

# Fenologia reprodutiva e distribuição espacial de *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl. (Orchidaceae) em Cerrado do município de Mogi Guaçu, São Paulo, Brasil

Thiago de Souza-Leal<sup>1</sup> & Cristiano Pedroso-de-Moraes<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Departamento de Botânica. Avenida 24 A, 1515 – Jd. Bela Vista, Rio Claro, CEP 13506-900, São Paulo, Brasil. tsleal@rc.unesp.br

<sup>2</sup> Centro Universitário Herminio Ometto, Av. Dr. Maximiliano Baruto, 500, Jd. Universitário, Araras, CEP 13607-339, São Paulo, Brasil.

Recebido em 23.IV.2013. Aceito em 10.X.2014

---

RESUMO – *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl. uma orquídea invasora, foi analisada quanto a sua fenologia reprodutiva e distribuição espacial, e teve verificada a correlação entre as abundâncias de indivíduos maduros e imaturos e destes com padrões microclimáticos em área de Cerrado de Mogi Guaçu, São Paulo, Brasil. Para a fenologia reprodutiva foram acompanhadas 100 plantas e o padrão de distribuição foi identificado pelo Índice de Morisita (IM) e pela Razão Variância/Média ® em 20 parcelas de 20x10 m, posteriormente reduzidas para 10x10 m. A fenologia apresentou sazonalidade, com floração de novembro a fevereiro, frutificação de fevereiro a junho e deiscência de junho a julho. Indivíduos maduros e imaturos apresentaram agregação e se mostraram correlacionados entre si, indicando dependência entre os estádios ontogenéticos. A luminosidade foi o fator microclimático preponderante na alocação das plantas ao longo das parcelas. A sazonalidade climática e intensidade de perturbações antrópicas parecem ser mais importantes para o estabelecimento da espécie que o microclima.

Palavras-chave: orquídea invasora, savana tropical

ABSTRACT – **Reproductive phenology and spatial distribution of *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl. (Orchidaceae) in Cerrado of Mogi Guaçu, São Paulo, Brazil.** *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl., an invasive orchid, was analyzed as to its reproductive phenology and spatial distribution, correlation between abundance of mature and immature individuals, and verifying these with microclimate patterns in the *Cerrado* (savanna-like vegetation) of Mogi Guaçu, São Paulo State, Brazil. For the reproductive phenology 100 plants were followed and the distribution pattern was identified by the Morisita Index (MI) and the Variance Ratio/Average ® in 20 plots of 20x10m, reduced to 10x10m afterwards. The phenology presented seasonality, with flowering from November to February, fructification from February to June, and dehiscence from June to July. Mature and immature individuals aggregated and correlated to each other, indicating dependence between the ontogenetic stages. The luminosity was the preponderant microclimatic factor in the allocation of plants. Seasonal climatic changes and intensity of anthropogenic disturbances seem to be more important for the establishment of the species than microclimate.

Key Words: alien orchid, tropical Savanna

---

## INTRODUÇÃO

A família Orchidaceae é a terceira mais representativa do Cerrado, com 491 espécies distribuídas em 91 gêneros (Mendonça *et al.* 2008) e é, relativamente, pouco estudada neste Domínio, sendo relatados somente trabalhos de levantamento florístico (Pedralli *et al.* 1997, Proença *et al.* 2000, 2001, Batista & Bianchetti 2003, Batista *et al.* 2005, Ferreira *et al.* 2010, Pedroso-de-Moraes *et al.* 2010, Schuster *et al.* 2010). Possuem, em sua maioria, nichos muito especializados, o que as torna sensíveis a interferências ambientais locais (Newman *et al.* 2007). Porém, existem espécies capazes de se adaptar a diversos ambientes, inclusive áreas perturbadas, sendo muitas vezes consideradas invasoras (Ackerman 2007). Entre estas se destacam algumas espécies terrícolas, como *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl., espécie humícola alvo do presente estudo, que tem origem na África e foi introduzida no Brasil (Stern 1988) e Ilhas Guadalupe (Feldmann & Barré 2001), espalhando-se pela Colômbia, Venezuela e América Central, chegando até a Flórida (Stern, 1988).

O sistema reprodutivo é o principal fator para o sucesso de orquídeas invasoras no ambiente, variando de apomixia e autogamia a polinização cruzada obrigatória, obtida com sistemas de polinização por enganação (Ackerman 2007). *Oeceoclades maculata*, por exemplo, é polinizada de maneira passiva, onde, por intermédio de gotas chuva, as polínias se deslocam, e, por meio da torção do estipe, entram em contato com o estigma (Aguiar *et al.* 2012). Na ausência da chuva, a autopolinização acontece via torção do estipe devido ao dessecamento (González-Díaz & Ackerman 1988).

O conhecimento da biologia reprodutiva dessas plantas no ambiente é crucial para um melhor entendimento de seu potencial de invasão e distribuição (Recart *et al.* 2013). Para tanto, a realização de estudos fenológicos representa uma importante ferramenta, uma vez que reúne informações sobre fatores bióticos e abióticos que refletem o estabelecimento e o período de crescimento e reprodução das espécies (Morellato & Leitão-Filho 1996). Outra metodologia útil é a determinação do padrão de distribuição espacial, que reflete o nível de adaptabilidade da espécie no ambiente, pois condições ideais para sobrevivência são necessárias para que haja a ocupação e colonização de uma área (Ridley 2006). Esse padrão é influenciado por fatores bióticos e abióticos (Durigan *et al.* 2000, Lima-

Ribeiro 2008), tais como competição, dispersão de sementes, agentes polinizadores, ação antrópica, luminosidade, umidade, características edáficas, estresse hídrico e altitude (Leite 2001, Hay *et al.* 2000, Chung *et al.* 2004). Todavia, tem sido analisado sem levar em consideração os fatores microclimáticos (Budke *et al.* 2004, Krahl *et al.* 2009, 2010, Dubbern *et al.* 2013).

