

Distribuição Espacial de *Cattleya granulosa* Lindl.: Uma Orquídea Ameaçada de Extinção

Cristiane Gouvêa Fajardo¹, Rosaly de Araújo Costa²,
Fábio de Almeida Vieira³, Wagner Franco Molina⁴

¹Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte – UFRN, Natal/RN, Brasil

²Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco – UFPE, Recife/PE, Brasil

³Unidade Acadêmica Especializada em Ciências Agrárias, Universidade Federal
do Rio Grande do Norte – UFRN, Macaíba/RN, Brasil

⁴Departamento de Biologia Celular e Genética, Universidade Federal
do Rio Grande do Norte – UFRN, Natal/RN, Brasil

RESUMO

Cattleya granulosa é uma orquídea ameaçada de extinção endêmica da região litorânea do Nordeste do Brasil. Este estudo teve como objetivos avaliar os níveis de agregação espacial em uma população preservada da espécie, em uma área de 4.225 m² da unidade de conservação do Parque das Dunas, em Natal, RN. Além de caracterizar o hábito de vida da população, foi utilizada a função de segunda ordem da densidade de vizinhos (NDF) para determinar o padrão espacial nas classes de distância, com o uso do programa SpPack. Quanto ao hábito de vida, 73% das plantas eram epífitas ($N = 136$) e 27% terrestres ($N = 50$). As epífitas têm especificidade com um único forófito, indivíduos arbóreos de *Eugenia* spp. (Myrtaceae). *C. granulosa* possui padrão espacial agregado, com maior densidade de vizinhos (NDF) no raio de até 5 m. Esses dados sugerem um potencial dispersivo restrito e com influência direta sobre ações de conservação biológica da espécie.

Palavras-chave: Orchidaceae, densidade de vizinhos, dispersão.

Spatial Distribution of *Cattleya granulosa* Lindl.: An Endangered Orchid Species

ABSTRACT

Cattleya granulosa is an endemic and endangered orchid species of the coastal region of northeastern Brazil. This study aimed to evaluate the levels of spatial aggregation in a preserved population, in an area of 4,225 m² of the conservation unit of 'Parque das Dunas' Natal, Rio Grande do Norte state, Brazil. We evaluated the life form of the population as well as its neighborhood density factor (NDF) to determine the spatial distribution in distance classes, using the SpPack software program. Regarding the life form, 73% of the plants ($N = 136$) were epiphyte and 27% were terrestrial ($N = 50$). The epiphytes present specificity with a single host tree, *Eugenia* spp. (Myrtaceae). The spatial pattern of *Cattleya granulosa* is aggregated, with the highest density of neighbors (NDF) within a radius of 5 m. These data suggest restricted dispersion with direct influence on actions for conservation of the species.

Keywords: Orchidaceae, neighborhood density, dispersion.

1. INTRODUÇÃO

Os padrões espaciais têm sido um tema particularmente importante em ecologia tropical devido à elevada diversidade e baixa densidade das espécies (Condit et al., 2000). Nas regiões tropicais, a diversidade de plantas vasculares é alta e as espécies epífitas contribuem com 35% da flora (Leigh et al., 2004). Processos que incluem a dispersão de sementes, interações intraespecíficas e interespecíficas e condições de crescimento em locais heterogêneos determinam, em geral, a intensidade de agregação dos vegetais (Wiegand et al., 2007).

As populações de orquídeas são frequentemente pequenas e dispersas, ou hiperdispersas (Raventós et al., 2011). Várias hipóteses foram sugeridas para esse padrão característico, muitas das quais estão relacionadas com a dinâmica da vegetação e atributos de espécie. Por exemplo, a rara produção de frutos, o longo alcance da dispersão, o regime diferencial de chuvas e a perturbação antrópica podem ser responsáveis pelas desigualdades de riqueza e abundância de espécies de orquídeas com baixa densidade populacional (Hietz, 1997; Neiland & Wilcock, 1998; Hietz et al., 2006; Winkler et al., 2009).

