



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

THÁLES AUGUSTO PEREIRA

**DE MICROCOSMOS AQUÁTICOS A PROMOTORAS DE
HETEROGENEIDADE: BROMÉLIAS-TANQUE EPÍFITAS PROMOVEM
DIVERSIDADE AMBIENTAL E BIOLÓGICA EM UMA FLORESTA
TROPICAL**

Campinas

2019

THÁLES AUGUSTO PEREIRA

**DE MICROCOSMOS AQUÁTICOS A PROMOTORAS DE
HETEROGENEIDADE: BROMÉLIAS-TANQUE EPÍFITAS PROMOVEM
DIVERSIDADE AMBIENTAL E BIOLÓGICA EM UMA FLORESTA
TROPICAL**

*Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas como parte dos requisitos
exigidos para a obtenção do título de
Mestre em Ecologia.*

Orientador: *Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero.*

Coorientadora: *Profa. Dra. Simone Aparecida Vieira.*

ESTE ARQUIVO DIGITAL CORRESPONDE À
VERSÃO FINAL DA DISSERTAÇÃO DEFENDIDA
PELO ALUNO THÁLES AUGUSTO PEREIRA E
ORIENTADA PELO PROF. DR. GUSTAVO
QUEVEDO ROMERO.

Campinas

2019

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

P414d Pereira, Tháles Augusto, 1992-
De microcosmos aquáticos a promotoras de heterogeneidade : bromélias-tanque epífitas promovem diversidade ambiental e biológica em uma floresta tropical / Tháles Augusto Pereira. – Campinas, SP : [s.n.], 2019.

Orientador: Gustavo Quevedo Romero.
Coorientador: Simone Aparecida Vieira.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Bromélia. 2. Epífitas. 3. Biodiversidade. 4. Heterogeneidade. 5. Florestas tropicais. I. Romero, Gustavo Quevedo, 1974-. II. Vieira, Simone Aparecida, 1967-. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: From aquatic microcosmos to agents of heterogeneity : epiphytic tank bromeliads promote environmental and biological diversity in a tropical forest

Palavras-chave em inglês:

Bromelia
Epiphytes
Biodiversity
Heterogeneity
Tropical forests

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Mestre em Ecologia

Banca examinadora:

Simone Aparecida Vieira [Coorientador]
Pablo Augusto Poletto Antikeira
Adriana Maria Zanforlin Martini

Data de defesa: 23-07-2019

Programa de Pós-Graduação: Ecologia

Identificação e informações acadêmicas do(a) aluno(a)

- ORCID do autor: <https://orcid.org/0000-0002-4999-8604>

- Currículo Lattes do autor: <http://lattes.cnpq.br/4410396235693904>

Campinas, 23 de julho de 2019

COMISSÃO EXAMINADORA

Profa. Dra. Simone Aparecida Vieira (Coorientadora)

Dr. Pablo Augusto Poletto Antiqueira

Dra. Adriana Maria Zanforlin Martini

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.

Aos meus pais, Regina e Ronaldo, dedico.

AGRADECIMENTOS

Esta dissertação foi fruto não só de meus esforços, mas também do trabalho e do apoio de muitas pessoas, sem as quais sua finalização não seria possível. Há muitas pessoas a agradecer, e, provavelmente, muitas ficarão ausentes destes singelos agradecimentos. Contudo, da mesma forma, minha gratidão se estende a cada uma delas.

Primeiramente, agradeço a Deus.

Agradeço aos meus pais, Regina e Ronaldo, e aos meus irmãos, William e Péricles, assim como à Elaine e à mais nova integrante da família, Maria Fernanda.

Agradeço a cada um dos meus amigos, sobretudo àqueles com os quais pude compartilhar mais intensamente esta pequena jornada: João Toniolo (John), Denis Gomes (Gurizão), Lucas Zorzetti (Lucão), Aulísio Paiva, Thales Oliveira (Thalão), Rafael Gomes, Plínio Barbosa, Joaquim Castro, Vinícius Bissoli, Marília Magalhães, Rafael Primon, Leonardo Oppenheimer, Lucas Moraes, Guilherme Melo (Guilhas), Pe. Fabiano, Miguel Sugai, André Lucas, Hugo Sakamoto, Henrique Elfes e Antônio A. de Moraes (Toninho).

Agradeço ao meu orientador Gustavo Q. Romero, à minha coorientadora, Simone A. Vieira, ao professor Rafael S. Oliveira, à professora Daniela M. L. da Silva e à professora Adriana M. Z. Martini. Agradeço também à Laura R. Hernández e à Yvonne V. Bakker.

Agradeço a cada companheiro e amigo do laboratório LIMBIO, sobretudo: Pablo Antikeira, Tiago Bernabé, Gustavo Migliorini, Paula Omena, Felipe Rezende, Fátima Recalde e Sandra Benavides. Agradeço também à Giovana Garcia.

Agradeço a cada funcionário do Núcleo Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar) e a cada uma das pessoas com as quais convivi em Ubatuba, em especial ao Cristiano, à dona Laura, ao Salvador e à Alline.

A cada um de vocês, e aos que ficaram ausentes desta lista, meus sinceros agradecimentos.

O presente trabalho foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), código de financiamento 001, nos cinco primeiros meses, e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), processo 130112/2017-8, nos últimos 19 meses. Este trabalho também foi cofinanciado pelo CNPq-PELD (processo 403710/2012-0), pelo *Natural Environment Research Council (NERC)*, Reino Unido, e pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) no âmbito dos Projetos PELD/BIOTA e ECOFOR (processos 2012/51509-8 e 2012/51872-5), integrados no Programa BIOTA/FAPESP - O Instituto Virtual da Biodiversidade (www.biota.org.br). Autorizações COTEC/IF: 002.766/2013, 010.631/2013 e 000.662/2017.

*“O que é preciso para conseguir a felicidade não é uma vida cômoda,
mas um coração enamorado”*

(São Josemaria Escrivá)

RESUMO

As epífitas correspondem à parcela do dossel que contém as maiores concentrações de nutrientes lábeis em florestas tropicais. Sendo muitos desses ecossistemas tipicamente pobres, com solos demasiadamente ácidos e intemperizados, quaisquer processos que interfiram em seus estoques e fluxos de nutrientes podem afetar sensivelmente a estruturação de comunidades vegetais. Dentre as epífitas mais abundantes nessas florestas, as bromélias-tanque se destacam por formarem tanques que sustentam microcosmos aquáticos, ricos em nutrientes, dos quais podem extravasar consideráveis volumes de água durante os eventos de chuva. Embora haja indícios de um possível efeito fertilizador do extravasamento de seus tanques para comunidades de plântulas no sub-bosque, os efeitos desse fluxo de nutrientes tanto para o solo como para as plantas ainda são desconhecidos. Esse fluxo, diferentemente do proporcionado por outras epífitas, caracteriza-se por compor um fluxo de nutrientes entre ecossistemas distintos, uma vez que, sob uma pequena escala dentro da floresta, um ecossistema aquático (tanque das bromélias) abastece com subsídios aquáticos manchas limitadas de solo no sub-bosque. Tal característica no dossel, tipicamente de bromélias, faz dessas plantas fontes únicas de nutrientes, o que poderia constituir uma contribuição diferenciada de recursos para as manchas de solo sob essas epífitas, tanto em qualidade como em quantidade. No presente trabalho, tivemos por objetivo avaliar os efeitos de bromélias-tanque epífitas para a disponibilidade de recursos no solo e, consequentemente, para a estruturação de comunidades de plântulas no sub-bosque. Em uma floresta de restinga, comparamos as concentrações de nutrientes na precipitação através da copa, as características químicas do solo e outros dois fatores limitantes ao desenvolvimento de plântulas (biomassa de serapilheira e luminosidade) em 22 pares de parcelas de 50 cm² sob coberturas de dossel com e sem bromélias. Por meio de modelos de equações estruturais, analisamos os efeitos de cada uma dessas variáveis para os seguintes parâmetros da estrutura das comunidades de plântulas: composição, diversidade, biomassa acima do solo e densidade. Na presença de bromélias-tanque no dossel, a precipitação através da copa apresentou uma quantidade 2,5 vezes maior de nitrogênio e 4 vezes maior de fósforo, e as manchas de solo apresentaram maior concentração de cálcio, maior pH e menor luminosidade. Cada uma dessas alterações, com exceção do fósforo, afetou algum parâmetro da estrutura das comunidades, mediando, assim, diferentes efeitos indiretos da presença dessas epífitas sobre as plântulas. De modo geral, a presença de bromélias no dossel afetou positivamente a diversidade, e negativamente a biomassa e a densidade, além de afetar a composição das comunidades de plântulas. Além

da novidade de apresentarmos bromélias-tanque epífitas como fornecedoras de subsídios aquáticos a comunidades de plântulas em uma floresta tropical, verificamos que essas epífitas, ao atuarem como promotoras de heterogeneidade, podem atuar tanto como amplificadoras de diversidade ambiental como amplificadoras de diversidade biológica. Assim, ante um cenário de crescente degradação ambiental e perda de biodiversidade, sobretudo em florestas tropicais, enfatizamos a importância da conservação dessas epífitas, visto que, além de serem altamente vulneráveis à extinção, a perda dessas espécies-chave poderia acentuar ainda mais o risco de homogeneização desses ambientes hiperdiversos.

Palavras-chave: bromélias-tanque epífitas, estrutura de comunidades, heterogeneidade, amplificadoras, florestas tropicais.

ABSTRACT

Epiphytes correspond to the portion of the canopy which holds the highest concentrations of labile nutrients in tropical forests. Such ecosystems are typically nutrient-impovertished, with remarkably acidic and weathered soils. Thus, any processes that interfere with their nutrients stocks and fluxes can greatly affect the structure of vegetal communities. Among the most abundant epiphytes in tropical forests, tank bromeliads stand out for their water-impounding tanks which sustain nutrient-rich aquatic microcosmos, from which large volumes of water can overflow under rainfall events. Although there are some evidences of a possible fertilizer effect from tank bromeliads overflow to understory seedling communities, this effect on both soil and plants is still unknown. Such nutrient flux, unlike fluxes from other epiphytes, is characterized by a flux across ecosystems boundaries, since under a small scale inside the forest an aquatic ecosystem (bromeliad tank) supplies restricted soil patches with aquatic subsidies. This feature in canopy, characteristic of bromeliads, makes these plants unique sources of nutrients, which could constitute a distinguished contribution of resources for soil patches under these epiphytes, both in quality and quantity. In the current work, we aimed to evaluate the effects of epiphytic tank bromeliads on the availability of soil resources and, consequently, on the structuring of seedling communities in the understory. In a restinga forest, we compared nutrient concentrations in throughfall, soil chemical characteristics and other two limiting factors for seedlings development (litter biomass and light) in 22 couples of 50 cm² plots under canopy cover with and without bromeliads. Using structural equation models, we analyzed the effects of each variable for the following parameters of the structure of seedling communities: composition, diversity, above-ground biomass and density. In the presence of tank bromeliads in the canopy, throughfall was 2.5 times richer in nitrogen and 4 times richer in phosphorus, and soil patches exhibited higher calcium concentration, higher pH and lower light. Each of these changes, except for phosphorus, affected some parameter of the community structure, mediating, thus, different indirect effects of bromeliads presence on seedlings. In general, the presence of bromeliads in the canopy affected positively the diversity and negatively the biomass and density of the communities, besides affecting their composition. In addition to the novelty of presenting epiphytic tank bromeliads as distinguished sources of nutrients in the canopy, providers of aquatic subsidies to seedlings communities, we have found that these epiphytes, acting as drivers of heterogeneity, can act as both environmental diversity amplifiers and as biological diversity amplifiers. Thus, facing a scenario of increasing environmental degradation and loss

of biodiversity, especially in tropical forests, we emphasize the importance of conserving these epiphytes, as they are not only highly vulnerable to extinction, but also the loss of these key species could further accentuate the risk of homogenization of these hyperdiverse environments.

Key-words: epiphytic tank bromeliad, community structure, heterogeneity, amplifiers, tropical forests.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Modelo conceitual, delineamento amostral, e modelo de parcela.....	22
FIGURA 2. Escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) ilustrando a dissimilaridade entre as composições das comunidades segundo os tratamentos “presença de bromélias-tanque epífitas” e “ausência de bromélias-tanque epífitas”.....	32
FIGURA 3. Modelos de equação estrutural piecewise, contendo N na precipitação, referentes aos efeitos de bromélias-tanque epífitas sobre diversidade, biomassa e densidade das comunidades.....	35
FIGURA 4. Modelos de equação estrutural piecewise, contendo P na precipitação, referentes aos efeitos de bromélias-tanque epífitas sobre diversidade e biomassa das comunidades.....	36
FIGURA S1 (APÊNDICE S1). Bromélia-tanque epífita situada sobre tronco caído em um manguezal no Parque Estadual da Serra do Mar (Picinguaba), São Paulo, Brasil.....	57
FIGURA S1 (APÊNDICE S2). Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para concentração de N, concentração de P e volume de água da precipitação através da copa.....	59
FIGURA S2 (APÊNDICE S2). Relação entre número de bromélias-tanque no dossel e sua altura com o volume de chuva coletado.....	60
FIGURA S3 (APÊNDICE S2). Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para as quantidades totais de N e P que chegam ao solo via precipitação.....	61
FIGURA S4 (APÊNDICE S2). Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para as concentrações de N e P no solo.....	62
FIGURA S5 (APÊNDICE S2). Relação entre as concentrações de N e P na água da chuva e suas respectivas concentrações no solo.....	63

FIGURA S6 (APÊNDICE S2). Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para o pH do solo e para as concentrações de Ca, K e Mg.....	64
FIGURA S7 (APÊNDICE S2). Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para matéria orgânica, acidez potencial, soma de bases e capacidade de troca de cátions (CTC) do solo.....	65
FIGURA S8 (APÊNDICE S2). Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para biomassa de serapilheira acima do solo e luminosidade.....	66
FIGURA S9 (APÊNDICE S2). Relação entre número de bromélias-tanque no dossel e sua altura com biomassa de serapilheira no solo e luminosidade.....	67

LISTA DE TABELAS

TABELA 1. Seleção de modelos para a análise de modelos de equação estrutural piecewise (piecewise SEM) para modelos contendo N e P na precipitação.....	34
TABELA S1 (APÊNDICE S3). Seleção de modelos para a análise de modelos de equação estrutural piecewise (piecewise SEM) para modelos contendo N e P do solo.....	69
TABELA S2 (APÊNDICE S3). Resultados da análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) dos efeitos da presença de bromélias-tanque epífitas e variáveis ambientais para a composição de comunidades de plântulas.....	70

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	16
MATERIAL E MÉTODOS.....	20
<i>Área de estudo</i>	20
<i>Delineamento amostral</i>	21
<i>Precipitação através da copa</i>	22
<i>Características físico-químicas das manchas de solo</i>	23
<i>Estrutura das comunidades de plântulas</i>	24
<i>Análises estatísticas</i>	25
RESULTADOS.....	28
<i>Precipitação através da copa</i>	28
<i>Características físico-químicas das manchas de solo</i>	28
<i>Estrutura das comunidades de plântulas</i>	29
DISCUSSÃO.....	34
REFERÊNCIAS.....	41
APÊNDICES.....	53
<i>Apêndice S1</i>	53
<i>Apêndice S2</i>	56
<i>Apêndice S3</i>	66
ANEXOS.....	69

INTRODUÇÃO

Em florestas tropicais, o dossel apresenta um papel fundamental para a manutenção desses ecossistemas, visto que compõe o principal estoque de nutrientes acima do solo (Proctor 1987). Em sua maioria, as florestas tropicais são fortemente limitadas por nutrientes, sobretudo N, para florestas sobre solos mais jovens, e P, para aquelas sobre solos mais antigos e intemperizados (Harrington et al. 2001, Vitousek et al. 2010). Embora componham apenas uma pequena porção da biomassa total das árvores, ramos e folhas podem conter a maior parcela dos nutrientes estocados na biomassa vegetal, além de afetarem, direta e indiretamente, os principais fatores que governam os processos de decomposição e mineralização no solo – i.e., temperatura, umidade, qualidade da serapilheira e o *status* nutricional da área onde esses processos ocorrem (Prescott 2002, Lowman e Rinker 2004). Alban *et al.* (1978), por exemplo, verificaram que ramos e folhas são responsáveis por até 50% dos conteúdos de N, P, K, Ca e Mg presentes na biomassa de árvores em florestas boreais. Valores estes, subestimados para ambientes tropicais, nos quais a grande diversidade de espécies contribui para uma maior complexidade estrutural do sub-bosque e do dossel (Lowman e Rinker 2004).

No dossel, contudo, mais do que os ramos e folhas, são as epífitas que contribuem com as maiores parcelas de nutrientes. Em uma floresta tropical nebulosa na Costa Rica, ao comparar as concentrações de nutrientes em epífitas e na biomassa foliar total de suas árvores hospedeiras, Nadkarni (1984) verificou que essas plantas, embora compreendessem menos de 2% da biomassa total acima do solo, contribuíam com um estoque quatro vezes maior de nutrientes lábeis. Dentre as epífitas em florestas tropicais, bromélias-tanque (Bromeliaceae) se destacam por sua abundância, diversidade e, sobretudo, por compreenderem micro-sítios com condições bastante únicas em meio ao dossel. Essas epífitas se caracterizam por formar tanques (fitotelmatas) pela disposição imbricada das bainhas de suas folhas, capazes de armazenar expressivas quantidades de água. Em uma floresta de restinga no Brasil, por exemplo, foi estimado que essas plantas são capazes de armazenar, por hectare de floresta, mais de 40.000 L de água no dossel (Cogliatti-Carvalho et al. 2010), enquanto que em uma floresta nebulosa colombiana esses valores passam dos 50.000 L (Fish 1983). Além de reservatórios de água, os tanques de bromélias acumulam ainda uma grande variedade de detritos, fornecendo abrigo, recursos e condições específicas a um extenso número de espécies de animais, microrganismos e mesmo a algumas espécies de plantas (Benzing 2000, Bernabé et al. 2018).