Diante do exposto, é possível notar que orquídeas invasoras possuem potencial condição de bioindicadora de ambientes perturbados devido a sua facilidade de adaptação e de colonização desses locais (Dubbern *et al.* 2013), sendo que sua presença pode acarretar em redução da população de orquídeas nativas, uma vez que são melhores competidoras (Cohen & Ackerman 2009, Recart *et al.* 2013). Com isso trabalhos envolvendo fenologia e distribuição espacial e relacionando-as com fatores abióticos podem contribuir na compreensão dos mecanismos de dinâmica populacional dessas plantas, fornecendo subsídios para o manejo dessas populações e previsão de áreas mais susceptíveis à invasão, ou seja, que possuem condições ideais para o estabelecimento dessas espécies.

O presente estudo teve por objetivo determinar os padrões da fenologia reprodutiva e da distribuição espacial, e verificar se há correlação entre a distribuição de indivíduos maduros e imaturos de uma população de *Oeceoclades maculata* e desses com os padrões microclimáticos em área urbana de Cerrado presente no Parque Municipal José Lopes de Azevedo, município de Mogi Guaçu, São Paulo, Brasil.

## MATERIAL E MÉTODOS

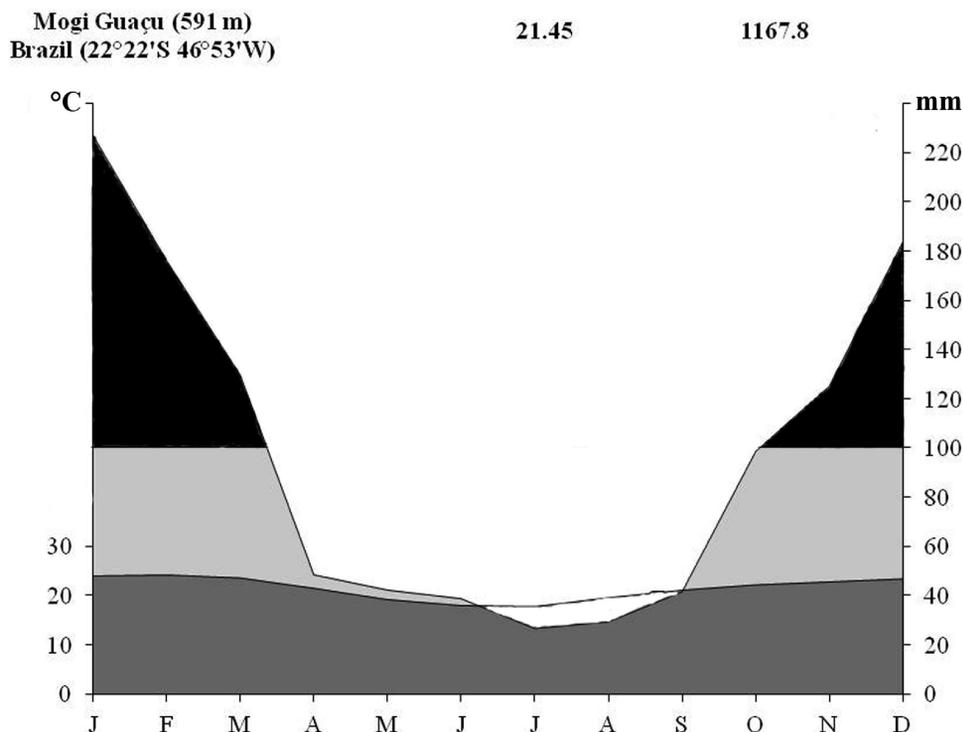
### Área de Estudo

O trabalho foi desenvolvido de outubro de 2009 a março de 2012 em um fragmento de Cerrado que ocupa aproximadamente 20 ha na margem norte do rio Mogi Guaçu, sob as coordenadas 22°22'27"S e 46°54'4"O, município de Mogi Guaçu, São Paulo, Brasil. O clima do município, segundo a classificação climática de Köppen (1948), é do tipo Cwa, clima temperado úmido com inverno seco e verão quente, onde chuvas não ultrapassam 30 mm durante o mês mais seco (julho) e a temperatura do mês mais quente (fevereiro) oscila entre 19°C e 30°C, com a estação seca se estendendo de abril a setembro e a estação chuvosa de outubro a março (Fig. 1). O solo é do tipo latossolo vermelho-amarelo, álico a moderado,

textura argilosa, relevo aplainado ou suave-ondulado (De Vuono *et al.* 1982).

A vegetação da área é densa e tem porte médio a alto (6-15 m), inserindo-se em fisionomia de Cerrado *stricto sensu*, sendo o dossel formado principalmente por exemplares de *Anadenanthera peregrina* var. *falcata* (L.) Speg. (Fabaceae), *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae), *Vochysia tucanorum* Mart. (Vochysiaceae) e *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. (Annonaceae), no qual a luz penetra e chega ao

solo. No sub-bosque foi constante a presença de exemplares de *Philodendron* spp. (Araceae) ocupando as áreas mais sombreadas sob as árvores, sendo que *O. maculata* aparecia nos locais onde esses não dominavam. Com relação à conservação, a área nunca foi derrubada e se encontra sob o *status* de preservação permanente a cerca de 20 anos, todavia, devido à proximidade com a zona urbana, inclusive com um dos limites margeado por uma rodovia, recebe influência antrópica constante.



**Fig. 1.** Diagrama climático do município de Mogi Guaçu, São Paulo, Brasil, entre os anos de 1980 a 2010. Fonte: CEPAGRI (2013).

