



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

HENRIQUE ZOTARELLI GOMES DA SILVA

**PROPRIEDADES DA REDE COMENSAL DE UMA
ASSEMBLEIA DE ORQUÍDEAS E SEUS FORÓFITOS EM
UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL**

Londrina

2014

HENRIQUE ZOTARELLI GOMES DA SILVA

**PROPRIEDADES DA REDE COMENSAL DE UMA
ASSEMBLEIA DE ORQUÍDEAS E SEUS FORÓFITOS EM
UMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Silvia Helena Sofia
Co-orientador: Prof. Dr. José Eduardo Lahoz da
Silva Ribeiro

Londrina

2014

**Catálogo elaborado pela Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central da
Universidade Estadual de Londrina.**

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)

S586p Silva, Henrique Zotarelli Gomes da.
Propriedades da rede comensal de uma assembleia de orquídeas e seus forófitos
em uma floresta estacional semidecidual / Henrique Zotarelli Gomes da Silva. –
Londrina, 2014.
xii, 66 f. : il.

Orientador: Silvia Helena Sofia.
Coorientador: José Eduardo Lahoz da Silva Ribeiro.
Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de
Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências
Biológicas, 2014.
Inclui bibliografia.

1. Orquídea – Ecologia – Teses. 2. Epífitas – Teses. 3. Mata Atlântica – Teses.
4. Ecologia vegetal – Teses. 5. Conservação biológica – Teses. I. Sofia, Silvia Helena.
II. Ribeiro, José Eduardo Lahoz da Silva. III. Universidade Estadual de Londrina. Centro
de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU 582.594.2

HENRIQUE ZOTARELLI GOMES DA SILVA

**PROPRIEDADES DA REDE COMENSAL DE UMA ASSEMBLEIA DE
ORQUÍDEAS E SEUS FORÓFITOS EM UMA FLORESTA
ESTACIONAL SEMIDECIDUAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

BANCA EXAMINADORA

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Silvia Helena Sofia
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Prof. Dr. Mario Almeida Neto
Universidade Federal de Goiás - UFG

Prof. Dr. Edmilson Biachini
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Londrina, 27 de março de 2014.

AGRADECIMENTOS

À Prof^a. Dr^a. Silvia Helena Sofia, por ser além de uma orientadora, uma amiga, com a qual pude aprender muito mais do que como fazer ciência, me ensinando na prática a seguir além em meio às dificuldades que a vida impõe.

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao Programa de Cooperação Acadêmica (PROCAD)/CAPES pelo apoio financeiro.

À Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina e à secretária Rosana de Paula.

Ao Departamento de Biologia Geral da Universidade Estadual de Londrina por possibilitar a realização deste trabalho.

Aos responsáveis pelo Parque Estadual Mata dos Godoy, IAP e IBAMA, pela autorização de coleta.

Ao Prof. Dr. Mário Almeida Neto e Prof. Dr. Edmilson Bianchini, membros da banca examinadora, pela disponibilidade em participar da avaliação deste trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina.

Aos amigos do LAGEA por proporcionarem um ambiente de trabalho agradável e amigável.

Aos amigos da Primeira Igreja Batista de Londrina, os quais são fundamentais na minha vida.

À minha família pelo constante apoio e compreensão em todos os momentos da minha vida.

A meus pais sem os quais eu jamais poderia ter chegado a lugar algum, pois sempre fizeram o possível e o impossível pra que eu pudesse estudar, me incentivando a prosseguir com todo o amor e mansidão típicos de quem ama incondicionalmente.

E por último, um agradecimento especial à minha esposa Helena, pelo companheirismo, amor, carinho e dedicação para comigo durante os últimos anos de estudo e por ser esta pessoa extraordinária com a qual há pouco tempo atrás fundei uma nova família.

"Penso que os cientistas assim como outras pessoas, precisam aprender de Cristo, e acho que os cristãos cujas mentes dedicam-se à ciência são chamados a estudá-la para que sua visão da glória de Deus possa ser tão extensa quanto possível."

James Clerk Maxwell

ZOTARELLI, Henrique Gomes da Silva. **Propriedades da rede comensal de uma assembleia de orquídeas e seus forófitos em uma Floresta Estacional Semidecidual**. 2014. 66 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2014.

RESUMO

As análises de redes ecológicas têm sido utilizadas em diversos ramos da ecologia e se consolidaram como excelentes ferramentas no estudo de comunidades biológicas. Embora tais análises tenham se revelado bastante informativas no estudo das interações ecológicas como mutualismo, parasitismo e comensalismo, análises de redes voltadas especificamente ao estudo da relação comensal entre orquídeas e seus forófitos são ainda escassas na literatura. Atualmente, existe disponível uma grande diversidade de índices para as análises de redes ecológicas, os quais, se utilizados em conjunto, no caso de abordagens envolvendo orquídeas e seus forófitos, podem revelar padrões de distribuição espacial das diferentes espécies de orquídeas, informação essencial para a compreensão da dinâmica estrutural do grupo. Deste modo, o presente trabalho visou analisar uma assembleia de orquídeas e seus forófitos sobre a perspectiva das redes ecológicas. As amostragens foram realizadas em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual (Parque Estadual Mata dos Godoy, PEMG), com 690 ha, localizado no norte do estado do Paraná, sul do Brasil (23°27'S, 51°15'W), no período de janeiro a novembro de 2013, totalizando 10 dias de amostragens e cerca de 90 horas de investigação de campo. As amostragens, sempre realizadas por dois pesquisadores, envolveram buscas intensas por trilhas e incursões por diferentes áreas do parque, na procura de orquídeas e seus forófitos. Nas análises de rede foram utilizados índices de aninhamento (NODF), modularidade (M) centralidade por proximidade (CC), centralidade por intermédio (BC) e robustez (R). A fim de se detectar se a proximidade filogenética interfere no padrão de colonização das orquídeas, foi construída uma rede energizada, na qual as espécies centrais tendem a estarem posicionadas no centro da rede. Nesta análise as orquídeas foram separadas de acordo com suas respectivas subtribos. Foram coletadas 27 espécies de orquídeas epífitas em 39 espécies de forófitos. A rede apresentou-se fracamente aninhada e não modular. As orquídeas que se estabeleceram preferencialmente acima do dossel tenderam a utilizar três espécies de forófitos que oferecem tais condições: *Aspidosperma polyneuron* Muell. Arg., *Gallesia integrifolia* Spreng. e *Ficus* sp.. Contudo, estas espécies também serviram de suporte para várias outras espécies de orquídeas que se estabeleceram preferencialmente no sub-bosque, constituindo assim parte do núcleo generalista que interage com espécies com alto grau (muitas interações) e com espécies de baixo grau (poucas interações), uma característica presente em redes aninhadas. Assim, uma possível explicação para o valor de NODF ter sido baixo pode estar relacionada à baixa especificidade por forófito apresentada pelas orquídeas de sub-bosque. Uma vez que elas utilizam diversas espécies de forófito para se estabelecer, algumas ligações entre espécies de baixo grau acabaram ocorrendo. Como estas ligações não são previstas em redes aninhadas, o índice de aninhamento se mostrou baixo. A não especificidade por forófitos das espécies que ocorreram preferencialmente no sub-bosque também foi determinante para a não-modularidade da rede. Uma vez que a dispersão das sementes ocorre pelo vento, e, portanto, de forma aleatória, as espécies de orquídeas tendem a colonizar os forófitos também de maneira aleatória, isso porque o que parece determinar o estabelecimento são as condições ambientais (principalmente a luz), e não o forófito em si. Os índices de centralidade CC e BC indicaram que *A. polyneuron* e *Sebastiania klotzschiana* são os forófitos mais centrais da rede, podendo ser classificadas como 'espécies-chave' para a

assembleia de orquídeas na área estudada. Tais índices também apontaram diferenças nos padrões de ocupação entre as duas subtribos de orquídeas representadas pelo maior número de espécies no PEMG (Oncidiinae e Pleurothallidinae). Oncidiinae tendeu a ocupar preferencialmente o sub-bosque, embora tenha também apresentado algumas poucas espécies ocupando esporadicamente o dossel. Já Pleurothallidinae tendeu a ocorrer mais no dossel, com algumas espécies ocorrendo também no sub-bosque. Ambas apresentaram altos índices de CC. Já o índice BC se mostrou alto para Oncidiinae e baixo para Pleurothallidinae. Uma possível explicação para este resultado é que as orquídeas pertencentes à subtribo Oncidiinae tenderam a ocupar várias espécies de forófitos, o que as torna “próximas” de várias espécies na rede, aumentando assim CC. Além disso, muitas vezes esses forófitos só estão conectados à rede a uma espécie de orquídea, o que aumenta o índice BC, uma vez que tais orquídeas ligam diversas espécies de forófitos à rede. Já Pleurothallidinae, apesar de se ligar a poucas espécies de forófitos, está preferencialmente ligada a espécies extremamente centrais, o que eleva o índice CC, uma vez que o caminho para o restante da rede é encurtado pela ligação com tais espécies. Contudo, o fato de muitas vezes uma espécie de orquídea desta subtribo estar ligada a apenas uma ou duas espécies de forófitos, faz com que o índice BC diminua, visto que tais espécies tendem a não “conectar” espécies à rede. Isso aconteceu principalmente porque as espécies de Pleurothallidinae tenderam a ocorrer no dossel, restringindo assim sua ocupação às poucas espécies de plantas que oferecem tais condições. Estes resultados corroboram o padrão encontrado na análise da rede energizada. Contudo, a proximidade filogenética não parece interferir na espécie de forófito a ser ocupado, mas sim no padrão de ocupação. A rede mostrou-se resistente à eliminação aleatória de forófitos, mas pouco resistente à eliminação ordenada a partir dos forófitos que abrigam maior quantidade de orquídeas. Esse resultado pode ser explicado pela baixa especificidade das espécies de sub-bosque e pela alta especificidade das espécies de dossel, de forma que as espécies de sub-bosque utilizam várias espécies de forófitos, aumentando a robustez da rede; ao mesmo tempo, as espécies de dossel utilizam poucas espécies que oferecem condições de dossel, diminuindo a robustez ordenada, visto que tais espécies são primeiramente eliminadas. Dessa forma, a preferência por habitats (sub-bosque ou dossel) parece explicar, pelo menos em parte, todas as métricas utilizadas.

Palavras-chave: Aninhamento. Centralidade. Ecologia. Modularidade. Robustez.

ZOTARELLI, Henrique Gomes da Silva. **Commensal network properties of an orchid assembly and their phorophytes in a Seasonal Semi-deciduous Forest.** 2014. 66 p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2014.

ABSTRACT

The ecological networks analyses have been applied for different ecology approaches and have been recognized as excellent tools in the study of biological communities. Although such analyses have proven quite informative in the study of various ecological interactions such as mutualism, commensalism and parasitism, network analysis specifically focused on the study of the relationship between orchids and their commensal phorophytes are scarce in the literature. Nowadays, there are available a wide range of indices for the analysis of ecological networks, which, if used together, in the case of orchids and their phorophytes, may be useful to reveal behavioral patterns exhibited by the different orchid species, an essential information for understanding the structural dynamics of the group. Thus, the present study aimed to analyze an assembly of orchids and their phorophytes under the perspective of ecological networks. Samplings were conducted in a remnant of seasonal semideciduous forest (Mata dos Godoy State Park, PEMG), with 690 ha, located in the north of the state of Paraná, southern Brazil (23° 27'S, 51° 15'W), in the period of January to November 2013, totaling 10 sampling days and about 80 hours of field investigation. The samplings, always carried out by two researchers, involved intense inspections through of trails and different forest areas of the park, in the search for orchids and their phorophytes. In network analysis, indices of nesting (NODF), modularity (M) proximity centrality (CC), betweenness centrality (BC) and robustness (R) were used. In order to detect if a close phylogenetic relationship of the orchids interferes in the colonization patterns, we build an energized network, in which the central species tend to be positioned in the center of the network. In this analysis, the orchids were separated according to their respective subtribes. The results revealed the occurrence of 27 species of epiphytic orchids distributed in 39 species of phorophytes. The network presented weakly nested and not modular. Orchids that preferentially have established in the canopy tended to use three species of phorophytes that offer such conditions: *Aspidosperma polyneuron*, *Gallesia integrifolia* and *Ficus* sp. However, these species also served to support several other orchid species that preferentially have established in the understory. Thus these three species of phorophytes constituted part of the core that interacts with generalist species with high degree (many interactions) and species with low degree (few interactions), characteristic present in nested networks. So, a possible explanation for the low NODF may be related to the low specificity for phorophytes presented in orchids understory. Since they use different host tree species, some links between species of low degree eventually occurring. As these links are not provided for in nested networks, the index showed low nesting. The non-specificity for phorophytes showed by the species that occurred mainly in the understory was also crucial for the non-modularity of the network. Since orchid seeds are wind-dispersed, and therefore occur randomly, orchid species tend to colonize phorophytes also randomly, because it seems that what determines the establishment of orchids is the environmental conditions (mainly light) rather than the host tree itself. The indices of centrality CC and BC indicated that *A. polyneuron* and *Sebastiania klotzschiana* are the most central phorophytes in the network, and may be classified as 'keystone species' for assembly of orchids in the study area. These indices also showed differences in patterns of occupation between the two subtribes of orchids represented by the largest number of species

in PEMG (Oncidiinae and Pleurothallidinae). Oncidiinae tended to preferentially occupy the understory, although a few species also appear sporadically occupying the canopy. On the other hand, Pleurothallidinae tended to occur more in the canopy, with some species also occurring in the understory. Both showed high CC. However, BC was high in Oncidiinae and low in Pleurothallidinae. One possible explanation for this result is that orchids belonging to the subtribe Oncidiinae tended to occupy several species of phorophytes, which makes them "near" of various species in the network, thereby increasing CC. Moreover, often these phorophytes are only connected to the network through one orchid species, which increases BC, since such orchids connect several species of phorophytes in the network. However, Pleurothallidinae, despite being connected to a few species of phorophytes, is preferentially connected to central highly species, which increases CC, since the path to the rest of the network is shortened by the binding of these species. However, the fact that often a species of orchid of this subtribe be linked to only one or two species of phorophytes, causes the BC index decrease, since these species tend to not "connect" other species to the network. This was largely because Pleurothallidinae species tended to occur in the canopy, thus restricting their occupation to a few species of plants that provide such conditions. These results confirm the pattern found in the analysis of energized network. However, the phylogenetic proximity does not seem to interfere in the colonization of phorophytes species, but rather in the pattern of occupation. The network proved to be resistant to random elimination of phorophytes but little resistant to the ordered elimination of phorophytes that link many species of orchids. This result can be explained by the low specificity of species of understory and by the high specificity of canopy species, so that the species of understory are linked to various phorophytes species, which increases the robustness of the network. On the other hand, canopy species uses a low number of species that provide the ideal conditions, a fact that reduces the ordered robustness, since these species are removed first. Thus, the preference for habitats (understory and canopy) seems to explain, at least in part, all the metrics used.

Keywords: Nestedness. Modularity. Robustness. Centrality. Ecology.