Há muito se sabe que parte do volume de água acumulado nessas epífitas pode extravasar de seus tanques após um evento de chuva (Benzing et al. 1972), e outros trabalhos nos dão alguns indícios de que esse extravasamento seria capaz de prover o ambiente externo com diversos nutrientes durante os eventos de precipitação. Benzing et al. (1972), por exemplo, ao estudarem a química da água dos microcosmos da bromélia *Aechmea bracteata* (SW.) Griseb, verificaram que o extravasamento de água de seu tanque ocorre do tanque central para os tanques mais externos, de modo que, embora a perda de solutos provenientes dos tanques seja substancial, os solutos estão longe de serem esgotados após uma chuva rápida. Em um ambiente de restinga aberta, Hay et al. (1981) mostraram que bromélias-tanque enriquecem o solo com íons de Ca e Mg; contudo, somente foram avaliadas neste trabalho bromélias-tanque terrestres, e a causa do enriquecimento analisado foi atribuída à matéria orgânica acumulada em sua base. Por fim, dando mais indícios a esse possível fluxo de nutrientes, Benavides-Gordillo et al. (2019), em um experimento manipulando o volume de precipitação sobre bromélias-tanque epífitas, verificou que a água extravasada dessas plantas continha tanto nutrientes (nitrato, amônio e fosfato) como microrganismos, mas não foram avaliados seus efeitos para o solo ou para as comunidades nele presentes. Os potenciais efeitos dessas epífitas, portanto, para além das fronteiras de seus tanques e folhas, continuam inexplorados.

Diferentemente de outras epífitas, a capacidade de bromélias-tanque acumularem grandes volumes de água, confere a essas plantas um estoque de nutrientes diferenciado, pois os detritos acumulados em seus tanques não são apenas fruto da queda de serapilheira e de deposições da fauna presente no dossel, mas são, em grande parte, produtos da fauna aquática e da atividade dos microrganismos que compõem esses microcosmos (Benzing 2000, Bernabé et al. 2018). Sendo esses produtos de origem aquática, o fluxo de nutrientes do tanque dessas epífitas para o solo caracterizaria, em uma pequena escala dentro da floresta, um fluxo de recursos entre ecossistemas distintos (Polis et al. 1997, Recalde et al. 2016, Schindler e Smits 2017), uma vez que um ambiente aquático, bem definido pelo tanque das bromélias, fornece subsídios aquáticos a um ecossistema terrestre, formado por uma mancha restrita de solo no sub-bosque.

A adição de recursos a um ecossistema pode, naturalmente, promover mudanças na estrutura das comunidades envolvidas (Meunier et al. 2016). Contudo, tratando-se de ecossistemas distintos, os recursos do ecossistema doador têm uma maior chance de apresentar uma importância singular, ou mesmo um efeito inesperado, para o ecossistema receptor, visto que podem ser incomuns ou de uma qualidade pouco frequente a este

ecossistema (e.g., Martin-Creuzburg et al. 2017). Além disso, os recursos aquáticos, de modo geral, são de maior qualidade nutricional se comparados aos recursos terrestres, seja por diferenças estequiométricas dos componentes (Bartels et al. 2012), seja por diferenças bioquímicas entre a natureza dos recursos (Martin-Creuzburg et al. 2017). Del Vecchio et al. (2013), por exemplo, ao avaliarem o efeito do depósito de algas marinhas sobre plantas de dunas do Mediterrâneo, verificaram que a deposição desse material retardou a germinação das duas espécies de plantas estudadas. A este efeito, inesperado, os autores atribuíram o fato de esses subsídios apresentarem altas concentrações de sal (NaCl), que, como demonstrado em outros trabalhos (Debez et al. 2004, Del Vecchio et al. 2012), induz a dormência de sementes de diferentes espécies psamófilas de dunas. Tal indução é considerada um mecanismo que garante maior sobrevivência às plântulas dessas espécies, uma vez que as sementes só conseguem germinar quando lavadas pela água da chuva, coincidindo com o período mais favorável ao seu crescimento. Este efeito só é possível em virtude da natureza dos recursos que subsidiam esse ecossistema terrestre, pois, sendo eles de origem marinha, são grandes as chances de enriquecerem com sal os ecossistemas para os quais são transportados.

A entrada de subsídios aquáticos em ecossistemas terrestres pode promover uma grande variedade de efeitos, a depender da qualidade dos recursos, da composição de espécies da área receptora e dos mecanismos envolvidos na entrada desses recursos. Tais efeitos ainda podem ser atenuados tanto por variáveis ambientais (e.g., Hocking e Reynolds 2011) como pela interação dos recursos com a microbiota do solo (e.g., Hines et al. 2006). De modo geral, a entrada de recursos aquáticos pode promover uma diferenciação na composição das comunidades vegetais (Hocking e Reynolds 2011, Del Vecchio et al. 2013, Havik et al. 2014, Del Vecchio et al. 2017), e parâmetros da estrutura das comunidades, como biomassa e diversidade, podem tanto aumentar como diminuir (Wait et al. 2005, Hocking e Reynolds 2011, Del Vecchio et al. 2013, Havik et al. 2014, Del Vecchio et al. 2017).

Ao compor um microcosmo, a importância de bromélias-tanque epífitas para diferentes comunidades de vertebrados e invertebrados há muito já foi constatada, sendo este conhecimento recentemente utilizado para fins de conservação e restauração da fauna e da complexidade estrutural de ambientes florestais (González Del Pliego et al. 2016, Fernandez Barrancos et al. 2017, Ladino et al. 2019). Todavia, são desconhecidos os potenciais efeitos do extravasamento de seus tanques para a variabilidade de recursos no solo e para a estruturação de comunidades de plantas. No presente trabalho, tivemos por objetivo avaliar os possíveis efeitos dessas epífitas para a disponibilização de recursos em uma floresta tropical. Buscamos avaliar se essas epífitas promovem alterações nas manchas de solo sobre as quais

elas se encontram e se estas alterações seriam capazes de afetar a estrutura das comunidades de plântulas do sub-bosque. Especificamente, buscamos responder as seguintes questões: (1) a presença de bromélias-tanque epífitas afeta a composição química da água que chega ao solo via precipitação?; (2) a presença dessas epífitas altera características físico-químicas das manchas de solo sobre as quais elas se encontram?; e (3) considerando tais efeitos, qual a importância de bromélias-tanque epífitas para a estrutura das comunidades de plântulas desta floresta tropical?

Uma vez que bromélias-tanque acumulam grandes volumes de água, rica em nutrientes, predizemos que, com seu extravasamento durante o período mais úmido, parte desses nutrientes sejam lixiviados (predição 1) e, consequentemente, fertilizem as manchas de solo sobre as quais elas se encontram (predição 2), como mostra nosso modelo conceitual (Fig. 1a). Além desse efeito sobre a química do solo, predizemos que o posicionamento dessas epífitas no dossel poderia, via interceptação, reduzir tanto as quantidades de serapilheira como de luz das manchas (predição 3), dois importantes fatores físicos para a germinação e o desenvolvimento de plântulas no sub-bosque (Facelli e Pickett 1991, Vleeshouwers 1995). Mediante a alteração desses três fatores, predizemos que a presença de bromélias-tanque no dossel afete indiretamente a composição, a diversidade (índice de Shannon-Wiener), a biomassa acima do solo e a densidade das comunidades de plântulas (predição 4). Para composição, esperamos que a criação de manchas no solo com características particulares promova uma diferenciação entre as comunidades, favorecendo o estabelecimento de espécies que tenham um desempenho mais vantajoso sob tais condições. Para diversidade, biomassa e densidade, predizemos que tais parâmetros tanto podem aumentar como diminuir, a depender do balanço entre os efeitos verificados, assim como das tolerâncias particulares de cada espécie a escassez ou ao excesso de determinado recurso.

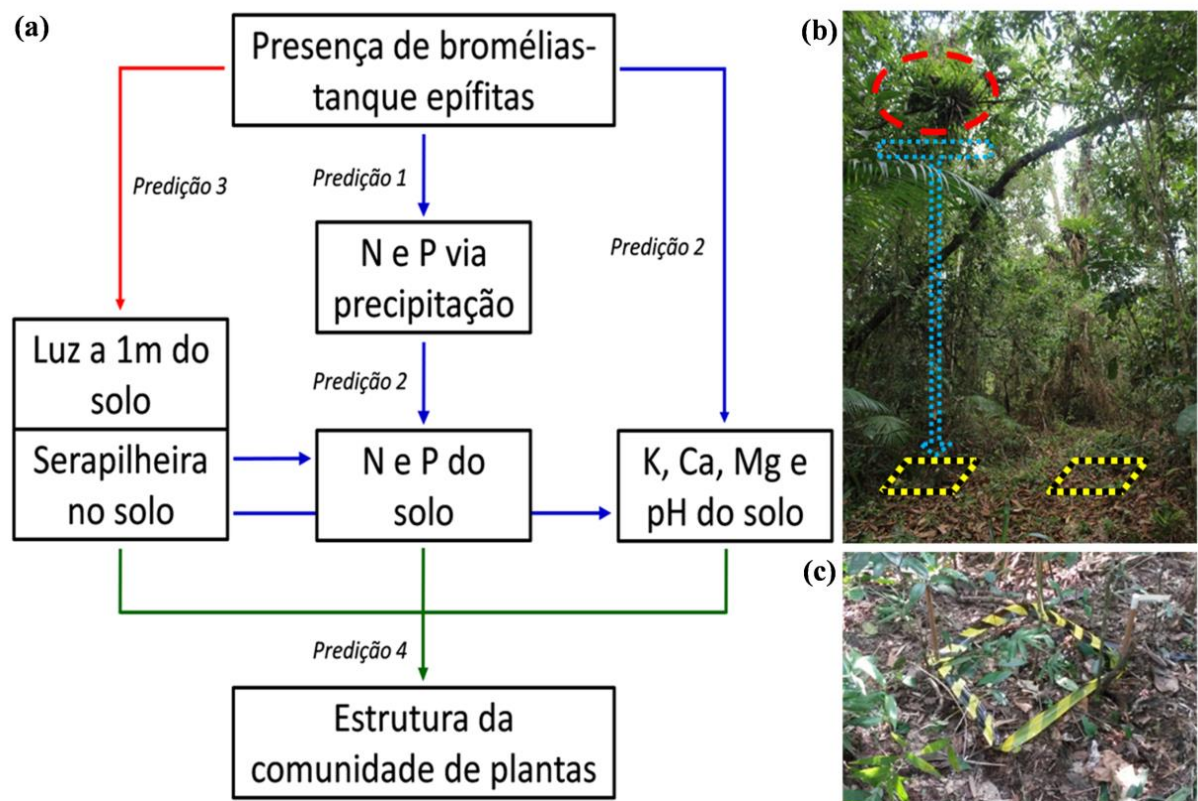


FIG. 1. Modelo conceitual, delineamento amostral, e modelo de parcela. (a) Diagrama preditivo representando os efeitos diretos esperados da presença de bromélias-tanque epífitas sobre variáveis ambientais limitantes ao desenvolvimento de plântulas no sub-bosque. Setas azuis indicam efeito positivo, setas vermelhas, efeito negativo, e setas verdes, as duas possibilidades (ver texto). (b) Modelo em uma área de floresta de restinga (Núcleo Picinguaba) exemplificando um dos 22 blocos estabelecidos, com cada bloco composto por um par de parcelas: uma sob um aglomerado de bromélias e outra sob uma região do dossel livre de bromélias. Tracejado vermelho delimita aglomerado de bromélias, pontilhado azul descreve o percurso aproximado da água extravasada das bromélias, e pontilhado preto e amarelo delimita a posição das parcelas. (c) Exemplo de uma parcela, demarcada com fita zebra, delimitando comunidade de plântulas. Fotos: Júnia Y. O. Carreira (b); Tháles A. Pereira (c).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O trabalho foi conduzido entre os meses de agosto e dezembro de 2017, em uma área de Mata de Restinga no Núcleo Picinguaba (23° 31' a 23° 34' S e 45° 02' a 45° 05' O) –

Parque Estadual da Serra do Mar (PESM). Esse Núcleo está localizado no município de Ubatuba – SP, e compreende uma área de aproximadamente 47.500 ha, compondo um amplo mosaico dentro do domínio Atlântico pela grande variedade de fitofisionomias que abriga (Assis 1999). As altitudes variam do nível do mar a 1.340 m, e o clima, tropical úmido, se caracteriza pela ausência de uma estação seca definida, com elevadas temperaturas, e por médias anuais de precipitação acima de 2.200 mm, sendo que nos meses mais secos, de junho a agosto, a precipitação média mensal mantém-se superior a 80 mm (Setzer 1966).

De modo geral, os solos ao longo da Serra do Mar são bastante ácidos e distróficos, uma vez que, além de estarem sujeitos a um intenso intemperismo, decorrente do clima quente e úmido, a origem de suas rochas remonta ao Pré-Cambriano, com posterior sedimentação quaternária. O solo da Mata de Restinga, em particular, devido à sua textura arenosa composta por mais de 90% de areia (Martins 2011), sofre intensa lixiviação, a ponto de o *spray* marinho poder compor sua principal fonte de nutrientes (Leão e Dominguez 2000).

O solo da área é recoberto por uma espessa camada de serapilheira (variando entre 5 e 15 cm), sob a qual se encontra uma trama superficial de raízes finas. Apresenta uma fisionomia arbórea, com dossel e sub-bosque abertos. As árvores emergentes chegam a 15m e uma ampla variedade de arbustos compõe o sub-bosque, comportando uma grande diversidade e abundância de epífitas. Mania e Monteiro (2010), em um levantamento de epífitas vasculares em uma floresta de restinga dentro deste mesmo Núcleo, constataram que a família Bromeliaceae apresenta a segunda maior riqueza dentre as epífitas (atrás apenas de Orchidaceae), contando com aproximadamente 25% da riqueza total de espécies, com 16 espécies e 7 gêneros. Embora as bromélias não sejam o grupo de epífitas mais diverso nesta área, compõe a família de maior representatividade em biomassa seca sobre as árvores (Bakker 2015).

Delineamento amostral

A fim de que pudéssemos avaliar o efeito da presença de bromélias-tanque epífitas sobre a disponibilização de recursos e, conseqüentemente, sobre comunidades de plântulas do sub-bosque, comparamos essas características entre parcelas sob áreas do dossel com e sem bromélias. Estabelecemos 44 parcelas de 0,25 m² (50 x 50 cm) em um desenho aleatorizado em blocos, com cada bloco composto por duas parcelas: a primeira sob um aglomerado de bromélias, e a segunda – parcela controle – sob uma região do dossel livre de bromélias (Fig. 1b). Para cada par de parcelas, partindo da parcela com bromélias, a parcela controle teve sua

direção aleatorizada, disposta a uma distância de aproximadamente 2 m de sua parcela pareada. Os 22 blocos mantiveram sua independência distando entre si pelo menos 5m. Para mantermos condições semelhantes de cobertura por bromélias, selecionamos aglomerados constituídos pelo mesmo morfotipo (ou morfotipos de arquitetura similar) e por aglomerados de tamanhos parecidos, em que houvesse um equilíbrio entre o tamanho e a quantidade de bromélias presentes em cada parcela. Ainda assim, de cada parcela, registramos o número de bromélias presentes e a altura de cada aglomerado em relação ao solo, a fim de verificar se tais variações poderiam influenciar as demais variáveis de nosso modelo. Para a seleção dos aglomerados, selecionamos aqueles que distavam do solo entre 2 e 6 m (medições realizadas com um medidor de distâncias a laser – Bosh Professional GLM 40), situados em ramos relativamente horizontais, os quais nos permitissem prever onde a água extravasada das bromélias atingiria o solo. Desta seleção, excluímos áreas em que outros fatores pudessem influenciar a ocorrência das plântulas, como áreas de alagamento, trilhas ou clareiras. As parcelas foram demarcadas com fita zebra e canos de PVC (Fig. 1c). Para cada um dos pares de parcelas foram coletados os dados de precipitação através da copa, química do solo, biomassa de serapilheira acima do solo e luminosidade, os quais foram posteriormente utilizados para modelarmos o efeito das bromélias-tanque sobre a composição, a diversidade, a biomassa e a densidade de plântulas de cada uma das parcelas.

Precipitação através da copa

Para avaliarmos a composição química da água da chuva que passa através da copa (precipitação através da copa ou precipitação interna) na presença e na ausência de bromélias no dossel, dispusemos no centro de cada uma das parcelas, de modo a não danificar nenhuma das plântulas da comunidade, um recipiente plástico (com 40 cm de diâmetro e 12 cm de altura) para coletar a água da chuva que alcançaria o solo. Esses recipientes foram previamente lavados em água corrente e enxaguados com água destilada, sendo postos nas parcelas no dia anterior às chuvas previstas. Para podermos acessar a maior amplitude do efeito das bromélias para o enriquecimento da precipitação através da copa, optamos por utilizar em nossas análises os dados da primeira chuva do período mais úmido, uma vez que a menor incidência de chuvas no período menos úmido promove uma concentração dos nutrientes presentes no tanque das bromélias, pois o volume de água em seu interior diminui e não chega a secar (Benzing 2000). Da composição química, analisamos os conteúdos totais de

nitrogênio e fósforo (N total e P total) presentes na água, uma vez que esses são os principais nutrientes limitantes ao crescimento vegetal em florestas tropicais.

O ano de 2017 foi um ano relativamente seco para a região, de modo que as primeiras chuvas do período mais úmido, esperadas para meados de agosto e início de setembro, caíram apenas em outubro. A primeira chuva precisou ser descartada, pois foi suficiente apenas para reabastecer o tanque das bromélias e pouco de seu conteúdo extravasou. Nessa primeira chuva, embora tenha chovido uma quantidade razoável (14,32 mm, equivalente a 1,8 L de água acumulada em coletores a céu aberto), os coletores das parcelas sob bromélias apresentaram um volume de água muito abaixo do volume de água das parcelas controle (*observação pessoal*), sendo inferior ao mínimo necessário para as análises químicas (100 mL). Assim, utilizamos para nossas análises os dados da segunda chuva, que, com um maior volume de precipitação (27,85 mm, equivalente a 3,5 L em um coletor a céu aberto), possibilitou o extravasamento de um grande volume de água dos tanques.