Em Orchidaceae, os padrões espaciais dentro das populações epífitas são diretamente relacionados a fatores ecofisiológicos (Otero et al., 2007), sendo que a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas é criticamente dependente da presença de fungos micorrízicos (Rasmussen & Rasmussen, 2009). Desse modo, seu recrutamento e estabelecimento são sensíveis às contingências da distribuição espacial e abundância de fungos micorrízicos (Jacquemyn et al., 2012a). De fato, a maioria das orquídeas mostram preferência por substratos de certas árvores e arbustos (Tremblay et al., 1998; Parra-Tabla et al., 2011) e são afetadas pela distribuição espacial de seus forófitos, que corresponde à planta hospedeira (Adhikari et al., 2012). Essas preferências podem estar relacionadas aos atributos físicos e químicos da casca, arquitetura da planta, ou à presença de insetos (Flores-Palacios & Ortiz-Pulido, 2005; Martínez-Meléndez et al., 2008; Gowland et al., 2011). Assim, as preferências de locais para seu estabelecimento podem ser determinadas pela distribuição dos simbiontes micorrízicos necessários para a germinação de suas sementes (Otero et al., 2005; Phillips et al., 2011; Jacquemyn et al., 2012b; Johnson & Kane, 2012; McCormick et al., 2012).

Análises do padrão espacial intrapopulacional fornecem informações críticas sobre fatores bióticos e abióticos que o influenciam, competição inter e intraespecífica e a disponibilidade de recursos e dos processos de recrutamento e mortalidade (Wiegand et al., 2007; Vieira et al., 2012). Não há relatos sobre a distribuição intrapopulacional de *C. granulosa*, uma orquídea endêmica da região litorânea do Nordeste do Brasil ameaçada de extinção (Brasil, 2008; Martinelli & Moraes, 2013). Essa orquídea, conhecida como Canela de ema, mimetiza um modelo geral de flor tipicamente melitófila, porém produz pouco néctar floral, mecanismo que provavelmente atua como engodo (Costa, 2010). Além disso, *C. granulosa* é autocompatível, porém dependente de polinizador para reprodução, possivelmente abelhas (Costa, 2010). O fruto tem deiscência da cápsula ao longo da linha média entre os carpelos, que ao atingirem a maturação liberam sementes dispersas pelo vento (Costa, 2010). A espécie possui alto valor ornamental e ocorre em áreas de expansão urbana e turística, o que a torna particularmente suscetível à coleta predatória. Atualmente, sua população natural está reduzida a fragmentos de vegetação isolados e perturbados, com precários conhecimentos sobre o seu estado de conservação. Nesse sentido, o presente trabalho teve como objetivo avaliar os níveis de agregação espacial em uma população de *Cattleya granulosa* e analisar as possíveis causas associadas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual das Dunas do Natal (5° 48' S e 35° 12' W), que se localiza na região litorânea do município de Natal, estado do Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil. O parque possui 1.172 hectares ao longo de 15 km de extensão longitudinal, com a largura média de 2 km e superfície de 30 km² (Bezerra et al., 2007). O parque é reconhecido pela Unesco (Organização das Nações Unidas para a Educação, a Ciência e a Cultura) como parte integrante da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica Brasileira. Além disso, é considerado o maior parque urbano sobre dunas do Brasil.

A vegetação predominante é classificada como Floresta Estacional Semidecidual e Floresta de

Restingas, pertencendo ao domínio Mata Atlântica (Veloza et al., 1991), com elementos de Caatinga e Tabuleiro Costeiro. O clima da região é tropical úmido com precipitações pluviométricas variando de 800 mm até mais de 1.500 mm anuais e temperaturas médias anuais em torno de 26,4 °C (Costa, 2010). A topografia é acidentada, constituída por depósitos eólicos, ou seja, as dunas apresentam elevações em torno de 80 a 120 metros (Carvalho, 2001). Na área de estudo, além da *C. granulosa* há outras Orchidaceae como *Cyrtopodium aliciares* Liden e Reichb f., *Epidendrum cinnabarium* Salzm., *Eulophidium maculatum* Pfitz., *Polytachia concreta* (Jacag.) Garay e Sweet e *Vanilla bahiana* Hoehne (Freire, 1990).

