

Epífitas vasculares – Histórico, participação taxonômica e aspectos relevantes, com ênfase na Mata Atlântica

Rodrigo de Andrade Kersten¹

Recebido: 20/08/2009; aceito: 07/01/2010

ABSTRACT - (Vascular epiphytes – studies history, taxonomic participation and relevant aspects with emphasis on Atlantic forest). Canopy is a structurally complex and ecologically distinct ecosystem with its own processes, species and niches. Among the life forms that join together to form the canopy, epiphytes are one of the most important. This paper aimed to summarize important information about this sinusia and establish floristic patterns for the Brazilian rain forest. The majority of the epiphytes were monocots (63.5% of the species), followed by monilophytes (16.4%), eudicots (14.1%), magnoliids (4.5%) and Lycophytes (1.6%). The most species-rich families were Orchidaceae (45.8%), Bromeliaceae (12.9%), Polypodiaceae (5.5%), Araceae (5.0%) and Piperaceae (4.7%). The bioma supports possibly 3,300 epiphyte species, 69% of them registered for ecotonal zones, 60.6% for tropical rain forest, 42.4% for restingas and mangroves, 25.5% for seasonal forests and 22.5% for subtropical rain forest. Sections on history of the epiphyte studies, taxonomic composition, ecological importance, geographic distribution, evolution and spatial distribution with up-to-date revision are also presented.

Key words: Canopy, ecology, evolution, floristic diversity, geographic distribution

RESUMO - (Epífitas vasculares – Histórico, participação taxonômica e aspectos relevantes, com ênfase na Mata Atlântica). O Dossel é um ecossistema complexo e ecologicamente diverso, possuindo espécies, nichos e processos próprios. Dentre as diversas formas de vida que o compõem, destaca-se a epífita. Este trabalho procurou reunir informações sobre esta sinúsia estabelecendo padrões florísticos para as epífitas no bioma Mata Atlântica. A maioria das epífitas é monocotiledônea (63,5%), seguida das Monilophyta (16,4%), Eudicotiledôneas (14,1%), Magnoliídeas (4,5%) e Lycophyta (1,6%). As famílias mais ricas são Orchidaceae com 45,8 % das espécies, Bromeliaceae com 12,9%, Polypodiaceae, com 5,5%, Araceae, com 5,0% e Piperaceae, com 4,7%. O bioma inteiro suporta, possivelmente, até cerca de 3.300 espécies, 69% das quais observadas em zonas ecotonais, 60,6% na Floresta Ombrófila Densa, 42,4% nas Formações Edáficas de Primeira Ocupação, 25,5% nas Florestas Estacionais e 22,5% na Floresta Ombrófila Mista. São ainda apresentadas sessões sobre histórico dos estudos sobre epífitas, composição taxonômica, importância ecológica, distribuição geográfica, classificação, evolução e estratégias adaptativas e distribuição espacial, contendo revisão bibliográfica atualizada sobre estes assuntos.

Palavras-chave: Distribuição geográfica, diversidade florística, dossel, ecologia, evolução

Introdução

O termo dossel, já definido como a camada superior de uma floresta (Richards 1952), é hoje considerado um subsistema estruturalmente complexo e ecologicamente destacado (Nadkarni *et al.* 2004). Sua definição atual considera-o como sendo, em uma floresta, o conjunto da folhagem, ramos, galhos, troncos e o espaço que os circula, assim como a fauna associada e seu ambiente (Parker 1995, Moffet 2000). As florestas diferenciam-se de

outros ecossistemas por serem “densas, extensas, altas e perenes” (Shuttleworth 1989), fora isto, diferentes sítios possuem características extremamente variadas em aparência e função. Desenvolvem-se nos mais diversos tamanhos e formas, desde florestas amazônicas com mais de 50 m de altura até florestas anãs de ambientes altomontano, o que resulta também em diferenças quanto a fenologia, polinizadores, mecanismos de dispersão e padrões de ciclagem de nutrientes (Nadkarni *et al.* 2004). Nem por isto “o Dossel” deixa de ter atributos unificadores. Quando

1. Pontifícia Universidade Católica do Paraná, CCBS, Rua Imaculada Conceição 1155, Prado Velho, 80215-901 Curitiba, PR.
kersten@pop.com.br

comparado ao exterior é sempre mais úmido, quieto, escuro e calmo e com grande variedade de nichos e micro-ambientes (Parker 1995).

Uma das melhores descrições deste ambiente foi escrita de maneira quase poética por A.R. Wallace em 1878 (Lowman 2009):

“...para o alto, a talvez uma centena de pés, há uma cobertura quase ininterrupta de folhagem formada pelo encontro destas grandes árvores e seus ramos entrelaçantes; e esta cobertura é tão densa que nada mais que lampejo indistinto do céu pode ser observado, e mesmo o intenso sol tropical alcança o solo subjugado e disperso apenas em fragmentos tênues...”

...é um mundo em que o homem parece um intruso e onde ele se sente acanhado.”

Após 30 anos de estudos, as ciência do dossel continuam representando fronteiras de avanço, não só de descobrimentos científico, como também de soluções ambientais para as mudanças globais. Apesar de continuar sendo um dos ambientes menos conhecidos e estudados de nosso planeta tem sido explorado por número crescente de pesquisadores das mais diversas áreas, incluindo desde deposição atmosférica e retenção de íons (Clark *et al.* 1998), arquitetura de copas (Sillet 1999), estrutura e microclima (Parker 1995), distribuição de nutrientes (Oliveira 2004), de invertebrados (Mestre *et al.* 2001), de vertebrados (Nadkarni & Matelson 1989), ciclagem de nutrientes (Hunter 2001), epífitas avasculares (Gradstein 1992) e vasculares, estas quanto a florística (Gentry & Dodson 1987a), estrutura (Carlsen 2000) e ecologia (Hölscher *et al.* 2004).

Dentre as sinúsias que compõem o dossel destaca-se a epífitas. Representando aproximadamente 10% de todas as plantas vasculares (Kress 1986) são encontradas preferencialmente em florestas tropicais úmidas, muitas vezes recobrimdo troncos inteiros, característica marcante destes ecossistemas (Madison 1977). São também responsáveis por parte da diversidade que torna estes ambientes o mais complexo ecossistema terrestre (Gentry & Dodson 1987a) podendo representar mais de 25% das espécies em muitos países (Nieder *et al.* 2001) e mais de 50% das espécies em algumas florestas (Kersten & Silva 2005). Apesar de serem elemento característico das florestas tropicais úmidas, várias espécies ocorrem em ambientes mais inóspitos como manguezais, florestas decíduas e mesmo em ambientes semi-áridos (Ibisch *et al.* 1996, Montaña *et al.* 1997, Olmsted & Juárez 1996).

Este trabalho procurou reunir informações gerais sobre esta sinúsia e estabelecer padrões florísticos para as epífitas no bioma Mata Atlântica.

Metodologia

Para a revisão florística das espécies de epífitas observadas no bioma Mata atlântica foram considerados todos os trabalhos de levantamento ou de ecologia que apresentassem listagens de espécies epífitas. O limite do bioma segue aquele apresentado na lei da Mata Atlântica (IBGE 2008 – figura 1). As espécies foram tabuladas e as angiospermas sinonimizadas segundo World Checklist of Selected Plant Families (2009), TROPICOS (2009) e, quando necessário, bibliografia acessória. As pteridófitas seguem o proposto por Zuloaga *et al.* (2008)



Figura 1. Mapa de aplicação da Lei da Mata atlântica (Lei nº 11.428/2006).

Figure 1. Mata atlântica Law Map (law nº 11.428/2006).

Os 62 levantamentos considerados (tabela 1) foram divididos segundo os ecossistemas apresentados em IBGE (2008): Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional e Sistemas Edáficos de Primeira ocupação (“restingas” e mangues), neste último, foram enquadrados todos os trabalhos realizados em Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas sobre substrato arenoso nas proximidades do oceano. Foram também

Tabela 1. Levantamentos que consideraram a flora epífita incluídos no estudo das epífitas da Mata Atlântica, organizados segundo o ecossistema de ocorrência e unidade da federação em que se localiza o estudo (sul-norte) (FLONA: Floresta Nacional, P.M.: Parque municipal, P.E.: Parque estadual, P.N.: Parque Nacional, RPPN: Reserva particular do patrimônio natural, E.E.: Estação ecológica, R.E.: Reserva ecológica, EEA.: Estação Experimental Agronômica ReBio: Reserva Biológica).

Table 1. Epiphytic surveys considered on this study organized by ecosystem and state (North-south) (FLONA: National Forest, P.M.: Municipal Park, P.E. State Park, P.N. National Park, RPPN: private reserve, E.E. Ecologic Station, R.E. Ecologic Reserve, EEA: Agronomic Experimental Station, ReBio: Biologic Reserve).

FORMAÇÃO	U.F.	Município	Fonte
Localidade			
FLORESTA OMBRÓFILA MISTA			
Maximiliano de Almeida	RS	Maximiliano de Almeida	Bataghin <i>et al.</i> 2008
P.M. da Ronda	RS	São Francisco de Paula	Fraga <i>et al.</i> 2008
FLONA Passo Fundo	RS	Mato Castelhano	Buzatto <i>et al.</i> 2008
Arenitos Mafra/Rio do Sul	PR	Lapa	Kersten 2006
Arenitos Furnas/Campo do tenente	PR	Diversos	Kersten 2006
Planalto de Curitiba	PR	Diversos	Kersten & Kuniyoshi 2009
P.M. Barigui	PR	Curitiba	Dittrich <i>et al.</i> 1999
Parques de Curitiba	PR	Curitiba	Borgo & Silva 2003
Bosque da UFPR	PR	Curitiba	Cervi <i>et al.</i> 1985 1988
Quitandinha	PR	Fazenda Rio Grande	Inédito
Araucária	PR	Araucária	Kersten & Silva 2002
P.E. Vila Velha	PR	Ponta Grossa	Cervi <i>et al.</i> 2007
P.E. Vila Velha	PR	Ponta Grossa	Schwartsburd & Labiak 2007
São Mateus do Sul	PR	São Mateus do Sul	Brittez <i>et al.</i> 1995
São Mateus do Sul	PR	São Mateus do Sul	Silva <i>et al.</i> 1997
Guarapuava	PR	Guarapuava	Kersten <i>et al.</i> 2009a
Corredor Araucária	PR	Diversos	Bonnet <i>et al.</i> 2009
Tibagi	PR	Diversos	Bonnet 2009
FLORESTA OMBRÓFILA DENSA			
P.N. Serra do Itajaí	SC	Blumenau	Inédito
RPPN Salto Morato	PR	Guaraqueçaba	Schütz-Gatti 2000
RPPN Morro da Mina	PR	Antonina	Petean 2009
P.E. Pico do Marumbi - Facãozinho	PR	Morretes	Petean 2003
P.E. Pico do Marumbi - Vila dos Marumbinistas	PR	Morretes	Inédito
P.E. Intervales	SP	Sete Barras	Zipparo <i>et al.</i> 2005
P.E. Carlos Botelho	SP	Sete Barras	Breier 2005
P.E. Serra do Mar	SP	Salesópolis	Mantovani <i>et al.</i> 1990
P.E. Serra do Mar	SP	Salesópolis	Custodio Filho 1989
E.E. Juréia-Itatins	SP	Iguape	Mamede <i>et al.</i> 2001
R.E. Macaé de Cima	RJ	Macaé de Cima	Fontoura <i>et al.</i> 1997
P.N. Serra dos órgãos	RJ	Teresópolis	JBRJ 2009
SISTEMAS EDÁFICOS DE PRIMEIRA OCUPAÇÃO			
E.E. Taim	RS	Rio Grande	Waechter 1992
Osório	RS	Osório	Waechter 1998a

Torres	RS	Torres	Waechter 1986
Torres	RS	Torres	Waechter 1992
Planície RS	RS	Diversos	Waechter 1992
RPPN Volta Velha	SC	Itapoá	Labiak & Prado 1998
Itapoá	SC	Itapoá	Inédito
Ilha do Mel	PR	Paranaguá	Kersten & Silva 2006
Ubatuba	SP	Ubatuba	Piliackas <i>et al.</i> 2000
P.E. Ilha do Cardoso	SP	Cananéia	Breier 2005
R.E. Jacarepiá	RJ	Saquarema	Fontoura <i>et al.</i> 2009
FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL			
Marcelino Ramos	RS	Marcelino Ramos	Rogalski & Zanin 2003
P.N. Iguaçu	PR	Foz do Iguaçu	Cervi & Borgo 2007
Tibagi	PR	Diversos	Bonnet 2009
Telêmaco Borba	PR	Telêmaco Borba	Inédito
P.E. Vila Rica do Espírito Santo	PR	Fênix	Borgo <i>et al.</i> 2002
Reserva CUASO	SP	São Paulo	Dislich & Mantovani 1998
Piracicaba	SP	Piracicaba	Ivanauska & Rodrigues 2000
E.E. Caetetus	SP	Gália	Breier 2005
P.E. Rio Ivinhema	MS	Jateí	Tomazini 2007
Mata do Baú	MG	Barroso	Menini Neto <i>et al.</i> 2009
ReBio Represa do Gama	MG	Descoberto	Menini Neto <i>et al.</i> 2009
ECÓTONOS			
Alto Iguaçu	PR	Diversos	Kersten & Kuniyoshi 2006
Terra de Areia	RS	Terra de Areia	Gonçalves & Waechter 2003
P.E. Pico do Marumbi - Cayuguava	PR	Piraquara	Inédito
Piraquara	PR	Piraquara	Kersten 2006
Tibagi	PR	Diversos	Bonnet 2009
P.E. Fontes do Ipiranga	SP	São Paulo	Santos 2008
P.E. Ibitipoca	MG	Lima Duarte	Menini Neto <i>et al.</i> 2009

considerados em separado os trabalhos localizados em zonas ecótonais entre dois ou mais destes ecossistemas. Nesta categoria foram incluídos todos os trabalhos que se enquadraram como tal na metodologia ou quando consideraram mais de uma tipologia vegetal para o levantamento.

Epífitas vasculares

Epífitas, definidas por Madison (1977), são plantas que, sem estarem conectadas com o solo, utilizam-se de suporte, mas não de nutrientes, dos forófitos em que se apóiam, em algum estágio de sua vida. Bennett (1986), em uma definição ecológica, diz que o epifitismo é a interação comensal entre plantas na qual uma espécie dependente beneficia-

se apenas do substrato proporcionado por uma espécie hospedeira retirando nutrientes diretamente da umidade atmosférica, sem emitir estruturas haustoriais. Kress (1986) e Wallace (1989) definiram epífitas como plantas que normalmente vivem sobre outra e durante qualquer estágio de seu ciclo de vida obtêm tipicamente toda, ou parte significativa, de água e nutrientes minerais de fontes que não o solo, sem serem parasitas. Nadkarni (1994) ressaltou serem fisicamente independentes do solo da floresta durante seu ciclo de vida, pois utilizam árvores apenas como suporte, sem retirarem delas seus nutrientes.

Como ressaltado por Wallace (1989) formam um contínuo, desde terrícolas, ocorrendo acidentalmente como epífitas, até epífitas aéreas obrigatórias. Apesar de não serem parasitas, já foram consideradas

“piratas de nutrientes” (Benzing & Sheeman 1978) e “ervas daninhas” (Claver et al. 1993) porque, em alguns casos, prejudicam os forófitos que as suportam (competição por luz e aumento do peso nos galhos).

