

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS**

**MARIA RITA PIERINI**

**EFEITOS DA URBANIZAÇÃO SOBRE A DIVERSIDADE DE EPÍFITAS  
VASCULARES: EVIDÊNCIAS DE HOMOGENEIZAÇÃO BIÓTICA**

**ALFENAS/MG**

**2025**

**MARIA RITA PIERINI**

**EFEITOS DA URBANIZAÇÃO SOBRE A DIVERSIDADE DE EPÍFITAS  
VASCULARES: EVIDÊNCIAS DE HOMOGENEIZAÇÃO BIÓTICA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, pela Universidade Federal de Alfenas.

Orientador: Prof. Dr. Flavio Nunes Ramos,  
Instituto: Instituto de Ciências da Natureza.

**ALFENAS/MG**

**2025**

Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal de Alfenas  
Biblioteca Central

Pierini, Maria Rita .

Efeitos da urbanização sobre a diversidade de epífitas vasculares :  
evidências de homogeneização biótica / Maria Rita Pierini. - Alfenas, MG,  
2025.

68 f. : il. -

Orientador(a): Flavio Nunes Ramos.

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) -  
Universidade Federal de Alfenas, Alfenas, MG, 2025.

Bibliografia.

1. Epifitismo. 2. Urbanização. 3. Diversidade Multi-escala. 4.  
Fragmentação Florestal. 5. Microclima. I. Ramos, Flavio Nunes, orient. II.  
Título.

**MARIA RITA PIERINI**

**VARIAÇÕES NA ALFA E BETA DIVERSIDADE DE EPÍFITAS VASCULARES EM  
RESPOSTA AO IMPACTO URBANO NO SUL DE MINAS GERAIS**

O(A) Presidente da banca examinadora abaixo assina a aprovação do Trabalho de Conclusão de Curso apresentado como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas pela Universidade Federal de Alfenas.

Aprovada em: 09 de dezembro de 2025

Prof. Dr. Flavio Nunes Ramos  
Universidade Federal de Alfenas

Assinatura:  Documento assinado digitalmente  
FLAVIO NUNES RAMOS  
Data: 15/12/2025 18:47:25-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Me. Matheus Lima de Araujo  
Universidade Federal de Goiás

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Samyra Gomes Furtado  
UniAcademia - Centro Universitário

## **AGRADECIMENTOS**

Primeiramente, agradeço à minha família pelo apoio incondicional, em especial aos meus pais, Ana e João, pelas tantas lutas e privações que enfrentaram para que eu pudesse realizar este sonho.

Quero expressar minha profunda gratidão ao meu orientador, Prof. Flavio, pelo apoio constante, pelos inúmeros aprendizados compartilhados e, sobretudo, por sempre se empenhar para viabilizar minha realização pessoal e profissional. Agradeço também aos colegas de laboratório, especialmente à Maria Gabriela, que tanto contribuíram para que fosse possível concluir este trabalho.

Finalmente, agradeço à UNIFAL pelo suporte e infraestrutura, bem como ao apoio financeiro do CNPq (processo 312281/2023-4) e da FAPEMIG.

## RESUMO

O crescimento das áreas urbanas provoca alterações profundas nos ecossistemas, fragmentando florestas e modificando microclimas, o que compromete a diversidade de espécies. Epífitas vasculares, altamente dependentes de condições microclimáticas estáveis, são especialmente sensíveis a esses distúrbios, tornando-se bioindicadoras da integridade ecológica. Este estudo avaliou os efeitos da urbanização sobre a riqueza, abundância e estrutura das comunidades de epífitas, comparando fragmentos florestais e árvores isoladas em áreas urbanas de Mococa (SP) e Pedralva (MG). Ao todo, 400 forófitos foram amostrados (200 por habitat em cada cidade), registrando-se as espécies de epífitas, suas respectivas famílias e abundâncias. A diversidade foi quantificada nas escalas alfa, gama e beta, e os dados foram analisados por meio de modelos lineares generalizados mistos bayesianos (GLMMs) no ambiente R. Foram registradas 90 espécies distribuídas em nove famílias. Orchidaceae foi a família com maior riqueza de espécies, enquanto Bromeliaceae apresentou a maior abundância. Nas cidades, embora a riqueza fosse menor, a abundância foi expressiva, dominada por poucas espécies, principalmente *Tillandsia recurvata*. Nos fragmentos, a riqueza e equitatividade foram maiores, com comunidades mais heterogêneas. A diversidade beta demonstrou que a rotatividade de espécies entre árvores urbanas é reduzida, evidenciando homogeneização biótica. Os resultados indicam que a urbanização simplifica as comunidades epifíticas, promovendo a hiperdominância de espécies tolerantes, enquanto os fragmentos preservam maior diversidade e complexidade estrutural. Assim, a conservação da flora epifítica urbana depende da proteção dos fragmentos remanescentes e do manejo de fatores locais que modulam os efeitos do filtro urbano.

Palavras-chave: Epifitismo; Urbanização; Diversidade Multi-escala; Fragmentação Florestal; Microclima.

## ABSTRACT

The expansion of urban areas causes profound changes in ecosystems, fragmenting forests and altering microclimates, which compromises species diversity. Vascular epiphytes, which depend heavily on stable microclimatic conditions, are especially sensitive to these disturbances and therefore serve as bioindicators of ecological integrity. This study evaluated the effects of urbanization on the richness, abundance, and community structure of epiphytes by comparing forest fragments and isolated trees in urban areas of Mococa (SP) and Pedralva (MG). In total, 400 phorophytes were sampled (200 per habitat in each city), recording epiphyte species, their respective families, and abundances. Diversity was quantified at the alpha, gamma, and beta scales, and the data were analyzed using Bayesian generalized linear mixed models (GLMMs) in R. A total of 90 species distributed across nine families were recorded. Orchidaceae was the family with the highest species richness, while Bromeliaceae showed the greatest abundance. In urban areas, although richness was lower, abundance was high and strongly dominated by a few species, particularly *Tillandsia recurvata*. In forest fragments, richness and evenness were higher, resulting in more heterogeneous communities. Beta diversity revealed that species turnover among urban trees is low, indicating biotic homogenization. The results show that urbanization simplifies epiphytic communities, promoting the hyperdominance of tolerant species, whereas forest fragments maintain greater diversity and structural complexity. Thus, the conservation of urban epiphytic flora depends on protecting remaining fragments and managing local factors that modulate the effects of the urban filter.

Keywords: Epiphytism; Urbanization; Multi-scale Diversity; Forest Fragmentation; Microclimate.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Ordenação por Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) da composição de espécies de epífitas vasculares em Mococa (SP) e Pedralva (MG).45

Figura 2 - Diversidade alfa de comunidades de epífitas em habitats urbanos (C) e fragmentos florestais (F).....47

Figura 3 - Diversidade gama (a-b) e beta (c-d) de comunidades de epífitas em habitats urbanos (C) e fragmentos florestais (F).....49

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Abundância de espécies de epífitas vasculares nas diferentes áreas das cidades de Mococa (SP) e Pedralva (MG).....	40
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

<b>ABNT</b>	-Associação Brasileira de Normas Técnicas
<b>CAPES</b>	-Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível
<b>DAP</b>	-Diâmetro à Altura do Peito
<b>FAPEMIG</b>	-Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais
<b>UNIFAL-MG</b>	-Universidade Federal de Alfenas
<b>UALF</b>	-Herbário da Universidade Federal de Alfenas

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>15</b>
<b>2</b>	<b>REVISÃO DE LITERATURA.....</b>	<b>17</b>
2.1	URBANIZAÇÃO E IMPACTOS SOBRE OS ECOSSISTEMAS.....	17
2.2	IMPACTOS SOBRE A DIVERSIDADE: FRAGMENTAÇÃO E PERDA DE HABITAT.....	18
<b>2.2.1</b>	<b>Cidades com Filtro Ambiental.....</b>	<b>19</b>
2.3	ESTUDOS SOBRE BIODIVERSIDADE.....	21
2.4	ANÁLISE DE DIVERSIDADE MULTI ESCALA .....	21
<b>2.4.1</b>	<b>Diversidade <math>\alpha</math>, <math>\gamma</math> e <math>\beta</math> .....</b>	<b>22</b>
<b>2.4.2</b>	<b>Contexto Urbano.....</b>	<b>24</b>
2.5	EPÍFITAS VASCULARES.....	24
<b>2.5.1</b>	<b>Adaptação a Estresses Ambientais.....</b>	<b>25</b>
<b>2.5.2</b>	<b>Respostas a Alterações de Habitat.....</b>	<b>26</b>
<b>2.5.3</b>	<b>Dispersão e Colonização em Ambientes Urbanos.....</b>	<b>27</b>
	<b>CAPÍTULO 1 - CONSERVAÇÃO DE EPÍFITAS EM PAISAGENS URBANIZADAS: O PAPEL CRÍTICO DOS FRAGMENTOS FLORESTAIS .....</b>	<b>29</b>
<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>31</b>
<b>2</b>	<b>METODOLOGIA.....</b>	<b>33</b>
2.1	ÁREA DE ESTUDO.....	33
2.2	COLETA DE DADOS.....	33
2.3	CARACTERIZAÇÃO DA COMUNIDADE E COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES.....	34
2.4	CÁLCULO DAS MÉTRICAS DE DIVERSIDADE.....	35
2.5	ANÁLISE ESTATÍSTICA: MODELAGEM BAYESIANA.....	35
<b>2.5.1</b>	<b>Modelagem da Alfa Diversidade (Riqueza).....</b>	<b>35</b>
<b>2.5.2</b>	<b>Modelagem da Beta Diversidade.....</b>	<b>36</b>
<b>2.5.3</b>	<b>Ajuste e Validação dos Modelos.....</b>	<b>36</b>
2.6	ANÁLISE DE GAMA DIVERSIDADE.....	36
<b>3</b>	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>37</b>

3.1	DIVERSIDADE.....	37
3.2	DIVERSIDADES EM DIFERENTES ESCALAS.....	45
<b>3.2.1</b>	<b>Diversidade Alfa .....</b>	<b>45</b>
<b>3.2.2</b>	<b>Diversidade Gama.....</b>	<b>49</b>
<b>3.2.3</b>	<b>Diversidade Beta.....</b>	<b>51</b>
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>52</b>
4.1	PADRÕES GERAIS: O FILTRO ECOLÓGICO URBANO.....	52
4.2	PARTICULARIDADES LOCAIS: HOMOGENEIDADE E HETEROGENEIDADE DAS COMUNIDADES.....	53
4.3	DINÂMICA MULTI-ESCALA: DO FILTRO LOCAL À HOMOGENEIZAÇÃO REGIONAL.....	54
4.4	HETEROGENEIDADE DA PAISAGEM E A SÍNDROME DA HOMOGENEIZAÇÃO.....	56
<b>5</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>57</b>
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>58</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

O aumento crescente das áreas urbanas tem provocado transformações profundas nos ecossistemas naturais, principalmente devido à fragmentação de florestas e à conversão de grandes massas contínuas de vegetação em pequenos remanescentes isolados. Esse processo altera a paisagem e compromete a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas naturais, resultando em perda de habitat, alterações microclimáticas e declínio severo da biodiversidade (Arroyo-Rodríguez, 2020; Peres, 2006). As áreas urbanizadas frequentemente apresentam altos níveis de poluição atmosférica, hídrica e do solo, além de maior temperatura, baixa umidade e intensas perturbações antrópicas, dificultando a regeneração da vegetação e a manutenção de condições ambientais adequadas para a flora nativa (Uttara *et al.*, 2012; Chase *et al.*, 2020).

Dentre os organismos mais sensíveis às mudanças ambientais estão as epífitas vasculares, plantas que crescem sobre outras sem parasitá-las, e que representam aproximadamente de 10% da diversidade de plantas vasculares (Zotz *et al.*, 2021). As epífitas dependem de microhabitats específicos, com alta umidade, luminosidade moderada e estabilidade climática, sendo particularmente vulneráveis a distúrbios que afetam a estrutura da vegetação e o microclima (Clay, 1990; Elias, 2021). Essas plantas desempenham funções ecológicas fundamentais, como retenção de água e nutrientes, oferta de alimento e abrigo para invertebrados, aves e pequenos mamíferos, além de contribuir para a complexidade estrutural dos ecossistemas (Bataghin *et al.*, 2010).

Em ambientes urbanos, a intensa modificação dos habitats reduz a disponibilidade e diversidade de forófitos, árvores que servem de suporte para plantas epífitas, aumenta a exposição solar, altera a umidade do ar e introduz poluentes que afetam diretamente a sobrevivência das epífitas. Como consequência, observa-se uma substituição das espécies especializadas por espécies generalistas, tolerantes a estresse e, por vezes, exóticas (Norden & Appelqvist, 2013; Alvim, Furtado e Menini Neto, 2021). Esse processo leva à homogeneização da flora epifítica e à perda de espécies raras ou endêmicas. Estudos têm demonstrado que as comunidades epifíticas em áreas urbanas apresentam menor riqueza e são dominadas por poucas espécies amplamente distribuídas (Becker, 2017; Silva & Ribeiro, 2020).

Devido à sua sensibilidade ambiental e forte dependência de condições microclimáticas, as epífitas são reconhecidas como bioindicadores da integridade ecológica de florestas e áreas verdes urbanas (Bataghin *et al.*, 2010; Becker, 2017). No entanto, a maioria dos estudos ainda se concentra em áreas de floresta contínua ou em parques urbanos bem conservados, havendo uma escassez de trabalhos que comparem diretamente a diversidade epifítica entre fragmentos florestais e árvores isoladas em ambientes urbanos, especialmente em regiões de média altitude como o Sul de Minas Gerais. Essa lacuna dificulta a compreensão dos efeitos reais da urbanização sobre a diversidade local (alfa diversidade) e limita a proposição de políticas de manejo urbano voltadas à conservação da flora epifítica nativa.

## 2 REVISÃO DE LITERATURA: SEÇÃO PRIMÁRIA

### 2.1 URBANIZAÇÃO E IMPACTOS SOBRE OS ECOSISTEMAS

As áreas urbanas devem crescer significativamente nas próximas décadas, influenciadas pela crescente população nas cidades e pela inevitável necessidade de moradias e infraestrutura para acomodar essas pessoas. Segundo projeções das Nações Unidas, a população mundial vivendo nas cidades deve aumentar de 50% (em 2020) para aproximadamente 70% até 2050.

O processo de urbanização está intimamente ligado à transformação do território, alterando profundamente a paisagem. A expansão urbana, muitas vezes incentivada por políticas públicas e pela construção de empreendimentos imobiliários e de infraestrutura, intensifica esse processo ao promover a remoção de vegetação nativa e a degradação dos ecossistemas naturais. (Tilahun, Gashu & Shiferaw, 2022). A urbanização também reconfigura o espaço urbano ao promover a formação de subcentros e a descentralização das atividades, exigindo a expansão das áreas periféricas das cidades (Wang, Shi & Zhou, 2020). Essa expansão, quando conduzida sem planejamento adequado, resulta em alterações profundas na cobertura vegetal, na dinâmica ecológica e no uso do solo, intensificando a degradação ambiental e ampliando os impactos sobre os ecossistemas urbanos (Wang, Shi & Zhou, 2020; Silva, Da Silva & Santos, 2018).

Tais transformações alteram de forma substancial as condições ambientais locais, incluindo mudanças nos regimes de chuva. A remoção da vegetação original favorece o aumento da temperatura e reduz a velocidade do vento, cuja circulação passa a ser desviada pelas estruturas urbanas implantadas (De Souza *et al.*, 2023; Carrillo-Niquete *et al.*, 2022). A ausência de árvores nesses ambientes também intensifica a incidência de radiação solar sobre as superfícies, amplificando o aquecimento local (Carrillo-Niquete *et al.*, 2022), especialmente porque materiais sintéticos utilizados nas construções, como cimento, concreto e pavimento, possuem alta capacidade de absorção térmica e baixa eficiência na dissipação de calor (Silva, Da Silva & Santos, 2018). Ademais, a expansão de superfícies impermeáveis e mais secas reduz a umidade disponível para a evapotranspiração natural do solo (Palafox-Juárez *et al.*, 2021). Em conjunto, esses fatores contribuem diretamente para a formação de ilhas de calor, fenômeno que sustenta temperaturas elevadas

por longos períodos e agrava a qualidade do ar nas áreas urbanizadas (Carrillo-Niquete *et al.*, 2022).