O parque foi criado por meio do decreto n. 7.237 do ano de 1977, em decorrência da execução de um projeto de ligação viária entre as praias Areia Preta (norte) e Ponta Negra (sul), distantes cerca de 8 km. O objetivo era preservar o remanescente de vegetação, já que a via litorânea foi executada à margem da vegetação nativa. Além desse impacto ambiental, na época era constante a retirada de lenha da vegetação, a ocorrência de queimadas e a extração em larga escala de areia para atender à construção civil (Freire, 1990). Atualmente, a vegetação do parque está em bom estado de conservação, com floresta já regenerada.

2.2. Análises da distribuição espacial

Foi realizado um censo de todos os indivíduos de *Cattleya granulosa* em uma área delimitada de floresta com 4.225 m², em março de 2010. Para isso, utilizou-se aparelho GPS, obtendo-se as coordenadas x e y. Com o intuito de caracterizar a população, as plantas foram classificadas quanto ao hábito de vida (epífita ou terrestre) e quanto à classe etária (adultas ou jovens). Foram consideradas plantas epífitas os indivíduos de *C. granulosa* que no momento da observação utilizavam outra espécie como suporte, sem ligação com o solo. Já os indivíduos adultos, aqueles que apresentavam eventos reprodutivos na época da avaliação ou resquício de eventos anteriores. Adicionalmente, foi realizada a identificação botânica dos forófitos das plantas epífitas de *C. granulosa*.

O padrão de distribuição espacial de *C. granulosa*, incluindo todas as plantas, foi analisado por meio da função univariada de segunda ordem da densidade de vizinhos ou NDF (Neighbourhood Density Function)

(Ward et al., 1996; Condit et al., 2000). A estatística NDF, também conhecida como correlação de função aos pares (Perry et al., 2006), é similar à função K de Ripley, porém não é cumulativa, o que favorece a interpretação.

Foram utilizadas classes de distância (t) entre 1 m e 45 m, pois, como sugerido por Haase (1995), elas devem ser aproximadamente $\frac{1}{2}$ do menor comprimento da parcela para que não ocorra decréscimo significativo dos valores nas classes finais de distância. Adicionalmente, foi calculada a correção do efeito de borda, baseado em Goreaud & Pelissier (1999). Por meio de simulações, as classes de distância nos correlogramas foram especificadas com intervalos de 5 m, a fim de se evitar o efeito *jagged plot* ou padrão denteado (Wiegand & Moloney, 2004). Os valores da estatística NDF (t) foram plotados no correlograma em função da distância t e comparados a envelopes de completa aleatoriedade (intervalos de confiança), obtidos a partir de 499 simulações randômicas de Monte Carlo (alfa = 0,01).

As seguintes hipóteses foram testadas: 1) Hipótese nula de completa aleatoriedade espacial das amostras: quando os valores de NDF se encontram dentro da faixa de valores dos intervalos de confiança superior e inferior; 2) Hipótese alternativa de padrão agregado: quando os valores de NDF estimados estão acima do intervalo de confiança superior e; 3) Hipótese alternativa de padrão espacial segregado: quando os valores de NDF estimados estão abaixo do intervalo de confiança inferior. Essas análises foram realizadas por meio do programa SpPack 1.38 (Perry, 2004).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na área de estudo foram encontrados 186 indivíduos de *C. granulosa* (Figura 1). Desses, 136 eram epífitas (73%) e 50, terrestres (27%). Quanto à classe etária, 162 plantas foram consideradas adultas (85%) e 24, jovens (15%). Na relação de epifitismo foi observado que todas as plantas de *C. granulosa* utilizavam a espécie *Eugenia* spp. (Myrtaceae), conhecida como uvaia, como hospedeira.

O padrão espacial de *C. granulosa* mostrou significantes níveis de agregação até um raio de 25 m do indivíduo focal, com os valores de NDF superiores ao intervalo de completa aleatoriedade (Figura 2).