Ruinen (1953) relatou evidências de que epífitas, especialmente orquídeas, poderiam ser prejudiciais às suas árvores-suporte em uma condição denominada “epifitose”. Evidências incluíam correlação negativa entre saúde da árvore e abundância de epífitas, evidências histológicas de que fungos similares invadiam ramos dos forófitos e raízes das epífitas e continuidade da hifa entre raízes de orquídeas e os ramos suporte. Johansson (1977) observou também que alguns forófitos que apresentavam rica flora epifítica “davam a impressão de sofrer de epifitose” sem, no entanto, estabelecer nenhuma relação formal.

Atualmente, são conhecidas mais de 400 espécies em 10 diferentes famílias de plantas vasculares micoheterotróficas que obtém carbono diretamente de suas micorrizas (Leake 1994) sendo Orchidaceae a família onde isto é mais comum (Furman & Trappe 1971). Muitas destas espécies são epiparasitas de plantas verdes, obtendo carbono ao “enganar” fungos micorrízicos compartilhados (Cullings *et al.* 1996). A teoria da “epifitose” continua, no entanto, controversa, pois embora saibamos que a maioria das orquídeas epífitas tem obrigatoriamente micorrizas (Benzing & Friedman 1981), espécies epiparasitas são via de regra, aclorofiladas e, por se associarem também às micorrizas das árvores, são terrícolas e não epífitas. Assim, métodos mais modernos são necessários para confirmar (ou refutar) a teoria de que a interconexão entre as orquídeas e seus forófitos, pelos fungos, implica em alguma transferência de nutrientes.

Muito embora o termo “epífita” tenha sido cunhado em 1815 por C.F. Mirbel (Nieder *et al.* 1999), referências a esta flora são encontradas desde que Cristóvão Colombo aportou na América (Colón 1977):

“...E vi muitas árvores bem distintas das nossas e muitas delas tinham ramificações de várias formas e em um único pé. Um ramo de uma maneira, e outro de outra, e tão diferentes entre si que é a maior maravilha do mundo tal é a diversidade de tipos. Por exemplo, em um ramo havia um buquê como a cana e outro

*semelhante ao lentisco, e assim, em uma única árvore cinco a seis dessas maneiras. Nem estes são enxertados, pois poderia se dizer que (o povo) ao enxerto fazem. São antes largados, nem cuidam delas esta gente...”**

Apenas no final do século XIX, com as publicações “Sobre a estrutura e os hábitos das epífitas das Índias Ocidentais”, em 1884, e “A vegetação epifítica das Américas” (figura 2), em 1888, Andreas Franz Wilhelm Schimper abriu a era do olhar científico sobre esta comunidade. Trabalhos anteriores eram, em geral, taxonômicos e restritos a determinados grupos, tal como a “Flora Brasiliensis”, de Martius (1845), que publicou trabalho ricamente ilustrado sobre Orchidaceae, ainda hoje fonte importante de identifica-



Figura 2. Reproduzido de Schimper 1888: Carvalho (*Quercus virens*) com *Tillandsia usneoides*. Flórida. Pintado com base em uma fotografia de W. Rose.

Figure 2. Schimper's (1888) Oak tree (*Quercus virens*) with *Tillandsia usneoides*, Florida. Painted over a picture by W. Rose.

* “...Y vi muchos árboles muy disformes de los nuestros, y de ellos muchos que tenían los ramos de muchas maneras y todo en un pie, y un ramito es de una manera y otro de otra, y tan disforme que es la mayor maravilla del mundo cuánta es la diversidad de una manera a la otra; verbigracia, un ramo tenía las hojas a manera de cañas y otro de la manera de lentisco, y así en un solo árbol de cinco o seis de estas maneras, y todos tan diversos; ni éstos son injertados, porque se pueda decir que el injerto lo hace, antes son por los montes, ni cura de ellos esta gente”

ção de diversas espécies para os “epifitólogos” e base para estudos taxonômicos da família.

A primeira metade do século XX mostrou-se pouco prolífica em publicações sobre o tema, sendo observados raros e pontuais estudos como os de Dungeon (1923) na Índia, Went (1940) em Java, Hertel (1949, 1950), na Serra do Mar Paranaense ou o trabalho teórico de Hosokawa (1950).

Destaca-se o trabalho de Ralph J. G. Hertel (1949) como o primeiro sobre ecologia de epífitos vasculares no mundo. Neste, ele discorre sobre as razões da distribuição das epífitas, analisando diversos aspectos dos forófitos desde graus de insolação, inclinação dos galhos, rugosidade e mesmo composição química da casca (figura 3). É também um dos primeiros trabalhos no Brasil a incluir a palavra “ecologia” em seu título sendo bastante inovador para a época.

Nesta primeira metade do século XX a maioria dos trabalhos foi na linha taxonômica: Hoehne

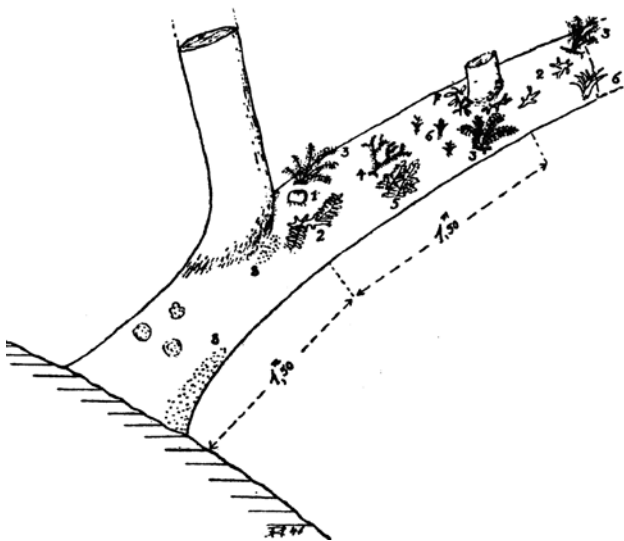


Figura 3. Reproduzido de Hertel (1949). Distribuição espacial das epífitas sobre um exemplar de *Vitex montevidensis*.

Figure 3. Spatial distribution of vascular epiphytes on a *Vitex montevidensis* (Reproduced from Hertel 1949).

publicou três livros: “Álbum de Orquídeas Brasileiras” (1930), “Orchidaceae” da Flora Brasileira (1942) e “Iconografia de Orquídeas do Brasil” (1949). Posteriormente, os poucos estudos foram associados a problemas epidemiológicos (Pittendrigh 1948, Veloso & Calábria 1953, Veloso *et al.* 1956) ou restritos a alguma família (Angely 1955), apenas

com citação indireta ao epifitismo. Em alguns casos, estudos mais genéricos incluíram também epífitas (Richards 1952, Grubb *et al.* 1963). As exceções são o estudo ecológico de Sanford (1968), na África e, no Brasil, o estudo fisiológico sobre fixação e acumulação de carbono por epífitas e herbáceas realizado por Coutinho (1965).

No ano de 1974, Dick Johansson (1974) escreveu um dos artigos mais influentes até hoje sobre epífitas vasculares. Intitulado “Ecology of vascular epiphytes in West African rain Forest” o trabalho estabeleceu uma série de parâmetros ainda válidos. Publicado em um artigo de 130 páginas, Johansson descreve padrões biogeográficos, flora, biologia, preferência por forófitos, distribuição espacial e influências ambientais sobre as epífitas (figura 4).

Em 1975 teve início a publicação da revista *Selbyana*, pelo Marie Selby Botanical Garden, ainda hoje ativa e dedicada a estudos sobre o dossel, e que publicou, em 1977, o clássico artigo “Epífitas Vasculares: ocorrência taxonômica e características importantes”, de Michael Madison.

No Brasil, os estudos sobre a temática sofreram uma lacuna de cerca de 30 anos até 1980 quando Waechter defendeu sua dissertação de mestrado sobre orquídeas epífitas em Torres, Rio Grande do Sul, primeiro trabalho científico a quantificar esta comunidade. No ano seguinte um grupo de pesquisadores (Aguiar *et al.* 1981) publicou um artigo sobre florística, também no Rio Grande do Sul. Nesta década, no Brasil, diversos autores, entre os quais Cervi & Dombrowski (1985), Waechter (1986) e Cervi *et al.* (1988), publicam levantamentos florísticos sobre epífitas. No exterior, grandes pesquisadores como Nalini M. Nadkarni e David H. Bensing publicam inúmeros artigos e livros (Nadkarni 1981, 1984, 1986, Bensing & Sheemann 1978, Bensing, 1986, 1987, 1989, 1990, entre outros), no primeiro caso principalmente levantamentos qualitativos e ecológicos e, no segundo, revisões bibliográficas e sínteses sobre o assunto.

A partir da década de 1990, incentivados por publicações sobre biologia e ecologia de epífitas vasculares (Bensing 1986, 1990, Gentry & Dodson 1987a, Lüttge 1989), diversos pesquisadores em todo o mundo produziram trabalhos sobre o tema. O primeiro artigo nacional publicado sobre quantificação de epífitas é de Waechter (1998). Até julho de 2009 eram identificados, no Brasil, 46 levantamentos especificamente sobre epífitas vasculares (inclusos artigos, teses e dissertações), a maior parte (33) na



Figura 4. Reproduzido de Johansson (1974). Desenho simplificado da distribuição de epífitas em um galho de uma *Lophira alata* de 41m de altura.

Figure 4. Simplified drawing showing the distribution of epiphytes on a branch of a 41m high *Lophira alata*. From Johansson (1974)

região sul, principalmente nos Estados do Paraná (21) e Rio Grande do Sul (12). Além destes, existem ainda seis em São Paulo, três em Minas Gerais, dois no Rio de Janeiro, um em Santa Catarina e um na Amazônia.

Composição taxonômica

Epífitas são taxonomicamente bastante diversas e estão incluídas em todos os grandes grupos de traqueófitas (Lycophyta, Monilophyta, Gimnospermas e Angiospermas). Num total de 23.400 espécies segundo Kress (1986) e 29.000 segundo Gentry & Dodson (1987b), representam cerca de 10% de toda a flora vascular, incluídas em pelo menos 876 gêneros (7%) e 84 famílias (19%). Embora as angiospermas abriguem a maioria dos táxons (89% das espécies e gêneros) a participação proporcional não é regular dentro do grupo. Cerca

de 30% das monocotiledôneas e apenas 3% das dicotiledôneas (inclusas as Magnoliídeas) habitam esta sinúsia. Entre as pteridófitas cerca de 30% das espécies, 39% dos gêneros e 34% das famílias são tipicamente epífitas. As gimnospermas são, de longe, o grupo mais pobre em epífitas, somente 0,5% das espécies ancoram-se comumente sobre outros vegetais (Kress 1986, Benzing 1990).

Algumas poucas famílias são responsáveis pela maioria das espécies (tabela 2). As 10 famílias mais ricas somam 91% das espécies, as 20 mais ricas somam 98% do total. No outro extremo, cerca de 38 famílias (45%) apresentam menos de cinco espécies e 15 possuem apenas um único representante epífitico. (Madison 1977, Benzing 1990).

Tabela 2. Vinte maiores famílias em números globais de epífitos (98,4% das espécies), atualizado a partir de Madison (1977).
Table 2. The twenty largest families on global number of epiphyte species (98,4% of total), updated from Madison (1977).

Família	n	%
Orchidaceae	16.000	61,7
Araceae	1.800	6,9
Bromeliaceae	1.150	4,4
Polypodiaceae	1.054	4,1
Piperaceae	750	2,9
Ericaceae	670	2,6
Melastomataceae	648	2,5
Gesneriaceae	560	2,2
Moraceae	520	2,0
Hymenophyllaceae	500	1,9
Aspleniaceae	400	1,5
Dryopteridaceae	290	1,1
Rubiaceae	220	0,8
Lycopodiaceae	200	0,8
Cactaceae	150	0,6
Pteridaceae	142	0,5
Asclepiadaceae	140	0,5
Davalliaceae	139	0,5
Clusiaceae	90	0,3
Ciclantaceae	85	0,3

Orchidaceae é a família que obteve o maior sucesso em colonizar o dossel. Cerca de duas em cada três de suas espécies são epífitas. Duas outras famílias de monocotiledôneas são também pronunciadamente epífitas: Araceae e Bromeliaceae, ambas com cerca de 50% de espécies vivendo acima do solo. Entre as dicotiledôneas destacam-se Cactaceae e Gesneriaceae. Curiosamente, algumas das maiores famílias botânicas (Fabaceae e Poaceae) são

quase completamente terrícolas. (Madison 1977, Gentry 1982) Dentre as pteridófitas Polypodiaceae é basicamente epífita, em Dryopteridaceae e Hymenophyllaceae grande parte das espécies enquadra-se neste hábito.

Na mata Atlântica brasileira as famílias mais bem representadas no ambiente epifítico (tabelas 3, 4) assemelham-se ao registrado para o mundo. As 10 principais famílias são responsáveis por 87% da riqueza enquanto as 21 principais famílias somam 95% das espécies. A maioria das epífitas é monocotiledônea (65%), destacando-se Orchidaceae e Bromeliaceae, seguida das Monilophyta (15,4%), com destaque para Polypodiaceae e Dryopteridaceae, Eudicotiledôneas (13,3%), com destaque para Cactaceae e Gesneriaceae, Magnoliídeas (4,7%) apenas com Piperaceae como representante, e Lycophyta (1,6%), representada por Lycopodiaceae e Sellaginellaceae, ambas com apenas um gênero epifítico.

Tabela 3. Vinte e uma maiores famílias com epífitos (95% das espécies) relacionadas em levantamentos que consideraram epífitas vasculares na Mata Atlântica, indicado sua representatividade florística em percentual. Table 3. The twenty one largest families with epiphyte (95% of total) based on vascular epiphyte surveys on the "Mata Atlântica", the number of species are on percentage.

Família	%
Orchidaceae	45,8
Bromeliaceae	12,9
Polypodiaceae	5,5
Araceae	5,0
Piperaceae	4,7
Cactaceae	4,1
Dryopteridaceae	2,9
Gesneriaceae	2,4
Hymenophyllaceae	2,1
Aspleniaceae	1,8
Begoniaceae	1,1
Melastomataceae	1,0
Lycopodiaceae	1,0
Moraceae	0,8
Pteridaceae	0,8
Blechnaceae	0,7
Commelinaceae	0,7
Selaginellaceae	0,6
Lomariopsidaceae	0,6
Clusiaceae	0,5
Thelypteridaceae	0,4

Considerando-se táxons supraespecíficos, as Eudicotiledôneas são responsáveis por 50% das famílias e 23% dos gêneros, as monilófitas por 25% das famílias e 19% dos gêneros, Monocotiledôneas por 20% das famílias (sendo parte destas claramente acidentais) e 56% dos gêneros.

Ao contrário do registrado para o mundo, famílias como Ericaceae e Asclepiadaceae, não são observadas como epífitas na Mata Atlântica. Além disso, famílias numerosas mundialmente como epífitas (Moraceae, Rubiaceae e Melastomataceae, por exemplo) são proporcionalmente pouco representadas. O mesmo acontece com Orchidaceae que representa "somente" 46% das espécies epífitas nativas. No outro lado, Polypodiaceae e Bromeliaceae são mais importantes neste bioma que no mundo como um todo, a primeira contribui, proporcionalmente, com 35% mais espécies, enquanto Bromeliaceae é quase três vezes melhor representada em território nacional, possivelmente devido à sua distribuição essencialmente neotropical (Smith 1962).

A listagem apresentada é baseada apenas em trabalhos publicados e, portanto, parcial. Com mais de 1.000 espécies a amostragem é suficiente para estabelecer as porcentagens dos principais grupos e famílias, no entanto, espécies comuns em alguns ecossistemas (por exemplo, *Cyrtopodium palmifrons* Rchb. f. & Warm., Orchidaceae, na floresta Estacional Semidecidual) não foram listadas.

