



# ESTRUTURA DA REDE DE INTERAÇÕES COMENSALÍSTICAS ENTRE BROMÉLIAS E FORÓFITOS EM UMA ÁREA DE MATA ATLÂNTICA NO PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO CONDURU - BA, BRASIL

F.W. Amorim<sup>1,5</sup>

L.C. de Castilho<sup>2</sup>; L.R. Santos<sup>2</sup>; M.F. Daloz<sup>3</sup>; J.A. de Oliveira<sup>2</sup>; T. Fontoura<sup>4</sup>

1-Universidade Estadual de Campinas-UNICAMP, Instituto de Biologia, Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal. 2-Programa de Pós Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Santa Cruz-UESC. 3-Laboratório de Vertebrados, Departamento de Ecologia, IB, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 4-Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz-UESC. 5-Autor para correspondência: amorimfelipe@yahoo.com.br

## INTRODUÇÃO

Pouco se conhece a respeito das relações entre epífitas e forófitos, todavia sabe-se que existem espécies de forófitos que favorecem o estabelecimento de epífitas, ao passo que outras espécies podem ser menos favoráveis (Benzing, 1990; 1995). Raramente são observadas especificidades neste tipo de interação (Tremblay *et al.*, ., 1998), porém em vários casos pode-se notar que há uma preferência de determinadas espécies de epífitas por grupos específicos de forófitos (Steege & Cornelissen, 1989; Migenis & Ackerman, 1993; Benzing, 1995; Mehtreter *et al.*, . 2005; Bergstrom & Carter, 2008).

Alguns padrões de riqueza e diversidade de epífitas podem ser claramente relacionados com determinadas características estruturais dos forófitos, como a arquitetura da copa, a textura da casca, capacidade de retenção de água, diâmetro do caule e presença de componentes alelopáticos (Frei & Dodson, 1972; Benzing, 1990; Castro *et al.*, ., 1999, Callaway *et al.*, ., 2002; Zotz & Andrade, 2002; Mehtreter *et al.*, ., 2005). Estudar as relações ecológicas entre as floras epífitas e arbóreas nos permite entender em parte o padrão de riqueza e abundância de epífitas encontradas nos ecossistemas tropicais. Avaliar tais relações também possibilita melhor compreender como estes ecossistemas se organizam e se estruturam (Fontoura & Reinert *no prelo*, Fontoura *et al.*, ., 2009).

A estrutura das redes de interações entre epífitas e seus forófitos é pouco conhecida e estudada, porém em estudo recente, a estrutura do tipo aninhada foi apontada como padrão emergente neste tipo de meta-comunidade (Burns, 2007). Apesar da observação de aninhamento em uma rede de interações comensalista, o aninhamento é uma propriedade invariante e muito preservada em redes de interações mutualísticas, refletindo mecanismos de coevolução em comunidades biológicas (Jordano *et al.*, ., 2003; Thomp-

son, 2005; Lewinsohn *et al.*, ., 2006). Esta estrutura é caracterizada pela ocorrência de assimetria na rede de interações, na qual existe um grupo de espécies generalistas interagindo umas com as outras, e outro grupo de espécies mais especializadas, que interagem apenas com um subconjunto das espécies mais generalistas e nunca interagem entre si (Bascompte *et al.*, ., 2003; Thompson, 2005).

O aninhamento pode ser observado nos mais diversos tipos de interações mutualísticas, variando desde relações entre planta e seus frugívoros ou planta e seus polinizadores (Jordano *et al.*, ., 2003) a relações entre peixes e seus limpadores em recifes de corais (Guimarães Jr., 2006). Porém, recentemente foi observada a ocorrência deste padrão em outros tipos de interações, que não as mutualísticas, como no caso de epífitas e forófitos, na qual foram observados níveis de aninhamento entre os mais altos já registrados em qualquer outro tipo de interação ecológica (Burns, 2007).

## OBJETIVOS

Dentro deste contexto e de forma a contribuir para o melhor entendimento da organização de meta-comunidades de organismos comensalistas, este trabalho teve como objetivo descrever a estrutura da rede de interações ecológicas entre bromélias e forófitos em uma área de Floresta Ombrófila Densa, Mata Atlântica, no nordeste brasileiro.

## MATERIAL E MÉTODOS

### 3.1 - Área de estudos

O estudo foi desenvolvido em uma área de mata Atlântica no sul do Estado da Bahia, no Parque Estadual da Serra do Conduru (PESC), situado a aproximadamente 13 km do município de Serra Grande-BA, Brasil. O parque ocupa uma área de 9.275 ha, com clima quente e úmido, sem uma

estação seca bem definida (Martini *et al.*, ., 2007). A vegetação é caracterizada como floresta Ombrófila Densa Submontana, com dois estratos bem definidos, o primeiro compreendendo árvores que alcançam até 12 m e o segundo com árvores alcançando até 25 m, com poucos indivíduos emergentes e grande abundância de lianas e epífitas (Jardim, 2003).