A poluição atmosférica constitui um importante risco aos ecossistemas urbanos, pois poluentes provenientes de atividades industriais, combustão de combustíveis fósseis e poeira podem intoxicar diversos organismos (Masri, Kang & Koutrakis, 2015). Estudos mostram, por exemplo, que a bromélia atmosférica *Tillandsia recurvata* acumula metais pesados associados ao intenso tráfego urbano, evidenciando a influência direta das emissões veiculares na contaminação ambiental (Piazzetta, Ramsdorf & Maranhão, 2019).

A baixa prioridade atribuída às áreas verdes, espaços dentro das cidades com presença de vegetação, como parques, praças e fragmentos florestais, faz com que a vegetação remanescente seja insuficiente para sustentar os serviços ecossistêmicos, sobretudo porque a vegetação urbana é continuamente exposta a estressores ambientais. Embora as reservas florestais presentes no ambiente urbano desempenhem funções regulatórias essenciais, como a filtragem de ruídos e poluentes, o sequestro de carbono e a manutenção de microclimas (Puplampu & Boafo, 2021), muitas dessas áreas encontram-se ameaçadas pela elevada concentração de poluentes. Tal contaminação decorre, em grande parte, da deposição irregular de resíduos sólidos nestas áreas verdes, comumente localizados próximos a corpos d'água, intensificando os impactos negativos nesses ecossistemas, o que intensifica os impactos negativos sobre esses ecossistemas (Silva, Da Silva & Santos, 2018). Os produtos de decomposição, líquidos ou semissólidos, podem ser facilmente lixiviados, contaminando o solo e os recursos hídricos (Ramalho & De Fátima Martins, 2022; De Souza *et al.*, 2023).

Assim como os demais espaços verdes, as árvores distribuídas ao longo das vias urbanas desempenham papel fundamental, pois fornecem sombra, reduzem a temperatura ambiente e melhoram os microclimas urbanos, contribuindo também para a qualidade do ar (Kumar *et al.*, 2024). Apesar de estarem se tornando cada vez mais raras, essas árvores continuam essenciais para o conforto térmico, uma vez que auxiliam na mitigação das ilhas de calor e na manutenção de importantes serviços ecossistêmicos (Puplampu & Boafo, 2021).

## 2.2 IMPACTOS SOBRE A DIVERSIDADE: FRAGMENTAÇÃO E PERDA DE

## HABITAT

A fragmentação é o processo pelo qual uma grande área contínua de habitat é reduzida em remanescentes menores e isolados, separados por uma matriz de uso do solo distinta (Fahrig *et al.*, 2019). Esse processo reduz a área total do ecossistema ou da cobertura vegetal, tornando o ambiente progressivamente inadequado para as espécies que nele vivem e causando, em consequência, uma perda de habitat (Saunders, Hobbs & Margules, 1991).

A expansão urbana constitui uma das pressões antrópicas mais severas tanto para a perda quanto para a fragmentação de habitats, uma vez que envolve a remoção de áreas naturais contínuas para a construção de infraestrutura urbana. Os pequenos fragmentos remanescentes tornam-se circundados por uma matriz altamente hostil às espécies desses ambientes, especialmente àquelas com elevado grau de endemismo (Simkin *et al.*, 2022; Hidalgo-Mihart & Sosa-Escalante, 2025).

As alterações nas características locais das cidades, decorrentes da supressão da vegetação natural, estão diretamente relacionadas a impactos sobre a biodiversidade, tanto pelo desaparecimento de espécies sensíveis às condições urbanas quanto pelas mudanças na composição das comunidades (De Barros Ruas, Costa & Bered, 2022). Modificações nos habitats urbanos estão associadas à extinção de espécies vulneráveis ao aumento da temperatura, favorecendo a presença de espécies tolerantes e generalistas e, conseqüentemente, promovendo a homogeneização biótica (De Barros Ruas, Costa & Bered, 2022). A redução das características funcionais das comunidades, ou seja, de traços dos organismos que afetam sua sobrevivência, e que influenciam processos ecológicos e o funcionamento dos ecossistemas, indicam menor eficiência no uso de recursos, o que, em um ambiente já limitado e hostil como o urbano, representa um risco significativo à manutenção da biodiversidade (De Barros Ruas, Costa & Bered, 2022; Rosenfield & Müller, 2020).

### **2.2.1 Cidades com Filtro Ambiental**

A urbanização reduz a disponibilidade de habitat e atua como um forte filtro ambiental, selecionando as espécies capazes de persistir diante de condições abióticas extremas, como calor intenso, baixa umidade, poluição e superfícies

impermeáveis. Esse processo elimina grande parte das espécies sensíveis e favorece aquelas com características funcionais adaptadas aos estressores urbanos, contribuindo para a homogeneização das comunidades e para a redução da diversidade beta em áreas altamente perturbadas (Aronson *et al.*, 2016; Landeros-López *et al.*, 2025; Becker *et al.*, 2015; Alvim, Furtado e Menini Neto, 2021). A própria composição arbórea das cidades, frequentemente dominada por espécies exóticas cultivadas, baixa diversidade e grande abundância restringe as interações entre as espécies, pela perda de substratos apropriados, intensificando os filtros ambientais (Aronson *et al.*, 2016).

Ao funcionarem como ilhas de calor, as cidades criam condições térmicas extremas, alterando padrões de distribuição e favorecendo apenas espécies com traços adaptativos específicos (Cabon *et al.*, 2024). Nesses ambientes, tornam-se vantajosas estratégias funcionais como tolerância fisiológica ao estresse hídrico e térmico, capacidade de uso eficiente de recursos, estruturas especializadas para captação de água e nutrientes, metabolismo flexível (como CAM), além de elevada plasticidade fenotípica. Como resultado, as comunidades urbanas tendem a ser compostas por espécies que compartilham estratégias ecológicas convergentes, especialmente alta tolerância ao estresse hídrico e térmico, um cenário que explica a predominância de espécies resistentes, como bromélias epífitas do gênero *Tillandsia*, em detrimento de espécies dependentes de microclimas amenos (Landeros-López *et al.*, 2025; Cabon *et al.*, 2024; Campbell-Staton *et al.*, 2020; Miranda *et al.*, 2020).

Além de filtrarem espécies sensíveis, as cidades também favorecem o sucesso das espécies mais tolerantes, uma vez que a competição é drasticamente reduzida (Cadotte *et al.*, 2017). Com poucos competidores e recursos urbanos relativamente abundantes, como luz, recursos nutritivos e muitos ambientes para colonização, essas espécies resilientes conseguem se expandir rapidamente. Assim, suas adaptações somadas à baixa competição explicam sua hiperdominância e contribuem para a homogeneização das comunidades urbanas (Rivest e Kharouba, 2024).

Além disso, o crescimento urbano favorece o estabelecimento de espécies não nativas e potencialmente invasoras, uma vez que a dispersão mediada pelo ser humano e as condições ambientais homogêneas das cidades criam oportunidades para que essas espécies se estabeleçam e se tornem dominantes (Aronson *et al.*,

2016; Potgieter *et al.*, 2024; Dylewski *et al.*, 2023). Em muitos casos, tais espécies exóticas competem com as nativas, alteram a estrutura das comunidades e reforçam ainda mais os processos de filtragem, levando a formação de comunidades funcionalmente similares (Milanović *et al.*, 2021).

### 2.3 ESTUDOS SOBRE BIODIVERSIDADE

Diante desse cenário, compreender como a biodiversidade responde às transformações urbanas é essencial para avaliar seus impactos ecológicos. A urbanização altera processos ecológicos, interações e a estrutura das comunidades, além de promover perda e homogeneização de espécies. Estudos de biodiversidade em áreas urbanas ajudam a identificar grupos sensíveis ou tolerantes às mudanças e orientam ações de conservação e planejamento urbano sustentável.

As modificações nas condições do habitat criam uma matriz hostil, caracterizada por áreas secas e solo compacto e impermeável, o que favorece o aumento da abundância de alguns táxons específicos, mesmo diante de uma diminuição significativa da riqueza (Szabó *et al.*, 2023). As espécies oportunistas, dotadas de adaptações que lhes permitem resistir às condições desfavoráveis das cidades e com hábitos alimentares generalistas, são fortemente favorecidas nesse ambiente, devido à disponibilidade de recursos e à baixa competição por eles (Szabó *et al.*, 2023).

Para as comunidades vegetais, devido à alta plasticidade fenotípica e ao potencial de adaptação às perturbações antrópicas, algumas espécies vegetais podem ser favorecidas pela proximidade aos centros urbanos (De Barros Ruas, Costa e Bered, 2022). Essas paisagens modificadas também favorecem a invasão biológica por espécies não nativas, que muitas vezes competem com as espécies nativas pelos recursos limitados (De Barros Ruas, Costa e Bered, 2022).

### 2.4 ANÁLISE DE DIVERSIDADE MULTI ESCALA

A análise de espécies em diferentes escalas espaciais e temporais é essencial porque os processos ecológicos que estruturam as comunidades variam

conforme a escala considerada. Como destacado por Wiens (1989), diferentes escalas revelam padrões distintos que influenciam a distribuição, abundância e dispersão das espécies, a qual não seriam detectados se apenas um nível de observação fosse utilizado. Assim, estudos multiescalares buscam comparar padrões entre pontos que se relacionam de forma arbitrária em um gradiente espacial ou temporal, permitindo compreender como os processos mudam com a escala.

Kotliar e Wiens (1990) destacam a importância de estudos empíricos que não estejam restritos a uma única escala específica, analisando as respostas dos organismos em diferentes contextos. Os autores afirmam também que organismos percebem e respondem à heterogeneidade ambiental de formas diferentes conforme seu tamanho, mobilidade e capacidade sensorial. Organismos menores e menos móveis tendem a perceber maior heterogeneidade, enquanto organismos maiores ou mais móveis percebem o ambiente como mais homogêneo. Além disso, cada organismo responde apenas às escalas espaciais que estão dentro de sua capacidade de percepção, o que determina se ele detectará ou não mudanças nas manchas de habitat (Kotliar & Wiens, 1990).

#### **2.4.1 Diversidade $\alpha$ , $\gamma$ e $\beta$**

A diversidade alfa ( $\alpha$ ) pode ser definida como a diversidade de espécies, ou as mudanças nessa diversidade, em um único sítio, como um habitat ou fragmento (Blowes *et al.*, 2024). A diversidade gama ( $\gamma$ ) corresponde à diversidade combinada, ou seja, à diversidade total de espécies em vários sítios locais, englobando múltiplas comunidades ( $\alpha$ -diversidade) (Blowes *et al.*, 2024). Por fim, Blowes *et al.* (2024) definem a diversidade beta ( $\beta$ ) como a variação na composição de espécies entre diferentes sítios locais, ou em uma paisagem. A diversidade beta pode ser interpretada por meio de índices de substituição de espécies, nos quais valores baixos indicam homogeneização da comunidade e valores altos indicam diferenciação. Quando, ao longo do tempo, as diversidades  $\alpha$  e  $\gamma$  não se mantêm estáveis, a diversidade  $\beta$  também se altera de maneira similar (Blowes *et al.*, 2024).

Blowes *et al.* (2024) demonstram que, em ambientes antropizados, as modificações de biodiversidade variam conforme a escala analisada, ou seja, as perdas de diversidade não ocorrem de forma uniforme. A homogeneização biológica,

processo na qual as comunidades ficam mais semelhantes entre si, tende a acontecer mais frequentemente devido ao aumento da diversidade local ( $\alpha$ -diversidade) do que por reduções na diversidade regional ( $\gamma$ -diversidade). Esse processo costuma vir acompanhado por diminuição da  $\beta$ -diversidade, que mede as diferenças entre localidades.

As perturbações humanas ocorrem de maneira heterogênea dependendo da escala comprometida, de forma que, podem tanto reduzir  $\beta$ -diversidade (promovendo homogeneização) quanto aumentá-la (gerando diferenciação) (Blowes *et al.*, 2024). Após a perda inicial de espécies decorrente das ações humanas, diversos fragmentos acabam sendo rapidamente ocupados por espécies generalistas que chegam por dispersão. Frequentemente observa-se que a diversidade alfa (local) pode se manter alta devido à invasão de generalistas, enquanto a diversidade beta (diferenças entre locais) cai drasticamente, indicando homogeneização biótica, pois essas espécies tolerantes passam a dominar vários fragmentos ao mesmo tempo. Assim, embora cada fragmento isoladamente mantenha um número razoável de espécies, eles se tornam muito semelhantes entre si, reduzindo a variação composicional entre áreas (Chase *et al.*, 2020).

Nesse contexto, espécies mais sensíveis às perturbações humanas tendem a permanecer restritas a áreas naturais sob proteção. Nesses ambientes, pode ocorrer um aumento consistente no número de espécies, tanto em escala local (alfa-diversidade –  $\alpha$ ) quanto regional (gama-diversidade –  $\gamma$ ) (Blowes *et al.*, 2020). Por outro lado, espécies menos sensíveis sofrem menor pressão e tornam-se abundantes principalmente em ambientes de alto impacto antrópico.

Essa diferença no comportamento das espécies entre áreas protegidas e degradadas ajuda a explicar por que, embora a abundância esteja relacionada à sobrevivência das espécies em diferentes locais, a variação no número de indivíduos contribui muito pouco para a riqueza de espécies de modo geral (Blowes *et al.*, 2020). Ambientes naturais bem preservados apresentam equitabilidade significativamente maior do que áreas submetidas a pressões antrópicas. Nesses ecossistemas, as dinâmicas ecológicas são mantidas, resultando em uma distribuição mais equilibrada das abundâncias, uma vez que não ocorre a dominância de poucas espécies. Além disso, a ocorrência de espécies sensíveis em locais mesmo sob níveis parciais de proteção, estão associadas a um aumento da diversidade beta, indicando uma reversão da homogeneização taxonômica e maior

rotatividade entre espécies raras e comuns (Blowes *et al.*, 2020).

### 2.3.2 Contexto Urbano

A perda de habitat em matrizes classificadas como severas, tal como a urbana, apresentam declives mais acentuados de biodiversidade do que matrizes menos severas, que apresentam declives menos pronunciados. As características das matrizes mais distintas dos habitats de interesse, como as áreas verdes nas cidades, atuam como fator-chave na degradação dos habitats, acentuando os efeitos de perda de biodiversidade e das mudanças na composição de espécies (Chase *et al.*, 2020).

Diante desses efeitos, no contexto urbano, espera-se que a diversidade beta seja reduzida, enquanto a diversidade alfa tende a aumentar, uma vez que as espécies capazes de tolerar as condições adversas típicas desses ambientes, como seca, altas temperaturas e contaminação, colonizam de forma generalizada todos os habitats disponíveis (Blowes *et al.*, 2024; Chase *et al.*, 2020). Além disso, a ampla disponibilidade de locais para colonização e a baixa intensidade das pressões competitivas favorecem a dominância de espécies generalistas sob níveis reduzidos de equitatividade, resultando em comunidades nas quais poucas espécies ocorrem em abundâncias elevadas (Blowes *et al.*, 2020).

## 2.5 EPÍFITAS VASCULARES

As epífitas vasculares são plantas que crescem sobre outras plantas, principalmente árvores, utilizando-as como suporte físico, sem parasitá-las. Muitas espécies passam todo o seu ciclo de vida sem contato com o solo, obtendo água e nutrientes diretamente da chuva e da matéria orgânica acumulada nos troncos e galhos (Benzing, 1990; Kress, 1989). A estratégia de epifitismo permite a estas plantas acesso ao dossel, com maior disponibilidade de luz, um recurso limitante no sub-bosque (Benzing, 1990)

Essas plantas são amplamente utilizadas como modelo de estudo em ecologia e conservação porque apresentam características ecológicas únicas que as

tornam particularmente sensíveis e informativas para compreender processos ambientais (Krömer; García-Franco; Toledo-Aceves, 2014). Por não manterem contato direto com o solo, dependem exclusivamente das condições microambientais e da disponibilidade de recursos, como substratos adequados para fixação, luminosidade, temperatura e umidade apropriadas.