A coleta de água foi realizada logo após a chuva. Em cada parcela coletamos uma amostra de 100 mL de água e medimos o volume total armazenado em cada coletor. Esta medida teve por principal objetivo nos auxiliar na avaliação do posicionamento de nossas parcelas quanto à coleta da água extravasada das bromélias (ver Apêndice S1 para mais detalhes). Dos 44 coletores posicionados, não pudemos medir o volume de água de três parcelas, pois o excesso de água e a irregularidade do solo fizeram seus coletores se inclinarem e perderem água. Contudo, apenas de um coletor não conseguimos coletar os 100 mL destinados às análises químicas. Assim que finalizamos a coleta, transportamos todas as amostras para armazená-las congeladas em freezer. Detalhes da metodologia empregada nas análises químicas encontram-se no Apêndice S1 (Grasshoff et al. 1999).

Características físico-químicas das manchas de solo

As amostragens de serapilheira e solo foram realizadas no mesmo dia, um mês após a coleta da precipitação através da copa. Utilizamos este distanciamento entre as coletas de água e de solo para podermos realizá-las em uma semana sem chuva, com as concentrações de nutrientes no solo em um estado de relativo equilíbrio. Coletamos uma amostra de serapilheira por parcela, retirada de sua região central com o auxílio de um gabarito de madeira de 20 x 20 cm. A serapilheira coletada foi armazenada em sacos de papel e, em laboratório, seca em estufa (a 60°C por 72h) e pesada. Da mesma forma, também coletamos uma amostra de solo por parcela, retirada a uma profundidade entre 0 e 10 cm, com a

exclusão das raízes finas presentes na superfície. Essas amostras foram mantidas em sacos plásticos e secas ao ar. Da composição e das características químicas do solo obtivemos: nitrogênio (N) total; fósforo (P), cálcio (Ca), potássio (K), magnésio (Mg) trocáveis; matéria orgânica (MO); pH; acidez potencial (H + Al); soma de bases (SB); e capacidade de troca de cátions (CTC). Metodologia detalhada das análises químicas encontra-se no Apêndice S1 (Raij et al. 2001). As medidas de luminosidade, por fim, foram realizadas com o emprego de um luxímetro digital (Minipa MLM-1020), posicionado no centro de cada parcela a uma altura de um metro do solo. Realizamos as medições por bloco, a fim de garantir que o horário das medições das parcelas de um mesmo bloco fosse praticamente o mesmo. Os dados de biomassa de serapilheira e luminosidade foram analisados não só em função da presença/ausência de bromélias, mas também em função da altura e do número de bromélias dos aglomerados (nestes casos, as análises foram conduzidas apenas para as parcelas com bromélias).

Estrutura das comunidades de plântulas

Consideramos como plântulas todos os indivíduos das parcelas que se encontravam entre 3 cm e 1 m de altura. Embora tenhamos coletado alguns indivíduos de samambaias, consideramos em nossas análises apenas o clado das angiospermas (que compreenderam 99,59% dos indivíduos encontrados). Também excluímos de nossas análises todos os indivíduos formadores de estolões, pois, uma vez que estamos avaliando a disponibilização de recursos em manchas limitadas de solo, seria difícil prever o efeito desses recursos para plantas que captassem nutrientes ou luz de diferentes locais, dentro e fora dessas manchas. Excluímos, portanto, gramíneas e lianas estoloníferas, correspondentes a 13,1 e 11,8% do total de indivíduos das parcelas, respectivamente.

Depois de demarcadas cada uma das parcelas, iniciamos a coleta dos dados relativos à estrutura das comunidades: composição, diversidade, biomassa acima do solo e densidade. Primeiramente coletamos as plântulas de todas as parcelas, obtendo os dados de densidade de indivíduos por parcela. Em seguida, com base em caracteres morfológicos vegetativos visíveis a olho nu (apresentados no Apêndice S1) (Bell e Bryan 2008), realizamos a morfoespeciação de todos os indivíduos. Os indivíduos não foram classificados em nenhum nível taxonômico específico devido às dificuldades encontradas de se trabalhar apenas com caracteres vegetativos de plântulas, e de se trabalhar com a grande diversidade de espécies de parte desse *hotspot* que é a Floresta Atlântica (Myers et al. 2000, Stehmann et al. 2009). Assim, para cada

parcela, obtivemos sua composição, em morfoespécies, e sua diversidade, calculada por meio do índice de diversidade de Shannon-Wiener. Para a biomassa acima do solo, todas as plântulas foram acondicionadas em sacos de papel e, em laboratório, secas em estufa (a 60 °C por 48h) e pesadas em uma balança de precisão.

Análises estatísticas

Efeitos da presença de bromélias-tanque epífitas sobre precipitação e características físico-químicas das manchas de solo. Para avaliarmos o efeito da presença de bromélias-tanque epífitas sobre a concentração de nutrientes na precipitação através da copa (N total e P total), utilizamos modelos lineares mistos (LME) considerando os blocos como efeito aleatório. O mesmo foi feito para a avaliação do efeito das bromélias sobre as características físico-química das manchas de solo. Para os dados em que a distribuição dos resíduos foi heterogênea, utilizamos a função ‘*varIdent*’, presente no pacote *nlme* do software R, a qual nos permite trabalhar com diferentes variâncias para os níveis de um mesmo fator (Zuur et al. 2009). Todas as análises foram realizadas no R 3.4.0 (R Development Core Team 2017).

Para as análises restritas às parcelas com bromélias (i.e., influência da altura e do número de bromélias dos aglomerados na interceptação de serapilheira e luz, e no volume de precipitação) utilizamos modelos lineares (LM). Normalidade, homogeneidade de variâncias e *outliers* foram avaliados graficamente. A transformação dos dados não foi necessária, mas identificamos um *outlier* na avaliação do posicionamento das parcelas (Apêndice S1; Apêndice S2: Fig. S1 c, S2 b). Assim, para todas as análises em que comparamos parcelas com e sem bromélias, excluimos o *outlier*, parcela 12, e seu respectivo par, parcela 34.

Estrutura das comunidades: efeitos da presença de bromélias-tanque epífitas sobre a composição. Diferenças na composição das comunidades de plântulas na presença e ausência de bromélias foram avaliadas via análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA), com o emprego da função ‘*adonis*’ do pacote *vegan* do R (Oksanen et al. 2013), com 9999 permutações. A fim de que nos fosse possível avaliar a dissimilaridade das parcelas com base na presença e na ausência das morfoespécies, convertimos a matriz de abundância de espécies em uma matriz de presença/ausência e empregamos na função ‘*adonis*’ o método de Jaccard. Para a avaliação do efeito da presença das bromélias sobre a composição acrescentamos ainda à função ‘*adonis*’ o termo ‘*strata*’, com o qual restringimos a ocorrência das permutações para dentro dos blocos. Para o efeito de nossas demais variáveis sobre a composição, não utilizamos o ‘*strata*’, já que nosso desenho controlou o efeito

aleatório dos blocos apenas para nossa variável preditora “presença/ausência de bromélias”. Em seguida, utilizamos gráficos de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) para visualizarmos a dissimilaridade entre as composições. Analisamos o *stress* das representações através da função ‘*metaMDS*’ (Oksanen 2015). Valores de *stress* < 0,05 indicam uma representação excelente dos dados, enquanto que valores < 0,1 uma representação boa, valores < 0,2 uma representação razoável, e valores > 0,3 uma representação pobre dos dados em dimensões reduzidas. Construímos ainda *spider graphs* para evidenciarmos os centroides da composição das comunidades segundo nossos tratamentos (presença ou ausência de bromélias-tanque epífitas).

Estrutura das comunidades: efeitos diretos e indiretos sobre diversidade, biomassa e densidade. Para avaliarmos os efeitos indiretos da presença de bromélias-tanque sobre a estrutura das comunidades (diversidade, biomassa e densidade), mediados por nutrientes, biomassa de serapilheira sobre o solo e luminosidade, empregamos modelos de equação estrutural piecewise – *piecewise structural equation models*, piecewise SEM – (Lefcheck 2016). Os modelos de equações estruturais são modelos probabilísticos que nos permitem unir, em uma única rede, variáveis preditoras e variáveis respostas que apresentam entre si relações de causalidade (Shipley 2009). Além disso, é uma ferramenta de grande utilidade para investigarmos efeitos diretos e indiretos em sistemas naturais (Grace et al. 2010). Para cada efeito, apresentamos seu coeficiente de rota padronizado, sendo os efeitos indiretos (*r*) calculados pela multiplicação dos coeficientes. Para essas análises, utilizamos o pacote *piecewiseSEM* do R (Lefcheck 2016).

Para cada um dos parâmetros avaliados, determinamos uma série de equações, construídas com modelos lineares mistos (LME) tendo os blocos por efeito aleatório, que descrevessem as relações entre as variáveis segundo nosso modelo conceitual (Fig. 1a). Dentre todos os nutrientes e propriedades do solo analisados, foram utilizados na construção dos modelos as características limitantes ao crescimento vegetal que não apresentaram colinearidade com outras propriedades ou nutrientes presentes no mesmo modelo. A multicolinearidade entre as variáveis foi avaliada pelo cálculo do fator de inflação da variância (VIF), para o qual valores maiores do que 3 indicam possível colinearidade entre as variáveis. Propriedades mais abrangentes (i.e., matéria orgânica no solo, acidez potencial, soma de bases e capacidade de troca de cátions), que apresentaram colinearidade com muitas variáveis, foram excluídas dos modelos. Dentre as demais variáveis (N, P, K, Ca, Mg e pH), dado sua importância em nosso modelo conceitual e previsões, para aquelas que ainda apresentaram colinearidade entre si, optamos por montar mais de um modelo para cada

parâmetro da comunidade. Assim, variáveis que poderiam ter um papel importante para a estruturação das comunidades e apresentaram colinearidade (como N e P), puderam ter seus efeitos explorados em modelos distintos.

Como não encontramos relação entre as concentrações de N e P na água e no solo, optamos por somar à nossa lista de modelos um modelo alternativo em que utilizamos unicamente a concentração desses elementos na água para predizermos seu efeito sobre as comunidades. Adotamos essa alternativa por considerarmos que as concentrações desses elementos na água poderiam ser melhores preditores em relação às suas concentrações no solo, visto que, como coletamos as amostras de solo um mês após a coleta da precipitação, não sabemos a porção do pulso de nutrientes da precipitação que foi absorvida pelas plantas, ou perdida para a microbiota do solo ou via lixiviação. Além disso, visto que nossos modelos não poderiam abranger todas as variáveis passíveis de serem afetadas pelas bromélias e de afetarem a comunidade (devido às colinearidades encontradas), foi necessário acrescentar em nossos modelos um *link* hipotético. Esse *link* relacionou a variável ‘presença de bromélias’ aos parâmetros da estrutura das comunidades, representando os efeitos das variáveis afetadas pelas bromélias que não puderam pertencer ao modelo por questões de colinearidade. Sem essa conexão direta entre a variável ‘presença de bromélias’ e as variáveis ‘diversidade’, ‘biomassa’ e ‘densidade’, alguns modelos seriam invalidados por acusarem a falta de um falso caminho importante para a construção da rota, decorrente do efeito da variável ausente implícito na variável “presença de bromélias”. Ao todo, construímos 12 modelos para cada parâmetro, fruto das combinações das características que puderam ser agrupadas por não apresentarem correlação: N ou P (da água ou do solo) + pH + K ou Ca ou Mg. Avaliamos o ajuste global da piecewise SEM utilizando o teste de Shipley de separação direta através da estatística C de Fisher (Tabela 1).

Para obtermos modelos mais simples e robustos, reduzimos nosso número de variáveis via seleção de modelos utilizando o Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc). Segundo Burnham e Anderson (2002), se dois modelos apresentam uma diferença de AICc de 2 unidades, o melhor modelo tem suporte limitado. Apenas um $\Delta AICc > 10$ unidades ($\Delta AICc = AIC_{\text{modelo anterior}} - AIC_{\text{modelo final}}$) indicaria forte suporte. Assim, ao compararmos modelos completos com seus modelos reduzidos aninhados, consideramos esses modelos como sendo distintos entre si quando a diferença entre seus valores de AICc fosse superior a 10 (Tabela 1).

RESULTADOS

Precipitação através da copa

Na presença de bromélias-tanque no dossel, as concentrações de N total na água da precipitação através da copa quase dobraram, enquanto que as concentrações de P total mais do que triplicaram (média $\pm$ EP; nitrogênio – bromélias ausentes: $0,825 \pm 0,063$ mg L⁻¹, bromélias presentes: $1,608 \pm 0,143$ mg L⁻¹, ANOVA, $F_{1,19} = 31,37$, $P < 0,001$; fósforo – bromélias ausentes: $0,041 \pm 0,006$ mg L⁻¹, bromélias presentes: $0,129 \pm 0,020$ mg L⁻¹, ANOVA, $F_{1,19} = 19,90$, $P < 0,001$; Apêndice S2: Fig. S1 a, b). Como esperado, a quantidade de chuva que chegou ao solo também foi maior na presença de bromélias (média $\pm$ EP; bromélias ausentes: $2,480 \pm 0,089$ L, bromélias presentes: $3,139 \pm 0,299$ L, ANOVA, $F_{1,17} = 4,45$, $P = 0,05$; Apêndice S2: Fig. S1 c). Não encontramos uma relação significativa do volume de chuva com a altura das bromélias em relação ao solo (ANOVA, $F_{1,16} = 0,21$, $P = 0,65$; Apêndice S2: Fig. S2 a), mas quanto maior o número de bromélias aglomeradas, maior foi o volume de chuva coletado (ANOVA, $F_{1,16} = 7,90$, $R^2 = 0,289$, $P = 0,012$; Apêndice S2: Fig. S2 b). Além disso, uma vez que o volume de chuva na presença de bromélias-tanque epífitas é maior, se considerarmos a quantidade total de N e P que chegaram ao solo via precipitação, as manchas de solo sob bromélias receberam quase 2,5 vezes mais N e 4 vezes mais P em relação às suas manchas vizinhas (média $\pm$ EP; nitrogênio – bromélias ausentes: $2,053 \pm 0,187$ mg, bromélias presentes: $5,044 \pm 0,647$ mg, ANOVA, $F_{1,17} = 21,42$, $P < 0,001$; fósforo – bromélias ausentes: $0,104 \pm 0,018$ mg, bromélias presentes: $0,402 \pm 0,067$ mg, ANOVA, $F_{1,17} = 20,13$, $P < 0,001$; Apêndice S2: Fig. S3 a, b).

Características físico-químicas das manchas de solo

Ao contrário do esperado, a presença de bromélias-tanque epífitas não conferiu ao solo, maiores concentrações de N e P (nitrogênio: ANOVA, $F_{1,20} = 3,13$, $P = 0,092$; fósforo: ANOVA, $F_{1,20} = 2,39$, $P = 0,138$; Apêndice S2: Fig. S4 a, b). Também não encontramos relação ao compararmos a concentração desses elementos na água com suas concentrações no solo (nitrogênio: ANOVA, $F_{1,19} = 3,94$, $P = 0,062$; fósforo: ANOVA, $F_{1,19} = 0,40$, $P = 0,533$; Apêndice S2: Fig. S5 a, b). No entanto, para as variáveis do solo pH e Ca, encontramos um efeito positivo da presença de bromélias no dossel (pH: ANOVA, $F_{1,20} = 11,91$, $P = 0,002$; cálcio: ANOVA, $F_{1,20} = 5,12$, $P = 0,035$; Apêndice S2: Fig. S6 a, b). Para as demais variáveis

do solo, não encontramos nenhum efeito da presença de bromélias-tanque epífitas (para mais detalhes, ver Apêndice S2: Fig. S6 e Fig. S7).

A presença dessas epífitas no dossel não afetou a biomassa de serapilheira acima do solo (ANOVA, $F_{1,20} = 0,48$, $P = 0,496$; Apêndice S2: Fig. S8 a). Porém, como esperado, a presença de bromélias-tanque decresceu a disponibilidade de luz (ANOVA, $F_{1,20} = 5,55$, $P = 0,029$; Apêndice S2: Fig. S8 b). Embora a serapilheira não tenha sido afetada pela presença de bromélias, tanto a biomassa de serapilheira como a disponibilidade de luz responderam positivamente ao distanciamento das bromélias em relação solo (serapilheira: ANOVA, $F_{1,19} = 10,36$, $R^2 = 0,319$, $P = 0,004$; luz: ANOVA, $F_{1,19} = 12,7$, $R^2 = 0,369$, $P = 0,002$; Apêndice S2: Fig. S9 a, b), mas foram insensíveis a variações do número dessas epífitas no dossel (serapilheira: ANOVA, $F_{1,19} = 0,78$, $P = 0,388$; luz: ANOVA, $F_{1,19} = 2,71$, $P = 0,116$; Apêndice S2: Fig. S9 c, d).

Estrutura das comunidades de plântulas

Com a exclusão de samambaias, lianas e gramíneas, coletamos um total de 365 indivíduos, dentre os quais identificamos 108 morfoespécies. A presença de bromélias-tanque no dossel, embora tenha apresentado uma tendência marginal, não afetou a composição de espécies das comunidades de plântulas (PERMANOVA, $F_{1,40} = 1,15$, $R^2 = 0,028$, $P = 0,067$, Fig. 2). Contudo, a composição de espécies das parcelas foi afetada pelas variáveis pH e luminosidade (pH: PERMANOVA, $F_{1,40} = 1,40$, $R^2 = 0,034$, $P = 0,019$, Fig. 2a; luminosidade: PERMANOVA, $F_{1,40} = 1,40$, $R^2 = 0,034$, $P = 0,017$, Fig. 2b). As demais variáveis analisadas não apresentaram efeito sobre a composição (mais detalhes encontram-se no Apêndice S3: Tabela S2).

