

Umberto Z Pereira¹ & Luci F Ribeiro²

Caracterização de comunidades de Orchidaceae em fragmentos de Floresta Ombrófila Densa Montana, em diferentes estágios de regeneração em Santa Teresa, Espírito Santo, Brasil

Characterization of Orchidaceae Assemblages in Atlantic Montane Forest at Different Regeneration Stages in Santa Teresa, Espírito Santo, Brazil

Resumo O objetivo deste estudo foi testar a associação entre idade de regeneração de fragmentos de floresta ombrófila densa montana (no município de Santa Teresa, ES) e: (1) aumento de diversidade na comunidade de Orchidaceae e (2) mudanças em grupos ecológicos associadas a substrato e síndromes de polinização. Testou-se, também, a hipótese de que a comunidade de Orchidaceae dos fragmentos com menor idade de regeneração constitui-se em subgrupos florísticos dos fragmentos com regeneração mais avançada. Embora, neste estudo, alguns padrões não apresentem comprovação estatística, existe uma tendência clara para a proposição das seguintes hipóteses: (1) o avanço nos estágios de regeneração, relacionado diretamente com a complexidade da estrutura e da diversidade dos componentes arbóreo-arbustivos, traz como consequência um aumento na diversidade e abundância das Orchidaceae caracterizadas como epífitas de dossel e/ou com polinização mediada por abelhas especialistas; (2) a baixa diversidade e baixa abundância de espécies polinizadas por agentes especialistas, denotam a baixa resiliência da comunidade de Orchidaceae quando comparada à da comunidade arbórea; e (3) orquídeas epífitas com síndromes de polinização por grandes abelhas (*Centris* e *Xylocopa*), podem ser indicadoras de ambientes florestais maduros e complexos.

Palavras-chave Orchidaceae, grupos ecológicos, regeneração, floresta ombrófila densa montana

Abstract This study search for an association between regeneration age in Atlantic montane forest fragments (at Santa Teresa county, Espírito Santo state, Southeastern Brazil) and (1) Orchidaceae assemblage diversity, and (2) changes in ecological groups associated with substrate and pollination syndromes. We also tested the hypothesis that

the Orchidaceae assemblage at the younger regeneration fragments could represent a floristic subgroup of the more advanced regenerated ones. Even though in this study some of the observed patterns were not statistically significant, we got some evidences to propose the following hypothesis: (1) the advancing sequence of regeneration stages, directly related to the structural complexity and diversity of trees and shrubs, promotes and elevation of diversity and abundance of Orchidaceae, characterized as canopy epiphytes and / or specialist bee pollination; (2) low diversity and low abundance of specialist agent pollinated species shows the low resilience of the Orchidaceae assemblage when it is compared to the trees; and (3) epiphyte orchids with pollination syndromes by large bees (*Centris* and *Xylocopa*) may be indicators of complex and mature forest sites

Keywords Atlantic montane forest, forest regeneration, Orchidaceae, ecological groups

Introdução

As Orchidaceae têm ampla distribuição, ocorrendo em todos os continentes e em diferentes ambientes, sendo encontradas em altitudes desde o nível do mar até acima de quatro mil e quinhentos metros, ocupando desertos, campos e todos os tipos de florestas, especialmente as florestas tropicais (Ruschi, 1986). Possuem entre 800 e 1.000 gêneros e mais de 20.000 espécies, rivalizando em número apenas com a família Asteraceae (Ingrouille, 1995). O maior número de espécies e de gêneros ocorre nas regiões tropicais, onde predominam as formas epífitas e rupícolas (Joly, 2002). Nas florestas tropicais montanas, cerca de 75% das espécies de orquídeas são epífitas (Proctor et al., 1996).

A evolução de características reprodutivas da família Orchidaceae está estreitamente relacionada aos agentes de polinização. Possuem grande diversidade em estrutura e

¹ Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), Av. Marechal Campos, 1468, Maruípe, Vitória, ES, CEP: 29040-090.

² Escola Superior São Francisco de Assis (ESFA), Rua Bernardino Monteiro 700, Santa Teresa, ES, 29650-000.

luz@esfa.edu.br

arranjo das partes da coluna, rostelo e polinária, bem como da forma, cor e odor do perianto. São adaptadas à polinização por vespas, mariposas, borboletas, moscas e alguns beija-flores; porém, cerca de 60% das espécies de orquídeas são polinizadas por abelhas (Ingrouille, 1995). O estado do Espírito Santo possui cerca de 61,58% dos gêneros e 25,53% das espécies de orquídeas citadas para o Brasil (Ruschi, 1996). Até o fim do século passado, o solo do município de Santa Teresa (ES) era ocupado quase que inteiramente por florestas nativas. Com a imigração européia e a colonização, as florestas foram dando espaços para outros usos, em especial para a cultura do café e, em 1976, as florestas naturais cobriam apenas 22,08% da área do município (Estado do Espírito Santo, 1978 *apud* Mendes & Padovan, 2000).

Com proporção estimada em 75% de epífitas, dependentes da heterogeneidade ambiental proporcionada pela diversidade do estrato arbóreo (Huston, 1994), e com alta especificidade de polinização, espera-se uma alta vulnerabilidade e baixa resiliência para a regeneração de comunidades de orquídeas.

Em pesquisa realizada em floresta atlântica montana, Tabarelli & Mantovani (1998) concluíram que em ordem decrescente de velocidade, a floresta após corte e queima restaura a riqueza e a diversidade de espécies arbóreo-arbustivas, a composição de guildas (aumento de espécies de sub-bosque, zoocóricas e tolerantes à sombra), a composição florística e os atributos da estrutura física, com exceção da densidade de indivíduos.