Os desequilíbrios ambientais característicos dos ambientes urbanos exercem impactos significativos sobre essas espécies vegetais. A ocorrência de desmatamento e fragmentação, bem como de poluição atmosférica, alterações microclimáticas (como temperatura, umidade e vento) e mudanças na estrutura do dossel, compromete a permanência de diversas espécies epifíticas nesses ambientes (Krömer *et al.*, 2025; Besi *et al.*, 2023; Becker; Linden; Schmitt, 2017; Menini Neto *et al.*, 2020).

Esses impactos são particularmente preocupantes porque as epífitas desempenham funções ecossistêmicas fundamentais: aumentam a complexidade estrutural do dossel, retêm água e nutrientes, fornecem abrigo para invertebrados, anfíbios e pequenos vertebrados, além de influenciarem diretamente os fluxos hidrológicos e de nutrientes (Krömer *et al.*, 2025).

### **2.5.1 Adaptação a Estresses Ambientais**

Para sobreviver no dossel das florestas, as epífitas evoluíram características fisiológicas que lhes permitem absorver água e nutrientes sem contato com o solo (Benzing, 1990). A captação de nutrientes pelas epífitas é auxiliada por diferentes estruturas morfológicas, cada uma com função específica: os fitotelmatas são cavidades formadas pelas folhas ou pela base das plantas que acumulam água e matéria orgânica (Zotz; Thomas, 1999). Os arranjos foliares capturam serapilheira, poeira e outros materiais que se decompõem e liberam nutrientes (Zona; Christenhusz, 2015). O velame radicular das orquídeas é um tecido esponjoso que reveste as raízes aéreas e permite rápida absorção de água e nutrientes. A estrutura e espessura do velame influenciam diretamente a eficiência de absorção e proteção contra radiação UV (Zotz & Hietz, 2001; Chomicki *et al.*, 2015).

Os tricomas das bromélias são estruturas especializadas na superfície das folhas que, além de absorver água, também reduzem a perda hídrica em ambientes

secos (Leroy *et al.*, 2016; Herppich *et al.*, 2019) Esses mecanismos se somam ao metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), um tipo de fotossíntese altamente eficiente na economia de água que é essencial para a sobrevivência de muitas epífitas em condições limitantes (Zotz; Hietz, 2001; Silvera *et al.*, 2009). Tais adaptações fisiológicas e morfológicas estão diretamente relacionadas à resistência à escassez hídrica e ao suporte a variações microclimáticas.

Essa resistência torna-se particularmente relevante no contexto urbano, onde “a cidade funciona como um deserto de concreto”: quente, seco e sujeito a fortes variações microclimáticas. Epífitas que evoluíram no dossel florestal, um ambiente naturalmente mais iluminado e seco, possuem ferramentas adaptativas, como CAM e tricomas especializados, que lhes permitem persistir nesses cenários urbanos hostis (Silvera *et al.*, 2009; Zotz; Andrade; Einzmann, 2023). Em contraste, epífitas típicas de sub-bosque, dependentes de alta umidade e baixa luminosidade, não toleram essas condições e desaparecem (Landeros-López *et al.*, 2025).

### **2.5.2 Respostas a Alterações de Habitat**

As expansões humanas voltadas à construção de infraestrutura avançam sobre as florestas, resultando na formação de um mosaico complexo de manchas de vegetação e árvores isoladas distribuídas pelo ambiente urbano. (Krömer *et al.*, 2025). Evidências mostram que, devido à alta sensibilidade das epífitas às mudanças nas condições do habitat, a conversão de áreas florestais em ambientes com baixo volume arbóreo pode levar à perda de quase toda a riqueza originalmente presente (Krömer *et al.*, 2025). Enquanto algumas espécies de epífitas vasculares são especialistas de florestas primárias, nas quais a cobertura florestal possui uma estrutura altamente complexa, mantendo condições abióticas específicas e necessárias à sobrevivência dessas plantas, como microclima estável, alta umidade e baixa insolação (Carvajal-Hernández *et al.*, 2017). A degradação desses ambientes resulta em uma perda considerável de riqueza de epífitas vasculares, sendo esse impacto mais acentuado para as espécies de hábito epífítico do que para outros grupos vegetais (Sodhi *et al.*, 2008).

O desmatamento de áreas nativas para a expansão das cidades degrada os processos ecológicos que sustentam a dinâmica florestal, levando à diminuição do número de espécies e a mudanças na estrutura e na composição das comunidades.

Além disso, essa fragmentação converte uma área contínua de cobertura florestal em pequenas manchas de habitat (*Ghazoul et al., 2015; Krömer et al., 2025*). A redução da cobertura do dossel, com menor sombreamento, e o aumento dos efeitos de borda alteram a estrutura e o microclima das florestas, levando ao declínio das espécies mais sensíveis e favorecendo aquelas mais tolerantes.

### **2.5.3 Dispersão e Colonização em Ambientes Urbanos**

A dispersão de sementes de epífitas em ambientes urbanos pode ser relativamente eficiente, especialmente entre espécies com propágulos anemocóricos, como grande parte das orquídeas e bromélias, que conseguem colonizar novos locais mesmo em paisagens altamente fragmentadas (*Einzmann; Zotz, 2017*). Essa capacidade aumenta a probabilidade de manutenção das metacomunidades ao longo do tempo. Em áreas urbanizadas, a abertura da vegetação pode inclusive favorecer espécies que dispersam suas sementes pelo vento, e algumas bromélias são conhecidas por se tornarem mais abundantes em locais perturbados (*Einzmann; Zotz, 2017; Jesus et al., 2012*). De outra forma, a baixa disponibilidade de animais dispersores também favorece a dispersão dessas plantas, já que muitas epífitas dependem predominantemente da dispersão pelo vento (*Jesus et al., 2012*).

.Neste processo os mecanismos físicos associados à dispersão anemocórica tornam-se especialmente relevantes. A baixa velocidade de queda das sementes contribui para a dispersão a longa distância por correntes ascendentes convectivas, um mecanismo que tende a ser mais frequente em paisagens urbanas abertas do que em florestas densas (*Einzmann; Zotz, 2017*). Dessa forma, os propágulos apresentam elevado potencial de alcançar longas distâncias, favorecendo a conectividade das populações mesmo nas cidades, nas quais as árvores se encontram isoladas umas das outras.

Embora a chegada das sementes ao substrato seja frequentemente facilitada pela alta eficiência de dispersão das epífitas, o sucesso da colonização depende essencialmente das condições microclimáticas necessárias ao estabelecimento e à germinação (*Winkler et al., 2005*). Fatores como umidade adequada, temperaturas moderadas e, no caso das orquídeas, a presença de fungos micorrízicos são determinantes para que a semente se torne uma plântula viável (*Victoriano-Romero*

*et al.*, 2017; Izuddin *et al.*, 2019).

Em ambientes urbanos, porém, o microclima tende a ser desfavorável: baixa umidade, elevada exposição solar, altas temperaturas e maior variação térmica aumentam a mortalidade das plântulas e reduzem drasticamente a disponibilidade de locais adequados, constituindo importantes gargalos no processo de colonização (Einzmann; Zotz, 2017). Assim, mesmo quando as sementes alcançam novos forófitos, a germinação e o estabelecimento podem falhar se o ambiente apresentar condições adversas, como ocorre com frequência em cidades (Winkler *et al.*, 2005).

## **CAPÍTULO 1 - CONSERVAÇÃO DE EPÍFITAS EM PAISAGENS URBANIZADAS: O PAPEL CRÍTICO DOS FRAGMENTOS FLORESTAIS**

### **Resumo**

A conversão de paisagens naturais em urbanas promove alterações microclimáticas que filtram espécies tolerantes a essas condições. Epífitas vasculares, sensíveis a variações ambientais, podem constituir modelos adequados para investigar tais efeitos. Este estudo teve como objetivo avaliar se a urbanização atua como filtro ambiental que conduz à homogeneização biótica de espécies epifíticas. Foram amostrados cerca de 200 forófitos em cada cidade, Mococa (SP) e Pedralva (MG), distribuídos entre ambientes urbanos e fragmentos florestais, totalizando 406 árvores. As espécies foram identificadas, suas abundâncias quantificadas, e foram calculadas métricas de diversidade alfa, gama e beta, analisadas por meio de GLMMs bayesianos no R. Foram registradas 90 espécies pertencentes a 9 famílias, totalizando 7.545 indivíduos. Os fragmentos apresentaram 69 espécies e 1.046 indivíduos, enquanto as áreas urbanas reuniram 39 espécies e 6.499 indivíduos. A diversidade alfa revelou maior riqueza por árvore nas cidades, além de maior abundância, porém concentrada em poucas espécies tolerantes. A diversidade gama demonstrou que o conjunto urbano apresenta redução do número efetivo de espécies e consequente erosão severa da diversidade. Em contraste, a diversidade beta nos fragmentos florestais indica comunidades mais heterogêneas, com maior variação na composição de espécies e nas abundâncias entre áreas. Tanto em Mococa quanto em Pedralva, as comunidades epifíticas urbanas demonstram simplificação estrutural, ainda que em estágios distintos do processo. Os resultados evidenciam que a urbanização opera como motor de reorganização das comunidades epifíticas. Conclui-se que fragmentos florestais são essenciais para manter a diversidade e preservar a singularidade estrutural e funcional perdida na matriz urbana.

**Palavras-chave:** Biodiversidade; Diversidade Multi-escala; Epifitismo; Urbanização; Filtro Ambiental.

## **Abstract**

The conversion of natural landscapes into urban areas promotes microclimatic changes that filter species tolerant of these conditions. Vascular epiphytes, which are sensitive to environmental variation, may constitute suitable models for investigating such effects. This study aimed to evaluate whether urbanization acts as an environmental filter leading to the biotic homogenization of epiphytic species. Approximately 200 phorophytes were sampled in each city, Mococa (SP) and Pedralva (MG), distributed between urban environments and forest fragments, totaling 406 trees. Species were identified, their abundances quantified, and alpha, gamma, and beta diversity metrics were calculated and analyzed using Bayesian GLMMs in R. A total of 90 species belonging to nine families were recorded, comprising 7,545 individuals. Forest fragments contained 69 species and 1,046 individuals, whereas urban areas comprised 39 species and 6,499 individuals. Alpha diversity revealed higher species richness per tree in cities, as well as greater abundance, though concentrated in a few tolerant species. Gamma diversity showed that the urban assemblage exhibits a reduction in the effective number of species and a consequent severe erosion of diversity. In contrast, beta diversity in forest fragments indicates more heterogeneous communities, with greater variation in species composition and abundances among areas. In both Mococa and Pedralva, urban epiphytic communities show structural simplification, albeit at different stages of the process. The results demonstrate that urbanization operates as a driver of the reorganization of epiphytic communities. We conclude that forest fragments are essential for maintaining diversity and preserving the structural and functional uniqueness lost within the urban matrix.

**Keywords:** biodiversity; multi-scale diversity; epiphytism; urbanization; environmental filtering.

## 1 INTRODUÇÃO

A conversão de paisagens naturais em ambientes urbanos representa uma das mais drásticas alterações na biosfera, resultando na fragmentação de habitats e na criação de novos ecossistemas dominados por superfícies impermeáveis e ilhas de calor (Krömer *et al.*, 2025; Gallego *et al.*, 2025). Nesses ambientes, a industrialização e a intensa circulação de veículos liberam resíduos que causam contaminação atmosférica, impedindo a estabilização de um microclima ideal (Uttara *et al.*, 2012; Becker, 2017). Esse cenário atua como um rigoroso filtro ambiental hierárquico que seleciona espécies baseadas em traços funcionais de resistência, favorecendo a persistência de organismos generalistas enquanto espécies altamente especializadas são extintas localmente (Nordén, 2013; Chase, 2020). Como consequência, observa-se globalmente um processo de homogeneização não apenas taxonômica, mas também filogenética e funcional, onde comunidades locais distintas são substituídas por um pequeno conjunto de espécies 'vencedoras', muitas vezes exóticas (McKinney, 2008; Alvim, Furtado e Menini Neto, 2021).

Neste cenário, as epífitas vasculares emergem como um grupo modelo estratégico, atuando como bioindicadores sensíveis para o diagnóstico da perturbação ambiental (Becker, 2017; Bataghin *et al.*, 2010). Epífitas apresentam ausência de conexão com o solo e dependência estrita da atmosfera para nutrição, uma resposta rápida a alterações microclimáticas (Krömer *et al.*, 2025). Embora constituam cerca de 10% da flora vascular global (Zotz *et al.*, 2021) e desempenhem funções ecossistêmicas críticas, como a ciclagem de nutrientes e a oferta de habitat e alimento para a fauna (Bataghin *et al.*, 2010), as epífitas são desproporcionalmente vulneráveis. Em paisagens modificadas, este grupo sofre declínios de riqueza frequentemente mais severos do que o componente terrestre, com taxas de perda que podem superar 60% em comparação a florestas primárias (Krömer *et al.*, 2025).

Para compreender a real magnitude desses impactos, é imperativo adotar uma abordagem que integre diferentes escalas espaciais (Blowes *et al.*, 2024; McKinney, 2008). A perda de biodiversidade induzida pela urbanização é frequentemente

dependente de escala: enquanto a riqueza local (alfa) pode ser pontualmente mantida pela proliferação de espécies generalistas, a diferenciação entre comunidades (beta) e a riqueza regional (gama) podem colapsar silenciosamente (Alvim, Furtado e Menini Neto, 2021). Estudos indicam que análises restritas a uma única escala falham em detectar processos de homogeneização biótica. Portanto, a partição da diversidade em componentes alfa, beta e gama é essencial para revelar se a matriz urbana está apenas filtrando espécies ou reestruturando fundamentalmente a organização espacial das comunidades.

A resposta das epífitas à urbanização, no entanto, não é uniforme. Enquanto grupos higrófilos, como certas samambaias e orquídeas, tendem a desaparecer rapidamente devido a aridez do ambiente urbano (Alvim, Furtado e Menini Neto, 2021), espécies xerofíticas dotadas de adaptações como o metabolismo CAM e tricomas absorventes exibem alta resiliência (Gallego *et al.*, 2025). Estudos recentes indicam que a matriz urbana atua de forma dual: funciona como uma barreira para espécies especialistas, mas pode servir como um habitat alternativo para generalistas nativas ou exóticas, cuja persistência depende da disponibilidade de forófitos com características funcionais adequadas e da configuração da paisagem (Martins *et al.*, 2020).

Apesar do crescente interesse na ecologia urbana, uma lacuna crítica persiste na literatura: a predominância de estudos focados em grandes metrópoles, negligenciando a complexidade dos gradientes ambientais (McKinney, 2008). Essa abordagem limitada ignora como diferentes contextos geográficos e climáticos podem modular a severidade do filtro urbano. Por exemplo, evidências recentes sugerem que cidades situadas em altitudes elevadas podem se beneficiar de um efeito de "tamponamento" climático pela neblina, permitindo a persistência de comunidades mais ricas (Menini Neto *et al.*, 2025; Aoki-Gonçalves *et al.*, 2023). Em contraste, paisagens de baixada ou sujeitas a forte sazonalidade hídrica tendem a exacerbar o estresse climático.

Contudo, a escassa amostragem de epífitas em diferentes contextos urbanos ainda prejudica estratégias de conservação eficientes, devido à falta de conhecimento sobre sua dinâmica em ecossistemas não florestais (Araújo & Ramos, 2021). Portanto, compreender essa dependência de contexto é vital. Neste estudo,

investigamos essa variação em duas paisagens contrastantes da Mata Atlântica, testando a hipótese central de que a urbanização atua como um filtro ambiental severo que conduz à homogeneização biótica, mas cuja intensidade é modulada pelo contexto local. Especificamente, abordamos as seguintes questões: (1) A matriz urbana funciona como um refúgio ou um sumidouro de biodiversidade? Predizemos uma redução na diversidade alfa urbana devido à perda de espécies sensíveis. (2) A urbanização leva à homogeneização espacial? Esperamos uma queda na diversidade beta na cidade, refletindo a proliferação de espécies generalistas. (3) A diversidade regional é mantida funcionalmente? Hipotetizamos que, apesar de uma riqueza gama potencialmente alta, a estrutura da comunidade urbana será simplificada. (4) O filtro urbano é universal? Testamos se características locais da paisagem podem amortecer ou intensificar a perda de biodiversidade.