LISTA DE FIGURAS

Introdução Geral

- Figura 1** - Topologias das redes ecológicas identificadas por Lewinsohn et al. (2006). Modificado de Lewinsohn et al. (2006). As figuras de A-D apresentam as matrizes das diferentes topologias encontradas em redes ecológicas. As figuras de E-H apresentam as respectivas matrizes representadas na forma de um grafo bipartido 20
- Figura 2** - Representação de uma matriz perfeitamente aninhada. Cada sítio menor representa um subconjunto de espécies de um sítio maior 21
- Figura 3** - Características de uma rede completamente aninhada. A área verde representa as espécies generalistas que interagem umas com as outras, formando um núcleo de espécies. A área amarela representa as espécies especialistas que comumente interagem apenas com generalistas. A área vermelha ilustra a ausência de espécies especialistas interagindo com outras especialistas 22
- Figura 4** - O problema do índice Temperatura da matriz (T). Os números marcados em laranja evidenciam interações não esperadas que não são detectadas pelo índice T 23

Artigo

- Fig. 1.** Localização do Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG), Londrina, PR. Fonte: Sofia et al. (2004). A área hachurada representa aproximadamente a área amostrada. A escala refere-se apenas à área do PEMG 37
- Fig. 2.** Curva de acumulação de espécies e estimadores de riqueza não paramétricos representando o número cumulativo de espécies coletadas em função da quantidade de amostragens realizadas na Floresta Estacional Semidecidual do Parque Estadual Mata dos Godoy 48
- Fig. 3.** Rede ponderada bipartida representando as espécies de espécies de forófitos (esquerda) e espécies de orquídeas (direita). O tamanho do vértice representa o grau da espécie (número de interações). A grossura da linha representa a força de interação entre as espécies 49

- Fig. 4.** Projeção dos efeitos da eliminação dos forófitos sobre a comunidade de orquídeas do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Os pontos indicam a eliminação de uma espécie de forófito. Na figura a, a eliminação seguiu a ordem das plantas que abrigam maior quantidade de espécies de orquídeas para as que abrigam menor quantidade de espécies de orquídeas. Na figura b, a eliminação ocorreu de maneira estocástica. A área abaixo da linha contínua representa o índice de robustez (R)..... 50
- Fig. 5.** Rede de interações entre as espécies de orquídeas e seus forófitos presentes no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Os quadrados cinza representam espécies de forófitos. Os triângulos representam espécies de orquídeas. As cores nos triângulos representam diferentes subtribos (Angraecinae=azul-claro; Laeliinae=amarelo; Leochilinae=laranja; Maxillarinae=verde-claro; Oncidiinae=azul-escuro; Pleurothallidinae=verde-escuro; Polystachyinae=cinza-escuro; Poneriinae=roxo; Spiranthinae=vermelho). Cada linha representa a interação comensal entre duas espécies. Espécies mais centrais tendem a estar posicionadas no centro da rede 51

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Lista de espécies de orquídeas amostradas no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. As espécies de orquídeas estão agrupadas de acordo com suas respectivas subtribos 45
- Tabela 2.** Lista de espécies de forófitos, com suas respectivas abreviações, que serviram de suporte para espécies de orquídeas presentes no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. As espécies estão organizadas de acordo com sua família vegetal 47

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| INTRODUÇÃO GERAL | 15 |
| A Mata Atlântica e a fragmentação de habitats | 15 |
| A família Orchidaceae | 16 |
| Breve histórico de redes ecológicas | 18 |
| Aninhamento | 19 |
| <i>Aninhamento nas redes ecológicas</i> | 19 |
| <i>Principais índices utilizados para medir o aninhamento</i> | 22 |
| <i>Causas e consequências do aninhamento para as comunidades biológicas</i> | 23 |
| Centralidade das espécies | 26 |
| REFERÊNCIAS | 28 |
| ARTIGO | 33 |
| INTRODUÇÃO | 34 |
| MATERIAIS E MÉTODOS | 36 |
| <i>Área de estudo</i> | 36 |
| <i>Amostragem</i> | 37 |
| <i>Análise dos dados</i> | 39 |
| <i>Aninhamento</i> | 40 |
| <i>Modularidade</i> | 40 |
| <i>Robustez</i> | 41 |
| <i>Centralidade</i> | 42 |
| <i>Relações filogenéticas</i> | 43 |
| RESULTADOS | 43 |
| <i>Métricas de Redes</i> | 48 |
| DISCUSSÃO | 52 |
| <i>Aninhamento</i> | 52 |
| <i>Modularidade</i> | 54 |
| <i>Relação filogenética</i> | 55 |
| <i>Centralidade</i> | 57 |
| <i>Robustez da rede</i> | 59 |
| <i>Conclusão</i> | 59 |
| REFERÊNCIAS | 61 |

INTRODUÇÃO GERAL

A Mata Atlântica e a fragmentação de habitats

A Floresta Atlântica (ou Mata Atlântica) é uma das maiores florestas tropicais das Américas, originalmente cobrindo cerca de 150 milhões de ha (RIBEIRO et al., 2009), se estendendo de forma contínua ao longo da costa brasileira e penetrando até o leste do Paraguai e nordeste da Argentina em sua porção sul (TABARELLI et al., 2005). A Mata Atlântica apresenta alta diversidade de formações vegetais ou fitofisionomias (RIBEIRO et al., 2009), o que, dentre outras causas, resulta na alta biodiversidade encontrada neste bioma. Esta elevada biodiversidade, associada ao alto grau de endemismo e à forte ameaça antrópica a que este bioma está sujeito, faz deste um dos principais *hotspots* mundiais de biodiversidade do planeta (MYERS et al., 2000).

Apesar de sua importância, a Mata Atlântica continua ainda a sofrer desmatamentos ao longo de quase toda a sua extensão (SOS MATA ATLÂNTICA; INPE, 2013). Atualmente, este bioma apresenta-se, quase que totalmente, como uma floresta fragmentada, constituída por um conjunto de remanescentes florestais, com diferentes graus de preservação, os quais na melhor das estimativas representam apenas 15% da extensão original da floresta (RIBEIRO et al., 2009). Além disso, de acordo com estes últimos autores, cerca de 40% dos remanescentes de Mata Atlântica apresentam-se atualmente na forma de fragmentos de vegetação secundária, com tamanho inferior a 100 ha e sujeitos à forte interferência antrópica.

O estado do Paraná, localizado no sul do Brasil, abriga três diferentes formações florestais pertencentes à Mata Atlântica: Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Semidecidual (SOS MATA ATLÂNTICA; INPE, 2013). A Floresta Ombrófila Densa representa a formação menos desmatada no estado (SOS MATA ATLÂNTICA; INPE, 2013), tendo sua distribuição restrita à faixa litorânea do estado (IBGE, 2004). A Floresta Ombrófila Mista, caracterizada pela elevada abundância de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (araucária), se distribui pela região central e sul do estado, com faixas se estendendo até o oeste do Paraná (IBGE, 2004). Já a Floresta Estacional Semidecidual se distribui do norte ao sudoeste do estado, se estendendo pela bacia do rio Paraná ao leste do Paraguai e nordeste da Argentina (OLIVERIA-FILHO; FONTES, 2000), sendo a última a formação florestal explorada neste trabalho.

Assim como outros estados, o Paraná também sofreu um rápido processo de desmatamento, o qual resultou na fragmentação da Mata Atlântica presente no estado. Dessa

forma, principalmente no norte do estado (onde a formação predominante é a Estacional Semidecidual), seus remanescentes florestais estão reduzidos a pequenos e médios fragmentos isolados (SOS MATA ATLÂNTICA; INPE, 2013), imersos em uma grande matriz agrícola. De fato, embora no passado o Paraná fosse recoberto em quase toda sua extensão pelos principais tipos de formações vegetais de Mata Atlântica (VELOSO et al., 1991), atualmente restam apenas cerca de 11% da cobertura vegetal original deste estado (SOS MATA ATLÂNTICA; INPE, 2013). Contudo, este número é ainda menor se considerarmos apenas a Floresta Estacional Semidecidual (SOS MATA ATLÂNTICA; INPE, 2013). Um agravante para este quadro desfavorável diz respeito ao fato de que no último levantamento, mais de 2000 ha de Floresta Atlântica em território paranaense foi perdido, fazendo do Paraná, o quarto estado com maior taxa de desmatamento no referido período (MATA ATLÂNTICA; INPE, 2013).

Sabe-se que a perda de habitats e a fragmentação florestal estão entre as principais causas de perda de biodiversidade do planeta, afetando a riqueza e abundância das espécies, reduzindo a diversidade genética das comunidades, o número de especialistas ecológicos, e reduzindo também o sucesso na nidificação e dispersão (FAHRIG, 2003). Desta forma, os fragmentos restantes se tornam muitas vezes o último refúgio para a sobrevivência de populações de diversas espécies de animais e vegetais. Sendo assim, estudar a dinâmica ecológica dos grupos que sobrevivem em tais fragmentos se torna fundamental para a preservação dos mesmos ao longo do tempo.

A família Orchidaceae

Dentre as diversas famílias vegetais existentes, as orquídeas ganham destaque tanto por sua beleza como por sua riqueza de espécies. A família Orchidaceae compreende 850 gêneros e cerca de 27.500 espécies (CAMERON et al., 1999; WCSP, 2014). Contudo, estimativas apontam a existência de até 35.000 espécies por todo o mundo (DRESSLER, 1993; CRIBB et al., 2003). De fato, acredita-se que Orchidaceae represente a maior família de plantas, incluindo uma quantidade de espécies reconhecidas quatro vezes maior que a soma do número de espécies de mamíferos e o dobro das espécies de aves (PILLOM; CHASE, 2006).

A família Orchidaceae encontra-se dividida em cinco subfamílias - Apostasioideae, Cyripedioideae, Vanilloideae, Orchidoideae e Epidendroideae – as quais estão organizadas

em 22 tribos e 70 subtribos (CAMERON et al., 1999). Das cinco subfamílias reconhecidas, as três últimas são as mais comuns.

Vanilloideae possui plantas com pólen pastoso ou farináceo, que geralmente não formam polínias, com uma antera fértil incumbente e folhas sem bases embainhadas. Existem quinze gêneros e 180 espécies na faixa tropical e subtropical úmida do globo, e leste dos Estados Unidos (APG III, 2009). Já Orchidoideae abriga plantas com pólen coeso formando polínias, uma antera fértil ereta ou tombada para trás e folhas enroladas claramente plicadas, raízes frequentemente carnosas. Existem cerca de 210 gêneros e 3630 espécies distribuídas em quase todo mundo (APG III, 2009). Semelhantemente, Epidendroideae possui plantas com pólen coeso formando polínias, com antera incumbente, ou tombada para trás, mas então com folhas claramente plicadas e raízes raramente carnosas. É formada por mais de 500 gêneros e cerca de 20.000 espécies distribuídas sobre as mesmas regiões de Orchidoideae (APG III, 2009).

Dentre as subtribos pertencentes à Epidendroideae, destacam-se duas: Pleurothallidinae e Oncidiinae. Pleurothallidinae, com distribuição restrita à região neotropical, apresenta cerca de 4000 espécies distribuídas em 30 gêneros, sendo suas espécies predominantemente epífitas (LUER, 1986). Oncidiinae, por sua vez, representa a segunda maior subtribo de orquídeas na região neotropical, com aproximadamente 1700 espécies agrupadas em 55 gêneros, as quais apresentam, em sua maioria, a exemplo de Pleurothallidinae, hábito epifítico (CHASE et al., 2005).

O epifitismo ocorre aproximadamente em 65 famílias de plantas vasculares, envolvendo cerca de 850 gêneros e aproximadamente 30.000 espécies (MADISON, 1977). O hábito epifítico oferece tanto vantagens como desvantagens para as plantas que o adotam (DRESSLER, 1981). Dentre as vantagens do epifitismo apontadas por Dressler (1981) estão o maior acesso à luz, com menos competição, a maior exposição das flores aos polinizadores, a melhor dispersão de sementes e a evasão de herbívoros terrestres, enquanto que entre desvantagens apontadas, por este autor, está a frequente falta de água e restrição de nutrientes minerais. Além disto, o epifitismo pode representar uma complicação à germinação das sementes de orquídeas que exibem tal hábito. Isto acontece porque as sementes deste grupo, no qual a dispersão anemocórica é predominante, são extremamente pequenas e como tal não possuem reserva energética, tornando a germinação e o desenvolvimento inicial dependente de fungos simbiotes, os quais fornecem a maioria dos nutrientes, como carbono (C) e nitrogênio (N) (CAMERON, LEAKE, READ, 2006). Por outro lado, acredita-se que essa

relação seja responsável, pelo menos em parte, pela diversidade ecológica da família Orchidaceae (SMITH, 1966).

Adicionalmente, a dispersão anemocórica das sementes de orquídeas epifíticas pode ser apontada como uma das causas da baixa especificidade na “escolha” de espécies de forófitos pelas espécies de orquídeas (JOHANSSON, 1974; TREMBLAY et al., 1998). Além disso, a umidade e a quantidade de luz parecem ser determinantes na seleção da espécie de orquídea a se estabelecer (STEEGE; CORNELISSEN, 1989), podendo gerar assim uma diferenciação de habitat entre as espécies de orquídeas de acordo com as diferentes necessidades de tais recursos.

Desta forma, o estudo da relação orquídea-forófito pode auxiliar na compreensão de diversas questões relacionadas à ecologia de orquídeas, tal como o padrão espacial de colonização das diversas espécies. Neste sentido, as análises de redes ecológicas destacam-se como proeminentes ferramentas, as quais têm sido utilizadas no estudo de diversas relações ecológicas (BURNS, 2007; OLESEN et al., 2007; BEZERRA; MACHADO; MELLO, 2009) sendo também uma possível ferramenta no estudo das relações entre orquídeas epífitas e seus forófitos (SILVA et al., 2010).

Breve histórico de redes ecológicas

Apesar de teoria de redes já ter sido utilizada em estudos ecológicos durante o século XX, foi somente em 1987 que ela passou a ser utilizada também em interações mutualísticas (JORDANO, 1987). No entanto, foi nos anos 2000 que a teoria de redes aplicada a estudos de mutualismos ganhou força. Os trabalhos passaram a considerar diferentes aspectos das interações mutualísticas sobre a perspectiva da teoria de redes, tais como padrões geográficos em interações entre planta e polinizador (OLESEN, JORDANO, 2002), estrutura das comunidades (MEMMOTT, 1999; LEWINSOHN et al., 2006), modularidade das comunidades (GUIMERÀ, AMARAL, 2005; OLESEN et al., 2007), especialização das interações (VÁZQUEZ, AIZEN, 2004; BLÜTHGEN; MENZEL; BLÜTHGEN, 2006; BLÜTHGEN et al., 2008) e resistência das comunidades à extinções (MEMMOTT, WASER, PRICE, 2004).

Em termos de análise de redes ecológicas aplicada à relação comensal entre plantas, o primeiro estudo foi publicado em 2007 (BURNS, 2007). Neste trabalho o autor aplicou análises de distribuição de grau e aninhamento sobre a comunidade de epífitas vasculares e seus forófitos em uma floresta da Nova Zelândia. Após este estudo, outros trabalhos também investigaram, sob a perspectiva de redes ecológicas, as relações comensais entre epífitas

vasculares e seus forófitos em diferentes níveis e diferentes ecossistemas (BURNS, 2008; BLICK; BURNS, 2009; BURNS, ZOTZ, 2010). No entanto, apesar de se reconhecer que a análise de grupos filogeneticamente próximos pode revelar distintos padrões ecológicos (BEZERRA; MACHADO; MELLO, 2009), foi somente em 2010 que o primeiro estudo realizado especificamente com orquídeas e seus forófitos foi publicado (SILVA et al., 2010). Apesar de o estudo trazer importantes informações sobre a influência da proximidade filogenética no estabelecimento das espécies de orquídeas nos diferentes forófitos, no tocante às métricas da teoria de redes, o mesmo abordou apenas a questão do aninhamento.

Desta forma, o presente trabalho é o primeiro estudo da relação comensal entre orquídeas e seus forófitos que utiliza uma abordagem mais completa da teoria de redes, envolvendo as análises de aninhamento, modularidade, centralidade e robustez.

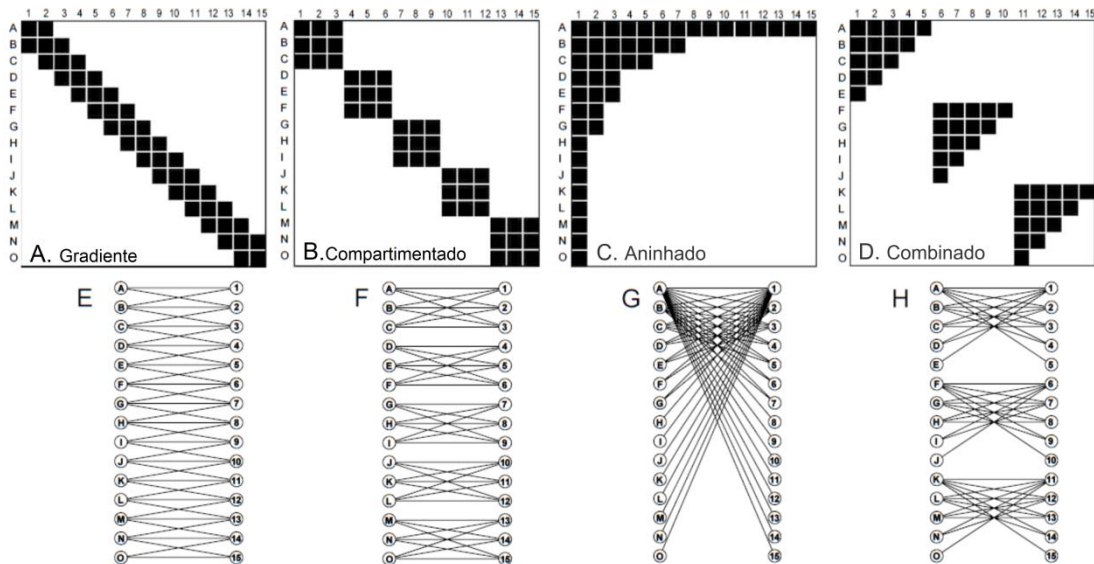
Aninhamento

Aninhamento nas redes ecológicas

Na Teoria de Redes, a organização das comunidades é representada por dois elementos principais, os vértices e as arestas. Os vértices representam as espécies amostradas, enquanto que as arestas (que ligam dois vértices) representam a presença de interação entre eles. Desta forma, comunidades podem apresentar alguns padrões organizacionais quando representadas graficamente, também denominados de topologia da rede (LEWINSOHN et al., 2006).