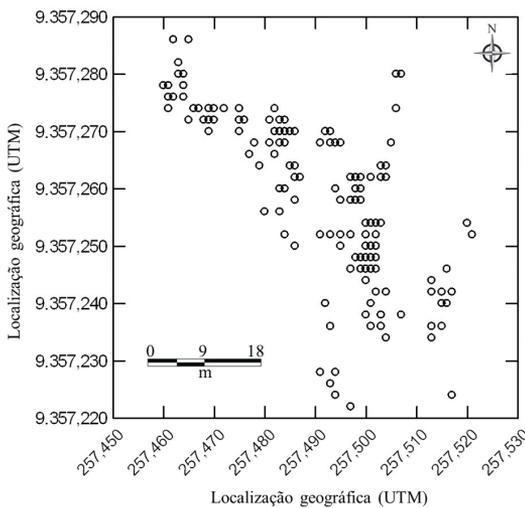


Figura 1. Distribuição espacial de indivíduos de *C. granulosa* amostrados no Parque Estadual das Dunas de Natal, RN; as coordenadas estão apresentadas em UTM (Universal Transverse Mercator).

Figure 1. Spatial distribution of *C. granulosa* sampled in the Parque Estadual das Dunas do Natal/RN. The coordinates are presented in UTM (Universal Transverse Mercator).

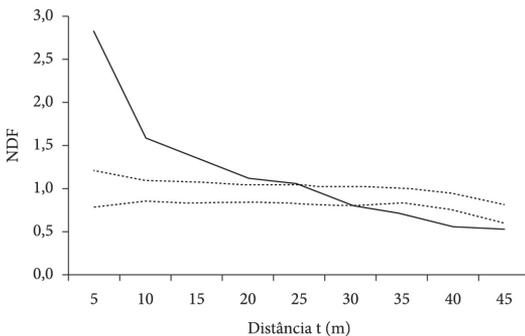


Figura 2. Padrão espacial obtido por meio da análise univariada da densidade de vizinhos (NDF) de indivíduos de *C. granulosa*; linhas pontilhadas correspondem ao intervalo de confiança superior e inferior de 99% para a hipótese nula de padrão espacial completamente aleatório.

Figure 2. Spatial pattern obtained through univariate analysis of the density of neighbors (NDF) of *C. granulosa*. Dotted lines correspond to the upper and lower confidence interval (99%) for the null hypothesis of completely random spatial pattern.

Nas distâncias entre 25 m e 30 m, o padrão espacial é aleatório, ou seja, as plantas são mais espaçadas do que o esperado pelo acaso. A partir dos 35 m observa-se nível de segregação dos indivíduos na população.

Na função NDF, os padrões espaciais são analisados por meio de círculos com raios (t) crescentes, de tal forma que as escalas dos padrões podem ser detectadas. Os vegetais podem apresentar três padrões espaciais: aleatório, agregado ou segregado (regular), com base na ocorrência de vizinhos ao seu redor (Condit et al., 2000). Esses padrões podem surgir a partir de uma variedade de processos, incluindo a dispersão de sementes localizada, interações intra e interespecíficas e heterogeneidade local, que proporciona condições diferentes para o crescimento, tais como variações na topografia, distribuição de recursos, ou tipo de vegetação (Otero et al., 2005). Para este estudo verificou-se maior densidade de vizinhos (NDF) no raio de até 5 m, caracterizando-se o padrão espacial agregado. Sendo assim, supõe-se que grande parte das sementes de *C. granulosa* é depositada próximo à planta-mãe. Isso se deve provavelmente à dispersão anemócórica restrita no local e ao habitat favorável para o recrutamento de plântulas. Tal condição biológica é crítica, pois a torna vulnerável a ações de desmatamento e coleta predatória.

Os padrões espaciais em *Cattleya granulosa* podem ser explicados ainda devido à associação dessa epífita com outras espécies vegetais. De fato, algumas associações entre as espécies podem ser comuns em plantas, mas podem variar em sua área de ocorrência (Wiegand et al., 2007). Sabe-se que fungos micorrízicos são necessários para a germinação das sementes das orquídeas e que eles podem ter efeitos profundos sobre os padrões de distribuição e levar à aglomeração espacial de orquídeas (Otero et al., 2007). Na área de estudo, a distribuição agregada de *C. granulosa* pode ter sido influenciada pela especificidade com a sua hospedeira *Eugenia* spp. (Myrtaceae), também relatada em outros remanescentes de Florestas Estacionais Semidecíduais de Restingas do Rio Grande do Norte (Camara-Neto et al., 2007; Costa, 2010). Por meio de observações de campo, observa-se que o forófito de *C. granulosa* ocorre também em manchas, sugerindo padrão espacial agregado. Isso provavelmente implica no padrão espacial também agregado da *C. granulosa*. As outras espécies de orquídeas no local, por sua vez, não estavam associadas a *Eugenia* spp.