### 3.2 - Amostragem da flora de epífitas e forófitos

Para o levantamento das interações entre bromélias e forófitos foram amostradas oito parcelas com dimensão de 10 x 10 m, totalizando 0,08 ha. Em cada parcela foram amostrados todos os forófitos, com diâmetro a altura do peito (DAP)  $\geq$  10 cm, com exceção das árvores desprovidas de bromélias. Para a observação das bromélias diretamente na copa e ramos dos forófitos foram utilizadas técnicas de ascensão vertical ao dossel (modificadas de Perry, 1978, com utilização de cordas de segurança nas ascensões). Árvores de menor porte foram acessadas através da técnica de *proussic* (Perry, 1978).

Para cada forófito acessado foi quantificado o número de agrupamentos de bromélias (designados como “manchas”) e o número de rosetas (unidades individuais) por cada mancha. Como as manchas de bromélias geralmente eram resultado de reprodução vegetativa, nas quais as rosetas presentes estavam ligadas entre si por estolões, assumiu - se cada mancha como um indivíduo modular. Foram coletados ramos dos forófitos e alguns indivíduos das espécies de bromélias (ou parte destes) para a produção de exsiccatas e identificação. Além da produção de exsiccatas foram tiradas fotos das bromélias para o auxílio da identificação. Todas as exsiccatas produzidas foram incluídas no herbário da Universidade Estadual Santa Cruz, Ilhéus (UESC).

### 3.3 - Análises da estrutura da rede de interações

Para investigar a estrutura da rede de interações da meta - comunidade de bromélias e forófitos, ambos os grupos foram identificados ao menor nível taxonômico possível de forma a retratar as interações entre um determinado par de espécies. Seguindo Lewinsohn *et al.*, . (2006), três padrões de estrutura de redes de interações foram testados: gradiente, compartimentalização e aninhamento. A investigação da ocorrência de redes de interações do tipo gradiente ou compartimentalizada foi realizada utilizando - se Análise de Correspondência (CA) (conforme Lewinsohn *et al.*, ., 2006). Este tipo de análise expõe relações recíprocas entre um par de conjuntos de dados de igual interesse (neste caso interações entre bromélias e forófitos), ao invés de utilizar um dos grupos como critério de ordenação para o outro (ter Braak, 1995). Desta forma, o CA pode apresentar estruturas que variam desde gradientes contínuos até blocos de espécies (ter Braak, 1995; Leibold & Mikkelsen, 2002). No caso de ocorrência de gradiente de interações, o CA apresentará uma estrutura gráfica em forma de arco com uma sequência contínua de pares de espécies que se sobrepõem, já em uma estrutura compartimentalizada, o C.A. apresentará agrupamentos de espécies divididas em blocos (ter Braak, 1995; veja Lewinsohn *et al.*, ., 2006 para exemplificações). Na ocorrência de blocos perfeitos de distribuição de espécies, os autovalores de cada eixo do CA atingirão seu valor máximo, igual a 1, indicando a ocorrência de compartimentalização (ter Braak, 1995).

Para investigação de estrutura de redes de interações do tipo aninhada, o nível de aninhamento foi calculado utilizando duas medidas. A primeira foi a temperatura ( $T$ ), medida clássica de aninhamento que avalia o grau de desordem de uma matriz binária (Artmar & Patterson, 1993). Seu valor varia entre  $0^0$  (para uma matriz perfeitamente aninhada) e  $100^0$  (uma matriz perfeitamente não aninhada). Seguindo Bascompte *et al.*, . (2003), o nível de aninhamento  $NT$  foi definido como  $NT = (100 - T / 100)$ , onde valores próximos de 1 indicam alto nível de aninhamento e valores próximos de 0 indicam a ausência de aninhamento. Seguindo Almeida - Neto *et al.*, . (2008), a segunda métrica utilizada foi o *NODF* (*Nestedness metric based on Overlapping and Decreasing Fill*). Esta nova medida de aninhamento é mais conservadora e mais robusta que o  $NT$ , e é baseada no grau de sobreposição e preenchimento entre linhas e colunas pareadas numa matriz de adjacência, sendo menos sensível aos efeitos da forma e tamanho da matriz (para detalhes veja Almeida - Neto *et al.*, ., 2008).