Trabalhos relacionados com estratégia de polinização e estágios de regeneração verificaram uma maior presença de polinizadores generalistas em áreas de regeneração mais recentes e uma maior proporção de polinizadores especialistas em regenerações tardias (Parrish & Bazzaz, 1979; Opler *et al.*, 1980; Feinsinger *et al.*, 1987).

A partir do modelo de sucessão proposto por Tabarelli & Mantovani (1998) e da relação entre estratégias reprodutivas e estágios de regeneração (Parrish & Bazzaz, 1979; Opler *et al.*, 1980; Feinsinger *et al.*, 1987; Tabarelli & Mantovani, 1998) espera-se um aumento de espécies de orquídeas epífitas de dossel, bem como de espécies com polinização mediada por vetores especialistas, ao longo de um gradiente de regeneração.

O objetivo deste estudo foi testar a associação entre idade de regeneração de fragmentos de floresta ombrófila densa montana (no município de Santa Teresa, ES) e: (1) aumento de diversidade na comunidade de Orchidaceae e (2) mudanças em grupos ecológicos associadas a substrato e síndromes de polinização. Testou-se, também, a hipótese de que a comunidade de Orchidaceae dos fragmentos com menor idade de regeneração constitui-se em subgrupos florísticos dos fragmentos com regeneração mais avançada.

Métodos

Área de estudo

O município de Santa Teresa (19° 56' 12"S, 40° 35' 28"W) se encontra na região serrana do centro do estado do Espírito Santo, fazendo parte do complexo da Serra da Mantiqueira. O município apresenta relevo montanhoso e fortemente ondulado (Tabacow, 1992). O trabalho foi efetuado em fragmentos de floresta ombrófila densa montana (Veloso *et al.*, 1991), situada nos arredores do Sitio Canaã, que dista 6,5 km da sede do município (Fig. 1).

A área de estudo contém fragmentos de vegetação em diferentes estágios de regeneração, com estrato arbóreo avançado, os quais foram categorizados de acordo com suas idades em: área de regeneração mais recente (30 anos), área de regeneração intermediária (50 anos) e área de regeneração avançada (80 anos). Foram amostrados três fragmentos, cada um em um estágio de regeneração específico.

Caracterização do componente arbóreo-arbustivo

Foi realizado um levantamento do histórico de perturbação ou uso da terra, bem como as respectivas idades, dos três fragmentos amostrados, através de informações fornecidas pelos moradores da região.

Objetivando uma maior caracterização do tipo vegetacional das três diferentes áreas, foram realizados diagramas de perfil conforme Blanquet (1979). Os diagramas foram construídos amostrando-se uma área de 3 m de largura por 30 m de comprimento, representando-se apenas as árvores maiores que 1 m. Estas foram numeradas e representadas proporcionalmente quanto à altura e circunferência.

Caracterização da comunidade de Orchidaceae

Em cada fragmento, foram traçados quadrantes de 500 m de comprimento e 10 m de largura, com referenciamento de 10 em 10 m, totalizando 0,5 ha. Ao longo destes transectos, foi realizado o censo das espécies de Orchidaceae, coletando-se um indivíduo por espécie. Estes foram prensados e identificados no Museu de Biologia Professor Mello Leitão (MBML), com o auxílio das chaves de identificação de Hoehne (1940, 1945, 1948, 1955). Os espécimes encontrados receberam números de identificação conforme seu ponto no transecto, e foram categorizadas por grupo ecológico de substrato e polinização. As Orchidaceae que não floriram no decorrer da pesquisa foram coletadas e comparadas com exemplares

do Herbário do MBML. O material botânico coletado em estágio reprodutivo foi depositado no mesmo. No intuito de coletar espécimes em estado reprodutivo, o censo foi realizado quinzenalmente.

Grupos ecológicos

Substrato – os indivíduos foram caracterizados quanto

a sua ocorrência em: (1) terrestres, (2) epífitas de fuste ou de (3) copa.

Polinização – as espécies foram agrupadas por grupo ecológico de polinização através de suas síndromes, de acordo com Dressler (1981, 1993), Endress (1994) e Ruschi (1997) em: (1) grandes abelhas, (2) pequenas abelhas, (3) pequenos insetos ou (4) borboletas (Tab. 1).

Tabela I Caracterização, por síndrome de polinização, de espécies e gêneros de Orchidaceae amostrados em fragmentos em regeneração de floresta ombrófila densa montana no município de Santa Teresa, ES.