Quando considerados os estudos separadamente, estes percentuais (tabela 3) não se mantêm (tabela 5). Na média, Orchidaceae passa a representar 34% das espécies em cada levantamento. Dentre as 12 famílias mais ricas é a única a apresentar redução no percentual em relação ao global. Polypodiaceae apresentou a maior elevação (166%). Estes números indicam que Orchidaceae possui maior diversidade beta que as demais famílias, com as espécies se repetindo menos de localidade para localidade e de ecossistema para ecossistema. Polypodiaceae e Bromeliaceae, ao contrário, destacam-se localmente, sendo, em alguns casos, as famílias a apresentarem maiores valores de importância em levantamentos quantitativos (Waechter 1990, Kersten & Silva 2002, Gonçalves & Waechter 2002, Giongo & Waechter 2004). No entanto, por apresentarem espécies de distribuição mais ampla, perdem importância quando avaliadas globalmente.

Tabela 4. Famílias e gêneros listados em levantamentos que consideraram a flora epífita na Mata Atlântica, indicados o número gêneros e espécies para as famílias e de espécies para os gêneros citados.

Table 4. Families and genera listed on vascular epiphyte surveys. The number of genera and species are indicate for the families and the number of species for the genera.

TAXON	Gen/spp	TAXON	Gen/spp	TAXON	Gen/spp
LICÓFITAS	2/17	<i>Dicranoglossum</i>	1	Arecaceae	1/1
Lycopodiaceae	1/11	<i>Lellingeria</i>	5	<i>Euterpe</i>	1
<i>Huperzia</i>	11	<i>Melpomene</i>	1	Bromeliaceae	13/132
Selaginellaceae	1/6	<i>Microgramma</i>	6	<i>Acanthostachys</i>	1
<i>Selaginella</i>	6	<i>Micropolypodium</i>	2	<i>Aechmea</i>	19
		<i>Niphidium</i>	2	<i>Billbergia</i>	9
MONILÓFITAS	46/176	<i>Pecluma</i>	10	<i>Bromelia</i>	1
Anemiaceae	1/1	<i>Phlebodium</i>	2	<i>Canistrum</i>	4
<i>Anemia</i>	1	<i>Pleopeltis</i>	7	<i>Catopsis</i>	2
Aspleniaceae	1/20	<i>Serpocaulon</i>	7	<i>Neoregelia</i>	10
<i>Asplenium</i>	20	<i>Terpsichore</i>	4	<i>Nidularium</i>	13
Blechnaceae	1/8	<i>Zygophlebia</i>	1	<i>Pitcairnia</i>	1
<i>Blechnum</i>	8	Psilotaceae	1/1	<i>Portea</i>	1
<i>Blechnum</i>	1	<i>Psilotum</i>	1	<i>Quesnelia</i>	6
Densstaedtiaceae	1/1	Pteridaceae	6/10	<i>Tillandsia</i>	21
<i>Dennstaedtia</i>	1	<i>Adiantum</i>	1	<i>Vriesea</i>	44
Dryopteridaceae	10/35	<i>Doryopteris</i>	3	Commelinaceae	4/7
<i>Bolbitis</i>	1	<i>Hecistopteris</i>	1	<i>Commelina</i>	1
<i>Ctenitis</i>	2	<i>Polytaenium</i>	2	<i>Gibasis</i>	1
<i>Didymochlaena</i>	1	<i>Radiovittaria</i>	1	<i>Tetrorchidium</i>	1
<i>Elaphoglossum</i>	24	<i>Vittaria</i>	2	<i>Tradescantia</i>	4
<i>Lastreopsis</i>	1	Thelypteridaceae	1/4	Cyclantaceae	2/3
<i>Lomagramma</i>	1	<i>Thelypteris</i>	4	<i>Asplundia</i>	2
<i>Olfersia</i>	1	Woodsiaceae	1/1	<i>Thoracocarpus</i>	1
<i>Polybotrya</i>	2	<i>Deparia</i>	1	Cyperaceae	1/1
<i>Rumohra</i>	1			<i>Bulbostylis</i>	1
<i>Sigmatopteris</i>	1	MAGNOLIÍDEAS	3/48	Orchidaceae	96/482
Hymenophyllaceae	2/25	Piperaceae	3/48	<i>Acianthera</i>	35
<i>Hymenophyllum</i>	13	<i>Peperomia</i>	45	<i>Amblostoma</i>	1
<i>Trichomanes</i>	12	<i>Piper</i>	2	<i>Anathallis</i>	18
Lindsaeaceae	1/4	<i>Sarcorrhachis</i>	1	<i>Aspasia</i>	1
<i>Lindsaea</i>	4			<i>Aspidogyne</i>	1
Lomariopsidaceae	3/6	MONOCOTILEDÔNEAS	124/682	<i>Barbosella</i>	6
<i>Lomagramma</i>	1	Amaryllidaceae	1/4	<i>Baskervilla</i>	1
<i>Lomariopsis</i>	2	<i>Hippeastrum</i>	4	<i>Bifrenaria</i>	5
<i>Nephrolepis</i>	3	Araceae	6-52	<i>Bletia</i>	1
Ophioglossaceae	1/1	<i>Anthurium</i>	21	<i>Brassavola</i>	2
<i>Ophioglossum</i>	1	<i>Heteropsis</i>	3	<i>Bulbophyllum</i>	13
Polypodiaceae	15/59	<i>Monstera</i>	1	<i>Campylocentrum</i>	10
<i>Campyloneurum</i>	7	<i>Philodendron</i>	24	<i>Capanemia</i>	6
<i>Ceradenia</i>	2	<i>Rhodospatha</i>	1	<i>Catasetum</i>	7
<i>Cochlidium</i>	2	<i>Syngonium</i>	2	<i>Cattleya</i>	6

TAXON	Gen/spp	TAXON	Gen/spp	TAXON	Gen/spp
<i>Centroglossa</i>	1	<i>Promenaea</i>	4	Bombacaceae	1/1
<i>Chytroglossa</i>	1	<i>Prosthechea</i>	10	<i>Pachira</i>	1
<i>Cirrhaea</i>	1	<i>Psilochilus</i>	1	Cactaceae	9/42
<i>Cleistes</i>	1	<i>Psychopsiella</i>	1	<i>Cereus</i>	1
<i>Comparettia</i>	1	<i>Rodriguezia</i>	3	<i>Epiphyllum</i>	1
<i>Cyclopogon</i>	8	<i>Rodrigueziella</i>	2	<i>Hatiora</i>	2
<i>Cyrtopodium</i>	1	<i>Rodrigueziopsis</i>	2	<i>Hylocereus</i>	2
<i>Dichaea</i>	7	<i>Sacoila</i>	1	<i>Lepismium</i>	4
<i>Dryadella</i>	4	<i>Sanderella</i>	1	<i>Opuntia</i>	2
<i>Elleanthus</i>	2	<i>Scaphyglottis</i>	4	<i>Rhipsalis</i>	27
<i>Encyclia</i>	4	<i>Scuticaria</i>	2	<i>Schlumbergera</i>	2
<i>Epidendrum</i>	27	<i>Skeptrostachys</i>	2	<i>Selenicereus</i>	1
<i>Eurystyles</i>	3	<i>Sophronitis</i>	7	Celastraceae	1/1
<i>Galeandra</i>	1	<i>Specklinia</i>	7	<i>Maytenus</i>	1
<i>Gomesa</i>	7	<i>Stanhopea</i>	1	Clusiaceae	1/5
<i>Gongora</i>	1	<i>Stelis</i>	22	<i>Clusia</i>	5
<i>Grobya</i>	3	<i>Thysanoglossa</i>	1	Cunoniaceae	1/1
<i>Hapalorchis</i>	1	<i>Trichocentrum</i>	3	<i>Weinmannia</i>	1
<i>Heterotaxis</i>	2	<i>Trichosalpinx</i>	3	Gesneriaceae	3/25
<i>Houletia</i>	1	<i>Trigonidium</i>	3	<i>Codonanthe</i>	5
<i>Huntleya</i>	1	<i>Trizeuxis</i>	1	<i>Nematanthus</i>	14
<i>Isabelia</i>	3	<i>Vanilla</i>	5	<i>Sinningia</i>	6
<i>Isochilus</i>	1	<i>Warmingia</i>	1	Griselinaceae	1/1
<i>Jacquiniella</i>	1	<i>Xylobium</i>	2	<i>Griselinia</i>	1
<i>Laelia</i>	1	<i>Zootrophion</i>	1	Loganiaceae	1/1
<i>Lanium</i>	1	<i>Zygopetalum</i>	3	<i>Spigelia</i>	1
<i>Lankesterella</i>	3	<i>Zygostates</i>	7	Malvaceae	1/2
<i>Lepanthopsis</i>	1	EUDICOTILEDÔNEAS	56/151	<i>Spirotheca</i>	2
<i>Leptotes</i>	3	Acantaceae	2/2	Marcgraviaceae	2/3
<i>Lockhartia</i>	1	<i>Justicia</i>	1	<i>Marcgravia</i>	1
<i>Loefgrenianthus</i>	1	<i>Ruellia</i>	1	<i>Norantea</i>	2
<i>Macradenia</i>	1	Apocinaceae	½	Melastomataceae	6/15
<i>Masdevallia</i>	1	<i>Mandevilla</i>	2	<i>Bertolonia</i>	2
<i>Maxillaria</i>	31	Aquifoliaceae	1/1	<i>Clidemia</i>	3
<i>Miltonia</i>	4	<i>Ilex</i>	1	<i>Leandra</i>	5
<i>Myoxanthus</i>	3	Araliaceae	2/2	<i>Miconia</i>	3
<i>Neogardneria</i>	1	<i>DendropaWnax</i>	1	<i>Pentossaea</i>	1
<i>Notylia</i>	4	<i>Oreopanax</i>	1	<i>Pleiochiton</i>	1
<i>Octomeria</i>	35	Asteraceae	4/4	Monimiaceae	1/1
<i>Oeceoclades</i>	1	<i>Erechtites</i>	1	<i>Mollinedia</i>	1
<i>Oncidium</i>	38	<i>Pentacalia</i>	1	Moraceae	1/8
<i>Ornithocephalus</i>	1	<i>Piptocarpha</i>	1	<i>Ficus</i>	8
<i>Ornithophora</i>	1	<i>Senecio</i>	1	Myristicaceae	1/1
<i>Pabstia</i>	2	Basellaceae	1/1	<i>Virola</i>	1
<i>Pabstiella</i>	4	<i>Anredera</i>	1	Myrsinaceae	2/5
<i>Paradisanthus</i>	1	Begoniaceae	1/12	<i>Myrsine</i>	3
<i>Pelexia</i>	1	<i>Begonia</i>	12		
<i>Phloeophila</i>	2	Bignoniaceae	1/1		
<i>Phymatidium</i>	5	<i>Schlegia</i>	1		
<i>Platyrrhiza</i>	1				
<i>Platystele</i>	1				
<i>Pleurothallis</i>	29				
<i>Polystachya</i>	4				
<i>Prescottia</i>	4				

TAXON	Gen/spp	TAXON	Gen/spp	TAXON	Gen/spp
<i>Rapanea</i>	2	<i>Fuchsia</i>	1	<i>Solanum</i>	2
Myrtaceae	1/1	Rubiaceae	2/3	<i>Solandra</i>	1
<i>Myrciaria</i>	1	<i>Hillia</i>	2	Thymelaeaceae	1/1
Nyctaginaceae	1/1	<i>Malanea</i>	1	<i>Daphnopsis</i>	1
<i>Guappira</i>	1	Solanaceae	3/5	Urticaceae	1/1
Onagraceae	1/1	<i>Dysochroma</i>	2	<i>Coussapoa</i>	1
				<i>Urera</i>	1

Tabela 5. Percentual médio das famílias mais ricas em trabalhos pontuais no Brasil.

Table 5. Mean species percentage on the surveys of the most species-rich families in Brazil.

Família	% médio
Orchidaceae	34,1
Bromeliaceae	18,6
Polypodiaceae	13,3
Cactaceae	7,8
Piperaceae	5,8
Araceae	4,0
Hymenophyllaceae	2,2
Dryopteridaceae	2,1
Aspleniaceae	2,2
Gesneriaceae	1,9
Pteridaceae	1,5
Lycopodiaceae	0,8
Moraceae	0,8

Importância Ecológica

O termo quociente epifítico (ou índice epifítico), introduzido por Hosokawa (1950), é, por definição, o percentual de espécies epifíticas em relação ao número total de espécies vegetais vasculares. Moller-Jorgensen & León-Yáñez (1999), por exemplo, afirmam que cerca de 28% da flora de todo o Equador é constituída de espécies epifitas. Em Barro Colorado o quociente é aproximadamente 16%, enquanto para o Panamá inteiro é de aproximadamente 12% (Foster & Hubbel 1990). Para a Mata Atlântica brasileira alguns levantamentos consideraram toda a flora

vascular, sendo possível, calcular o índice epifítico (tabela 6).

Dentre os estudos com coeficiente epifítico calculado, os realizados no Paraná consideraram áreas pontuais (à exceção de Kersten & Silva 2005), enquanto os demais são levantamentos mais amplos. Nos levantamentos da Ilha do Mel (Kersten & Silva 2005) e da Estação ecológica Juréia Itatins (Mamede *et al.* 2001), por exemplo, foram listadas mais de 700 espécies vasculares em diversas formações, desde dunas arenosas até florestas altas incluindo proporcionalmente menos epifitas do que levantamentos pontuais em florestas. Considerando-se apenas trabalhos amplos, obtêm-se média de cerca de 20% de epifitas vasculares. Supondo que com o aumento da área ocorra redução neste valor (Gentry & Dodson 1987a, Nieder *et al.* 2001) e extrapolando estes dados para a Mata Atlântica (Myers *et al.* 2000) é possível que o bioma abrigue algo em torno de 3.000 - 4.000 espécies de epifitas vasculares (15% -20% de 20.000 espécies de plantas). Em outra forma de cálculo, considerando as 1400 espécies de existentes orquídeas na Serra do Mar (Pabst & Dungs 1975) dois terços (930 espécies) das quais seriam epifitas (Madison 1977) teríamos, considerando as proporções obtidas neste artigo, no total, cerca de 2.000 espécies de epifitas vasculares apenas na Serra do Mar (Floresta Ombrófila Densa), o que poderia representar cerca de 3.300 espécies em todo o Bioma Mata Atlântica.

Fórmulas estatísticas para a estimativa da riqueza total são, neste caso, pouco confiáveis dada a irregularidade das amostragens no bioma com amplas regiões pouco consideradas (Santa Catarina e do Rio de Janeiro ao norte), o que possivelmente a uma falsa suficiência. De qualquer maneira, a regressão oriunda da curva de acumulação gerada Tabela 6.

Quociente epifítico em estudos florísticos na mata atlântica brasileira (U.F. unidade da Federação, QEp (%) – quociente epifítico, Ecos. – ecossistema, e fonte dos dados, SEPO - sistemas edáficos de primeira ocupação, FOM - Floresta Ombrófila Mista, FOD - Floresta Ombrófila Densa).

Table 6. Epiphyte-quotient in floristic surveys in the Brazilian “Mata Atlantica” (U.F.: State, QEp (%): Epiphyte-quotient, Ecos.: Ecosystem, Fonte: original data, SEPO: early-succession edaphic systems, FOM: Subtropical Atlantic Forest, FOD: Tropical Atlantic Forest).

