE, R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. **Oikos**: [S.I.], 76, 5–13, 1996.

LARREA, M.L.R.; WERNER, F.A. Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. **Forest Ecology and Management**: Netherlands, v. 260, n. 11, p. 1950-1955, 2010.

LARSON, E.R., POOL, T.K. Biological invasions drive biotic homogenization of North American crayfishes. **Hydrobiologia**: Netherlands, v.847, p. 3795–3809, 2020.

LASMAR, C.J.; QUEIROZ, A.C.M.; ROSA, C.; CARVALHO, N.S.; SHCIMIDT, F.A.; SOLAR, R.R.C.; PAOLUCCI, L.N.; CUISSI, R.G.; RIBAS, C.R. Contrasting edge and pasture matrix effects on ant diversity from fragmented landscapes across multiple spatial scales. **Landscape Ecology**: [S.I.], v. 36, p. 2583- 2597, 2021.

LAURANCE, W.F. Forest destruction in tropical Asia. **Current Science**: Indian, v.93, p. 1544-1550, 2007.

LASKY, J.R.; KEITT, T.H. The effect of spatial structure of pasture tree cover on avian frugivores in eastern Amazonia. **Biotropica**: Washington, v.44, p. 489–497, 2012.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L.F. **Numerical ecology**: Oxford, UK: Springer: p. 1000, 2012.

LENNON, J.J.; KOLEFF, P.; GREENWOOD, J.J.D.; GASTON, K.J. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. **Journal of Animal Ecology**: Oxford, v. 70, n. 6, p. 966 - 979, 2001.

LI, P.; PEMBERTON, R.; ZHENG, G. Foliar trichome-aided formaldehyde uptake in the epiphytic *Tillandsia velutina* and its response to formaldehyde pollution. **Chemosphere**: Oxford, v. 119, p. 662–667, 2015.

LIU, Z.; HEINO, J.; SOININEM, J.; ZHOU, T.; WANG, W.; CUI, Y.; CHEN, Y.; LI, Z.; ZHANG, J.; XIE, Z. Different responses of incidence-weighted and abundance-weighted multiple facets of macroinvertebrate beta diversity to urbanization in a subtropical river system. **Ecological Indicators**: [S.I.], v. 143, 109357, 2022.

MAGRACH, A.; LARRINAGA, A.R.; SANTAMARIA, L. Internal habitat quality determines the effect of fragmentation on Austral forest climbing and epiphytic angiosperms. **Plos One**: United States, v.7, n.10, 2012.

MAGURRAN, A.F. **Measuring Biological diversity**. Blackwell, Oxford, 2004.

MANDL, N.; LEHNERT, M.; KESSLER, M.; GRADSTEIN, S.R. A comparison of alpha and beta diversity patterns of ferns, bryophytes and macrolichens in tropical montane forests of southern Ecuador. **Biodiversity and Conservation**: London, v. 19, p. 2359-2369, 2010.

MARTINELLI, G.; VIEIRA, C. M.; GONZALEZ, M.; LEITMAN, P.; PIRATININGA, A.; COSTA, A. F.; FORZZA, R. C. Mata Atlântica brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. **Rodriguésia**: Rio de Janeiro, v. 59, n.1, p. 209-258, 2008.

MARTÍNEZ-MELÉNDEZ, N.; RAMÍREZ-MARCIAL, N.; GARCÍA-FRANCO, J.G.; CACH-PÉREZ, M.J.; MARTÍNEZ-ZURIMENDI, P. Importance of *Quercus spp.* for diversity and biomass of vascular epiphytes in a managed pine-oak forest in Southern Mexico. **Forest Ecosystems**: Netherlands, v. 9, 100034, 2022.

MCCRACKEN, S. F.; FORSTNER, M. R. J. Herpetofaunal community of a high canopy tank bromeliad (*Aechmea zebrina*) in the Yasuní biosphere Reserve of Amazonian Ecuador, with comments on the use of “arboreal” in the herpetological literature. **Amphibian & Reptile Conservation**: [S.l.], v.8, n.1, p. 65–75, 2014.

MELO, E.A; WAECHTER, J.L. Beta diversity patterns of Bromeliaceae growing on rocky cliffs within the Atlantic Forest in southern Brazil. **Biota Neotropica**: Brasil, v. 20, n. 1, e20190846, 2020.

MENINE NETO, L.; FURTADO, S.G.; ZAPPI, D.C.; OLIVEIRA FILLHO, A.T.; FORZZA, R.C. Biogeography of epiphytic Angiosperms in the Brazilian Atlantic forest, a world biodiversity hotspot. **Brazilian Journal of Botany**: Brasil, v. 39, p. 261 – 273, 2016.

MONTAÑA, C.; DIRZO, R.; FLORES, A. Structural parasitism of an epiphytic bromeliad upon *Cercidium praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. **Biotropica**: Washington, v. 29, p. 517-521, 1997.

MORI, A.S.; FUJII, S.; KITAGAWA, R.; KOIDE, D. Abordagens de modelo nulo para avaliar o papel relativo de diferentes processos de montagem na formação de comunidades ecológicas. **Oecologia**: Berlin, v. 178, p. 261-273, 2015.

MORENO-CHACÓN, M.; SALDAÑA, A.  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$ -diversity of vascular epiphytes along the climatic gradient of continental Chile. **New Zealand Journal of Botany**: New Zealand, v. 56, n.1, p. 18-31, 2019.

NASCIMBENE, J.; LAZZARO, L.; BENESPERI, R. Patterns of  $\beta$ -diversity and similarity reveal biotic homogenization of epiphytic lichen communities associated with the spread of black locust forests. **Fungal ecology**: [S.l.], v. 14, p. 1-7, 2015.

NASCIMBENE, J.; SPITALE, D. Patterns of beta-diversity along elevational gradients inform epiphyte conservation in alpine forests under a climate change scenario. **Biological Conservation**: Essex, v. 216, p. 26-32, 2017.

NÖSKE, N.M; HILT, N.; WENER, F.A.; BREHM, G.; FIELDER, K.; SIPMAN, H.J.M.; GRADSTEIN, S.R. Disturbance effects on diversity of epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. **Basic and Applied Ecology**: Germany, v.9, n.1, p. 4-12, 2008.

OLIVEIRA, U.R.; ESPÍRITOS SANTO, F da S. do; ALVAREZ, I.A. Epiphytic community of *Syagrus coronata* (Mart.) Becc. (Arecaceae) in areas of pastures in Caatinga, Bahia. **Revista Caatinga**: Brasil, v. 28, n.2, p. 84 - 31, 2015.

OLMSTED, I.; JUÁREZ, M.G. Distribution and conservation of epiphytes on the Yucatan Peninsula. **Selbyana**: United States, v.17, p. 58-70, 1996.

OSIE, M.; SHIBRU, S.; DALLE, G.; NEMOMISSA, S. Habitat fragmentation effects on vascular epiphytes diversity in Kafa biosphere reserve and nearby coffee agroecosystem, southwestern Ethiopia. **Tropical Ecology**: <https://doi.org/10.1007/s42965-022-00223-3> 2022.

PARRA-SANCHEZ, E.; BANKS-LEITE, C. The magnitude and extent of edge effects on vascular epiphytes across the Brazilian Atlantic Forest. **Scientific Reports**: United Kingdom, n. 10, 18847, 2020.

PARRA-SANCHEZ, E.; EDWARDS, D. "Landscape drivers and spatial scale predict epiphyte biodiversity across human-modified landscapes.", 2022.

PATIÑO, J.; GÓMEZ-RODRIGUEZ, C.; PUPO-CORREIA, A.; SEQUEIRA, M.; VANDERPOORTEN, A. Árvores como ilhas de habitat: Variação temporal na diversidade alfa e beta em comunidades de bryophyte de louro epífito. **Journal of Biogeography**: Oxford, v. 45, n. 8, p. 1727-1738, 2018.

PETTER, G.; ZOTZ, G.; KREFT, H. CABRAL, J.S. Agent-based modeling of the effects of forest dynamics, selective logging, and fragment size on epiphyte communities. **Ecology and Evolution**: v.11, n. 6, p. 2937-2951, 2021.

POLTZ, K.; ZOTZ, G. Vascular Epiphytes on Isolated Pasture Trees Along a Rainfall Gradient in the Lowlands of Panama. **Biotropica**: Washington, v. 43, n. 2, p. 165 - 172, 2011.

PODANI, J.; RICOTA, C.; SCHMERA, D. A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. **Ecological Complexity**: Netherlands, v. 15, p. 52 -61, 2013.

QIAN, H.; RICKLEFS, R.E.; WHITE, P.S. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. **Ecology Letters**: France, v. 8, p. 15–22, 2005.

RATHCKE, B. J.; E. S. JULES. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. **Current Science**: Indian, v. 65, p. 273-277, 1993.

ROSENZWEIG, M.L. The four questions: what does the introduction of exotic species do to diversity? **Evolutionary Ecology**: [S.I.], v. 3, p. 361-367, 2001.

RUHÍ, A.; DATRY, T.; SABO, J. L. Interpreting beta-diversity components over time to conserve metacommunities in highly dynamic ecosystems. **Conservation Biology**: [S.I.], v. 31, n. 6, p. 1459 - 1468, 2017.

SCHEFFERS, B.R.; PHILLIPS, B.L.; SHOO, L.P. Asplenium bird's nest ferns in rainforest canopies are climate-contingent refuges for frogs. **Global Ecology and Conservation**: Netherlands, v.2, p. 37–46, 2014.

SILVA, D.P.; BARBIERI, L.R.; FERREIRA, I.J.; FERREIRA, J.H.D.; COUTO, E.V. Efeitos da fragmentação florestal no município de Japurá - Paraná. **Revista Geomae**: Brasil, v.8. n. Especial SIAULT, p. 186-195, 2017.

SIMPSON, G.G. Mammals and the nature of continents. **American Journal of Science**: United States, v. 241, p. 1–31, 1943.

SIQUEIRA, F.F.; CALASANS, L.V.; FURTADO, R.Q.; CARNEIRO, V.M.C.; VAN DEN BERG, E. How scattered trees matter for biodiversity conservation in active pastures. **Agriculture, Ecosystems & Environment**: Netherlands, v. 250, p. 12 - 19, 2017.

SOCOLAR, J.B.; GILROY, J.J.; KUNIN, W.E.; EDWARDS, D.P. How should Beta-Diversity inform biodiversity conservation? **Trends in Ecology & Evolution**: United States, v. 31, n. 1, p. 64-80, 2016.

SODHI, N.S.; BICKFORD, D.; DIOSMOS, A.C.; LEE, T.M.; KOH, L.P.; BROOK, B.W.; SEKERCIOGLU, C.H.; BRADSHAW, C.J.A. Measuring the Meltdown: Drivers of Global Amphibian Extinction and Decline. **PloS ONE**: United States, v.3, n.2, e1636, 2008.

SODHI, N.S.; KOH, L.P.; PEH, S.-H.; TAN, H.T.W.; CHAZDON, R.L.; CORLETT, R.T.; LEE, T.M.; COLWELL, R.K.; BROOK, B.W.; SEKERCIOGLU, C.H.; BRADSHAW, C.J.A. Correlates of extinction proneness in tropical angiosperms, **Diversity and Distributions**: [S.I.], v.14, p. 1-10, 2008.

SOH, M.C.K.; RIDLEY, A.R.; BUTLER, C.W.; PUAN, C.L.; PEH, S.-H. Impacts of habitat degradation on tropical montane biodiversity and ecosystem services: A systematic map for identifying future research priorities. **Frontiers in Forests and Global Change**: Netherlands, v. 2, n. 83, 2019.

SØRENSEN, T.A. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. **Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter**: Denmark, v. 5, p. 1–34, 1948.

STANTON, D. E.; HUALLPA CHÁVEZ, J.; VILLEGAS, L.; VILLASANTE, F.; ARMESTO, J.; HEDIN, L. O.; HORN, H. Epiphytes improve host plant water use by microenvironment modification. **Functional Ecology**: Oxford, v. 28, n. 5, p. 1274– 1283, 2014.

TAVARES, P.P.; UZÊDA, M.C.; PIRES, A.S. Biodiversity Conservation in Agricultural Landscapes: the Importance of the Matrix. **Conservation of Nature**: [S.I.], v. 26, n. 4, e20170664, 2019.

THOMAZINI, M.J. **Levantamento de Insetos e Análise Entomofaunística em Floresta, Capoeira e Pastagem no Sudeste Acreano**. Rio Branco, AC: Embrapa Acre, 2002. 41 p. (Embrapa Acre, Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento; n. 35).

TIMSINA, B.; ROKAYA, M.B.; MÜNZBERGOVÁ, Z.; KINDIMANN, P.; SHRESTHA, B.; BHATTARAI, B.; RASKOTI, B.B. Diversity, distribution and host-species associations of epiphytic orchids in Nepal. **Biodiversity and Conservation**: London, v. 25, p. 2803–2819, 2016.

TREJO-CRUZ, I.A.; MARTÍNEZ-CAMILO, R.; MARTÍNEZ-MELÉNDEZ, N.; JIMÉNEZ-LÓPEZ, D.A. Diversidad de epífitas vasculares en árboles remanentes del género *Ficus* (Moraceae) en sistemas silvopastoriles del sureste de México. **Acta. Botanica Mexicana**: Mexico, v. 128, e1827, 2021.