Grupos de Polinização	Síndromes ¹	Gêneros/Espécies	Observações
Pequenos Insetos	Odor doce ou desagradável, cor verde, marrom, branca, amarelo-esverdeado, presença de néctar em pequena quantidade, flor em forma de xícara rasa	<i>Campylocentrum aromaticum</i> ; <i>Octomeria albopurpuria</i> ; <i>Octomeria sp. 1, sp. 2 e sp. 3</i> ; <i>Pleurothallis stenopetala</i> ; <i>Pleurotallis sp. 1 e sp. 2</i> ; <i>Myoxanthus punctatus</i>	Visitam, muitos outros tipos de flores, com pouca fidelidade (Dressler, 1993) e (Dressler, 1981). Os gêneros <i>Pleurothallis</i> , <i>Octomeria</i> , <i>Myoxanthus</i> e <i>Campylocentrum</i> são polinizados por <i>Drosophila spp.</i> ou pequenos insetos (Dressler, 1993)
Borboletas	Odor agradável de dia, cor viva em tons vermelho e amarelo, formato tubular, néctar em abundância	<i>Epidendrum secumdatum</i>	Borboletas dos gêneros <i>Heliconius</i> e <i>Parides</i> (Ruschi, 1986)
Pequenas Abelhas	Flores pequenas. Odor agradável de dia, cores branca, amarelo, creme, formação de um tubo dentro da flor (gullet), com plataforma para pouso, néctar, e guias de néctar	<i>Maxillaria aciculari</i> ; <i>M. loefgreni</i> ; <i>M. pendens</i> ; <i>M. subulata</i> ; <i>Isochilus linearis</i> .	O gênero <i>Maxillaria</i> é frequentemente visitado pela abelha <i>Trigona</i> (Dressler, 1993) também se referindo ao gênero <i>Isochilus</i> como sendo polinizado por abelhas pequenas
Grandes Abelhas	Flores maiores que as de síndromes para pequenas abelhas, cores diversas, incluindo ultravioleta, (exceção vermelho puro), com odor agradável durante o dia, em forma de gullet, com tubo curto, plataforma para pouso, néctar, guias de néctar.	<i>Epistephium sp.</i> ; <i>Cyrtopodium glutiniferum</i> ; <i>Oncidium hookeri</i> ; <i>Maxillaria desvauxiana</i> ; <i>Oncidium harrisonianum</i> ; <i>Huntleya meleagris</i> ; <i>Maxillaria brasiliensis</i> ; <i>M. ochroleuca</i> ; <i>M. rufescens</i>	Algumas espécies do gênero <i>Maxillaria</i> são polinizadas pelas abelhas do gênero <i>Eulaema</i> (Ruschi, 1986). <i>Cyrtopodium glutiniferum</i> e <i>Epistephium</i> podem ter autofecundação (Menezes, 2000; Dressler, 1993) e, juntamente com <i>Huntleya meleagris</i> , são polinizados por abelhas <i>Euglossa</i> . <i>Oncidium spp.</i> são polinizadas por abelhas <i>Centris</i> ou <i>Xylocopa</i> (Endress, 1994)

¹ Conforme descrições em Dressler (1981) e Endress (1994)

Trigona é o gênero exclusivo para as espécies do grupo ecológico de pequenas abelhas referidas neste estudo (Dressler, 1981, 1993). Este difere dos demais gêneros de pequenas abelhas por poder cobrir distâncias de forrageamento de até 1 km (Endress, 1994; Bawa, 1990). Junto ao grupo ecológico de grandes abelhas, o de pequenas abelhas (*Trigona*) será considerado, neste estudo, como um grupo de insetos especialistas, em termos de forrageamento. Pequenos insetos compreendem outras abelhas pequenas (outras pequenas Apidae, pequenas Anthophoridae e Halictidae) e drosófilas. Apenas uma espécie de orquídea foi incluída na síndrome de polinização por borboletas, sendo essa terrestre e heliófila. Este grupo ecológico, juntamente com pequenos insetos, serão considerados como insetos generalistas, em termos de forrageamento.

Análise dos dados

A caracterização da dispersão dos indivíduos da comunidade de Orchidaceae foi realizada comparando-se os dados de ocorrência dos indivíduos de cada uma das espécies a uma distribuição aleatória de Poisson (Margalef, 1995). A diferença entre a distribuição esperada de Poisson e a distribuição observada foi avaliada por Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1996). Além da utilização da distribuição de Poisson, a dispersão dos indivíduos foi analisada através do índice de Morisita (Krebs, 1989), no qual valores menores, iguais e maiores que zero indicam, respectivamente, uma distribuição uniforme, aleatória e agregada.

A diversidade de cada fragmento foi calculada pelo índice de Shannon. Para estabelecer a relação entre o gradiente temporal (três fragmentos amostrados) e a modificação da diversidade, foi avaliada a diferença entre estes índices (Zar, 1996). A comparação entre a diversidade dos fragmentos também foi avaliada através do índice de homogeneidade de Pielou (Zar, 1996).

Para determinar a independência (H_0) ou associação entre os grupos ecológicos e o gradiente temporal, foi utilizado o teste G (Sokal & Rohlf, 1995; Zar, 1996).

Para analisar a existência de subgrupos florísticos para os fragmentos, foi utilizada uma medida de “encaixamento” (*nestedness sensu* Atmar & Patterson, 1993), a qual é obtida através do índice T, que varia de 0° a 100°. A análise é feita através de uma matriz de presença e ausência, considerando-se as espécies nas três áreas amostradas. Quanto mais próximo o T estiver de 0°, maior o grau de *nestedness*, o que indica uma distribuição das espécies na forma de subgrupos seqüenciais, estatisticamente prováveis. Valores próximos de 100° indicam a ocorrência de grupos distintos de espécies, entre os fragmentos (maior grau de peculiaridade entre as espécies e áreas,

conforme a distribuição na matriz), e valores intermediários, a ocorrência de formação de grupos aleatórios de espécies em cada um dos fragmentos (Atmar & Patterson, 1993). O índice T é calculado pelo programa *Nestedness Temperature Calculator* (Atmar & Patterson, 1995), que produz, para cada base de dados, uma faixa de variação deste índice, obtida simulando-se a distribuição das espécies através do teste de Monte Carlo. É relevante ressaltar que este programa foi elaborado para padrões ordenados de extinção de espécies em fragmentos não perturbados e esta análise foi realizada em fragmentos em regeneração; portanto, a interpretação dos dados será referente à adequação daquele conjunto de procedimentos a esta realidade específica.

Resultados

Uma lista das espécies de orquídeas coletadas nos fragmentos amostrados é referida na Tabela 2, com dados referentes às síndromes de polinização, ao número de indivíduos por substrato e área de ocorrência.