## Fenologia Reprodutiva

Para o acompanhamento fenológico foram marcados 100 indivíduos da população de *O. maculata*. As observações foram mensais (Frankie *et al.* 1974, Fournier & Charpantier 1975) no período de outubro de 2009 a setembro de 2011, sendo registrados os dados referentes à floração, frutificação e deiscência. Na floração foram considerados tanto os botões florais quanto as flores em antese, a frutificação incluiu frutos imaturos (coloração esverdeada) e maduros (coloração amarelada a marrom) e a deiscência foi identificada pela presença de fendas

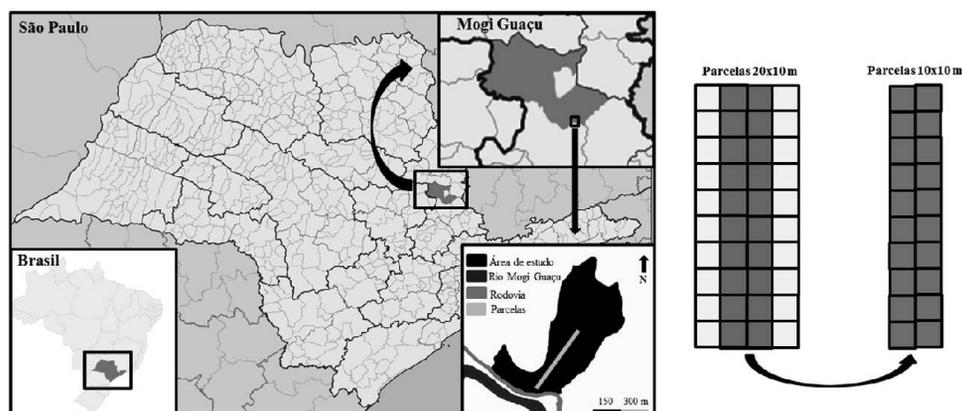
laterais nas cápsulas, que permitiam a dispersão das sementes. A intensidade dos eventos fenológicos foi estimada individualmente pelo método proposto por Fournier (1974), tendo-se por referência a raque floral de cada espécime e nela sendo observada a proporção de flores e frutos, a partir da qual se obteve o percentual de intensidade de cada fenofase. As fenofases foram também avaliadas pelo índice de atividade (% de indivíduos), o qual constata a presença/ausência do evento de modo individual, mas, em nível populacional, torna-se um método de caráter quantitativo, indicando a porcentagem de indivíduos da população que está manifestando a

fenofase (Bencke & Morellato 2002). Os fenogramas foram construídos segundo proposta de Bencke & Morellato (2002).

Por meio de consultas ao CEPAGRI (Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura – UNICAMP), foram obtidos dados climáticos da área durante o período de estudo, os quais foram utilizados para o cálculo das médias mensais referentes à temperatura e ao fotoperíodo e da pluviosidade mensal acumulada. As relações entre a fenologia reprodutiva (percentual de intensidade de Fournier) e as variáveis climáticas foram obtidas através de correlações de Spearman ( $r_s$ ) (Zar 1996). Como referência da intensidade dos coeficientes de correlação, foram considerados de baixa intensidade valores de  $r_s$  entre 0,30 e 0,40 (tanto positivo quanto negativo) e de alta intensidade valores  $r_s > 0,40$  (tanto positivo quanto negativo) (adaptado de Brun *et al.*, 2007).

## Distribuição espacial

O senso populacional de *O. maculata* ocorreu de novembro de 2011 a março de 2012. A coleta de dados foi realizada por meio da demarcação de 20 parcelas contíguas de mesmo tamanho e formato (Greigh-Smith 1964), sendo utilizadas parcelas de 20x10 m (Clements 1929) com o maior comprimento paralelo ao Rio Mogi Guaçu, totalizando 4000 m<sup>2</sup> de área de estudo. Tal configuração foi escolhida a fim de contemplar um gradiente ambiental, sobretudo no que diz respeito à umidade, que é maior quanto mais próxima é a parcela do corpo d'água. A fim de confirmar os padrões estudados, as parcelas tiveram a sua área reduzida para 100 m<sup>2</sup> (10x10 m) (Budke *et al.* 2004), uma vez que o tamanho e a distribuição das parcelas podem influenciar no resultado (Lima-Ribeiro & Prado 2006). Para tanto, as parcelas originais (20x10) tiveram seu maior comprimento reduzido pela metade, permanecendo contíguas (Fig. 2).



**Fig. 2.** À esquerda, mapa temático com a localização da área de estudo. À direita, esquema de alocação e redução do tamanho das parcelas.

Em cinco pontos diferentes de cada parcela de 200 m<sup>2</sup> (quatro vértices e meio) foram obtidos os dados referentes à intensidade luminosa (Luxímetro Instrutherm, modelo: LD-300) temperatura e umidade relativa do ar (Termohigrometro Instrutemp, modelo: ITHT-2200), e a partir da média desses foi calculada a correlação de Spearman ( $r_s$ ) (Zar 1996) entre tais fatores e a abundância de indivíduos nas parcelas.