## **2 METODOLOGIA**

### **2.1 ÁREA DE ESTUDO**

O estudo foi conduzido em fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual localizados nos municípios de Pedralva-MG (22° 14' 34" S e 45° 27' 57" O) e Mococa-SP (21° 28' 04" S e 47° 00' 17" O). O município de Pedralva encontra-se a uma altitude de 911 metros, apresentando clima temperado úmido, com verão seco e temperado (Csb), com pluviosidade média de 1324 mm e temperatura máxima de 31 °C, mínima de 12 °C e temperatura média de 22 °C (Pedralva, s.d.; Prefeitura Municipal de Pedralva, 2019). Mococa está situada a 645 metros de altitude, e o clima é classificado como tropical com inverno seco (Aw), e a pluviosidade média é de 1168 mm, sua temperatura máxima é de 33 °C, a mínima 16 °C, e a média de 24 °C (Mococa, s.d.; Statsclimat, 2025).

### **2.2 COLETA DE DADOS**

Os dados foram coletados em dois ambientes com diferentes graus de perturbação em cada cidade: (a) matriz urbana: árvores isoladas (cinco locais

diferentes); (b) fragmentos florestais: cinco fragmentos diferentes. Em cada ambiente, amostramos aproximadamente 200 árvores, sendo 20 árvores que continham epífitas (forófitos) por repetição (locais diferentes na cidade e fragmentos). A amostragem seguiu o formato de trilhas. Para cada município, foram amostradas aproximadamente 200 árvores com epífitas (forófitos), divididas equitativamente entre áreas urbanas e fragmentos. Nos fragmentos, foram estabelecidas unidades de amostragem contendo árvores com DAP > 10 cm. No total, o esforço amostral abrangeu 406 forófitos. As espécies epifíticas foram registradas visualmente e por meio de fotografias, com suas abundâncias quantificadas. Para garantir a correta identificação taxonômica, foram coletadas amostras botânicas (exsicatas) representativas, as quais foram depositadas no herbário da Universidade Federal de Alfenas (UALF).

### 2.3 CARACTERIZAÇÃO DA COMUNIDADE E COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES

A estrutura da comunidade de epífitas vasculares foi caracterizada descritivamente através da contabilização da riqueza total (número total de espécies), abundância absoluta (número total de indivíduos de determinada espécie e identificação das famílias e espécies dominantes para cada ambiente (matriz urbana e fragmento florestal) e município.

Para visualizar os padrões de variação na composição de espécies entre os diferentes ambientes e cidades (Diversidade Beta), foi realizada uma ordenação por Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS). A ordenação foi baseada no índice de dissimilaridade de Bray-Curtis, calculado a partir de uma matriz de abundância das espécies (transformada por raiz quadrada para reduzir o peso de espécies superdominantes). A qualidade do ajuste da ordenação foi avaliada pelo valor de estresse (*stress*).

A significância estatística das diferenças na composição de espécies entre os grupos (Mococa vs. Pedralva; Urbano vs. Fragmento) foi testada através de uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA), utilizando a mesma matriz de distância de Bray-Curtis e 999 permutações.

Para identificar quais espécies eram características e exclusivas de cada tipo de ambiente em cada cidade, foi realizada a análise de Espécies Indicadoras (IndVal), proposta por Dufrêne e Legendre (1997). Este índice combina a

especificidade (exclusividade de uma espécie em um habitat) e a fidelidade (frequência de ocorrência da espécie nesse habitat), gerando um valor de IndVal que varia de 0 (sem indicação) a 1 (indicadora perfeita). A significância dos valores indicadores foi testada via teste de Monte Carlo com 999 permutações.

Todas as análises de composição e estrutura multivariada foram realizadas no ambiente R, utilizando as funções dos pacotes vegan (para NMDS e PERMANOVA) e indicpecies ou labdsv (para IndVal).

## 2.4 CÁLCULO DAS MÉTRICAS DE DIVERSIDADE

Para caracterizar as comunidades, calculamos métricas de diversidade baseadas nos Números de Hill em duas escalas. A Diversidade Alfa (escala de forófito) foi representada pela Riqueza de Espécies ( $a_S$ ) e abundância por árvore. A Diversidade Gama em escala de sítio foi calculada agrupando-se todas as árvores dentro de cada unidade amostral (Repetição), gerando a Riqueza Gama ( $\text{gama}_S$ ) e o Número Efetivo de Espécies Gama ( $\text{gama\_ENSPIE}$ ). A Diversidade Beta ( $\text{beta\_ENSPIE}$ ) foi calculada quantificando a variação na composição de espécies entre as árvores dentro de cada sítio.

## 2.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA: MODELAGEM BAYESIANA

Para avaliar o efeito do tipo de ambiente (fragmento vs. cidade) sobre as métricas de diversidade, utilizamos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) sob uma abordagem Bayesiana, implementados através do pacote brms no ambiente R.

### 2.5.1 Modelagem da Alfa Diversidade (Riqueza)

A riqueza de espécies ( $a_S$ ), sendo um dado de contagem, foi modelada utilizando uma distribuição de erro de Poisson com função de ligação logarítmica. A estrutura de efeitos aleatórios foi definida após testes de complexidade: modelos com inclinações aleatórias (Área | Repetição) apresentaram problemas de convergência. Portanto, adotou-se um modelo de interceptos aleatórios (1 |

Repeticao), assumindo que a riqueza basal varia entre os locais de amostragem (Repetição), mas o efeito do ambiente é fixo.

### **2.5.2 Modelagem da Beta Diversidade**

A diversidade beta ( $\beta_{\text{ENSPIE}}$ ), sendo uma variável contínua e estritamente positiva, foi modelada utilizando a família de distribuição Gamma com função de ligação logarítmica. Devido à complexidade dos dados e para garantir a convergência estável das cadeias MCMC, foram utilizados priors informativos regularizadores para os parâmetros do modelo (intercepto, coeficientes beta, desvio padrão e parâmetro de forma shape), em substituição aos priors padrão não-informativos. A estrutura de efeitos aleatórios também seguiu o modelo de interceptos aleatórios (1 | Repetição).

### **2.5.3 Ajuste e Validação dos Modelos**

Todos os modelos foram ajustados com 4 cadeias de Markov Monte Carlo (MCMC), cada uma com 4.000 a 10.000 iterações (dependendo da complexidade), garantindo um tamanho efetivo de amostra ( $\text{Bulk\_ESS}$  e  $\text{Tail\_ESS}$ ) adequado. A convergência foi verificada através do fator de redução de escala potencial ( $R^{\wedge}$ ), aceitando-se valores iguais a 1,00. As análises foram conduzidas para o conjunto de dados geral (ambas as cidades) e, subsequentemente, para cada cidade (Mococa e Pedralva) separadamente, a fim de investigar a dependência de contexto. A inferência foi baseada nos intervalos de confiança de 95% (ICr 95%) das estimativas posteriores.

## **2.6 ANÁLISE DE GAMA DIVERSIDADE**

As métricas de diversidade acumulada por sítio ( $\text{gama\_S}$  e  $\text{gama\_ENSPIE}$ ) foram modeladas seguindo a mesma estrutura descrita para a diversidade Alfa e Beta, respectivamente. A riqueza acumulada ( $\text{gama\_S}$ ) utilizou distribuição Poisson, enquanto a diversidade efetiva ( $\text{gama\_ENSPIE}$ ) utilizou distribuição Gamma com priors informativos para garantir convergência.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 DIVERSIDADE

Considerando os dados gerais de todas as áreas amostradas, o levantamento registrou um total de 9 famílias de plantas epífitas, compreendendo uma riqueza de 90 espécies e uma abundância total de 7.545 indivíduos. A família mais rica foi Orchidaceae (28 espécies) e a mais abundante foi Bromeliaceae (5931 indivíduos). A espécie mais abundante foi *Tillandsia recurvata* (L.) L.(3242 ind.) (Tabela 1).

Uma análise comparativa entre os diferentes ambientes revela um contraste marcante. A área de cidade, com 8 famílias e 39 espécies, apresentou uma abundância expressivamente alta de 6.499 indivíduos, sendo a família Bromeliaceae a mais rica em espécies (11) e a principal responsável pela elevada abundância (5.747 indivíduos). A *T. recurvata* (Bromeliaceae) foi a espécie mais abundante com 3204 indivíduos. Em oposição, a área de fragmento florestal, apesar de abrigar uma riqueza de espécies quase duas vezes maior (69 espécies, distribuídas em 6 famílias), sustentou uma abundância total cerca de seis vezes menor, com 1.046 indivíduos. Neste ambiente, a família Orchidaceae foi a mais diversa, com 20 espécies, e também a mais abundante, com 304 indivíduos. A *Peperomia circinnata* Link foi a espécie mais abundante com 144 indivíduos.

A análise da diversidade de epífitas revelou padrões distintos quando analisamos as cidades separadamente. Em Mococa, foram registradas 49 espécies distribuídas em 7 famílias, com uma abundância total de 3.768 indivíduos. A família mais rica em espécies (11) e também a mais abundante (2753) foi a Bromeliaceae, com a espécie *Tillandsia tricholepis* Baker sendo a de maior abundância. A área urbana, embora com menor riqueza de espécies (19 espécies em 6 famílias), concentra uma abundância de indivíduos quase seis vezes maior (3.221) em comparação com o fragmento. Neste ambiente, a família Bromeliaceae é a mais rica (7) e abundante (2689), com a espécie *Tillandsia tricholepis* sendo a principal responsável por essa elevada contagem. Em contrapartida, o fragmento florestal se destaca pela alta diversidade, abrigando 42 espécies, mais que o dobro da área urbana, apesar da abundância total ser de apenas 547 indivíduos. No fragmento, a

família mais rica é a Orchidaceae (13), enquanto a de maior abundância (251) é Piperaceae.

Em Pedralva, a diversidade foi ligeiramente maior, com 59 espécies em 9 famílias, e uma abundância total similar a de Mococa, de 3.777 indivíduos. Nesta localidade, a família Orchidaceae apresentou a maior riqueza de espécies (21), enquanto Bromeliaceae foi a mais abundante (3178), impulsionada pela espécie *Tillandsia recurvata*. Para Pedralva (MG), observa-se um padrão semelhante à Mococa, mas com particularidades locais. O ambiente urbano registrou uma abundância de 3.278 indivíduos, distribuídos em 27 espécies e 8 famílias. Assim como em Mococa, a família Bromeliaceae foi a mais abundante (2753), com a espécie *Tillandsia recurvata* sendo a dominante. O fragmento florestal, por sua vez, apresentou maior riqueza (38 espécies em 6 famílias) e menor abundância (499 indivíduos). Diferentemente de Mococa, em Pedralva a família Orchidaceae se mostrou dominante no fragmento tanto em riqueza de espécies (13) quanto em abundância (230), com a espécie *Gomesa pubes* (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams sendo a mais abundante (61).

A análise de espécies indicadoras (IndVal) revelou padrões distintos de associação florística para as áreas urbanas e de fragmento florestal em ambas as localidades estudadas. Em Mococa (SP), foram identificados indicadores significativos para os dois ambientes. As áreas urbanas foram fortemente caracterizadas por um conjunto de espécies tolerantes à alta luminosidade e a condições xéricas, incluindo *Tillandsia tricholepis* (IndVal = 0,99), *Pleopeltis minima* (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai (IndVal = 0,98), *Tillandsia pohliana* Mez (IndVal = 0,96), *Tillandsia recurvata* (IndVal = 0,93), *Pleopeltis pleopeltifolia* (Raddi) Alston (IndVal = 0,93) e *Catasetum fimbriatum* (C.Morren) Lindl. (IndVal = 0,92). Em contrapartida, os fragmentos florestais foram caracterizados pela ocorrência de espécies como *Peperomia circinnata* (IndVal = 1.00), *Hylocereus setaceus* (Salm-Dyck) R.Bauer (IndVal = 0.83) e *Peperomia tetragona* Ruiz & Pav. (IndVal = 0.80), as quais apresentaram alta associação com esse ambiente, caracterizado por maior umidade e sombreamento. De forma contrastante, em Pedralva (MG), a análise identificou espécies indicadoras apenas para o ambiente urbano, notavelmente *Dendrobium nobile* Lindl.(exótica), *Tillandsia pohliana* e *Tillandsia recurvata* (IndVal = 1.00 para todas), o que evidencia uma composição urbana caracterizada pela recorrência de espécies ornamentais e de ampla ocorrência.

A ordenação por Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) representou de forma fidedigna a dissimilaridade na composição de espécies entre as amostras, conforme indicado pelos baixos valores de estresse obtidos para Mococa (stress = 0.012) e Pedralva (stress = 0.043). Em ambas as localidades, a análise revelou uma clara separação visual entre as comunidades de epífitas das áreas urbanas e dos fragmentos florestais (Figura 1a, 1b). A análise de variância multivariada por permutação (PERMANOVA) confirmou que essa separação é estatisticamente significativa para ambas as cidades (Mococa:  $R^2 = 0.48$ ,  $p = 0.011$ ; Pedralva:  $R^2 = 0.29$ ,  $p = 0.007$ ). Para Mococa, as amostras urbanas formaram um agrupamento coeso e homogêneo, enquanto as amostras de fragmento apresentaram maior dispersão. Este padrão foi ainda mais pronunciado em Pedralva, onde as amostras de fragmento se mostraram extremamente dispersas na ordenação, refletindo uma alta dissimilaridade interna que corrobora os resultados da análise de espécies indicadoras.

Tabela 1. Abundância de espécies de epífitas vasculares nas diferentes áreas das cidades de Mococa (SP) e Pedralva (MG). A tabela apresenta a composição florística detalhada com respectivas famílias botânicas e abundância por local e tipo de habitat. Foram registradas 7 famílias botânicas em Mococa (Araceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Moraceae, Orchidaceae, Piperaceae, Polypodiaceae) e 9 famílias em Pedralva (acrescentando Araliaceae e Nephrolepidaceae). Destacam-se as Bromeliaceae como família mais abundante, com *Tillandsia recurvata* (535 indivíduos em Mococa-cidade; 2.669 em Pedralva-cidade) e *Tillandsia tricholepis* (1.985 indivíduos em Mococa-cidade) como espécies dominantes nas áreas urbanas. Os fragmentos florestais apresentaram maior diversidade de Orchidaceae e Piperaceae, com espécies como *Gomesa pubes* (61 indivíduos) e *Peperomia circinnata* (141 indivíduos) em Mococa, evidenciando diferenças na composição florística entre habitats. O total geral de registros foi de 7.245 indivíduos distribuídos em 103 espécies.