Área 1 (A1)

Este fragmento de regeneração inicial foi área de cultura de milho e feijão por um período de 30 anos, com uso do fogo no intervalo entre uma cultura e outra até o posterior abandono do cultivo, decorrente do empobrecimento do solo. Através do perfil de vegetação, foi estimada a altura média em 7,63 m ($\pm 3,94$) e circunferência média de 16,7 cm ($\pm 13,46$). A distribuição dos indivíduos da comunidade de Orchidaceae mostrou-se significativamente agregada (Poisson: $d=0,42$, $p < 0,05$; Morisita: $I=10,66$). Nesta área, foram amostrados 17 indivíduos pertencentes a quatro espécies de gêneros diferentes. Dos indivíduos amostrados, 70,58% eram terrestres e 29,42% epífitas de fuste. Em relação à porcentagem de espécies em grupos ecológicos de polinização, este fragmento apresentou 50% das espécies com síndrome para grandes abelhas, 25% para borboletas e 25% para pequenos insetos. *Ephistephium sp.*, *Cyrtopodium glutiniferum* e *Epidendrum secundum* aparecem como espécies exclusivas da área 1.

Área 2 (A2)

Esta área foi utilizada durante muitos anos para o plantio de café, com metodologia de cultivo rudimentar, marcado pelo uso de fogo após corte. Com a degradação do solo, a área foi abandonada. A partir do perfil da vegetação, foi estimada a altura média em 8,81 m ($\pm 7,69$) e circunferência média em 20,44 cm ($\pm 18,29$) (Fig. 2). A distribuição da

comunidade de Orchidaceae também se apresentou significativamente agregada (Poisson: $d=0,42$, $p < 0,01$; Morisita: $I=8,59$). Foram amostrados 46 indivíduos da família Orchidaceae, sendo 39,13% epífitas de fuste e 60,87% epífitas de copa, totalizando quatro gêneros e 11 espécies. Em relação à porcentagem de espécies em grupos ecológicos de polinização, este fragmento apresentou 60% das espécies com síndrome para pequenos insetos, 20% para grandes abelhas e 20% para pequenas abelhas (nesta classificação não foi incluída a espécie, *Maxillaria sp. 1*). *Maxillaria loefgreni* apresentou o maior número de indivíduos (11). *Oncidium hookeri*, *Octomeria sp. 3*, *Pleurothallis sp. 2*, *Maxillaria desvauxiana* e *Maxillaria sp. 1* apresentam-se como táxons exclusivos da área 2.

Área 3 (A3)

Este é o fragmento amostrado que possui maior tempo de regeneração, tendo idade superior a 80 anos. O perfil de vegetação indicou uma altura média de 12,37 m ($\pm 5,94$) e circunferência média de 35,75 cm ($\pm 36,04$). A distribuição da comunidade de Orchidaceae para essa área mostrou-se significativamente agregada (Poisson: $d=0,46$, $p < 0,01$; Morisita: $I=6,057$). Foram amostrados 97 indivíduos, sendo 10% epífitas de fuste e 90% epífitas de copa, pertencentes a 11 gêneros e 17 espécies. Em relação à porcentagem de espécies em grupos ecológicos de polinização, este fragmento apresentou 41,20% das espécies com síndrome para pequenos insetos, 29,40% para grandes abelhas e 29,40% para pequenas abelhas. A espécie com maior número de indivíduos foi *Pleurothallis sp. 1* (32). *Maxillaria rufescens*, *M. pendens*, *M. brasiliensis*, *M. subulata*, *M. ochroleuca*, *Oncidium harrisonianum*, *Isochilus linearis*, *Myoxanthus punctatus*, *Octomeria sp. 2* e *Huntleya meleagris* são táxons exclusivos da área 3.

Índices de diversidade e homogeneidade

Os índices de diversidade e homogeneidade da comunidade de Orchidaceae, em relação ao gradiente temporal de regeneração, são mostrados na Figura 4. O índice de homogeneidade (J) apresentou um padrão decrescente ao longo do gradiente ($J_{A1} = 0,98$; $J_{A2} = 0,89$; $J_{A3} = 0,81$). E o índice de diversidade de Shannon (H) mostrou um crescimento diretamente relacionado ao gradiente temporal ($H_{A1} = 0,593$; $H_{A2} = 0,927$; $H_{A3} = 0,998$), sendo significativas apenas as diferenças entre A1 e A2 ($t=7$; g.l.=61,27; $p < 0,001$), e A1 e A3 ($t=3,64$; g.l.=103,15; $p < 0,001$).

Grupos ecológicos

Foi observado um aumento, ao longo do gradiente temporal, na proporção de indivíduos caracterizados

como epífitas de copa. Estes dados revelam uma associação significativa entre o número de indivíduos pertencentes a este grupo ecológico e o gradiente de regeneração ($G=42,32$; g.l.=2; $p < 0,001$).

Já os resultados referentes ao número de espécies distribuídas por síndrome de polinização apenas sugerem um aumento para os grupos ecológicos de grandes e pequenas abelhas ao longo do gradiente (Fig. 6), não havendo uma associação estatisticamente significativa.

Tendo como base de dados as espécies de orquídeas agrupadas por síndrome de polinização, foram calculados os índices de diversidade (H) e de homogeneidade (J) para cada um dos fragmentos analisados.