Foram utilizados dois modelos nulos de acordo com Bascompte *et al.*, . (2003) para o cálculo da significância do aninhamento medido tanto pelo  $NT$  quanto pelo *NODF*. O modelo nulo 1 assume que cada par de espécie de bromélia e de forófito aleatoriamente ordenado interage numa probabilidade constante  $P$ , onde  $P$  é a conectância, ou seja, a proporção de interações observada na rede. Portanto, este modelo testa se o valor de aninhamento observado é maior do que o esperado para redes de interações aleatórias com um número similar de interações. Já o modelo nulo 2 testa se o valor de aninhamento observado é maior do que o esperado para redes de interações com heterogeneidade similar de interações entre espécies (para maiores detalhes acerca dos modelos nulos veja Bascompte *et al.*, ., 2003). A rede de interações obtida foi comparada com 1000 replicações geradas para cada modelo nulo. Todas as análises de aninhamento foram realizadas com auxílio do software “ANINHADO” (Guimarães & Guimarães, 2006).

## RESULTADOS

Foram amostrados 74 forófitos distribuídos em 57 espécies, nos quais foram encontradas 28 espécies de bromélias epífitas. As espécies de bromélias mais freqüentes em toda amostra foram *Aechmea turbinocalyx*, *Vriesea psittacina*, *Tillandsia* sp.1, respectivamente. Já as espécies mais abundantes em termos de número de indivíduos (manchas) foram *Aechmea turbinocalyx*, *Vriesea psittacina*, *Canistrum montanum*. As espécies de forófitos foram bem distribuídas entre as famílias, destacando - se Sapotaceae (7 espécies), Fabaceae (5 espécies), Myrtaceae (5 espécies) e Chrisobalanaceae (5 espécies). Entre os forófitos *Manilkara* sp. (Sapotaceae) e *Ecclinusa ramiflora* (Sapotaceae), se destacaram por apresentarem maior riqueza de bromélias epífitas, (nove e sete espécies respectivamente). Esta característica remete principalmente à estrutura e ao porte destes forófitos.

Os resultados da Análise de Correspondência não sugerem a ocorrência de estrutura de redes de interações em gradiente, nem mostram graficamente a formação de blocos isolados

de espécies que interagem entre si, sugerindo uma estrutura do tipo compartimentalizada. Porém, os autovalores observados para os três primeiros eixos desta análise, apresentaram valores altos, 0,82, 0,80 e 0,72 respectivamente. Todavia, a ocorrência destes valores não significou graficamente a formação de blocos de espécies interagindo entre si, e conseqüente estrutura de rede de interações do tipo compartimentalizada. Tais valores estão associados à ocorrência de espécies com uma única interação, que em sua maioria refletem uma insuficiência amostral na área, que é caracterizada por uma riqueza de árvores excepcionalmente elevada (Martini *et al.*, ., 2007).

A rede de interações entre bromélias e forófitos apresentou uma estrutura altamente aninhada, pelas duas métricas utilizadas, com valor de  $NT = 0,92$  e  $NODF = 0,1652$ . Quando este resultado é comparado com os valores obtidos pelos modelos nulos, observa-se que a rede de interações foi significativamente mais aninhada do que o esperado em interações aleatórias (modelo nulo 1,  $P < 0,001$ ) ou pelas diferenças no número de interações entre as espécies (modelo nulo 2,  $P < 0,001$ ). A utilização destes modelos nulos permitiu contrastar a matriz de interações observada com matrizes de interações teóricas geradas aleatoriamente (Bascompte *et al.*, ., 2003), sugerindo que a despeito da pequena amostra analisada neste estudo (apenas 0,8 ha.), o aninhamento emerge como uma estrutura bem definida na rede de interações entre bromélias e forófitos. Isto significa que, assim como observado para redes de interações mutualísticas, existe um grupo de espécies generalistas interagindo umas com as outras, e outro grupo de espécies mais “especializadas”, que só interagem com um subconjunto das espécies mais generalistas. Neste caso, não existem espécies de fato especializadas, mas a ocorrência de espécies com poucos links está associada principalmente ao fator abundância (Guimarães Jr., 2006), uma vez que é baixa a probabilidade de espécies pouco abundantes interagirem casualmente entre si.

Até o momento existem poucos estudos que abordam a estrutura das redes de interações comensalistas, como entre epífitas e forófitos (Burns, 2007). No presente estudo, o nível de aninhamento da rede de interações entre bromélias e forófitos foi altamente significativo, assim como observado por Burns (2007), sugerindo que em interações comensalísticas este padrão também é estruturalmente determinístico e não aleatório.

## CONCLUSÃO

Algumas das espécies apontadas por Martini *et al.*, (2007) como as mais abundantes na área de estudos, como *Ecclinusa ramiflora* (Sapotaceae) e *Manilkara* sp. (Sapotaceae), também estavam entre os membros com as maiores frequências de interações na rede. Desta forma, sugere-se que a estrutura do tipo aninhada aqui observada, apesar de não aleatória, esteja fortemente relacionada à abundância das espécies na área. Isto ocorre pelo fato da frequência de interações entre bromélias e árvores estar associada com a frequência de ocorrência das espécies de ambos os grupos na comunidade.