U.F.	LOCALIDADE	QEp (%)	Ecos.	FONTE
SC	Itapoá	40,0	SEPO	Inédito
PR	Guarapuava	17,2	FOM	Kersten <i>et al.</i> 2009a
PR	Araucária	31,0	FOM	Kersten & Silva 2002
PR	E.E. Ilha do Mel	52,0	SEPO	Kersten & Silva 2006
PR	Ilha do Mel	27,0	SEPO	Kersten & Silva 2005
SP	P.E. Intervales	13,0	FOD	Zipparo <i>et al.</i> 2005
SP	P.E. Serra do Mar - Salesópolis	18,0	FOD	Mantovani <i>et al.</i> 1990
SP	P.E. Serra do Mar - Boracéia	18,0	FOD	Custodio Filho 1989
SP	P.E. Serra do Mar - Nucleo Curucutu	15,0	FOD	Garcia & Pirani 2005
SP	E.E. Juréia-Itatins	20,0	FOD	Mamede <i>et al.</i> 2001
RJ	R.E. Macaé de Cima	32,0	FOD	Fontoura <i>et al.</i> 1997

pelo software EstimateS com 1.000 iterações, apontou para aproximadamente 2.250 espécies a riqueza do Bioma.

A dinâmica de comunidades nas florestas tropicais é influenciada pela flora epifítica. Estas, assim como as herbáceas, rapidamente captam e reintegram energia e matéria ao ecossistema. Embora não ultrapassem 2% da matéria seca das florestas sua biomassa fotossintetizante, e a própria fotossíntese, podem igualar, se não ultrapassar, a dos próprios forófitos (Nadkarni 1984), sendo que a serapilheira proveniente de epífitas possui maior concentração de nutrientes que a de arbóreas (Nadkarni 1992). Edwards & Grubb (1977), em uma floresta da Nova Guiné, estimaram que as epífitas somaram 50% da biomassa formada pelas folhas das árvores. Nadkarni (1984), em números mais modestos, calculou a porcentagem de epífitas como sendo 35% da matéria seca e 45% dos nutrientes minerais observado nas folhas das árvores. Oliveira (2004) registrou 3,1% (327,8 kg/ha/ano) do total de serapilheira sendo produzida por bromélias; em relação aos nutrientes, contribuíram com 27,5% do sódio, 19% do potássio e 14% do magnésio depositado pela floresta. Clark *et al.* (1998) afirmaram que epífitas e húmus suspenso são responsáveis por 80% da retenção de nitrogênio inorgânico.

No litoral do Paraná, em uma floresta submontana em estágio médio de regeneração, 79 espécies de

epífitas, somando 135 Kg de peso seco (mais de uma tonelada em peso úmido) foram observadas em uma única árvore (Petean 2009), o total calculado foi correspondente a 5,3 ton de peso seco por hectare ou 36% da biomassa fotossintetizante da floresta. Este mesmo estudo estimou em cerca de 10 ton/ha a biomassa epífita em uma floresta avançada.

Epífitas necessitam de pouco espaço físico para desenvolverem alta diversidade. Estudos indicaram a presença de 109 espécies em 20 m² de galhos e 67 espécies de herbáceas em 100 m² de solo, em uma mesma floresta (Nieder *et al.* 2001).

Agrupamentos de epífitos aumentam a diversidade genética e promovem a redistribuição dos recursos nos troncos das árvores. O acúmulo de matéria morta cria uma rica fonte de nutrientes disponível para a fauna e a vegetação acima do solo. Em alguns casos são formadas coberturas de mais de 30 centímetros de matéria vegetal, insetos e microorganismos que podem, inclusive, ser utilizadas mutualisticamente pelas próprias árvores hospedeiras através do estabelecimento de raízes adventícias (Nadkarni 1981, 1984). Marinho Filho (1992), por exemplo, em estudo sobre palmáceas, afirmou que a espécie que abriga mais epífitas apresenta também sistema de captação de nutrientes por raízes adventícias sob a coroa de bainhas das folhas.

Epífitas são também fonte de umidade e nutrientes especialmente importante durante as estações secas.

Além de aumentarem a retenção de água diretamente da neblina (Clark *et al.* 1998), as epífitas umedificam o ambiente pela evaporação de água armazenada na biomassa e pela evapotranspiração, fenômeno descrito até em livro de ficção sobre a colonização do norte do Paraná, por Domingos Pellegrini (1998) em seu Terra Vermelha:

“...*Naquele tempo uma só chuva não enchia o rio de hora pra outra: antes, a mata bebia quase toda a água caída do céu; os troncos cobertos de parasitas (sic.) eram enormes esponjas sugando a chuva ...*”

Elas capturam umidade auxiliando na atividade biológica, inclusive na fixação de nitrogênio, nas copas das árvores (Weaver 1972). Hölscher *et al.* (2004) afirmam que, no mínimo, 6% da precipitação é retida pela biomassa de briófitas,

Epífitas contribuem, ainda, para a diversificação dos nichos e microhabitats, aumentando consideravelmente o espaço físico e o alimento disponível, além de servirem como refúgio reprodutivo a muitas espécies animais (Benzing 1986). O mutualismo entre epífitas e formigas, por exemplo, descrito por Schimper (1888), primeiro a observar cavidades especializadas (domácias) em certas espécies de epífitas que podem ocorrer em rizomas, tubérculos ou pseudobulbos de pteridófitas, rubiáceas ou orquídeas, algumas vezes também na base inflada de certas bromeliáceas. A interação com outros artrópodes é determinada pelo tamanho das cavidades. A maioria da fauna associada a bromélias é composta de detritívoros que comem dejetos dentro do tanque das bromélias, utilizando-as apenas como refúgio (Dejean *et al.* 1995). As plantas mimercófilas, por sua vez, recebem nutrientes dos excrementos e dejetos depositados pelas formigas, diminuindo sua dependência de nutrientes atmosféricos em troca do abrigo fornecido. Algumas vezes os mecanismos mutualísticos podem ser mais complicados, sendo as plantas protegidas de herbívoros e competidores e ao mesmo tempo alimentando e abrigando formigas (Janzen 1974, Rickson 1978).

O fitotelmata das bromélias serve não só aos animais, foram descritas espécies de orquídeas introduzindo raízes nas rosetas em busca de suprimento contínuo de água, algumas espécies de Aráceas podem, apresentar inicialmente dependência completa do meio úmido dos “terrários” e “aquários” das bromélias (Reitz 1983). Diversas espécies também são polinizadas e fornecem alimento para aves, insetos e mamíferos (Vieira & Izar 1999,

Varassin & Sazima 2000). Desta forma a importância deste grupo para a fauna excede o que seria esperado apenas pelo volume ou pelo número de indivíduos.

Cruz-Angón & Greenberg (2005) afirmam que, as plantações de café, locais com alta abundância de epífitas, mantêm também alta diversidade de aves, enquanto parcelas sem epífitas são menos diversas e com menor abundância. Afirmam, também, que a remoção das epífitas elimina o substrato para forrageamento e locais para nidificação ou proteção, o que acarreta aumento da predação em adultos e em ninhos, assim como aumento da competição intra e interespecífica. Em um estudo ecológico sobre a interação entre palmeiras, epífitas e frugívoros no Pantanal Matogrossense (Marinho Filho 1992) o autor afirmou que o sistema palmeiras-figueiras epífitas-morcegos/aves parece ter grande importância na dinâmica dos processos naturais de sucessão em certas áreas abertas neotropicais.

Epífitas vasculares podem ser utilizadas como indicadores do estado de conservação de ecossistemas, pois dependem do substrato, da umidade e da sombra fornecidos pelas espécies arbóreas das comunidades que ocupam (Triana-Moreno *et al.* 2003). Wolf (2005), avaliando a flora epífita de áreas com diferentes níveis de perturbação, concluiu que o distúrbio nas florestas tem efeito negativo sobre a biomassa epifítica e em sua diversidade alfa, assim como na flora epífita das árvores remanescentes. No entanto a flora epífita mostrou resistência a distúrbios quando a exploração da floresta poupou indivíduos de grande porte. Estes remanescentes são essenciais para epífitas que necessitam de solo suspenso e podem também servir como fonte de sementes para árvores jovens. Distúrbios antropogênicos forçaram também a uma mudança de espécies métricas para espécies poiquilódricas.

Distribuição geográfica

A diversidade de epífitas é bastante irregular ao redor dos trópicos: a África é consideravelmente mais pobre em espécies que as Américas, sendo a Ásia região intermediária (Madison 1977). A Oceania parece ser o continente com menor riqueza específica. Wallace (1989) afirmou que apenas 350 espécies de epífitas vasculares são encontradas em toda a Austrália. Em valores comparativos, a América Tropical possui cerca de seis vezes mais espécies que a África e uma vez e meia mais que a Ásia e a Oceania juntas (figura 5). Além disso, os paleotrópicos

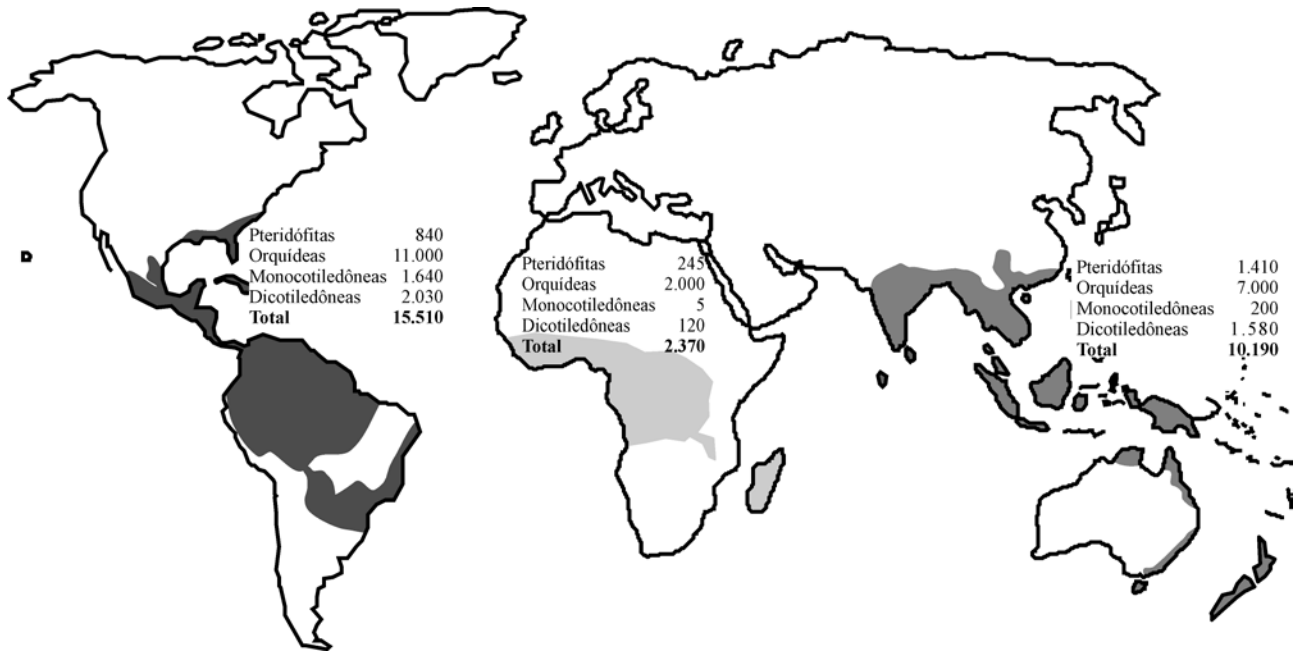


Figura 5. Distribuição das epífitas nos centros preferenciais de ocorrência ao redor do mundo (números baseado em Pabst & Dungs 1975 e Madison 1977, mapa baseado em Magin & Chape 2004), indicado o número de espécies nos diferentes grupos taxonômicos (Dicotiledóneas sensu Cronquist).

Figure 5. World epiphyte hotspots indicating the species number on different taxa (dicotyledons sensu Cronquist) (numbers based on Pabst & Dungs 1975 and Madison 1977, map based on Magin & Chape 2004).

possuem uma proporção relativa maior de pteridófitas e orquídeas, apresentando poucas monocotiledóneas não-orquídeas, quando comparados aos neotrópicos (Eggeling 1947, Johansson 1974, 1989).

Quanto ao número de táxons supraespecíficos, pode-se dizer que existe pouca diferença: enquanto são observadas 42 famílias neotropicais com epífitas, são observadas 43 paleotropicais, das quais 15 possuem representantes na África. Famílias como Bromeliaceae, Cactaceae e Gesneriaceae formam uma parte importante da flora epifítica nos neotrópicos, enquanto naquele continente somente uma cactácea e uma Bromeliaceae epifíticas são encontradas (Johansson 1989).

A distribuição das epífitas nos neotrópicos também é irregular. Olmsted & Juárez (1996) citaram para a península de Yucatán (México), apenas 107 espécies de epífitas vasculares. Diversos levantamentos no Brasil apresentam mais espécies: Fontoura *et al.* (1997) no Rio de Janeiro e Kersten & Kuniyoshi (2006) no Paraná, por exemplo, encontraram mais de 300 espécies cada. Yucatán

possui latitude equivalente à destas localidades e engloba também áreas de floresta úmidas perenifólias e semidecíduas. Há de se considerar que as florestas Mexicanas foram intensamente exploradas pelos Astecas desde o século XII. Além disto, enquanto no hemisfério sul são encontradas inúmeras espécies epifíticas endêmicas de áreas temperadas, no hemisfério norte observa-se apenas espécies tropicais em seu limite de distribuição (Benzing 1990).

Consideradas as formações florestais brasileiras em que foram realizados estudos sobre epífitas vasculares, cerca de 69% ocorrem em zonas ecotonais, 60,6% na Floresta Ombrófila Densa, 42,4% nas Formações Edáficas de Primeira Ocupação, 25,5% nas Florestas Estacionais e 22,5% na Floresta Ombrófila Mista. A representatividade de cada família nos diferentes ecossistemas pode ser observada na tabela 7. Araceae destaca-se na Floresta Ombrófila Densa e nas Estacionais, sendo menos expressiva nas demais. Bromeliaceae é sempre numerosa, nas Florestas Estacionais principalmente em função do grande número de exemplares de

Tabela 7. Percentual de espécies das maiores famílias nos ecossistemas florestais da Mata Atlântica brasileira por ecossistema (FOD - Floresta Ombrófila Densa, SEPO - sistemas edáficos de primeira ocupação, FOM - Floresta Ombrófila Mista, FES - Floresta Estacional, ECO - ecótonos).

Table 7. Mean species percentage of the largest families on the Brazilian “Mata atlântica” ecosystems (FOD: Tropical Atlantic Forest, SEPO: early-succession edaphic systems, FOM: Subtropical Atlantic Forest, FES – Tropical decidual forest, ECO: ecotones).

Família	FOD	SEPO	FOM	FES	ECO
Orchidaceae	45,9	43,9	40,9	39,8	46,1
Bromeliaceae	13,0	13,5	13,2	13,8	13,1
Polypodiaceae	5,6	7,6	10,6	8,2	7,1
Araceae	6,1	3,8	1,3	7,4	3,4
Piperaceae	3,0	4,0	7,2	8,6	6,3
Cactaceae	3,8	4,5	5,1	6,7	3,9
Dryopteridaceae	3,4	3,4	2,6	0,4	1,9
Gesneriaceae	3,4	1,3	0,9	1,5	1,5
Hymenophyllaceae	3,0	3,4	3,0	1,1	3,0
Aspleniaceae	1,6	1,6	4,7	3,3	2,4
Begoniaceae	1,3	0,2	0,4	1,1	0,9
Lycopodiaceae	1,4	1,3	1,7	0,0	1,1
Melastomataceae	0,9	0,4	0,4	0,4	0,9
Pteridaceae	0,8	1,1	0,9	1,1	0,9
Moraceae	0,6	1,3	0,9	1,1	0,9
Blechnaceae	0,3	0,9	0,4	0,7	0,9
Commelinaceae	0,2	0,7	0,9	1,1	0,9
Lomariopsidaceae	0,8	0,7	0,0	0,4	0,0
Selaginellaceae	0,5	0,0	0,9	0,7	0,4
Clusiaceae	0,8	0,4	0,0	0,0	0,0
Thelypteridaceae	0,0	0,6	0,0	1,3	0,2
Amaryllidaceae	0,5	0,0	0,0	0,0	0,2

Tillandsia e nas Ombrófilas Densas e nas Restingas em função do número de espécies de *Vriesea* assim como da maior diversidade genérica observada.