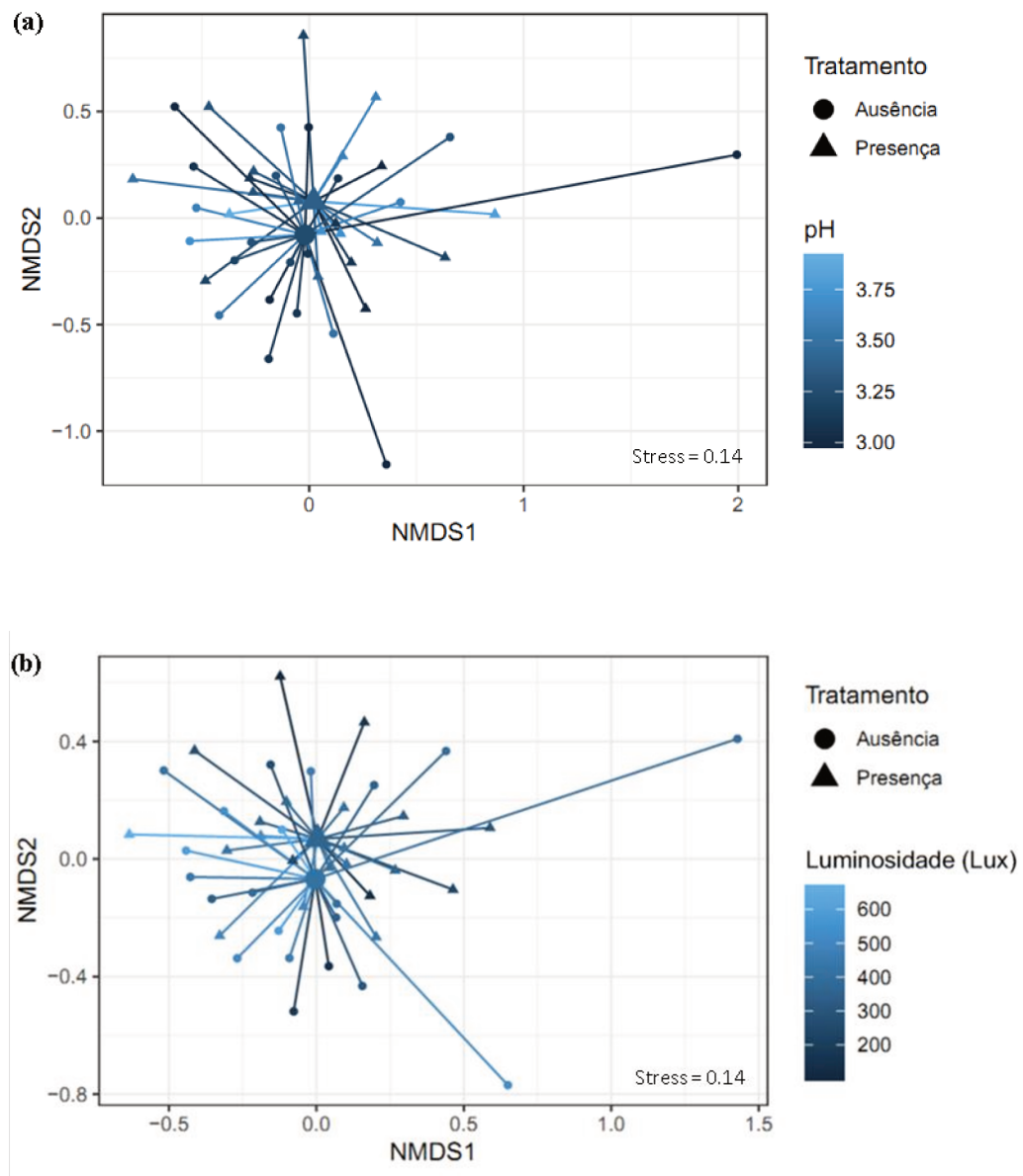


FIG.2. Escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) ilustrando a dissimilaridade entre as composições das comunidades segundo nossos tratamentos. Tratamentos: presença de bromélias-tanque epífitas (▲) e ausência de bromélias-tanque epífitas (●). (a) pH afeta significativamente a composição das comunidades (PERMANOVA, $F_{1,40} = 1,40$, $R^2 = 0,034$, $P = 0,019$). (b) Luminosidade também afeta significativamente a composição das comunidades (PERMANOVA, $F_{1,40} = 1,40$, $R^2 = 0,034$, $P = 0,017$). Gradientes de coloração representam a dimensão dos valores das variáveis pH e luminosidade. Cada ponto se refere à comunidade de uma parcela e as linhas ligam os pontos ao centroide da distribuição das composições de cada tratamento. Embora os tratamentos não tenham afetado significativamente a composição das comunidades, o distanciamento dos centroides das duas distribuições evidencia a tendência apresentada (PERMANOVA, $F_{1,40} = 1,15$, $R^2 = 0,028$, $P = 0,067$).

A piecewise SEM, mais do que apresentar o efeito da presença de bromélias-tanque epífitas sobre as comunidades, permitiu-nos identificar os mecanismos pelos quais as bromélias poderiam estar afetando indiretamente essas comunidades. Da exploração de nossos 12 modelos para cada parâmetro das comunidades, tivemos por melhores modelos aqueles em que o modelo completo continha uma combinação das seguintes variáveis: N ou P da precipitação + pH + Ca (ver Tabela 1 para variáveis removidas do modelo completo para cada um dos parâmetros). Apresentamos, portanto, dois conjuntos de modelos: aqueles que continham N no modelo inicial (Fig. 3), e aqueles que continham P (Fig. 4). Os modelos contendo N e P para um mesmo parâmetro da comunidade não puderam ser combinados, visto que o N e o P da precipitação apresentaram colinearidade entre si ($VIF > 3$). Esses dois conjuntos de modelos não só foram os que melhor explicaram a variação encontrada nos parâmetros das comunidades (i.e., maior R^2), mas também os que mais caminhos significativos apresentaram. Os modelos similares a estes, em que utilizamos as concentrações de N e P do solo, apresentaram o mesmo resultado na remoção das variáveis, com exceção do fato de tanto o N como o P do solo não terem afetado nenhum parâmetro da estrutura das comunidades (ver Apêndice S3: Tabela S1 para dados da remoção das variáveis nesses dois modelos).

De modo geral, a presença de bromélias-tanque epífitas afetou positivamente a diversidade e negativamente a biomassa e a densidade das comunidades. A diversidade foi afetada indiretamente pelas bromélias via interceptação de luz ($r = -0,152$), fertilização do solo com Ca ($r = -0,221$) e enriquecimento da água da chuva com N ($r = 0,554$) (Fig. 3a, Fig. 4a). Desses efeitos sobre a diversidade, os dois primeiros foram negativos, contudo, sua soma foi superada pelo efeito positivo apresentado pelo enriquecimento da água com N. Já a biomassa e a densidade foram afetadas apenas negativamente pela presença das bromélias. Os efeitos sobre a biomassa foram mediados pelo aumento do pH do solo ($r = -0,120$) e pelo enriquecimento da água da chuva com N ($r = -0,218$) (Fig. 3b, Fig. 4b); enquanto que o efeito sobre a densidade foi mediado apenas pela interceptação de luz ($r = -0,141$) (Fig. 3c). No modelo de biomassa para o P, o efeito negativo direto da presença de bromélias sobre a biomassa (Fig. 4b) provavelmente é um vestígio do efeito do N presente na precipitação, que, por não estar presente neste modelo e ter uma forte relação com a presença de bromélias, tem seu efeito mascarado por essa variável (ver *Material e Métodos*). De modo independente à presença das bromélias, a biomassa de serapilheira no solo apresentou um forte efeito negativo tanto para a diversidade (efeito direto = $-0,507$) como para a densidade (efeito direto = $-0,610$). O parâmetro das comunidades melhor explicado por nossos modelos foi biomassa

($R^2_{\text{marginal}} = 0,77$), seguido por densidade ($R^2_{\text{marginal}} = 0,36$) e diversidade ($R^2_{\text{marginal}} = 0,25$).

TABELA 1. Seleção de modelos, para modelos com N e P na precipitação, utilizando o Critério de Informação de Akaike corrigido (AICc), realizada para reduzirmos o número de variáveis com efeito não significativo sobre a estrutura das comunidades (diversidade, biomassa e densidade).

Passos da seleção de modelos	Variáveis removidas do modelo completo	AICc	ΔAICc	C de Fisher	P
Modelos de diversidade					
Nitrogênio - modelo completo	–	3056,93	2909,50	16,93	0,260
1	pH.solo	290,53	143,10	23,86	0,248
Final	pH.solo + Ca.solo	147,43	0	32,43	0,070
Fósforo - modelo completo	–	3051,77	2915,63	11,77	0,625
1	pH.solo	285,19	149,05	18,52	0,553
Final	pH.solo + P.agua	136,14	0	17,55	0,617
Modelos de densidade					
Nitrogênio - modelo completo	–	3056,93	2983,57	16,93	0,260
1	Ca.solo	290,22	216,86	23,55	0,263
2	Ca.solo + pH.solo	142,80	69,44	27,80	0,182
Final	Ca.solo + pH.solo + N.agua	73,36	0	13,86	0,837
Fósforo - modelo completo	–	3051,77	2978,88	11,77	0,625
1	Ca.solo	281,76	208,87	15,09	0,771
2	Ca.solo + pH.solo	131,96	59,07	16,96	0,766
Final	Ca.solo + pH.solo + P.agua	72,89	0	13,39	0,860
Modelos de biomassa					
Nitrogênio - modelo completo	–	3056,93	2914,10	16,93	0,260
1	Ca.solo	291,02	148,19	24,35	0,227
Final	Ca.solo + Serap	142,83	0	27,83	0,181
Fósforo - modelo completo	–	3051,77	2970,38	11,77	0,625
1	Ca.solo	281,14	199,75	14,47	0,806
2	Ca.solo + Serap	135,75	54,36	20,75	0,536
Final	Ca.solo + Serap + P.agua	81,39	0	21,89	0,347

Nota: apresentamos todos os passos da seleção de modelos e o conjunto de variáveis removidas do modelo completo em cada passo. Avaliamos o ajuste dos modelos através da estatística C de Fisher e seu respectivo P-valor para cada modelo ($P > 0,05$ indica ajuste adequado do modelo). Modelos completos para nitrogênio: $Y \sim \text{BTE} + \text{N.agua} + \text{Ca.solo} + \text{pH.solo} + \text{Serap} + \text{Luz}$, Y = diversidade ou biomassa ou densidade, BTE = Presença de bromélias-tanque epífitas, N.agua = N via precipitação, Ca.solo = Ca do solo, pH.solo = pH do solo, Serap = biomassa de serapilheira acima do solo, Luz = luz a 1m do solo. Modelos completos para fósforo: $Y \sim \text{BTE} + \text{P.agua} + \text{Ca.solo} + \text{pH.solo} + \text{Serap} + \text{Luz}$, Y = diversidade ou biomassa ou densidade, P.agua = P via precipitação. $\Delta\text{AICc} = \text{AIC}_{\text{modelo anterior}} - \text{AIC}_{\text{modelo final}}$.

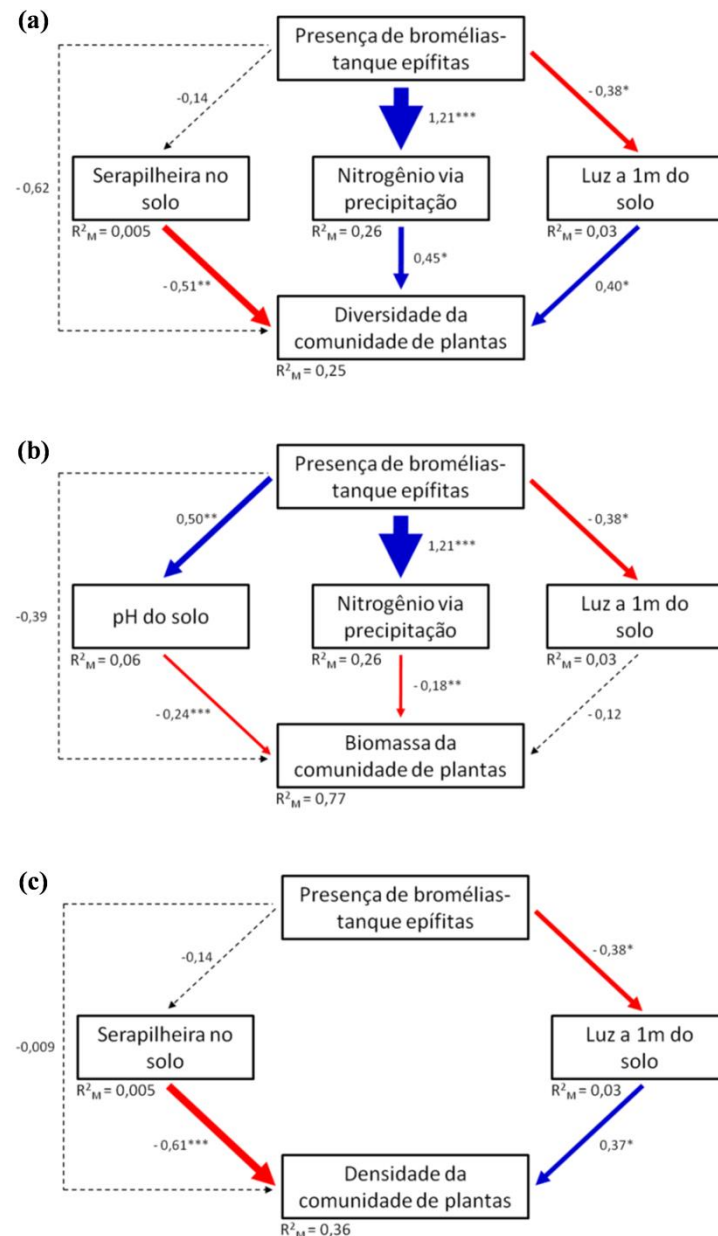


FIG.3. Modelos de equação estrutural, contendo N na precipitação, referentes aos efeitos de bromélias-tanque epífitas sobre: (a) diversidade, (b) biomassa e (c) densidade das comunidades. Em cada um dos diagramas estão representadas apenas as variáveis dos modelos finais, em que as variáveis que não apresentaram efeitos significativos sobre a comunidade foram removidas (Tabela 1). No modelo inicial, as variáveis ambientais presentes eram: N via precipitação, pH do solo, Ca do solo, serapilheira no solo e luz a 1m do solo. Setas azuis sólidas indicam caminhos positivos significativos ($P \leq 0,05$ piecewise SEM), setas vermelhas sólidas indicam caminhos negativos significativos ($P \leq 0,05$ piecewise SEM), e setas pretas tracejadas indicam caminhos não significativos ($P > 0,05$ piecewise SEM). A espessura dos caminhos significativos representa a magnitude dos coeficientes de regressão padronizados, apresentados ao lado das setas. R^2 s marginais para os componentes dos modelos encontram-se abaixo das variáveis endógenas.

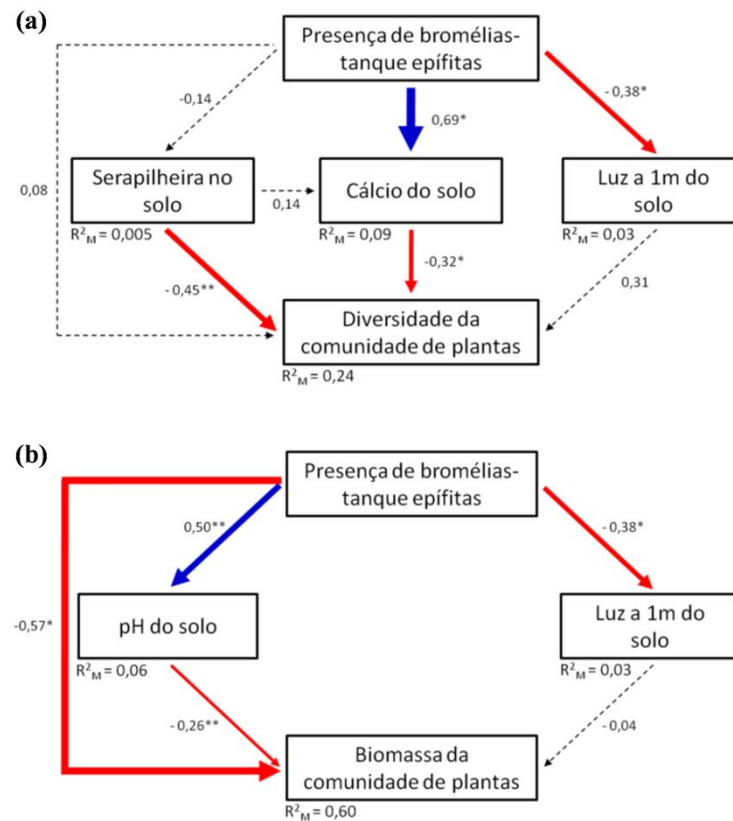


FIG.4. Modelos de equação estrutural, contendo P na precipitação, para os efeitos de bromélias-tanque epífitas sobre: (a) diversidade e (b) biomassa das comunidades. O modelo para a densidade não foi representado por ser idêntico ao do modelo contendo N (Fig. 3c). Em cada um dos diagramas estão representadas apenas as variáveis dos modelos finais, em que as variáveis que não apresentaram efeitos significativos sobre a comunidade foram removidas (Tabela 1). No modelo inicial, as variáveis ambientais presentes eram: P via precipitação, pH do solo, Ca do solo, serapilheira no solo e luz a 1m do solo. Setas azuis sólidas indicam caminhos positivos significativos ($P \leq 0,05$ piecewise SEM), setas vermelhas sólidas indicam caminhos negativos significativos ($P \leq 0,05$ piecewise SEM), e setas pretas tracejadas indicam caminhos não significativos ($P > 0,05$ piecewise SEM). A espessura dos caminhos significativos representa a magnitude dos coeficientes de regressão padronizados, apresentados ao lado das setas. R^2 s marginais para os componentes dos modelos encontram-se abaixo das variáveis endógenas.

DISCUSSÃO

A presença de bromélias-tanque no dossel, como esperado, alterou propriedades físico-químicas das manchas de solo sobre as quais elas se encontram. A precipitação através da copa transferiu uma quantidade aproximadamente 2,5 vezes maior de N e 4 vezes maior de P para as parcelas sob bromélias, as quais também apresentaram maiores concentrações de

Ca, assim como um pH mais elevado, formando manchas de solo características no sub-bosque. Além disso, a interceptação de luz por parte dessas epífitas tornou essas áreas mais sombreadas em relação às suas áreas vizinhas. Como reflexo desses efeitos sobre condições ambientais e disponibilidade de nutrientes, a presença desse tipo particular de epífitas também afetou a estrutura das comunidades de plântulas no interior da mata. Especificamente, tanto a diversidade como a biomassa e a densidade dessas comunidades foram afetadas, havendo também um efeito indireto das bromélias sobre a composição de espécies das parcelas. Além da novidade de apresentarmos bromélias-tanque epífitas como fornecedoras de subsídios aquáticos a comunidades de plântulas, desvendamos um novo exemplo de agente promotor de heterogeneidade ambiental e biológica em uma floresta tropical, reforçando e expandindo o papel-chave dessas epífitas tanto na ciclagem de nutrientes como na estruturação das comunidades de plântulas no sub-bosque dessas florestas.