TUKIAINEN, H.; KIUTTU, M.; KALLIOLA, R.; ALAHUHTA, J.; HJORT, J. Landforms contribute to plant biodiversity at alpha, beta and gamma levels. **Journal of Biogeography**: Oxford, v. 46, p. 1699-1710, 2019.

ULRICH, W.; GOTELLI, N.J. Null model analysis of species nestedness patterns. **Ecology**: Washington, v.88, p. 1824–1831, 2007.

VEECH, J.A.; SUMMERVILLE, K.S.; CRIST, T.O.; GERING, J.C. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. **Oikos**: [S.I.], v. 99, p. 3–9, 2002.

WERNER, F.A.;HOMEIER, J.; GRADSTEIN, S.R. Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of Southern Ecuador. **Ecotropica**: [S.I.], v.11, p. 21-40 2005.

WERNER, F.A.; GRADSTEIN, S.R. After a big disturbance event, isolated trees become suitable for just for a few Tillandsia species, which can dominate the inner branches and increase the amount of biomass, causing the community become less rich and less even. **Biodiversity and Conservation**: London, v. 17, p. 3195 - 3207, 2008.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**: United States, v. 30, p. 279-338, 1960.

WOLF, J.H.D.; ALEJANDRO, F-S. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. **Journal of Biogeography**: Oxiford, v.30, n. 11, p. 1689 - 1707, 2003.

WOODS, C. L.; CARDELÚS, C. L.; DEWALT, S. J. Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. **Journal of Ecology**: [S.I.], v. 103, p. 421–430, 2015.

XING, Y.; GANDOLFO,M. A.;LINDER, H. P. The Cenozoic biogeographical evolution of woody angiosperms inferred from fossil distributions. **Global Ecology and Biogeography**: [S.I.], v. 24. p. 1290-1301, 2015.

ZHAO, Y.; SANDERS, N.J.; LIU, J.; JIN, T.; ZHOU, H.; LU, R.; DING, P.; SI, X.  $\beta$  diversity among ant communities on fragmented habitat islands: the roles of species trait, phylogeny and abundance. **Ecography**: [S.I.], v. 44, n. 10, p. 1568 - 1578, 2021.

ZOTZ, G. Plants on Plants: The Biology of Vascular Epiphytes. **Fascinating Life Sciences**, 2016.

ZOTZ, G., WEIGELT, P., KESSLER, M., KREFT, H., TAYLOR, A. EpiList 1.0: a global checklist of vascular epiphytes. **Ecology**: Washington, v. 102, n. 6, e03326, 2021.

## 2 ARTIGO: DIVERSIDADE BETA ENTRE ASSEMBLÉIAS DE EPÍFITAS EM PASTAGENS E FRAGMENTOS FLORESTAIS

Bianca Aparecida Borges e Silva<sup>1</sup>, João Pedro Costa Elias<sup>1</sup>, Juliano Sarmiento Cabral<sup>2</sup>, Flavio Nunes Ramos<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratório de Ecologia de Fragmentos Florestais (ECOFRAG), Instituto de Ciências da Natureza, Universidade Federal de Alfenas (UNIFAL-MG), Rua Gabriel Monteiro da Silva, n. 700, MG, CEP 37130 - 000, Brasil. Tel +55353299-1447. \* Author for correspondence: fnramos@gmail.com

<sup>2</sup> Departamento Centro de Computação e Biologia Teórica, Universidade de Würzburg, Alemanha.

### 2.1 INTRODUÇÃO

A criação de pastagens pelo desmatamento é um dos maiores causadores da redução da biodiversidade. Além de tornarem o ambiente hostil para a sobrevivência dos organismos, ainda influencia negativamente os fragmentos florestais remanescentes em seu entorno (TAVARES *et al.*, 2019). Com o constante aumento das áreas de pastagens é necessário que sejam feitos estudos a fim de desenvolver métodos de preservar a biodiversidade regional. Para avaliar a melhor forma de conservar a biodiversidade em escalas espaciais, é preciso entender a relação entre os dados de monitoramento coletados localmente (diversidade alfa) e a diferença de diversidade entre locais (diversidade beta) (MCCLAIN *et al.*, 2012).

Quando medida corretamente, as mudanças na diversidade beta fornecem o fator de escala que permite descrever mudanças na diversidade gama a partir de mudanças medidas na diversidade alfa (SOCOLAR *et al.*, 2016). Estudo de diversidade beta, podem quantificar a perda de biodiversidade (KARP *et al.*, 2012), e informar a localização de áreas protegidas (GERING *et al.*, 2003), o manejo de invasões biológicas (POWELL *et al.*, 2013), e o design de paisagens favoráveis à vida selvagem (GABRIEL *et al.*, 2006). Entender os processos que geram diferenças na diversidade é crucial para melhorar o entendimento das questões biogeográficas e ecológicas, assim como ajudar no melhoramento das ações de manejo e conservação (BASELGA, 2010).

A aplicação da partição aditiva da diversidade em plantas de duna, verificou que a variação do índice de diversidade beta dessas plantas não sofre influência significativa dos parâmetros físicos como solo e relevo, mas sim por fatores como, a dispersão de semente e as relações ecológicas intra e interespecíficas (KIM; SHIN, 2016). Os autores demonstraram que as estratégias de conservação que se embasaram somente na heterogeneidade espacial dos componentes físicos, não foram o suficiente para a manutenção sustentável da diversidade de espécies vegetais, sendo necessário aplicações de estratégias que também levem em conta a facilidade da dispersão de propágulos e a interação entre as espécies (KIM; SHIN, 2016).

Em estudos de diversidade beta de epífitas vasculares entre áreas florestais e áreas de pastagem foram encontrados, que as assembleias presentes nas pastagens apresentam alta diversidade beta em relação às outras áreas estudadas (FLORES-PALÁCIOS; GARCÍA-FRANCO, 2008; LARREA; WERNER, 2010). Dessa forma, é necessário analisar se esses resultados se repetem na Mata Atlântica, e se o processo de substituição de espécies ou de aninhamento tem influenciado mais, já que são necessárias estratégias de conservação diferentes para cada um dos casos (BASELGA, 2010).

Essas análises de diversidade beta podem ser realizadas com dados de presença e ausência, que indicam a riqueza de espécies, ou com dados de abundância (ANDERSON *et al.*, 2011). Em cada um dos casos, os resultados serão interpretados e aplicados de forma diferente, sendo que com dados de presença podemos inferir, por exemplo, locais que abrigam maior quantidade de espécies diferentes em relação a outros locais (LEGENDRE, 2014), e com os dados de abundância podemos identificar a rotatividade de espécies (BARWELL *et al.*, 2015).

O hábito ecológico epífito e a falta de conexão com o solo, faz com que plantas epífitas sejam particularmente sensíveis a mudanças ambientais provocadas por atividades antrópicas, sofrendo limitações em seu crescimento, sobrevivência e persistência de populações em habitats secundários (KÖSTER *et al.*, 2009). Sendo assim, a fragmentação é um dos principais processos que pode afetar a diversidade de epífitas (WERNER *et al.*, 2005) e, por isso Zotz e Bader (2011) descreveram essas espécies como indicadores do estado de conservação florestal. Dentro dos fragmentos florestais, a riqueza, composição e processos de dispersão e colonização de espécies, em geral, são influenciados pelo tipo de matriz, ou uso da terra, que o

cerca (KENNEDY; MARRA, 2010). As espécies desse grupo também são consideradas biomonitoras e indicadoras dos impactos causados pela poluição atmosférica, devido a sua capacidade de retirada de compostos do ar e sua alta sensibilidade às variações da umidade atmosférica e mudanças climáticas (SODHI, 2008).

De todas as plantas vasculares conhecidas no mundo, 9% apresentam hábito epifítico (ZOTZ, 2016), são mais representativas em Florestas Tropicais Úmidas, e sua riqueza tende a diminuir em Florestas Temperadas (BENZING, 1990). As epífitas possuem grande importância na dinâmica de florestas tropicais, sua biomassa e fotossíntese podem se igualar à dos próprios forófitos (KERSTEN, 2006). Esse grupo representa uma importante fonte de recursos para a fauna do dossel, pois fornece alimento, água, abrigo e material para a construção de ninhos, favorecendo a diversidade animal (BENZING, 1990). Por exemplo, elas apresentam mutualismo com formigas (DISLICH, 1996), e o comensalismo com artrópodes e vertebrados, que utilizam bromélias como abrigo (DEJEAN *et al.*, 1995). Os agrupamentos epifíticos influenciam a diversidade genética e a redistribuição de recursos nos troncos das árvores (KERSTEN, 2010). Elas ainda participam da ciclagem de água e nutrientes das florestas (NADKARNI, 1992), e, por reterem água das neblinas, servem como fonte de água em períodos de estiagem (CLARK *et al.*, 1998).

As pastagens representam a maior porcentagem de uso de terra dos trópicos (WOODS *et al.*, 2015), mesmo apresentando menor quantidade de árvores do que áreas florestais, essas paisagens costumam sustentar grande abundância de epífitas (EINZMANN *et al.*, 2016; ELIAS *et al.*, 2021). Comparando a riqueza e as características das epífitas presentes em pastagens e em áreas florestais, é possível verificar uma mudança na composição da comunidade de epífitas quando áreas florestais são transformadas em pastagens, sendo que espécies de epífitas higrófilas são substituídas por espécies resistentes à seca (EINZMANN *et al.*, 2016; FLORES-PALÁCIOS; GARCÍA-FRANCO, 2004; GUEVARA; LABORDE, 1993; POLTZ; ZOTZ, 2011). Diversos fatores já foram descritos como influentes na abundância, riqueza e diversidade de epífitas nas pastagens, como a quantidade e espécie de forófitos disponíveis, o tamanho e a distância dos fragmentos florestais próximos, o gradiente pluviométrico e a distribuição de agentes dispersores (EINZMANN *et al.*, 2016; GUEVARA; LABORDE, 1993; OLIVEIRA *et al.*, 2015; POLTZ; ZOTZ, 2011; SIQUEIRA *et al.*, 2017; TREJO-CRUZ *et al.*, 2021). Nesse contexto, o objetivo deste estudo será

aplicar a partição aditiva da diversidade (conforme LAURANCE *et al.*, 2007) de epífitas em ambientes antropizados, quantificando a proporção da diversidade resultante dos processos de substituição de espécies ou aninhamento (BASELGA, 2010). Mais especificamente, fizemos as seguintes perguntas: (1) Há uma mudança drástica na composição de espécies das assembleias de epífitas vasculares entre florestas e pastagens? (2) A composição das assembleias de epífitas vasculares entre pastagens são mais semelhantes entre si do que as assembleias de florestas? (3) O processo de substituição de espécies é mais importante entre as assembleias de epífitas vasculares de florestas do que as de pastagem? (4) O processo de aninhamento de espécies é mais importante para as assembleias de epífitas vasculares entre pastagem do que as de florestas? (5) A paisagem ao redor das florestas e pastagens influencia suas composições?

## 2.2 MATERIAL E MÉTODO

### 2.2.1 Área de estudo

As coletas de dados foram realizadas em 15 paisagens diferentes localizadas nos arredores da cidade de Alfenas, no sul de Minas Gerais, Brasil. Cada paisagem consiste em um fragmento florestal e uma pastagem adjacente (Figura 1). Essas paisagens já existem na forma de fragmento e pastagem há pelo menos 37 anos, conforme analisado nas imagens de satélite mais antigas da região (desde 1985, GOOGLE EARTH, 2022). De acordo com a classificação de Köppen-Geiger (1948), o clima da região é classificado com Cwa e Cwb, marcado por invernos secos e verões chuvosos. A temperatura média varia entre 17,5° no inverno e 21,1°C no verão, com precipitação média de 300 mm nos meses mais frios e 1.330 mm nos meses mais quentes, média anual de 1.500 mm (ALVARES *et al.*, 2013). A paisagem apresenta predominantemente latossolos vermelhos associados ao relevo de suaves ondulações, com altitude média variando de 790 m a 1003 m (SILVA *et al.*, 1999). A vegetação natural da região é a Mata Atlântica Estacional Semidecidual (IBGE, 2012), sendo que restam apenas 9% da cobertura vegetal original, sendo esta altamente fragmentada.