Para a classificação segundo a fase ontogenética, foram considerados maduros os indivíduos que apresentavam inflorescência durante o período de observação, realizado na época de floração da espécie. Na categoria imaturos foram incluídos

os demais indivíduos (Budke *et al.* 2004), que não apresentaram qualquer indicio de atividade reprodutiva, tão pouco, cicatrizes relativas à produção de raques florais em anos anteriores (Dubbern *et al.* 2013). A identificação do padrão de distribuição espacial ocorreu pela utilização do Índice de Morisita (IM) e da Razão Variância/Média (R) (Budke *et al.* 2004). Os valores de IM e R iguais a 1 indicam distribuição regular. Os valores menores que 1 indicam a inexistência de agrupamento e valores maiores que 1 indicam agrupamento (Lima-Ribeiro & Prado 2006). A significância estatística da distribuição dos indivíduos foi inferida pelo teste de  $\chi^2$  para um dado número de graus de liberdade

(gl), e a nível de significância, desejados (Budke *et al.* 2004). Para gl ( $n-1 = 20-1$ ), o valor crítico de referência é 43,82 com  $\alpha = 0.005$  (Ayres *et al.* 2007). Para verificar a existência de correlação entre as distribuições de maduros e imaturos e destas com as variáveis microclimáticas utilizamos o coeficiente de correlação de Spearman ( $r_s$ ) (Zar 1996).

Exemplar testemunha da espécie foi depositado no Herbário Rio Clarence (HRCB), do Instituto de Biociências de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, sob o número 45347.

## RESULTADOS

*Oeceoclades maculata* é uma espécie humícola de porte herbáceo dotada de raízes curtas e pouco tuberizadas. Os pseudobulbos são verdes e as folhas possuem lâmina verde-clara pintalgada de verde-escuro. A inflorescência é

racemosa com 5-15 flores. As pétalas e sépalas são branco-esverdeadas. O labelo é trilobado e apresenta dois calos na base, fauce rosada e centro e bordas de cor branca. Os frutos maduros são amarelados, perianto persistente e as sementes, de 200 a 800 por fruto, têm aspecto farináceo e são dispersas pelo vento.

## Fenologia Reprodutiva

A fenologia reprodutiva de *O. maculata* durou oito meses, de novembro a julho. Entre as fenofases observadas, a floração se estendeu por quatro meses, a frutificação por cinco e a deiscência dos frutos por dois. Apesar de apresentarem sazonalidade, como pode ser visto pelos índices de atividade nos dois anos de estudo, a intensidade de todas as fenofases avaliadas foi maior em 2010 que em 2011, enquanto a porcentagem de indivíduos pouco variou (Fig. 3).

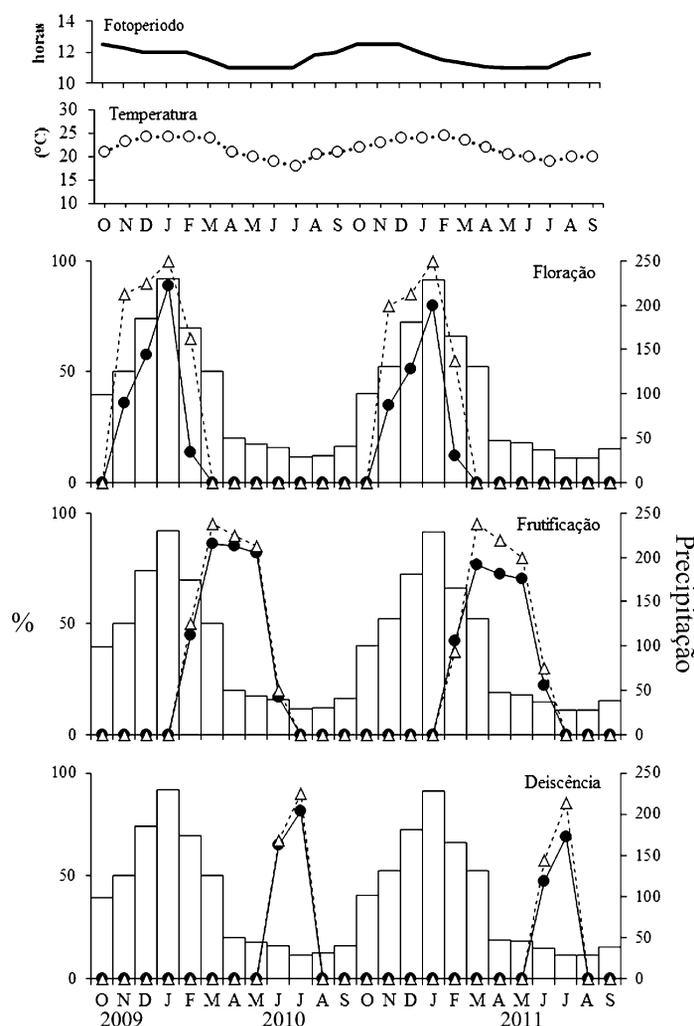


Fig. 3. Dados climáticos e percentual de atividade ( $- \Delta -$ ) e de intensidade de Fournier ( $-- \bullet --$ ) para as fenofases reprodutivas de *Oeceoclades maculata* no período de Outubro/2009 a Setembro/2011 em área ribeirinha de Cerrado *stricto sensu* em Mogi Guaçu, São Paulo, Brasil.

A floração foi sazonal, observada na estação úmida, estendendo-se de novembro a fevereiro, os quatro meses com as maiores temperaturas e os maiores índices de pluviosidade da área de estudo (Fig. 3), sendo que tais fatores climáticos se mostraram correlacionados positivamente com esta fenofase, apresentando intensidade alta (Tab.

1). Os picos de intensidade e atividade da floração ocorreram durante o mês de janeiro (88,5% em 2010 e 80% em 2011), o mais chuvoso. O início da floração, durante o mês de novembro, coincide com o aumento do fotoperíodo, de outubro a dezembro (Fig. 3), fator climático que mostrou correlação positiva de intensidade alta com a floração (Tab. 1).