Local	Área	Família	Espécies	Abundância
Mococa SP	cidade	Araceae	<i>Thaumatococcus bipinnatifidum</i>	5
Mococa SP	cidade	Bromeliaceae	<i>Acanthostachys strobilacea</i>	2

Tabela 1. Abundância de espécies de epífitas vasculares nas diferentes áreas das cidades de Mococa (SP) e Pedralva (MG) (continuação)

Local	Área	Família	Espécies	Abundância
Mococa SP	cidade	Bromeliaceae	<i>Tillandsia loliaceae</i>	2
Mococa SP	cidade	Bromeliaceae	<i>Tillandsia pohliana</i>	152
Mococa SP	cidade	Bromeliaceae	<i>Tillandsia recurvata</i>	535
Mococa SP	cidade	Bromeliaceae	<i>Tillandsia stricta</i>	3
Mococa SP	cidade	Bromeliaceae	<i>Tillandsia tricholepis</i>	1985
Mococa SP	cidade	Cactaceae	<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	54
Mococa SP	cidade	Cactaceae	<i>Hylocereus setaceus</i>	9
Mococa SP	cidade	Cactaceae	<i>Rhipsalis floccosa</i>	7
Mococa SP	cidade	Moraceae	<i>Epífita acidental</i>	2
Mococa SP	cidade	Moraceae	<i>Ficus sp.</i>	4
Mococa SP	cidade	Orchidaceae	<i>Catasetum fimbriatum</i>	12
Mococa SP	cidade	Orchidaceae	<i>Dendrobium nobile</i>	6
Mococa SP	cidade	Polypodiaceae	<i>Microgramma squamulosa</i>	6
Mococa SP	cidade	Polypodiaceae	<i>Phlebodium sp.</i>	2
Mococa SP	cidade	Polypodiaceae	<i>Pleopeltis minima</i>	155
Mococa SP	cidade	Polypodiaceae	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i>	270
Mococa SP	fragmento	Araceae	<i>Philodendron propinquum</i>	1
Mococa SP	fragmento	Araceae	<i>Philodendron sp</i>	2
Mococa SP	fragmento	Araceae	<i>Thaumatophyllum bipinnatifidum</i>	9
Mococa SP	fragmento	Bromeliaceae	<i>Acanthostachys strobilacea</i>	4
Mococa SP	fragmento	Bromeliaceae	<i>Aechmea bromeliifolia</i>	2
Mococa SP	fragmento	Bromeliaceae	<i>Billbergia distachia</i>	5
Mococa SP	fragmento	Bromeliaceae	<i>Billbergia zebrina</i>	1
Mococa SP	fragmento	Bromeliaceae	<i>Tillandsia pohliana</i>	7
Mococa SP	fragmento	Bromeliaceae	<i>Tillandsia recurvata</i>	38
Mococa SP	fragmento	Bromeliaceae	<i>Tillandsia streptocarpa</i>	1
Mococa SP	fragmento	Bromeliaceae	<i>Tillandsia tenuifolia</i>	4
Mococa SP	fragmento	Bromeliaceae	<i>Tillandsia tricholepis</i>	2

Tabela 1. Abundância de espécies de epífitas vasculares nas diferentes áreas das cidades de Mococa (SP) e Pedralva (MG) (continuação)

Local	Área	Família	Espécies	Abundância
Mococa SP	fragmento	Cactaceae	<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	9
Mococa SP	fragmento	Cactaceae	<i>Hylocereus setaceus</i>	46
Mococa SP	fragmento	Cactaceae	<i>Lepismium cruciforme</i>	8
Mococa SP	fragmento	Cactaceae	<i>Rhipsalis cereuscula</i>	8
Mococa SP	fragmento	Cactaceae	<i>Rhipsalis floccosa</i>	2
Mococa SP	fragmento	Cactaceae	<i>Rhipsalis grandiflora</i>	6
Mococa SP	fragmento	Orchidaceae	<i>Acianthera pubescens</i>	12
Mococa SP	fragmento	Orchidaceae	<i>Acianthera sp1</i>	2
Mococa SP	fragmento	Orchidaceae	<i>Catasetum fimbriatum</i>	1
Mococa SP	fragmento	Orchidaceae	<i>Cyclopogon congestus</i>	4
Mococa SP	fragmento	Orchidaceae	<i>Gomesa pubes</i>	2
Mococa SP	fragmento	Orchidaceae	<i>Ionopsis utricularioides</i>	13
Mococa SP	fragmento	Orchidaceae	<i>Isochilus linearis (Jacq.) R.Br.</i>	3
Mococa SP	fragmento	Orchidaceae	<i>Miltonia flavescens (Lindl.) Lindl.</i>	2
Mococa SP	fragmento	Orchidaceae	<i>Notylia lyrata</i>	10
Mococa SP	fragmento	Orchidaceae	<i>Polystachya concreta</i>	25
Mococa SP	fragmento	Piperaceae	<i>Peperomia alata</i>	10
Mococa SP	fragmento	Piperaceae	<i>Peperomia campinasana</i>	7
Mococa SP	fragmento	Piperaceae	<i>Peperomia circinnata</i>	141
Mococa SP	fragmento	Piperaceae	<i>Peperomia nitida</i>	2
Mococa SP	fragmento	Piperaceae	<i>Peperomia nitida</i>	3
Mococa SP	fragmento	Piperaceae	<i>Peperomia rhombea</i>	37
Mococa SP	fragmento	Piperaceae	<i>Peperomia rotundifolia</i>	5
Mococa SP	fragmento	Piperaceae	<i>Peperomia tetragona</i>	46
Mococa SP	fragmento	Polypodiaceae	<i>Campyloneurum nitidum</i>	8
Mococa SP	fragmento	Polypodiaceae	<i>Campyloneurum sp.</i>	3
Mococa SP	fragmento	Polypodiaceae	<i>Microgramma lindbergii</i>	1
Mococa SP	fragmento	Polypodiaceae	<i>Microgramma squamulosa</i>	26

Tabela 1. Abundância de espécies de epífitas vasculares nas diferentes áreas das cidades de Mococa (SP) e Pedralva (MG) (continuação)

Local	Área	Família	Espécies	Abundância
Mococa SP	fragmento	Polypodiaceae	<i>Pleopeltis hirsutissima</i>	5
Mococa SP	fragmento	Polypodiaceae	<i>Pleopeltis minima</i>	3
Mococa SP	fragmento	Polypodiaceae	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i>	21
Pedralva MG	cidade	Bromeliaceae	<i>Aechmea distichantha</i>	3
Pedralva MG	cidade	Bromeliaceae	<i>Bromelia tanque</i>	1
Pedralva MG	cidade	Bromeliaceae	<i>Tillandsia pohliana</i>	383
Pedralva MG	cidade	Bromeliaceae	<i>Tillandsia recurvata</i>	2669
Pedralva MG	cidade	Bromeliaceae	<i>Tillandsia sp.</i>	1
Pedralva MG	cidade	Bromeliaceae	<i>Tillandsia tenuifolia</i>	1
Pedralva MG	cidade	Cactaceae	<i>Cactaceae sp.</i>	1
Pedralva MG	cidade	Cactaceae	<i>Cereus fernambucensis</i>	1
Pedralva MG	cidade	Cactaceae	<i>Epiphyllum oxypetalum</i>	2
Pedralva MG	cidade	Cactaceae	<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	33
Pedralva MG	cidade	Cactaceae	<i>Selenicereus undatus</i>	1
Pedralva MG	cidade	Moraceae	<i>Ficus sp.</i>	7
Pedralva MG	cidade	Nephrolepidaceae	<i>Nephrolepis sp.</i>	2
Pedralva MG	cidade	Orchidaceae	<i>Cattleya cf loddigesii</i>	5
Pedralva MG	cidade	Orchidaceae	<i>Dendrobium sp.</i>	2
Pedralva MG	cidade	Orchidaceae	<i>Dendrobium nobile</i>	42
Pedralva MG	cidade	Orchidaceae	<i>Encyclia patens</i>	3
Pedralva MG	cidade	Orchidaceae	<i>Maxillaria sp2</i>	1
Pedralva MG	cidade	Orchidaceae	<i>Oncidium flexuosum</i>	1
Pedralva MG	cidade	Orchidaceae	<i>Oncidium sp1</i>	1
Pedralva MG	cidade	Orchidaceae	<i>Oncidium sp2</i>	1
Pedralva MG	cidade	Orchidaceae	<i>Polystachya concreta</i>	5
Pedralva MG	cidade	Polypodiaceae	<i>Microgramma squamulosa</i>	60
Pedralva MG	cidade	Polypodiaceae	<i>Pleopeltis hirsutissima</i>	8

Tabela 1. Abundância de espécies de epífitas vasculares nas diferentes áreas das cidades de Mococa (SP) e Pedralva (MG) (continuação)

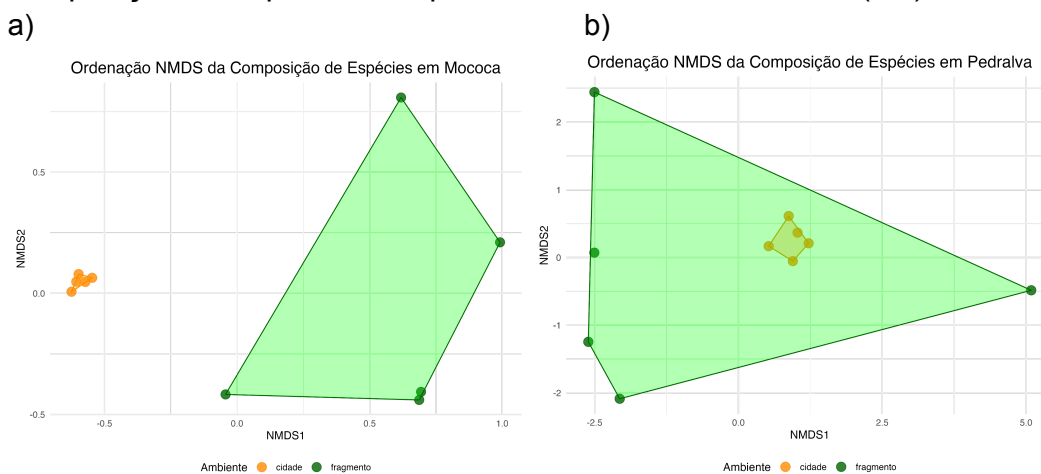
Local	Área	Família	Espécies	Abundância
Pedralva MG	cidade	Polypodiaceae	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i>	36
Pedralva MG	fragmento	Araceae	<i>Anthurium sp.</i>	4
Pedralva MG	fragmento	Bromeliaceae	<i>Aechmea distichantha</i>	30
Pedralva MG	fragmento	Bromeliaceae	<i>Billbergia distachia</i>	1
Pedralva MG	fragmento	Bromeliaceae	<i>Vriesea pauperima cf.</i>	13
Pedralva MG	fragmento	Bromeliaceae	<i>Vriesea sceptrum</i>	9
Pedralva MG	fragmento	Bromeliaceae	<i>Vriesea sp.</i>	54
Pedralva MG	fragmento	Cactaceae	<i>Lepismium houlettianum</i>	1
Pedralva MG	fragmento	Cactaceae	<i>Rhipsalis floccosa</i>	4
Pedralva MG	fragmento	Cactaceae	<i>Rhipsalis grandiflora</i>	1
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Acianthera sp2</i>	1
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Bulbophyllum sp.</i>	1
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Campylocentrum robustum</i>	9
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Eurystyles cotyledon cf.</i>	12
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Gomesa pubes</i>	61
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Gomesa varicosa</i>	39
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Hadrolaelia coccinea</i>	7
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Maxillaria picta cf.</i>	18
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Notylia lyrata</i>	38
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Octomeria sp.</i>	33
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Oncidium sp3</i>	2
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Polystachya concreta</i>	6
Pedralva MG	fragmento	Orchidaceae	<i>Trichocentrum pumilum</i>	3
Pedralva MG	fragmento	Piperaceae	<i>Peperomia circinnata</i>	3
Pedralva MG	fragmento	Piperaceae	<i>Peperomia galioides cf.</i>	11
Pedralva MG	fragmento	Piperaceae	<i>Peperomia glabella</i>	3
Pedralva MG	fragmento	Polypodiaceae	<i>Campyloneurum sp.</i>	22
Pedralva MG	fragmento	Polypodiaceae	<i>Microgramma squamulosa</i>	7

Tabela 1. Abundância de espécies de epífitas vasculares nas diferentes áreas das cidades de Mococa (SP) e Pedralva (MG) (conclusão)

<b>Local</b>	<b>Área</b>	<b>Família</b>	<b>Espécies</b>	<b>Abundância</b>
Pedralva MG	fragmento	Polypodiaceae	<i>Niphidium crassifolium</i>	7
Pedralva MG	fragmento	Polypodiaceae	<i>Pecluma filicula</i>	13
Pedralva MG	fragmento	Polypodiaceae	<i>Pecluma sp.</i>	12
Pedralva MG	fragmento	Polypodiaceae	<i>Pleopeltis macrocarpa cf.</i>	3
Pedralva MG	fragmento	Polypodiaceae	<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i>	29
Pedralva MG	fragmento	Polypodiaceae	<i>Pleopeltis sp.</i>	2

Fonte: Elaboração própria (2025).

Figura 1. Ordenação por Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) da composição de espécies de epífitas vasculares em Mococa (SP) e Pedralva (MG)



Fonte: Elaboração própria (2025).

Legenda: (a) Ordenação das amostras de Mococa (stress = 0.012). (b) Ordenação das amostras de Pedralva (stress = 0.043). Cada ponto representa uma unidade amostral (repetição). Os polígonos agrupam as amostras pertencentes ao mesmo ambiente (cidade em laranja e fragmento florestal em verde). A distância entre os pontos reflete a dissimilaridade na composição de espécies, calculada pelo índice de Bray-Curtis sobre dados de abundância transformados por Hellinger.

## 3.2 DIVERSIDADES EM DIFERENTES ESCALAS

### 3.2.1 Diversidade Alfa

A análise geral, integrando os dados de Mococa e Pedralva, revelou evidência estatística robusta de um efeito negativo da fragmentação sobre a diversidade alfa. O modelo estimou que a riqueza de espécies por árvore nos fragmentos florestais é, em média, 27% menor do que a encontrada na matriz urbana (Estimativa = -0,32). O Intervalo de Credibilidade de 95% (ICr 95%: -0,61 a -0,02) confirma que esta perda de diversidade é estatisticamente clara (não inclui o zero), com a magnitude do efeito variando entre uma redução leve (~2%) até uma perda severa de quase metade da riqueza local (~46%) (Figura 2a).

A análise estratificada por cidade revelou que o padrão geral de perda de diversidade é consistente em sua direção, embora varie em magnitude e certeza estatística. Em Mococa, o modelo estimou uma redução biológica substancial: os fragmentos florestais apresentaram, em média, 32% menos espécies por árvore do

que a matriz urbana (Estimativa = -0,38). No entanto, devido ao menor tamanho amostral nesta estratificação, a incerteza associada a esta estimativa é alta (ICr 95% [-0,87 a 0,14]), indicando que os dados são compatíveis com cenários que variam desde uma perda severa de diversidade (~58% de redução) até um leve ganho.

Um padrão similar foi observado em Pedralva, onde a estimativa média apontou para uma redução de 21% na riqueza de espécies nos fragmentos (Estimativa = -0,24). Assim como em Mococa, este resultado apresentou alta incerteza (ICr 95% [-0,66 a 0,17]), não permitindo confirmar estatisticamente a diferença.

Em síntese, os intervalos de credibilidade incluíram o zero nas análises locais, o que impediu uma conclusão estatística definitiva ao nível de 95% de confiança. No entanto, a consistência das estimativas médias negativas, tanto nas cidades quanto no modelo geral, sugere que a urbanização exerce uma pressão negativa sobre a riqueza alfa. A detecção estatística local deste efeito foi, provavelmente, limitada pela variabilidade natural e pelo tamanho amostral.

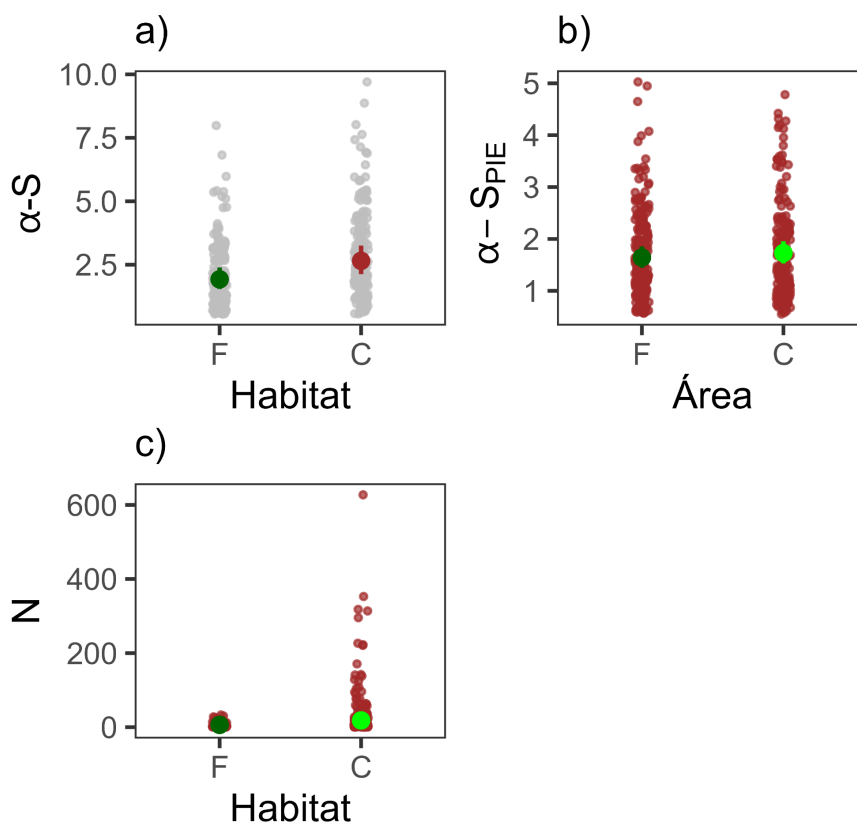
A abundância total de epífitas por forófito respondeu positivamente à urbanização, sendo marcadamente superior na matriz urbana em comparação aos fragmentos florestais. Na análise geral, árvores urbanas sustentaram, em média, quase três vezes mais indivíduos (média estimada = 9,5) do que aquelas localizadas no interior dos fragmentos (média = 3,3). Este efeito foi estatisticamente robusto, com um intervalo de credibilidade que exclui o zero (Estimativa = 1,06; ICr 95%: 0,42 a 1,70) (Figura 2c).