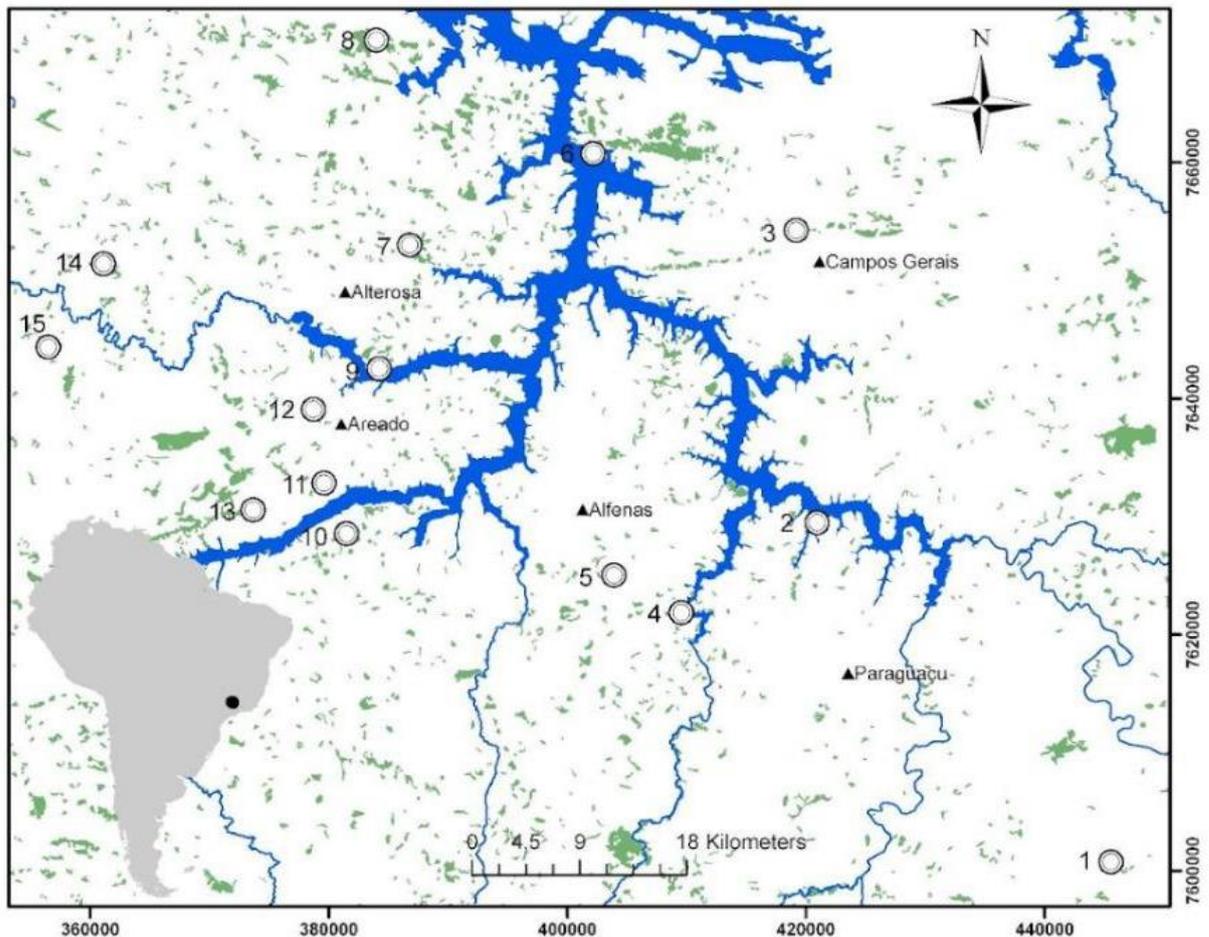


FIGURA 1. MAPA DAS 15 PAISAGENS ESTUDADAS DISTRIBUÍDAS AO LONGO DE NOVE MUNICÍPIOS DO SUL DE MINAS GERAIS.

### 2.2.2 Amostragem

Os dados de abundância de epífitas nos fragmentos florestais foram feitos por Carvalho (2017), enquanto os dados de pastagens foram retirados dos estudos de Francisco (2017) e Elias *et al.* (2021). As espécies de epífitas (sensu Zotz, 2016) das Angiospermas (a partir daqui chamadas apenas de epífitas) foram quantificadas nos fragmentos florestais em 4 transectos de 100m de comprimento, respeitando a distância mínima de 50 m da borda e entre os transectos. Em cada transecto foram estabelecidos 10 pontos amostrais, distantes entre si cerca de 10m, e em cada ponto foi amostrada a árvore mais próxima com DAP maior ou igual a 10 cm (Tabela 1). No total foram amostradas 600 árvores. Nas pastagens, as epífitas foram quantificadas em todas as árvores com DAP > 5 cm dentro de uma parcela de 1,96 ha (Tabela 1). A identificação das epífitas foi feita em campo ou fotografando/coletando/cultivando para posterior identificação por especialista. Para espécies clonais foram

considerados todos os rametos de uma mesma moita como um único indivíduo (SANDFORD, 1968). Em caso de epífitas que ocupavam extensões contínuas do forófito, consideramos como um único indivíduo agrupamentos a cada 15 cm ao longo da árvore. As amostras coletadas foram depositadas no herbário da Universidade Federal de Alfenas, UNIFAL-MG.

**TABELA 1. INFORMAÇÕES DAS 15 ÁREAS ESTUDADAS.**

Paisagem	Controle interno	Código pastagem	Código fragmento	Latitude	Longitude	Densidade Pastagem*	Altitude Pastagem	Altitude Fragmento
1	H47	P1	F1	21°41'S	45°31'W	34.2	874.5	903
2	P21	P2	F2	21°26'S	45°45'W	12.2	810.0	795
3	P9	P3	F3	21°12'S	45°46'W	7.1	897.7	862
4	MT	P4	F4	21°30'S	45°52'W	23.5	884.5	810
5	P7	P5	F5	21°28'S	45°55'W	109.7	833.5	868
6	PZV	P6	F6	21°09'S	45°56'W	5.6	800.5	817
7	P4	P7	F7	21°13'S	46°05'W	89.8	790.0	928
8	P2	P8	F8	21°03'S	46°06'W	29.6	983.0	945
9	P23	P9	F9	21°18'S	46°07'W	25	1003.0	832
10	PD	P10	F10	21°26'S	46°08'W	10.7	861.0	855
11	P19	P11	F11	21°24'S	46°09'W	10.7	881.5	854
12	P27	P12	F12	21°20'S	46°10'W	7.1	924.5	917
13	P13	P13	F13	21°25'S	46°13'W	16.8	962.3	1139

---

14	T3	P14	F14	21°13'S	46°20'W	28.6	876.7	883
15	T4	P15	F15	21°17'S	46°22'W	17.9	832.8	899

---

\* A densidade (arbórea) foi medida em número de árvores por hectare.

### 2.2.3 Análise Estatística

A beta diversidade é utilizada para fazer comparações sobre a rotatividade da composição geral das assembleias, podendo ser quantificada para uma região inteira ou para grupos dentro de uma região (BASELGA, 2010). Essa diferença de composição das assembleias ( $\beta_{sor}$  sensu Baselga, 2010), deve-se à dois componentes aditivos: 1) aninhamento ( $\beta_{sim}$  sensu BASELGA, 2010), quando o conjunto de espécies da área analisada é aninhado dentro do conjunto de espécies das áreas vizinhas; e 2) substituição de espécies ( $\beta_{ness}$  sensu BASELGA, 2010), quando as espécies encontradas apresentam distinção composicional de áreas vizinhas. Sendo assim,  $\beta_{sor} = \beta_{sim} + \beta_{ness}$ .

Para testar as Hipóteses 1 e 2 utilizamos o pacote “betapart” (BASELGA, 2010), no R (R Development Core Team 2007), fizemos a análise de beta diversidade com os dados de abundância dos fragmentos e das pastagens, e a análise total (entre fragmentos e pastagens). Depois para calcular as hipóteses 3 e 4 foi realizada a decomposição da diversidade beta utilizando a função “beta.multi.abund” do pacote “betapart”. Essa função calcula a diversidade beta baseada em abundância total, retornando os componentes de diversidade beta da abundância (aninhamento e substituição de espécies) e a soma dos valores (total) (ZEILEIS, 2005). Nas análises dos fragmentos, foram retirados os fragmentos florestais em que não foram observados indivíduos epifíticos. Para calcular a partição da diversidade beta entre as pastagens, entre os fragmentos, e por fim, de cada um dos sites separadamente, foi utilizada a função “beta.pair.abund”, que calcula três matrizes de distância uma representando a substituição de espécie, outra o componente resultante de aninhamento e a terceira, que soma ambos os componentes, ou seja, é a diversidade beta total. (ZEILEIS, 2005).

Para analisar a Hipótese 5, de que a distância entre as áreas influencia na diversidade beta, fizemos o teste de Mantel (1967), para isso foram utilizadas três

matrizes diferentes para cada tipo de paisagem (pastagem e fragmento). A primeira matriz consistia em dados de abundância, a segunda na dissimilaridade do uso da terra no entorno das paisagens que já havia sido calculada por Francisco (2017) utilizando a base de imagens do Google Earth e o complemento OpenLayers do software QGis (versão 2.14.0), e a terceira apresentava a distância geográfica entre cada uma das paisagens analisadas, que foi calculada a partir do Google Maps (2022) utilizando a menor distância linear entre cada uma das paisagens. Assim, verificamos se existe uma mudança de comunidade de epífitas quando desmatamos para criar pastagens. Essas relações foram examinadas com base no R2 parcial, e a significância foi estimada usando 999 permutações, no pacote R “Vegan” (OKSANEN *et al.*, 2013)

Também para responder a Hipótese 5 foi realizada uma análise de redundância parcial (RAO, 1964) para verificar se as configurações da paisagem, como a porcentagem de mata, de plantação de café, proximidade a corpos d'água, por exemplo, quantificadas em Carvalho (2017) e Francisco (2017), são capazes de explicar a variação da diversidade beta entre os fragmentos, entre as pastagens, e entre os dois tipos de paisagens. Para isso, calculamos a diversidade de complexidade do entorno entre as pastagens utilizando a função “vegdist” do pacote “Vegan” (OKSANEN *et al.*, 2013). Com os resultados, realizamos o teste de Mantel (1967) juntamente com os dados de beta diversidade entre as pastagens calculados anteriormente, utilizando os dados de abundância. O mesmo foi feito com os dados dos fragmentos florestais.

### 2.3 RESULTADOS

Foram amostradas o total de 1320 forófitos: 720 nas pastagens e 600 nos fragmentos. Encontramos nas paisagens um total de 10.298 indivíduos pertencentes a 23 espécies e quatro famílias, Bromeliaceae, Orchidaceae, Cactaceae e Piperaceae (Anexo 1). Nas pastagens encontramos 9.939 (96,5%) indivíduos, pertencentes a 16 espécies (69,5%) Bromeliaceae foi a família encontrada com maior abundância e Orchidaceae com maior riqueza. *Tillandsia recurvata* (6.799 indivíduos), *T. pohliana* (1.543) e *T. tricholepsis* (853) (todas Bromeliaceae) foram as espécies mais abundantes. Por sua vez, nas florestas encontramos 359 (3,5%) indivíduos, pertencentes a 18 espécies (78%). Orchidaceae foi a família mais rica e mais

abundante, sendo *Polystachya concreta* (125 indivíduos, Orchidaceae), *Brassavola tuberculata* (63, Orchidaceae) e *Peperomia tetraphylla* (35, Piperaceae) as espécies mais abundantes.

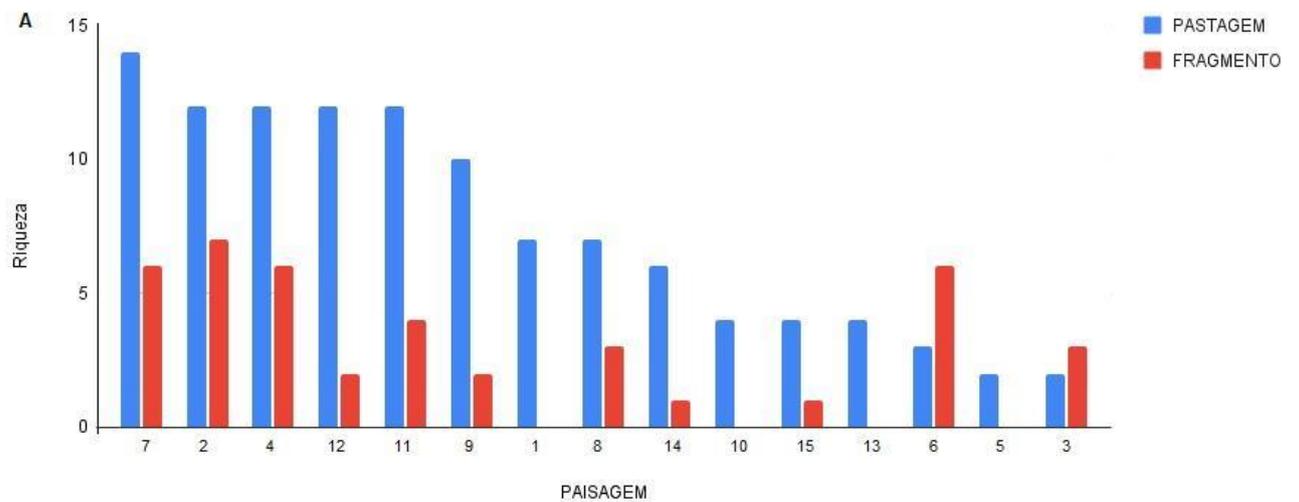
Encontramos epífitas em todas as paisagens, porém quatro fragmentos florestais não apresentaram indivíduos epifíticos (F1, F13, F5 e F10), e em dois foram coletados apenas um único indivíduo (F14 e F15). Na Tabela 2 podemos ver que o fragmento com maior riqueza foi F2, enquanto que as pastagens com maior riqueza foram P8, P1, e P7. Os fragmentos florestais com maior abundância foram F7, F4 e F6, enquanto que as pastagens com maior abundância foram P9 e P11. As taxas de ocupação das árvores pelas epífitas foram baixas no geral, porém mais altas nas pastagens (Figura 2). Essa taxa nos fragmentos florestais apresentou 13,5% (0 a 47,5) de média, enquanto que nas pastagens apresentou 42,0% (3,4 a 100) de média.