A precipitação através da copa tornou-se muito mais nutritiva na presença de bromélias-tanque e apresentou um volume de chuva em média 26% maior em relação às áreas sem essas epífitas. Mais do que acumularem quantidades expressivas de água e possibilitarem a transformação dos detritos presentes em seus tanques, verificamos que bromélias-tanque epífitas se comportam como fontes de nutrientes para as comunidades presentes no solo. Se considerarmos que para ecossistemas tropicais severamente intemperizados a precipitação através da copa compõe uma de suas principais fontes de nutrientes (Bruijnzeel 1991) – a principal para enxofre, potássio e sódio (Parker 1983) – esta descoberta pode apresentar uma substancial importância para a reciclagem de nutrientes em florestas tropicais, sobretudo àquelas em que essas epífitas detêm alta representatividade no dossel.

Embora não tenhamos encontrado uma relação entre as concentrações de N e P na precipitação e no solo, acreditamos que, ao alcançarem o solo, esses nutrientes possam ter sido rapidamente imobilizados e absorvidos tanto pelas plantas como pela microbiota do solo. De modo geral, em ambientes tropicais os períodos mais úmidos estão vinculados não só às fases de maior crescimento vegetal como também de proliferação de microrganismos do solo (Singh et al. 1989). Assim, tendo em vista a escassez desses elementos no solo e sua importância para as comunidades ali presentes, os compostos de N e P poderiam ter sido rapidamente incorporados pelas comunidades desse sistema. Ainda, se considerarmos que o N apresenta alta mobilidade no solo quando sob a forma de nitrato (NO_3^-), uma outra hipótese seria de que esse elemento poderia ter sido perdido via lixiviação (Van Miegrot e Cole 1985).

Além da fertilização das manchas de solo com N e P, verificamos que a presença de bromélias-tanque no dossel proporcionou a criação de manchas no solo com um pH menos

ácido e, em média, com 50% a mais de Ca em relação às suas áreas vizinhas. Acreditamos que o aumento do pH seja decorrente da maior deposição de Ca nas áreas sob bromélias, e que esta substancial deposição, de modo semelhante ao processo envolvendo a deposição de sal em ecossistemas dunas (Del Vecchio et al. 2013), só tenha sido possível em virtude da natureza aquática dessa fonte de nutrientes, o que ressalta a contribuição diferencial dessas epífitas ao fornecerem subsídios aquáticos a ecossistemas terrestres.

Alguns trabalhos já demonstraram o acúmulo de expressivas quantidades de Ca dentro do tanque de bromélias (e.g., Diesel e Schuh 1993, Diesel 1997), assim como outros autores quantificaram organismos da microfauna e da macrofauna que poderiam contribuir fortemente com esses depósitos (Ferreira 1981, Júnior 2014). Em ambos os casos, os organismos responsáveis pelo acúmulo desse elemento são crustáceos. Diesel (1997), por exemplo, verificou que fêmeas do caranguejo bromelícola jamaicano *Metopaulias depressus* (Grapsidae), acumulam conchas de caracóis (carbonato de cálcio – CaCO_3) nos tanques laterais das bromélias onde liberam suas larvas, a fim de prover o Ca necessário ao desenvolvimento de sua prole durante o primeiro estágio juvenil, o que também tem como consequência o aumento do pH nesses ambientes. De modo mais geral, uma grande variedade de crustáceos pode ser encontrada no tanque de bromélias (Jocque et al. 2013), dos quais destacam-se os ostracodas. Esses organismos apresentam uma concha bivalve (em sua maioria, também de CaCO_3) e, embora diminutos (tipicamente entre 1 e 2 mm), encontram-se em grande número dentre muitas espécies de bromélias, sendo, em muitos casos, o grupo de artrópodes mais abundante da fauna associada a essas epífitas (chegando a mais de 300 ind/L em bromélias na região de nossa área de estudo [Ferreira 1981, Júnior 2014]). Muitos ostracodas são endêmicos de bromélias (Little e Hebert 1996) e, por serem muito abundantes e estarem presentes ao longo de quase toda região neotropical (Tressler 1941, Tressler 1956, Fish 1976, Pinto e Jocque 2013), acreditamos que sejam a principal fonte do Ca presente no tanque dessas plantas.

Ao promoverem alterações em manchas de solo no sub-bosque, bromélias-tanque epífitas mais do que se distinguem como fontes diferenciadas de nutrientes no dossel, passam a apresentar um papel-chave nessas florestas. Ainda que alguns trabalhos tenham levantado suspeitas acerca de um possível efeito fertilizador de bromélias-tanque para o solo (Benzing et al. 1972, Hay et al. 1981, Benavides-Gordillo et al. 2019), esta questão e suas consequências continuaram em aberto. Em nosso trabalho, comprovando as suspeitas que se tinham até então, verificamos que a presença de bromélias-tanque no dossel, em uma floresta tropical sobre solos distróficos, é capaz de alterar propriedades físico-químicas das manchas

de solo sobre a quais se encontram. Por conseguinte, essas epífitas, que antes eram reconhecidas como engenheiras de ecossistemas por fornecerem abrigo e recursos a um vasto número de organismos (Cooper et al. 2014), agora podem ser reconhecidas também por serem capazes de afetar a disponibilidade de recursos no solo, promovendo heterogeneidade ambiental nessas florestas em uma escala local.

Em relação aos efeitos sobre a estruturação das comunidades de plântulas no sub-bosque, verificamos que todas as alterações observadas nas manchas de solo na presença de bromélias-tanque epífitas, com exceção do enriquecimento da precipitação com P, tiveram alguma implicação para a estrutura das comunidades. Essas implicações reforçam os possíveis efeitos indiretos da presença dessas epífitas sobre as comunidades de plântulas nesta floresta tropical, mediados pela redução da luminosidade, pelo aumento do pH e das concentrações de Ca no solo, e pelo aumento das quantidades de N que chegam ao solo via precipitação.

A começar pela luz, acreditamos que seu efeito positivo sobre a densidade seja reflexo da demanda desse recurso para processos vitais ao desenvolvimento vegetal, como germinação (Vleeshouwers 1995) e crescimento (Chazdon e Fetcher 1984, Pearcy 2007). Já seus efeitos sobre a composição e a diversidade das comunidades seriam reflexo da demanda diferencial das espécies e de sua tolerância à diminuição desse recurso (Percy 2007). Além da presença de bromélias no dossel, um outro fator que poderia interferir na chegada de luz no solo seria a biomassa de serapilheira. Esta variável, não influenciada pela presença de bromélias-tanque, apresentou um forte efeito negativo sobre a diversidade e a densidade, o qual poderia ser explicado tanto pelo bloqueio à entrada de luz (Bosy e Reader 1995), como pelo impedimento físico à germinação e pela facilitação à ocorrência de patógenos, seja em sementes (Beckstead et al. 2012), seja nas plântulas (García-Guzmán e Benítez-Malvido 2003).

Assim como demonstrado por Holste et al. (2011), ao estudar o crescimento de plântulas em uma floresta tropical úmida na Costa Rica, verificamos que as condições nutricionais do solo podem ser tão importantes quanto a disponibilidade de luz para a estruturação das comunidades, sobretudo no que se refere à sua composição, diversidade e biomassa. Dentre as características químicas do solo associadas a mudanças na estrutura das comunidades, destacamos o aumento sofrido pelo pH, visto a importância crucial dessa característica na modulação da disponibilidade de nutrientes no solo (Lambers et al. 2008). Como atestado para outros sistemas hiperdiversos, a acidificação do solo pode compor um dos principais processos responsáveis por explicar as variações locais encontradas para a diversidade de comunidades de plantas (Laliberté et al. 2014). Logo, o efeito indireto da

presença de bromélias-tanque sobre a composição das comunidades, mediado pelo aumento do pH, poderia ser reflexo da atenuação do filtro ambiental criado pela acidificação do solo, possibilitando mudanças na composição das comunidades tanto pelo aumento da disponibilidade de nutrientes na solução do solo (Lambers et al. 2008), como pela possibilidade de que espécies do *pool* regional antes limitadas pela excessiva acidez do solo, ou pela toxicidade por alumínio (Kochian et al. 2005), pudessem coocorrer com espécies tolerantes a tais condições.

Embora a elevação do pH possa atenuar as condições de estresse do solo e favorecer o estabelecimento de espécies restritas a manchas de solo menos severas, acreditamos que seu efeito negativo sobre a biomassa das comunidades seja decorrente da adaptação de muitas das espécies da área de estudo ao déficit nutricional e à acidez do solo. Como verificado por Pärtel (2002), em ambientes em que solos ácidos se tornaram comuns ao longo da história evolutiva de sua flora, é de se esperar que aumentos do pH do solo sejam desvantajosos às plantas ali presentes, visto o vínculo presente entre a fisiologia dessas plantas e tais condições de estresse. De modo semelhante, o efeito negativo do N sobre a biomassa das comunidades, também verificado para outras florestas (Bowman et al. 2008, Lu et al. 2010, Tian et al. 2017), poderia ser consequência de um efeito negativo promovido pelo excedente desse elemento no solo, causado, por exemplo, pela inibição da atividade de comunidades microbianas do solo envolvidas na disponibilização de N às plantas (Wallenstein et al. 2006, Wang et al. 2018, Kou et al. 2019). Essa fertilização também poderia explicar a ausência de efeitos encontrados para a fertilização com P, visto que a adição de N pode reduzir a absorção de P ao inibir o desenvolvimento de micorrizas (Wallander e Nylund 1992, Brandrud e Timmermann 1998, Nilsson e Wallander 2003), indispensáveis para a absorção deste elemento em ambientes demasiadamente pobres (Plassard e Dell 2010).

Para o efeito da deposição de N sobre a diversidade, oposto ao encontrado para a biomassa, acreditamos que o mecanismo envolvido na diversificação das comunidades seja a coexistência de espécies via partição de recursos. A grande diversidade de formas de N presente no tanque de bromélias – de formas inorgânicas (NH_4^+ e NO_3^-) a formas orgânicas de baixo peso molecular (aminoácidos e ureia) e elevado peso molecular (proteínas) (Inselsbacher et al. 2007) – poderia promover uma maior diversificação das formas de N presentes no solo, possibilitando a coexistência de espécies com diferentes preferências dentre as formas de N disponíveis (McKane et al. 2002, Luo et al. 2018). Já para o Ca, que também afetou a diversidade, porém negativamente, acreditamos que a resposta negativa da diversidade pudesse ser decorrente da sensibilidade de parte das espécies presentes nas

comunidades à fertilização com este nutriente. Sabemos que espécies adaptadas a solos pobres podem sofrer negativamente com a adição de nutrientes (Groves e Keraitis 1976) e que, sobretudo para aquelas adaptadas a solos ácidos (espécies calcífugas), a adição de Ca poderia aumentar substancialmente a toxicidade do P a essas espécies (Hayes et al. 2019).

Ao avaliarmos os efeitos de tais alterações sobre a estrutura das comunidades de plântulas do sub-bosque, verificamos que, mais do que amplificadoras da diversidade de condições ambientais, essas epífitas ainda podem assumir o papel de amplificadoras de biodiversidade. Tal definição, embora já empregada por alguns autores ao descrever o papel dessas plantas nos ecossistemas em que se encontram, seus trabalhos, em sua maioria, avaliaram o efeito da presença de bromélias-tanque somente para a diversificação da fauna local (Rocha et al. 2000, Gonçalves-Souza et al. 2010, Silva et al. 2011), e, em alguns poucos casos, para o favorecimento da germinação de determinadas espécies de plantas no interior de seus tanques (Fialho 1990, Fialho e Furtado 1993). O presente trabalho é o primeiro a verificar o efeito de bromélias-tanque epífitas sobre comunidades de plântulas via fertilização, expandindo o efeito amplificador de diversidade dessas epífitas também para plântulas no sub-bosque de florestas tropicais.

Em conclusão, a heterogeneidade ambiental constitui um importante elemento para a geração e manutenção da diversidade biológica (Ricklefs 1977, Bartels e Chen 2010, Shirima et al. 2016, Kumar et al. 2018), contudo, não obstante seu reconhecimento, suas causas e mecanismos ainda são pouco conhecidos. De modo inédito, verificamos que bromélias-tanque epífitas podem atuar como espécies-chave em florestas tropicais sobre solos ácidos e distróficos, visto que, além de promoverem heterogeneidade ambiental, essas epífitas podem ser capazes de afetar substancialmente a estruturação das comunidades de plântulas presentes no sub-bosque. Assim, diante da crescente degradação e das perdas de biodiversidade do domínio da Mata Atlântica (Rocha et al. 2007, Ribeiro et al. 2009, Bello et al. 2015), um dos maiores centros de biodiversidade e endemismos do mundo (Myers et al. 2000, Laurance 2009), a perda dessas epífitas poderia acentuar ainda mais o risco de homogeneização desses ecossistemas. Além disso, considerando que neste domínio as epífitas compõem a forma de crescimento mais vulnerável aos riscos de extinção (Leão et al. 2014), e que os ambientes de restinga apresentam os maiores riscos de desaparecimento (Rocha et al. 2007, Leão et al. 2014), nossos resultados oferecem mais um importante subsídio para a conservação e proteção dessas espécies-chave, assim como para seu emprego na restauração de áreas em regeneração. Por fim, nosso trabalho também dá margem à investigação de outros sistemas que, mesmo não sendo de natureza aquática, podem criar manchas de solo com depósitos

característicos, como formigueiros (Wu et al. 2013), cupinzeiros (Nutting et al. 1987), latrinas de grandes primatas (González-Zamora et al. 2012), latrinas de ungulados (Fragoso et al. 2003) e poleiros de morcegos (Duchamp et al. 2010), as quais, de modo semelhante, poderiam contribuir como importantes agentes na estruturação de comunidades biológicas em ecossistemas tropicais hiperdiversos.

REFERÊNCIAS

- Alban, D. H., Perala, D. A., e Schlaegel, B. E. 1978. Biomass and nutrient distribution in aspen, pine, and spruce stands on the same soil type in Minnesota. *Canadian Journal of Forest Research* 8:290–299.
- Assis, M. A. 1999. Florística e caracterização das comunidades vegetais da Planície Costeira de Picinguaba, Ubatuba-SP. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, SP.
- Bakker, Y. V. 2015. Biomassa de epífitas vasculares em floresta de restinga na Mata Atlântica. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, SP.
- Bartels, S. F., e Chen, H. Y. 2010. Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? *Ecology* 91:1931–1938.
- Bartels, P., Cucherousset, J., Steger, K., Eklov, P., Tranvik, L. J., e Hillebrand, H. 2012. Reciprocal subsidies between freshwater and terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics. *Ecology* 93:1173–1182.
- Beckstead, J., Miller, L. E., e Connolly, B. M. 2012. Direct and indirect effects of plant litter on a seed–pathogen interaction in *Bromus tectorum* seed banks. *Seed Science Research* 22:135–144.
- Bell, A. D., e Bryan, A. 2008. Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology. Timber Press.
- Bello, C., Galetti, M., Pizo, M. A., Magnago, L. F. S., Rocha, M. F., Lima, R. A. F., Peres, C. A., Ovaskainen, O., e Jordano, P. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science Advances* 1:e1501105.
- Benavides-Gordillo, S., Farjalla, V. F., González, A. L., e Romero, G. Q. 2019. Changes in rainfall level and litter stoichiometry affect aquatic community and ecosystem processes in bromeliad phytotelmata. *Freshwater Biology* 00:1–12.

- Benzing, D. H., Derr, J. A., e Titus, J. E. 1972. The water chemistry of microcosms associated with the bromeliad *Aechmea bracteata*. *American Midland Naturalist* 87:60–70.
- Benzing, D. H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bernabé, T. N., de Omena, P. M., Santos, V. P. D., de Siqueira, V. M., de Oliveira, V. M., e Romero, G. Q. 2018. Warming weakens facilitative interactions between decomposers and detritivores, and modifies freshwater ecosystem functioning. *Global Change Biology* 24:3170–3186.
- Bosy J. L., e Reader, R. J. 1995. Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (*Poa pratensis*) litter. *Functional Ecology* 9:635–639
- Bowman, W. D., Cleveland, C. C., Halada, Ľ., Hreško, J., e Baron, J. S. 2008. Negative impact of nitrogen deposition on soil buffering capacity. *Nature Geoscience* 1:767–770.
- Brandrud, T. E., e Timmermann, V. 1998. Ectomycorrhizal fungi in the NITREX site at Gårdsjön, Sweden; below and above-ground responses to experimentally-changed nitrogen inputs 1990–1995. *Forest Ecology and Management* 101:207–214.
- Burnham K. P., e Anderson, D. R. 2002. *Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Chazdon, R. L., e Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553–564.
- Cogliatti-Carvalho, L., Rocha-Pessôa, T. C., Nunes-Freitas, A. F., e Rocha, C. F. D. 2010. Volume de água armazenado no tanque de bromélias, em restingas da costa brasileira. *Acta Botanica Brasilica* 24:84–95.
- Cooper, T. M., Frank, J. H., e Cave, R. D. 2014. Loss of phytotelmata due to an invasive bromeliad-eating weevil and its potential effects on faunal diversity and biogeochemical cycles. *Acta Oecologica* 54:51–56.

- Debez, A., Ben Hamed, K., Grignon, C., e Abdelly, C. 2004. Salinity effects on germination, growth, and seed production of the halophyte *Cakile maritima*. *Plant and Soil* 262:179–189.
- Del Vecchio, S., Mattana, E., Acosta, A. T. R., e Bacchetta, G. 2012. Seed germination responses to varying environmental conditions and provenances in *Crucianella maritima* L., a threatened coastal species. *Comptes Rendus Biologies* 335:26–31.
- Del Vecchio, S., Marbà, N., Acosta, A., Vignolo, C., e Traveset, A. 2013. Effects of *Posidonia oceanica* beach-cast on germination, growth and nutrient uptake of coastal dune plants. *PloS One* 8:e70607.
- Del Vecchio, S., Jucker, T., Carboni, M., e Acosta, A. T. 2017. Linking plant communities on land and at sea: the effects of *Posidonia oceanica* wrack on the structure of dune vegetation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 184:30–36.
- Diesel, R., e Schuh, M. 1993. Maternal care in the bromeliad crab *Metopaulias depressus* (Decapoda): maintaining oxygen, pH and calcium levels optimal for the larvae. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32:11–15.
- Diesel, R. 1997. Maternal control of calcium concentration in the larval nursery of the bromeliad crab, *Metopaulias depressus* (Grapsidae). *Proceedings of the Royal Society of London* 264:1403–1406.
- Duchamp, J. E., Sparks, D. W., e Swihart, R. K. 2010. Exploring the “nutrient hot spot” hypothesis at trees used by bats. *Journal of Mammalogy* 91:48–53.
- Facelli, J. M., e Pickett, S. T. A. 1991. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72:1024–1031.
- Fernandez Barrancos, E. P., Reid, J. L., e Aronson, J. 2017. Tank bromeliad transplants as an enrichment strategy in southern Costa Rica. *Restoration Ecology* 25:569–576.