Lewinsohn et al. (2006) identificaram três principais topologias para diferentes tipos de redes ecológicas: gradiente, compartimentada e aninhada (Figura 1). Segundo os autores, a topologia em forma de gradiente (Figura 1-A) é o padrão esperado em estudos que avaliam mudanças nas comunidades vegetais conforme ocorrem mudanças graduais no ambiente físico. O padrão compartimentado (Figura 1-B) é esperado em estudos sobre teias tróficas que abrangem diferentes habitats. Já a topologia aninhada (Figura 1-C) tem sido encontrada principalmente em mutualismos, tais como planta-polinizador e planta-dispersor. No entanto, algumas relações antagonistas também têm se apresentado aninhadas (ULRICH; ALMEIDA-NETO; GOTELLI, 2009). Por fim, Lewinsohn et al. (2006) consideram também uma quarta possibilidade – a rede combinada (Figura 1-D) - a qual seria uma junção entre as duas últimas topologias, o que resultaria em ‘compartimentos com aninhamento interno’.

Figura 1- Topologias das redes ecológicas identificadas por Lewinsohn et al. (2006). Modificado de Lewinsohn et al. (2006). As figuras de A-D apresentam as matrizes das diferentes topologias encontradas em redes ecológicas. As figuras de E-H apresentam as respectivas matrizes representadas na forma de um grafo bipartido.



A topologia aninhada tem sido comumente associada às redes mutualísticas (BASCOMPTE et al., 2003; OLESEN et al., 2007), e por isso tem sido alvo de diversos estudos nos últimos anos (BASCOMPTE et al., 2003; ALMEIDA-NETO et al., 2008; KRISHNA et al., 2008; JAMES; PITCHFORD; PLANK, 2012; FONTAINE, 2013; JOHNSON; DOMÍNGUEZ-GARCÍA; MUÑOZ, 2013; SAAVEDRA; STOUFFER, 2013).

O conceito de aninhamento foi primeiramente proposto para estudos biogeográficos, a fim de descrever padrões de composição de espécies entre biotas continentais e habitats isolados, como ilhas ou fragmentos florestais (ULRICH; ALMEIDA-NETO; GOTELLI, 2009). Em suma, em um padrão aninhado a composição de espécies de pequenas comunidades é um subconjunto aninhado da composição de espécies de grandes comunidades (ULRICH; ALMEIDA-NETO; GOTELLI, 2009) (Figura 2).

Figura 2 - Representação de uma matriz perfeitamente aninhada. Cada sítio menor representa um subconjunto de espécies de um sítio maior.

| Espécies | Sítios | | | | | |
|----------|---------|---|---|---|---|-------|
| | ← Maior | | | | | Menor |
| | A | B | C | D | E | F |
| sp1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| sp2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| sp3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| sp4 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| sp5 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| sp6 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| sp7 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| sp8 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| sp9 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| sp10 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Σ | 10 | 8 | 6 | 4 | 3 | 2 |

Semelhantemente ao conceito original, o aninhamento em mutualismos (e também em comensalismos) é caracterizado quando as conexões das espécies mais especialistas (menor grau) representam um subconjunto das conexões das espécies mais generalistas (maior grau) (BASCOMPTE, 2009), sendo que, no caso de uma rede entre orquídeas e seus forófitos, o grau pode ser entendido como a quantidade de espécies de forófitos que uma espécie de orquídea utiliza ou a quantidade de espécies de orquídeas que determinada espécie vegetal abriga.

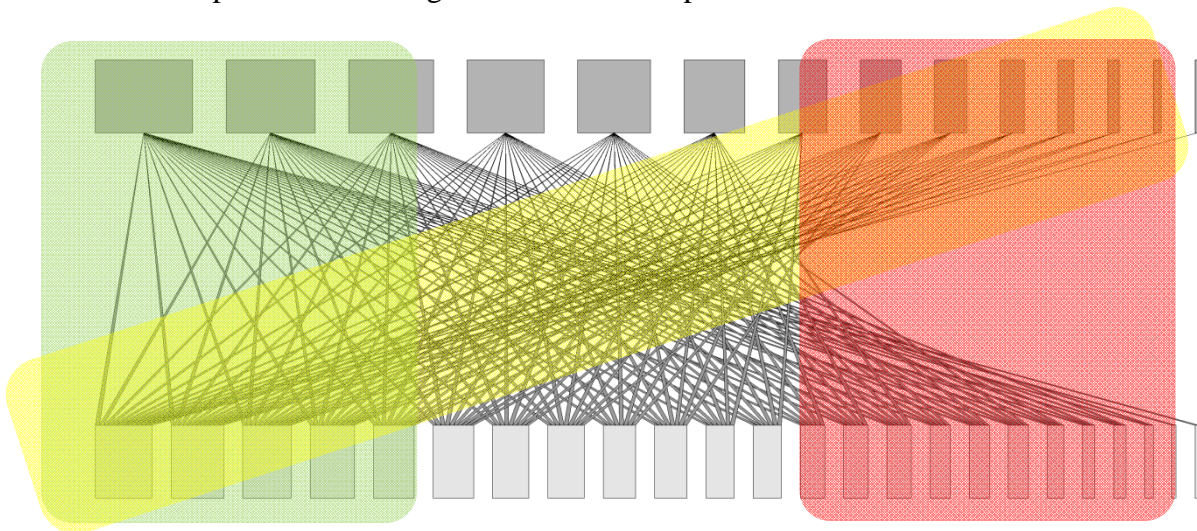
Bascompt et al. (2003) afirmaram que redes aninhadas têm como características (i) espécies generalistas que interagem umas com as outras, formando um núcleo de espécies, (ii) espécies especialistas que comumente interagem apenas com generalistas e (iii) ausência de espécies especialistas que interagem apenas com outras especialistas (Figura 3).

Apesar de o aninhamento estar bem estabelecido como um padrão para mutualismos, pouco ainda se sabe se o mesmo é preponderante em estudos da relação comensal entre epífitas e seus forófitos. Burns (2007) encontrou altos valores ($T > 90$) de aninhamento para uma comunidade de epífitas e seus forófitos em uma floresta na Nova Zelândia. O autor atribuiu este fato a processos de colonização e facilitação ao estabelecimento de outras espécies de orquídeas. Contudo, Blick e Burns (2009) não encontraram evidências de aninhamento para uma comunidade de lianas e hemiparasitas em florestas da Nova Zelândia, o que aumenta ainda mais a necessidade de mais estudos sobre o tema em questão.

Um agravante para este fato está relacionado ao índice utilizado para medir o aninhamento nos poucos estudos que existem sobre o assunto (BURNS, 2007; BLICK; BURNS, 2009). Como tratado na seção 'Principais índices utilizados para medir o

aninhamento', a Temperatura da matriz (T) (ATMAR; PATTERSON, 1993) é um índice que pode superestimar os valores reais de aninhamento, não sendo um índice confiável para tal medição (ALMEIDA-NETO et al., 2008). Sendo assim, a fim de obter informações mais concretas, faz-se necessário uma investigação que utilize índices mais confiáveis no estudo de comunidades de epífitas e seus forófitos.

Figura 3 - Características de uma rede completamente aninhada. A área verde representa as espécies generalistas que interagem umas com as outras, formando um núcleo de espécies. A área amarela representa as espécies especialistas que comumente interagem apenas com generalistas. A área vermelha ilustra a ausência de espécies especialistas interagindo com outras especialistas.



Principais índices utilizados para medir o aninhamento

Ulrich, Almeida-Neto e Gotelli (2009), afirmaram que existem três passos para a análise de aninhamento: i) cálculo da métrica para quantificar o padrão de aninhamento na matriz; ii) comparação com um modelo nulo apropriado para testar a significância da métrica; iii) inferência sobre o mecanismo que gerou o padrão de aninhamento.

Com relação ao primeiro passo, existem diversas métricas utilizadas na medição do aninhamento (ULRICH; ALMEIDA-NETO; GOTELLI, 2009). A métrica mais utilizada nos primeiros estudos de aninhamento foi a Temperatura da matriz (T) (ATMAR; PATTERSON, 1993), a qual é baseada na medida da quantidade de presenças e ausências inesperadas na matriz. Contudo, como dito acima, o conceito original do aninhamento prevê que para o aninhamento ser perfeito, uma coluna de maior grau precisa necessariamente conter todas as interações que ocorrem em uma coluna de menor grau (Figura 2), o que não pode ser previsto pelo índice T, uma vez que o mesmo só leva em conta o número de interações (grau) da coluna, ignorando se estas interações formam de fato um subgrupo da coluna de maior grau

(Figura 4) (ALMEIDA-NETO; GUIMARÃES JR; LEWINSOHN, 2007). Isto gera altos valores de T mesmo quando existem muitas presenças e ausências não previstas na matriz (ALMEIDA-NETO; GUIMARÃES JR; LEWINSOHN, 2007).

Figura 4 - O problema do índice Temperatura da matriz (T). Os números marcados em laranja evidenciam interações não esperadas que não são detectadas pelo índice T.

| | A | B | C | D | E | F |
|----------|----|---|---|---|---|---|
| sp1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| sp2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| sp3 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| sp4 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| sp5 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| sp6 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| sp7 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| sp8 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| sp9 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| sp10 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Σ | 10 | 8 | 6 | 4 | 3 | 2 |

Frente a este problema, Almeida-Neto et al. (2008) propuseram um novo índice, denominado NODF (Nestedness Metric Based on Overlap and Deceasing Fill). Neste índice, uma coluna deve não só possuir um menor grau que a coluna adjacente da esquerda, mas também necessita conter um subconjunto de espécies da coluna da esquerda (Figura 2). Desta forma, os autores afirmam que muitas matrizes que foram classificadas como aninhadas deveriam ser revistas, uma vez que o índice NODF é mais criterioso que a Temperatura da matriz. Como consequência, o NODF tem sido usado em diferentes abordagens ecológicas nos últimos anos (BEZERRA; MACHADO; MELLO, 2009; ARAÚJO et al., 2010; MELLO; BEZERRA; MACHADO, 2013; DÁTILLO et al., 2014; SAUVE; FONTAINE; THÉBAULT, 2013), se estabelecendo assim como o principal índice na quantificação do aninhamento.

Causas e consequências do aninhamento para as comunidades biológicas

Muito tem sido discutido acerca do porque o aninhamento ocorre em redes ecológicas e quais são as consequências práticas deste padrão nas comunidades biológicas (PATTERSON, 1987; JORDANO, 1987; VÁZQUEZ; MORRIS; JORDANO, 2005;

LEWINSOHN et al., 2006; GUIMARÃES et al., 2006; KRISHNA et al., 2008; BASTOLLA et al., 2009).

Krishna et al. (2008) afirmaram que de 60% a 70% do aninhamento é explicado por diferenças nas abundâncias das espécies, ou seja, as espécies mais abundantes tendem a possuir mais interações que as espécies menos abundantes, caracterizando-se como generalistas na rede de interações (alto grau), enquanto que as menos abundantes são consideradas especialistas na rede (baixo grau).

Outra possibilidade está relacionada com o conceito de força da assimetria de interação (BASCOMPTE; JORDANO; OLESEN, 2006). Como o nome sugere, é comum na natureza que exista assimetria nas interações entre espécies, ou seja, uma espécie x pode depender muito da espécie y , enquanto que a y não depende muito da espécie x (i.e. uma espécie especialista interagindo com uma generalista).

Uma terceira possibilidade diz respeito às ligações proibidas (OLESEN et al., 2011). Algumas interações podem não existir devido a diferenças fenológicas, morfológicas ou de acessibilidade, de forma que uma planta, por exemplo, pode estar inacessível a um inseto, impossibilitando assim a interação.

Todavia, os dois últimos parágrafos trazem possibilidades que fazem sentido em redes mutualísticas (BASCOMPTE; JORDANO; OLESEN, 2006; OLESEN et al., 2011), mas são inviáveis para explicar o aninhamento em redes comensais entre epífitas e seus forófitos, uma vez que os forófitos não dependem das epífitas para sobreviverem e também não ocorrem de forma sazonal. Sendo assim o estudo de tais redes de interação adquire demasiada importância, pois além de se fazer necessário comprovar se tais redes possuem realmente a topologia aninhada, torna-se importante também levantar as possíveis causas e consequências do aninhamento nestas comunidades.

As causas e consequências do aninhamento nas comunidades biológicas, como dito acima, têm sido discutidas para diversos tipos de interações (BASCOMPTE et al., 2003; BURNS, 2007; OLESEN et al., 2007; MELLO et al. 2011; DÁTTILO et al., 2014). Uma das consequências apontadas está relacionada com a redução na competição e consequente aumento do número de espécies coexistindo (BASTOLLA et al., 2009; JOHNSON; DOMÍNGUEZ-GARCÍA; MUÑOZ, 2013). Johnson, Domínguez e Muñoz (2013) argumentaram que o princípio da redução da competição é simples. Se dois vértices competem por um recurso, um aumento na população de um deles deveria prejudicar o outro.

No entanto, se ambos possuem uma relação simbiótica com um terceiro vértice, um aumento na população de qualquer um dos dois primeiros deverá causar um efeito positivo no

terceiro vértice, o que conseqüentemente beneficiaria tanto o primeiro quanto o segundo vértice. Contudo, novamente isto é válido somente para relações mutualísticas, sendo que este efeito permanece sem uma resposta exata em redes comensais, onde somente uma espécie é beneficiada na interação.

O aninhamento pode estar relacionado também à manutenção da biodiversidade (JORDANO; BASCOMPTE; OLESEN, 2006). Uma vez que especialistas (espécies raras) interagem apenas com generalistas (espécies abundantes), o aninhamento aumenta a chance de persistência das espécies raras (JORDANO; BASCOMPTE; OLESEN, 2006). Além disso, dado o papel coesivo no núcleo de interações das espécies, o qual possui alta redundância de interações (Figura 3), o aninhamento provê rotas alternativas para a comunidade responder às perturbações, tais como a eliminação de uma espécie ou de uma interação, aumentando assim sua robustez (MEMMOTT; WASER; PRICE, 2004; BURGOS et al., 2007). No entanto, apesar de o aninhamento ser muito bem estudado e explorado em diversos tipos de interações, as conseqüências de tal topologia em redes envolvendo a relação epífita-forófito permanecem pouco estudadas.

Burns (2007) encontrou altos valores de aninhamento ($T > 90$) para uma assembleia de epífitas localizada em uma floresta temperada na Nova Zelândia. Ele afirma que talvez o aninhamento possa ter ocorrido devido ao processo de colonização das epífitas, onde espécies pioneiras facilitariam a colonização de outras epífitas. Contudo ao analisar a distribuição das epífitas em uma única espécie de forófito em uma floresta temperada do Canadá, Burns (2008) não encontrou evidências de aninhamento, mas sim da estrutura compartimentalizada (Figura 1. b). A fim de obter dados em ambientes ainda não analisados sobre a perspectiva de redes ecológicas, Burns e Zotz (2010) estudaram ainda uma meta-comunidade de epífitas em uma floresta tropical localizada no Panamá, onde novamente não encontraram evidências de aninhamento. Como pode ser notado, apesar da grande contribuição dos autores no estudo do aninhamento em comunidades epifíticas, as informações disponíveis ainda são muito divergentes. Além disso, vale ressaltar que, em todos os trabalhos de Burns, o índice utilizado foi a Temperatura da matriz (ATMAR; PATTERSON, 1993), sendo que talvez os valores do aninhamento possam mudar quando utilizado o índice NODF (ALMEIDA-NETO et al., 2008). Outro fator é que as análises envolveram epífitas vasculares como um todo, incluindo as epífitas ocasionais, de forma que o padrão pode não se repetir para um grupo específico de epífitas, tal como o grupo das orquídeas.