A estratificação por cidade revelou que esse padrão é consistente, embora varie em intensidade. Em Mococa, o efeito foi particularmente pronunciado: a abundância média quadruplicou na passagem do fragmento (3,5 ind./árvore) para a cidade (12,6 ind./árvore), uma diferença estatisticamente clara e de grande magnitude (Estimativa = 1,29; ICr 95%: 0,40 a 2,16). Em Pedralva, observou-se uma tendência biológica similar, com a abundância na cidade (7,1) superando a dos fragmentos (3,1) em mais de duas vezes. Embora a alta incerteza amostral tenha resultado em um intervalo inconclusivo ao nível de 95% (Estimativa = 0,83; ICr 95%: -0,32 a 1,99), a distribuição posterior indica uma probabilidade de 92,6% de que a abundância seja de fato maior no ambiente urbano, sugerindo forte evidência de que o aumento da densidade de epífitas é um padrão generalizado neste sistema.

Contrastando com as alterações marcantes observadas na riqueza e na

abundância, a diversidade baseada nas espécies dominantes — mensurada pelo Número Efetivo de Espécies de Simpson (ENSPIE) — mostrou-se notavelmente estável entre os habitats. Na análise geral, o número efetivo de espécies foi virtualmente idêntico entre os fragmentos (média = 1,51) e a matriz urbana (média = 1,58), resultando em um tamanho de efeito desprezível e estatisticamente nulo (Estimativa = 0,05; ICr 95%: -0,12 a 0,23) (Figura 2b). Este padrão de estabilidade estrutural foi consistente nas escalas locais, independentemente do contexto da paisagem. Em Mococa, a diferença entre fragmentos (1,60) e cidade (1,67) não apresentou suporte estatístico (Estimativa = 0,04; ICr 95%: -0,26 a 0,34), com uma probabilidade posterior de direção do efeito próxima ao acaso (60,7%). Similarmente, em Pedralva, a comparação entre fragmentos (1,40) e cidade (1,51) também indicou ausência de diferença relevante (Estimativa = 0,07; ICr 95%: -0,19 a 0,32). Em síntese, os dados demonstram que a urbanização, apesar de alterar a riqueza total e inflar a abundância, não altera a diversidade efetiva de Simpson, indicando que a hierarquia de dominância das comunidades se mantém preservada em escala de forófito.

Figura 2. Diversidade alfa de comunidades de epífitas em habitats urbanos (C) e fragmentos florestais (F).



Fonte: Elaboração própria (2025).

Legenda: Os gráficos mostram comparações entre habitats para: (a) riqueza de espécies ( $\alpha-S$ ), (b) diversidade efetiva baseada no índice Simpson inverso ( $\alpha-ENSPIE$ ), e (c) abundância total de indivíduos ( $\alpha-N$ ). Os pontos coloridos representam as estimativas médias do modelo Bayesiano com intervalos de credibilidade de 95%, enquanto os pontos cinzas mostram os dados observados. As análises foram realizadas usando modelos mistos hierárquicos (BRMS) com distribuição Poisson para riqueza de espécies e lognormal para diversidade e abundância, incluindo repetições como efeito aleatório. O modelo Poisson indicou menor riqueza de espécies nas árvores dos fragmentos florestais ( $\alpha-S$ ;  $\beta = -0.32$ , IC95%:  $-0.62$  a  $-0.01$ ), enquanto a diversidade efetiva ( $\alpha-ENSPIE$ ) não apresentou diferenças significativas entre habitats ( $\beta = 0.05$ , IC95%:  $-0.12$  a  $0.23$ ). Já a abundância total de indivíduos ( $N$ ) foi maior em áreas urbanas ( $\beta = 1.07$ , IC95%:  $0.43$  a  $1.71$ ).

### 3.2.2 Diversidade Gama

A análise da diversidade acumulada por sítio (Gama-S) indicou que a riqueza total de espécies é mantida na matriz urbana em níveis comparáveis aos dos

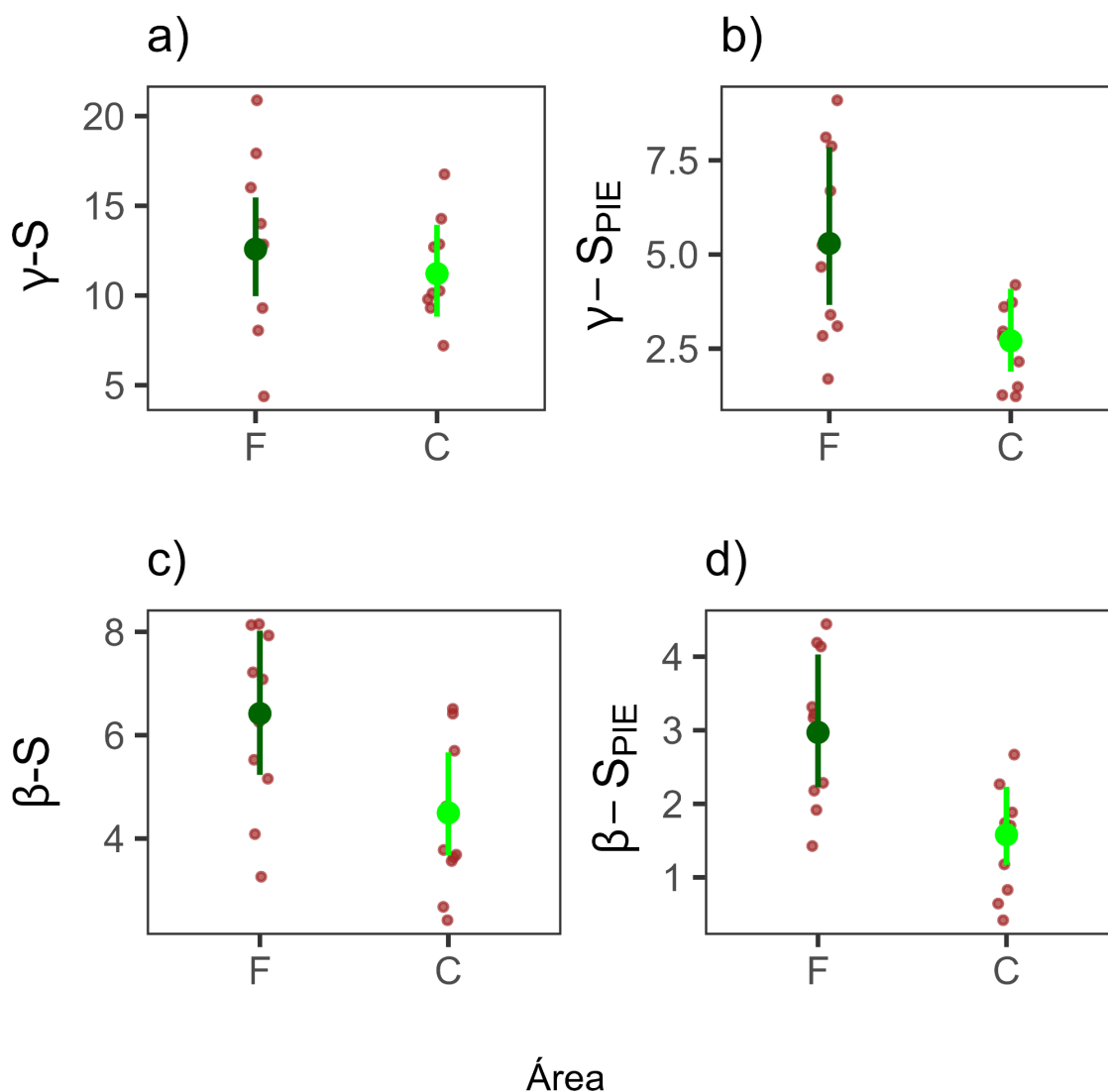
fragmentos florestais. Na análise geral, a riqueza média estimada por sítio foi estatisticamente similar entre os habitats, com 12,3 espécies nos fragmentos e 11,1 nas cidades. A incerteza associada a esta comparação foi alta, com o intervalo de credibilidade incluindo o zero e uma probabilidade de efeito negativo de 73,7% (Estimativa = -0,10; ICr 95%: -0,40 a 0,21) (Figura 3a).

A dependência de contexto foi evidente nas escalas locais: enquanto Mococa apresentou uma forte tendência de perda de espécies na cidade (Probabilidade de efeito negativo = 92,2%; Estimativa = -0,31), Pedralva mostrou um padrão inverso, com a cidade sustentando uma riqueza ligeiramente superior, embora estatisticamente incerta (Probabilidade de efeito negativo = 25,7%; Estimativa = 0,16). Estes resultados sugerem que a capacidade da matriz urbana de reter espécies varia localmente, mas não há um colapso generalizado na riqueza de espécies por sítio.

Em forte contraste, a estrutura interna dessas comunidades — avaliada pelo Número Efetivo de Espécies (Gama-ENSPiE) — revelou uma erosão severa da diversidade efetiva no ambiente urbano. Na análise geral, os fragmentos sustentaram uma diversidade efetiva praticamente duas vezes maior (ENSPiE = 5,3) do que as áreas urbanas (ENSPiE = 2,7). Diferentemente da riqueza simples, este efeito foi estatisticamente robusto e claro (Estimativa = -0,66; ICr 95%: -1,17 a -0,13) (Figura 3b).

Este padrão de simplificação estrutural na cidade manteve-se consistente nas análises locais. Em Mococa, a evidência de declínio foi forte (Probabilidade = 94,5%; Estimativa = -0,65), assim como em Pedralva (Probabilidade = 86,3%; Estimativa = -0,50). Embora os intervalos de credibilidade locais tenham incluído o zero devido à menor amostragem, a direção e a magnitude do efeito indicam consistentemente que, embora a cidade mantenha o número de espécies, ela perde a equitatividade, tornando-se dominada por poucas espécies muito abundantes.

Figura 3. Diversidade gama (a-b) e beta (c-d) de comunidades de epífitas em habitats urbanos (C) e fragmentos florestais (F).



Fonte: Elaboração própria (2025).

Legenda: Os gráficos mostram: (a) riqueza de espécies gama ( $\gamma$ -S), (b) diversidade efetiva gama ( $\gamma$ -ENSPIE), (c) diversidade beta de riqueza ( $\beta$ -S) e (d) diversidade beta efetiva ( $\beta$ -ENSPIE). Pontos coloridos representam as estimativas médias obtidas por modelos Bayesianos com intervalos de credibilidade de 95%, enquanto os pontos cinzas correspondem aos dados observados. As análises estatísticas indicaram que a riqueza gama ( $\gamma$ -S) não apresentou diferenças significativas entre habitats ( $\beta = -0.11$ , IC95%: -0.43 a 0.20). Já a diversidade efetiva gama ( $\gamma$ -ENSPIE) foi menor em áreas urbanas ( $\beta = -0.67$ , IC95%: -1.19 a -0.12). Em relação à diversidade beta, tanto a diversidade beta de riqueza ( $\beta$ -S) quanto a diversidade beta efetiva ( $\beta$ -ENSPIE) foram menores em áreas urbanas, indicando homogeneização das comunidades nesses ambientes ( $\beta$ -S:  $\beta = -0.36$ , IC95%: -0.65 a -0.06;  $\beta$ -SPIE:  $\beta = -0.63$ , IC95%: -1.04 a -0.20).

### 3.2.3 Diversidade Beta

A organização espacial das comunidades de epífitas, avaliada pela diversidade beta, revelou um processo claro de homogeneização biótica associado à urbanização. A diferenciação baseada puramente na presença de espécies (Beta-S) foi significativamente maior nos fragmentos florestais do que na matriz urbana. Na análise geral, observou-se uma redução média de 30% na heterogeneidade composicional ao passar dos fragmentos (Beta-S média = 6,0) para a cidade (Beta-S média = 4,2). Este efeito foi estatisticamente robusto, com um intervalo de credibilidade que exclui o zero (Estimativa = -0,34; ICr 95%: -0,64 a -0,04), indicando que as árvores urbanas tendem a compartilhar o mesmo subconjunto de espécies, enquanto os fragmentos mantêm comunidades mais singulares entre si (Figura 3c).

A análise estratificada evidenciou que este padrão é fortemente dependente do contexto da paisagem. Em Mococa, a homogeneização foi severa: a Beta-S caiu quase pela metade (de 6,9 para 3,7), um efeito de grande magnitude e certeza estatística (Estimativa = -0,62; ICr 95%: -1,02 a -0,18). Em contraste, Pedralva apresentou resistência a este processo, mantendo níveis de diferenciação espacial virtualmente idênticos entre os fragmentos (5,2) e a cidade (5,1), resultando em um efeito nulo (Estimativa = -0,02; ICr 95%: -0,42 a 0,38).

No entanto, ao considerar a estrutura de dominância das comunidades (Beta-ENSPIE), o sinal de homogeneização tornou-se evidente em ambas as paisagens. Na análise geral, a variabilidade estrutural entre árvores foi 47% menor na cidade (Beta-ENSPIE = 1,6) em comparação aos fragmentos (Beta-ENSPIE = 3,0), um efeito estatisticamente claro (Estimativa = -0,63; ICr 95%: -1,04 a -0,19) (Figura 3d).

Crucialmente, esta simplificação estrutural foi detectada mesmo onde a riqueza beta não mudou. Em Pedralva, apesar da Beta-S estável, houve uma forte evidência biológica de redução na Beta-ENSPIE (Estimativa = -0,45; Probabilidade de efeito negativo = 90,9%). Mococa corroborou este padrão com alta probabilidade (95,4%; Estimativa = -0,56). Estes resultados indicam que, mesmo quando a urbanização não elimina a variação na lista de espécies (como em Pedralva), ela padroniza a estrutura de dominância, tornando as comunidades urbanas funcionalmente mais monótonas em termos de abundância relativa.

## 4 DISCUSSÃO

### 4.1 PADRÕES GERAIS: O FILTRO ECOLÓGICO URBANO

Os resultados deste estudo demonstram de forma inequívoca que o ambiente urbano atua como um potente filtro ecológico, moldando comunidades de epífitas vasculares com características estruturais e florísticas fundamentalmente distintas daquelas encontradas em fragmentos florestais adjacentes. A clara separação entre os dois ambientes, evidenciada visualmente pela ordenação NMDS e confirmada estatisticamente pela PERMANOVA, reforça a ideia de que a urbanização impõe condições ambientais severas que selecionam um subconjunto específico de espécies tolerantes. Um padrão consistente observado foi a inversão da relação entre riqueza e abundância: enquanto os fragmentos florestais abrigam uma maior riqueza de espécies (69 vs. 39), as áreas urbanas, embora menos diversas, sustentam uma abundância de indivíduos drasticamente superior (6.499 vs. 1.046).

Este fenômeno de hiperdominância de poucas espécies em ambientes urbanos, notavelmente da família Bromeliaceae e, em especial, do gênero *Tillandsia*, alinha-se a um padrão macroecológico consistente em cidades brasileiras e neotropicais (Fabricante *et al.*, 2006; Ritter *et al.*, 2014; Alvim, Furtado e Menini Neto, 2020; Aoki-Gonçalves *et al.*, 2023). A dominância de *Tillandsia recurvata* (3.204 indivíduos na cidade) reflete um sucesso ecológico impulsionado pela combinação de plasticidade fenotípica e eficiência demográfica. Estudos recentes demonstram que esta espécie exibe adaptações morfológicas chave, como o metabolismo CAM e a absorção via tricomas foliares, que lhe conferem alta resiliência às condições adversas do ambiente urbano. Além disso, a estrutura populacional em cidades tende a apresentar uma alta proporção de plântulas e juvenis, indicando que, ao contrário das espécies sensíveis, estas populações conseguem completar seus ciclos reprodutivos e manter um recrutamento dinâmico mesmo sob estresse antropogênico (Mondragón & Mora-Flores, 2024; Ruas *et al.*, 2024).