Agradecimentos: Agradecemos a diretoria do PESC pela permissão para realização das atividades no âmbito da unidade de conservação e aos professores e instrutores do Curso de Ecologia em Dossel UESC/UNICAMP. A FAPESP pela concessão de bolsa ao primeiro autor no âmbito do processo 07/58666 - 3.

## REFERÊNCIAS

- Artmar, W. & Patterson, B. D. 1993. The measure of order and disorder of the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96:373 - 382.
- Almeida - Neto, M., Guimarães, P. R. Jr. & Lewinsohn, T. M. 2007. On nestedness analysis: rethinking matrix temperature and anti - nestedness. *Oikos*, 116:716 - 722.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J. & Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant - animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 312:431 - 433.
- Bergstrom, B. J. & Carter, R. 2008. Host - tree Selection by an Epiphytic Orchid, *Epidendrum magnoliae* Muhl. (Green Fly Orchid), in an Inland Hardwood Hammock in Georgia. *Southeastern Naturalist*, 7:571 - 580.
- Benzing, D. H. 1990. *Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota*. Cambridge University Press, New York, NY. 354 pp.
- Benzing, D. H. 1995. Vascular epiphytes. Pp. 225–254 in Lowman, M. D. & Nadkarni, N. M. (eds.). *Forest canopies*. Academic Press, San Diego, CA.
- Burns, K. C. 2007. Network properties of an epiphyte meta-community. *Journal of Ecology*, 95:1142 - 1151.
- Castro H. J. C., Wolf, J. H. D., García - Franco, J. G. & González - Espinosa, M. 1999. The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 47:763 - 773.
- Callaway, R. M., Reinhart, K. O., Moore, G.W., Moore, D. J. & Pennings, S. C. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species - specific interactions. *Oecologia*, 132:221 - 230.
- Frei, J. K. & Dodson, C. H. 1972. The chemical effect of certain bark substrates on the germination and early growth of epiphytic orchids. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 99:301 - 307.
- Fontoura, T., Rocca, M. A., Schilling, A. C. & Reinert, F. 2009. Epífitas da floresta seca da Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, Sudeste do Brasil: Relações com a comunidade Arbórea. *Rodriguésia*, 60: 171 - 185.
- Fontoura, T. & Reinert, F. No prelo. Habitat utilization and CAM occurrence among epiphytic Bromeliads in a dry Forest from Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*.
- Guimarães, P. R. & Guimarães, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*, 21, 1512–1513.
- Guimarães Jr, P. R. 2006. Estrutura das redes de interações mutualísticas. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Brasil

- Jardim, J. G. 2003. Uma caracterização parcial da vegetação da região sul da Bahia, Brasil. In: Prado PI, Landau EC, Moura RT, Pinto LPS, Fonseca GAB, Alger K (eds) Corredor de Biodiversidade da Mata Atlântica do sul da Bahia. CD - ROM. IESB/ CI/ CABS/ UFMG/ UNICAMP, Ilhéus.
- Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant animal interactions. *Ecology Letters*, 6:69 - 81.
- Leibold, M. A. and Mikkelsen, G. M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta - community structure. *Oikos*: 97: 237 - 250.
- Lewinsohn, T. M., Prado, P. I., Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J. M. 2006. Structure in plant - animal interaction assemblages. *Oikos*, 113:174 - 184.
- Martini, A. M. Z., Fiaschi, P., Amorim, A. M. & Paixão, J. L. da. 2007. A hot - point within a hot - spot: a high diversity site in Brazil's Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 16:3111 - 3128.
- Migenis, L. E. & Ackerman, J. D. 1993. Orchid - phorophyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, 9:231 - 240.
- Mehlreter, K., Flores - Palacios, A., García - Franco, J. G. 2005. Host preferences of low - trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 21:651 - 660.
- Steege, H. & Cornelissen, J. H. C. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest in Guyana. *Biotropica*, 21:331 - 339.
- Perry, D. R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica*, 10:155 - 157.
- ter Braak, C. J. F. 1995. Ordination. In: Jongman, R.H.G., ter Braak, C.J.F., van Tongeren, O.F.R. (Eds.) *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University
- Tremblay, R. L., Zimmerman, J. K., Lebrón, L., Bayman, P., Sastre, I., Axelrod, F., Alers - García, J., 1998. Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. *Biological Conservation*, 85:297-304.
- Thompson, J. N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Zotz, G. & Andrade, J. L. 2002. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. Pp. 271-296 in Guariguata, M. R. & Kattan, G. H. (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Ediciones LUR, Cartago, Costa Rica.