**Tabela 1.** Correlação de Spearman ( $r_s$ ) dos índices de intensidade de Fournier das diferentes fenofases de *Oeceoclades maculata* e as variáveis climáticas (fotoperíodo, temperatura e precipitação) no período de outubro/2009 a setembro/2011. n/s = não significativo.

| Fenofase     | Variável Climática | $r_s$   | p      | N  |
|--------------|--------------------|---------|--------|----|
| Floração     | Fotoperíodo        | 0.5711  | 0.0035 | 24 |
|              | Temperatura        | 0.7304  | 0.0000 | 24 |
|              | Pluviosidade       | 0.8125  | 0.0000 | 24 |
| Frutificação | Fotoperíodo        | -0.6087 | 0.0016 | 24 |
|              | Temperatura        | -0.8617 | 0.0000 | 24 |
|              | Pluviosidade       | 0.0371  | n/s    | 24 |
| Deiscência   | Fotoperíodo        | -0.5569 | 0.0047 | 24 |
|              | Temperatura        | -0.6265 | 0.0010 | 24 |
|              | Pluviosidade       | -0.5404 | 0.0064 | 24 |

As cápsulas imaturas apareceram em fevereiro e março, amadurecendo de abril a junho, na transição da estação chuvosa para a seca. O pico da frutificação coincidiu com o fim da época de floração e ocorreu durante o mês de março (86,25% em 2010 e 76,5% em 2011) (Fig. 3). Tal fenofase apresentou coeficiente de correlação negativo de intensidade alta com fotoperíodo e temperatura (Tab. 1).

Os frutos começaram a liberar suas sementes em junho, atingindo o pico de intensidade e atividade em julho (81,25 em 2010 e 68,75% em 2011). Essa fenofase ocorreu durante a estação mais seca do ano, caracterizada pela menor pluviosidade acumulada, menores temperaturas e fotoperíodos mais curtos (Fig. 3), o que culminou em correlações negativas de intensidade alta com todos os fatores climáticos avaliados (Tab. 1). A deiscência dos frutos iniciou-se três meses após o aparecimento dessas estruturas,

sendo os picos dessas fenofases também separados por um espaço de tempo de três meses (Fig. 3).

### Distribuição espacial

Nas parcelas de 200 m<sup>2</sup>, foram encontrados 221 indivíduos imaturos e 439 maduros, totalizando uma população amostral de 660 indivíduos (Tab. 2). Tanto para imaturos quanto para maduros, a variação do número de plantas entre as parcelas foi grande, sendo que o número de imaturos variou de 0 a 82 e o número de maduros variou de 0 a 123 indivíduos. Tal abundância e variância resultaram em padrão de distribuição agregado para ambas as fases ontogenéticas. As plantas classificadas como imaturas obtiveram IM = 52.77 e R = 7.42. As plantas maduras apresentaram IM = 67.47 e R = 5.61. Tais valores se mostram significativos estatisticamente de acordo com o teste de  $\chi^2$  (Ayres *et al.* 2007).

**Tabela 2.** Número de indivíduos maduros e imaturos de *Oeceoclades maculata* encontrados nas parcelas alocadas em área ribeirinha de Cerrado *strictu sensu* em Mogi Guaçu, São Paulo, Brasil.  $\chi^2$  = valor crítico obtido pelo teste de qui quadrado, p = significância do teste de qui quadrado.

| Parcelas                       | 1  | 2  | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17  | 18 | 19 | 20 | $\chi^2$ | p       |
|--------------------------------|----|----|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|----------|---------|
| Parcelas de 200 m <sup>2</sup> |    |    |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |     |    |    |    |          |         |
| Imaturos                       | 9  | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0  | 5  | 82 | 3  | 0  | 0  | 35 | 73  | 0  | 0  | 0  | 1002,801 | <0,0001 |
| Maturos                        | 50 | 28 | 0 | 0 | 3 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0  | 22 | 95 | 15 | 0  | 0  | 98 | 123 | 0  | 0  | 0  | 1282,048 | <0,0001 |
| Parcelas de 100 m <sup>2</sup> |    |    |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |     |    |    |    |          |         |
| Imaturos                       | 5  | 6  | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0  | 3  | 41 | 2  | 0  | 0  | 18 | 37  | 0  | 0  | 0  | 491,614  | <0,0001 |
| Maturos                        | 25 | 14 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0  | 11 | 48 | 8  | 0  | 0  | 49 | 62  | 0  | 0  | 0  | 639,622  | <0,0001 |

Quando a área da parcela foi reduzida, observou-se um total de 331 indivíduos, sendo 111 imaturos e 220 maduros, também apresentando uma variação considerável da abundância dentro das parcelas, uma vez que o número de espécimes imaturos variou de 0 a 41 e o de maduros de 0 a 62 espécimes por parcela (Tab. 3). A alteração nos valores calculados é mais proeminente para o Índice de Morisita, pois, para indivíduos imaturos o IM = 25.87 e a R = 7.42 e, para maduros, temos IM = 33.66 e R = 5.60. Tais valores indicam que, tal como para as parcelas de 200 m<sup>2</sup>, nas parcelas de 100 m<sup>2</sup> as plantas apresentam padrão de distribuição agregado.

O índice de correlação de Spearman obtido entre os indivíduos imaturos e maduros para as parcelas de 200 m<sup>2</sup> foi de 0.9386 (p < 0.0001) e para as parcelas de 100 m<sup>2</sup> foi de 0.9330 (p < 0.0001), demonstrando que há forte relação entre as densidades populacionais das fases ontogenéticas investigadas. Em relação aos fatores abióticos investigados, umidade relativa do ar e temperatura não se correlacionaram significativamente com a distribuição de *Oeceoclades maculata* (p > 0.05). A intensidade luminosa, por sua vez, obteve relação significativa com a distribuição ao longo das parcelas, para a abundância de imaturos – rs = 0.5209 (p = 0,0185), maduros – rs = 0.4263 (p = 0,05) e total – rs = 0.4325 (p = 0,05), indicando correlação de intensidade alta nos três casos (Brun *et al.*, 2007). Dessa forma, a luminosidade foi o fator microclimático preponderante na distribuição da abundância de indivíduos dentro das parcelas.