A fim de analisar se o aninhamento ocorre no grupo das orquídeas, Silva e colaboradores (2010) estudaram as relações de orquídeas e seus forófitos em 40 fragmentos de

matas de galeria no estado de São Paulo. Os autores encontraram a estrutura aninhada em todas as redes analisadas, com um índice NODF médio relativamente baixo ($0,413 \pm 0,08$). Uma vez que relações epifíticas não são mutuamente benéficas, os autores afirmam que o aninhamento em redes de epífitas, ao contrário das redes mutualísticas, não poderia diminuir o risco de extinções, o que impede o aparecimento de um forte padrão de aninhamento (SILVA et al., 2010). Contudo os autores afirmaram que um processo de sucessão similar ao apontado por Burns (2007) poderia estar gerando o aninhamento também nas redes de orquídeas e seus forófitos. Devido à alta dependência das orquídeas à presença de espécies de fungos micorrízicos para germinação das sementes, espécies de orquídeas que colonizarem uma determinada planta facilitariam o estabelecimento dos fungos e, conseqüentemente, de mais espécies de orquídeas (SILVA et al., 2010). Isso seria possível uma vez que a relação entre fungos e orquídeas não ocorre de maneira espécie-específica (RASMUSSEN, 2002).

Sendo assim, pode-se concluir que o aninhamento em redes comensais possui diferentes causas e diferentes conseqüências quando comparado às redes mutualísticas. Contudo, devido à baixa quantidade de estudos, fazem-se necessárias mais investigações em diferentes ecossistemas e com diferentes grupos epifíticos, de forma a revelar padrões específicos, resguardando as particularidades biológicas inerentes a cada grupo.

Centralidade das espécies

Apesar de uma rede ecológica ser formada por diversas espécies interagindo entre si, algumas destas espécies apresentam uma maior importância para a manutenção da rede que outras (ESTRADA, 2007). Frequentemente estas espécies são denominadas espécies-chave, sendo que sua extinção normalmente gera grandes impactos nas redes ecológicas, podendo leva-las inclusive ao colapso (ESTRADA, 2007).

De fato, a presença destas espécies é crucial na manutenção da organização e diversidade da comunidade ecológica a qual ela pertence, de forma que identificar tais espécies pode ser fundamental para a conservação da comunidade biológica em questão. Contudo, apesar da grande importância, a identificação de espécies-chave em redes ecológicas é muitas vezes uma tarefa difícil (ESTRADA, 2007).

Em uma rede ecológica envolvendo uma assembleia de orquídeas, por exemplo, a identificação das espécies de forófitos que suportam grande quantidade de espécies de orquídeas pode servir de pressuposto para a conservação de toda uma área onde elas ocorrem. Neste sentido, alguns índices utilizados nas análises de redes ecológicas podem auxiliar na identificação destas espécies (ESTRADA; BODIN, 2008). Dentre os índices mais comuns,

destacam-se a centralidade por proximidade ou *closeness centrality* (CC) e a centralidade por intermédio ou *betweenness centrality* (BC) (GONZÁLEZ; DALSGAARD; OLESEN, 2010).

A centralidade por proximidade (CC) mede a proximidade do vértice com relação a todos os outros vértices da rede (FREEMAN, 1979). Desta forma, uma espécie com maiores valores de CC afetariam as espécies da rede mais rapidamente que espécies com menores valores de CC (GONZÁLEZ; DALSGAARD; OLESEN, 2010). Por outro lado, a centralidade por intermédio (BC), descreve a importância das espécies como conectoras de diferentes partes da rede (FREEMAN, 1979). Neste índice, espécies com $BC > 0$ conectam áreas da rede que de outra forma seriam pouco ou não conectadas ao restante da rede (GONZÁLEZ; DALSGAARD; OLESEN, 2010). Sendo assim, $BC=0$ indica que determinada espécie possui apenas uma interação, não conectando desta forma nenhuma espécie.

Desta forma, a utilização combinada dos dois índices pode revelar quais são as principais espécies de forófitos para a comunidade de orquídeas da área estudada, facilitando assim a conservação tanto das espécies de orquídeas como da área como um todo.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES JR, P.R.; LEWINSOHN, T.M. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. **Oikos**, v. 116, n. 4, p.716-722, abr. 2007.
- ALMEIDA-NETO, M. et al. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and quantification. **Oikos**, v. 8, n. 117, p. 1227–1239, maio. 2008.
- APG III - Angiosperm Phylogeny Group. "An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants ". **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 161, n. 2, p. 105–121, out. 2009.
- ARAÚJO, M.S. et al. Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. **Oikos**, v. 119, n. 1, p. 81-88, jan. 2010.
- ATMAR, W.; PATTERSON, B.D. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. **Oecologia**, v. 96, n. 3, p. 373-382, jul. 1993.
- BASCOMPTE, J. Disentangling the web of life. **Science**, v. 325, n. 5939, p. 416-419, jul. 2009.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. OLESEN, J.M. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. **Science**, v. 312, n. 5772, p. 431-433, abr. 2006.
- BASCOMPTE, J., et al. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 16, p. 9383-9387, ago. 2003.
- BASTOLLA, U. et al. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. **Nature**, v. 428, n. 7241, p. 1018-1021, abr. 2009.
- BEZERRA, E.L.S., MACHADO, I.C.; MELLO, M.A.R. 2009. Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. **The Journal of Animal Ecology**, v. 78, n. 5, p. 1096-1101, jun. 2009.
- BLICK, R; BURNS, K.C. Network properties of arboreal plants: are epiphytes, mistletoes and lianas structured similarly? **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 11, n. 1, p. 41–52, fev. 2009.
- BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F.; BLÜTHGEN, N. Measuring specialization in species interaction networks. **BMC Ecology**, v. 6 ago. n. 9. 2006.
- BLÜTHGEN, N. et al. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? **Ecology**, v. 89, n. 12, p. 3387-3399, dez. 2008.

- BURGOS, E. et al. Why nestedness in mutualistic networks? **Journal of Theoretical Biology**, v. 249, n. 2, p. 307-313, nov. 2007.
- BURNS, K.C. Network properties of an epiphyte metacommunity. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 5, p. 1142–1151, set. 2007.
- BURNS, K.C. Meta-community structure of vascular epiphytes in a temperate rainforest. **Botany**, v. 86, n. 11, p. 1252-1259, nov. 2008.
- BURNS, K.C.; ZOTZ, G. A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 377-85, fev. 2010.
- CAMERON, K.N. et al. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: Evidence from rbcL nucleotide sequences. **American Journal of Botany**, v. 86, n. 2 p. 208-224, fev. 1999.
- CAMERON, D.D.; LEAKE, J.R.; READ, D.J. Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant–fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens*. **New Phytologist**, v. 171, n. 2, p. 405–416, jul. 2006.
- CHASE, M. W.; HANSON, L.; ALBERT, V. A.; WHITTEN, W. M. E WILLIAMS, N. H. Life history evolution and genome size in subtribe Oncidiinae (Orchidaceae). **Annals of Botany**, v. 95, n. 1, p. 191–199, jan. 2005.
- CRIBB, P. et al. Orchid conservation: a global perspective. pp. 1–24. In: DIXON, K.W. et al. (eds) 2003. **Orchid Conservation**. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah.
- DÁTTILO, W. et al. The structure of ant-plant ecological networks: is abundance enough? **Ecology**, v. 95, n. 2, p. 475–485, fev. 2014.
- DRESSLER, R.L. 1981. **The orchids: natural history and classification**. Harvard University Press, Londres.
- DRESSLER, R.L. 1993. **Phylogeny and classification of the orchid family**. Dioscorides Press, Portland, 314 p.
- ESTRADA, E. Characterization of topological keystone species: Local, global and “meso-scale” centralities in food webs **Ecological Complexity**, v. 4, n. 1–2, p. 48–57, mar. 2007.
- ESTRADA, E.; BODIN, O. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. **Ecological Applications**, v. 18, n. 7, p. 1810–1825, out. 2008.
- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 487-515, nov. 2003.
- FONTAINE, C. Abundant equals nested. **Nature**, v. 500, n. 7463, p. 411–412, ago. 2013.

- FREEMAN, L.C. Centrality in social networks: Conceptual clarification. **Social Networks**, v. 1, n. 3, p. 215–239. 1979.
- GONZÁLEZ, A.M.M; DALSGAARD, B.; OLESEN, J.M. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. **Ecological Complexity**, v. 7, n. 1, p. 36–43, mar. 2010.
- GUIMARÃES Jr., P.R. et al. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. **Proceedings of the Royal Society**, v. 273, n. 1597, p. 2041-2047, maio. 2006.
- GUIMERÀ, R.; AMARAL, L.A.N. Functional cartography of complex metabolic networks. **Nature**, v.433, n. 7028, p. 895–900, fev. 2005.
- IBGE, Mapa de vegetação do Brasil. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. Disponível em:

http://www.ibge.gov.br/home/geociencias/recursosnaturais/mapas_doc6.shtm. Acesso em: 07/03/2014.
- JAMES, A.; PITCHFORD, J.W.; PLANK. M.J. Disentangling nestedness from models of ecological complexity. **Nature**, v. 487, n. 7406, p. 227–230, jul. 2012.
- JOHANSSON, D. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. **Acta Phytogeografica Suecica**, v. 59, n. 1, p. 1-136, 1974.
- JOHNSON, S; DOMÍNGUEZ-GARCÍA, V.; MUÑOZ, M.A. Factors determining nestedness in complex networks. **PLoS ONE**, v. 8, p. e74025, set. 2013.
- JORDANO, P. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. **The American Naturalist**, v.129, n. 5, p. 657–677, maio.1987.
- KRISHNA, A. et al. A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. **Oikos**, v. 117, n 11, p. 1609-1618, nov. 2008.
- LEWINSOHN, T. et al. Structure in plant–animal interaction assemblages. **Oikos**, v. 113, n. 1, p. 174–184, abr. 2006.
- Luer, C. A. Icones Pleurothallidarum I. **Systematics of the Pleurothallidinae**. Missouri Botanical Garden, 1986.
- MADISON, M. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. **Selbyana**, v. 2, n.1, p. 1-13, ago. 1977.

MELLO M.A.R. et al. The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. **Oecologia**, v. 167, n. 1, p.131-140, set. 2011.

MELLO, M.A.R.; BEZERRA, E.L.S.; MACHADO, I.C.. Functional roles of centridini oil bees and malpighiaceae oil flowers in biome-wide pollination networks. **Biotropica**, v. 45, n. 1, p. 45-53, jan. 2013.

MEMMOT, J. The structure of a plant-pollinator food web. **Ecology Letters**, v. 2, n. 5, p. 276–280, set. 1999.

MEMMOTT, J.; WASER, N.M.; PRICE, M.V. Tolerance of pollination networks to species extinctions. **The Royal Society**, v. 271, n. 1557, p. 2605-2611, dez. 2004.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 333, p. 853-858, fev. 2000.

OLESEN, J.M.; JORDANO, P. Geographic patterns in plant – pollinator mutualistic networks. **Ecology**, v. 83, n.9, p. 2416-2424, set. 2002.

OLESEN, J.M. et al. The modularity of pollination networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 50, p. 19891-19896, dez. 2007.

OLESEN, J.M. et al. Missing and forbidden links in mutualistic networks. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1706, p. 725–732, mar. 2011.

OLIVERIA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, v. 2, n. 4, p. 793-810, dez. 2000.

PATTERSON, B.D. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. **Conservation Biology**, v. 1, n. 4, p. 323–334, dez. 1987.

PILLON, Y.; CHASE, M.W. Taxonomic exaggeration and its effects on orchid conservation. **Conservation Biology**, v. 21, n. 1, p. 263 – 265, fev. 2006.

RASMUSSEN, H. N. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. **Plant and Soil**, v. 244, n. 1-2, p. 149-163, jul. 2002.

RIBEIRO, M.C., et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 141-53, jun. 2009.

SAAVEDRA, S.; STOUFFER, D.B. “Disentangling nestedness” disentangled. **Nature**, v. 500, n. 7463, p. E1-E2, ago. 2013.

SAUVE, M.C; FONTAINE, C.; THÉBAULT, E. Structure–stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions. **Oikos**, v. 123, n. 3, p. 378–384, mar. 2014.

SILVA, I.A. et al. Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 26, n. 2, p. 127-137, mar. 2010.

SMITH, S.E. Physiology and ecology of orchid mycorrhizal fungi with reference to seedling nutrition. **New Phytologist**, v. 65, n. 4, p. 488-499, maio. 1966.

SOS MATA ATLÂNTICA/INPE. **Atlas Dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica período 2011-2012**, São Paulo, 61p, 2013.

STEEGE, H.; CORNELISSEN, J. H. C. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. **Biotropica**, v. 21, n. 4, p. 331-339, dez. 1989.

TABARELLI, et al. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica Brasileira. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 132-138, jul. 2005.

TREMBLAY, R. L. et al. Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. **Biological Conservation**, v. 85, n. 3, p. 297–304, set. 1998.

ULRICH, W; ALMEIDA-NETO, M.; GOTELLI, N.J.A Consumer's guide to nestedness analysis. **Oikos**, v. 118, n. 1. p. 3-17, jan. 2009.

VÁZQUEZ, D.P.; AIZEN M.A. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. **Ecology**, v. 85, n. 5, n. 1251-1257, maio. 2004.

VÁZQUEZ, D.P.; MORRIS, W.F.; JORDANO, P. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. **Ecology Letters**, v. 8, n. 10, p. 1088–1094, out. 2005.

VELOSO, H.P. et al. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 124 p.

WCSP. **World Checklist of Selected Plant Families**. Facilitado por the Royal Botanic Gardens, Kew. Publicado na Internet; <http://apps.kew.org/wcsp/>. 2014.

ARTIGO

**DIFERENTES MÉTRICAS DE REDES ECOLÓGICAS EM UMA REDE
COMENSAL ORQUÍDEA-FORÓFITO REFLETEM O PADRÃO DE
DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DAS ORQUÍDEAS**

Henrique G. S. Zotarelli¹; Molina, J. M. P¹.; Ribeiro, J. E. L. S.²; Sofia, S. H.³

¹ Estudante de mestrado do programa de pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, Londrina, Paraná 86.057-970, Brasil; ² Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, Paraná 86.057-970, Brasil; e ³ Departamento de Biologia Geral, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, Paraná 86.057-970, Brasil

- Premissa do estudo: A aplicação de métricas derivadas da teoria de redes pode auxiliar na compreensão da organização estrutural das assembleias de orquídeas, na identificação de espécies de forófitos fundamentais para as mesmas, na previsão de impactos oriundos da retirada de espécies de forófitos e na identificação de características ecológicas das diferentes espécies de orquídeas. Desta forma, tais análises tornam-se importantes para a compreensão e conservação de orquídeas em remanescentes florestais.
- Métodos: Foram utilizadas as análises de Aninhamento (NODF), Modularidade (M), Centralidade por intermédio (BC), Centralidade por proximidade (CC) e Robustez (R). A fim de se detectar se a proximidade filogenética interfere no padrão de colonização das orquídeas, foi construída uma rede energizada, na qual as orquídeas foram separadas de acordo com suas respectivas subtribos.
- Principais resultados: A rede mostrou-se pouco aninhada e não modular, com uma alta robustez à eliminação aleatória de forófitos e uma baixa robustez quando a eliminação começou com as plantas com mais interações. Os índices de centralidade reforçaram a interpretação da rede energizada, na qual as principais subtribos de orquídeas, Pleurothallidinae e Oncidiinae, apresentaram claramente diferentes padrões de colonização. Contudo, ao nível de espécie, não existe relação entre a proximidade filogenética e a “preferência” a uma espécie de forófito.
- Conclusões: As diferentes análises aplicadas refletiram, pelo menos em parte, o padrão de colonização das espécies de orquídeas. Sendo assim, a utilização conjunta das diferentes métricas forneceu informações confiáveis sobre a dinâmica estrutural de assembleias de orquídeas epífitas em relação a seus diferentes forófitos.

Palavras-chave: Aninhamento; centralidade; modularidade; robustez; teoria de redes.

INTRODUÇÃO

As análises de redes têm sido amplamente utilizadas no estudo de diversas interações ecológicas (Memmot et al., 2004; Prado e Lewinsohn, 2004; Bezerra et al., 2009; Silva et al., 2010; Dáttilo et al., 2014), consolidando-se assim como importantes ferramentas no estudo de diferentes relações ecológicas. Neste sentido, a frequente utilização de tais análises revelou alguns padrões estruturais que tendem a se repetir em diversas relações ecológicas. Dentre eles, destacam-se o aninhamento e a modularidade (Bascompte et al., 2003; Olesen et al., 2007).

O aninhamento ocorre quando espécies com poucas interações (especialistas) interagem com um subconjunto dos muitos parceiros das espécies mais generalistas (Fontaine, 2013). Já a modularidade é caracterizada pela existência de subgrupos de espécies (módulos), os quais, apesar de fracamente ligados entre si, consistem em espécies fortemente conectadas dentro de seus próprios módulos (Olesen et al., 2007). Apesar de ambos os padrões aparentemente não possuírem relação entre si, os mesmos podem coexistir em uma mesma comunidade (Fortuna et al., 2010).