- Ferreira, C. P. 1981. Fauna associada às bromélias *Canistrum* aff. *giganteum* (Baker) L.B. Smith e *Neoregelia cruenta* (R. Graham) L.B. Smith de restinga do litoral norte do Estado de São Paulo. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas, SP.
- Fialho, R. F. 1990. Seed dispersal by a lizard and a tree frog – effect of dispersal site on seed survivorship. *Biotropica* 22:423–424.
- Fialho, R. F., e L. S. Furtado. 1993. Germination of *Erythroxylum ovalifolium* (Erythroxylaceae) seeds within the terrestrial bromeliad *Neoregelia cruenta*. *Biotropica* 25:359–362.
- Fish, D. 1976. Structure and composition of the aquatic invertebrate community inhabiting epiphytic bromeliads in South Florida and the discovery of an insectivorous bromeliad. Tese de doutorado, University of Florida, FL.
- Fish, D. 1983. Phytotelmata: Flora and fauna. Pages. 1–27 in L. H. Frank e L. P. Lounibos, editors. *Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. Plexus, New Jersey, USA.
- Fragoso, J. M., Silvius, K. M., e Correa, J. A. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84:1998–2006.
- García-Guzmán, G., e Benítez-Malvido, J. 2003. Effect of litter on the incidence of leaf-fungal pathogens and herbivory in seedlings of the tropical tree *Nectandra ambigens*. *Journal of Tropical Ecology* 19:171–177.
- Gonçalves-Souza, T., Brescovit, A. D., Rossa-Feres, D. D. C., e Romero, G. Q. 2010. Bromeliads as biodiversity amplifiers and habitat segregation of spider communities in a Neotropical rainforest. *Journal of Arachnology* 38:270–279.
- González Del Pliego, P., Scheffers, B. R., Basham, E. W., Woodcock, P., Wheeler, C., Gilroy, J. J., Uribe, C. A. M., Haugaasen, T., Freckleton, R. P., e Edwards, D. P. 2016. Thermally buffered microhabitats recovery in tropical secondary forests following land abandonment. *Biological Conservation* 201:385–395.

González-Zamora, A., Arroyo-Rodríguez, V., Oyama, K., Sork, V., Chapman, C. A., e Stoner, K. E. 2012. Sleeping sites and latrines of spider monkeys in continuous and fragmented rainforests: implications for seed dispersal and forest regeneration. *PLoS One* 7:e46852.

Grace, J.B., Anderson, T. M., Olf, H., e Scheiner, S. M. 2010. On the specification of structural equation models for ecological systems. *Ecological Monographs* 80:67–87.

Grasshoff, K., Kremling, K., e Ehrhardt, M.G. 1999. *Methods of Seawater Analysis* (3rd Edition). Wiley-VCH, Weinheim.

Groves, R. H., e Keraitis, K. 1976. Survival and growth of seedlings of three sclerophyll species at high levels of phosphorus and nitrogen. *Australian Journal of Botany* 24:681–690.

Harrington, R. A., Fownes, J. H., e Vitousek, P. M. 2001. Production and resource use efficiencies in N- and P-limited tropical forests: a comparison of responses to long-term fertilization. *Ecosystems* 4:646–657.

Havik, G., Catenazzi, A., e Holmgren, M. 2014. Seabird nutrient subsidies benefit non-nitrogen fixing trees and alter species composition in South American coastal dry forests. *PloS One* 9:e86381.

Hay, J. D., De Lacerda, L. D., e Tan, A. L. 1981. Soil cation increase in a tropical sand dune ecosystem due to a terrestrial bromeliad. *Ecology* 62:1392–1395.

Hayes, P. E., Guilherme Pereira, C., Clode, P. L., e Lambers, H. 2019. Calcium-enhanced phosphorus toxicity in calcifuge and soil-indifferent Proteaceae along the Jurien Bay chronosequence. *New Phytologist* 221:764–777.

Hines, J., Megonigal, J. P., e Denno, R. F. 2006. Nutrient subsidies to belowground microbes impact aboveground food web interactions. *Ecology* 87:1542–1555.

Hocking, M. D., e Reynolds, J. D. 2011. Impacts of salmon on riparian plant diversity. *Science* 331:1609–1612.

- Holste, E. K., Kobe, R. K., e Vriesendorp, C. F. 2011. Seedling growth responses to soil resources in the understory of a wet tropical forest. *Ecology* 92:1828–1838.
- Inselsbacher, E., Cambui, C. A., Richter, A., Stange, C. F., Mercier, H., e Waneke, W. 2007. Microbial activities and foliar uptake of nitrogen in the epiphytic bromeliad *Vriesea gigantea*. *New Phytologist* 175:311–320.
- Jocque, M., Fiers, F., Romero, M., e Martens, K. 2013. Crustacea in phytotelmata: a global overview. *Journal of Crustacean Biology* 33:451–460.
- Júnior, P. 2014. Invertebrados de fitotelmata bromelícola em remanescentes de Mata Atlântica (Minas Gerais, Brasil). Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Juiz de Fora, MG.
- Kochian, L. V., Piñeros, M. A., e Hoekenga, O. A. 2005. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. *Plant Soil* 274:175–195.
- Kou, L., Zhang, X., Wang, H., Yang, H., Zhao, W., e Li, S. 2019. Nitrogen additions inhibit nitrification in acidic soils in a subtropical pine plantation: Effects of soil pH and compositional shifts in microbial groups. *Journal of Forestry Research* 30:669–678.
- Kumar, P., Chen, H. Y., Thomas, S. C., e Shahi, C. 2018. Linking resource availability and heterogeneity to understorey species diversity through succession in boreal forest of Canada. *Journal of Ecology* 106:1266–1276.
- Ladino, G., Ospina-Bautista, F., Estévez Varón, J., Jerabkova, L., e Kratina, P. 2019. Ecosystem services provided by bromeliad plants: A systematic review. *Ecology and Evolution* 9:7360–7372.
- Laliberté, E., Zemanek, G., e Turner, B. L. 2014. Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. *Science* 345:1602–1605.
- Lambers, H., Chapin, F. S. III e Pons, T. L. 2008. *Plant physiological ecology*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York, USA.

- Laurance, W. 2009. Conserving the hottest of the hotspots. *Biological Conservation* 142:1137.
- Leão, Z. M. A. N., e Dominguez, J. M. L. 2000. Tropical coast of Brazil. *Marine Pollution Bulletin*, Oxford 41:112–122.
- Leão, T. C. C., Fonseca, C. R., Peres, C. A., e Tabarelli, M. 2014. Predicting extinction risk of Brazilian Atlantic Forest angiosperms. *Conservation Biology* 28:1349–1359.
- Lefcheck, J. S. 2016. piecewiseSEM: piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* 7:573–579.
- Little, T. J., e Hebert, P. D. N. 1996. Endemism and ecological islands: the ostracods from Jamaican bromeliads. *Freshwater Biology* 36:327–338.
- Lowman, M. D., e Rinker H. B. 2004. *Forest Canopies*. Elsevier, California, USA.
- Lu, X., Mo, J., Gilliam, F. S., Zhou, G., e Fang, Y. 2010. Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in an old-growth tropical forest. *Global Change Biology* 16:2688–2700.
- Luo, S., Schmid, B., De Deyn, G. B., e Yu, S. 2018. Soil microbes promote complementarity effects among co-existing trees through soil nitrogen partitioning. *Functional Ecology* 32:1879–1889.
- Mania, L.F., e Monteiro, R. 2010. Florística e ecologia de epífitas vasculares em um fragmento de restinga, Ubatuba, SP, Brasil. *Rodriguésia* 61:705–713.
- Martin-Creuzburg, D., Kowarik, C., e Straile, D. 2017. Cross-ecosystem fluxes: Export of polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems via emerging insects. *Science of the Total Environment* 577:174–182.

Martins, S.C. 2010. Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo. Tese de doutorado. Centro de Energia Nuclear na agricultura, Universidade de São Paulo, SP.

McKane, R. B., Johnson, L. C., Shaver, G. R., Nadelhoffer, K. J., Rastetter, E. B., Fry, B., Giblin, A. E., Kielland, K., Kwiatkowski, B. L., Laundre, J. A., e Murray, G. 2002. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature* 415:68–71.

Meunier, C. L., Gundale, M. J., Sánchez, I. S., e Liess, A. 2016. Impact of nitrogen deposition on forest and lake food webs in nitrogen-limited environments. *Global Change Biology* 22:164–179.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., e Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.

Nadkarni, N. M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica* 16:249–256.

Nilsson, L. O., e Wallander, H. 2003. Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization. *New Phytologist* 158:409–416.

Nutting, W. L., Haverty, M. I., e LaFage, J. P. 1987. Physical and chemical alteration of soil by two subterranean termite species in Sonoran Desert grassland. *Journal of Arid Environments* 12:233–239.

Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, e H. Wagner. 2013. *Vegan: community ecology package*. R package version 2.0-9. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Oksanen, J. 2015. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. URL: <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>.

Parker, G. G., 1983. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. *Advances in Ecological Research* 13:53–133.

Pärtel, M. 2002. Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology* 83:2361–2366.

Pearcy, R. W. 2007. Responses of plants to heterogeneous light environments. Pages 213–258 in F. I. Pugnaire and F. Valladares, editors. *Functional plant ecology*. CRC Press, Florida, USA.

Pinto, R. L., e Jocque, M. 2013. A new species of *Elpidium* (Crustacea, Ostracoda) from bromeliads in Cusuco National Park, Honduras. *ZooKeys* 313:45–59.

Plassard, C., e Dell, B. 2010. Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. *Tree Physiology* 30:1129–1139.

Polis, G. A., Anderson, W. B., e Holt, R. D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:289–316.

Prescott, C. E. 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology* 22:1193–1200.

Proctor, J. 1987. Nutrient cycling in primary and old secondary rainforests. *Applied Geography* 7:135–152.

Raij, B. van, Andrade, J.C. de, Cantarella, H., e Quaggio, J.A. 2001. *Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais*. Campinas, Instituto Agrônômico.

R Core Team. 2017. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org>.

- Recalde, F. C., Postali, T. C., e Romero, G. Q. 2016. Unravelling the role of allochthonous aquatic resources to food web structure in a tropical riparian forest. *Journal of Animal Ecology* 85:525–536.
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J., e Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141–1153.
- Ricklefs, R. E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* 111:376–381.
- Rocha, C. F. D., Cogliatti-Carvalho, L., Almeida, D. R., e Freitas, A. F. N. 2000. Bromeliads: biodiversity amplifiers. *Journal of the Bromeliad Society* 50:81–83
- Rocha, C. F. D., Bergallo, H. G., Van Sluys, M., Alves, M. A. S., e Jamel, C. E. 2007. The remnants of restinga habitats in the Brazilian Atlantic Forest of Rio de Janeiro state, Brazil: habitat loss and risk of disappearance. *Brazilian Journal of Biology* 67:263–273.
- Schindler, D. E., e Smits, A. P. 2017. Subsidies of aquatic resources in terrestrial ecosystems. *Ecosystems* 20:78–93.
- Setzer, J. 1966. Atlas climatológico do estado de São Paulo. Comissão Interestadual da Bacia do Paraná-Paraguai. CESP, São Paulo, BR.
- Shipley, B. 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90:363–368.
- Shirima, D. D., Totland, Ø., e Moe, S. R. 2016. The relative importance of vertical soil nutrient heterogeneity, and mean and depth-specific soil nutrient availabilities for tree species richness in tropical forests and woodlands. *Oecologia* 182:877–888.
- Silva, H. R. D., Carvalho, A. L. G. D., e Bittencourt-Silva, G. B. 2011. Selecting a hiding place: anuran diversity and the use of bromeliads in a threatened coastal sand dune habitat in Brazil. *Biotropica* 43:218–227.

- Singh, J. S., Raghubanshi, A. S., Singh, R. S., e Srivastava, S. C. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338:499–500.
- Stehmann, J. R., Forzza, R., Salino, A., Sobral, M., Costa, D. P., e Kamino, L. H. Y. 2009. Plantas da Floresta Atlântica. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, BR.
- Steinauer, E. M., e Collins, S. L. 2001. Feedback loops in ecological hierarchies following urine deposition in tallgrass prairie. *Ecology* 82:1319–1329.
- Tian, D., Li, P., Fang, W., Xu, J., Luo, Y., Yan, Z., Zhu, B., Wang, J., Xu, X., e Fang, J. 2017. Growth responses of trees and understory plants to nitrogen fertilization in a subtropical forest in China. *Biogeosciences* 14:3461–3469.
- Tressler, W.L. 1941. Ostracoda from Puerto Rican bromeliads. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 31:264–269.
- Tressler, W. L. 1956. Ostracoda from bromeliads in Jamaica and Florida. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 43:333–336.
- Van Miegrot H., e Cole, D. W. 1985. Acidification sources in red Alder and Douglas fir soils – Importance of nitrification. *Soil Science Society of America Journal* 49:1274–1279.
- Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z., e Chadwick, O. A. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20:5–15.
- Vleeshouwers, L. M., Bouwmeester, H. J., e Karssen, C. M. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* 83:1031–1037.
- Wait, D. A., Aubrey, D. P., e Anderson, W. B. 2005. Seabird guano influences on desert islands: soil chemistry and herbaceous species richness and productivity. *Journal of Arid Environments* 60:681–695.

Wallander H., e Nylund, J-E. 1992. Effects of excess nitrogen and phosphorus starvation on the extramatrical mycelium of ectomycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. New Phytologist 120:495–503.

Wallenstein, M. D., McNulty, S., Fernandez, I. J., Boggs, J., e Schlesinger, W. H. 2006. Nitrogen fertilization decreases forest soil fungal and bacterial biomass in three long-term experiments. Forest Ecology and Management 222:459–468.

Wang, H., Liu, S., Zhang, X., Mao, Q., Li, X., You, Y., Wang, J., Zheng, M., Zhang, W., Lu, X., e Mo, J. 2018. Nitrogen addition reduces soil bacterial richness, while phosphorus addition alters community composition in an old-growth N-rich tropical forest in southern China. Soil Biology and Biochemistry 127:22–30.

Wu, H., Batzer, D. P., Yan, X., Lu, X., e Wu, D. 2013. Contributions of ant mounds to soil carbon and nitrogen pools in a marsh wetland of Northeastern China. Applied Soil Ecology 70:9–15.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., e Smith, G. M. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer, New York, USA.

APÊNDICES

Apêndice S1. Detalhamento da metodologia quanto ao posicionamento das parcelas sob bromélias, análises químicas de água e solo, e caracteres vegetativos utilizados na morfoespeciação das plântulas das parcelas.

Posicionamento das parcelas sob bromélias

Verificamos que os aglomerados de bromélias, mais do que possuírem uma grande área de captação e acúmulo de água, se assemelham a um grande funil, de modo que, se estiverem em galhos ou ramos horizontalizados, quando extravasam, direcionam grande parte da água extravasada para uma área restrita abaixo delas. Isso ocorre não só graças à arquitetura do tanque dessas plantas, mas também graças à disposição de suas folhas secas, que atuam como escoadouros para o gotejamento da água que sai de seus tanques (Fig. S1). Assim, tendo em vista o funcionamento desse sistema, esperamos que as parcelas sob aglomerados de bromélias recebam maiores quantidades de água (uma vez que esta foi canalizada para essas áreas) e que essa quantidade de água seja tanto maior quanto maior for o número de bromélias do aglomerado.

Uma vez que essas tendências foram confirmadas em nossos dados, tivemos um critério mais seguro para julgarmos possíveis *outliers* decorrentes do posicionamento errôneo de alguma parcela, isto é, para caso tenhamos posicionado alguma parcela fora da área sobre a qual o conteúdo extravasado das bromélias estivesse precipitando. Nessa avaliação, identificamos apenas um *outlier*: a parcela 12. Essa parcela continha um número muito elevado de bromélias e um volume de precipitação muito baixo, discrepante na distribuição de nossos dados do volume de chuva coletado em função do número de bromélias no aglomerado (parcela 12: número de bromélias = 30, volume da precipitação = 1,45 L, *Cook's Distance* > 1,0). Essa mesma parcela também apresentou valores discrepantes em nosso modelo de biomassa de plântulas (parcela 12: bromélias-tanque epífitas presentes, biomassa de plântulas acima do solo = 28,70 g, *Cook's Distance* > 1,0).

Análise química da água proveniente da precipitação através da copa

Nitrogênio e fósforo totais – oxidação simultânea de compostos nitrogenados e fosforados com persulfato em meio alcalino (Grasshoff et al. 1999). Por se tratar apenas dos conteúdos totais, as amostras não foram filtradas. Essas análises foram realizadas no Laboratório de Biogeoquímica Marinha da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), Ilhéus-BA, Brasil.

Análise química de solo

Matéria orgânica (MO) – oxidação com dicromato de sódio 1N em meio sulfúrico, com titulação do excedente de oxidante com solução padrão de sulfato ferroso amoniacal; nitrogênio (N) total – método de Kjeldahl; fósforo (P), cálcio (Ca), potássio (K) e magnésio (Mg) – extração por resina trocadora de íons; pH – medição em CaCl_2 0,01N usando a relação solo:solução de 1:2,5; e Acidez Potencial (H+Al) – método pH SMP (Raij et al. 2001). Essas análises foram realizadas no Laboratório de Fertilidade do Solo, Instituto Agrônomo, Campinas-SP, Brasil.