**TABELA 2. DADOS GERAIS DAS PASTAGENS E FRAGMENTOS.**

Paisagem	Pastagens					Fragmentos				
	NA	NF	TO%	RQ	AB	NA	NF	TO%	RQ	AB
1	34	29	85,3	7	573	40	0	0	0	0
2	9	4	44,4	12	98	40	12	30	7	28
3	19	1	5,3	2	3	40	6	15	3	23
4	82	14	17	12	99	40	10	25	6	54
5	29	1	3,4	2	2	40	0	0	0	0
6	232	49	21,1	3	97	40	19	47,5	6	43
7	14	10	71,4	14	443	40	15	37,5	6	165

<b>8</b>	64	24	37,5	7	309	40	3	7,5	3	3
<b>9</b>	34	34	100	10	4938	40	4	10	2	12
<b>10</b>	19	5	26,3	4	374	40	0	0	0	0
<b>11</b>	48	32	66,7	12	2126	40	4	10	4	6
<b>12</b>	19	15	78,9	12	425	40	6	15	2	23
<b>13</b>	59	2	3,4	4	349	40	0	0	0	0
<b>14</b>	44	15	34	6	93	40	1	2,5	1	1
<b>15</b>	14	5	35,7	4	10	40	1	2,5	1	1

NA = número de árvores amostradas, NF= número de árvores amostras que eram forófitos, TO%= Taxa de ocupação (%), RQ = riqueza de epífitas, AB= abundância de epífitas.



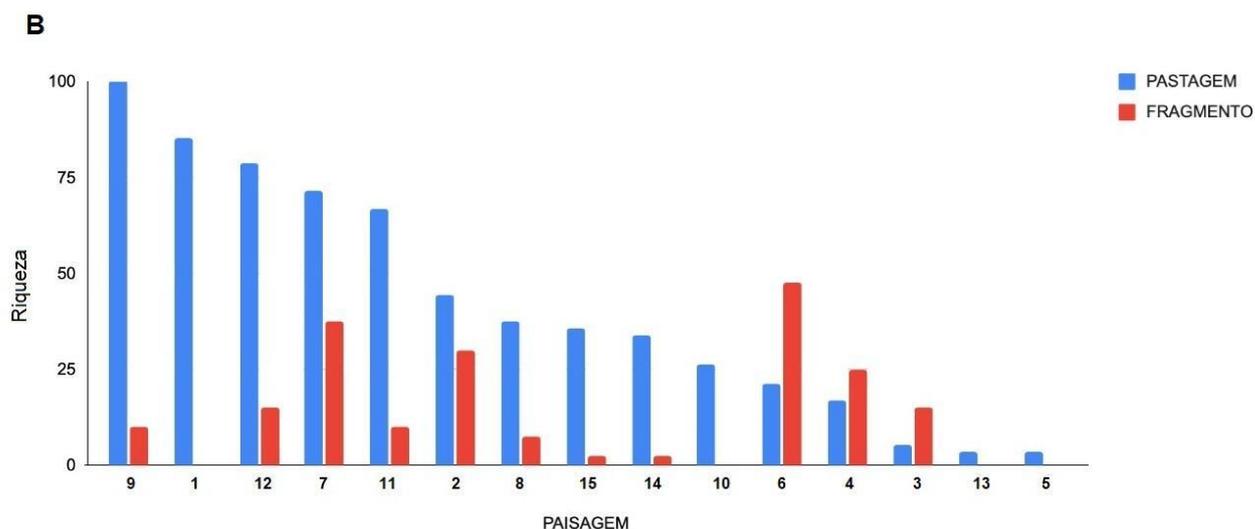


FIGURA 2. RIQUEZA (A) DE EPÍFITAS E TAXA DE OCUPAÇÃO (%), (B) NOS FORÓFITOS NAS PASTAGENS E NOS FRAGMENTOS FLORESTAIS DE CADA PAISAGEM

### 2.3.1 Diversidade beta geral entre pastos e fragmentos

Com a análise da Hipótese 1 encontramos que a diversidade beta da comunidade de epífitas vasculares entre as pastagens (todas juntas) e os fragmentos florestais (todos juntos) foi alta (94%), sendo que o componente que melhor explicou essa diferença foi o aninhamento (72%). (Tabela 3).

TABELA 3. DADOS DE DIVERSIDADE ÚNICA TOTAL, GERAL E PARTICIONADO.

	Abundância
Geral	0,94
Substituição de espécie	0,22
Aninhamento	0,72

### 2.3.2 Comparação dentro de cada habitat

Para a análise da Hipótese 2 encontramos alta diversidade beta entre os 15 diferentes habitats de pastagem (94%) (Tabela 4). Respondendo às Hipóteses 3 e 4, a substituição de espécies foi o mecanismo mais importante do que o aninhamento responsável pela diferença nas assembléias desse ambiente. A diversidade beta entre os diferentes fragmentos florestais também foi alta (96%), sendo a substituição de espécies também mais importante do que o aninhamento.

**TABELA 4. ANÁLISE DE DIVERSIDADE BETA GERAL ENTRE PAISAGENS.**

	Pastagem	Florestas
Geral	0,94	0,96
Substituição de espécie	0,63	0,87
Aninhamento	0,31	0,09

### 2.3.3 Resultado Diversidade Beta par a par entre pastagens e entre fragmentos

Complementando a Hipótese 2, as análises feitas par a par entre todas as pastagens, e entre todos os fragmentos, mostraram que os fragmentos florestais apresentaram maior diversidade beta par a par do que as pastagens (Tabela 5).

**TABELA 5. DIVERSIDADE BETA ENTRE PASTAGENS E ENTRE FRAGMENTOS.**

	Pastagem	Florestas
Maior diversidade beta	0,99	0,98
Menor diversidade beta	0,20	0,41

A análise de agrupamento de diversidade beta par a par entre as pastagens mostrou dois grupamentos, sendo o primeiro formado por apenas três paisagens (P15, P5 e P3), e o segundo por doze paisagens (P1, P2, P4, P6, P7, P8, P9, P10, P11, P12, P13 e P14) (Figura 3). As paisagens mais próximas entre si, ou com menor diversidade beta foi o par P5 e P3, com apenas 20%. Alguns pares apresentaram alta (99%) diversidade beta: P5 com (P1, P13, P11, P8, P9, P12, P7 e P10), P3 com (P1, P11, P9 e P7), P9 com (P4 e P15) e P15 com P11 (Figura 3).

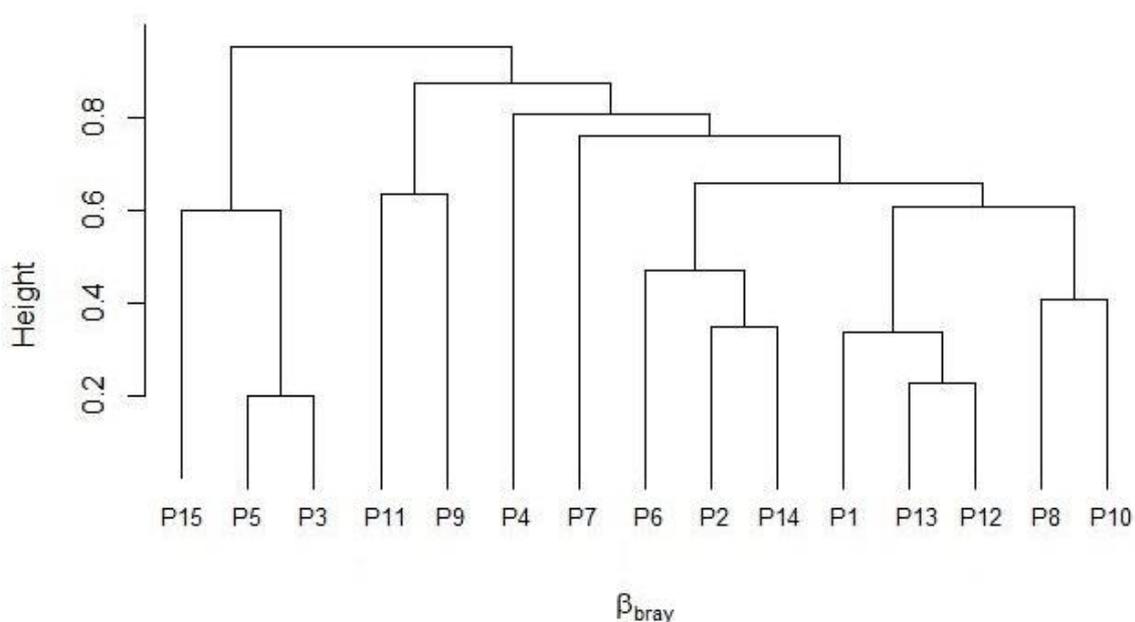


FIGURA 3. ANÁLISE DE AGRUPAMENTOS DE DIVERSIDADE BETA PAR A PAR ENTRE PASTAGENS.

A análise de agrupamento da diversidade beta par a par entre os fragmentos florestais mostrou-se no geral com alta diversidade beta. É difícil a distinção de grupamentos formados a partir da composição de epífitas, mas podemos observar que existe maior proximidade entre os fragmentos F9 e F3, sendo que a diversidade beta entre eles é de apenas 31% (Figura 4). O fragmento F14 apresenta diversidade beta de 100% com todas as outras paisagens, sendo assim não se encontra próximo de nenhum agrupamento. F15 apresenta 100% de diversidade beta com mais cinco paisagens além de F14 (F4, F11, F8, F2, F12), F9 com quatro (F4, F8, F2, F12), F3 com quatro (F4, F8, F2, F12) e F6 com mais uma (F4).

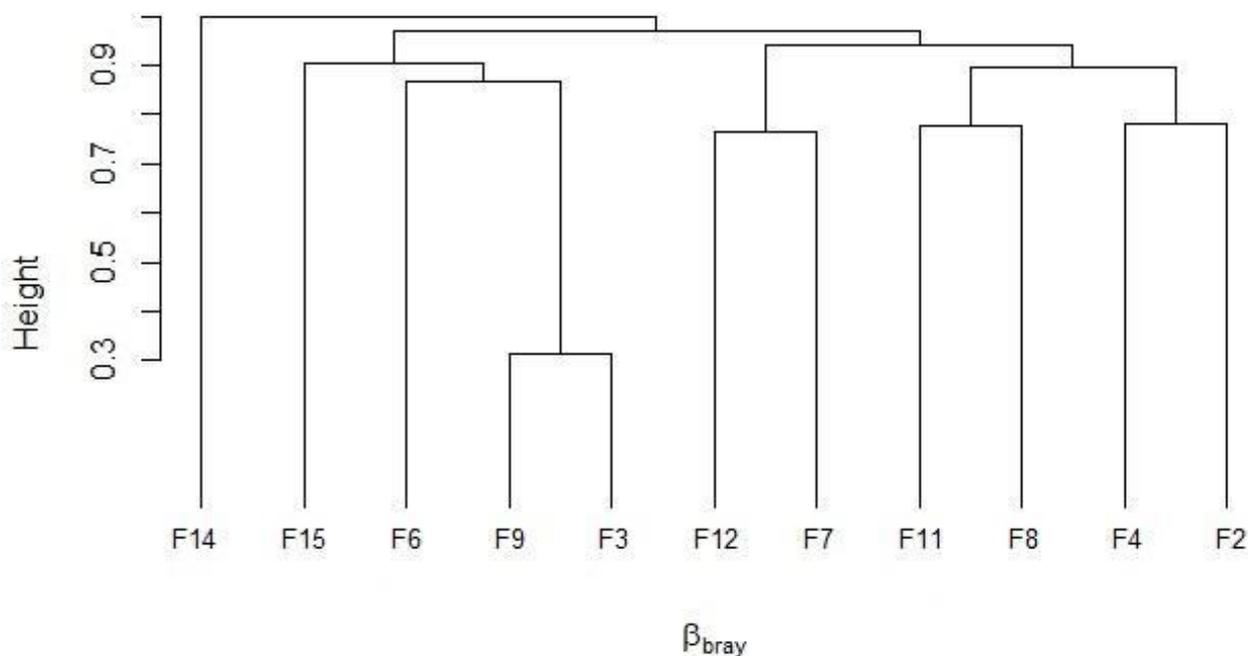


FIGURA 4. ANÁLISE DE AGRUPAMENTOS DE DIVERSIDADE BETA PAR A PAR ENTRE OS FRAGMENTOS FLORESTAIS.

### 2.3.4 Diversidade beta entre duplas (fragmentos e pastagens de uma mesma paisagem)

Para a análise de beta diversidade entre fragmentos e pastagens adjacentes, complementando a Hipótese 1, quatro duplas (P1 e F1, P13 e F13, P5 e F5 e P10 e F10) não puderam ser analisadas, pois não foram registradas espécies de epífitas em seus fragmentos. Além disso, os resultados da análise entre P15 e F15 não são muito confiáveis, pois no fragmento havia apenas uma espécie de epífita (Figura 5).