Chama a atenção a elevada riqueza registrada nas zonas ecotonais, e o fato da Floresta Ombrófila Mista suportar menos espécies que a Estacional, mesmo sob clima ameno e ombrófilo. É possível que isto se deva ao atual estado de conservação deste ecossistema, praticamente extinto no Paraná (Castela & Britez 2004), principal estado de ocorrência.

Quando considerados estudos pontualmente, as proporções são diferentes (tabela 8). Orchidaceae é mais rica nas Florestas Ombrófila Densa e de Restinga, enquanto Polypodiaceae é mais importante nas Florestas Ombrófila Mista e Estacional. As pteridófitas, no entanto, contribuem menos nas restingas que nas demais formações, distribuição

oposta a de Bromeliaceae que se destaca mais nas restingas.

As regiões americanas, e possivelmente do mundo, onde o epifitismo é mais pronunciado são o limite das América Central e América do Sul, incluindo Costa Rica, Equador, Venezuela e parte do Brasil (Nadkarni 1984, 1986, Nadkarni *et al.* 1995), assim como a Mata Atlântica brasileira (Fontoura *et al.* 1997, Nieder *et al.* 1999, Engwald *et al.* 2000, Schutz-Gatti 2000, Mamede *et al.* 2001, Kersten & Kunyioshi 2006). Nieder *et al.* (1999) ressaltam que, na Amazônia, grande parte das espécies está concentrada no “cinturão subandino” (400-600 m s.n.m.), ocorrendo diminuição da diversidade tanto com a elevação como com a diminuição da altitude.

Há uma tendência ecológica geral, de ocorrência de maior número de espécies nas zonas tropicais e

Tabela 8. Percentual médio das 15 famílias mais ricas em epífitas em trabalhos pontuais no Brasil por ecossistema (FOD - Floresta Ombrófila Densa, SEPO - sistemas edáficos de primeira ocupação, FOM - Floresta Ombrófila Mista, FES - Floresta Estacional, ECO - ecótonos).

Table 8. Mean species percentage on the surveys of the most species-rich families in the Brazilian ecosystems (FOD: Tropical Atlantic Forest, SEPO: early-succession edaphic systems, FOM: Subtropical Atlantic Forest, FES – Tropical decidual forest, ECO: ecotones).

	FOD	SEPO	FOM	FES	ECO
Orchidaceae	32,2	39,1	32,8	30,0	40,2
Bromeliaceae	17,7	21,7	17,5	18,7	16,7
Polypodiaceae	10,2	10,3	18,2	16,4	9,5
Cactaceae	7,0	5,3	9,1	11,1	6,7
Piperaceae	3,1	4,7	6,4	10,3	6,2
Araceae	7,1	4,1	1,2	3,3	3,7
Hymenophyllaceae	3,9	1,4	2,0	0,4	2,7
Dryopteridaceae	3,6	2,7	1,2	0,2	2,0
Aspleniaceae	2,0	0,8	3,1	3,1	1,8
Gesneriaceae	3,3	2,0	1,5	0,5	1,7
Pteridaceae	1,5	1,4	1,6	1,8	0,8
Lycopodiaceae	1,5	0,9	0,7	-	0,7
Moraceae	0,3	0,8	0,5	1,5	1,1
Commelinaceae	0,7	0,5	-	1,6	0,6
Blechnaceae	0,5	0,7	0,4	0,5	0,7

diminuição da riqueza em direção aos pólos (Smith 1962). Da mesma forma, a abundância e a riqueza da flora de epífitas decrescem rapidamente após 30° de latitude sul, limite de influência das massas tropicais (Waechter 1998b) até que, no Chile praticamente não são mais observadas espécies epífitas vasculares (Marticorena & Quesada 1985, Hauenstein *et al.* 2002).

A dependência da umidade atmosférica faz com que a flora epifítica tenha seus centros de diversidade localizados nas regiões ou florestas úmidas do globo. Gentry & Dodson (1987a) afirmaram que a maior diversidade observada em florestas montanas úmidas dos trópicos americanos, parece ser a tendência geral mostrada pelas angiospermas. Virtualmente todas as formações vegetais ombrófilas abrigam epífitas (Benzing 1990); nestas formações a diversidade pode ser tanta que um único forófito abriga dezenas de espécies (Petean 2009).

A comunidade de epífitas, comparada com a flora arbórea, arbustiva ou herbácea é a que mais

sofre com a variação de umidade ambiental (Gentry & Dodson 1987b) sendo a presença de epífitas em áreas com estações secas bem definidas (pela chuva, congelamento, etc.) um indicativo de déficit hídrico curto (Schimper 1888). Assim, a ocorrência de epífitas em locais desérticos não é comum e envolve menos táxons, mas não necessariamente menor abundância, algumas florestas semi-áridas mexicanas suportam densas comunidades (Mondragón *et al.* 2004), sendo registradas comunidades de epífitas em ambientes áridos com precipitação de 300-350 mm/ano (García-Suárez *et al.* 2003). Rouse (1994) relatou a ocorrência de alguns tipos de bromélias em climas extremamente áridos, cujas temperaturas podem ir dos 40 °C durante o dia e aos 15 °C durante a noite, ou então sobrevivendo em montanhas sujeitas ao congelamento e à neve.

Uma razão para a grande diversidade observada em florestas pluviais seria a capacidade das epífitas atingirem partição mais elaborada de nichos, ancorando-se em diferentes porções do forófito, o que

eleva a diversidade alfa. Uma segunda razão seria a diversidade de formações florestais adjacentes típicas de regiões montanhosas que elevam a diversidade beta (Gentry & Dodson 1987b, Nieder *et al.* 1999). A própria dinâmica desses ambientes contribui para esta diversidade; a recolonização de ramos ou árvores após perda de indivíduos, seja causada por tempestades ou animais, resulta, quase sempre, em comunidades radicalmente diferentes das originais (Nadkarni 2000).

Classificação

A categorização das espécies de hábito epifítico pode ser baseada em diversos fatores. Os mais conhecidos levam em conta a fidelidade ao substrato, o grau de exposição ou a forma de vida (Nadkarni 1981, Benzing 1986, 1990, Waechter 1992). Extensa revisão sobre os termos comumente utilizados no estudo do dossel pode ser encontrada em Moffett (2000). Muito embora considere desnecessário o uso do termo “forófito”; o termo “hospedeiro”, sugerido por ele, indica mais uma relação parasitária que comensal. Termos paralelos como “árvore-suporte”, podem ser empregados conjuntamente a forófito, sem invalidá-lo.

A primeira classificação foi proposta por Schimper (1888) e refletia a forma de nutrição das plantas:

- Protoepífitas: dependem inteiramente da umidade e nutrientes retirados do ar ou da casca dos forófitos; exemplo: *Tillandsia*.
- Hemiepífitas: desenvolvem-se como protoepífitos emitindo raízes que procuram o solo, do qual passam a retirar alimento; exemplo: *Monstera*.
- Nidiepífitas: formam, com seu caule ou raízes “ninhos” de húmus, assegurando sua nutrição; exemplo: *Niphidium*.
- Cisternepífitas: representadas pelas bromélias, que formam cisternas (ou tanques) para armazenamento de água e detritos; exemplo: *Vriesea*.

As classificações a seguir são baseadas em Benzing (1990), com modificações.

Segundo a fidelidade ao substrato que ocupam, são divididas em dois grandes grupos:

- 1) Holoequífitas: hábito epifítico durante todo seu ciclo de vida;
 - a) Características: em uma comunidade aparecem tipicamente como epífitas;

- b) Facultativas: podem crescer, em uma mesma comunidade, tanto sobre árvores quanto no solo;
- c) Acidentais: espécies normalmente terrícolas/rupícolas que ocasionalmente podem ser encontradas como epífitas. Considera-se, para fins práticos, apenas indivíduos que desenvolvem estruturas reprodutivas quando como epífitos. Indivíduos que apenas iniciam seu desenvolvimento e morrem em seguida, fato comum com diversas espécies arbóreas, não devem ser considerados nesta categoria;

2) Hemiepífitas: hábito epifítico apenas durante parte de sua vida;

- a) Hemiepífitas Primárias: germinam como epífitas e posteriormente estabelecem contato com o solo;
 - Constrictoras: podem matar a planta suporte com suas raízes ao impedir o fluxo de seiva;
 - Não-constrictoras: nunca matam o forófito, apenas beneficiam-se de seu apoio;
- b) Hemiepífitas Secundárias: germinam no solo estabelecem contato com o forófito e posteriormente degeneram a porção basal do sistema radicular.

Outra forma possível de classificação considera o aporte de recursos. Quando a água e os nutrientes são mais ou menos estáveis durante o ano, podem ser chamadas de espécie de suprimento contínuo. São conhecidas como espécies de suprimento-em-pulso quando a umidade e os íons estão disponíveis intermitentemente e o estresse reduz a produtividade a quase zero. Muitas vezes em uma mesma comunidade, em microhábitats distintos, podem ser observados os dois tipos: as primeiras próximas ao solo, na base dos troncos e as segundas nas extremidades dos galhos.

Levando-se em conta unicamente o balanço hídrico, podem ser classificadas em dois grandes grupos:

- 1) Poiquiloídricas: espécies resistentes a grandes variações de umidade. Em períodos de seca retorcem-se e perdem parte da coloração retomando prontamente a forma com o aumento da umidade;
- 2) Homoídricas: diferem das poiquiloídricas em dois principais aspectos: grande capacidade em retardar a perda de água e a pouca resistência à dessecação;

- a) Higrófitas: xeromorfas ausentes, habitam florestas pluviais ou ambientes úmidos, sendo, como seus forófitos, perenifólias. A dessecação, mesmo por curtos períodos, leva à morte. As folhas são finas com epiderme delicada, aparentemente utilizam apenas a via C3 simples para fotossíntese;
- b) Mesófitas: comuns em lugares úmidos e não decíduos. Espécies de sombra restritas aos estratos inferiores, mas não os mais úmidos. Mais resistentes à dessecação, utilizam, em sua maioria, mecanismo CAM;
- 3) Xerófitas: resistentes a ambientes de prolongado déficit hídrico. Possuem, em geral, folhas estreitas e compridas, com epiderme grossa e grande quantidade de tricomas foliares.

Outro critério, baseado na forma de crescimento, divide as epífitas em três grandes grupos: arbóreas, arbustivas, subarbustivas/herbáceas, sendo estes dois últimos subdivididos em: tuberosas, rosuladas e reptantes.

Evolução e estratégias adaptativas

As referências fósseis mais antigas à sinúsia epífita referem-se sempre a pteridófitas e datam do cretáceo inferior a cerca de 140 m.a. a.p. (Schneider & Kenrick 2001). Já angiospermas epífitas surgiram em passado recente, como indica a inexistência de fósseis em depósitos antigos (Poole & Page 2000). Pouca evidência fóssil foi observada até a metade do terciário (cerca de 50 m.a. a.p.). Famílias hoje tipicamente epifíticas já estavam bem diferenciadas no fim do Eoceno (36 m.a.) sem apresentarem, no entanto, característica que evidenciasse sua ligação com qualquer forófito. (Ramírez *et al.* 2007)

A “evolução vertical” sofrida por esta comunidade constitui uma das últimas etapas da conquista do ambiente terrestre pelas plantas, iniciada há aproximadamente 400 milhões de anos. Teve como característica marcante a conquista de melhores espaços, em termos de insolação acompanhada por condições de maior estresse para aquisição de água e nutrientes (Benzing 1990). O dossel oferece maior luminosidade quando comparado ao subosque (Kira & Yoda 1989), outros recursos são limitantes nas copas, como a relativa escassez de nutrientes, devido ao pouco solo suspenso, a instabilidade do substrato e principalmente o estresse hídrico (Lüttge 1989).

Indubitavelmente os fatores abióticos mais relevantes para o crescimento da flora epifítica são a aquisição e o armazenamento de água. Outros fatores, como disponibilidade de nutrientes e irradiação solar, são, em geral, menos importantes (Zotz & Hietz 2001, Laube & Zotz 2003). Isto explica porque epífitas são principalmente observadas em florestas úmidas; a aridez exclui competitivamente a maioria das espécies epífitas vasculares.

Asepífitas podem estar expostas a elevados índices de insolação, extremos de temperatura e umidade além de variações na quantidade de água disponível (Kira & Yoda 1989). Para sobreviver necessitam de adaptações, tanto nos aspectos morfológicos, quanto fisiológicos. Dentre os fisiológicos são de vital importância aqueles relativos à fotossíntese. A grande maioria das espécies com mecanismo CAM é epífita (Lüttge 2004) e cerca de 57% de todas as epífitas (possivelmente mais de 15.000 espécies) utilizam este mecanismo; ao contrário, a via C4 não foi ainda registrada para nenhuma espécie desta sinúsia (Zotz & Hietz 2001). Segundo Stancato *et al.* (2002) a alta intensidade luminosa pode reduzir o crescimento e o desenvolvimento de orquídeas.

Em geral, plantas C4, crescendo com velocidade acelerada, são ervas ruderais ou anuais encontradas em ambientes com alta irradiação solar ou fortemente sazonal. Entre as epífitas, não são encontradas espécies de crescimento rápido, nem de ciclo de vida curto (anual). Ao contrário, plantas CAM são adaptadas a ambientes áridos, e, muito embora, epífitas sejam típicas de florestas tropicais úmidas, não têm acesso direto ou constante à água. A via metabólica CAM é a mais capacitada a acomodar espécies na inconstante umidade observada em troncos de árvores (Benzing 1990). Dependendo da espécie, epífitas são capazes de manter balanço positivo de carbono sem irrigação por dias ou mesmo semanas (Zotz & Hietz 2001). O mecanismo CAM é tão importante entre as epífitas que deve ser considerado como elemento central na ecofisiologia dessa comunidade (Lüttge 2004).

Adaptações hormonais foram registradas por Peres *et al.* (1997) para uma *Tillandsia* (Bromeliaceae) com caule muito reduzido e um *Campylocentrum* (Orchidaceae) áfilo, nos quais o sítio de síntese de hormônios Auxina, usualmente produzida no caule e Citosina, usualmente na folha, foram alterados de modo que ambas as espécies possuem capacidades biossintéticas igualmente elevadas desses dois hormônios.

Enquanto em muitas florestas os forófitos são caracterizados por folhas mesomórficas e mecanismo

C3, as epífitas tendem para o xeromorfismo e possuem diversos mecanismos de absorção e armazenamento de água. Sob condições ambientais severas, como deficiência hídrica e altas temperaturas, os estômatos frequentemente se fecham para evitar a desidratação, mas a perda de água pode persistir pela respiração cuticular. A primeira linha de proteção contra a dessecação é a cutícula, tendo sido os menores índices de permeabilidade cuticular observados em epífitas (Helbsing *et al.* 2000). Além disto, como observado em diversas peperômias e gesneriáceas, a folha diferencia seus tecidos em clorênquima e parênquima aquífero, permitindo maior capacidade de armazenamento. São encontradas ainda (Zotz & Hietz 2001), além de adaptações na anatomia foliar e tipo de fotossíntese, alterações na respiração, no equilíbrio osmótico e na via β -*carboxilase* (fixação de CO₂). Dubuisson *et al.* (2003) citam a redução do tamanho e aumento dos internós como adaptações à vida epifítica de certas pteridófitas.