## DISCUSSÃO

*Oeceoclades maculata* é africana, nativa das florestas tropicais e savanas da região central e da ilha de Madagascar (Kolanowska 2013). Pode ser terrestre e epífita, sendo mais abundante em áreas com níveis de perturbação moderado

(Cohen & Ackerman 2009). Ocupa desde regiões mais secas até florestas úmidas e super-úmidas (Kolanowska 2013). No Brasil, aparece em diversas fitofisionomias, com condições climáticas variadas, como a Mata Estacional Semidecidual (Pansarin & Pansarin 2008), o Cerrado (Batista & Bianchetti 2003) e a Caatinga (Araújo *et al.* 2005). Ferreira *et al.* (2010), em levantamento realizado na região central de São Paulo, catalogaram *Oeceoclades maculata* em todas as fitofisionomias estudadas. Para Mogi Guaçu, a espécie foi registrada em área de intensa atividade antrópica (Pedroso-de-Moraes *et al.* 2010), aparecendo também em Mogi Mirim, município limítrofe, em área natural remanescente (Schuster *et al.* 2010).

### Fenologia Reprodutiva

Vegetações sujeitas a climas sazonais, tal como o Cerrado, apresentam maior periodicidade e sincronismo no surgimento de folhas, flores e frutos, sendo a alternância das estações seca e úmida a principal responsável pelo desencadeamento das fenofases (Morellato & Leitão-Filho 1996, Morellato *et al.* 2000, Camargo *et al.* 2011). Tal influência foi observada sobre a fenologia reprodutiva de *O. maculata*, que apresentou periodicidade, como constatado pela análise do período de ocorrência e duração dos picos de cada fenofase (Fig. 3). Em relação a climas não sazonais, não há relatos de ocorrência dessa espécie em locais sujeitos a tais condições, sendo a sazonalidade da temperatura o principal fator limitante de sua distribuição e expansão (Kolanowska 2013).

A floração observada para *O. maculata* é do tipo “anual” e a duração dessa fenofase é classificada como “anual-intermediária” (*sensu* Newstrom *et al.* 1994). O mês que precede esse evento e os dois iniciais são aqueles com fotoperíodo mais longo (Fig.

3), os quais propiciam mais horas de luz ao longo do dia, intensificando a fotossíntese (Larcher 2000). Tal fator, associado à alta disponibilidade hídrica do período, possibilita que a planta acumule reservas, que serão usadas para a floração e posteriormente, frutificação (Sahagun-Godinez 1996).

A ocorrência dessa fenofase durante o período chuvoso é padrão para as orquídeas terrestres tropicais (Sahagun-Godinez 1996, Marcusso *et al.* 2012), sendo que seu desencadeamento acompanha a curva de precipitação, como resposta a sazonalidade do clima (Sahagun-Godinez 1996). Porém, para *O. maculata*, tal fator torna-se de suma importância devido aos mecanismos de autopolinização desta espécie (Aguiar *et al.* 2012). Isso, aliado à alta intensidade e atividade observadas para floração (Fig. 3), apesar de levar a redução na variabilidade genética da espécie (Ueno 2013), compreende uma vantagem derivacional no que diz respeito à colonização e estabelecimento no ambiente, uma vez que gera grande quantidade de frutos, sementes e, possivelmente, novas plantas.

No Brasil, esta relação entre a chuva e a floração de *O. maculata* foi observada por Aguiar *et al.* (2012). Ainda, González-Díaz & Ackerman (1988), estudando tal planta em Porto Rico, onde o período chuvoso ocorre de Agosto a Novembro, notaram que as flores apareciam em sincronia com a época das chuvas. Tais fatos demonstram a plasticidade fenotípica dessa espécie, reforçando a condição de espécie invasora (Ackerman 2007, Cohen & Ackerman 2009).

As porcentagens de atividade e intensidade da frutificação são elevadas, pois os níveis apresentados pelas orquídeas oscilam entre 16% e 52% (Patt *et al.* 1989). Essa produção de frutos resulta da eficiente polinização da espécie, sobretudo durante as frequentes chuvas de janeiro (Fig. 3). A precipitação incrementa grandemente a produção de frutos em orquídeas ombrogâmicas, tal como observado por Fan *et al.* (2012) para a *Acampe rigida* e por González-Díaz & Ackerman (1988) para *O. maculata*.

Vale ressaltar que, de acordo com Neiland & Wilcock (1998), as orquídeas tropicais apresentam baixa frutificação, sobretudo em decorrência da falta de polinizadores eficientes, pois muitos visitantes florais se restringem a pilhar o néctar. Segundo os mesmos autores, para plantas de regiões temperadas essa taxa costuma ser alta, alcançando valores superiores a 50%, resultada da frequente autogamia presente em muitas orquídeas desses locais.

Quando se tem em vista estratégias que visem conter o avanço da espécie, a melhor época para intervenção parece ser o período de frutificação, sendo possível evitar que as sementes sejam lançadas ao ambiente, e, com isso, que haja recrutamento de novas plântulas.

Os frutos levaram em torno de três meses para atingir a maturação e se abrirem, sendo que tal evento ocorreu durante a estação seca (Fig. 3). Esse período é caracterizado pela baixa precipitação e maior intensidade de ventos, fatores que facilitam a dispersão de suas sementes, uma vez que tais estruturas são diminutas nas espécies pertencentes à família Orchidaceae e dependem do vento para serem propagadas (Pridgeon *et al.* 1999, 2009).