Tanto o aninhamento quanto a modularidade podem trazer uma série de benefícios para as comunidades, tais como manutenção da biodiversidade (Jordano et al., 2006) e maior estabilidade (Bastolla et al., 2009; Fortuna et al., 2010). Todavia, apesar de tal importância, poucas são as informações referentes à ocorrência do aninhamento e da modularidade em redes comensais de epífitas e seus forófitos (Burns, 2007, 2008). A situação é ainda mais grave se tratarmos apenas do grupo das orquídeas. O único trabalho que envolve o estudo da ocorrência do aninhamento em assembleias de orquídeas e seus forófitos foi realizado por Silva et al. (2010). Em contrapartida, a modularidade não foi testada, sendo que a ocorrência deste padrão permanece ainda não estudada em redes comensais envolvendo a relação

orquídea-forófito. Adicionalmente, os autores observaram que a proximidade filogenética das espécies de orquídeas não parece interferir no estabelecimento das mesmas nas espécies de forófitos. Contudo, como o trabalho foi realizado apenas em matas de galeria, pode ser que essa seja uma realidade restrita à fitofisionomia abordada, sendo que essa relação pode estar presente em outras formações florestais.

Além do aninhamento e da modularidade, as análises ecológicas podem nos fornecer informações sobre a centralidade das espécies (Estrada, 2007; González et al., 2010). Apesar de uma rede ecológica ser formada por diversas espécies interagindo entre si, algumas destas espécies apresentam maior importância para a manutenção da rede que outras (Estrada, 2007). Frequentemente estas espécies são denominadas ‘espécies-chave’, sendo que sua extinção normalmente gera grandes impactos nas redes ecológicas, podendo leva-las inclusive ao colapso (Estrada, 2007). Desta forma, identificar tais espécies torna-se crucial para a manutenção da comunidade como um todo. Todavia, apesar de análises de centralidade terem sido realizadas em diversos ramos da ecologia, tais como redes tróficas (Estrada, 2007), conectividade de paisagens (Estrada e Bodin, 2008) e redes de polinização (González et al., 2010), este é o primeiro trabalho que aplica tais análises em uma rede comensal envolvendo orquídeas e seus forófitos.

A teoria de redes pode fornecer ainda importantes informações quanto à resistência da comunidade a extinções (Memmot et al., 2004; Burgos et al., 2007). Esta análise é particularmente interessante no grupo das orquídeas epífitas, uma vez que elas necessitam de um forófito para sobreviver na natureza (Migenis e Ackerman, 1993), o que significa que a retirada dos forófitos acarreta, necessariamente, na extinção local das espécies de orquídeas associadas a ele. Um fator agravante é que, devido à prática do corte seletivo, frequentemente populações inteiras de espécies arbóreas são retiradas das matas, o que geraria, pelo menos em teoria, um grande impacto na comunidade de orquídeas. Desta forma, esta análise pode

fornecer subsídios importantes para a preservação não só das populações de orquídeas, mas também dos forófitos associados a elas e conseqüentemente de todos os organismos associados a eles.

Sendo assim este trabalho teve como objetivo caracterizar uma rede comensal de orquídeas e seus forófitos de um remanescente florestal de Mata Atlântica localizado no norte do estado do Paraná, Brasil. Para tanto, nós levantamos quatro perguntas: i) A rede se apresenta aninhada, modular, ou com ambos os padrões? ii) quais são as espécies-chave de forófitos para a manutenção da diversidade de espécies de orquídeas? iii) as orquídeas filogeneticamente próximas possuem um padrão de distribuição espacial semelhante entre as espécies de forófitos? iv) a rede apresenta alta robustez à eliminação de espécies de forófitos?

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O presente estudo foi realizado no Parque Estadual “Mata dos Godoy” (PEMG) (23°27’S, 51°15’W) (Figura 1) é o mais conservado fragmento de Floresta Estacional Semidecidual do norte do estado do Paraná, sul do Brasil. Apesar do PEMG, que possui aproximadamente 690 ha, estar inserido em uma matriz agrícola, o crescimento de capoeiras em seus arredores o conectou a outros fragmentos da região, totalizando cerca de 2800 ha de vegetação (Vicente, 2006). Sua altitude varia de 460 a 640 m acima do nível do mar (Vicente, 2006). Devido a esta amplitude, o PEMG possui diferentes habitats, podendo ser dividido em duas regiões com características distintas: região norte e região sul (Bianchini et al., 2001). A região norte é caracterizada por apresentar uma topografia plana, enquanto que a região sul, mais baixa, possui colinas com inclinações moderadas (Bianchini et al., 2001). Algumas encostas destas colinas alcançam o Ribeirão dos Apertados, que circunda a parte sul do Parque, formando áreas de alagamento que variam de 10 a 30 m (Bianchini et al., 2001). O

clima na região é subtropical úmido mesotérmico, do tipo Cfa. Apresenta verões quentes e as geadas são pouco frequentes (Vicente, 2006). A pluviosidade média anual é de 1600 mm, chovendo cerca de duas vezes mais no verão do que no inverno, caracterizando assim duas estações bem definidas (Bianchini et al., 2001).

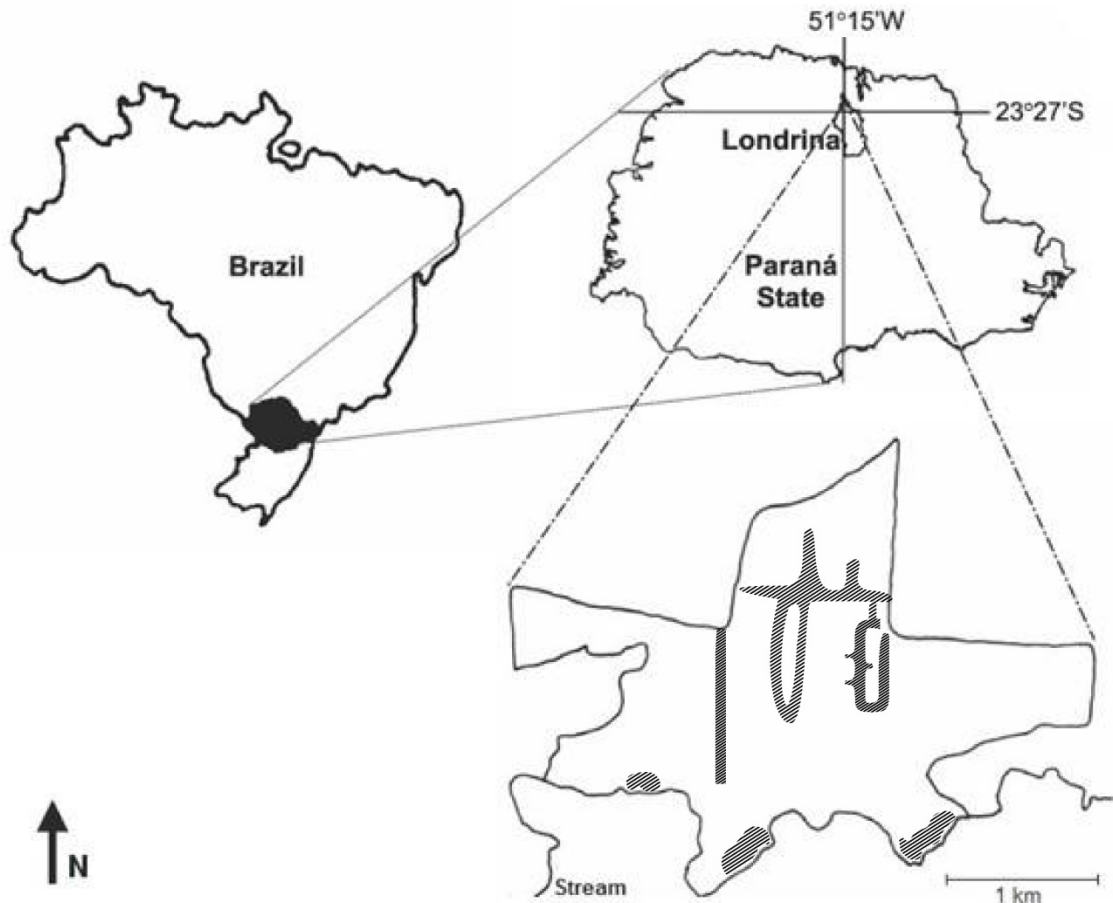


Fig. 1. Localização do Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG), Londrina, PR. Modificado de Sofia et al. (2004). A área hachurada representa aproximadamente a área amostrada. A escala refere-se apenas à área do PEMG.

Amostragem

As amostragens foram realizadas entre janeiro e novembro de 2013, por dois dos pesquisadores do presente trabalho (H. Zotarelli e J.M. Molina). No total foram 10 dias e aproximadamente 90 horas de amostragens. Contudo, durante o ano anterior ao período de amostragem, um dos pesquisadores (J.M. Molina) percorreu todas as regiões do PEMG em busca ativa por espécimes de orquídeas com ocorrência no Parque, fazendo um pré-

mapeamento das espécies ocorrentes. Durante as amostragens as diversas regiões do PEMG foram exploradas e diferentes técnicas de coleta foram empregadas, amostrando desta forma espécies de orquídeas com diferentes preferências por habitat. Com base no mapeamento prévio realizado no ano anterior, os dois coletores percorreram, juntamente, trilhas já existentes e locais de mata fechada observando todos os estratos da vegetação. As orquídeas que se encontravam em alturas maiores que 20 m foram observadas com o auxílio de um binóculo. Quando avistado um indivíduo de orquídea, foram medidos o diâmetro a altura do peito (DAP) e a altura estimada do forófito, e altura estimada em que a orquídea se encontrava. Após as medições, com auxílio de um podão, o material vegetativo e/ou reprodutivo do forófito foi coletado. Quando necessário e possível, visitas posteriores foram feitas a fim de observar a presença de material reprodutivo nos forófitos e orquídeas. As orquídeas foram coletadas somente quando a identificação em nível de espécie não foi possível em campo. As espécies de orquídeas não identificadas foram coletadas e cultivadas até o florescimento para posterior identificação. Os forófitos com mais de 30 m, tais como *Ficus* sp (figueiras), *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg (peroba-rosa) e *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms (pau-d'alho), que possuíam orquídeas em sua copa foram explorados através de técnicas de rapel. Orquídeas localizadas em alturas superiores ao alcance do podão, e que estavam em forófitos que não possibilitavam o uso de técnicas de rapel foram coletadas, quando possível, com o auxílio de peconha. As orquídeas que não puderam ser identificadas em nível de espécies ou não puderam ser coletadas por estarem em locais inacessíveis, foram classificadas até o nível de gênero. Cada touceira foi considerada como um indivíduo.

Devido à flora do PEMG ser bem amostrada e estudada, as espécies de forófitos que não possuíam material reprodutivo puderam, em sua maioria, ser identificadas no Herbário da Universidade Estadual de Londrina (FUEL) por comparação, até o nível de espécie. Para tanto, o material coletado foi prensado, identificado com o número de coleta e depositado em

estufa. Após a secagem, o material passou por triagem, sendo que os mesmos foram identificados de acordo com suas respectivas famílias. Os materiais, separados por família, foram então comparados com as espécies das respectivas famílias já coletadas no PEMG. As amostras que não puderam ser identificadas em nível de espécie foram classificadas até o menor nível taxonômico possível. O material vegetativo dos forófitos foi armazenado no Laboratório de Genética e Ecologia Animal II (LAGEA II), do Departamento de Biologia Geral, da Universidade Estadual de Londrina (UEL).

Análise dos dados

Os dados coletados foram armazenados em uma planilha no programa Excel 2010, na qual os forófitos receberam números de identificação com as consecutivas medidas de altura estimada da orquídea, altura estimada do forófito, espécie de orquídea encontrada, família vegetal a qual a espécie de forófito pertence e área do Parque em que foi coletado. Além disso, foi montada uma matriz binária (qualitativa) com as espécies de forófitos nas linhas e as espécies de orquídeas nas colunas. Nesta matriz, zero significa ausência da relação e um representa que determinada espécie de orquídea foi encontrada em determinada espécie de forófito. Também foi construída uma matriz quantitativa dos dados. A intersecção entre uma espécie f da linha e uma espécie o da coluna representa o número de vezes que uma espécie de orquídea o foi encontrada em uma espécie de forófito f . Foram geradas as duas matrizes porque, apesar de todas as análises trabalharem com dados qualitativos, a rede bipartida é gerada a partir de dados quantitativos.

Para verificar a suficiência amostral em relação à área estudada, foi gerada uma curva de acumulação de espécies, utilizando o software EstimateS (Colwell, 2006). Nesta análise foram também utilizados os estimadores de riqueza não paramétricos Chao 2, Jack1 e Bootstrap, que serviram como parâmetro para comparação dos valores amostrados com os valores estimados de número de espécies para a área estudada.

Aninhamento

O grau de aninhamento foi medido pela métrica NODF (Almeida-Neto et al., 2008), sendo posteriormente submetido ao teste Monte Carlo (1000 randomizações) usando o programa computacional Aninhado (Guimarães e Guimarães, 2006). Existem quatro modelos de randomização oferecidos no software Aninhado para testar a significância do NODF. O primeiro (Er) assume que cada célula na matriz de interações tem a mesma probabilidade de ser ocupada, de maneira aleatória, no qual a chance de ocorrência de interação é a mesma para todas as células da matriz. Já o segundo modelo (Ce) considera que a probabilidade de cada célula ser ocupada é a média das probabilidades de ocupação da sua linha e coluna,

$$\frac{P_i + P_j}{C + R},$$

onde P_i representa o número de presenças na linha i , P_j representa o número de presenças na coluna j , R representa o número de linhas e C representa o número de colunas. Então, neste modelo nulo a probabilidade de ocorrer uma interação é proporcional ao grau de generalidade dos vértices (Bascompte et al., 2003). Para testar a significância do NODF nós comparamos o valor da matriz real com a média de NODF das 1000 randomizações geradas pelo modelo nulo.

Modularidade

A modularidade foi medida por meio do índice Q_b , também conhecido como M , no software Modular (Marquitti et al., 2013). Este índice varia de zero (sem subgrupos) a um (totalmente separada em subgrupos). Uma vez que a modularidade de Newman e Girvan (Q) (Newman; Girvan, 2004) foi gerada para redes unipartidas, nós optamos por utilizar a métrica de Barber (Q_b) (Barber, 2007), a qual é uma modificação da métrica Q para redes bipartidas (Marquitti et al., 2013). Sendo assim, Q_b pode ser definido por:

$$Q_{\text{B}} = \sum_{i=1}^{N_m} \left[\frac{E_i}{E} - \left(\frac{k_i^C \cdot k_i^R}{E^2} \right) \right],$$

onde N_m é o número de módulos, E_i é o número de interações no módulo i , E é o número de interações na rede toda, k_i^C é a soma dos graus dos vértices dentro do módulo i que pertencem ao conjunto C e k_i^R é a soma dos graus dos vértices dentro do módulo i que pertencem ao conjunto R .

O método utilizado para otimização foi o Arrefecimento Simulado, ou *Simulated Annealing* (SA). Marquitti et al. (2013) afirmaram que o método SA pesquisa o valor máximo da modularidade tentando evitar máximos locais. Este método inicializa os módulos de rede com um nó em cada módulo, gerando assim uma configuração inicial de N módulos de tamanho 1. Depois disso, os nós são deslocados aleatoriamente entre os módulos, calculando o do valor de modularidade resultante após a configuração dos novos módulos. Se a nova modularidade é maior do que na configuração de módulos anterior, o algoritmo toma a nova configuração de módulos como solução atual. Por outro lado, se a nova modularidade é menor do que na configuração de módulos anterior, o algoritmo aceita a nova configuração com uma dada probabilidade. Os passos são repetidos até que a temperatura atinja um limiar SA ou ocorra um número de interações sem quaisquer alterações na solução.

Robustez

A robustez da rede foi medida através do pacote Bipartite 2.0 (Dormann et al., 2008) para o programa R 2.15 (R Core Team, 2013). A análise consistiu nas remoções cumulativa e aleatória somente de forófitos. Optamos por remover somente os forófitos porque nesta relação comensal, a presença da orquídea não interfere de maneira positiva nem negativa, de forma que a extinção das orquídeas não afeta a permanência do forófito na rede. Por outro lado, as orquídeas dependem dos forófitos para sobreviverem, sendo que a extinção destas plantas acarreta na extinção secundária das espécies de orquídeas. Contudo, o fato de remover

somente os forófitos não impede que as orquídeas também sejam removidas da rede durante a análise, isso porque quando uma espécie de orquídea está conectada somente com forófitos que já foram removidas, ela também será removida da rede (extinção secundária) e consequentemente das próximas análises. Posto isso, duas curvas de extinção foram geradas através da plotagem das espécies remanescentes de forófitos eixo x e o número de espécies de orquídeas removidas eixo y. A área abaixo da curva (R) foi usada para medir a robustez à extinções aleatórias de plantas. O índice R varia de zero a um, com o valor um representando uma diminuição muito lenta na curva (i.e., a maioria das espécies de orquídeas permanecem mesmo após a remoção da maioria dos forófitos) e zero correspondendo a uma rápida diminuição na curva (i.e., a maioria das espécies de orquídeas é extinta após a remoção das primeiras espécies de forófitos).