Caracteres morfológicos vegetativos utilizados para a morfoespecação das plântulas

Filotaxia, formato das folhas, padrão da margem das folhas, padrão de venação das folhas, presença de pontuações translúcidas nas folhas, tamanho e forma do pecíolo, presença de estípulas e/ou cicatrizes foliares, presença de tricomas ou espinhos, presença de domáceas, presença de nectários extraflorais, e presença de látex (Bell e Bryan 2008).



FIG. S1. Bromélia-tanque epífita situada sobre tronco caído em um manguezal no Parque Estadual da Serra do Mar (Picinguaba), São Paulo, Brasil. Ao secarem, as folhas mais velhas tendem a se dispor verticalmente na base da planta, de modo que, quando o tanque dessas epífitas extravasa, essas folhas funcionam como canaletas que levam a água a gotejar sobre a região imediatamente abaixo dessas plantas. *Foto*: Lucas W. Zorzetti.

Apêndice S2. Efeitos da presença de bromélias-tanque epífitas para as variáveis ambientais das parcelas (N e P na precipitação através da copa, volume da precipitação, nutrientes e atributos químicos do solo, biomassa de serapilheira acima do solo, e luminosidade).

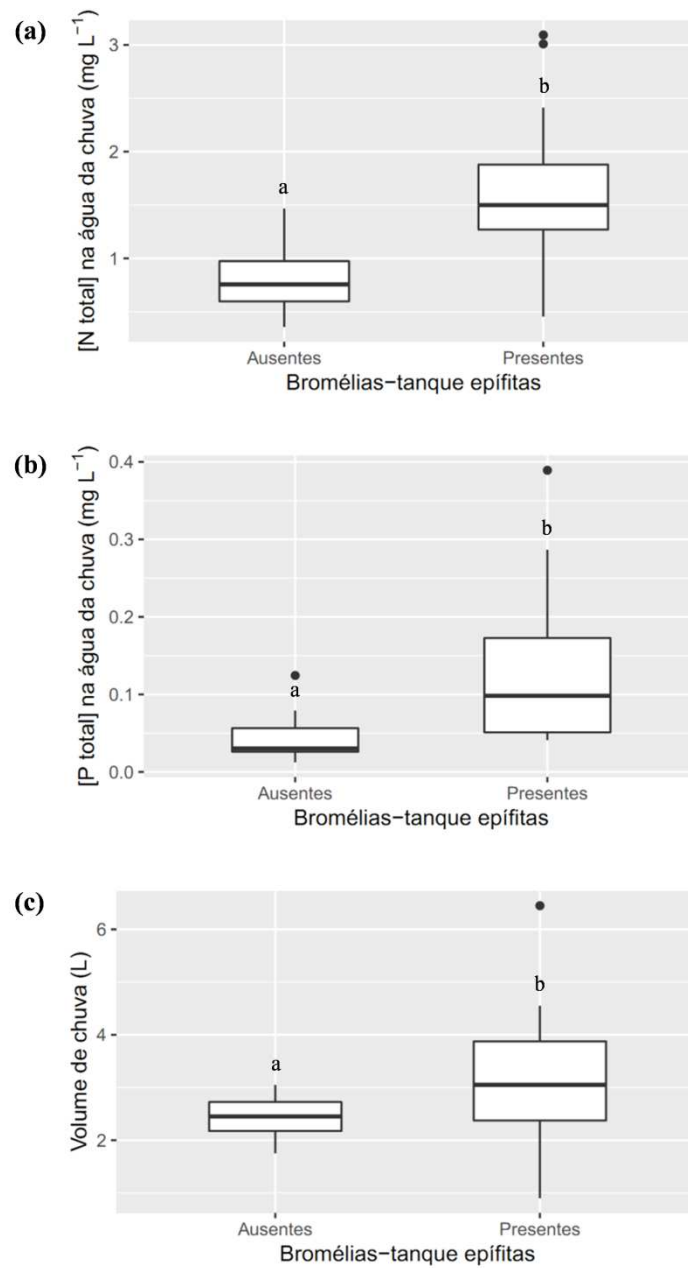


FIG. S1. Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para concentração de N, concentração de P e volume de água da precipitação através da copa. (a) Na presença de bromélias-tanque epífitas a água da chuva se torna mais rica em N (ANOVA, $F_{1,19} = 31,37$, $P < 0,001$). (b) Na presença de bromélias-tanque epífitas a água da chuva também se torna mais rica em P (ANOVA, $F_{1,19} = 19,90$, $P < 0,001$). (c) O volume de chuva que chega ao solo é maior na presença de bromélias-tanque no dossel (ANOVA, $F_{1,17} = 4,45$, $P = 0,05$). Letras diferentes sobre cada barra indicam diferença significativa entre os tratamentos.

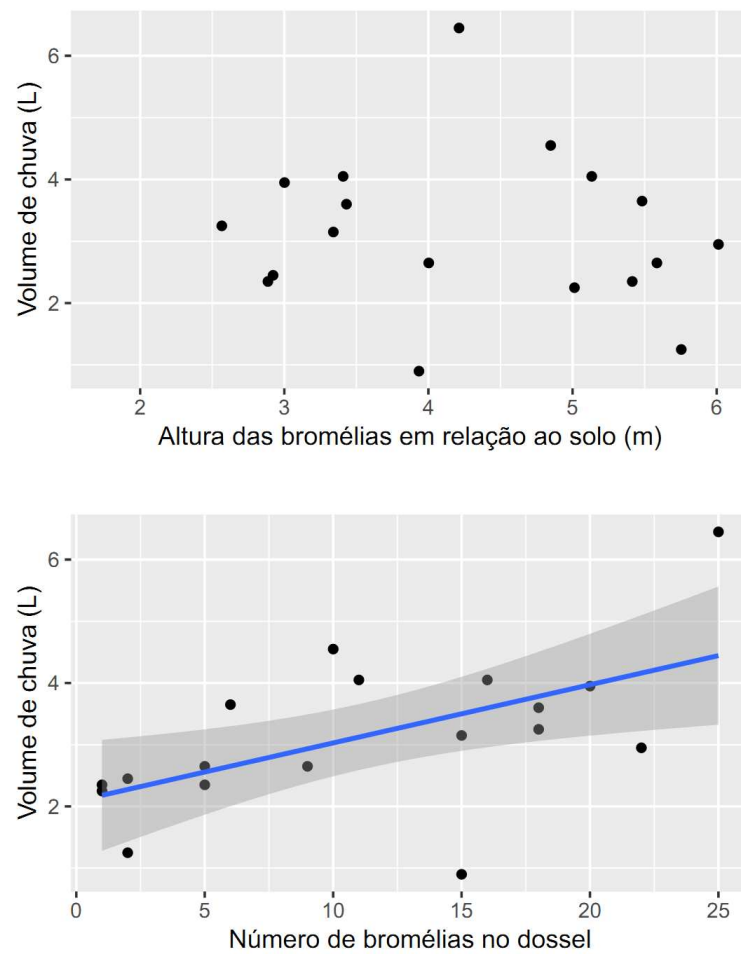


FIG. S2. Relação entre número de bromélias-tanque no dossel e sua altura com o volume de chuva coletado. (a) O volume de chuva coletado não variou com o distanciamento das bromélias em relação ao solo (ANOVA, $F_{1,16} = 0,21$, $P = 0,65$). (b) Quanto mais bromélias-tanque epífitas, maior o volume de precipitação que chega ao solo (ANOVA, $F_{1,16} = 7,90$, $R^2 = 0,289$, $P = 0,012$). Linhas de regressão significativas são mostradas em azul, com área sombreada delimitando intervalo de confiança de 95%.

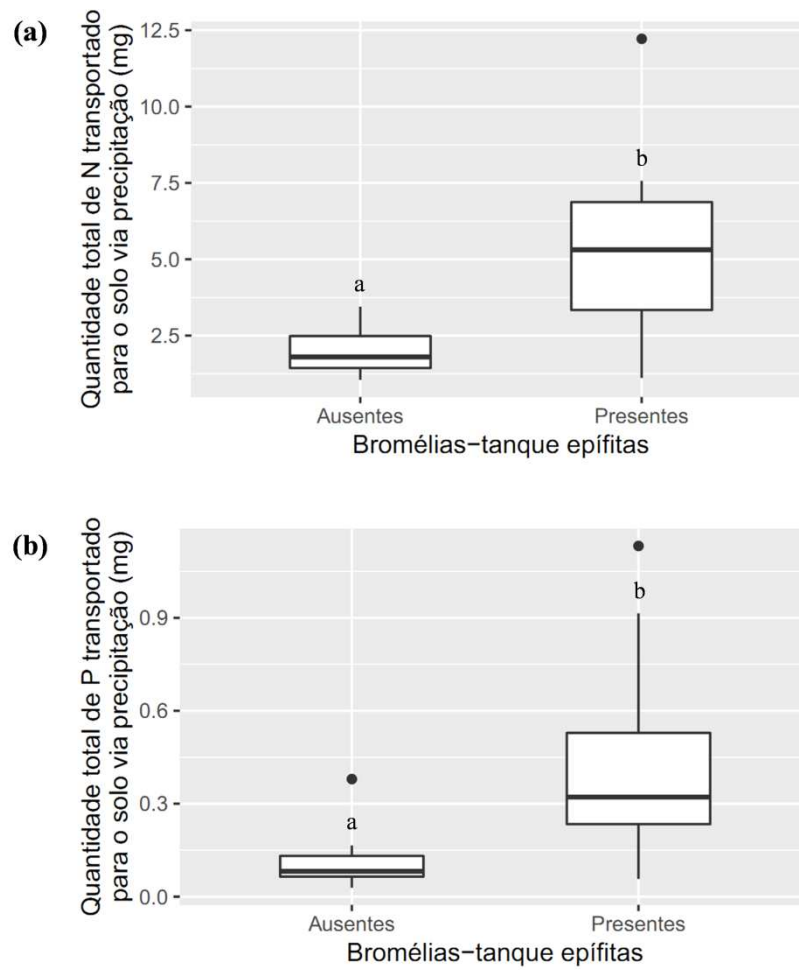


FIG. S3. Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para as quantidades totais de N e P que chegam ao solo via precipitação. (a) Na presença de bromélias-tanque epífitas o solo é abastecido com aproximadamente 2,5 vezes mais N via precipitação (ANOVA, $F_{1,17} = 21,42$, $P < 0,001$). (b) Na presença de bromélias-tanque epífitas o solo é abastecido com aproximadamente 4 vezes mais P via precipitação (ANOVA, $F_{1,17} = 20,13$, $P < 0,001$). Letras diferentes sobre cada barra indicam diferença significativa entre os tratamentos.

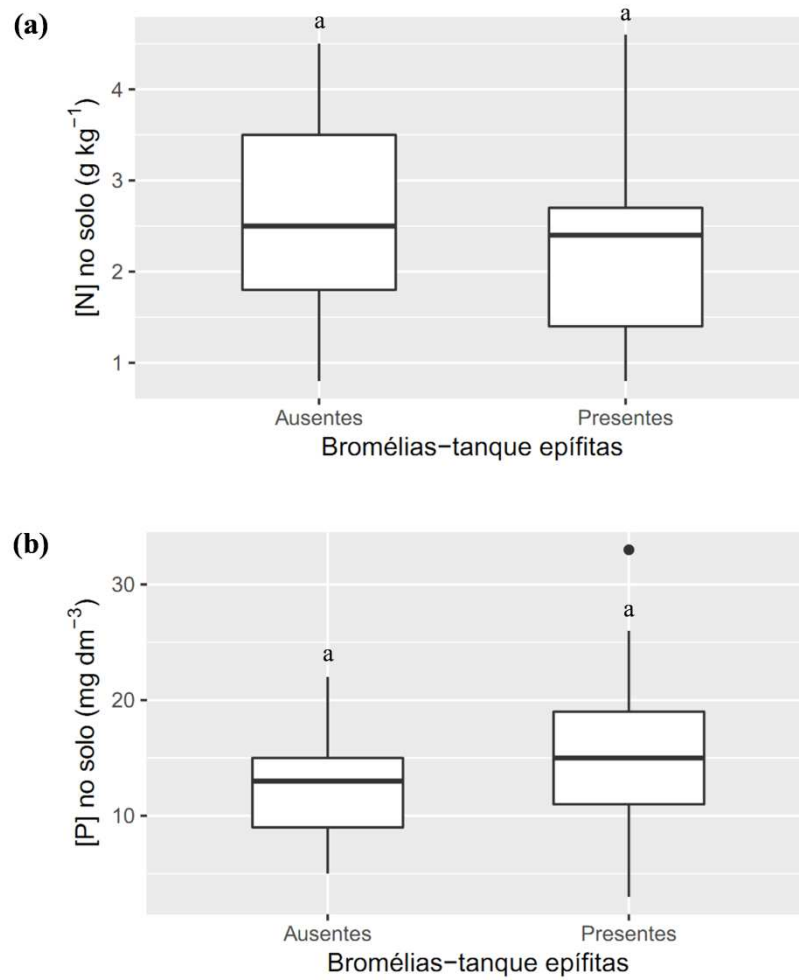


FIG. S4. Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para as concentrações de N e P no solo. (a) A concentração de N no solo não variou na presença de bromélias-tanque epífitas (ANOVA, $F_{1,20} = 3,13$, $P = 0,092$). (b) A concentração de P no solo também não variou na presença de bromélias-tanque no dossel (ANOVA, $F_{1,20} = 2,39$, $P = 0,138$). Letras diferentes sobre cada barra indicam diferença significativa entre os tratamentos.

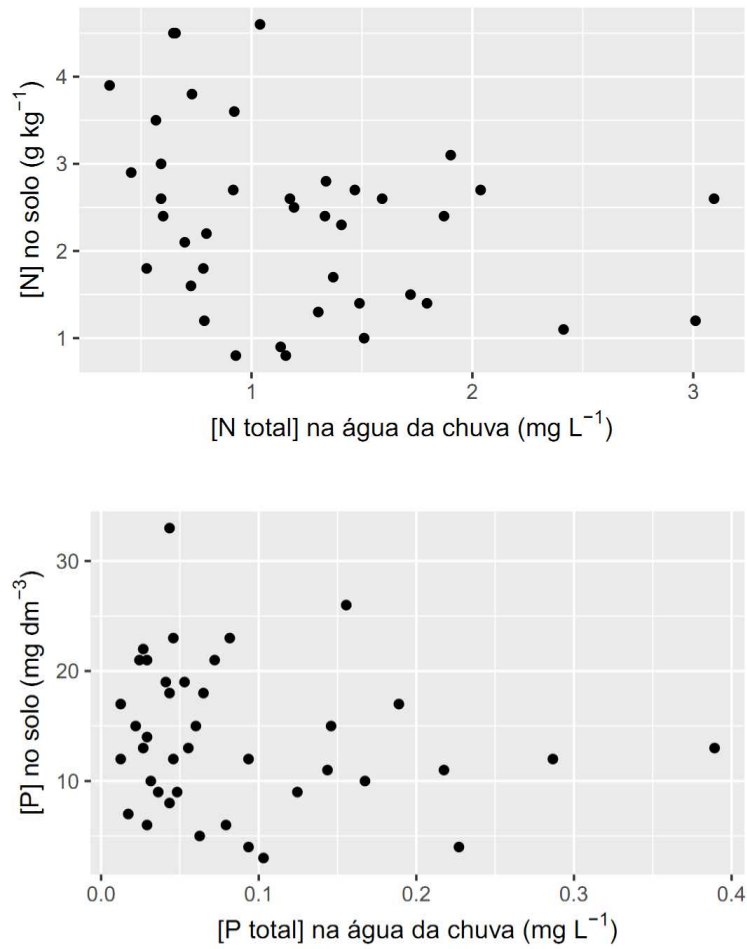


FIG. S5. Relação entre as concentrações de N e P na água da chuva e suas respectivas concentrações no solo. (a) A concentração de N no solo não variou com a concentração de N na água (ANOVA, $F_{1,19} = 3,94$, $P = 0,062$). (b) A concentração de P no solo também não variou com a concentração de P na água (ANOVA, $F_{1,19} = 0,40$, $P = 0,533$).

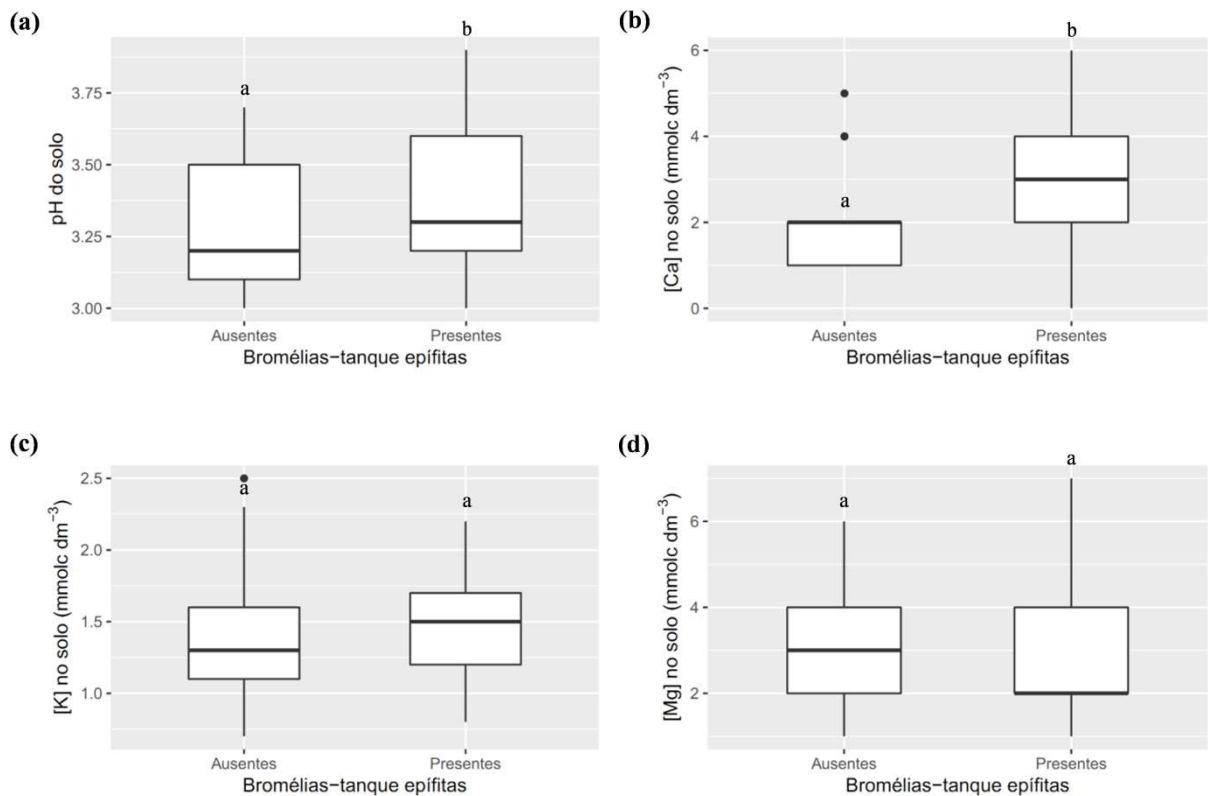


FIG. S6. Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para o pH do solo e para as concentrações de Ca, K e Mg. (a) O solo apresentou um pH menos ácido na presença de bromélias-tanque epífitas (ANOVA, $F_{1,20} = 11,91$, $P = 0,002$). (b) Na presença de bromélias-tanque epífitas o solo também apresentou maiores concentrações de Ca (ANOVA, $F_{1,20} = 5,12$, $P = 0,035$). (c) A concentração de K no solo não variou na presença de bromélias-tanque epífitas (ANOVA, $F_{1,20} = 0,55$, $P = 0,4668$). (d) A concentração de Mg no solo também não variou na presença de bromélias-tanque epífitas (ANOVA, $F_{1,20} = 0$, $P = 1$). Letras diferentes sobre cada barra indicam diferença significativa entre os tratamentos.