Morellato & Leitão-Filho (1996) estudando lianas na região de Campinas, estado de São Paulo, observaram que tais plantas também abrem os frutos durante a estação seca. Os autores, assim como no presente estudo, atribuíram tal fenômeno a melhor dispersão das sementes propiciada pela maior intensidade dos ventos e baixa pluviosidade desse período, uma vez que, essas plantas, tal como as orquídeas, são anemocóricas.

### Distribuição espacial

Padrão de distribuição espacial agregado é o mais comum entre os vegetais (Hay *et al.* 2000, Lima-Ribeiro & Prado 2006) e já foi observado para maduros e imaturos de *Oeceoclades maculata* em área de Restinga localizada na cidade Vila Velha/ES (Krahl *et al.* 2009) e em fragmento de floresta estacional semidecidual de Cordeirópolis/SP (Dubbern *et al.* 2013). Algumas espécies de orquídeas terrestres brasileiras também se mostram com distribuição agregada, são elas: *Mesadenella cuspidata* (Lindl.) Garay em Mata Ribeirinha de Santa Maria/RS (Budke *et al.* 2004) e *Eltroplectris triloba* (Lindl.) Pabst em Restinga de Vila Velha/ES (Krahl *et al.* 2010).

As características das sementes das orquídeas são fator determinante no padrão de distribuição agregado encontrado para as espécies e locais investigados no Brasil (Budke *et al.* 2004, Krahl *et al.* 2009, 2010, Dubbern *et al.* 2013). Nesse sentido, Nathan & Muller-Landau (2000) afirmam que a maneira como as sementes de uma dada espécie são dispersas define o padrão espacial da mesma, sendo que para as orquídeas, que são plantas anemocóricas, o esperado seria um padrão de distribuição aleatório (Chung *et al.* 2004). Todavia, a alocação das

sementes em sítios favoráveis tem se mostrado como o fator mais influente na distribuição (Chung *et al.* 2004, Münzbergová & Herben 2005, Jacquemyn *et al.* 2007, Jersaková & Malinová 2007, Phillips *et al.* 2011).

Para as Orchidaceae, o sucesso na germinação depende da presença de fungos micorrízicos responsáveis pela nutrição do embrião nas fases iniciais (Rasmussen 2002). Com isso, a relação orquídea/fungo leva a criação de sítios com condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento de ambos (Batty *et al.* 2001, Ettema & Wardle 2002, Diez 2007, Phillips *et al.* 2011), onde, embora os micorrizos sejam suscetíveis à distribuição independente das orquídeas (Feuerherdt *et al.* 2005), as maiores abundâncias são normalmente encontradas perto de plantas adultas (Batty *et al.* 2001, Otero *et al.* 2004, Diez 2007), conduzindo a um padrão agregado (Rasmussen 2002).

A competição intra-específica e a dispersão das sementes, que tendem a cair em maior quantidade próxima as plantas-mãe, também contribuem para a formação de guildas de plantas (Souza & Silva 2006, Otero *et al.* 2007), observadas no presente estudo pela presença de três blocos: parcelas 1 e 2, parcelas 11, 12 e 13 e parcelas 15 e 16 (Tab. 2). A presença dessas manchas no ambiente indica que a espécie tem padrão de distribuição agregado, o qual, segundo Lima-Ribeiro (2008), ocorre quando, em parcelas semelhantes, o número de indivíduos varia fortemente de uma parcela a outra, a ponto de formar conjuntos de parcelas de acordo com a densidade de indivíduos.

Correlações positivas entre dois estádios ontogenéticos indicam que a variação da densidade de indivíduos maduros ocasiona aumento ou diminuição na densidade de indivíduos imaturos, ou seja, populações dependentes da densidade, o que pode influenciar na distribuição espacial da espécie (Hutchings 1997), o que foi evidenciado pelos altos índices de correlação, superiores a 0,9, obtidos para os dois tamanhos de parcela estudados e pela dependência dos imaturos em relação aos maduros, pois plantas imaturas só apareceram em parcelas com abundância de plantas maduras (Tab. 3). Essa forte relação entre os estádios ontogenéticos já foi observado para *M. cuspidata* (Budke *et al.* 2004), outra orquídea terrestre brasileira e é esperada, pois as maiores abundâncias do fungo, necessário a germinação, estão próximas as plantas mais velhas, o que é importante pois garante maior aproveitamento das sementes produzidas e, conseqüentemente,

maior sucesso na colonização do ambiente (Batty *et al.* 2001, Otero *et al.* 2004, Diez 2007).

A quantidade de luz incidente é uma das mais importantes variáveis para o desenvolvimento de orquídeas (Moraes & Almeida 2004) e seu efeito sobre a distribuição espacial dessas plantas foi observado para as espécies *Encyclia mapueræ* (Hub.) Brade & Pabst e *Epidendrum huebneri* Schltr na Floresta Amazônica (Salvestrini 2002). No presente estudo, a luminosidade foi preponderante na distribuição da espécie estudada, como indicado pela correlação encontrada tanto para a abundância total quanto para a abundância de maduros e imaturos. A importância da luminosidade remete, novamente, a relação orquídea/fungo, uma vez que Moratelli *et al.* (2007), estudando o comportamento de colonização de micorrizos sob diferentes luminosidades, notaram que estes fungos apresentam maior eficiência quando expostos a altas intensidades luminosas, caracterizadas por leituras iguais ou superiores a  $600 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , como nas parcelas com maior abundância de *O. maculata*. Vale ressaltar que *O. maculata* é classificada como umbrófila (Menini-Neto *et al.* 2004, Ackerman 2007).