Os diferentes padrões de associação e a distribuição desigual de fungos micorrízicos associados a condições ambientais específicas também podem levar a padrões de distribuição desigual de orquídeas e, possivelmente, restringir a abundância de espécies. Por exemplo, a

variação espacial e segregação espacial nas orquídeas *Anacamptis morio* (L.) R. M. Bateman, Pridgeon e M. W. Chase, *Orchis mascula* (L.) L. e *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., que ocorrem em simpatria e demonstram um padrão agregado (entre 1,2 metro e 5,0 metros), parecem ser influenciados pela simbiose com diferentes parceiros micorrízicos (Jacquemyn et al., 2012c).

McCormick et al. (2009) quantificaram a abundância de indivíduos adultos da orquídea *Corallorhiza odontorhiza* (Willd.) Nutt. e a correlacionaram com a ocorrência de fungos micorrízicos. Além de encontrarem padrão espacial agregado na população, os autores encontraram forte relação entre a distribuição de indivíduos adultos da orquídea e abundância e distribuição de fungos. Assim, concluíram que locais com maior abundância de fungos micorrízicos facilitam a germinação das sementes de orquídeas silvestres (McCormick et al., 2012). Nesse sentido, para a preservação das populações remanescentes de *Cattleya granulosa* deve-se considerar sua íntima relação com os forófitos, nesse caso, espécies de *Eugenia* spp. (Myrtaceae).

Em uma escala de tempo evolutivo, a distribuição irregular de orquídeas, com padrões espaciais segregados e tamanho populacional pequeno, pode ter contribuído para a diversificação de espécies de orquídeas, ocasionando fluxo gênico restrito entre as populações e pequenos tamanhos efetivos (Tremblay et al., 2005; Jacquemyn et al., 2012a). Entre as causas estão fatores como a dispersão restrita das sementes e subsequente recrutamento de novos indivíduos na população, que são importantes processos que afetam a dinâmica populacional, a diversidade genética e a estrutura espacial dos genótipos das plantas (Jacquemyn et al., 2009; Vieira et al., 2012). De fato, Fajardo (2014) encontrou baixo polimorfismo genético na população do presente estudo, além da detecção de gargalos genéticos populacionais por meio do uso de marcadores moleculares ISSR.

Desse modo, a ocorrência da *Cattleya granulosa* em regiões com características diversas da analisada no presente estudo estimula análises complementares da estrutura genética espacial, para melhor compreensão da amplitude dos padrões de dispersão da espécie e influência dos fatores ambientais. Nesse sentido, estudos que investiguem aspectos da sua real área de distribuição, níveis de variabilidade genética e da dispersão são necessários.

4. CONCLUSÕES

As plantas de *Cattleya granulosa* possuem padrão espacial agregado com maior densidade de vizinhos no raio de até 5 m, indicando dispersão restrita ao redor do parental. Desse modo, fatores como a dispersão de sementes restrita ao redor da planta materna e a especificidade com um único forófito, indivíduos arbóreos de *Eugenia* spp. (Myrtaceae), possivelmente são responsáveis pelo padrão espacial encontrado para a espécie.

AGRADECIMENTOS

À administração do Parque Estadual Dunas de Natal, pela autorização concedida para pesquisa, e aos guardas ambientais, pelo auxílio.