Algumas famílias, como Araceae e Orchidaceae, apresentam espécies com velame, rizoderme especializada, formada por tecido morto, que age como uma esponja, saturando-se de água instantaneamente, para que o tecido vivo possa absorvê-la posteriormente. Para otimizar a absorção, certas espécies, a exemplo das bromeliáceas, possuem tricomas foliares ou adaptações para captação e retenção de água (Benzing *et al.* 1978). Muito embora adaptadas ao estresse hídrico, em experimentos (Laube & Zotz 2003), epífitas mostraram pouca variação na taxa relativa de crescimento em resposta a restrições ambientais. Isto é, cresceram em velocidade semelhante em condições desfavoráveis ou favoráveis, indicando que epífitas são “inerentemente” plantas de crescimento lento.

A captação de nutrientes minerais pode dar-se diretamente através da atmosfera, seja por partículas em suspensão, pela água da chuva direta ou lixiviada das copas, ou por serapilheira e dejetos animais caídos das árvores. Uma importante fonte de nutrientes é a própria matéria orgânica acumulada pelas epífitas sobre galhos, forquilhas ou nas ranhuras da casca dos forófitos. Os nutrientes podem vir, ainda, de fontes animais (plantas insetívoras) ou vegetais (folhedo acumulado na roseta de bromélias). O comensalismo é também importante para o aporte de substâncias minerais; espécies mirmecófilas aproveitam-se dos dejetos dos insetos em sua nutrição (Janzen 1974, Dejean *et al.* 1995) assim como associações micorrízicas auxiliam na captação de nutrientes

(Richardson & Currah 1995). Muitas espécies podem também transferir água e reservas, armazenadas nos pseudobulbos mais velhos, para o pseudobulbo mais novo (Stancato *et al.* 2002).

O termo micorriza refere-se à relação simbiótica entre um fungo e as raízes de uma planta vascular. Na maioria destas associações a planta incrementa sua absorção de água e nutrientes, podendo ainda alimentar-se da própria matéria orgânica do fungo enquanto este pouco ou nada se beneficia. A maioria das espécies terrestres neotropicais apresenta infestação de micorrizas, da mesma forma, o estudo de orquídeas tem mostrado diferentes graus de associação, de obrigatórias a esporádicas (Lesica & Antibus 1990). Este tipo de associação confere algumas das vantagens de sementes grandes sem os custos que as acompanham, os juvenis podem mais facilmente obter sucesso sem reservas quando a germinação e crescimento inicial são simbióticos (Benzing 1990).

A micotrofia desenvolveu-se fortemente entre as orquídeas, no entanto diversos grupos basais de epífitas também podem apresentar esta associação (Benzing 1990). Especula-se, também, o importante papel de determinadas bactérias associadas ao sistema radicular de orquídeas (Rasmussen 2002), havendo, inclusive, relato da ocorrência de fixadores de N₂ no substrato de crescimento e na ecto e endo-rizosfera de várias espécies coletadas no Brasil (Lange & Moreira 2002).

Entre as orquídeas interação espécie-específica com fungos é frequentemente observada, podendo, inclusive, o fungo ser patogênico para outras plantas. A infecção inicial ocorre puramente ao acaso antes do desenvolvimento inicial da semente. Após a penetração, as hifas são atraídas ao suspensor infectando seu interior e provocando o início da germinação. Com o desenvolvimento da planta, as hifas crescem ao longo dos rizóides e raízes, enquanto outros fungos podem continuar a infectar a planta (Clements 1988). Em alguns casos foi observada a absorção das hifas pelas raízes das orquídeas indicando uma relação parasítica e não simbiótica (Harley & Smith 1983), sendo a orquídea o parasita e o fungo o hospedeiro.

Não obstante a polinização por animais seja a regra entre as angiospermas epifíticas (Real 1983), a dispersão é caracterizada por três tipos de propágulos (Maddison 1977, Gentry & Dodson 1987b). A maioria das espécies apresenta estruturas minúsculas para dispersão, frequentemente com epiderme

esculpida de modo a otimizar o transporte pelo vento (orquídeas e pteridófitas). Orchidaceae formam grandes cápsulas que, ao se abrirem, liberam um pó fino formado pelas sementes; as pteridófitas liberam seus minúsculos esporos que formarão os gametófitos para a reprodução sexuada. Apesar de arriscado, por dificultar o recrutamento, este tipo de dispersão permite que qualquer brisa carregue os esporos e que, ao menos uma porcentagem, atinja ambientes ideais. Distâncias enormes podem ser transpostas, e, ao menos para pteridófitas, as barreiras geográficas são facilmente ultrapassadas, cadeias de montanhas e grandes porções oceânicas, podem ser vencidas pelos esporos (Tryon 1970).

O segundo principal tipo de dispersão entre as epífitas é a ornitocoria (Gentry & Dodson 1987b). A maioria das espécies ornitocóricas possui frutos indeiscentes e carnosos. Neste caso, as sementes são maiores e em menor número que no caso anterior, apesar de menores e mais numerosas que nas espécies terrestres aparentadas.

A terceira maior síndrome de dispersão (Gentry & Dodson 1987b) é caracterizada pela presença de sementes aladas ou plumosas (como em muitas espécies de *Tillandsia*). Apesar de ser uma síndrome anemocórica, como no primeiro caso, as sementes são muito maiores, exigindo ventos de maior intensidade. Frequentemente é observada a utilização deste tipo de semente na manufatura de ninhos de aves (Carrano, dados não publicados). Estas últimas síndromes representam um maior investimento em qualidade em detrimento da quantidade de propágulos produzidos por indivíduo. Outras síndromes, como dispersão por morcegos (*Ficus*), epizocoria (*Peperomia*) e, em casos raros, por macacos, também são observadas (Gentry & Dodson 1987b).

Distribuição espacial

A variação ambiental observada na coluna florestal é fator marcante nos trópicos. É de tal forma significativa, que influencia a distribuição de espécies de pássaros, mamíferos e insetos sendo algumas espécies exclusivas do dossel (Nadkarni & Longino 1990). Em um estudo na Costa Rica (Nadkarni & Matelson 1989), aproximadamente 60% das espécies de aves utilizaram recursos provenientes de epífitas e 1/3 de todas as visitas observadas envolveram epífitas.

Possivelmente boa parte da estratificação existente pode ser atribuída a variações microclimáticas

existentes na floresta. Embora este seja, em última instância, determinado pelo macroclima, os ritmos das trocas nas florestas são determinados pelos ciclos estabelecidos pela vegetação (Parker 1995). Fatores como temperatura, umidade, incidência de luz, composição do espectro e polarização dos raios, importantes para a flora epífita, variam de forma diferenciada na floresta (Benzing 1995).

A umidade rotineiramente aumenta do dossel para o chão, enquanto a luminosidade segue a tendência contrária. A amplitude térmica diária varia à medida que aumenta a distância do chão, sendo o dossel a parte com maior flutuação térmica. A própria temperatura pode variar em vários graus entre o dossel e o chão, influenciando diretamente a umidade relativa do ar. Próximo ao chão, esta permanece praticamente constante e em torno de 100% durante a maior parte do dia, próximo às copas pode ficar entre 50-60%. (Kira & Yoda 1989, Lauer 1989, Benzing 1995)

A precipitação é interceptada, retida e redistribuída pelo dossel. Nas copas, a água evapora, cai como gotas grossas ou escorre pelos troncos, sofrendo alterações químicas durante o percurso. Em geral, de 10% a 30% da precipitação incidente é retida e evapora diretamente do dossel. Da água que atinge o solo, até 85% podem vir das gotas e até 30% podem escorrer dos troncos (Parker 1995). Em dias ensolarados a densidade de fótons que incide sobre o solo é usualmente menor que 20%. Em geral, menos de 2% da radiação fotossinteticamente ativa, no entanto, atinge o solo, sendo a maior parte desta atenuação ocorrida nos primeiros metros do dossel (Valladares *et al.* 2002).

O vento também influencia no microclima pela alteração da turbulência do ar, a grande responsável pelo transporte vertical de calor, vapor d'água e dióxido de carbono. Dentro das florestas a "mistura" do ar é pequena e os microclimas estáveis. Já a variação vertical da concentração de CO₂ deve-se primariamente ao consumo pela fotossíntese, ventilação no dossel, respiração vegetal e animal, além do liberado pelo solo. (Kira & Yoda 1989, Parker 1995).

A estrutura das árvores, divididas em fuste e copa, causa parte significativa da variação microclimática nas florestas. A copa intercepta luz, água e vento e diferentes angulações dos galhos e fuste propiciam diferenças nos substrato e estabelecimento das epífitas de tal forma que a ocorrência das epífitas, está relacionada à diferença estrutural dos forófitos (Brown 1990, Nieder *et al.* 2000, Kersten 2006).

Araújo *et al.* (2003) sugerem que a baixa frequência de bromélias em copas de árvores possa se dever a falta de aporte de sementes e sugere que a dinâmica de crescimento destas plantas na copa é distinta da encontrada no solo.

A preferência de espécies epifíticas por determinadas espécies de forófitos (Brown 1990, Kersten *et al.* 2009b), está associada à capacidade de retenção de umidade, composição química e morfologia da casca. Kernan & Fowler (1995) demonstraram que espécies epifíticas ocorriam com frequência diferente do esperado em determinadas texturas de casca. A capacidade de retenção de umidade pela casca, embora possa ser indiferente para epífitos adultos, influencia o estabelecimento dos jovens, para os quais pequenas quantidades de água são suficientes. Fatores como pH e presença ou ausência de determinadas substâncias (taninos, por exemplo) também podem ser decisivos no estabelecimento de determinadas espécies. A morfologia da casca (grau de rugosidade e descamação periódica) influencia o estabelecimento dos diásporos, a umidade e a quantidade de nutrientes (Benzing 1995). Dejean *et al.* (1995) afirmam que a associação entre epífitos e forófitos é determinada pela interação entre tipo de semente, modo de dispersão e tipo de casca. Para Callaway *et al.* (2002) a preferência por determinadas espécies de forófitos está associada, mas não diretamente relacionada à capacidade de retenção de umidade pela casca. Marinho Filho (1992) afirma que a ocorrência de floras diferenciadas sobre diferentes espécies de palmeiras está relacionada com as características dos próprios forófitos, como troncos lisos, bainhas velhas pendentes sobre o estipe e presença de espinhos.

Hernades-Rosas (2001) verificou que, para epífitas vasculares, forófitos bem ocupados representam ilhas de dispersão e sua abundância diminui, com a distância, nas árvores adjacentes. Afirma também que a redução no número de indivíduos epífitos pode ser influenciada pela direção e velocidade dos ventos além da forma e tamanho das sementes, algumas percorrendo maiores distâncias, outras se estabelecendo próximas à fonte de sementes. Ainda, o recrutamento depende da acessibilidade a um suporte adequado, pois pode ocorrer que, ao redor da fonte de propágulos, existam apenas espécies pouco propícias ao epifitismo dificultando o estabelecimento de novos espécimes.

Segundo Batty *et al.* (2001) a associação fungos-orquídeas-forófitos, pode ser a explicação mais plausível para as especificidades de ocorrência

relatadas para o grupo, da mesma forma que a distribuição específica de fungos no solo determina onde as Orchidaceae terrestres crescem.

Outros fatores, como o grau de exposição ou a arquitetura da árvore (Sillet 1999), são importantes no estabelecimento e no desenvolvimento diferenciado de espécies de epífitas. A borda da floresta pode influenciar o desenvolvimento das epífitas, tanto pela luminosidade, quanto pela menor umidade ou, ainda, pela maior incidência de vento, facilitando o transporte dos diásporos. O padrão de ramificação e disposição das folhas das árvores tem impacto sobre sua eficiência fotossintética (Valladares *et al.* 2002), interferindo possivelmente na distribuição das espécies epifíticas, maior quantidade de galhos e bifurcações apresentam-se como “condomínios” mais atraentes à flora dependente.

Flores-Palacios & Garcia-Franco (2006) afirmam existir relação positiva e linear entre o tamanho dos forófitos e a riqueza de epífitas que suportam. Concluem que a relação é válida tanto para determinadas espécies de forófitos, como para a comunidade arbórea como um todo. No Brasil, nem sempre esta relação é observada. Kersten (2001) avaliou a comunidade epífita de 10 espécies de forófito e em apenas três foi registrada correlação significativa entre porte da árvore e riqueza de epífitas; consideradas todas as espécies em conjunto, nenhuma relação foi observada.

A dinâmica de populações epífitas ainda é tópicamente pouco considerado em estudos científicos. Sabe-se, no entanto (Bonnet & Queiroz 2000), que a densidade de indivíduos e espécies está inversamente correlacionada ao grau de alteração dos ecossistemas florestais. Mondragón *et al.* (2004) observaram taxas de mortalidade de até 50% ao ano em espécie de *Tillandsia* sendo a floração a principal causa da morte, seguida por queda de galho/indivíduo e dano ao meristema apical. Nadkarni (1993) estudou a longevidade de epífitas após queda de galhos, e seus resultados indicaram que raramente um indivíduo sobrevive mais que 24 meses após a queda.

Callaway *et al.* (2001) sugerem que a estrutura e a diversidade das comunidades de epífitas que crescem em diferentes forófitos podem ser determinadas não apenas por características das árvores, mas também influenciadas pela interação entre as espécies epifíticas. Yeaton & Gladstone (1982) e Hietz & Hietz-Seifert (1995) relataram interações intra e interespecíficas que desviaram as frequências de ocorrência do aleatório. No primeiro relato, certas

espécies de orquídeas ocorriam frequentemente associadas, enquanto no segundo, quatro espécies de Orchidaceae eram quase sempre circundadas por outros indivíduos de sua própria espécie. Hazen (1966), no entanto, afirma que a distribuição das Bromeliaceae epífitas é aleatória. Em um dos poucos casos a descrever uma possível competição entre epífitas Marinho Filho (1992) afirmou que há inicialmente uma tendência de aumento do número de epífitas com o tamanho dos forófitos (palmeiras) que se reduz em indivíduos maiores possivelmente como resultado das interações entre as próprias epífitas.

Assim, pode-se dizer que os fatores ambientais que determinam a distribuição espacial da flora

epífita são o gradiente microclimático e as diferenças de substrato (causada pela alteração na forma, angulação e diâmetro das árvores) à medida que se sobe na coluna florestal.

A flora epífita sempre foi uma das características mais marcantes ao se descrever as florestas tropicais úmidas, desde os tempos de Martius (1875 - figura 6), são retratadas. Ajudando a compor a chamada “última fronteira da ciência” (Lowman 1995) as epífitas são um importantíssimo componente da diversidade biológica não só por sua riqueza em número de espécies e belezas cênica e específica, como também pela quantidade de nichos e abrigos para animais que ajudam a transformar as floresta da Mata Atlântica num dos ambientes mais ricos e exuberantes da face da terra.



Figura 6. Reproduzido da Flora Brasílica de Martius (1845). Ilustração de uma floresta atlântica no litoral de São Paulo de (Tab. physiognom. XXXV. Benj, Mary del. 18 Sept, 1836 - Fazenda Jundicuara nas proximidades do distrito de Ubatuba, província do Rio de Janeiro).
Figure 6. Drawing showing an Atlantic rain Forest on São Paulo seashore (Tab, physiognom. XXXV. Benj Mary del 18 sept, 1836 – Jundicuara farm, next to Ubatuba district, Rio de Janeiro Province) (reproduced from Martius 1845).