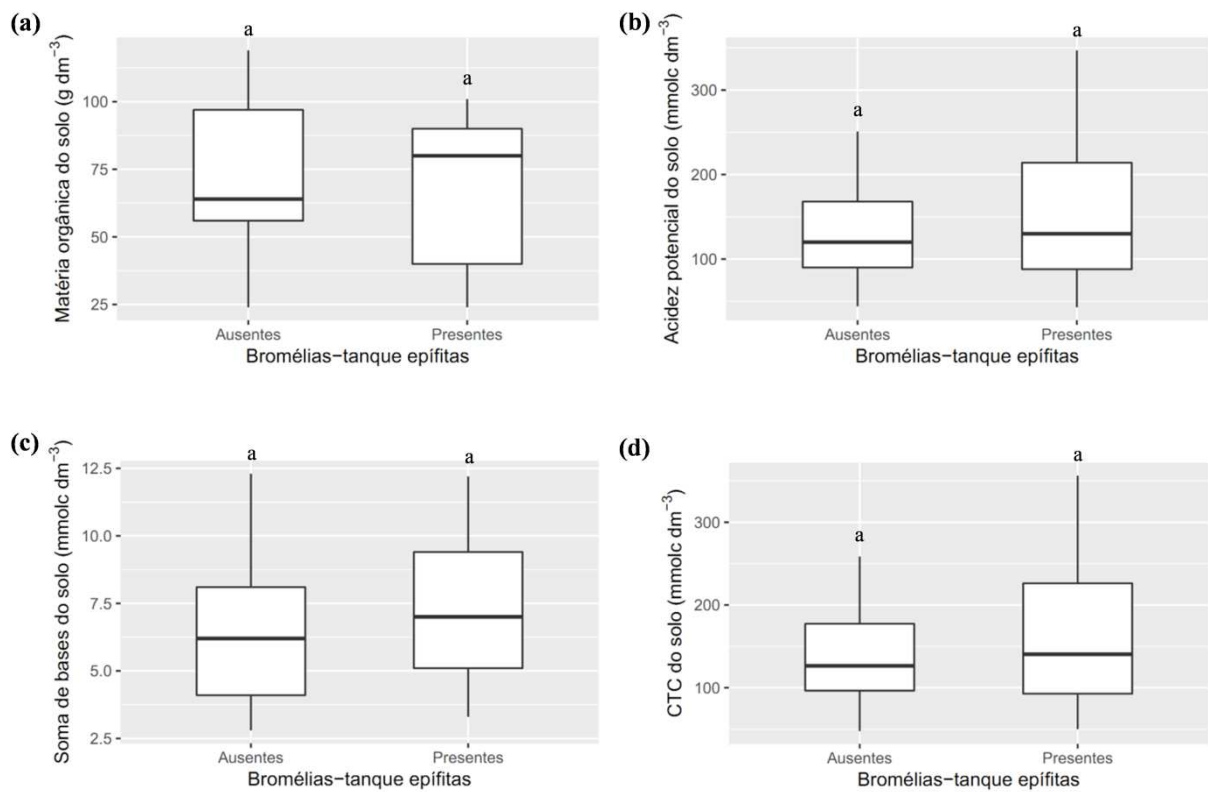


FIG. S7. Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para matéria orgânica, acidez potencial, soma de bases e capacidade de troca de cátions (CTC) do solo. (a) A presença de bromélias-tanque no dossel não afetou a quantidade de matéria orgânica no solo (ANOVA, $F_{1,20} = 0,81$, $P = 0,379$). (b) A presença de bromélias-tanque no dossel também não afetou a acidez potencial do solo (ANOVA, $F_{1,20} = 0,91$, $P = 0,351$). (c) A soma de bases do solo não variou na presença de bromélias-tanque epífitas (ANOVA, $F_{1,20} = 1,92$, $P = 0,181$). (d) A CTC do solo também não variou na presença de bromélias-tanque epífitas (ANOVA, $F_{1,20} = 1,02$, $P = 0,324$). Letras diferentes sobre cada barra indicam diferença significativa entre os tratamentos.

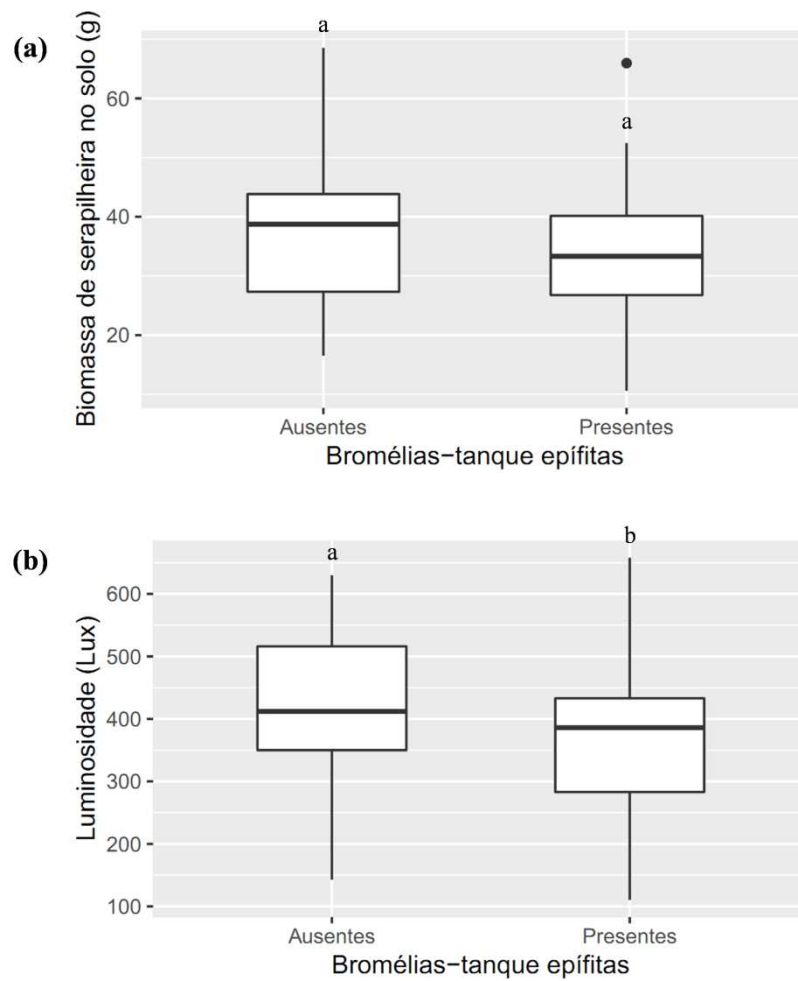


FIG. S8. Efeito da presença de bromélias-tanque epífitas para biomassa de serapilheira acima do solo e luminosidade. (a) Na presença de bromélias-tanque epífitas a biomassa de serapilheira acima do solo não variou (ANOVA, $F_{1,20} = 0,48$ $P = 0,496$). (b) Na presença de bromélias-tanque epífitas foi menor a disponibilidade de luz no sub-bosque (ANOVA, $F_{1,20} = 5,55$, $P = 0,029$). Letras diferentes sobre cada barra indicam diferença significativa entre os tratamentos.

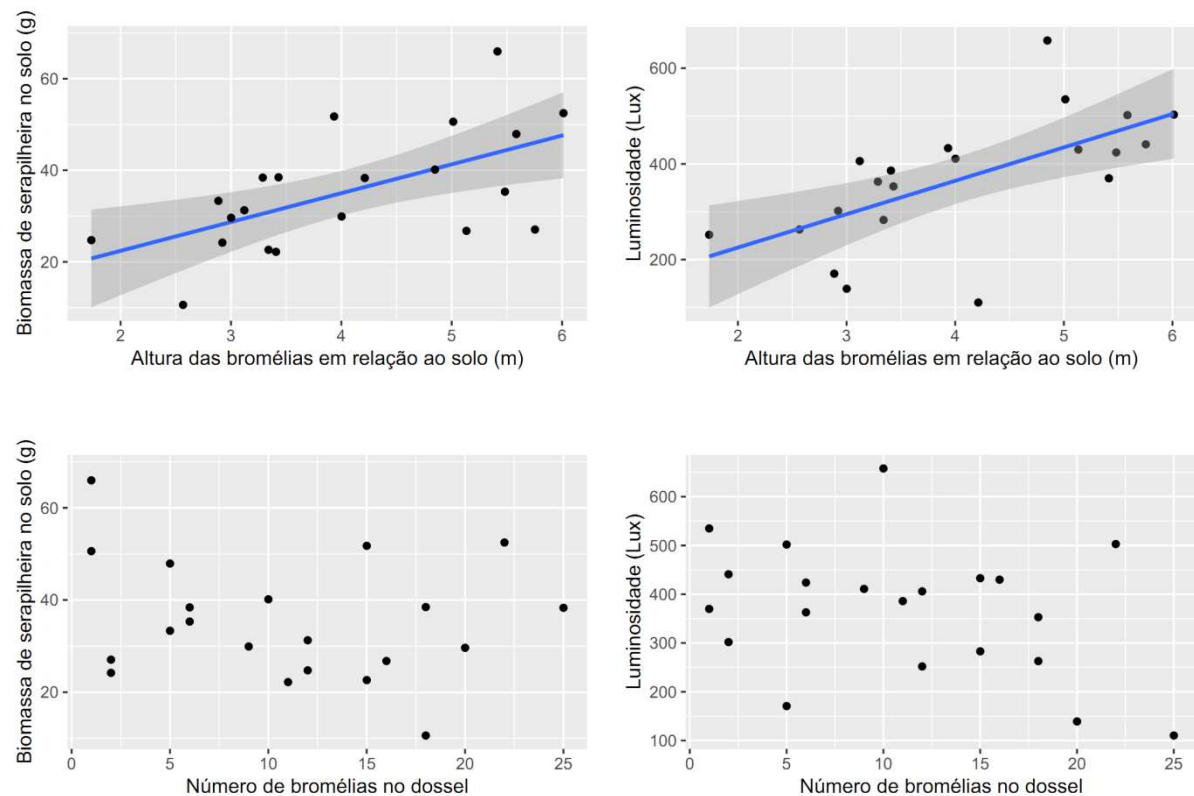


FIG. S9. Relação entre número de bromélias-tanque no dossel e sua altura com biomassa de serapilheira no solo e luminosidade. (a) Quanto mais altas as bromélias, maior a biomassa de serapilheira acima solo (ANOVA, $F_{1,19} = 10,36$, $R^2 = 0,319$, $P = 0,004$). (b) Quanto mais altas as bromélias, maior também a disponibilidade de luz no sub-bosque (ANOVA, $F_{1,19} = 12,7$, $R^2 = 0,369$, $P = 0,002$). (c) A biomassa de serapilheira no solo não variou com o número de bromélias-tanque no dossel (ANOVA, $F_{1,19} = 0,78$, $P = 0,388$). (d) A disponibilidade de luz no sub-bosque também não variou com o número de bromélias-tanque no dossel (ANOVA, $F_{1,19} = 2,71$, $P = 0,116$). Linhas de regressão significativas são mostradas em azul, com área sombreada delimitando intervalo de confiança de 95%.

Apêndice S3. Informações adicionais dos efeitos diretos das variáveis ambientais sobre a estrutura das comunidades e dos efeitos indiretos da presença de bromélias-tanque epífitas (seleção de modelos com N e P do solo, e resultados das PERMANOVAs de todas variáveis ambientais para a composição das comunidades).

TABELA S1. Seleção de modelos, para modelos com N e P do solo, utilizando o Critério de Informação de Akaike corrigido (AICc), realizada para reduzirmos o número de variáveis com efeito não significativo sobre a estrutura das comunidades (diversidade, biomassa e densidade).

Passos da seleção de modelos	Variáveis removidas do modelo completo	AICc	Δ AICc	C de Fisher	P
Modelos de diversidade					
Nitrogênio - modelo completo	-	3373,41	3231,91	13,41	0,202
1	N.solo	288,35	146,85	27,95	0,063
Final	N.solo + pH.solo	141,50	0	22,91	0,293
Fósforo - modelo completo	-	1652,48	1515,17	14,48	0,271
1	P.solo	280,54	143,23	20,14	0,325
Final	P.solo + pH.solo	137,31	0	18,72	0,540
Modelos de densidade					
Nitrogênio - modelo completo	-	3373,41	3298,64	13,41	0,202
1	Ca.solo	313,36	238,59	14,69	0,547
2	Ca.solo + pH.solo	142,12	67,35	23,53	0,264
Final	Ca.solo + pH.solo + N.solo	74,77	0	15,27	0,761
Fósforo - modelo completo	-	1652,48	1582,35	14,48	0,271
1	Ca.solo	276,75	206,62	16,35	0,568
2	Ca.solo + P.solo	131,89	61,76	13,30	0,864
Final	Ca.solo + P.solo + pH.solo	70,13	0	10,63	0,955
Modelos de biomassa					
Nitrogênio – modelo completo	-	3373,41	3285,18	13,41	0,202
1	N.solo	286,59	198,36	26,19	0,096
2	N.solo + Serap	134,49	46,26	27,16	0,205
Final	N.solo + Serap + Ca.solo	88,23	0	28,73	0,093
Fósforo - modelo completo	-	1652,48	1572,67	14,48	0,271
1	P.solo	316,45	236,64	17,78	0,337
2	P.solo + Serap	137,79	57,98	19,20	0,509
Final	P.solo + Serap + Ca.solo	79,81	0	20,31	0,439

Nota: apresentamos todos os passos da seleção de modelos e o conjunto de variáveis removidas do modelo completo em cada passo. Avaliamos o ajuste dos modelos através da estatística C de Fisher e seu respectivo *P*-valor para cada modelo (*P* > 0,05 indica ajuste adequado do modelo). Modelos completos para nitrogênio: $Y \sim \text{BTE} + \text{N.solo} + \text{Ca.solo} + \text{pH.solo} + \text{Serap} + \text{Luz}$, *Y* = diversidade ou biomassa ou densidade, BTE = Presença de bromélias-tanque epífitas, N.solo = N do solo, Ca.solo = Ca do solo, pH.solo = pH do solo, Serap = biomassa de serapilheira acima do solo, Luz = luz a 1m do solo. Modelos completos para fósforo: $Y \sim \text{BTE} + \text{P.solo} + \text{Ca.solo} + \text{pH.solo} + \text{Serap} + \text{Luz}$, *Y* = diversidade ou biomassa ou densidade, P.solo = P do solo. $\Delta\text{AICc} = \text{AIC}_{\text{modelo anterior}} - \text{AIC}_{\text{modelo final}}$.

TABELA S2. Resultados da análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) resumindo os efeitos da presença de bromélias-tanque epífitas e variáveis ambientais para a composição de comunidades de plântulas em uma floresta de restinga situada no Parque Estadual da Serra do Mar (Picinguaba), São Paulo, Brasil.

Fonte de variação	g.l.	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
Presença de bromélias-tanque epífitas	40	1,15	0,028	0,067
[N total] na precipitação	38	1,15	0,029	0,153
[P total] na precipitação	38	1,13	0,029	0,172
[N] no solo	40	0,99	0,024	0,493
[P] no solo	40	1,01	0,024	0,445
[Ca] no solo	40	0,78	0,019	0,907
[Mg] no solo	40	1,13	0,027	0,201
[K] no solo	40	1,15	0,028	0,181
pH do solo	40	1,40	0,034	0,019
Biomassa de serapilheira acima do solo	40	0,96	0,023	0,568
Luz a 1m do solo	40	1,40	0,034	0,017

ANEXOS

Declaração Referente à Biossegurança e Bioética



COORDENADORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
Universidade Estadual de Campinas
Caixa Postal 6109. 13083-970, Campinas, SP, Brasil
Fone (19) 3521-6378. email: cpgib@unicamp.br



DECLARAÇÃO

Em observância ao §5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Dissertação de Mestrado, intitulada ***“De Microcosmos Aquáticos a Promotoras de Heterogeneidade: Bromélias-Tanque Epífitas Promovem Diversidade Ambiental e Biológica em uma Floresta Tropical”***, desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura: _____

Nome do(a) aluno(a): Tháles Augusto Pereira

Assinatura: _____

Nome do(a) orientador(a): Gustavo Quevedo Romero

Data: 12 de setembro de 2019

Declaração Referente aos Direitos Autorais

Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **De Microcosmos Aquáticos a Promotoras de Heterogeneidade: Bromélias-Tanque Epífitas Promovem Diversidade Ambiental e Biológica em uma Floresta Tropical**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 12 de setembro de 2019

Assinatura : _____

Nome do(a) autor(a): **Thales Augusto Pereira**

RG n.º 36.639.016-8

Assinatura : _____

Nome do(a) orientador(a): **Gustavo Quevedo Romero**

RG n.º 23.985.512-7