A área 2 apresentou os menores índices de diversidade e homogeneidade ($H_{A2} = 0,41$; $J_{A2} = 0,68$). Já a área 3 apresentou os maiores índices ($H_{A3} = 0,47$; $J_{A3} = 0,78$), um pouco superiores aos referentes à área 1 ($H_{A1} = 0,45$, $J_{A1} = 0,75$). A avaliação estatística destas diferenças entre os índices de diversidade, entretanto, não revelou distinções significativas.

Índice T (Nestedness)

O índice T calculado para a comunidade de Orchidaceae presente nas três áreas amostradas foi de 31,84°, a partir de uma matriz apresentando preenchimento de 42,6%. Em todas as três áreas foram identificadas espécies com temperaturas iguais ou superiores ao valor da matriz geral, sendo aqui denominados como espécies peculiares (idiosyncratic species). Na área 1, foram assim classificadas *Ephistephium sp.*, *Cyrtopodium glutiniferum*, *Epidendrum secundum* e *Campylocentrum aromaticum*; e na área 2, as espécies *Oncidium hookeri*, *Octomeria sp. 3*, *Pleurothallis sp. 2*, *Maxillaria desvauxiana* e *Maxillaria sp. 1* foram consideradas peculiares. Da mesma forma que várias espécies foram consideradas peculiares, a comparação da temperatura de cada fragmento em relação à temperatura geral, revelou a presença de áreas peculiares (idiosyncratic sites) ($A1 \cong 41^\circ$; $A2 \cong 36^\circ$). As temperaturas de espécies ou locais peculiares refletem presenças ou ausências inesperadas de espécies na ordenação inicial da matriz geral.

O valor geral obtido (31,84°) está dentro da faixa de variação resultante de uma simulação de distribuição aleatória das espécies nos fragmentos; porém, a alta temperatura do sistema pode ser explicada pela presença de espécies e áreas peculiares responsáveis por elevar esta temperatura (Atmar & Patterson, 1993). Fatores responsáveis pela peculiaridade de espécies podem estar associados (Atmar & Patterson, 1993): (1) à imigração pós-isolamento; (2) à disjunção fundamental na história evolutiva da estrutura das comunidades e, (3) à exclusão competitiva. Segundo estes autores, a temperatura peculiar dos

fragmentos não é independente da peculiaridade das espécies componentes, sendo que a presença de espécies peculiares pode ter uma correlação com a presença de características ecogeográficas peculiares ao longo dos fragmentos (não homogeneidade entre os mesmos). A matriz e o conjunto de dados gerados pelo programa se encontram em anexo.

Discussão

O aumento da riqueza (A1: 4; A2: 11; A3: 17) e da diversidade da comunidade de Orchidaceae acompanhou as modificações estruturais verificadas do componente arbóreo-arbustivo entre os fragmentos com diferentes idades de regeneração (figura 2). A proximidade dos índices de diversidade das áreas 2 e 3 está relacionada à queda do índice de homogeneidade para as espécies destes fragmentos.

A diferença na complexidade estrutural também está

diretamente relacionada ao aumento de indivíduos epífitos ocupando as copas das árvores (figura 5), tanto que a porcentagem de espécies epífitas aumenta em 94% da área com menor tempo de regeneração para a mais antiga. A área 1 é o único fragmento a apresentar ocorrência de espécies terrestres típicas de áreas abertas (*Epidendrum secundum*, *Cyrtopodium glutiniferum*, *Epistephium* sp.) (Hoene, 1953; Menezes, 2000), totalizando 70,58% dos indivíduos amostrados.

Ingrouille (1995) estima que 75% das orquídeas epífitas se estabelecem nos ramos internos de árvores de dossel, 48% em porções intermediárias e 4% em partes mais externas do dossel. Em floresta tropicais úmidas, as epífitas são totalmente dependentes de árvores para suprir estruturas físicas que permitam evitar condições de sombreamento, e uma grande heterogeneidade ambiental é proporcionada para epífitas nestas florestas maduras,

Tabela 2 Espécies da família Orchidaceae encontradas em três fragmentos em regeneração de floresta ombrófila densa montana, no município de Santa Teresa, ES.

Espécie	Tribo	G.E. polinização	Área 1 (N)	Área 2 (N)	Área 3 (N)	Terrestre N	Fuste N	Copa N
<i>Campylocentrum aromaticum</i> Barb. Rodr.	Vandaeae	PI	X (5)		X (1)	0	6	0
<i>Cyrtopodium glutiniferum</i> Raddi	Cymbidieae	GA	X (3)			3	0	0
<i>Epidendrum secundum</i> Jacq	Epidendreae	Borb.	X (5)			5	0	0
<i>Epistephium</i> sp.	Vanilleae	GA	X (4)			4	0	0
<i>Huntleya meleagrifera</i> Lindl.	Maxillarieae	GA			X (5)	0	5	0
<i>Isochilus linearis</i> Lindl.	Epidendreae	PA			X (7)	0	0	7
<i>Maxillaria acicularis</i> Herb. Pbs.	Maxillarieae	PA		X (3)	X (6)	0	0	9
<i>Maxillaria brasiliensis</i> Brieger	Maxillarieae	GA			X (2)	0	1	1
<i>Maxillaria desvauxiana</i> Rchb. F.	Maxillarieae	GA		X (6)		0	0	6
<i>Maxillaria loefgreni</i> (Congn.) Pabst.	Maxillarieae	PA		X (11)	X (1)	0	5	7
<i>Maxillaria ochroleuca</i> Lodd ex Lindl	Maxillarieae	GA			X (2)	0	0	2
<i>Maxillaria pendens</i> Pabst.	Maxillarieae	PA			X (1)	0	0	1
<i>Maxillaria rufescens</i> Lindl.	Maxillarieae	AG			X (1)	0	0	1
<i>Maxillaria subulata</i> Lindl.	Maxillarieae	PA			X (5)	0	0	5
<i>Maxillaria</i> sp. 1	Maxillarieae	/		X (9)		0	2	7
<i>Myoxanthus punetatus</i> Barb. Rodr.	Epidendreae	PI			X (5)	0	0	5
<i>Octomeria albopurpuria</i> Barb. Rodr.	Epidendreae	PI		X (3)	X (2)	0	2	3
<i>Octomeria</i> sp. 1	Epidendreae	PI		X (3)	X (14)	0	7	10
<i>Octomeria</i> sp. 2	Epidendreae	PI			X (6)	0	1	5
<i>Octomeria</i> sp. 3	Epidendreae	PI		X (4)		0	2	2
<i>Oncidium harrisonianum</i> Lindl.	Maxillarieae	GA			X (2)	0	0	2
<i>Oncidium hookeri</i> Rolfe	Maxillarieae	GA		X (1)		0	1	0
<i>Pleurothallis stenopetala</i> Lindl. Much Like	Epidendreae	PI		X (4)	X (5)	0	3	6
<i>Pleurothallis</i> sp. 1	Epidendreae	PI		X (1)	X (32)	0	3	30
<i>Pleurothallis</i> sp. 2	Epidendreae	PI		X (1)		0	1	0
Total		/	17	46	97	12	39	109