Os resultados mostraram que a menor beta-diversidade encontrada entre as 10 duplas que puderam ser analisadas, foi alta (78%), que ocorreu entre a pastagem e o fragmento 7, enquanto que a maior foi de 99% nas paisagens 9, 11 e 12. A substituição de espécies foi o componente mais importante na metade das paisagens (4, 6, 7, 8 e 12). Entre as paisagens P11 e F11, houve empate entre aninhamento e substituição de espécie. Nas demais (2, 3, 9 e 15) o aninhamento foi mais importante. Porém o resultado da comparação entre os ambientes P15 e F15 não é muito confiável, uma vez que só encontramos uma espécie nas florestas dessa paisagem.

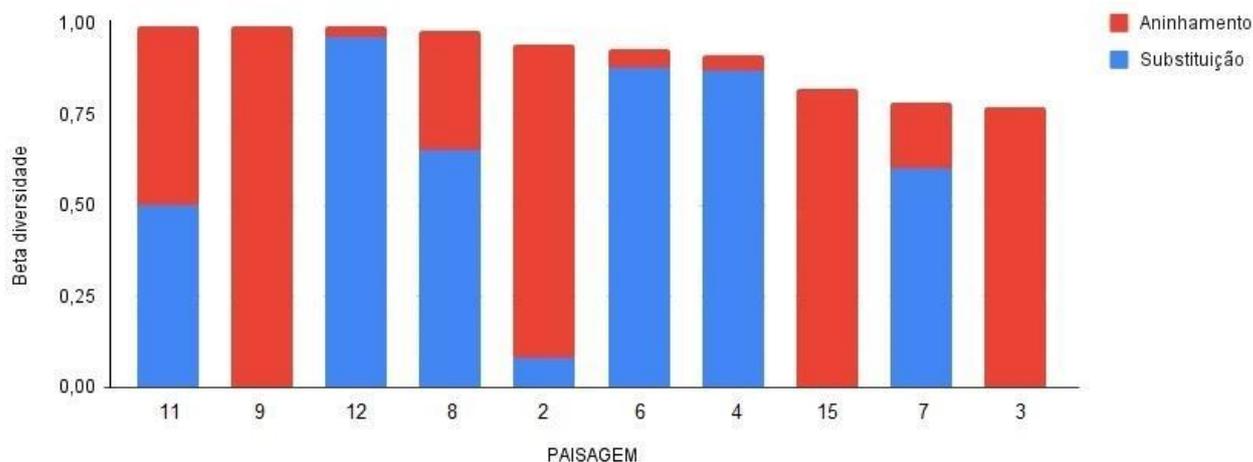


FIGURA 5: BETA DIVERSIDADE TOTAL (BARRA INTEIRA) E PARTIÇÃO ENTRE ANINHAMENTO E SUBSTITUIÇÃO DE ESPÉCIES DOS DOIS AMBIENTES (FRAGMENTO FLORESTAL E PASTAGEM) DE 10 PAISAGENS. CINCO PAISAGENS NÃO PUDERAM SER ANALISADAS, POIS NÃO ENCONTRAMOS EPÍFITAS NESSAS FLORESTAS.

### 2.3.5 Relação da beta diversidade com ambiente/paisagem

Para a Hipótese 5 não encontramos correlação da distância geográfica com a beta-diversidade encontrada nas pastagens ( $r = 0,024$ ;  $P = 0,41$ ), nem nos fragmentos ( $r = 0,032$ ;  $P = 0,40$ ). Também não encontramos relação da diversidade beta do uso da terra nos entornos das paisagens com a beta diversidade nem nas pastagens ( $r = 0,025$ ;  $P = 0,39$ ), nem nas florestas ( $r = 0,05$ ,  $P = 0,36$ ).

## 2.4 DISCUSSÃO

Entre as 15 paisagens estudadas, foram encontrados mais de 10 mil indivíduos de Angiospermas epífitas vasculares pertencentes a 23 espécies e 4 famílias, sendo que a maior abundância de indivíduos foi encontrada entre as pastagens (63,03%). (1) Houve uma mudança drástica na composição de espécies das assembleias de epífitas vasculares entre florestas e pastagens, sendo a beta diversidade geral alta (94%). Quando comparados os fragmentos e pastagens adjacentes de uma mesma paisagem a beta diversidade também foi alta. (2) A composição das assembleias de epífitas vasculares entre as pastagens foi alta (94%), mas ainda foi menor do que entre os fragmentos (96%). (3 e 4) O processo de substituição de espécies foi o mais importante entre as pastagens e entre os fragmentos. Quando analisada a beta diversidade geral, com fragmentos e pastagens juntos, o aninhamento foi mais

importante. Quando analisados: fragmento e pastagem de uma mesma paisagem, os resultados foram diversificados. (5) Nem o uso da terra ao redor das paisagens, nem a distância entre elas estão relacionadas com os valores de diversidade beta encontrados.

#### **2.4.1 Beta diversidade geral**

A diversidade beta de epífitas é afetada de forma diferente de acordo com o tipo de perturbação analisada. Vários estudos demonstram que há uma redução da riqueza de espécies de epífitas vasculares em florestas secundárias (CARVAJAL-HERNÁNDEZ *et al.*, 2017; GUZMÁN-JACOB *et al.*, 2020). Na Indonésia, por exemplo, houve perda significativa da diversidade de epífitas nas agroflorestas de borracha e Dendê (BÖHNERT *et al.*, 2016). A agrofloresta de borracha apresentou a menor abundância e diversidade, enquanto as florestas nativas e a plantação de borracha sombreada apresentaram a maior riqueza e diversidade (BÖHNERT *et al.*, 2016). Além disso, a plantação de dendê abrigou alta abundância de epífitas consideradas acidentais e não nativas, que não estavam presentes nos outros sistemas analisados (BÖHNERT *et al.*, 2016).

Encontramos uma riqueza parecida de Angiospermas epífitas entre florestas e pastagens: 18 (porém oriunda de 359 ind.) e 16 (porém oriunda de 9939 ind.), respectivamente. Em um estudo no estado de São Paulo, Mata Atlântica, Brasil, realizado em floresta ombrófila densa os autores encontraram uma diferença bem maior na riqueza de epífitas vasculares entre florestas, 28 espécies (porém oriunda de 471 ind), e pastagens, duas espécies (porém oriunda de 54 ind.) (PARRA-SANCHEZ; BANKS-LEITE, 2020). Diferente do presente estudo, os autores incluíram em sua amostragem epífitas pteridófitas (PARRA-SANCHEZ; BANKS-LEITE, 2020), o que poderia explicar a maior riqueza encontrada por eles nos fragmentos florestais comparado aos nossos, já a perda substancial da riqueza que ocorreu nas pastagens talvez possa ser explicada pelo tipo de floresta analisada, Parra-Sanchez e Banks-Leite (2022) comparou as pastagens com florestas ombrófila que apresentam alta umidade, e nós comparamos com fragmentos florestais classificados como semidecíduais (IBGE, 2012), que são menos úmidos (ALVARES *et al.*, 2013) e portanto, o contraste de microclima em relação às pastagens é menos abrupto do que o de florestas ombrófilas. Esperávamos que nas pastagens as epífitas fossem

afetadas pela perda de árvores hospedeira adequadas que fornecessem um mosaico complexo de microhabitats (BENZING, 1995; HIETZ-SEIFERT *et al.*, 1996), como ocorreu nos estudo de Parra-Sanchez e Banks-leite (2020) e Köster *et al.* (2009). Nossos resultados foram similares com estudos em que não foram observadas diminuição na riqueza de espécies de epífitas com aumento dos distúrbios ambientais (FLORES-PALACIOS; GARCÍA-FRANCO, 2008; GUZMÁN-JACOB *et al.*, 2020; LARREA; WERNER, 2010), mas em todos houve mudança na composição comunitária indicando substituição de espécies (AMICI *et al.*, 2020; LARREA; WERNER, 2010). As alterações nas composições comunitárias podem oferecer um indicador mais sensível de perturbação ambiental do que a redução de riqueza de espécies (LARREA; WERNER, 2010).

Mesmo que tenham sido encontradas 16 espécies de epífitas no total, *T. recurvata* (Bromeliaceae) foi encontrada em todas as pastagens, e *T. pohliana* (Bromeliaceae) só não estava presente em P5, as pastagens apresentaram, individualmente, entre uma e oito espécies de epífitas, resultando em uma alta diversidade beta entre as pastagens (94%). A abundância total também variou bastante entre as pastagens. Encontramos pastagens com abundâncias baixas (<10 indivíduos), intermediárias (entre 91 e 573), e altas (~5 mil). Esses resultados são o oposto do encontrado por Flores-Palacios e García-Franco (2008) no México, onde a abundância de epífitas encontradas era alta, mas a diversidade beta entre as pastagens era baixa, mostrando que as pastagens haviam sido colonizadas pelas mesmas espécies de epífitas tolerantes às condições das pastagens. Paisagens no Panamá apresentaram resultados próximos aos nossos, sendo que as pastagens apresentaram maior diversidade beta entre si do que entre fragmentos florestais secundários (EINZMANN; ZOTZ, 2016). Esses resultados mostram que existem fatores estocásticos influenciando na alta diversidade beta de angiospermas epífitas entre nossas pastagens, mesmo elas estando relativamente próximas geograficamente.

Mesmo com a redução do número de forófitos a abundância de epífitas pode aumentar, portanto, o hábitat de epífitas não é saturado em ambientes modificados, como as áreas de pastagens (EINZMANN; ZOTZ, 2016). Com o aumento da área do forófito, a partir do seu crescimento, o número de espécies de epífitas pode também aumentar (FLORES-PALÁCIOS; GARCÍA-FRANCO, 2006). Nossos resultados corroboram com a hipótese de que as árvores isoladas em pastagens conseguem

oferecer habitats favoráveis para um conjunto de espécies, mais tolerantes ao estresse hídrico e de temperatura, que são diferentes daqueles encontrados em áreas não perturbadas (GUEVARA *et al.*, 1998).

A grande proporção de espécies de *Tillandsia* da família Bromeliaceae encontrada nas pastagens do presente estudo, indica a importância da tolerância à seca para espécies nesses ambientes, já que esse gênero é mais adaptado às condições de seca (EINZMANN; ZOTZ, 2017). Alguns fatores como composição da paisagem ao entorno (ALZATE-Q *et al.*, 2019), elevação e altitude das áreas de estudo (MANGOSONGO; GRIFFITHS, 2019) ou a proximidade com outros habitats (EINZMANN; ZOTZ, 2017), podem estar influenciando na heterogeneidade encontrada entre essas pastagens. Provavelmente, a maior abundância de epífitas nas pastagens está relacionada ao favorecimento das condições ambientais que as pastagens oferecem às plantas do gênero *Tillandsia* (BARTHLOTT *et al.*, 2001; FLORES-PALACIOS; GARCÍA-FRANCO, 2004; HIETZ *et al.*, 2006; POLTZ; ZOTZ, 2011; WERNER *et al.*, 2005).

A alta (94%) beta diversidade geral entre pastagem e florestas também é explicada pelas pastagens apresentarem a maior parte dos indivíduos concentrados em poucas espécies tolerantes a ambientes iluminados e secos. O máximo de indivíduos coletados em um fragmento individualmente foi 165 e eles estavam mais bem distribuídos entre as espécies. Sendo assim, nossos resultados corroboram estudos anteriores que relatam mudanças na composição comunitária, apesar da manutenção da riqueza total entre florestas e pastagens ou ambientes perturbados (AMICI *et al.*, 2020; FLORES-PALACIOS; GARCÍA-FRANCO, 2008; GUZMÁN-JACOB *et al.*, 2020; LARREA; WENER, 2010). Portanto, tanto nossos dados quanto os previamente apresentados na literatura demonstram mudanças na composição comunitária em ambientes perturbados comparados a ambientes florestais apesar da manutenção da riqueza total. Nas pastagens o conhecimento sobre a dinâmica e estrutura das comunidades de epífitas é limitado, pois poucos trabalhos têm sido feitos nesses habitats. Alguns desses estudos foram realizados no México, um deles comparou a comunidade de epífitas entre fragmentos e pastagens, focando na dispersão dos propágulos por aves (GUEVARA; LABORDE, 1993). O estudo concluiu que a distribuição de aves era diferente entre fragmentos e pastagens, influenciando na diferença da composição comunitária epifítica (GUEVARA; LABORDE, 1993). Outros fatores que poderiam influenciar na diversidade beta da comunidade de epífitas