Centralidade

Os índices de centralidade das espécies foram medidos através do programa Pajek 2.05 (Batagelj e Mrvar, 2013). Somente foram medidos os índices de centralidade por proximidade ou *closeness centrality* (CC) e centralidade por intermédio ou *betweenness centrality* (BC) (González et al., 2010) das espécies de forófitos que tiveram pelo menos três indivíduos amostrados. Os índices referentes aos forófitos foram plotados em um gráfico de dispersão através do programa Excel 2010. Para testar se os dois índices apresentaram correlação, foi aplicado o teste de correlação de Spearman por meio do software Past 2.17 (Hammer et al., 2001). A correlação positiva pode indicar que ambos os índices tendem a apontar características semelhantes dos vértices. Já a correlação negativa pode indicar que ambos os índices apontam diferentes características dos vértices. O índice CC mede a proximidade da espécie com todas as outras espécies da comunidade, enquanto que BC descreve a importância da espécie como conectora (González et al., 2010). A CC de uma espécie i é definida por:

$$CC_i = \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{d_{ij}}{n-1}$$

onde n é o número de espécies, d_{ij} é o menor caminho entre as espécies i e j , mensurado pelo número de ligações. Desta forma, a influência de uma espécie em outra se torna fraca conforme aumenta a distância da ligação (González et al., 2010).

Já a BC de uma espécie i é a fração dos caminhos mais curtos entre todos os pares de espécies da rede que passam por i . A BC de i é definida por:

$$BC_i = 2 \sum_{j < k, i \neq j} \frac{g_{jk}(i)/g_{jk}}{(n-1)(n-2)}$$

onde n é o número de espécies na rede, g_{jk} é o número de caminhos mais curtos que ligam quaisquer duas espécies, e $g_{jk}(i)$ é o número destes caminhos curtos entre g_{jk} que passam por i . Espécies com $BC > 0$ são denominadas conectoras (González et al., 2010).

Relações filogenéticas

Para verificar a presença de um padrão de distribuição de espécies de orquídeas filogeneticamente próximas na utilização dos forófitos, foi plotado uma rede energizada (Kamada-Kawai, Free) através do programa Pajek 2.05 (Batagelj e Mrvar, 2013), na qual as espécies de orquídeas foram coloridas de acordo com suas respectivas subtribos.

RESULTADOS

No total foram registrados 159 indivíduos de orquídeas, compreendendo 27 espécies de orquídeas epífitas (Tabela 1). Vale destacar, contudo, que *Brasiliorchis* sp e *Octomeria* sp tiveram indivíduos identificados apenas até o nível taxonômico de gênero, podendo ou não serem espécies já identificadas em outros forófitos. Até o presente estudo tinham sido catalogadas apenas 14 espécies de orquídeas epífitas no PEMG (Rosseto e Vieira, 2013), o que significa que o número de registros de espécies de orquídeas epífitas quase dobrou.

Com exceção de *Cyclopogon congestus* (Vell.) Hoehne e *Eurystyles lorenzii* (Cogn.) Schltr., os quais pertencem à subfamília Orchidoideae, todas as espécies encontradas pertencem à subfamília Epidendroideae. Foram amostradas nove subtribos de orquídeas, sendo elas Angraecinae, Laeliinae, Leochilinae, Maxillarinae, Oncidiinae, Pleurothallidinae, Polystachyinae, Poneriinae, Spiranthinae (Tabela 1). Destas destacam-se as subtribos Pleurothallidinae (dez espécies, 39 indivíduos) e Oncidiinae (seis espécies, 57 indivíduos), as quais representaram aproximadamente 60% tanto do número de indivíduos quanto do número de espécies amostradas.

As duas espécies de orquídeas mais abundantes foram *Brasiliorchis* sp e *Miltonia flavescens* (Lindl.) Lindl.. As espécies de orquídeas amostradas, identificadas por subtribos, e suas respectivas abreviações utilizadas estão representadas na Tabela 1.

Tabela 1. Lista de espécies de orquídeas amostradas no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. As espécies de orquídeas estão agrupadas de acordo com suas respectivas subtribos.

| Espécie | Abreviação | Nº de indivíduos |
|--|-------------------|-------------------------|
| ANGRAECINAE | | |
| <i>Campylocentrum ulei</i> Cogn. | <i>Cam.ule</i> | 2 |
| LAELIINAE | | |
| <i>Epidendrum densiflorum</i> Hook. | <i>Epi.den</i> | 2 |
| <i>Leptotes bicolor</i> Lindl. | <i>Lep.bic</i> | 2 |
| <i>Leptotes unicolor</i> Barb.Rodr. | <i>Lep.uni</i> | 4 |
| <i>Sophronitis cernua</i> Lindl. | <i>Sop.cer</i> | 2 |
| LEOCHILINAE | | |
| <i>Sanderella discolor</i> (Barb.Rodr.) Cogn. | <i>San.sp</i> | 4 |
| MAXILLARIEAE | | |
| <i>Brasiliorchis</i> sp | <i>Bras.sp</i> | 23 |
| ONCIDIINAE | | |
| <i>Capanemia micromera</i> Barb.Rodr. | <i>Cap.mic</i> | 4 |
| <i>Gomesa pubes</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams | <i>Gom.pub</i> | 12 |
| <i>Gomesa sarcodes</i> (Lindl.) M.W.Chase & N.H.Williams | <i>Gom.sar</i> | 11 |
| <i>Miltonia flavescens</i> (Lindl.) Lindl. | <i>Mil.flu</i> | 20 |
| <i>Trichocentrum pumilum</i> (Lindl.) MWChase & NHWilliams | <i>Tri.pul</i> | 6 |
| <i>Warmingia eugenii</i> Rchb.f. | <i>War.eug</i> | 4 |
| PLEUROTHALLIDINAE | | |
| <i>Acianthera aphthosa</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase | <i>Aci.aph</i> | 6 |
| <i>Acianthera fenestrata</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase | <i>Aci.fen</i> | 1 |
| <i>Acianthera klotzschiana</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase | <i>Aci.klo</i> | 3 |
| <i>Acianthera leptotifolia</i> (Barb.Rodr.) Pridgeon & M.W.Chase | <i>Aci.lep</i> | 4 |
| <i>Acianthera pubescens</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase | <i>Aci.pub</i> | 11 |
| <i>Acianthera wagneriana</i> (Klotzsch) Pridgeon & M.W.Chase | <i>Aci.wag</i> | 2 |
| <i>Anathallis obovata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase | <i>Ana.obo</i> | 4 |
| <i>Octomeria crassifolia</i> Lindl. | <i>Oct.cra</i> | 2 |
| <i>Octomeria</i> sp | <i>Oct.sp</i> | 5 |
| <i>Octomeria warmingii</i> Rchb.f. | <i>Oct.war</i> | 1 |
| POLYSTACHYINAE | | |
| <i>Polystachya estrellensis</i> Rchb.f. | <i>Pol.est</i> | 12 |
| PONERIINAE | | |
| <i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R.Br. | <i>Iso.lin</i> | 9 |
| SPIRANTHINAE | | |
| <i>Cyclopogon congestus</i> (Vell.) Hoehne | <i>Cyc.con</i> | 2 |
| <i>Eurystyles lorenzii</i> (Cogn.) Schltr. | <i>Eur.lor</i> | 1 |
| Total | | 159 |

As espécies de orquídeas foram encontradas em um total de 91 indivíduos de forófitos distribuídos em 41 espécies (Tabela 2). Destes, nove não tiveram seu material vegetativo coletado devido à inacessibilidade com o podão e/ou impossibilidade estrutural do forófito para escalada, impossibilitando—consequentemente sua identificação. As três espécies de forófitos que tiveram mais indivíduos com orquídeas amostrados foram *A. polyneuron*, *Ficus* sp. e *Sebastiania klotzschiana* (Müll.Arg.) Müll.Arg (dado não mostrado).

Tabela 2. Lista de espécies de forófitos, com suas respectivas abreviações, que serviram de suporte para espécies de orquídeas presentes no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. As espécies estão organizadas de acordo com sua família vegetal.

| Forófito | Abreviação | Forófito | Abreviação |
|---|----------------|--|-----------------|
| ANACARDIACEAE | | <i>Trichilia catigua</i> A. Juss | <i>Tri.cat</i> |
| <i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi | <i>Sch.ter</i> | <i>Trichilia casaretti</i> C. DC. | <i>Tri.cas</i> |
| APOCYNACEAE | | <i>Trichilia clausenii</i> C.DC. | <i>Tri.cla</i> |
| <i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg | <i>Asp.pol</i> | <i>Trichilia elegans</i> A. Juss. | <i>Tri.ele</i> |
| EUPHORBIACEAE | | <i>Trichilia sp</i> | <i>Tri.sp</i> |
| <i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg. | <i>Act.con</i> | MORACEAE | |
| <i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl. | <i>Alc.gla</i> | <i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger | <i>Sor.bon</i> |
| <i>Alchornea triplinervia</i> (Sprengel) Müll. Arg. | <i>Alc.tri</i> | <i>Ficus sp.</i> | <i>Fic.sp</i> |
| <i>Croton floribundus</i> Spreng. | <i>Cro.flo</i> | MYRTACEAE | |
| <i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng | <i>Seb.bra</i> | <i>Eugenia florida</i> | <i>Eug.flo</i> |
| <i>Sebastiania klotzschiana</i> (Müll.Arg.) Müll.Arg. | <i>Seb.klo</i> | <i>Eugenia ramboi</i> D.Legrand | <i>Eug.ram</i> |
| FABACEAE | | <i>Eugenia sp</i> | <i>Eug.sp</i> |
| <i>Exostyles godoyensis</i> Soares-Silva & Mansano | <i>Exo.god</i> | Myrtaceae sp1 | Myr.sp1 |
| <i>Holocalyx balansae</i> Micheli | <i>Hol.bal</i> | PHYTOLACCACEAE | |
| <i>Luetzelburgia guaissara</i> Tol. | <i>Lue.gua</i> | <i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms | <i>Gal.int</i> |
| LAURACEAE | | PICRAMNIACEAE | |
| <i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr | <i>End.pan</i> | <i>Picramnia ramiflora</i> Planch. | <i>Pic.ram</i> |
| <i>Lauracea sp1</i> | <i>Lau.sp1</i> | RUBIACEAE | |
| <i>Lauraceae sp2</i> | <i>Lau.sp2</i> | <i>Alseis floribunda</i> Schott | <i>Als.flo</i> |
| <i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez. | <i>Nec.meg</i> | RUTACEAE | |
| <i>Ocotea elegans</i> Mez. | <i>Oco.ele</i> | <i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam. | <i>Zan.rho</i> |
| <i>Ocotea indecora</i> (Shott) Mez | <i>Oco.ind</i> | SALICACEAE | |
| MALPIGHIACEAE | | <i>Prockia crucis</i> P. Browne ex L. | <i>Pro.cru</i> |
| <i>Heteropterys pauciflora</i> (A.Juss.) | <i>Het.pau</i> | SAPINDACEAE | |
| MALVACEAE | | <i>Allophylus edulis</i> (A. St-Hil., Cambess. & A. Juss.) | <i>All.edu</i> |
| <i>Luehea divaricata</i> Martius & Zucarini | <i>Lue.div</i> | <i>Cupania vernalis</i> Cambess | <i>Cup.ver</i> |
| MELIACEAE | | <i>Serjania fuscifolia</i> Radlk. | <i>Ser.fus</i> |
| <i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart. | <i>Cab.can</i> | SOLANACEAE | |
| <i>Guarea kunthiana</i> A. Juss. | <i>Gua.kun</i> | <i>Solanum granuloso-leprosum</i> Dunal. | <i>Sol.g-le</i> |

A curva de acumulação de espécies apontou que o número de espécies de orquídeas amostradas está próxima às três curvas indicadas pelos estimadores não-paramétricos (Chao 2, Jack 1, Bootstrap), sugerindo que a riqueza de espécies de orquídeas para a área estudada não deve diferir muito da amostrada (Fig. 2).

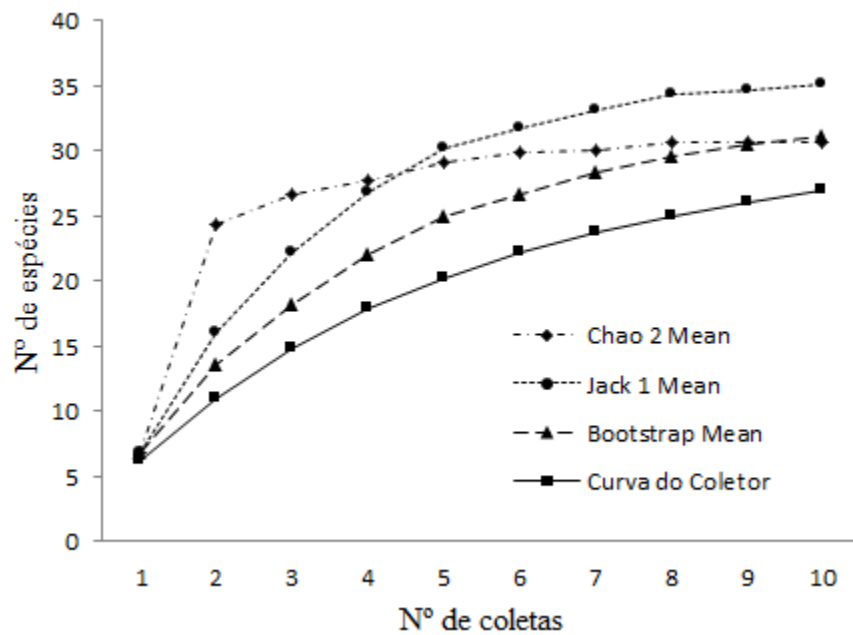


Fig. 2. Curva de acumulação de espécies de orquídeas e estimadores de riqueza não paramétricos representando o número cumulativo de espécies coletadas em função da quantidade de amostragens realizadas em um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual (Parque Estadual “Mata dos Godoy”), localizado no município de Londrina, norte do estado do Paraná, sul do Brasil.

Métricas de Redes

A rede mostrou-se aninhada e não modular. Apesar de significativamente aninhada (Fig. 3), o valor de NODF foi consideravelmente baixo (NODF=14,07, $p=0,03$).

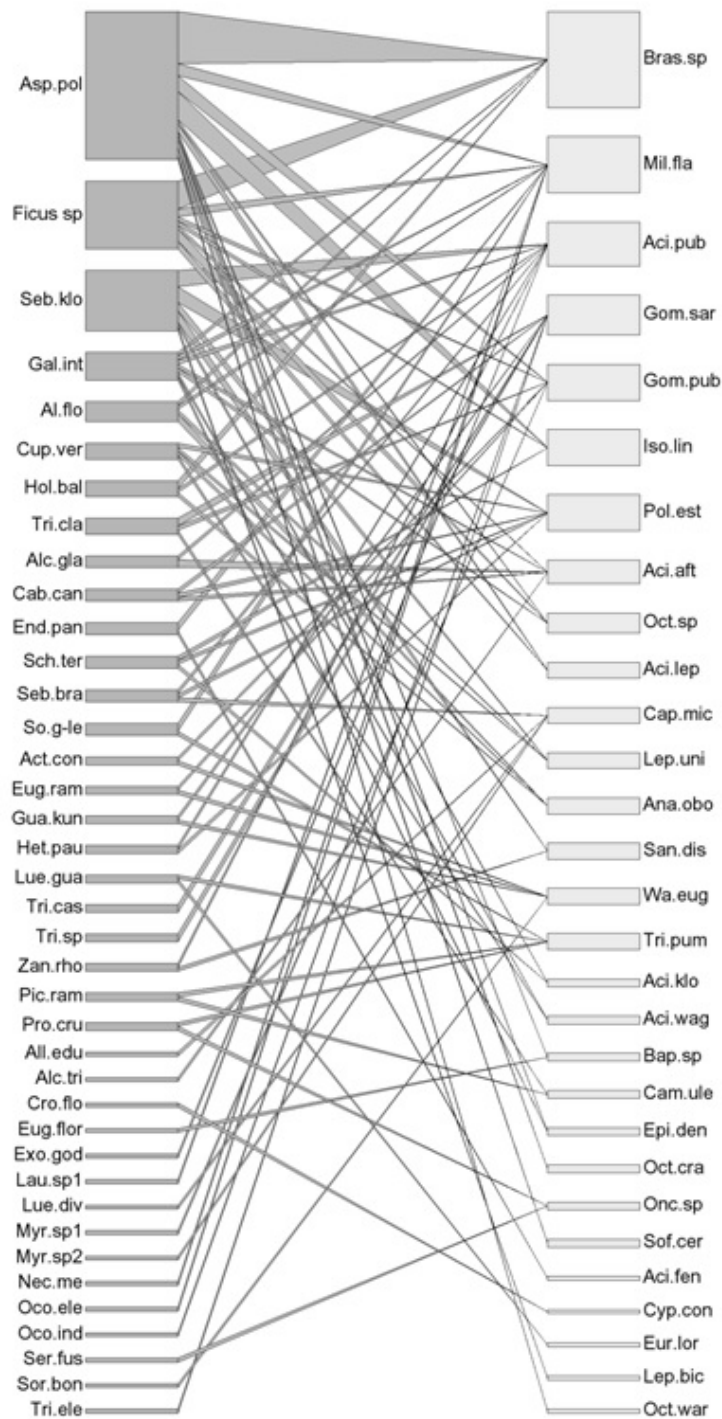


Fig. 3. Rede ponderada bipartida representando as espécies de forófitos (esquerda) e espécies de orquídeas (direita) amostrados no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. O tamanho do vértice representa o grau da espécie (número de interações). A grossura da linha representa a força de interação entre as espécies. As espécies referentes às abreviações estão contidas na Tabela 1 (orquídeas) e Tabela 2 (forófitos).