Polinização: PI, pequenos insetos; Bob, borboletas; PA, abelhas pequenas; GA, grandes abelhas; N, número de indivíduos.

refletindo variações de luz, diferenças na exposição a ressecamento por luz e vento, na acumulação de matéria orgânica, na estrutura e textura de galhos e em outros fatores provenientes de alta diversidade física (Huston, 1994). Este autor afirma que a heterogeneidade ambiental é um dos fatores responsáveis pela diversidade de epífitas nestas florestas, e que diferente da diversidade de espécies de dossel, a diversidade de epífitas está diretamente correlacionada à produtividade e biomassa de epífitas, as quais são reguladas pela sazonalidade da precipitação. Sendo assim, a exclusão competitiva não é fator regulador de diversidade para epífitas.

A partir disso, espera-se uma maior abundância, densidade e diversidade de epífitas de copa em fragmentos florestais maduros ou com estágio de regeneração mais avançados. Entretanto, não foi verificada uma relação significativa entre o gradiente de sucessão e os grupos ecológicos de polinização. A área 1 difere das demais por apresentar características reprodutivas diferenciais em sua espécies exclusivas: *Epidendrum secundum* é a única espécie com síndrome associada à polinização por borboletas (Ruschi, 1986; Dressler, 1993); a espécie *Cyrtopodium glutiniferum* e o gênero *Epistephium* estão sujeitos a processos autogâmicos e verificada auto-fecundação (Ruschi, 1986; Dressler, 1993; Menezes, 2000). Ao contrário, as áreas 2 e 3 apresentam uma tendência para o aumento de espécies com polinização por grandes e pequenas abelhas, em acordo com a maturidade dos fragmentos (figura 6), sendo o fragmento de estágio mais avançado o que apresenta os maiores índices de diversidade e homogeneidade relacionados aos grupos de polinização, apesar da diferença não ter sido significativa entre as áreas.

Tabarelli & Mantovani (1998) descrevem, para os estágios iniciais de floresta ombrófila densa montana, a dominância de espécies de arbustos e árvores pioneiras, intolerantes ao sombreamento; e, segundo Baker (1974) e Parrish & Bazzaz (1979), a partir das análises em plantas pioneiras em estágios iniciais de sucessão em regiões temperadas, onde a maioria das espécies são exclusiva ou parcialmente autogâmicas, com polinização preferencial por insetos generalistas, Opler *et al.* (1980) indicam a mesma tendência para florestas neotropicais. Portanto, as espécies da área 1 possuem estratégias semelhantes às de espécies arbustivo-arbóreas pioneiras, e podem estar associadas a um estabelecimento seqüencial de grupos de espécies em um gradiente de regeneração. Na seqüência, estariam os fragmentos 2 e 3, respectivamente, onde a grau de maturidade da comunidade estaria associado à diversidade e à abundância de espécies epífitas de copa com síndrome de polinização relacionada a insetos

especialistas (grandes e pequenas abelhas).

A maior discordância a este padrão se refere ao fato de 50% das espécies e 41,2% dos indivíduos da área 1 apresentarem polinização por grandes abelhas, mais precisamente por Euglossinae. A síndrome de espécies polinizadas por grandes abelhas, em orquídeas, pode ser subdividida em espécies com síndromes específicas às abelhas dos gêneros *Centris* e *Xylocopa* e em espécies relacionadas ao grupo Euglossinae. Estas abelhas têm características de forrageamento diferenciadas das demais espécies deste grupo, limitando-se ao sub-bosque de matas maduras e ocorrendo em pequenos grupos (Bawa, 1990; Endress, 1994); e, diferencialmente, também possuem grandes áreas de deslocamento (cerca de 5 km). Além disso, embora tenham presença registrada em matas secundárias, apresentam comportamento sazonal, abundância relativa, riqueza e composição alteradas (Silva & Rebelo, 2002). A auto-fecundação associada às espécies da área 1, polinizadas por Euglossinae, pode estar associada à imprevisibilidade de ocorrência deste polinizador em áreas perturbadas. Sendo assim, a auto-fecundação passa a ser a característica reprodutiva de maior relevância para a manutenção destas populações.