entre pastagens e fragmentos também foram investigados (HIETZ-SEIFERT *et al.*, 1996). Os fatores encontrados foram: número, tamanho e espécie de forófito, tamanho dos fragmentos florestais, padrão da fragmentação e a distância entre fragmentos de florestas e pastagens. Além disso, os autores encontraram que as árvores que são plantadas nas pastagens, são colonizadas lentamente por epífitas, sendo assim, não substituem o papel de árvores mais antigas, remanescentes das florestas que permanecem nas pastagens (HIETZ-SEIFERT *et al.*, 1996). Também no México, um estudo foi feito entre três paisagens diferentes: floresta nebulosa, fragmentos florestais e pastagem (FLORES-PALÁCIO; GARCÍA-FRANCO, 2004). Eles encontraram que a floresta nebulosa apresentou maior riqueza e diversidade de epífitas do que as pastagens, o que foi explicado pela maior diversidade de habitats e microhabitats presentes nas florestas. O fragmento florestal foi o que apresentou a menor diversidade entre as três paisagens, a sugestão dos autores foi que o fragmento estava em regeneração com muitas árvores jovens (FLORES-PALÁCIO; GARCÍA-FRANCO, 2004). Comparações realizadas em fragmentos florestais, fragmentos de mata ciliar e pastagens isoladas, demonstraram que a riqueza de epífitas permanecia alta nas pastagens, comparadas às outras paisagens (FLORES-PALACIOS; GARCÍA-FRANCO, 2008). Porém, as espécies eram diferentes daquelas presentes nos fragmentos, e a diversidade beta entre as pastagens era baixa, mostrando que as pastagens eram colonizadas pelas mesmas espécies. No Equador, um estudo encontrou que o estabelecimento de epífitas em pastagens era bem menor do que em florestas, que, portanto, a longo prazo, árvores isoladas terão pouco valor na conservação da biodiversidade de epífitas (WERNER; GRADSTEIN, 2008). Também no Equador foi mostrado que a redução da heterogeneidade florística conforme o aumento das perturbações nos habitats e que as espécies presentes nos pastos eram diferentes daquelas presentes em florestas maduras (alta diversidade beta) (LARREA; WERNER, 2010). No Panamá, as pastagens apresentaram uma perda substancial da diversidade de espécies de epífitas, em comparação às florestas não perturbadas, por apresentarem menor número de forófitos, menor diversidade de nichos e condições microclimáticas diferentes (POLTZ; ZOTZ, 2011). Também no Panamá, comparando fragmentos florestais secundários, monocultura de espécies madeireiras e áreas de pastagens, surpreendentemente encontrou-se que as últimas apresentaram a maior diversidade de epífitas (EINZMANN; ZOTZ, 2016). Os autores hipotetizaram que esse resultado ocorreu porque as árvores remanescentes

nas pastagens eram mais antigas e apresentavam DAP maior do que as árvores das outras áreas (EINZMANN; ZOTZ, 2016). Esses dados da literatura sugerem que os fragmentos sem epífitas ou com poucas epífitas no nosso estudo sejam de florestas secundárias e relativamente recentes ainda não colonizadas por epífitas. Entretanto, dados do histórico do uso da terra ou da idade das árvores são necessários para confirmar essa suposição.

No presente estudo, não temos dados de abundância e riqueza de epífitas de nossas áreas antes das perturbações antrópicas causadas pelas atividades agropecuárias da região. Nossas comparações foram realizadas com os fragmentos florestais dos entornos das pastagens. Em relação aos dados de riqueza, a beta diversidade entre pastagem e fragmentos foi baixa, mostrando que não encontramos essa perda substancial da riqueza de espécies nas pastagens, mas essa baixa diversidade beta pode ter sido causada pelo mau estado de conservação desses fragmentos.

#### **2.4.2 Beta diversidade entre habitats**

Entre as pastagens, a composição da assembleia de epífitas é mais homogênea do que entre florestas, apesar de algumas pastagens apresentarem composição bem diferente. Porém, as pastagens diferiram muito em relação à abundância quando comparadas aos fragmentos florestais. A diferença de composição entre as pastagens e entre florestas é alta (beta diversidade > 94%). O fator que mais contribuiu para a diversidade beta tanto nos fragmentos quanto nas pastagens, foi o processo de substituição de espécies. Poucos fragmentos apresentaram condições de manter a presença e alta abundância das espécies epifíticas típicas de florestas. As pastagens ao redor imediato das florestas apresentaram grande diminuição da diversidade. Entre as duplas de ambiente (fragmento x pastagem da mesma paisagem), a beta diversidade foi moldada por ambos os processos: aninhamento e substituição, mas a substituição é levemente mais frequente.

Como os fragmentos florestais e as pastagens apresentaram alta variedade na abundância de indivíduos entre as áreas, a diversidade beta geral de ambas paisagens foi alta (94% entre as pastagens e 96% entre os fragmentos). As análises mostraram que tanto para pastagens quanto para os fragmentos florestais, a

substituição de espécie foi o mecanismo mais importante para gerar os valores de beta diversidade, componente esse que normalmente indica a presença de filtragem ambiental, competição ou algum evento histórico (LEPRIEUR *et al.*, 2011). A substituição de espécies também foi o principal componente da diversidade beta para epífitas briófitas, sendo que o microclima (MARLINE *et al.*, 2020) e a idade do forófito (PATIÑO *et al.*, 2018) seriam os principais fatores responsáveis. Em comunidades de árvores de florestas temperadas na China e nos Estados Unidos, esse componente foi associado principalmente a limitação de dispersão (WANG *et al.*, 2018), enquanto em árvores da Mata Atlântica não foi encontrado o fator causal dentre os usos da terra ao redor dos fragmentos florestais (CARNEIRO *et al.*, 2016). Em contraste, um estudo comparando plantas em floração entre áreas agrícolas orgânicas, áreas de agricultura convencional e áreas florestais mostrou que as áreas de agricultura orgânica apresentavam maior aninhamento com as áreas florestais e, portanto, foram consideradas, em parte, como capazes de conservar a biodiversidade (CARRIÉ *et al.*, 2022). Nossas análises não permitem apontar qual o fator associado a maior taxa de substituição de espécies encontrada em nossas paisagens, de acordo com a literatura sugerimos que possa ser relacionada a barreira ambiental causada pelo microclima, limitação de dispersão e as características dos forófitos. Além disso, a alta taxa de substituição de espécie indica que as pastagens não estão sendo capazes de conservar a biodiversidade de angiospermas epífitas florestais.

#### 2.4.2.1 Beta diversidade geral entre as pastagens

Nas pastagens do presente estudo, 56% das espécies encontradas pertencem à família Bromeliaceae e 31% são Orchidaceae. Em geral, a maioria das espécies de orquídeas são mais susceptíveis a distúrbios antrópicos (PÉREZ-PEÑA; KRÖMER, 2017), mesmo que alguns gêneros apresentem mecanismos para fazer uso eficiente da água, utilizando o metabolismo CAM (DE LA ROSA-MAZANO *et al.*, 2014). Sendo assim, não é surpresa que a maior parte das espécies de epífitas presentes nos fragmentos sejam orquídeas, e que nas pastagens sejam mais comuns as bromélias, principalmente as do gênero *Tillandsia*, já que elas apresentam características favoráveis a ambientes com menor disponibilidade de água (KRÖMER *et al.*, 2014; TREJO-CRUZ *et al.*, 2021). Assim como em outros estudos realizados em locais altamente antropizados, com perda de cobertura vegetal e paisagens dominadas por

pastagens, espécies de Bromeliaceae, principalmente as *Tillandsia*, estão presentes com alta riqueza e abundância por apresentarem um conjunto de adaptações para sobreviverem em ambientes perturbados e secos (KRÖMER *et al.*, 2014; TREJO-CRUZ *et al.*, 2021). Assim como Einzmann *et al.* (2016) registrou, mesmo que, no geral, as comunidades de epífitas sejam afetadas negativamente pelas atividades antrópicas, algumas espécies de bromélias são beneficiadas por essas perturbações, sendo que áreas perturbadas comumente sustentam uma composição de epífitas semelhantes às encontradas em florestas mais preservadas e maior abundância. No presente estudo, além da abundância muito maior de epífitas nas pastagens, houve também uma mudança da composição da assembleia das pastagens em relação às florestas, assim como também foi encontrado em outros estudos (AMICI *et al.*, 2020; FLORES-PALACIOS; GARCÍA-FRANCO, 2008; GUZMÁN-JACOB *et al.*, 2020; LARREA; WENER, 2010).

A alta diversidade beta encontrada entre as pastagens (94%) é diferente do resultado encontrado por Flores-Palacio e García-Franco (2008) cujos resultados mostraram que a diversidade beta de epífitas entre áreas de pastagem foi baixa mesmo com a alta riqueza encontradas nessas áreas, indicando que a maioria das pastagens haviam sido colonizadas pelos mesmo grupos de epífitas. No presente estudo, apesar da baixa riqueza encontrada, a diversidade beta entre as pastagens foi alta, sendo que o principal componente dessa diversidade beta foi a substituição de espécies. Isso indica que existe uma rotatividade de espécies entre as pastagens devido a alguma filtragem ambiental, ou algum outro fator estocástico (LEPRIEUR *et al.*, 2011). Esses resultados poderiam refletir a influência da distância entre as pastagens sobre a diversidade beta, já que nossas áreas de pastagens eram mais distantes entre si, do que as pastagens analisadas por Flores-Palacio e García-Franco (2008). Porém, nem a distância geográfica nem o uso da terra (plantações de café, cana de açúcar, porcentagem de mata, etc) ao redor dos habitats apresentaram qualquer relação com a beta diversidade no nosso estudo. Outros fatores podem estar influenciando a alta diversidade beta entre as paisagens, como, por exemplo, a presença ou ausência de agentes dispersores, outros tipos de perturbação antrópica, as características dos forófitos, entre outros fatores.

#### 2.4.2.2 Beta diversidade geral entre os fragmentos florestais

As análises indicaram que nossos fragmentos florestais não estão conservados. Quase que de maneira inversa às pastagens, mais da metade (55,5%) das espécies de epífitas encontradas nos fragmentos pertencem à família Orchidaceae e 33,3% são Bromeliaceae. Do total de indivíduos coletados, mais de 70% são orquídeas e cerca de 16% são bromélias. As espécies de Bromeliaceae que apresentaram maior abundância nos fragmentos são as mesmas do pasto, *T. recurvata* (28 ind) e *T. pohliana* (12 ind), porém com a abundância muito menor. Isso pode indicar, além de outros fatores, que os fragmentos florestais sofrem ou sofreram vários eventos de perturbação. Apesar dos 15 remanescentes deste estudo já existirem desde a década de 1970 (GOOGLE EARTH, 2022) dentro deles há sinais de corte seletivo de madeira, queimadas, entrada de gado e animais domésticos, como cães e gatos, entre outros (obs. pessoal). A maior abundância de espécies de bromélias que possuem mecanismos de adaptações como sistema CAM ou tricomas, em detrimento das espécies que formam tanques para armazenamento de água, é um forte indício de que os fragmentos analisados apresentam condições microclimáticas que não estão sendo favoráveis ao estabelecimento de grupos higrófilos (KRÖMER *et al.*, 2014). Ou seja, mesmo sendo fragmentos florestais, os ambientes apresentam, no geral, baixa umidade e alta incidência de luz, condições impeditivas para o estabelecimento de espécies com maiores exigências fisiológicas. Os fragmentos analisados apresentam composição tão diferentes entre si que quase não é possível distinguir grupamentos na análise de agrupamento de diversidade beta par a par. Se os fragmentos sofrem impactos antrópicos constantes, estes mantêm as condições desfavoráveis por mais tempo, não permitindo o avanço da sucessão e a melhoria das condições microclimáticas, impedindo o estabelecimento de espécies mais exigentes.

#### **2.4.3 Beta diversidade geral entre a pastagem e fragmento de uma mesma paisagem**

Os fragmentos e pastagens de uma mesma paisagem apresentaram alta diversidade beta sendo que em cinco delas a substituição de espécies se mostrou o mecanismo mais importante, em quatro delas o mais importante foi o aninhamento, e em uma delas os dois mecanismos tiveram a mesma importância. As paisagens que

apresentaram a maior diversidade beta foram P9/F9, P11/F11 e P12/F12, mas todas as outras foram bem dissimilares também, apresentando diversidade beta maior que 75%. Essa alta diversidade beta entre os pares adjacentes deve ser explicada pelas diferenças ambientais e microclimáticas encontradas entre as duas áreas, já que, como já demonstrado, o principal determinante para a estruturação da assembleia de epífitas vasculares em uma paisagem perturbada são as mudanças microclimáticas, e não a restrição de dispersão como para outros grupos vegetais (KÖSTER *et al.*, 2009; WERNER; GRADSTEIN, 2009). Ou seja, mesmo que a pastagem e o fragmento estejam próximos um do outro, as diferenças microclimáticas podem manter a alta diversidade beta de epífitas entre eles, já que o clima afeta mais fortemente a beta diversidade de comunidades vegetais, do que de outros táxons (ZELLWEGGER *et al.*, 2017). Outros trabalhos já encontraram alta abundância e riqueza nas pastagens com mudanças na composição da comunidade de epífitas, sendo identificado a diminuição de espécies higrófilas e aumento de espécies com metabolismo CAM tolerantes a seca (EINZMANN *et al.*, 2016; PLOTZ; ZOTZ, 2011). A mudança ocorrida na composição da comunidade de epífitas entre pastagens e áreas florestais foi justificada pelo fato dos agentes dispersores não transitarem entre as duas áreas, havendo dispersores restritos à áreas florestais e outros restritos à áreas de pastagem e o aninhamento foi o único mecanismo identificado pelos autores, já que todas as espécies presentes nas pastagens estavam presentes nos fragmentos. (GUEVARA *et al.*, 1998). Com os resultados é possível observar que as pastagens não estão conservando a biodiversidade de epífitas vasculares florestais já que, entre as 10 paisagens em que foi possível realizar essa análise, na metade delas o principal processo que contribuiu com a diversidade beta foi a substituição de espécies.