Literatura citada

- Aguiar, L.W., Citadini-Zanette, V., Martau, L. & Backes, A.** 1981. Composição florística de epífitos vasculares numa área localizada nos municípios de Montenegro e Triunfo, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, série Botânica* 28: 55-93.
- Angely, J.** 1955. Bromeliaceae Paranaenses. *Flora do Paraná*, v3. Instituto Paranaense de Botânica. Curitiba.
- Araujo, T.F., Sampaio, M.C. & Scarano, F.R.** 2003. Por que uma planta tipicamente epífita na mata atlântica é preferencialmente terrestre na restinga? ANAIS do VI Congresso de Ecologia do Brasil, Fortaleza, pp. 473-474.
- Bataghin, F.A., Fiori, A., & Toppa, R.H.** 2008. Efeito de borda sobre epífitos vasculares em Floresta Ombrófila Mista, Rio Grande do Sul, Brasil. *O Mundo da Saúde* 32: 329-338.
- Batty, A.L., Dixon, K.W., Brundrett, M.C. & Sivasithamparam, K.** 2001. Constraints to symbiotic germination of terrestrial orchid seeds in mediterranean woodland. *New Phytologist* 152: 511-520.
- Bennet, B. C.** 1986. Patchiness, diversity, and abundance relationships of vascular epiphytes, *Selbyana* 9: 70-75.
- Benzing, D. H.** 1990. Vascular epiphytes: general biology and related biota. Cambridge University Press Cambridge.
- Benzing, D. H.** 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana* 16: 159-168
- Benzing, D.H. & Friedman, W.E.** 1981. Mycotrophy: it's occurrence and possible significance among epiphytic Orchidaceae. *Selbyana* 5: 243-247.
- Benzing, D.H.** 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* 9: 23-43.
- Benzing, D.H.** 1987, Vascular epiphytism: Taxonomic participation and adaptative diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 182-204.
- Benzing, D.H. & Sheemann, J.** 1978. Nutritional piracy and host decline: a new perspective on the epiphyte-host relationship. *Selbyana* 2: 133-148.
- Bonnet, A. & Queiroz, M.H.** 2000. Considerações sobre bromélias epífitas como indicadoras de florestas degradadas. Unidade de Conservação ambiental Desterro, Ilha de Santa Catarina. Anais do II Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação, v.2. Trabalhos técnicos. Rede Nacional Pró unidades de Conservação e Fundação o Boticário de Proteção à Natureza, Curitiba.
- Bonnet, A.** 2009. Epífitos vasculares das florestas do Rio Tibagi, Paraná. Tese de Pós-Doutorado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Bonnet, A., Lavoranti, O.J., Curcio, G.R.** 2009. Epífitos vasculares no Corredor de Biodiversidade Araucária, bacia do rio Iguaçu, Paraná, Brasil. *Cadernos da Biodiversidade* 6: 49-70.
- Borgo M. & Silva S.M.** 2003. Epífitos vasculares em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26: 391-401.
- Borgo M., Petean, M. & Silva, S.M.,** 2002. Epífitos vasculares em um remanescente de floresta estacional semidecidual, município de Fênix, PR, Brasil. *Acta Biologica Leopoldinense* 24: 121-130.
- Breier, T.B.** 2005. O epifitismo vascular em florestas do sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Britez, R.M., Silva, S.M., Sousa, W.S & Motta, J.T.W.** 1995. Levantamento florístico em floresta ombrófila mista, São Mateus do Sul, Paraná, Brasil. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 38: 1147-1161.
- Brown, D.A.,** 1990. El epifitismo en las selvas montanas del Parque Nacional "El Rey" Argentina: Composición florística y patrón de distribución. *Revista de Biología Tropical* 38: 155-166.
- Buzatto, C.R., Severo, B.M.A. & Waechter, J.L.** 2008. Composição florística e distribuição ecológica de epífitos vasculares na Floresta Nacional de Passo Fundo, Rio Grande do Sul. *Iheringia, série Botânica* 63: 231-239.
- Callaway, R.M., Reinhart, K. O., Tucker, S. C. & Pennings, S.C.** 2001. Effects of epiphytic lichens on host preference of the vascular epiphyte *Tillandsia usneoides*. *Oikos* 94: 433-441.
- Carlsen, M.** 2000. Structure and diversity of the vascular epiphyte community in the overstory of a tropical rain forest in Surumoni, Amazonas State, Venezuela. *Selbyana* 21: 7-10.
- Castela, P.R. & Britez, R.M.** 2004. A floresta com Araucária no estado do Paraná. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

- Cervi, A.C. & Borgo, M.** 2007. Epífitos vasculares no Parque Nacional do Iguaçu, Paraná (Brasil). Levantamento preliminar. *Fontqueria* 55: 415-422.
- Cervi, A.C. & Dombrowski, L.T.D.** 1985. Bromeliaceae de um capão de floresta primária do Centro Politécnico de Curitiba (Paraná, Brasil). *Fontqueria* 9: 9-11.
- Cervi, A.C., Acra, L.A., Rodrigues, L., Train, S., Ivanchechen, S.L. & Moreira, A.L.O.R.** 1988. Contribuição ao conhecimento das epífitas (exclusive Bromeliaceae) de uma floresta de araucária do primeiro planalto paranaense. *Ínsula* 18: 75-82.
- Cervi, A.C., Von Linsingen, L., Hatschbach, G. & Ribas, O.S.** 2007. A Vegetação do Parque Estadual de Vila Velha, Município de Ponta Grossa, Paraná, Brasil. *Boletim do Museu Botânico Municipal*, 69: 1-52.
- Clark, K.L., Nadkarni, N.M., Scharfer, D. & Gholz, H.L.** 1998. Atmospheric deposition and net retention of ions by the canopy in a tropical montane forest, Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 14: 27-45.
- Claver, F.K., Alanis, J.R. & Caldis, D.O.** 1983. *Tillandsia* spp.: epiphytic weeds of trees and bushes. *Forest ecological management* 6: 367-372.
- Clements, M.A.** 1988. Orchid mycorrhizal associations. *Lindleyana* 3: 73-86.
- Colón, C.** 1977. Los cuatro viajes del Almirante y su testamento. Edição e prólogo de Ignacio B. Anzoátegui. Ed. Espasa-Calpe, Madrid.
- Coutinho, L.M.** 1965. Algumas informações sobre a capacidade rítmica diária da fixação e acumulação de CO₂ no escuro em epífitas e herbáceas terrestres da mata pluvial. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Botânica* 21: 397-408.
- Cruz-Angón, A. & Greenberg R.** 2005. Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *Journal of Applied Ecology* 42: 150-159.
- Cullings, K.W., Szaro, T.M. & Bruns, T.D.** 1996. Evolution of extreme specialization within a lineage of ectomycorrhizal epiparasites. *Nature* 379: 63-66.
- Custodio Filho, A.** 1989. Flora da Estação Biológica de Boracéia - listagem das espécies. *Revista do Instituto Florestal* 1: 161-199.
- Dejean, A., Olmsted, I. & Snelling, R.R.** 1995. Tree-Epiphyte-Ant relationship in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27: 57-70.
- Dislich, R. & Mantovani, W.** 1998. A flora de epífitas vasculares da reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira" (São Paulo, Brasil). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 17:1-83.
- Dittrich, V.A.O., Kozera, C. & Silva, S.M.** 1999. Levantamento florístico de epífitos vasculares no Parque Barigüi, Paraná, Brasil. *Iheringia, série Botânica* 52: 11-22.
- Dubuisson, J., Hennequin, S., Rakotondrainibe, F. & Schneider H.** 2003. Ecological diversity and adaptive tendencies in the tropical fern *Trichomanes* L. (Hymenophyllaceae) with special reference to climbing and epiphytic habits. *Botanical Journal of the Linnean Society* 142: 41-63.
- Dudgeon, W.** 1923. Succession of epiphytes in the *Quercus incana* forest at Landour, western Himalayas, preliminary note. *Journal of Indian Botanical Society* 3: 270-272.
- Edwards, P.J. & Grubb, P.J.** 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. *Journal of Ecology* 65: 963-969.
- Eggeling, W.J.** 1947. Observations on the ecology on Budongo Rain Forest, Uganda. *Journal of Ecology* 34: 20-87.
- Flores-Palacios, A. & García-Franco, G.** 2006. The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* 33: 323-330.
- Fontoura, T., Rocca, M.A., Schilling, A.C. & Reinert, F.** 2009. Epífitas da floresta seca da Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, sudeste do Brasil: relações com a comunidade arbórea. *Rodriguésia* 60: 171-185.
- Fontoura, T., Sylvestre, L.S., Vaz, A.M.S. & Vieira, C.M.** 1997. Epífitas vasculares, hemiepífitas e hemiparasitas da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In: H.C. Lima & R.R. Guedes-Bruni (eds.) Serra de Macaé de Cima: Diversidade florística e conservação da Mata Atlântica. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, pp. 89-101.
- Foster, R.B. & Hubbell, S.P.** 1990. The floristic composition of the Barro Colorado Island

- forest. In: A.H. Gentry (ed.), *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New Haven, pp. 85-98.
- Fraga, L.L., Silva, L.B. & Schmitt, J.L.** 2008. Composição e distribuição vertical de pteridófitas epifíticas sobre *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae), em Floresta Ombrófila Mista no sul do Brasil. *Biota Neotropica* 8: 123-129.
- Furman, T.E. & Trappe, J.M.** 1971. Phylogeny and ecology of mycotrophic achlorophyllous angiosperms. *Quarterly Review of Biology* 46: 219-225.
- Garcia, R.J.F. & Pirani, J.R.** 2005. Análise florística, ecológica e fitogeográfica do Núcleo Curucutu, Parque Estadual da Serra do Mar (São Paulo, SP), com ênfase nos campos junto à crista da Serra do Mar. *Hoehnea* 32: 1-48.
- García-Suárez, M.A., Rico-Gray, V. & Serrano, H.** 2003. Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, México. *Plant Ecology* 166: 207-215.
- Gentry, A.H.** 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 69: 557-593.
- Gentry, A.H. & Dodson C.H.** 1987a. Contribution of non trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156.
- Gentry, A.H. & Dodson C.H.** 1987b. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-223.
- Gonçalves, C.N. & Waechter, J.L.** 2003. Aspectos florísticos e ecológicos de epífitos vasculares sobre figueiras isoladas no norte da planície costeira do rio grande do sul. *Acta Botanica Brasilica* 17: 89-100.
- Gradstein, S.R.** 1992. The vanishing tropical rain forest as an environment for bryophytes and lichens. In: J.W. Bates & A.W. Farmer (eds.). *Bryophytes and Lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford, pp. 234-258.
- Grubb, P.J., Lloyd, J.R., Pennington, T.D & Whitmore, T.C.** 1963. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. *Journal of Ecology* 51: 567-601.
- Harley, J.L. & Smith, S.E.** 1983. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.
- Hauenstein, E., Gonzales, M., Peña-Cortés, F. & Muñoz-Pedreiros, A.** 2002. Clasificación y caracterización de la flora y vegetación de los Humedales de la costa de Tolten (IX Región, Chile). *Gayana Botánica* 59: 13-23.
- Hazen, W.E.** 1966. Analysis of spatial patterns in epiphytes. *Ecology* 47: 634-635.
- Helbsing, S., Riederer, M. & Zotz, G.** 2000. Cuticles of vascular epiphytes: Ancient barriers for water loss after stomatal closure? *Annals of Botany* 86: 765-769.
- Hernández-Rosas, J.I.** 2001. Ocupación de los portadores por epifitas vasculares en un bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 52: 292-303.
- Hertel, R.J.G.** 1949. Contribuição à ecologia de flora epifítica da serra do mar (vertente oeste) do Paraná. Curitiba, Tese de Livre Docência, Universidade do Paraná, Curitiba.
- Hertel, R.J.G.** 1950. Contribuição à ecologia de flora epifítica da serra do mar (vertente oeste) do Paraná. *Arquivos do Museu Paranaense* 8: 3-63.
- Hietz, P. & Hietz-Seifert, U.** 1995. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6: 487-498.
- Hoehne, F.C.** 1930. *Álbum de Orchidáceas brasileiras e o Orchidário do Estado de São Paulo*. Secretaria da Agricultura, Indústria e Comércio, São Paulo.
- Hoehne, F.C.** 1942. *Orchidaceae*. In: F.C. Hoehne (ed.). *Flora Brasilica* 12: 1-224.
- Hoehne, F.C.** 1949. *Iconografia de Orchidáceas do Brasil*. Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo, São Paulo.
- Hölscher, D., Köhler, L., Van Dijk, A.I.J.M. & Bruijnzeel, L.A.** 2004. The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Hydrology* 292: 308-322.
- Hosokawa, T.** 1950: Epiphyte-quotient. *Botanical Magazine of Tokyo* 63: 18-19.
- IBGE.** 2008. Mapa de Aplicação da Lei nº 11.428 de 2006. (Decreto n 6.660, de 21 de novembro de 2008, publicado no Diário Oficial da União de 24 de novembro de 2008). Ministério do Planejamento, Orçamento e Gestão, Instituto Brasileiro de Geografia e estatística, Brasília.
- Ibisch, P.L., Boegner, A., Nieder, J. & Barthlott, W.** 1996. How diverse are neotropical