As abelhas do gênero *Trigona* têm forrageamento descrito para sub-bosque de matas maduras. Em florestas maduras da Costa Rica, cerca de 90% das plantas abaixo de 5 m (sub-bosque) são polinizadas por pequenas abelhas, especialmente *Trigona* (Opler *et al.*, 1980); diferente do forrageamento dos gêneros *Xylocopa* e *Centris* (grandes abelhas) que estão restritos ao dossel de matas maduras (Bawa, 1990).

Este trabalho propõe a seguinte hipótese: o avanço nos estágios de regeneração, relacionado diretamente com a complexidade da estrutura e da diversidade dos componentes arbóreo-arbustivos, traz como consequência um aumento na diversidade e abundância das Orquidaceae caracterizadas como epífitas de dossel e/ou com polinização mediada por abelhas especialistas, *Trigona* para sub-bosque e *Xylocopa* e *Centris* para o dossel.

As temperaturas das áreas peculiares reforçam esta hipótese. As áreas 1 (30 anos) e 2 (50 anos) apresentam temperaturas superiores à temperatura da matriz (31,84°), o que as credencia como áreas peculiares. Entretanto, a área 1 apresenta um maior aumento na temperatura (41°) em relação a área 2 (36°), o que estaria relacionado à presença das espécies terrestres e/ou aquelas que apresentam autogamia e auto-fecundação (*Epidendrum secundum*, *Cyrtopodium glutiniferum*, *Epistephium*). A alta temperatura da área 2 pode estar relacionada à maior porcentagem de espécies com síndrome de polinização para pequenos insetos (60 %) quando comparada às das áreas 1 (25%) e 3 (41,2%). O conjunto dessas espécies são

consideradas, em um gradiente de regeneração, como estrategistas r (Parrish & Bazzaz, 1979; Opler et al., 1980; Pianka, 2000). Segundo Atmar & Patterson (1993), a presença de espécies peculiares pode ter um correlação com a presença de características ecogeográficas peculiares ao longo dos fragmentos (não homogeneidade entre os fragmentos). Esta não-homogeneidade estaria relacionada às características físicas, estruturais e de composição (solo, luz, densidade, diversidade e estratégias de vida r e K) dos diferentes estágios de regeneração (Parrish & Bazzaz, 1979; Opler et al., 1980; Feinsinger et al., 1987; Tabarelli & Mantovani, 1998). Nos fragmentos estudados, as características responsáveis pela não homogeneidade entre os fragmentos, se relacionam, principalmente, às idades de regeneração, onde espécies abundantes nas áreas iniciais, ou pioneiras, possuem estratégia de vida do tipo r. O aumento gradativo da temperatura entre áreas, na matriz deste estudo, provavelmente, reflete a diversidade e abundância de espécies r estrategistas.

Nos três fragmentos amostrados, a comunidade de orquídeas se encontra agregada (figura 3), o que pode estar relacionado ao requerimento de condições físicas. Na área 1, 75% das espécies são terrestres heliófilas e a agregação destas populações pode ser referente à incidência de luz em aberturas na vegetação, já que este fragmento é composto por pequenas árvores e arbustos. Na área 2 e 3, não foi registrada a ocorrência de espécies de orquídeas terrestres, sendo todas epífitas; a agregação pode estar relacionada às características de substrato, como a textura dos troncos das árvores (critério básico para a fixação de epífitas) e/ou à especificidade por espécies arbóreas (critério associado a muitas orquídeas). Como já foi citado, a diversidade de epífitas está diretamente relacionada à heterogeneidade ambiental oferecida por espécies arbóreas de florestas maduras (Huston, 1994). A agregação e baixa diversidade da comunidade de orquídeas no fragmento com idade aproximada de 80 anos pode estar associada à idade de ocupação das espécies arbóreas clímax, as quais, segundo Tabarelli & Mantovani (1998), aparecem e aumentam em abundância no quinto e último estágio de sucessão, estimado em cerca de 80 anos de regeneração.

A baixa diversidade e a baixa abundância de espécies polinizadas por agentes especialistas, no fragmento de regeneração mais avançada, demonstra baixa resiliência da comunidade de Orquidaceae quando comparada à comunidade arbórea (segundo os autores citados acima, em idades semelhantes, as comunidades arbóreas apresentam diversidade e abundância semelhantes às de florestas maduras). Segundo Huston (1994), em algumas florestas tropicais, as espécies epífitas podem ser responsáveis por até 50% da diversidade total, e como é

esperado uma porcentagem de 75% de epifitismo nas orquídeas para o mesmo ambiente (Proctor et al., 1996), o padrão verificado por Huston deve receber uma grande contribuição das espécies de orquídeas. Este padrão ainda deve ser testado através de experimentos adequados, mas, se confirmado, orquídeas epífitas com síndromes de polinização por grandes abelhas (*Centris* e *Xylocopa*) podem ser indicadoras de ambientes florestais maduros e complexos.

Conclusões

Embora, neste estudo, alguns padrões não apresentem comprovação estatística, existe uma tendência clara para a proposição das seguintes hipóteses:

1. O avanço nos estágios de regeneração, relacionado diretamente com a complexidade da estrutura e da diversidade dos componentes arbóreo-arbustivos, traz como consequência um aumento na diversidade e abundância das Orquidaceae caracterizadas como epífitas de dossel e/ou com polinização mediada por abelhas especialistas (*Trigona* para sub-bosque; *Xylocopa* e *Centris* para dossel).

2. A baixa diversidade e baixa abundância de espécies polinizadas por agentes especialistas, denotam a baixa resiliência da comunidade de Orquidaceae quando comparada à da comunidade arbórea.