Além de alguns indícios de perturbação observados nos fragmentos, a própria composição das epífitas reforça a hipótese de que os fragmentos são secundários e ajuda a explicar a elevada similaridade entre florestas e pastagens. A espécie *Polystachya concreta* encontrada em maior quantidade nos fragmentos analisados, é uma espécie pantropical (KOLANOWSKA *et al.*, 2020; LOK *et al.*, 2011), e generalista, uma vez que pode ocorrer tanto em floresta tropical úmida de montanha, floresta submontana, floresta ribeirinha, bem como em savanas e ao longo de riachos (KOLANOWSKA *et al.*; 2020). A faixa altitudinal de *P. concreta* estende-se desde elevações próximas ao nível do mar até cerca de 2.400 m (KOLANOWSKA *et al.*; 2020). Outra característica que reforça ela ser uma espécie generalista é que esta

espécie é auto compatível, mas com todas as flores casmógamas sendo polinizadas por pequenas abelhas nativas, solitárias e sociais, que coletam pseudopólen do labelo das flores (PANSARIN; AMARAL, 2006). A espécie *Brassavola tuberculata* (Orchidaceae), apesar de ter sido a segunda espécie mais abundante nas florestas do presente estudo, só foi encontrada em uma das florestas. É uma espécie de orquídea comumente encontrada em altas densidades em ambientes antropizados, como em figueiras isoladas no Rio Grande do Sul (GONÇALVES; WAECHTER, 2003). A espécie *B. tuberculata* também foi encontrada nas nossas pastagens com quatro vezes mais indivíduos do que nas florestas. *Peperomia tetraphylla*, uma Piperaceae de grande distribuição no Brasil (MACHADO-SILVA *et al.*, 2020), apesar de ser a terceira espécie mais abundante nas florestas, também só ocorreu em apenas um dos fragmentos. Já *Trichocentrum pumilum* (Orchidaceae) apesar de apresentar uma abundância intermediária nas florestas, foi uma das mais frequentes, sendo encontrada em quatro delas. Também pode ser considerada uma espécie generalista comum tanto em áreas úmidas e mais secas, como sombreadas e iluminadas dentro de florestas (SCHUSTER *et al.*, 2010). Ela é uma espécie auto-incompatível, sendo visitada e polinizada exclusivamente por duas espécies de abelhas coletoras de óleo (*Tetrapedia diversipes* e *Lophopedia nigrispinis*) (PANSARIN; PANSARIN, 2011). Nas nossas pastagens ocorreu com quase a mesma frequência, mas com três vezes mais abundância do que nas florestas. A ocorrência de *T. recurvata* e *T. pohliana* (Bromeliaceae), presentes em cinco e quatro fragmentos respectivamente, com abundâncias intermediárias, também reforçam o caráter perturbado das florestas. Concluimos então que o principal processo que explica a alta diversidade beta existente entre pastagens e fragmentos florestais presentes em uma mesma paisagem é a substituição de espécies, mostrando que mesmo com a proximidade entre os dois tipos de habitat, as condições ambientais dos dois ambientes são muito diferentes entre si, fazendo com que a composição das assembleias de epífitas também seja diferentes.

#### **2.4.4 Conservação**

Concluimos que os fragmentos florestais remanescentes estudados não se encontram em bom estado de conservação, além disso, nosso estudo pode indicar que as análises de diversidade beta podem ser usadas para inferir e direcionar

estudos de conservação, já que quando analisamos a diversidade beta entre pastagens com seus fragmentos adjacentes e identificamos quais os processos (aninhamento ou substituição de espécies) influenciam na diversidade encontrada, conseguimos identificar por exemplo, fragmentos florestais que estão em regeneração, conservados, ou intensamente degradados, e assim podemos listar uma ordem de prioridade entre as diferentes áreas na hora de elaborar um projeto de conservação de fragmentos florestais. As pastagens são ambientes extremamente hostis para as epífitas, não contribuindo para sua conservação. As análises realizadas nas pastagens permitem identificar quais delas apresentam condições menos severas às epífitas e assim definir estratégias que possam ser aplicadas em diferentes pastagens afim de amenizar impacto causado por atividade pastoril na conservação de epífitas.

Além disso, as estratégias de conservação são diferentes quando a beta diversidade é influenciada pelo aninhamento ou pela substituição de espécies (BASELGA, 2010). Sendo que quanto mais aninhadas a composição das assembleias de epífitas entre as áreas, menor precisa ser o esforço de conservação, já que as áreas menos ricas serão um subconjunto das mais ricas. Quando a maior parte da diversidade beta é explicada pela substituição de espécie, como é o caso do nosso estudos, o esforço de conservação deve ser bem maior, pois as áreas apresentam composição muito diferentes entre si, sendo assim, o máximo de áreas deve ser preservado, a fim de manter as espécies ali presentes.

## 2.5 CONCLUSÃO

Nossos fragmentos estudados apresentaram pouca diferença de riqueza de assembleia de epífitas em relação às pastagens, mesmo apresentando número maior de possíveis árvores hospedeiras. Apesar das árvores isoladas nas pastagens serem capazes de manter uma riqueza de espécies de epífitas similar a das florestas, a composição e estrutura da assembleia de epífitas muda. A composição das assembleias das pastagens sofreu alterações, pelo processo de substituição de espécies, onde a maioria das espécies florestais são substituídas por espécies mais tolerantes à seca. Porém, a presença dessas espécies mais tolerantes à seca nas pastagens, como as bromélias do gênero *Tillandsia*, sugere que, apesar da perturbação, são mantidas certas condições que permitem a persistência das epífitas.

Acreditamos que, no geral, as assembleias de epífitas irão se comportar dessa forma em outros sistemas.

## REFERÊNCIAS

- ALVARES, C.A.; STAPE, J.L.; SENTELHAS, P.C.; DE MORAES GONÇALVES, J.L.; SPAROVEK, G. Köppen climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift: Austrian**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- ALZATE-Q, N.F.; GARCÍA-FRANCO, J.G.; FLORES-PALACIOS, A.; KRÖMER, T.; LABORDE, J. Influence of land use types on the composition and diversity of orchids and their phorophytes in Cloud Forest fragments. *Flora*: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151463>, 2019.
- AMICI, O.A.; NADKARNI, N.M.; WILLIAMS, C.B.; GOTSCH, S.G. Differences in epiphyte biomass and community composition along landscape and within-crown spatial scales. **Biotropica**: Washington, v. 52, n. 1, 2020.
- ANDERSON, M.J.; CRIST, T.O.; CHASE, J.M.; VELLEND, M.; INOUE, B.D.; FREESTONE, A.L.; SANDERS, N.J.; CORNELL, H.V.; COMITA, L.S.; DAVIES, K.F.; HARRISON, S.P.; KRAFT, N.J.B.; STENGEN, J.C.; SWENSON, N.G. Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. **Ecology Letters**: France, v. 14, n. 1, p. 19–28, 2011.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**: [S.I.], v. 19, p. 134–143, 2010.
- BARTHLOTT, W.; SCHMIT-NEUERBURG, V.; NIEDER, J.; ENGWALD, S. Diversity and abundance of vascular epiphytes: A comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. **Plant Ecology**: [S.I.], v. 152, p. 145–156, 2001.
- BARWELL, L.J.; ISAAC, N.J.B.; KUNIN, W.E. Measuring  $\beta$ -diversity with species abundance data. **Journal of Animal Ecology**: Oxford, v. 84, n. 4, p. 1112–1122, 2015.
- BECK, J.; HOLLOWAY, J.D.; SHWANGHART, W. Undersampling and the measurement of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**: United States, v. 4, n. 4, p. 370–382, 2013.
- BENZING, D.H. **Vascular epiphytes**. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
- BENZING, D. H. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. **Selbyana**: United States, v.16, p. 159–168, 1995.
- BÖHNERT, T.; WENZEL, A.; ALTENHÖVEL, C.; BEERETZ, L.; TJITROSOEDIRDJO, S.S.; MEIJIDE, A.; REMBOLD, K.; KREFT, H. Effects of land-use change on vascular epiphyte diversity in Sumatra (Indonesia). **Biological Conservation**: Essex, v. 202, p. 20–29, 2016.
- CARNEIRO, M.S.; CAMPOS, C.C.F. RAMOS, F.N.; DOS SANTOS, F.A.M. Spatial species turnover maintains high diversities in a tree assemblage of a fragmented tropical landscape. **Ecosphere**: [S.I.], v.7, n.10, 2016.
- CARRIÉ, R.; EKROSS, J.; SMITH, H.G. Turnover and nestedness drive plant diversity benefits of organic farming from local to landscape scales. **Ecological applications**: United States, v. 32, n. 4, e2576, 2022

CARVAJAL-HERNÁNDEZ, C.I.; KRÖMER, T.; LÓPEZ-ACOSTA, J.C.; GÓMEZ-DÍAZ, J.A.; KESSLER, M. Conservation value of disturbed and secondary forests for ferns and lycophytes along an elevational gradient in Mexico. **Applied Vegetation Science**: Sweden, v. 20, p. 662-672, 2017.

CARVALHO, R.G. **Influência de características locais e da pastagem sobre a diversidade de epífitas em fragmentos florestais de Mata Atlântica**. 2017. 66f. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) – Universidade Federal de Alfenas, Alfenas, 2017.

CLARK, K.L.; NADKARNI, N.M.; SCHAEFER, D.; GHOLZ, H.L. Atmospheric deposition and net retention of ions by the canopy in a tropical montane forest. **Journal of Tropical Ecology**: Cambridge, v.14, p. 27-45, 1998.

DEJEAN, A.; OLMSTED, I.; SNELLING R. R. Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an biosphere reserve, Quintana Roo, Mexico. **Biotropica**: Washington, v. 27, n 1, p. 57-70, 1995.

DE LA ROSA-MANZANO, E.; ANDRADE, J.L.; ZOTZ, G.; REYES-GARCÍA, C. Respuesta fisiológicas a la sequía, de cinco especies de orquídeas epífitas, en dos selvas secas de la península de Yucatán. **Botanical Sciences**: Espanha e Portugal, v. 92, n. 4, p. 607-616, 2014.

DISLICH, R. **Florística e estrutura do componente epifítico vascular na mata da Reserva da Cidade Universitária “Armando de Salles Oliveira”, São Paulo, SP**. 1996. 175f. Dissertação (Mestrado em 1996). Universidade de São Paulo, SP. 1996.

EINZMANN, H.J.; DÖCKE, L.; ZOTZ, G. Epiphytes in human settlements in rural Panama. **Plant Ecology & Diversity**: United States, DOI: 10.1080/17550874.2016.1177127, 2016.

EINZMANN, H.J.; ZOTZ, G. How Diverse are Epiphyte Assemblages in Plantations and Secondary Forests in Tropical Lowlands? **Tropical Conservation Science**: [S.I.], p. 629 - 647, 2016.

EINZMANN, H.J.; ZOTZ, G. “No signs of saturation”: long-term dynamics of vascular epiphyte communities in a human-modified landscape. **Biodiversity and Conservation**: London, v. 26, p. 1393-1410, 2017.

ELIAS, J. P. C.; MORTARA, S. R.; NUNES-FREITAS, A. F.; VAN DEN BERG, E.; RAMOS, F. N. Host tree traits in pasture areas affect forest and pasture specialist epiphyte species differently. **American Journal of Botany**: United States, v. 108, n.4, p. 1 - 9, 2021.

FLORES-PALACIOS, A.; GARCÍA-FRANCO, J.G. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. **Plant Ecology**: [S.I.], v. 173, p. 259 - 269, 2004.

FLORES-PALACIOS, A.; GARCÍA-FRANCO, J.G. The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. **Journal of Biogeography**: Oxford, v. 33, n. 2, p. 323 - 330, 2006.

FLORES-PALACIOS, A.; GARCÍA-FRANCO, J.G. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. **Biodiversity and Conservation**: London, v. 17, p. 1091-207, 2008.

FRANCISCO, N.M. **Influência de parâmetros locais e da paisagem sobre comunidades de epífitas vasculares em pastagens**. 2017. 54f. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) – Universidade Federal de Alfenas, Alfenas, 2017.

GABRIEL, D.; ROSCHEWITZ, I.; TSCHARNTKE, T.; THIES, C. Beta Diversity at diferente spatial acales: plant communities in organic and conventional agriculture. **Ecological Applications**: United States, v.16, p.2011-2021, 2006.

GERING, J.C.; CRIST, T.O.; VEECH, J.A. Additive Partitioning of Species Diversity across Multiple Spatial Scales: Implications for Regional Conservation of Biodiversity. **Conservation Biology**: [S.I.], v.17, n. 2, p. 488 - 499, 2003.

GONÇALVES, C.N.; WAECHTER, J.L. Aspectos florísticos e ecológicos de epífitos vasculares sobre figueiras isoladas no norte da planície costeira do Rio Grande do Sul. **Acta Botanic Brasilica**: Brasil, v. 17, n. 1, p. 89 - 100, 2003.

GOOGLE EARTH, website. <http://earth.google.com/>, 2022.

GOOGLE MAPS, website. <https://www.google.com.br/maps>, 2022.

GUEVARA, S.; LABORDE, J. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. **Vegetatio**: [S.I.], v.107, p. 319-338,1993.

GUEVARA, S.; LABORDE, J.; SÁNCHEZ, G. Are isolated remnant trees in pastures a fragmented canopy? **Selbyana**: United States, v. 19, n. 1, p. 34-49, 1998.