STATUS DA SUBMISSÃO

Recebido: 13 jan., 2014

Aceito: 29 out., 2014

AUTOR(ES) PARA CORRESPONDÊNCIA

Cristiane Gouvêa Fajardo

Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte – UFRN, CEP 59072970, Natal, RN, Brasil
e-mail: genegoista@yahoo.com.br

REFERÊNCIAS

- Adhikari YP, Fischer HS, Fischer A. Host tree utilization by epiphytic orchids in different land-use intensities in Kathmandu Valley, Nepal. *Plant Ecology* 2012; 213(9): 1393-1412. <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-012-0099-0>.
- Bezerra ACC, Nunes AT, Costa AAA, Ferreira IN, Bezerra MFA, Cavalcanti LH. Mixobiota do Parque Estadual das Dunas de Natal. *Revista Brasileira de Biociências* 2007; 5(2): 30-32.
- Brasil. Ministério do Meio Ambiente. *Instrução normativa nº 6, de 23 de setembro de 2008*. 55 p.
- Camara-Neto C, Chaves-Camara I, Medeiros SC, Braga MRA. Rescuing *Cattleya granulosa* Lindley in the wild. *Lankesteriana* 2007; 7(1-2): 243-246.
- Carvalho MM. *Clima urbano e vegetação: estudo analítico e prospectivo do Parque das Dunas em Natal* [dissertação]. Natal: Universidade Federal do Rio Grande do Norte; 2001.

- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 2000; 288(5470): 1414-1418. <http://dx.doi.org/10.1126/science.288.5470.1414>. PMID:10827950
- Costa RA. *Biologia floral e sistema reprodutivo de Cattleya granulosa Lindl., uma Orchidaceae ameaçada e endêmica do Nordeste do Brasil* [dissertação]. Recife: Universidade Federal de Pernambuco; 2010.
- Fajardo CG. *Conservação genética da orquídea Cattleya granulosa Lindley* [tese]. Natal: Universidade Federal do Rio Grande do Norte; 2014.
- Flores-Palacios A, Ortiz-Pulido R. Epiphyte orchid establishment on termite carton trails. *Biotropica* 2005; 37(3): 457-461. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00060.x>.
- Freire MSB. Levantamento Florístico do Parque Estadual Dunas de Natal. *Acta Botânica Brasileira* 1990; 4(2): 41-59. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33061990000300006>.
- Goreaud F, Pelissier R. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. *Journal of Vegetation Science* 1999; 10(3): 433-438. <http://dx.doi.org/10.2307/3237072>.
- Gowland KM, Wood J, Clements MA, Nicotra AB. Significant phorophyte (substrate) bias is not explained by fitness benefits in three epiphytic orchid species. *American Journal of Botany* 2011; 98(2): 197-206. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1000241>. PMID:21613109
- Haase P. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 1995; 6(4): 575-582. <http://dx.doi.org/10.2307/3236356>.
- Hietz P. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology* 1997; 85(6): 767-775. <http://dx.doi.org/10.2307/2960600>.
- Hietz P, Buchberger G, Winkler M. Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and Orchids. *Ecotropica* 2006; 12: 103-112.
- Jacquemyn H, Brys R, Honnay O, Roldán-Ruiz I, Lievens B, Wiegand T. Nonrandom spatial structuring of orchids in a hybrid zone of three *Orchis* species. *The New Phytologist* 2012a; 193(2): 454-464. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03913.x>. PMID:21955096
- Jacquemyn H, Deja A, De hert K, Cachapa Bailarote B, Lievens B. Variation in mycorrhizal associations with tulasnellid fungi among populations of five *Dactylorhiza* species. *PLoS ONE* 2012b; 7(8): e42212. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0042212>. PMID:22870305
- Jacquemyn H, Brys R, Lievens B, Wiegand T. Spatial variation in below-ground seed germination and divergent mycorrhizal associations correlate with spatial segregation of three co-occurring orchid species. *Journal of Ecology* 2012c; 100(6): 1328-1337. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01998.x>.
- Jacquemyn H, Wiegand T, Vandepitte K, Brys R, Roldán-Ruiz I, Honnay O. Multi-generational analysis of spatial structure in the deceptive orchid *Orchis mascula*. *Journal of Ecology* 2009; 97(2): 206-216. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01464.x>.
- Johnson TR, Kane ME. Effects of temperature and light on germination and early seedling development of the pine pink orchid (*Bletia purpurea*). *Plant Species Biology* 2012; 27(2): 174-179. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00347.x>.
- Leigh EG, Davidar P, Dick CW, Puyravaud JP, Terborgh J, Steege TH et al. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 2004; 36: 447-473. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2004.tb00342.x>.
- Martinelli G, Moraes MA. *Livro vermelho da flora do Brasil*. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro; 2013.
- Martínez-Meléndez N, Pérez-Farrera MA, Flores-Palacios A. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epifitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 2008; 56(4): 2069-2086. PMID:19419102.
- McCormick MK, Whigham DE, O'Neill JP, Becker JJ, Werner S, Rasmussen HN et al. Abundance and distribution of *Corallorhiza odontorhiza* reflects variations in climate and ectomycorrhizae. *Ecological Monographs* 2009; 79(4): 619-635. <http://dx.doi.org/10.1890/08-0729.1>.
- McCormick MK, Lee Taylor D, Juhaszova K, Burnett RK Jr, Whigham DE, O'Neill JP. Limitations on orchid recruitment: not a simple picture. *Molecular Ecology* 2012; 21(6): 1511-1523. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05468.x>. PMID:22272942
- Neiland MR, Wilcock CC. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 1998; 85(12): 1657-1671. <http://dx.doi.org/10.2307/2446499>. PMID:21680327
- Otero JT, Aragón S, Ackerman JD. Site variation in spatial aggregation and phorophyte preference in *Psychilis monensis* (Orchidaceae). *Biotropica* 2007; 39(2): 227-231. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00258.x>.
- Otero JT, Bayman P, Ackerman JD. Variation in mycorrhizal performance in the epiphytic orchid *Tolumnia variegata*, the potential for natural selection. *Evolutionary Ecology* 2005; 19(1): 29-43. <http://dx.doi.org/10.1007/s10682-004-5441-0>.
- Parra-Tabla V, Vargas CF, Naval C, Calvo LM, Ollerton J. Population status and reproductive success of an endangered epiphytic orchid in a fragmented landscape. *Biotropica* 2011; 43(5): 640-647. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00752.x>.