3. Orquídeas epífitas com síndromes de polinização por grandes abelhas (*Centris* e *Xylocopa*), podem ser indicadoras de ambientes florestais maduros e complexos.

Agradecimentos:

Agradecimentos especiais ao Sr. Ferrari, proprietário do Sítio Canãa, pela autorização de trabalho na área de estudo e apoio logístico, e para Gracimério J. Guarneire, Roberto A. Bernardo e Ludovick Kolmann, pela inestimável e imprescindível colaboração para localização e escolhas dos fragmentos amostrados, na coleta dos dados e na identificação das espécies, respectivamente. Agradecemos, também, pelo empréstimo do equipamento de rappel pelo Museu de Biologia Professor Mello Leitão (MBML), na pessoa do Diretor Hélio de Q. B. Fernandes. E a ajuda e colaboração dos funcionários e estagiários do Herbário do MBML. Sem a ajuda destas pessoas, este trabalho não poderia ser realizado.

Referências

- Atmar W & Patterson BD (1993) Measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. **Oecologia** 96:373-382.
- Atmar W & Patterson BD (1995) **The nestedness temperature calculator: visual basic program, including 294 presence-absence matrices**. AICS Research, Inc., University Park, NM and The Field Museum, Chicago. IL.
- Bawa KS (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. **Annual Review Ecology and Systematics** 2: 399-422.
- Dressler RL (1981) **The Orchids: natural history and classification**. Harvard University.
- Dressler RL (1993) **Phylogeny and classification of the orchid family**. Portland: Dioscorides Press.
- Endress PK (1994) **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press.
- Estado do Espírito Santo (1978) **Cobertura Florestal: pesquisa de fotografias aéreas no estado do Espírito Santo**. Vitória: Secretaria de Estado da Agricultura - Comissão Estadual de Planejamento.
- Ingrouille M (1995) **Diversidade and evolution of land plants**. 3 ed. London: Chapman & Hall.
- Joly BA (2002) **Botânica: Introdução à taxonomia vegetal**. São Paulo: Nacional.
- Feinsenger P, Beach JH, Linhart YB, Busby WH & Murray KG (1987) Disturbance, pollination predictabilidade, and pollination success among costa rican cloud forest plants. **Ecology** 68(5): 1294-1305.
- Fonseca GAB (1985) The vanishing Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation** 34: 17-34.
- Hoehne FC (1940) Orchidaceae. In: **Flora Brasílica**. Vol 12 (1): 1-254.
- Hoehne FC (1942) Orchidaceae. In: **Flora Brasílica**. Vol 12 (6): 1-218.
- Hoehne FC (1945) Orchidaceae. In: **Flora Brasílica**. Vol 12 (2): 1-389.
- Hoehne FC (1953) Orchidaceae. In: **Flora Brasílica**. Vol 12 (7): 1-397.
- Huston MA (1994) **Biological Diversity**. New York: Cambridge University Press..
- Krebs CJ (1989) **Ecological Methodology**. New York: Library Congress,
- Margalef R (1995) **Ecologia**. 8 ed. Barcelona: Ediciones Omega, 951p .
- Mendes SL & Pandovan MP (2000) A Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, Espírito Santo. **Boletim do Museu de Biologia. Mello Leitão**, (Nova série) 11/12: 7-34.
- Menezes LC (2000) **Orquídeas, gênero *Cyrtopodium*: espécies brasileiras**. Brasília: IBAMA.
- Opler PA, Baker HG & Frankie GW (1980) Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. **Biotropica** (Supl.) 12: 40-46.
- Parrish JAD & Bazzaz FA (1979) Difference in pollination niche relationships in early and late succesional plant communities. **Ecology** 60 (3):.597-610.
- Pianka ER (2000) **Evolutionary ecology**. 6 ed. San Francisco: Benjamin/Cummings, 431 p.
- Piratelli AJ, Pinã-Rodrigues FCM, Gandara FB, Santos ENG & Costa LGS (1998) Biologia da polinização de *Jacaratia spinosa* (AUBL.) ADC. (Caricaceae) em mata decidual do sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Biologia**, v.58, n.4, nov. Disponível em <<http://www.scielo.Br/scielo>> . Acesso em 28/10/2002.
- Proctor M, YEO P & LACK A (1996) **The Natural History of Pollination**. Portland: Timber Press, 479 p.
- Ruschi A (1986) **Orquídeas do Espírito Santo**. 2 ed. Rio de Janeiro: EXPED.
- Silva FS & Rebêlo JMM (2002) Population dynamics of Euglossinae bees (Hymenoptera, Apidae) in an early second-growth forest of cajal island, in the state of Maranhão, Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** 62 (1): 15-23.
- S.O.S. Mata Atlântica & INPE (1998) **Atlas da Evolução dos Remanescentes Florestais e Ecossistemas Associados do Domínio da Mata Atlântica no Período de 1990-1995**. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica & Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais.
- Sokal RR & Rohlf FG (1995) **Biometry**. New York: W.H. Freeman and Company.
- Tabacow J (1992) **Proposta de zoneamento ambiental para o município de Santa Teresa**. 1992. Monografia de Especialização, Departamento de Ecologia. Vitória: Universidade Federal do Espírito Santo.
- STATSOFT INC (1995) **Statistica for Windons**. Tulsa, Oklahoma.
- Tabarelli M & Mantovani W (1999) A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo – Brasil). **Revista Brasileira de Biologia**. 59(2): 239-250.
- Veloso HP, Rangel-Filho ALR & Lima JCA (1991) **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE.
- Zar JH (1996) **Biostatistical analysis**. 3 ed. New Jersey: Prentice Hall.