Em contrapartida, a dominância de famílias como Orchidaceae nos fragmentos (20 espécies e 304 indivíduos) sugere que estes ambientes ainda

conservam condições de microclima (maior sombreamento e umidade) mais propícias para espécies mais sensíveis. A ausência ou raridade deste grupo na matriz urbana é um indicador da perda de qualidade ambiental e da pressão de coleta, uma vez que orquídeas dependem de associações micorrízicas e polinizadores específicos frequentemente ausentes nas cidades, resultando em comunidades urbanas funcionalmente simplificadas (Alvim, Furtado e Menini Neto, 2020).

#### 4.2 PARTICULARIDADES LOCAIS: HOMOGENEIDADE E HETEROGENEIDADE DAS COMUNIDADES

Apesar da convergência nos padrões urbanos gerais, a comparação entre Mococa e Pedralva revela divergências cruciais na estruturação das comunidades naturais, desvendando como o contexto regional modula a resposta da biota à fragmentação. Em Mococa, a detecção de espécies indicadoras robustas tanto para a cidade (*Tillandsia tricholepis*, IndVal = 0,99) quanto para o fragmento (*Peperomia circinnata*, IndVal = 1,00) aponta para uma consistência florística entre os remanescentes florestais. Isso sugere que os fragmentos nesta região, dominados em abundância pela família Piperaceae, compartilham condições ambientais e históricos de perturbação similares. Este padrão reflete a sensibilidade da flora epifítica à disponibilidade hídrica em florestas estacionais; em ambientes onde o déficit hídrico é o filtro predominante, a composição tende a ser mais homogênea e restrita a táxons tolerantes à seca, conforme observado em outros fragmentos de Mata Atlântica no interior do Brasil (Santana *et al.*, 2017; González & Ceballos, 2021).

O cenário em Pedralva desafia essa previsibilidade. A total ausência de espécies indicadoras para os fragmentos, corroborada pela extrema dispersão das amostras na ordenação NMDS (stress = 0,043), revela uma elevada singularidade florística entre as áreas remanescentes. Cada fragmento em Pedralva parece funcionar como uma ilha ecológica distinta, com composição única, impedindo que qualquer espécie atinja a frequência necessária para atuar como indicadora do grupo.

Essa alta dissimilaridade interna (alta diversidade beta entre fragmentos)

pode ser atribuída à maior complexidade topográfica e climática de Pedralva (911 m de altitude e relevo acidentado) em comparação ao relevo mais suave de Mococa. Essa heterogeneidade ambiental natural coincide com as observações descritas por Menini Neto *et al.* (2025) para Campos do Jordão. Assim como observado na Serra da Mantiqueira, a maior altitude e a frequência de neblina em Pedralva provavelmente tamponam o microclima, criando mosaicos de umidade que permitem a persistência de comunidades distintas e mais ricas em cada fragmento, diferentemente da homogeneização forçada pelo clima mais seco de Mococa. Do ponto de vista da conservação, isso implica que a proteção de um único fragmento em Pedralva é insuficiente para salvaguardar a diversidade regional, exigindo estratégias voltadas para a manutenção de múltiplos remanescentes complementares.

Em contrapartida, a comunidade urbana de Pedralva mostrou-se tão homogênea quanto a de Mococa, unificada pela dominância de espécies tolerantes como *Tillandsia recurvata* e pela forte marca da influência humana, evidenciada pela orquídea exótica ornamental *Dendrobium nobile* como indicadora perfeita (IndVal = 1,00). A ocorrência marcante de *D. nobile* é um indicador clássico de antropização em cidades brasileiras, onde a dispersão ativa realizada por moradores para fins ornamentais supera as barreiras de estabelecimento, introduzindo espécies exóticas asiáticas na flora urbana, como reportado no Paraná (Teixeira *et al.*, 2017; Devens *et al.*, 2016) e em Minas Gerais (Alvim, Furtado e Menini Neto, 2020). Esses achados demonstram que, enquanto o filtro urbano atua como uma força homogeneizadora universal (via espécies generalistas e exóticas), a biodiversidade nos fragmentos florestais responde de maneira idiossincrática às características climáticas e topográficas da paisagem regional.

#### 4.3 DINÂMICA MULTI-ESCALA: DO FILTRO LOCAL À HOMOGENEIZAÇÃO REGIONAL

A urbanização atua como um filtro ambiental hierárquico, cujos efeitos sobre a biodiversidade transcendem a perda local de espécies e promovem uma reestruturação profunda da comunidade. Nossos resultados, ao decompor a diversidade em três escalas espaciais, revelam um padrão consistente de

homogeneização biótica, onde a complexidade ecológica é corroída progressivamente.

Em escala local (diversidade alfa), encontramos um padrão onde as árvores nas cidades abrigavam, em média, menos espécies do que as árvores nos fragmentos, mas sustentavam uma abundância total de indivíduos significativamente maior. Este cenário exemplifica o mecanismo de "decaimento do ecossistema" (*ecosystem decay*), conforme tipificado por Chase *et al.* (2020), onde a perda de habitat altera profundamente a demografia das espécies remanescentes, resultando não apenas em extinções, mas em uma desestabilização da equitabilidade (*evenness*). Enquanto os fragmentos mantêm espécies raras, a urbanização seleciona espécies tolerantes que explodem demograficamente. Entretanto, essa abundância elevada mascara vulnerabilidades ocultas. Estudos genéticos recentes com *Tillandsia recurvata* em paisagens urbanas indicam que, apesar da alta densidade, o isolamento dos forófitos reduz o fluxo gênico, resultando em populações geneticamente estruturadas e potencialmente mais vulneráveis do que aquelas em ambientes naturais (Quail *et al.*, 2023). Portanto, a "saúde" demográfica aparente pode esconder uma fragilidade genética latente.

É na escala de paisagem (Gama) que a desconexão entre riqueza numérica e integridade ecológica se torna evidente. Embora a riqueza total de espécies por sítio (Gama-S) seja comparável entre os habitats — sugerindo que árvores urbanas podem atuar como repositórios parciais de biodiversidade (D'Cunha *et al.*, 2013) —, a queda abrupta na diversidade efetiva (Gama-ENSPIE) indica uma erosão funcional. A análise integrada das escalas alfa e gama elucida o mecanismo dessa homogeneização: conforme sintetizado por Blowes *et al.* (2024), a homogeneização biótica ocorre quando o ganho de espécies de ampla distribuição (alta ocupação) na escala local supera proporcionalmente as mudanças na escala regional. Nossos dados corroboram esse modelo global: a urbanização facilita a expansão de *Tillandsia* spp., que saturam os sítios locais.

A manutenção de uma riqueza alta na matriz urbana pode, portanto, representar uma "dívida de extinção": muitas das espécies raras detectadas podem ser transeuntes ou populações dreno (*sinks*), incapazes de se manter a longo prazo sem o aporte de propágulos dos fragmentos. A redução significativa da diversidade

beta confirma que as árvores urbanas tornam-se ecologicamente redundantes. A cidade retém espécies, mas perde a estrutura equitativa e a diferenciação espacial que caracterizam comunidades naturais, um fenômeno de degradação silenciosa amplamente reconhecido em revisões globais sobre o impacto do uso do solo (Alvim, Furtado e Menini Neto, 2021; Krömer *et al.*, 2025; Dornelas *et al.*, 2023).

#### 4.4 HETEROGENEIDADE DA PAISAGEM E A SÍNDROME DA HOMOGENEIZAÇÃO

A dissecação da diversidade em escalas revela que a homogeneização biótica não é um processo uniforme, mas sim uma síndrome dependente do contexto, cuja intensidade e mecanismos variam conforme a paisagem. Mococa ilustra o cenário de colapso taxonômico e estrutural. A redução simultânea e severa da rotatividade de espécies (Beta-S) e da diferenciação estrutural (Beta-ENSPIE), aliada à explosão demográfica (Alfa-N), confirma a atuação de um filtro urbano rigoroso. Neste cenário, a urbanização eliminou efetivamente a singularidade das árvores individuais, transformando a matriz urbana em um ambiente redundante onde a mesma composição simplificada se repete monotonamente através do espaço. Este isolamento físico dos forófitos na matriz urbana pode ter consequências evolutivas ocultas: estudos genéticos recentes com *Tillandsia recurvata* indicam que, em paisagens urbanas fragmentadas, as populações tendem a apresentar menor fluxo gênico e maior estruturação genética em comparação a populações naturais, sugerindo que a abundância numérica pode mascarar uma fragilidade genética latente (Quail *et al.*, 2023).

Pedralva, por outro lado, revela uma faceta mais insidiosa da urbanização: a homogeneização críptica. A surpreendente manutenção da Beta-S (riqueza) indica que a matriz urbana desta cidade ainda retém uma rotatividade de espécies comparável à dos fragmentos. Este fenômeno ressalta a importância crítica da estrutura hierárquica da paisagem proposta por Kotliar e Wiens (1990). A maior complexidade topográfica e microclimática de Pedralva (altitude elevada e relevo acidentado) parece criar "domínios de escala distintos, onde a variação ambiental imposta pelo relevo atua como um filtro hierárquico superior, tamponando o efeito

homogeneizador da urbanização na escala da riqueza. Conforme observado por Menini Neto *et al.* (2025) em cidades de altitude, a frequência de neblina e a umidade elevada permitem que forófitos urbanos, mesmo que exóticos, funcionem como refúgios eficazes (González & Ceballos, 2021; Martins *et al.*, 2020).

Contudo, a queda acentuada na Beta-ENSPIE (dominância) em Pedralva denuncia que o processo de homogeneização já está em curso, mas operando via padronização da dominância. Embora árvores vizinhas possam diferir em suas espécies raras, elas são funcionalmente idênticas no fato de serem todas dominadas pelo mesmo conjunto restrito de espécies generalistas hiperabundantes (Ruas *et al.*, 2024). Isso valida, em um sistema neotropical, a revisão global de Dornelas *et al.* (2023), que alerta que a estabilidade na riqueza de espécies frequentemente esconde mudanças drásticas na identidade e na abundância relativa das espécies. Nossos resultados demonstram que a urbanização pode erodir a heterogeneidade estrutural da comunidade antes mesmo de causar a perda da diferenciação taxonômica, um sinal de alerta precoce que passaria despercebido em análises baseadas apenas em listas de espécies.

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo estabelece que a urbanização atua não apenas como um filtro de espécies, mas como um motor de reorganização sistêmica das comunidades de epífitas vasculares. Nossos resultados demonstram que a conversão de florestas em paisagens urbanas resulta em uma substituição funcional da dominância: a perda de espécies sensíveis e raras é mascarada por uma explosão demográfica de poucas espécies generalistas, criando comunidades urbanas que são numericamente densas, mas ecologicamente simplificadas e redundantes.

A abordagem multi-escala revelou que essa erosão da biodiversidade opera em cascata. O filtro local (Alfa) infla a abundância de táxons tolerantes, o que, por sua vez, reduz a diversidade efetiva regional (Gama) e colapsa a diferenciação espacial (Beta). A baixa rotatividade de espécies entre as árvores urbanas confirma a homogeneização biótica como a assinatura definitiva da antropização, onde a

complexidade natural dos fragmentos é substituída por uma 'monocultura epifítica' difusa na paisagem urbana.

Crucialmente, evidenciamos que a homogeneização não é um processo monolítico. A descoberta de uma 'homogeneização críptica' em Pedralva, onde a estrutura de dominância foi erodida mesmo sem a perda severa de rotatividade de espécies, serve como um alerta metodológico e conservacionista: avaliações baseadas apenas em listas de espécies podem subestimar o impacto humano, falhando em detectar a degradação estrutural precoce das comunidades.

Em termos de conservação, concluímos que os fragmentos florestais remanescentes são insubstituíveis como reservatórios de diversidade filogenética e funcional, abrigando a singularidade que a matriz urbana não consegue sustentar. Em última análise, este estudo reitera a máxima de Wiens (1989) de que os padrões ecológicos são dependentes da escala de observação. A conservação da biodiversidade urbana exige, portanto, uma mudança de paradigma: transcender a visão focada apenas na lista de espécies presentes no local (uma visão centrada no grão) para gerenciar a estrutura da paisagem (uma visão centrada na extensão), garantindo que a heterogeneidade ambiental necessária para a manutenção da diversidade beta seja preservada frente à força homogeneizadora das cidades.

## REFERÊNCIAS

ALVIM, Francine Seehaber; FURTADO, Samyra Gomes; MENINI NETO, Luiz. Are vascular epiphytes in urban green areas subject to the homogenization of biodiversity? A case study in the Brazilian Atlantic Forest. **Urban Ecosystems**, v. 24, n. 4, p. 701-713, 2021.

ALVIM, Francine Seehaber; FURTADO, Samyra Gomes; MENINI NETO, Luiz. Diversity of vascular epiphytes in urban green areas of Juiz de Fora, Minas Gerais, Brazil. **Floresta e Ambiente**, v. 27, p. e20190116, 2020.

AOKI-GONÇALVES, Felipe et al. Urban epiphytes: Bromeliad diversity in a green

cover gradient across a Neotropical streetscape. **Urban Forestry & Urban Greening**, v. 83, p. 127901, 2023.

ARAÚJO, M. L.; RAMOS, F. N. Targeting the survey efforts: gaps and biases in epiphyte sampling at a biodiversity hotspot. *Forest Ecology and Management*, [S. l.], in press, 2021. ISBN 978-3-030-55321-0.

ARONSON, Myla FJ et al. Hierarchical filters determine community assembly of urban species pools. **Ecology**, v. 97, n. 11, p. 2952-2963, 2016.

ARROYO-RODRÍGUEZ, Víctor et al. Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. **Ecology letters**, v. 23, n. 9, p. 1404-1420, 2020.

BATAGHIN, Fernando Antonio; BARROS, Fábio de; PIRES, José Salatiel Rodrigues. Distribuição da comunidade de epífitas vasculares em sítios sob diferentes graus de perturbação na Floresta Nacional de Ipanema, São Paulo, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 33, p. 501-512, 2010.

BECKER, Diego Fedrizzi Petry; LINDEN, Rafael; SCHMITT, Jairo Lizandro. Richness, coverage and concentration of heavy metals in vascular epiphytes along an urbanization gradient. **Science of the Total Environment**, v. 584, p. 48-54, 2017.

BECKER, Diego Fedrizzi Petry et al. Riqueza e composição de epífitos vasculares em áreas urbanas da Bacia Hidrográfica do Rio dos Sinos, RS, Brasil. **Pesquisas, Botânica**, v. 68, p. 227-238, 2015.

BENZING, David H. Vascular epiphytes: general biology and related biota. Cambridge: **Cambridge University Press**, 1990. 354 p.

BESI, Edward Entalai et al. Deforestation impacts on diversity of orchids with inference on the conservation initiatives: Malaysia case study. **The Botanical Review**, v. 89, n. 4, p. 386-420, 2023.

BLOWES, Shane A. et al. Synthesis reveals approximately balanced biotic

differentiation and homogenization. **Science Advances**, v. 10, n. 8, p. eadj9395, 2024.

BLOWES, Shane A. et al. Mediterranean marine protected areas have higher biodiversity via increased evenness, not abundance. **Journal of Applied Ecology**, v. 57, n. 3, p. 578-589, 2020.

CABON, Valentin et al. Urban heat island and reduced habitat complexity explain spider community composition by excluding large and heat-sensitive species. **Land**, v. 13, n. 1, p. 83, 2024.

CADOTTE, M. W.; YASUI, S. L. E.; LIVINGSTONE, S.; et al. Os sistemas urbanos são benéficos, prejudiciais ou indiferentes à invasão biológica? **Biological Invasions**, v. 19, p. 3489–3503, 2017. DOI: 10.1007/s10530-017-1586-y.

CAMPBELL-STATON, Shane C. et al. Parallel selection on thermal physiology facilitates repeated adaptation of city lizards to urban heat islands. **Nature ecology & evolution**, v. 4, n. 4, p. 652-658, 2020.