- Perry GLW. SpPack: spatial point pattern analysis in Excel using Visual Basic for Applications 26 (VBA). *Environmental Modelling & Software* 2004; 19(6): 559-569. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envsoft.2003.07.004>.
- Perry GLW, Miller BP, Enright NJ. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology* 2006; 187(1): 59-82. <http://dx.doi.org/10.1007/s11258-006-9133-4>.
- Phillips RD, Barrett MD, Dixon KW, Hopper SD. Do mycorrhizal symbioses cause rarity in orchids? *Journal of Ecology* 2011; 99(3): 858-869. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01797.x>.
- Rasmussen HN, Rasmussen FN. Orchid mycorrhiza: implications of a mycophagous life cycle. *Oikos* 2009; 118(3): 334-345. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17116.x>.
- Raventós J, Mujica E, Wiegand T, Bonet A. Analyzing the Spatial Structure of *Broughtonia cubensis* (Orchidaceae) Populations in the Dry Forests of Guanahacabibes, Cuba. *Biotropica* 2011; 43(2): 173-182. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00684.x>.
- Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo RN. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society. Linnean Society of London* 2005; 84(1): 1-54. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x>.
- Tremblay RL, Zimmerman JK, Lebrón L, Bayman P, Sastre I, Axelrod F et al. Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. *Biological Conservation* 1998; 85(3): 297-304. [http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00163-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00163-8).
- Velozo HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE; 1991.
- Vieira FA, Fajardo CG, Souza AM, Reis CAF, Carvalho D. Fine-scale genetic dynamics of a dominant neotropical tree in the threatened Brazilian Atlantic Rainforest. *Tree Genetics & Genomes* 2012; 8(6): 1191-1201. <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-012-0506-7>.
- Ward JS, Parker GR, Ferrandino FJ. Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 1996; 83(3): 189-202. [http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127\(96\)03722-X](http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127(96)03722-X).
- Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *American Naturalist* 2007; 170(4): E77-E95. <http://dx.doi.org/10.1086/521240>. PMID:17891727
- Wiegand T, Moloney KA. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 2004; 104: 209-229. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12497.x>.
- Winkler M, Hülber K, Hietz P. Population dynamics of epiphytic orchids in a metapopulation context. *Annals of Botany* 2009; 104(5): 995-1004. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcp188>. PMID:19671576