- epiphytes? An analysis based on the "Catalogue of the flowering plants and Gymnosperms of Peru". *Ecotropica* 2: 13-28.
- Ivanauskas, N.M. & Rodrigues, R.R.** 2000. Florística e fitossociologia de remanescentes de floresta estacional decidual em Piracicaba, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23: 291-304.
- Janzen, D.H.** 1974. Epiphyte myrmecophyte in Sarawak: Mutualism through the feeding of plant by ants. *Biotropica* 6: 237-259.
- JBRJ.** 2009 Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Jabot - Banco de Dados da Flora Brasileira. <http://www.jbrj.gov.br/jabot> acesso em 06/2009.
- Johansson, D.** 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59: 1-136.
- Johansson, D.** 1977. Epiphytic orchids as parasites of their host trees. *American Orchid Society Bulletin* 46: 703-707.
- Johansson, D.** 1989. Vascular epiphytes in Africa. *In: H. Lieth & M.J.A. Werger (eds.) Ecosystems of the world, v. 14b: Tropical Rain Forest ecosystems.* Elsevier, Amsterdam, pp. 183-194.
- Kernan, C. & Fowler, N.** 1995. Different substrate use by epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: a source of guild structure. *Journal of Ecology* 83: 65-73.
- Kersten, R.A.** 2006. Epifitismo vascular na bacia do alto Iguaçu, Paraná. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Kersten, R.A. & Kuniyoshi, Y.S.** 2006. Epífitos vasculares na bacia do alto Iguaçu, Paraná – Composição florística. *Estudos de Biologia* 28: 55-71.
- Kersten, R.A. & Kuniyoshi, Y.S.** 2009. Conservação das florestas na bacia do alto Iguaçu, Paraná – Avaliação da comunidade de epífitas vasculares em diferentes estágios serais. *Floresta* 39: 51-66.
- Kersten, R.A. & Silva, S.M.** 2001. Composição florística e distribuição espacial de epífitas vasculares em floresta da planície litorânea da Ilha do Mel, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 213-226.
- Kersten, R.A. & Silva, S.M.** 2002. Florística e estrutura do componente epifítico vascular em Floresta Ombrófila Mista Aluvial do rio Barigüi, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 259-267.
- Kersten, R.A. & Silva, S.M.** 2005. Forística e estrutura de comunidades de epífitas vasculares da planície litorânea. *In: M.C.M. Marques & R.M. Britez (orgs.). História natural e conservação da Ilha do Mel.* Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Kersten, R.A. & Silva, S.M.** 2006. The floristic compositions of vascular epiphytes of a seasonally inundated forest on the coastal plain of Ilha do Mel Island, Brazil. *Revista de Biologia Tropical* 54: 935-942.
- Kersten, R.A., Kuniyoshi, Y.S. & Roderjan, C.V.** 2009a. Comunidade epífita em duas formações florestais do Rio São Jerônimo, Bacia do Rio Iguaçu, municípios de Guarapuava e Pinhão, Paraná. *Iheringia, série Botânica* 64: 33-43.
- Kersten, R.A., Borgo, M. & Silva, S.M.** 2009b. Diversity and distribution of vascular epiphytes in an insular Brazilian coastal forest. *International Journal of Tropical Biology* 57: 749-759.
- Kira, T. & Yoda, K.** 1989. Vertical stratification in microclimate. *In: H. Lieth & M.J.A. Werger (eds.). Ecosystems of the world, v. 14b: Tropical Rain Forest ecosystems.* Elsevier, Amsterdam, pp. 55-71.
- Kress, J.W.** 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9: 2-22.
- Labiak, P.H. & Prado, J.** 1998. Pteridófitas epífitas da Reserva Volta Velha, Itapoá – Santa Catarina, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 11: 1-79.
- Lange, A. & Moreira, F.M.S.** 2002. Detecção de *Azospirillum amazonense* em raízes e rizosfera de Orchidaceae e de outras famílias vegetais. *Revista Brasileira de Ciências do Solo* 26: 529-533.
- Laube, S. & Zotz, G.** 2003. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Functional Ecology* 17: 598-604.
- Lauer, W.** 1989. Climate and weather. *In: H. Lieth & M.J.A. Werger (eds.). Ecosystems of the world, v. 14b: Tropical Rain Forest ecosystems.* Elsevier, Amsterdam, pp. 7-53.
- Leake, J.R.** 1994. The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytologist* 127: 171-216.
- Lesica, P. & Antibus, R.** 1990. The occurrence of mycorrhizae in vascular epiphytes of two Costa Rican Rain Forest. *Biotropica* 22: 250-258.
- Lowman, M.D. & Wittman, P.K.** 1995. The last biological frontier? Advancements in research on forest canopies. *Endeavor* 19: 161-165

- Lowman, M.D.** 2009. Canopy research in the twenty-first century: a review of Arboreal Ecology. *Tropical Ecology* 50: 125-136.
- Lüttge, U.** 1989. Vascular epiphytes: setting the scene. *In: U. Lüttge (ed.). Ecological Studies* 79: Vascular plants as epiphytes. Springer-Verlag, New York, pp.1-12.
- Lüttge, U.** 2004. Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany* 93: 629-652.
- Madison, M.** 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2: 1-13.
- Mamede, M.C.H., Cordeiro, I. & Rossi, L.** 2001. Flora vascular da Serra da Juréia, Município de Iguape, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* 15: 63-124.
- Mantovani, W., Rodrigues, R.R., Rossi, L., Romaniuc Neto, S., Catharino, E.L.M. & Cordeiro, I.** 1990. A vegetação na Serra do Mar em Salesópolis - SP. *In: S. Watanabe (ed.). Anais do II Simposio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, função e manejo, Águas de Lindóia.* Academia de Ciências do Estado de São Paulo, São Paulo, pp. 348-384.
- Marinho Filho, J.S.** 1992. Ecologia e historia natural das interações entre palmeiras, epífitas e frugívoros na região do pantanal matogrossense. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Martcorena, C. & Quesada, M.** 1995. Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana Botanica* 42: 5-157.
- Martius, K.F.P.** 1845. *Flora brasiliensis: enumeratio plantarum in Brasília hactenus detectarum*, 2 ed. (1965). Springer-Verlag, New York.
- Menini Neto, L., Forzza, R. C. & Zappi, D.** 2009. Angiosperm epiphytes as conservation indicators in forest fragments: A case study from southeastern Minas Gerais, Brazil *Biodiversity and Conservation* 18: 3785-3807.
- Mirbel, C.F.B.** 1815. *Éléments de Physiologie Végétale et Botanique.* Magimel, Paris.
- Moffett, M.W.** 2000. What's "Up"? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica* 32: 569-596.
- Moller-Jorgensen, P. & León-Yáñez, S.** 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Mondragón, D., Durán, R., Ramírez, I. & Valverde, T.** 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 20: 189-200.
- Montaña, C., Dirzo, R. & Flores, A.** 1997. Structural parasitism of an epiphytic bromeliad upon *Cercidium praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. *Biotropica* 29: 517-521.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J.** 2000. Biodiversity Hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nadkarni, N.M. & Longino, J.T.** 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a Neotropical Montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 22: 286-289.
- Nadkarni, N.M. & Matelson, T.J.** 1989. Bird use of epiphyte resource in neotropical trees. *The Condor* 91: 891-907.
- Nadkarni, N.M.** 1981. Canopy Root: convergent evolution in rainforest nutrient cycle. *Science* 214: 1023-1024.
- Nadkarni, N.M.** 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica* 16: 249-256.
- Nadkarni, N.M.** 1986. An ecological overview and checklist of vascular epiphytes in the Monteverde cloud forest reserve, Costa Rica. *Brenesia* 24: 55-632.
- Nadkarni, N.M.** 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a Neotropical Montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 24: 24-30.
- Nadkarni, N.M.** 1993. Longevity of fallen epiphytes in a Neotropical Montane forest. *Ecology* 74: 265-269.
- Nadkarni, N.M.** 1994. Diversity of species and interaction in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist* 34: 70-78.
- Nadkarni, N.M., Matelson, T.J. & Haber, W.A.** 1995. Structural characteristics and floristic composition of a Neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 11: 481-495.
- Nadkarni, N.M., Parker, G.G., Rinker H.B. & Jarzen, D.M.** 2004. The nature of forest canopies. *In: M.D. Lowman & H.B. Rinker (eds.). Forest canopies.* Elsevier, Burlington, pp. 3-23.
- Nieder, J., Engwald, S. & Barthlott, W.** 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20: 66-75.

- Nieder, J., Engwald, S., Klawu, M. & Barthlott, W.** 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian rain forest (Surumoni crane plot) of southern Venezuela. *Biotropica* 32: 385-396.
- Nieder, J., Prosperí, J. & Michaloud, G.** 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* 153: 51-63.
- Oliveira, R.R.** 2004. Importância das bromélias epífitas na ciclagem de nutrientes da Floresta Atlântica. *Acta Botanica Brasilica* 18: 793-799.
- Olmsted, I. & Juárez, M.G.** 1996. Distribution and conservation of epiphytes on the Yucatan Peninsula. *Selbyana* 17: 58-70.
- Pabst, G.F.J. & Dungs, F.** 1975. *Orchidaceae Brasilienses*. Kurt Schmiersow, Hildesheim.
- Parker, G.G.** 1995. Structure and microclimate of forest canopies. In: M.D. Lowman & N.M. Nadkarni (eds.). *Forest canopies*. Academic Press, San Diego, pp. 73-106.
- Pellegrini, D.** 1998. *Terra Vermelha*. Editora Moderna, São Paulo.
- Peres, L.E.P., Mercier, H., Kerbauy, G.B. & Zaffari, G.R.** 1997. Níveis endógenos de AIA, citocininas e ABA em uma orquídea acaule e uma bromélia sem raiz, determinados por HPLC e ELISA. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 9: 169-176.
- Petean, M.P.** 2009. O componente epifítico vascular em Floresta Ombrófila Densa no litoral paranaense: análise florística, estrutural e de biomassa. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Petean, M.P.** 2003. Florística e estrutura dos epífitos vasculares em uma área de Floresta Ombrófila Densa Altomontana no Parque Estadual do Pico do Marumbi, Morretes, Paraná, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Piliackas, J.M., Barbosa, L.M. & Catharino, E.L.M.** 2000. Levantamento das epífitas vasculares do manguesal do Rio Picinguaba, Ubatuba, São Paulo. In: S. Watanabe (ed.). *Anais do Simpósio de Ecossistemas Brasileiros: Conservação, Academia de Ciências do Estado de São Paulo, São Paulo*, pp. 357-363.
- Pittendrigh, C.S.** 1948. The bromeliad-*Anopheles*-malaria complex in Trinidad. I - The bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.
- Poole, I. & Page, C.N.** 2000. A fossil fern indicator of epiphytism in a Tertiary flora. *New Phytologist* 148: 117-125.
- Ramírez, S.R., Gravendeel, B., Singer, R.B., Marshall, C.R. & Pierce, N.E.** 2007. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature* 448: 1042-1045.
- Rasmussen, H.N.** 2002. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Plant Soil* 244: 149-163.
- Real, L.** 1983. *Pollination biology*. Orlando Academic Press, Orlando.
- Reitz, R.** 1983. Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica. *Flora Ilustrada Catarinense*. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- Richard, P.W.** 1952. *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Richardson, K.A. & Currah, R.S.** 1995. The fungal community associated with the roots of some rain forest epiphyte on Costa Rica. *Selbyana* 16: 49-73.
- Rickson, F.** 1979. Absorption of animal tissue breakdown products into plant systems – the feeding of plant by ants. *American Journal of Botany* 66: 87-90.
- Rogalski, J.M. & Zanin E.M.** 2003. Composição florística de epífitos vasculares no estreito de Augusto César, Floresta Estacional Decidual do Rio Uruguai, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. 26: 551-556.
- Rousse, A.** 1994. Xeric bromeliads, *Journal of the Bromeliad Society* 44: 110-117.
- Ruinen J.** 1953. Epiphytosis. A second view on epiphytism. *Annales Bogorienses* 1: 101-157.
- Sanford, W.W.** 1968. Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in Southern Nigeria. *Journal of Ecology* 56: 697-705.
- Santos, A.C.L.** 2008. Composição florística e estrutura da comunidade de epífitas vasculares associadas a trilhas no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP, Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.
- Schimper, A.F.W.** 1884. Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. *Botanisches Centralblatt* 17: 192-389.
- Schimper, A.F.W.** 1888. *Die epiphytische Vegetation Amerikas*. Gustav Fischer, Jena.
- Schneider, H. & Kenrick, P.** 2001. An Early Cretaceous root-climbing epiphyte

- (Lindsaeaceae) and its significance for calibrating the diversification of polypodiaceous ferns. *Review of Palaeobotany and Palynology* 115: 33-41.
- Schütz-Gatti, A.L.** 2000. O componente epifítico vascular na Reserva Salto Morato, Guaraqueçaba, PR. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Schwartsburd, P. & Labiak, P.H.** 2007. Pteridófitas do Parque estadual de Vila-Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. *Hoehnea* 34: 159-209.
- Shuttleworth, W.J.** 1989. Micrometeorology of temperate and tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Ser. B.* 324: 299-334.
- Sillet, S.** 1999. Tree crown structure and vascular epiphyte distribution in *Sequoia sempervirens* rain forest canopies. *Selbyana* 20: 76-97.
- Silva, S.M., Britez, R.M., Sousa, W.S. & Motta, J.T.W.** 1997. Levantamento florístico de uma área de várzea do Rio Iguazu, São Mateus do Sul – Paraná – Brasil. *Curitiba. Arquivos de Biologia e Tecnologia* 40: 903-913.
- Smith, L.B.** 1962. Origins of the flora of Southern Brazil. *Contributions from the United States National Herbarium* 35: 215-249.
- Stancato G.C., Mazzafera P. & Buckeridge, M.S.** 2002. Effects of light stress on the growth of the epiphytic orchid *Cattleya forbesii* Lindl. '*Laelia tenebrosa* Rolfe. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 229-235.
- Tomazini, V.** 2007. Estrutura de epífitas vasculares e de forófitos em formação florestal ripária do Parque Estadual do Rio Ivinhema, Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Triana-Moreno, L.A., Garzón-Venegas, N.J., Sánchez-Zambrano, J. & Vargas, O.** 2003. Epífitas vasculares como indicadores de regeneración en bosques intervenidos de la amazonía Colombiana. *Acta Biológica Colombiana* 8: 31-42.
- Tropicos.** 2009 Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> (acesso em 06.2009).
- Tryon, R.M.** 1970. Development and evolution of ferns floras on oceanic islands. *Biotropica* 2: 76-84.
- Valladares, F., Skillman, J.B. & Percy, R.W.** 2002. Convergence in light capture efficiency among tropical Forest understory plants with contrasting crown architecture: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany* 89: 1275-1284.
- Varassin, I.G. & Sazima, M.** 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas na Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Professor Mello Leitão* 12: 57-70.
- Velloso H.P. & Calabria, P.V.** 1953. O problema ecológico vegetação-bromélias-anofelinos II. Avaliação quantitativa dos criadouros e das formas aquáticas dos anofelinos do subgênero *Kerteszia* nos principais tipos de vegetação do município de Brusque, estado de Santa Catarina. *Sellowia* 5: 7-35.
- Veloso, H.P., Fontana Júnior, P., Klein, R.M. & Siqueira-Jaccould, R.J.** 1956. Os anofelinos do sub-gênero *Kerteszia* em relação à distribuição das bromélias em comunidades florestas do município de Brusque, estado de Santa Catarina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 54: 1-86.
- Vieira, E.M. & Izar, P.** 1999 Interactions between aroids and arboreal mammals in the Brazilian Atlantic rainforest. *Plant Ecology* 145: 75-82.
- Waechter, J.L.** 1980. Estudo fitossociológico das orquídeas epifíticas da mata paludosa do Faxinal, Torres, Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Waechter, J.L.** 1986. Epífitos vasculares da mata paludosa do Faxinal, Torres, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, série Botânica* 34: 39-49.
- Waechter, J.L.** 1992. O epifitismo vascular na planície costeira do Rio Grande do Sul. São Carlos, Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- Waechter, J.L.** 1998a. Epifitismo vascular em uma floresta de restinga do Brasil Subtropical. *Revista Ciência e Natura* 20: 43-66.
- Waechter, J.L.** 1998b. Epiphytic orchids in eastern subtropical America. *Proceedings of the 15th World Orchid Conference. Naturalia Publications, Turriers*, pp. 332-341.
- Wallace, B. J.** 1989. Vascular epiphytism in Australo-Asia. *In: H. Lieth & M.J.A. Werger (eds.). Ecosystems of the world, v. 14b: Tropical Rain Forest ecosystems.* Elsevier, Amsterdam, pp. 261-282.
- Weaver, P.L.** 1972. Cloud moisture interception in the Luquilo mountains of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 12: 129-144.

- Went, F.W.** 1940. Soziologie der Epiphyten eines tropischen Regenwaldes. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 50: 1-98.
- Wolf, J.H.D.** 2005. The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, México. *Forest Ecology and Management* 212: 376-393.
- World Checklist of Selected Plant Families**, 2009. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew <http://www.kew.org/wcsp/> (acesso em 06.2009).
- Yeaton, R.I. & Gladstone, D.E.** 1982. The patterns of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* H.B.K.) in Guanacaste province, Costa Rica. *Biotropica* 14: 137-140.
- Zipparro V.B., Guilherme F.A.G., Almeida-Scabbia R.J. & Morellato L.P.C.** 2005. Levantamento florístico de floresta atlântica no sul do estado de São Paulo, Parque Estadual Intervales, base Saibadela. *Biota Neotropica* 5: 1-24.
- Zotz, G. & Hietz, P.** 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* 52: 2067-2078.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O. & Beltrano, M.J.** 2008. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 107: 102-114.