GUZMÁN- JACOB, V.; ZOTZ, G.; CRAVEN, D.; TAYLOR, A.; KRÖMER, T.; MONGE-GONZÁLES, M.L.; KREFT, H. Effects of forest- use intensity on vascular epiphyte diversity along an elevational gradient. **Diversity and Distributions**: [S.I.], v.26, p. 4-15, 2020.

HAMMER, O.; HARPER, D. A. T. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**: Oslo, Norway, 2014.

HIETZ- SEIFERT, U.; HIETZ, P.; GUEVARA, S. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. **Biological Conservation**: Essex, v.75, p. 103–111, 1996.

HIETZ, P.; BUCHBERGER, G.; WINKLER, M. Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. **Ecotropica**: [S.I.], v. 12, p. 103– 112, 2006.

IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro, 2012.

JOST, L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. **Ecology**: Washington, v. 88, p. 2427–2439, 2007.

KARP, D.S.; ROMINGER, A.J.; ZOOK, J.; RANGANATHAN, J.; EHRLICH, P.R.; DAILY, G.C. Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. **Ecology Letters**: France, v.15, p. 963-970, 2012.

KENNEDY, C.M.; MARRA, P.P. Matrix mediates avian movements in tropical forested landscapes: Inference from experimental translocations. **Biological Conservation**: Essex, v. 143, n. 9, p. 2136–2145, 2010.

KERSTEN, R.A.; SILVA, S.M. The floristic compositions of vascular epiphytes of a seasonally inundated forest on the coastal plain of Ilha do Mel Island, Brazil. **Revista de Biología Tropical**: Brasil, v.54, p.935-942, 2006.

KERSTEN, R.A. Epífitas vasculares – Histórico, participação taxônomica e aspectos relevantes, com ênfase na Mata Atlântica. **Hoehnea**: Brasil, v. 37, n. 1, p. 9 – 38, 2010.

KIM, D.; SHIN, Y.H. Spatial autocorrelation potentially indicates the degree of changes in the predictive power of environmental factors for plant diversity. **Ecological Indicators**: [S.I.], v.60, p. 1130-1141, 2016.

KOLANOWSKA, M., REWICZ, A., BARANOW, P. Ecological niche modeling of the pantropical orchid *Polystachya concreta* (Orchidaceae) and its response to climate change. **Scientific Reports**: United Kingdom, v. 10, 14801, 2020.

KÖPPEN-GEIGER, W. **Climatologia**. Mexico City: Fondo Cultura Economica, 1948.

KÖSTER, N.; FRIEDRICH, K.; NIEDER, J.; BARTHLOTT, W. Conservation of epiphytes diversity in an andean landscape transformed by human land use. **Conservation biology**: [S.I.], v. 23, n. 4, p. 911-919, 2009.

KRÖMER, T.; GARCÍA-FRANCO, J.G.; TOLEDO-ACEVES, T. Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. In: GONZÁLES-ZUARTH, C.A.; VALLARIO, A.; PÉREZ-JIMÉNEZ, J.C.; LOW-PFENG, A.M. (eds.). Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental, Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. / El Colegio de la Frontera Sur. México, D.F. México. P. 606-623, 2014.

LARREA, M. L.; WERNER, F. A. Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. **Forest Ecology and Management**: Netherlands, v. 260, p. 1950–1955, 2010.

LAURANCE, W. F., NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, S. G.; ANDRADE, A.; EWERS, R. M.; HARMS, K. E.; LUIZÃO, R.C.C.; RIBEIRO, J.E. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape- divergence hypothesis. **Plos One**: United States, 2:e1017, 2007.

LEGENDRE, P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**: [S.I.], v. 23, n. 11, 1324-1334, 2014.

LEPRIEUR, F.; TEDESCO, P.A.; HUGUENY, B.; BEAUCHARD, O.; DÜRR, H.H.; BROSSES, S.; OBERDORFF, T. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. **Ecology Letters**: France, v. 14, p. 325– 334, 2011.

LOK, A. F. S. L., ANG, W. F., TAN, H. T. The rediscovery in Singapore of *Polystachya concreta* (Jacq.) Garay & HR Sweet (Orchidaceae). **Nature in Singapore**: Singapore, v.4, p. 19-24, 2011.

MACHADO-SILVA, T.; CARVALHO-SILVA, M.; TEMPONI, L.G. *Peperomia* (Piperaceae) no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná. **Rodriguésia**: Rio de Janeiro, v. 71, e00982018, 2020.

MANTEL, N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. **Cancer Research**: United States, v. 27, p. 209- 220, 1967.

MARLINE, L.; HEDDERNSO, T.A.J.; AH-PENG, C. Diversity partitioning and community structure of epiphytic bryophytes along an elevational gradient in the north-eastern Madagascar. **Briophyte diversity & evolutions**: [S.I.], v. 45, n. 1, p. 032 - 048, 2020.

MCCLAIN, C.R.; STEGEN, J.C.; HURLBERT, A.H. Dispersal, environmental niches and oceanic-scale turnover in deep-sea bivalves. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**: Oxford, v. 279, p.1993-2003, 2012.

MANGOSONGO, H.M.; GRIFFITHS, M. Species Composition, Diversity and Distribution of Vascular Epiphytes in the Kihansi Gorge Forest, Tanzania. **Tanzania Journal of Science: Tanzania**, v. 45, n. 2, p. 216-255, 2019.

NADKARNI, N. M. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a Neotropical Montane forest, Costa Rica. **Biotropica: Washington**, v. 24, p. 24-30, 1992.

PANSARIN, E.R.; AMARAL, M.do C. E. Biologia reprodutiva e polinização de duas espécies de *Polystachya* Hook. no Sudeste do Brasil: evidência de pseudocleistogamia em *Polystachyae* (Orchidaceae)<sup>1</sup>. **Brasilian Journal of Botany: Brasil**, v. 29, n. 3, p. 423 - 432, 2006.

PANSARIN, E.R.; PANSARIN, L.M. Reproductive biology of *Trichocentrum pumilum*: an orchid pollinated by oil-collecting bees. **Plant Biology: Germany**, v.13, p. 576-581, 2011.

PARRA-SANCHEZ, E.; BANKS-LEITE, C. The magnitude and extent of edge effects on vascular epiphytes across the Brazilian Atlantic Forest. **Scientific Reports: United Kingdom**, n. 10, 18847, 2020.

PARRA-SANCHEZ, É; BANKS-LEITE, C. Value of human-modified forests for the conservation of canopy epiphytes. **Biotropica: Washington**, v.54, n. 4, p. 958-968, 2022.

PATIÑO, J.; GÓMEZ-RODRIGUES, C.; PUPO-CORREIA, A.; SEQUEIRA, M.; VANDERPOORTEN, A. Trees as habitat islands: Temporal variation in alpha and beta diversity in epiphytic laurel forest bryophyte communities. **Journal of Biogeography: Oxiford**, v. 45, n. 8, p. 1 - 12, 2018.

PÉREZ-PEÑA, A.; KRÖMER, T. ¿Qué pueden aportar los acahuals y los cítricos a la consevación de las epífitas vasculares en Los Tuxtla, Veracruz? In: Reynoso, V.H.; COATES, R.I.; VÁZQUEZ-CRUZ, M.L. (eds.). Avances y perspectivas en la investigación de los bosques tropicales y sus alrededores: La región de Los Tuxtlas, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México, p. 569-580, 2017.

POLTZ, K.; ZOTZ, G. Vascular Epiphytes on Isolated Pasture Trees Along a Rainfall Gradient in the Lowlands of Panama. **Biotropica: Washington**, v. 43, n. 2, p. 165 - 172, 2011.

POWELL, K.I.; CHASE, J.M.; KNIGHT, T. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. **Science: United States**, v. 339, p. 316-318, 2013.

OKSANEN, J., BLANCHET, F.G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P.R., O'HARA, R.B., SIMPSON, G.L., SOLYMOS, P., STEVENS, M.H.H. & WAGNER, H. **Package 'vegan.' R Packag.** ver. 2.0–8 254, 2013.

OLIVEIRA, U.R.; ESPÍRITOS SANTO, F da S. do; ALVAREZ, I.A. Epiphytic community of *Syagrus coronata* (Mart.) Becc. (Arecaceae) in areas of pastures in Caatinga, Bahia. **Revista Caatinga: Brasil**, v. 28, n.2, p. 84 - 31, 2015.

RAO, C.R. The Use and Interpretation of Principal Component Analysis in Applied Research. **Sankhyā: The Indian Journal os Statistics: Indian**, v. 26, n. 4, p. 329 - 358, 1964.

SANDFORD, P.B. Variations of auroral emissions with time, magnetic activity and the solar cycle. **Journal of Atmospheric and Terrestrial Physics: [S.I.]**, v. 30, n.12, p. 1921 - 1942, 1968.

SILVA, A.C.; TORRADO, P. V.; ABREU JR. J.S. Métodos de quantificação da matéria orgânica do solo. **Revista da Universidade de Alfenas**: Brasil, v. 5, p. 21-26, 1999.

SIQUEIRA, F.F.; CALASANS, L.V.; FURTADO, R.Q.; CARNEIRO, V.M.C.; VAN DEN BERG, E. How scattered trees matter for biodiversity conservation in active pastures. **Agriculture, Ecosystems & Environment**: Netherlands, v. 250, p. 12 - 19, 2017.

SOCOLAR, J.B.; GILROY, J.J.; KUNIN, W.E.; EDWARDS, D.P. How should Beta-Diversity inform biodiversity conservation? **Trends in Ecology & Evolution**: United States, v. 31, n. 1, p. 64-80, 2016.

SODHI, N.S.; BICKFORD, D.; DIEMOS, A.C.; LEE, T.M.; KOH, L.P.; BROOK, B.W.; SEKERCIOGLU, C.H.; BRADSHAW, C.J.A. Measuring the Meltdown: Drivers of Global Amphibian Extinction and Decline. **PloS ONE**: United States, v.3, n.2, e1636, 2008.

SCHUSTER, H.; PEDROSO-DE-DEMORAES, C.; SOUZA-LEAL, T. de; CALLEGARI-CORREIA, E.; PREZZI, L.E.; DOMINGUES, E.; CANSSA, F. Diversidade de Orchidaceae da fazenda Cantagalo, município de Mogi-Mirim, São Paulo. **Revista brasileira de Biociência**: Porto Alegre, v. 8, n. 3, p. 242-245, 2010.

TAVARES, P.P; UZÊDA, M.C.; PIRES, A.S. Biodiversity Conservation in Agricultural Landscapes: the Importance of the Matrix. **Conservation of Nature**: [S.I.], v. 26, n. 4, e20170664, 2019.

TREJO-CRUZ, I.A.; MARTÍNEZ-CAMILO, R.; MARTÍNEZ-MELÉNDEZ, N.; JIMÉNEZ-LÓPEZ, D.A. Diversidad de epífitas vasculares en árboles remanentes del género *Ficus* (Moraceae) en sistemas silvopastoriles del sureste de México. **Acta Botanica Mexicana**: Mexico, v. 128, e1827, 2021.

WANG, X.; WIEGAND, T.; ANDERSON-TEIXEIRA, K.; BOURG, N.A.; HAO, Z.; HOWE, R.; JIN, G.; ORWIG, D.A.; SPASOJEVIC, M.J.; WANG, S.; WOLF, A.; MYERS, J.A. Ecological drivers of spatial community dissimilarity, species replacement and species nestedness across temperate forests. **Global Ecology and Biogeography**: [S.I.], v. 27, p. 581 - 592, 2018.

WERNER, F.; HOMEIER, J.; GRADSTEIN, S. R. Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. **Ecotropica**: [S.I.], v. 11, p. 21-40, 2005.

WERNER, F.A.; GRADSTEIN, S.R. After a big disturbance event, isolated trees become suitable for just for a few *Tillandsia* species, which can dominate the inner branches and increase the amount of biomass, causing the community become less rich and less even. **Biodiversity and Conservation**: London, v. 17, p. 3195 - 3207, 2008.

WERNER, F.A.; GRADSTEIN, S.R. Diversity of dry forest epiphytes along a gradient of human disturbance in the tropical Andes. **Journal of Vegetation Science**: [S.I.], v. 20, p. 59-68, 2009.

WOODS, C. L.; CARDELÚS, C. L.; DEWALT, S. J. Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. **Journal of Ecology**: [S.I.], v. 103, p. 421-430, 2015.

ZEILEIS, Achim. CRAN task views. **R News**: [S.I.], v. 5, n. 1, p. 39-40, 2005.

ZELLWEGER, F.; ROTH, T.; BUGMANN, H.; BOLLMANN, K. Beta diversity of plants, birds and butterflies is closely associated with climate and habitat structure. **Global Ecology and Biogeography**: [S.I.], v. 26, n. 8, p. 898 - 906, 2017.

ZOTZ, G.; BADER, M.Y. Sampling vascular epiphyte diversity – species richness and community structure. **Ecotropica**: [S.l.] v.17, p.103-112, 2011.

ZOTZ,G. Plants on plants: the biology of vascular epiphytes. 1 ed. Berlin: Springer; 2016. p. 108 – 113.

## **ANEXOS**

ANEXO 1. DADOS BRUTOS POR ESPÉCIE DOS INDIVÍDUOS DE EPÍFITAS VASCULARES COLETADOS NOS FRAGMENTOS E NAS PASTAGENS.