CARRILLO-NIQUETE, Gerardo A. et al. Characterizing spatial and temporal deforestation and its effects on surface urban heat islands in a tropical city using Landsat time series. **Landscape and Urban Planning**, v. 217, p. 104280, 2022.

CARVAJAL-HERNÁNDEZ, César I. et al. Conservation value of disturbed and secondary forests for ferns and lycophytes along an elevational gradient in Mexico. **Applied Vegetation Science**, v. 20, n. 4, p. 662-672, 2017.

CHASE, Jonathan M. et al. Ecosystem decay exacerbates biodiversity loss with habitat loss. **Nature**, v. 584, n. 7820, p. 238-243, 2020.

CHOMICKI, Guillaume et al. The velamen protects photosynthetic orchid roots against UV-B damage, and a large dated phylogeny implies multiple gains and losses of this function during the Cenozoic. **New Phytologist**, v. 205, n. 3, p. 1330-1341, 2015.

CLAY, Keith. Fungal endophytes of grasses. **Annual review of Ecology and Systematics**, p. 275-297, 1990.

D'CUNHA, J. P.; GOWDA, P. V. Epiphyte diversity on avenue trees of national and state highways of Udupi district, Karnataka, India. **Int Res J Biol Sc**, v. 2, n. 5, p. 30-39, 2013.

DE BARROS RUAS, Renata; COSTA, Laís Mara Santana; BERED, Fernanda. Urbanization driving changes in plant species and communities—A global view. **Global Ecology and Conservation**, v. 38, p. e02243, 2022.

DE SOUSA, Cynthia Alves Félix et al. A methodological proposal to analyze urban sprawl, negative environmental impacts, and land degradation in the case of João Pessoa City (Brazil) between 1991 and 2018. **Environmental Monitoring and Assessment**, v. 195, n. 6, p. 738, 2023.

DEVENS, Kauanna Uyara et al. Levantamento de epífitas na arborização urbana do município de Luiziana-Paraná. **Revista da Sociedade Brasileira de Arborização Urbana**, v. 10, n. 4, 2016.

DORNELAS, Maria et al. Looking back on biodiversity change: lessons for the road ahead. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 378, n. 1881, p. 20220199, 2023.

DYLEWSKI, Łukasz et al. How do urbanization and alien species affect the plant taxonomic, functional, and phylogenetic diversity in different types of urban green areas?. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 30, n. 40, p. 92390-92403, 2023.

ELIAS, J. P. C. et al. Host tree traits in pasture areas affect forest and pasture specialist epiphyte species differently. **American Journal of Botany**, v. 108, n. 4, p. 598–606, 2021.

EINZMANN, Helena JR; ZOTZ, Gerhard. Dispersal and establishment of vascular epiphytes in human-modified landscapes. **AoB Plants**, v. 9, n. 6, p. plx052, 2017.

FABRICANTE, Juliano Ricardo; DE ANDRADE, Leonaldo Alves; MARQUES, Fábio José. Componente epifítico vascular ocorrente em árvores urbanas. **Cerne**, v. 12, n. 4, p. 399-405, 2006.

FAHRIG, Lenore et al. Is habitat fragmentation bad for biodiversity?. **Biological Conservation**, v. 230, p. 179-186, 2019.

GALLEGO, Yudy A.; CARMONA-HIGUITA, Maria Judith; BENAVIDES, Ana María. Urban trees as biodiversity scaffolds: patterns and drivers of epiphyte diversity in a tropical city. **Urban Ecosystems**, v. 28, n. 6, p. 238, 2025.

GHAZOUL, Jaboury et al. Conceptualizing forest degradation. **Trends in ecology & evolution**, v. 30, n. 10, p. 622-632, 2015.

GONZÁLEZ, María V.; CEBALLOS, Sergio J. Las epífitas vasculares en un ambiente urbano están influidas por características del arbolado, el clima y las fuentes de propágulos. **Ecología Austral**, v. 31, n. 2, p. 357-371, 2021.

HERPPICH, Werner B. et al. External water transport is more important than vascular transport in the extreme atmospheric epiphyte *Tillandsia usneoides* (Spanish moss). **Plant, cell & environment**, v. 42, n. 5, p. 1645-1656, 2019.

HIDALGO-MIHART, Mircea G.; SOSA-ESCALANTE, Javier Enrique. Diversity and activity patterns of medium- and large-sized mammals in an intraurban vegetation fragment in the city of Mérida, Yucatán, Mexico. **Therya**, v. 16, n. 2, 2025.

IZUDDIN, Muhammad; YAM, Tim Wing; WEBB, Edward L. Germination niches and seed persistence of tropical epiphytic orchids in an urban landscape. **Journal of plant research**, v. 132, n. 3, p. 383-394, 2019.

JESUS, Flavia M. et al. The importance of landscape structure for seed dispersal in

rain forest fragments. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 6, p. 1126-1136, 2012.

KRÖMER, Thorsten; GARCÍA-FRANCO, José G.; TOLEDO-ACEVES, Tarin. Epífitas vasculares como bioindicadores de la calidad forestal: impacto antrópico sobre su diversidad y composición. **Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental**, v. 36, n. 605, 2014.

KRÖMER, Thorsten et al. Impact of Land-Use Change on Vascular Epiphytes: A Review. **Plants**, v. 14, n. 8, p. 1188, 2025.

KOTLIAR, Natasha B.; WIENS, John A. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. **Oikos**, p. 253-260, 1990.

KRESS, W. John. The systematic distribution of vascular epiphytes. In: Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology. Berlin, **Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg**, 1989. p. 234-261.

KRÖMER, Thorsten et al. Impact of Land-Use Change on Vascular Epiphytes: A Review. **Plants**, v. 14, n. 8, p. 1188, 2025.

KUMAR, Prashant et al. Urban heat mitigation by green and blue infrastructure: Drivers, effectiveness, and future needs. **The Innovation**, v. 5, n. 2, 2024.

LANDEROS-LÓPEZ, Jessica G. et al. Influence of Microclimatic Variations on Morphological Traits of Ferns in Urban Forests of Central Veracruz, Mexico. **Plants**, v. 14, n. 11, p. 1732, 2025

LEROY, Céline et al. The contribution of microorganisms and metazoans to mineral nutrition in bromeliads. **Journal of Plant Ecology**, v. 9, n. 3, p. 241-255, 2016.

MARTINS, Pedro Luiz Sanglard Silva; FURTADO, Samyra Gomes; MENINI NETO, Luiz. Could epiphytes be xenophobic? Evaluating the use of native versus exotic

phorophytes by the vascular epiphytic community in an urban environment. **Community Ecology**, v. 21, n. 1, p. 91-101, 2020.

MASRI, Shahir; KANG, Choong-Min; KOUTRAKIS, Petros. Composition and sources of fine and coarse particles collected during 2002–2010 in Boston, MA. **Journal of the Air & Waste Management Association**, v. 65, n. 3, p. 287-297, 2015.

MENINI NETO, L. et al. Out of the frying pan into the fire: the community structure of epiphytes in Brazilian savanna after the passage of fire. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 77, n. 1, p. 77-87, 2020. DOI: 10.1017/S0960428619000180.

MENINI NETO, Luiz et al. The city in the clouds: vascular epiphytes in Brazil's highest urban area are highly influenced by the surrounding vegetation. **Community Ecology**, p. 1-15, 2025.

MCKINNEY, Michael L. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. **Urban ecosystems**, v. 11, n. 2, p. 161-176, 2008.

MONDRAGÓN, Demetria; MORA-FLORES, Martha Patricia. First steps to study the demography of vascular epiphytes in cities. **Brazilian Journal of Biology**, v. 84, p. e270998, 2023.

MILANOVIĆ, Marija et al. Functional diversity changes in native and alien urban flora over three centuries. **Biological Invasions**, v. 23, n. 7, p. 2337-2353, 2021.

MIRANDA, Tatiana et al. Habitat conditions, spatial distribution and trichome morphology of different species of *Tillandsia* growing on trees on the Ilha Grande Island, Brazil. **Flora**, v. 272, p. 151692, 2020.

MOCOCA (SP). Prefeitura Municipal. **Dados geográficos**. Mococa: Prefeitura Municipal de Mococa, s.d. Disponível em: <https://www.mococa.sp.gov.br/pagina/2/dados-geograficos>. Acesso em: 13 dez. 2025.

NORDEN, Jenni et al. Specialist species of wood-inhabiting fungi struggle while generalists thrive in fragmented boreal forests. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 3, p. 701-712, 2013.

ONU BRASIL. *ONU-Habitat: População mundial será 68% urbana até 2050*. 2019. Disponível em: <https://brasil.un.org/pt-br/188520-onu-habitat-popula%C3%A7%C3%A3o-mundial-ser%C3%A1-68-urbana-at%C3%A9-2050>. Acesso em: 1 nov. 2025.

PALAFX-JUÁREZ, Erika Betzabeth et al. Impact of urban land-cover changes on the spatial-temporal land surface temperature in a tropical City of Mexico. **ISPRS International Journal of Geo-Information**, v. 10, n. 2, p. 76, 2021.

PERES, Carlos A.; BARLOW, Jos; LAURANCE, William F. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 5, p. 227-229, 2006.

PEDRALVA (Município). Prefeitura Municipal de Pedralva. **Conheça um pouco sobre Pedralva**. Disponível em: <https://www.pedralva.mg.gov.br/pedralva>. Acesso em: 15 dez. 2025.

PIAZZETTA, Karime Dawidziak; RAMSDORF, Wanessa Algart; MARANHO, Leila Teresinha. Use of airplant *Tillandsia recurvata* L., Bromeliaceae, as biomonitor of urban air pollution. **Aerobiologia**, v. 35, n. 1, p. 125-137, 2019.

POTGIETER, Luke J. et al. Cities shape the diversity and spread of nonnative species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 55, 2024.

PREFEITURA MUNICIPAL DE PEDRALVA. **Plano Municipal de Saneamento Básico**. Pedralva, MG, 2019. Disponível em: <https://www.pedralva.mg.leg.br/leis/PlanoMunicipaldeSaneamentoBsico2019.pdf>. Acesso em: dia mês ano.

PUPLAMPU, Dzifa Adimle; BOAFO, Yaw Agyeman. Exploring the impacts of urban

expansion on green spaces availability and delivery of ecosystem services in the Accra metropolis. **Environmental Challenges**, v. 5, p. 100283, 2021.

QUAIL, Megan Rhianne et al. Surrounded by concrete: genetic isolation of *Tillandsia recurvata* L. in an urban landscape in southeastern Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 203, n. 4, p. 390-400, 2023.

RAMALHO, Thiago Silveira; DE FÁTIMA MARTINS, Maria. Sustainable human resource management in the supply chain: A new framework. **Cleaner Logistics and Supply Chain**, v. 5, p. 100075, 2022.

RITTER, Cíntia Maria et al. Levantamento de epífitas presentes na arborização urbana no Município de Farol-Paraná. **REVSBAU**, v. 9, n. 3, p. 18-28, 2015.

RIVEST, Stephanie A.; KHAROUBA, Heather M. Taxonomic and functional homogenization of butterfly communities along an urban gradient. **Insect Conservation and Diversity**, v. 17, n. 2, p. 273-286, 2024.

ROSENFELD, Milena Fermina; MÜLLER, Sandra Cristina. Ecologia funcional como ferramenta para planejar e monitorar a restauração ecológica de ecossistemas. **Oecologia Australis**, v. 24, n. 3, p. 550-565, 2020.

RUAS, Renata de B. et al. A bromeliad living in the city: A case of a native species resilient to urbanization in South Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 205, n. 2, p. 161-176, 2024.

SANTANA, L. D. et al. Diversity, vertical structure and floristic relationships of vascular epiphytes in an urban remnant of the Brazilian Atlantic Forest. **Hoehnea**, v. 44, n. 1, p. 123-138, 2017. DOI: 10.1590/2236-8906-57/2016.

SAUNDERS, Denis A.; HOBBS, Richard J.; MARGULES, Chris R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. **Conservation biology**, v. 5, n. 1, p. 18-32, 1991.

SILVA, Janilci Serra; DA SILVA, Richarde Marques; SANTOS, Celso Augusto Guimarães. Spatiotemporal impact of land use/land cover changes on urban heat islands: A case study of Paço do Lumiar, Brazil. **Building and Environment**, v. 136, p. 279-292, 2018.

SILVA, T. R.; RIBEIRO, K. T. Urbanização e perda da diversidade de epífitas vasculares: um estudo de caso em áreas verdes urbanas do Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Ecologia*, v. 20, n. 2, p. 45–55, 2020.

SILVERA, Katia et al. Crassulacean acid metabolism and epiphytism linked to adaptive radiations in the Orchidaceae. **Plant physiology**, v. 149, n. 4, p. 1838-1847, 2009.

SIMKIN, Rohan D. et al. Biodiversity impacts and conservation implications of urban land expansion projected to 2050. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 119, n. 12, p. e2117297119, 2022.

SODHI, Navjot S. et al. Correlates of extinction proneness in tropical angiosperms. **Diversity and Distributions**, v. 14, n. 1, p. 1-10, 2008.

STATSCLIMAT. **Climate report: Mococa, Brazil**. [S.l.], 2025. Disponível em: [https://www.statsclimat.com/Latin-America-and-the-Caribbean/Brazil/report\\_Mococa](https://www.statsclimat.com/Latin-America-and-the-Caribbean/Brazil/report_Mococa). Acesso em: 13 dez. 2025.

SZABÓ, Borbála et al. Urbanization decreases species richness, and increases abundance in dry climates whereas decreases in wet climates: a global meta-analysis. **Science of the Total Environment**, v. 859, p. 160145, 2023.

TEIXEIRA, G. G. M. et al. Aspectos ecológicos de epífitas vasculares na arborização urbana de Quinta do Sol, Paraná, Brasil. **Revista da Sociedade Brasileira de Arborização Urbana**, v. 12, n. 4, p. 1-12, 2017.

TILAHUN, Deneke; GASHU, Kassahun; SHIFERAW, Getnet Tarko. Effects of agricultural land and urban expansion on peri-urban forest degradation and

implications on sustainable environmental management in southern Ethiopia. **Sustainability**, v. 14, n. 24, p. 16527, 2022.

UTTARA, S. et al. Impacts of urbanization on environment. **International Journal of Research in Engineering and Applied Sciences**, v. 2, n. 2, p. 1637-1645, 2012.

VICTORIANO-ROMERO, Elizabeth et al. Dispersal limitation of Tillandsia species correlates with rain and host structure in a central Mexican tropical dry forest. **PLoS one**, v. 12, n. 2, p. e0171614, 2017.

WANG, Xiaoxiao; SHI, Ruiting; ZHOU, Ying. Dynamics of urban sprawl and sustainable development in China. **Socio-Economic Planning Sciences**, v. 70, p. 100736, 2020.

WERNER, Florian A.; GRADSTEIN, S. Robbert. Diversity of dry forest epiphytes along a gradient of human disturbance in the tropical Andes. **Journal of vegetation science**, v. 20, n. 1, p. 59-68, 2009.

WIENS, John A. Spatial scaling in ecology. **Functional ecology**, v. 3, n. 4, p. 385-397, 1989.

WINKLER, Manuela; HÜLBER, Karl; HIETZ, Peter. Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. **Annals of Botany**, v. 95, n. 6, p. 1039-1047, 2005.

ZONA, Scott; CHRISTENHUSZ, Maarten JM. Litter-trapping plants: filter-feeders of the plant kingdom. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 179, n. 4, p. 554-586, 2015.

ZOTZ, Gerhard et al. EpiList 1.0: a global checklist of vascular epiphytes. **Ecology**, v. 102, n. 6, p. e03326, 2021.

ZOTZ, Gerhard; HIETZ, Peter. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. **Journal of experimental botany**, v. 52, n. 364,

p. 2067-2078, 2001.

ZOTZ, Gerhard. Plants on plants-the biology of vascular epiphytes. **Berlin: Springer**, 2016.

ZOTZ, Gerhard; THOMAS, Vera. How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. **Annals of botany**, v. 83, n. 2, p. 183-192, 1999.

ZOTZ, Gerhard; ANDRADE, José Luis; EINZMANN, Helena JR. CAM plants: their importance in epiphyte communities and prospects with global change. **Annals of Botany**, v. 132, n. 4, p. 685-698, 2023.