O índice de modularidade M foi de 0,57 ($p=0,13$), enquanto que a robustez R da rede à eliminação ordenada de forófitos com maior riqueza de orquídeas e a à eliminação aleatória foram de 0,41 e 0,71, respectivamente (Fig. 4).

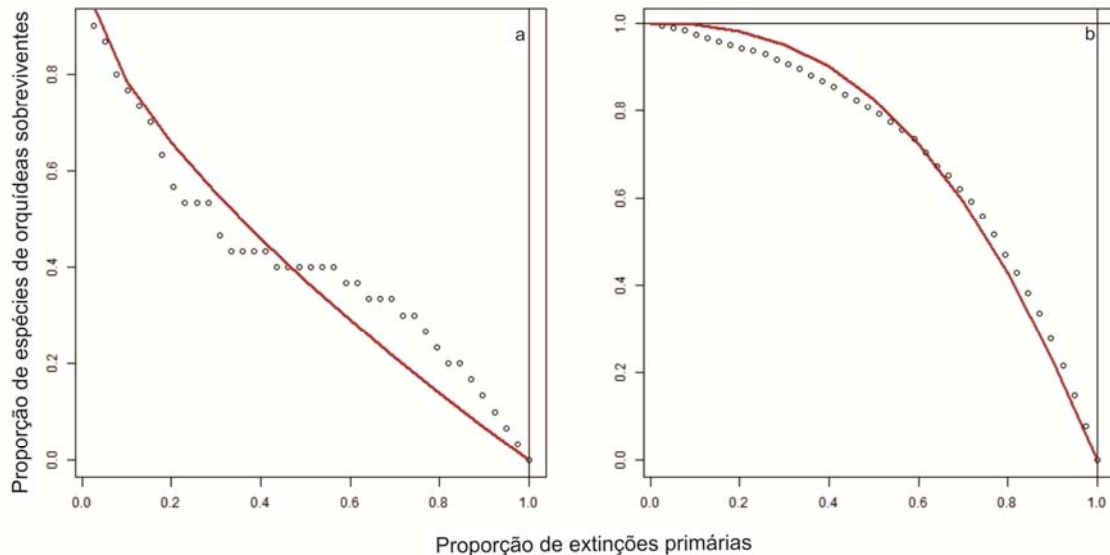


Fig. 4. Projeção dos efeitos da eliminação dos forófitos sobre a assembleia de orquídeas do Parque Estadual “Mata dos Godoy”, Londrina, sul do Brasil. Os pontos indicam a eliminação de uma espécie de forófito. Na figura a, a eliminação seguiu a ordem das plantas que abrigam maior quantidade de espécies de orquídeas para as que abrigam menor quantidade de espécies de orquídeas. Na figura b, a eliminação ocorreu de maneira estocástica. A área abaixo da linha contínua representa o índice de robustez (R).

A rede energizada (Kamada-Kawai), onde as espécies mais centrais tendem a ser posicionadas no centro da rede, revelou diferentes padrões de ocupação de forófitos para as duas principais subtribos de Orchidaceae (Pleurothallidinae e Oncidiinae) (Fig. 5). Nota-se que as espécies de Pleurothallidinae (verde-escuro) tendem a possuir poucas interações, ou seja, utilizam poucas espécies de forófitos, interagindo principalmente com plantas centrais, como *A. polyneuron*, *G. integrifolia* e *Ficus* sp. Já as espécies pertencentes à subtribo Oncidiinae (azul-escuro), tendem a possuir muitas interações, utilizando desta forma diversas espécies de forófitos para se estabelecerem, as quais podem ser tanto periféricas como centrais.

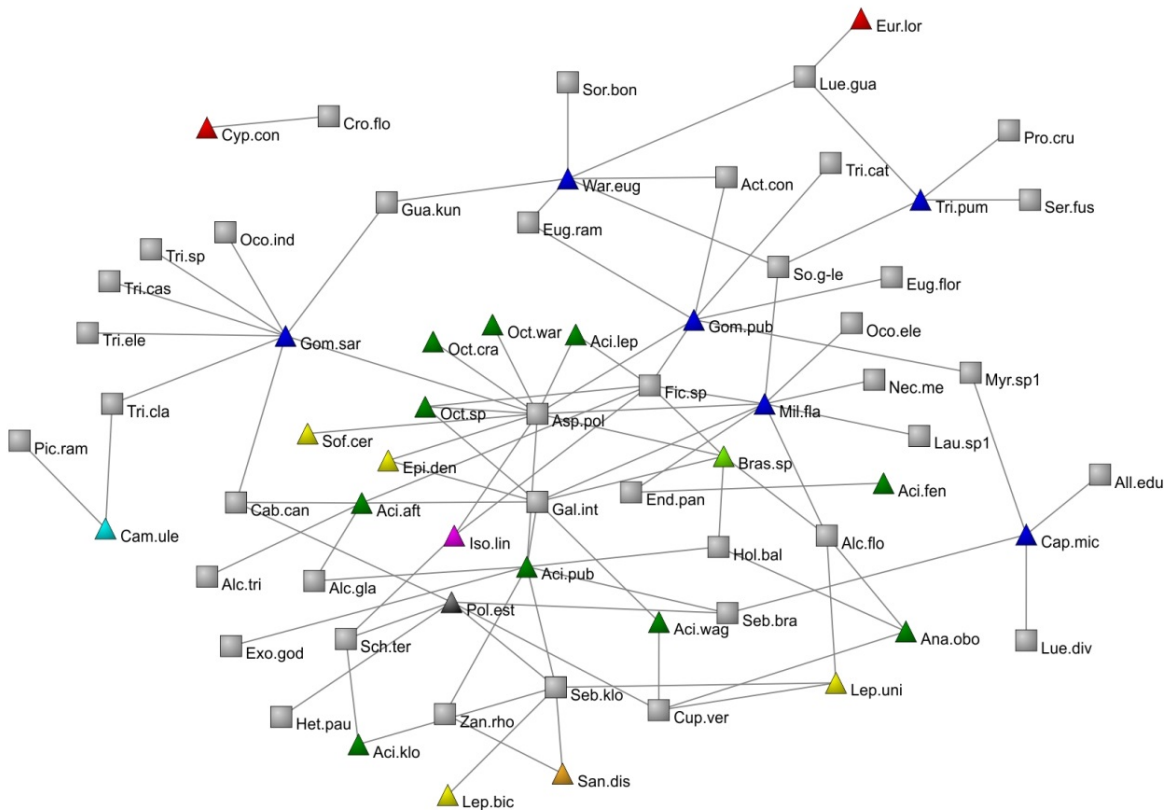


Fig. 5. Rede de interações entre as espécies de orquídeas e seus forófitos presentes no Parque Estadual “Mata dos Godoy”, Londrina, estado do Paraná, sul do Brasil. Os quadrados cinza representam espécies de forófitos. Os triângulos representam espécies de orquídeas. As cores nos triângulos representam diferentes subtribos (Angraecinae=azul-claro; Laeliinae=amarelo; Leochilinae=laranja; Maxillarieae=verde-claro; Oncidiinae=azul-escuro; Pleurothallidinae=verde-escuro; Polystachyinae=cinza-escuro; Poneriinae=roxo; Spiranthinae=vermelho). Cada linha representa a interação comensal entre duas espécies. Espécies mais centrais tendem a estar posicionadas no centro da rede. O significado das abreviações das orquídeas está presente na Tabela 1, enquanto que o das espécies de plantas está contido na Tabela 2.

Os dois índices de centralidade (CC e BC) se mostraram significativamente correlacionados ($r=0,65$; $p<0,01$). O índice CC apresentou pouca variação entre as espécies ($0,0297\pm 0,004$) enquanto que BC apresentou maior variação ($0,0657\pm 0,063$). Cerca de 60% das espécies (tanto de orquídeas como de forófitos) apresentaram valor 0 para BC, o que implica que apenas cerca de 40% das espécies são conectoras, de acordo com o conceito de

Newman e Girvan (2004). A análise dos resultados de BC mostrou ainda que apenas cerca de 50% das espécies de forófitos conectam duas diferentes espécies de orquídeas ($BC > 0$).

A análise de centralidade por subtribos mostrou que Pleurothallidinae possuiu valores médios de CC e BC de $0,280 \pm 0,043$ e $0,028 \pm 0,063$, respectivamente. Já Oncidiinae mostrou valores médios de CC e BC de $0,299 \pm 0,057$ e $0,283 \pm 0,048$, respectivamente.

As três espécies de forófitos com maior CC foram *A. polyneuron*, *S. klotzschiana* e *Ficus* sp. Já as três espécies com maior BC foram *A. polyneuron*, *S. klotzschiana* e *Solanum granuloso-leprosum*. As três espécies de orquídeas com maior CC foram *Miltonia flavescens*, *Acianthera pubescens* e *Gomesa sarcodes*. Os maiores índices BC foram encontrados nas espécies de orquídeas *M. flavescens*, *G. sarcodes* e *G. pubes*, todas pertencentes à subtribo Oncidiinae.

DISCUSSÃO

Todas as métricas empregadas parecem explicar, pelo menos em parte, o padrão de distribuição espacial das espécies das orquídeas presentes no fragmento florestal estudado.

Aninhamento

Diferentemente de Burns (2007), que encontrou altos valores de aninhamento (utilizando o índice temperatura da matriz) para uma meta-comunidade de epífitas vasculares da Nova Zelândia, este trabalho apresentou um índice de aninhamento (NODF) baixo. De fato, ele foi menor que a média das 40 redes de orquídeas e seus forófitos ($41,3 \pm 8,0$) estudadas por Silva et al. (2010). Esses autores especularam que o aninhamento, apesar de baixo, poderia ter sido causado por um processo de facilitação ocasionado pelo acúmulo de fungos micorrízicos proporcionado pelas primeiras orquídeas a colonizarem o forófito. Contudo, nossos resultados não nos permitem chegar à mesma conclusão. O que parece estar

sustentando este baixo aninhamento é a preferência por habitats específicos de cada espécie de orquídea. Por exemplo, *Acianthera leptotifolia*, *Epidendrum densifolium*, *Octomeria warmingi*, *O. crassifolia*, *Octomeria* sp., *Sofronites cernua*, *Brasiliorchis* sp. tenderam a ocorrer nos ramos superiores dos forófitos com copa acima do dossel da floresta (*Aspidosperma polyneuron*, *Ficus* sp. e *Gallesia integrifolia*). No entanto, estas plantas também servem de suporte para algumas espécies que ocorreram comumente no sub-bosque, tais como *A. aftosa*, *A. pubescens*, *A. wagneriana*, *Gomesa pubes*, *Gomesa* sp. e *Miltonia flavescens*. Consequentemente, estas três espécies de forófitos sustentam um núcleo generalista que interage tanto com orquídeas generalistas (alto grau) quanto com orquídeas especialistas (baixo grau) (Fig. 3), contribuindo assim para a formação do padrão aninhado da rede. De fato, se retirarmos estas três espécies de forófitos da análise, a rede não se apresenta mais significativamente aninhada (NODF=9,5; p=0,4).

Por outro lado, apesar de se esperar uma rede fracamente aninhada (Silva et al., 2010), o baixo índice de aninhamento pode ter sido acentuado pela baixa abundância de algumas espécies de orquídeas na área amostrada, as quais tiveram apenas um ou dois indivíduos amostrados em forófitos que só serviram de suporte para estas orquídeas, criando assim falsas relações espécie-específico (espécies com baixo grau interagindo com outras espécies com baixo grau) (Fig.3).

Silva et al. (2010) ainda apontaram outras duas possibilidades para formação do aninhamento nas comunidades de orquídeas e seus forófitos. A primeira está relacionada com o tamanho dos forófitos, sendo que árvores com grandes galhos tendem a abrigar mais espécies de epífitas. De fato, as quatro espécies de forófitos que abrigaram aproximadamente 35% das espécies de orquídeas e 52 % dos indivíduos amostrados, possuíram uma altura média de $29,64 \pm 12,10$ m, um número muito acima da média das outras espécies de forófitos ($12,37 \pm 7,15$). Tais árvores apresentam grandes galhos, os quais se destacam, com exceção de

S. klotzschiana, acima do dossel da floresta. A segunda possibilidade levantada por Silva et al. (2010), a qual foi primeiramente sugerida por Burns (2007), está relacionada com a abundância dos forófitos nas áreas de estudos: as espécies de forófitos com mais espécies de orquídeas também seriam as espécies frequentemente dominantes. De fato, das três espécies de forófitos que tiveram mais indivíduos amostrados, duas são reconhecidamente comuns na área estudada (*A. polyneuron* e *S. klotzschiana*) (Soares-Silva e Barroso, 1992; Bianchini et al., 2003), o que corrobora os estudos anteriormente citados. Contudo, vale destacar que ambas são abundantes em áreas diferentes do parque. Enquanto que *A. polyneuron* é abundante na parte norte, *S. klotzschiana* tem sua abundância restrita à mata ciliar (QUEM CITAR?). Já *Ficus* sp., mesmo sem uma abundância comprovada, se destaca pela grande área de copa que seus indivíduos apresentam, de forma que, mesmo que não exista um grande número de indivíduos quando comparado às outras duas espécies, essa menor abundância é compensada pela área ocupada.

Desta forma, o aninhamento na rede estudada pode ter sido causado pela soma de pelo menos três fatores: i) a preferência de algumas espécies de orquídeas em se estabelecer no dossel ou acima dele e seu consequente estabelecimento em poucas espécies de forófitos que fornecem tais condições, as quais também servem de suporte para espécies comumente associadas ao sub-bosque; ii) o tamanho dos forófitos que abrigam maior quantidade de espécies de orquídeas; iii) a abundância das espécies de forófitos que abrigaram maior quantidade de orquídeas.

Modularidade

A modularidade pode refletir, dentre outras coisas, regimes de seleção divergentes e agrupamentos filogenéticos de espécies estreitamente relacionadas (Olesen et al., 2007). O

fato de a rede não se apresentar modular pode ser reflexo da baixa especificidade na “escolha” de espécies de forófitos apresentada comumente no grupo das orquídeas (Johansson, 1974; Migenis e Ackerman, 1993). Como será abordado na seção “*Relação Filogenética*”, as espécies de orquídeas que se estabeleceram preferencialmente no sub-bosque, tendem a ocupar diferentes espécies de forófitos, apresentando conseqüentemente uma baixa especificidade, fato que dificulta a formação de módulos.

Uma das causas deste fato pode estar relacionada ao processo de dispersão das sementes. Genini et al. (2012), ao encontrarem a topologia modular em uma comunidade de hemiparasitas e seus forófitos, relataram que este padrão poderia estar estritamente relacionado com os agentes dispersores associados às espécies de hemiparasitas estudadas. No entanto, as orquídeas apresentam dispersão anemocórica (Dressler, 1993), a qual torna a disseminação das sementes da maioria das espécies de orquídeas algo estocástico, dificultando, conseqüentemente, o estabelecimento do padrão modular na rede de interações.

Relação filogenética

As espécies da subtribo Pleurothallidinae tenderam a utilizar poucas espécies de forófitos, sendo que as mesmas se concentraram em espécies com copas altas, tais como *A. polyneuron* e *G. integrifolia*. Já as espécies pertencentes à subtribo Oncidiinae tenderam a utilizar diversas espécies de forófitos. Uma possível explicação para estes aparentes padrões pode estar relacionada à preferência por habitats destas espécies. A subtribo Pleurothallidinae possui diversas espécies que preferiram ambientes com mais luz, e por isso ocorreram preferencialmente em plantas altas. Como neste tipo de vegetação são poucas espécies que ocorrem acima do dossel da floresta, as espécies desta subtribo tendem a utilizar poucas espécies de forófitos. Já as espécies pertencentes à subtribo Oncidiinae, ocorreram em sua

maioria, em ambientes sombreados. Contudo, alguns indivíduos também ocorreram em locais mais altos, confirmando a ampla distribuição nos diversos estratos vegetativos, característica comum a esta subtribo (Chase et al., 2005). Devido à baixa especificidade apresentada pelas espécies de Oncidiinae (Chase et al., 2005), as mesmas não necessitam de um tipo específico de árvore para se estabelecer, o que possibilita a colonização das espécies desta subtribo em diversas espécies de forófitos.

Desta forma, mesmo espécies próximas filogeneticamente, tais como *Gomesa sarcodes*, e *G. pubes*, as quais pertencem à subtribo Oncidiinae, tenderam a utilizar diferentes espécies arbóreas para se estabelecerem. Enquanto que *G. pubes* ocorreu em cinco famílias diferentes de forófitos, nota-se uma preferência clara da espécie *G. sarcodes* por forófitos pertencentes à família Meliaceae, tais como *Cabranea canjerana*, *Guarea kunthiana*, *Trichilia casaretti*, *Trichilia clausenii*, *Trichilia elegans* e *Trichilia* sp. De fato, dos onze indivíduos amostrados desta espécie, nove ocorreram em espécies de Meliaceae. Já *G. pubes* não demonstrou preferência por nenhuma família, de forma que os 12 indivíduos amostrados foram encontrados em cinco famílias de forófitos.

Sendo assim pode-se afirmar que a ocorrência de um padrão filogenético de distribuição depende do nível filogenético analisado. No caso das orquídeas do gênero *Gomesa*, apesar de ambas se distribuírem de maneira semelhante por serem agrupadas na mesma subtribo (utilizando diversas plantas para se estabelecerem), as duas espécies, em nosso estudo, diferiram nas espécies de forófitos utilizada.

Outra relação importante a ser destacada refere-se à espécie *Brasiliorchis* sp., isso porque 20 dos 23 registros deste gênero foram realizados em indivíduos de *A. polyneuron*, *Ficus* sp., ou *G. integrifolia*. Devido às espécies deste gênero apresentarem alta tolerância à luminosidade (Singer et al., 2007), as mesmas tenderam a ocupar as árvores com copa acima do dossel da floresta, as quais oferecerem condições de luminosidade adequadas. Contudo, é

importante ressaltar que essa forte relação ocorreu porque no fragmento florestal estudado essas são as principais plantas que possuem suas copas acima do dossel da floresta, sendo que em outros ambientes, esta espécie de orquídea pode utilizar outras plantas que ofereçam as condições ambientais adequadas.

Centralidade

De acordo com Newman e Girvan (2004), espécies conectoras em uma rede de interação podem ser caracterizadas por valores de $BC > 0$. Este índice caracteriza o grau de influência que uma espécie possui na “comunicação” entre pares de espécies (Estrada, 2007), o que significa que cerca de 50% das espécies de forófitos estão ligadas a apenas uma espécie de orquídea. Semelhantemente aos demais índices analisados, uma possível explicação pode estar relacionada ao padrão de estabelecimento das espécies de orquídeas. Sabe-se que orquídeas tendem a possuir uma baixa especificidade na ocupação de espécies de forófitos (Johansson, 1974), de forma que muitas espécies podem servir de suporte para as orquídeas. Todavia algumas espécies de forófitos se destacam, tais como *A. polyneuron*, *S. klotzschiana* e *Ficus* sp., as quais apresentaram altos valores de Centralidade por Proximidade (CC) e por Intermédio (BC). De acordo com Estrada (2007), altos valores nos dois índices de centralidade indicam que tais espécies podem ser classificadas como espécies-chave, sendo assim importantes para a manutenção da assembleia de orquídeas presente no fragmento, uma vez que tais índices destacam tanto a importância local quanto global destas espécies na rede ecológica. Tendo em vista que o manejo adequado dos forófitos é fundamental para a conservação das espécies de orquídeas (Johansson, 1974), tais informações fornecem um importante subsídio para um futuro plano de manejo referente à comunidade de orquídeas do PEMG.

O fato de as espécies *Miltonia flavescens* e *Gomesa sarcodes*, ambas pertencentes à subtribo Oncidiinae, apresentarem altos valores tanto de CC quanto de BC, aponta o caráter generalista destas espécies. De fato, além de colonizarem diferentes forófitos ocupando o sub-bosque da floresta, estas espécies foram encontradas também nas plantas com copa acima do dossel, as quais servem de suporte para diversas espécies da subtribo Pleurothallidinae. Esse fato torna estas duas espécies as mais centrais da rede.

As análises de centralidade também refletiram os padrões estruturais das duas principais subtribos (Pleurothallidinae e Oncidiinae). Nota-se que Pleurothallidinae apresentou alta média de CC e baixa média de BC, enquanto que Oncidiinae possui aproximadamente os mesmos valores para ambas as médias. Apesar de muitas espécies de Pleurothallidinae possuírem poucas interações, as mesmas estão conectadas aos forófitos mais generalistas. Como CC mede a proximidade do vértice com relação a todos os outros vértices da rede (Freeman, 1979), essas interações aumentam a proximidade destas espécies com o restante da rede, aumentando consequentemente o índice CC. Contudo o índice BC descreve a importância das espécies como conectoras de diferentes partes da rede (Freeman, 1979). Isso explica os valores médios baixos para Pleurothallidinae, visto que as espécies desta subtribo se apresentaram, em sua maioria, periféricas, ligadas normalmente às plantas mais altas, e conectando geralmente apenas a uma ou nenhuma espécie da rede (Fig. 5).

Já as espécies da subtribo Oncidiinae normalmente estão conectadas a diversas espécies, o que eleva os valores de BC. Além disso, algumas espécies como *Gomesa pubes*, *Gomesa sarcodes* e *Miltonia flavescens*, estão conectadas também a espécies de forófitos generalistas, como *Aspidosperma polyneuron*, *Ficus* sp. e *Gallesia integrifolia* (Fig. 5), de forma que CC também possui valores relativamente elevados.

Robustez da rede

A baixa robustez quando a eliminação dos forófitos foi ordenada da planta mais conectada para a menos conectada indica que várias espécies de orquídeas sofreriam extinção secundária se os forófitos mais generalistas, tais como *Aspidosperma polyneuron*, *Ficus* sp., *Gallesia integrifolia* e *Sebastiania klotzschiana*, fossem extintas, fato que ressalta a importância ecológica destas espécies para a comunidade de orquídeas do fragmento estudado. Este dado torna-se preocupante uma vez que *Aspidosperma polyneuron*, por exemplo, devido à resistência de sua madeira, sofre corte seletivo em diversas regiões do Brasil (Silva e Nascimento, 2001; Silva e Soares, 2003). Além disso, muitas vezes o desmatamento e a fragmentação de habitats podem interferir na permanência de tais espécies em um determinado ambiente, isto porque os efeitos de borda, tais como aumento do vento, aumento da temperatura e diminuição da umidade do ar e do solo, podem aumentar o risco das plantas caírem (Ferreira e Laurance, 1997; Kapos et al., 1997).

Contudo, uma possível explicação para a robustez mais elevada quando a eliminação de forófitos ocorreu de forma aleatória, pode estar relacionada ao padrão de distribuição não específico das espécies de orquídeas (Johansson, 1974; Migenis e Ackerman, 1993). Sendo assim, a maioria das espécies de orquídeas utiliza mais de uma espécie de forófito, de forma que mesmo que uma espécie de forófito seja eliminada, a espécie de orquídea continua presente na análise.

Conclusão

Este foi o primeiro estudo que abordou uma comunidade de orquídeas de uma Floresta Estacional Semidecidual sobre a perspectiva de diversas análises de redes ecológicas. Todas elas refletiram, pelo menos em parte, o padrão de distribuição espacial das espécies de

orquídeas. A partir das análises realizadas, conclui-se que a rede se apresentou pouco aninhada e não modular. Com relação à robustez e centralidade, as espécies *Aspidosperma polyneuron*, *Sebastiania klotzschiana*, *Gallesia integrifolia* e *Ficus* sp. podem ser caracterizadas como importantes para a assembleia de orquídeas presente no fragmento florestal estudado. A proximidade filogenética parece interferir no padrão de distribuição espacial das espécies de orquídeas, mas não na espécie de forófito que será utilizada. A rede apresentou uma alta resistência à eliminação aleatória de forófitos, mas baixa resistência quando a eliminação dos forófitos foi ordenada da planta mais conectada para a menos conectada, refletindo assim a baixa especificidade das espécies de orquídeas de sub-bosque e a alta especificidade das orquídeas que ocorreram preferencialmente no dossel ou acima dele, respectivamente.

Sendo assim, recomenda-se que estudos utilizando os mesmos índices sejam aplicados em diferentes ecossistemas, a fim de se comparar e estabelecer, se possível, padrões de ocupação espacial para as espécies de orquídeas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA-NETO, M., P. R. GUIMARÃES, P. R. GUIMARÃES JR, R. D. LOYOLA, E W. ULRICH. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and quantification. *Oikos* 8: 1227–1239.
- BARBER, M. J. 2007. Modularity and community detection in bipartite networks. *Physical Review E* 76: 066102.
- BASCOMPTE, J., P. JORDANO, C. J. MELIÁN E J. M. OLESEN. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 9383-9387.
- BASTOLLA, U. FORTUNA, M. A., PASCUAL-GARCÍA, A., FERRERA, A. LUQUE, B. E BASCOMPTE, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 428: 1018-1021.
- BATAGELJ, V. E MRVAR, A. Pajek – Program for large network analysis. 1998.
- BEZERRA, E. L. S., I. C. MACHADO E M. A. R. MELLO. 2009. Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. *The Journal of Animal Ecology* 78: 1096-1101.
- BIANCHINI, E., J. A. PIMENTA E F. A. M. SANTOS. 2001. Spatial and temporal variation in the canopy cover in a tropical semi-deciduous forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44: 269-276.

- BIANCHINI, E.; R. S. POPOLO; M. C. DIAS E J. A. PIMENTA. 2003. Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em área alagável do município de Londrina, sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 17: 405-419.
- BURGOS, E.; CEVA, H.; R. P. PERAZZO; M. DEVOTO; D. MEDAN; M. ZIMMERMANN E M. A. DELBUE. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology* 249: 307-313.
- BURNS, K.C. 2007. Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology* 95: 1142–1151.
- BURNS, K. C. 2008. Meta-community structure of vascular epiphytes in a temperate rainforest. *Botany* 86: 1252-1259.
- CHASE, M. W.; HANSON, L.; ALBERT, V. A.; WHITTEN, W. M. E WILLIAMS, N. H. 2005. Life history evolution and genome size in subtribe Oncidiinae (Orchidaceae). *Annals of Botany* 95: 191–199.
- COLWELL, R. K. 2006. Estimate S: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. URL <<http://www.purl.oclc.org/estimates>>
- DÁTTILO, W., MARQUITTI, F. M. D., GUIMARÃES JR, P. R. E IZZO, T. J. 2014. The structure of ant-plant ecological networks: is abundance enough? *Ecology* 5: 475–485.
- DORMANN, C. F.; GRUBER, B. E FRUEND, J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news* 8: 8-11.
- DRESSLER, R. L. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family, Dioscorides Press, Portland, OR.

- ESTRADA, E. 2007. Characterization of topological keystone species: Local, global and “meso-scale” centralities in food webs. *Ecological Complexity* 4: 48–57.
- ESTRADA, E. E BODIN, O. 2008. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological Applications* 18: 1810–1825.
- FERREIRA, L. V. E LAURANCE, W. F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in central Amazonia. *Conservation Biology* 11: 797–801.
- FONTAINE, C. 2013. Abundant equals nested. *Nature* 500: 411–412.
- FORTUNA M. A., STOUFFER, D. B., OLESEN, J. M., JORDANO, P. J., MOUILLOT, D., KRASNOV, B. R., POULIN, R. E BASCOMPTE, J. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology* 79: 811–817.
- FREEMAN, L.C. 1979. Centrality in social networks: Conceptual clarification. *Social Networks* 1: 215–239.
- GENINI, J., CÔRTEZ, M. C. GUIMARÃES JR, P. R. E GALETTI, M.. 2012. Mistletoes play different roles in a modular host–parasite network. *Biotropica* 44: 171–178.
- GONZÁLEZ, A. M. M; DALSGAARD, B. E OLESEN, J.M. 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity* 7: 36–43.
- GUIMARÃES JR., P.R. E GUIMARÃES, P. R. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software* 21: 1512–1513.
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T. E RYAN, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.
- JOHANSSON, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeografica Suecica* 59: 1–136.

- JORDANO, P. BASCOMPT E J. OLESEN, J. M. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. From specialization to generalization, University of Chicago Press, Chicago, USA.
- KAPOS , V.; WANDELLI, E.; CAMARGO, J. L.; GANA, G. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia. Pp 33-44 In: LAURANCE, W. F.; BIERREGAARD, R. O. (eds). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago. 1997. 616p
- LEWINSOHN, T. M., PRADO, P. I., JORDANO, P., BASCOMPTE, J. E OLESEN, J. M. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos* 113: 174–184.
- MARQUITTI, F. M. D., GUIMARÃES JR., P. R., PIRES, M. M. E BITTENCOURT, L. F. 2013. MODULAR: Software for the Autonomous Computation of Modularity in Large Network Sets.
- MELLO, M. A. R., MARQUITTI, F. M. D., GUIMARÃES JR., P. R., KALKO, E. K. V., JORDANO, P. E AGUIAR, M. A. M. 2011. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS ONE* 6: e17395.
- MEMMOTT, J., WASER, N. M. E PRICE, M. V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *The Royal Society* 271: 2605-2611.
- MIGENIS, L. E. E ACKERMAN, J. D. 1993. Orchid-epiphyte relationship in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 9: 231-240.
- NEWMAN, M. E. J. E GIRVAN, M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks, *Physical Review E* 69: 026113.

- OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y. L., E JORDANO, P. 2007. The modularity of pollination networks. *PNAS* 104: 19891-19896.
- PRADO, P. I. E LEWINSOHN, T. M. 2004. Compartments in insect–plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology* 73: 1168–1178.
- R CORE TEAM. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- ROSSETO, E. F. S. E VIEIRA, A. O. S. 2013. Vascular Flora of the Mata dos Godoy State Park, Londrina, Paraná, Brazil. *Check List* 9: 1020–1034.
- SILVA, G.C. E NASCIMENTO, M.T. 2001. Fitossociologia de um remanescente de mata sobre tabuleiros no norte do estado do Rio de Janeiro (Mata do Carvão). *Revista Brasileira de Botânica* 24: 51-62.
- SILVA, I. A., FERREIRA, A. W. C., LIMA, M. I. S. E SOARES, J. J. 2010. Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. *Journal of Tropical Ecology* 26: 127-137.
- SILVA, L. A. E SOARES, J. J. 2003. Composição florística de um fragmento de floresta estacional semidecídua no município de São Carlos-SP. *Resvista Árvore* 27: 647-656.
- SINGER, R. B., KOEHLER, S. E CARNEVALI, G. 2007. *Brasiliorchis*: A New Genus for the *Maxillaria picta* Alliance (Orchidaceae, Maxillariinae). *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature* 17: 91-99.
- SOARES-SILVA, L. H. E BARROSO, G. M. 1992. Fitossociologia do estrato arbóreo da floresta na porção norte do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, Brasil. Pp. 101-112. In Anais do 8º Congresso SBPC, Campinas.

SOFIA, S. H., SANTOS, A. M. E SILVA, C. R. M. 2004. Euglossine bees (Hymenoptera, Apidae) in a remnant of Atlantic Forest in Paraná state, Brazil. *Iheringia* 94: 217-222.

VICENTE, R. F. 2006. O Parque Estadual Mata dos Godoy. In: TOREZAN, J. M. D. Ecologia do Parque Estadual Mata dos Godoy. Londrina: Itides, p. 13-16.