Uma orquídea invasora pode afetar a flora nativa tanto quanto outras espécies vasculares (Vilá *et al.* 2011) e *O. maculata* ameaça a diversidade de orquídeas terrestres das áreas invadidas, como ocorre em Porto Rico, onde a abundância de *Wulfschlaegelia calcarata* Benth. e *Prescottia stachyodes* (Sw.) Lindl. foi reduzida em sítios com *O. maculata* (Cohen & Ackerman 2009). Atualmente, apesar de ter aparentemente atingido o limite de sua distribuição na América do Sul, onde não deve mais se espalhar por novos *habitats*, uma vez que as condições climáticas limitam sua expansão, pode ainda invadir novas áreas das fisionomias suscetíveis (Kolanowska 2013), caso essas sofram perturbações capazes de promover a colonização dessa espécie. Para a área aqui estudada, foi a única espécie de orquídea terrestre registrada e se encontra bem estabelecida no local, principalmente pelo grande número de indivíduos imaturos, que são um indicativo dessa condição (Pansarin 2003).

## REFERÊNCIAS

- Ackerman, J.D. 2007. Invasive orchids: weeds we hate to love? *Lankesteriana* 7(1-2):19-21.
- Aguiar, J.M.R.B.V., Pansarin, L.M., Ackerman, J.D. & Pansarin, E.R. 2012. Biotic versus abiotic pollination in *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl. (Orchidaceae). *Plant Species Biology* 27(1):86-95.

- Araújo, L.E., Silva, K.A., Ferraz, E.M.N., Sampaio, E.V.S.B. & Silva, S.I. 2005. Diversidade de herbáceas em microhabitats rochoso, plano e ciliar em uma área de caatinga, Caruaru, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(2):285-294.
- Ayres, M., Ayres Jr, M., Ayres, D.L., Santos, A. de A.S. dos & Ayres L.L. 2007. *Bioestat: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas*. Instituto Mamirauá, Belém. 380 p.
- Batista, J.A.N. & Bianchetti, L.B. 2003. Lista atualizada das Orchidaceae do Distrito Federal. *Acta Botanica Brasilica* 17(2):183-201.
- Batista, J.A.N., Bianchetti, L.B. & Pellizaro, K.F. 2005. Orchidaceae da Reserva Ecológica do Guará. *Acta Botanica Brasilica* 19(2):221-232.
- Batty, A.L., Dixon, K.W., Brundrett, M. & Sivasithamparam, K. 2001. Constraints to symbiotic germination of terrestrial orchid seed in a mediterranean bushland. *New Phytologist* 152:511-520.
- Bencke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25(3):269-275.
- Brun, F.G K., Longhi, S.J., Brun, E.J., Freitag, A.S. & Schumacher, M.V. 2007. Comportamento fenológico e efeito da poda em algumas espécies empregadas na arborização do bairro Camobi – Santa Maria, RS. *Revista da Sociedade Brasileira de Arborização Urbana* 2(1):44-63.
- Budke, J.C., Giehl, E.L.H., Athayde, E.A. & Záchia, R.A. 2004. Distribuição espacial de *Mesadenella cuspidata* (Lindl.) Garay (Orchidaceae) em uma floresta ribeirinha em Santa Maria, RS, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 8(1):31-35.
- Camargo, M.G.G., Souza, R.M., Reys, P. & Morelato, L.P.C. 2011. Effects of environmental conditions associated to the cardinal orientation of the reproductive phenology of the cerrado savanna tree *Xylopia aromatica* (Annonaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83(3):1007-1020.
- CEPAGRI. 2013. Clima dos municípios paulistas. Mogi Guaçu. Disponível em: [http://www.epa.unicamp.br/outras-informacoes/clima\\_muni\\_347.html](http://www.epa.unicamp.br/outras-informacoes/clima_muni_347.html). Acessado em 03.11.2013.
- Chung, M.Y., Nason, J.D. & Chung, G.C. 2004. Spatial genetic structure in populations of the terrestrial orchid *Cephalanthera longibracteata* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 91(1):52–57.
- Clements, F.E. 1929. Experimental Methods in Adaptation and Morphogeny. *Journal of Ecology* 17(2):356-379.
- Cohen, I.M. & Ackerman, J. D. 2009. *Oeceoclades maculata*, an alien tropical orchid in a Caribbean rainforest. *Annals of Botany* 104(3):557-563.
- De Vuono, Y.S., Barbosa, L.M. & Batista, E.A. 1982. A Reserva Biológica de Moji-Guaçu. *Silvicultura em São Paulo* 16a:548-558.
- Diez, J.M. 2007. Hierarchical patterns of symbiotic orchid germination linked to adult proximity and environmental gradients. *Journal of Ecology* 95(1):159-170.
- Dubbern, C.A., Souza-Leal, T. & Pedroso-de-Moraes, C. 2013. Distribuição espacial de *Oeceoclades maculata* Lindl. (Orchidaceae) em fragmento florestal Estacional Semidecidual da fazenda Santa Tereza, Cordeirópolis, SP, Brasil. *Natureza on line* 11(1):29-32.
- Durigan, G., Franco, G.A.D.C., Masahiro, S. & Baitello, J.B. 2000. Estrutura e diversidade do componente arbóreo da floresta na Estação Ecológica dos Caetetus, Gália, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 23(4):371-383.
- Ettema, C.H. & Wardle, D.A. 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17(4):77-183.
- Fan, X.-L., Barrret, S.C.H., Lin, H., Chen, L.-L., Zhou, X. & Gao, J.-Y. 2012. Rain pollination provides reproductive assurance in a deceptive orchid. *Annals of Botany* 110(5):953-958.
- Feldmann, P. & Barré, N. 2001. Atlas des orchidées sauvages de la Guadeloupe: Patrimoines naturels. Muséum National D’Histoire Naturelle, Paris. 228 p.
- Ferreira, A.W.C., Lima, M.I.S. & Pansarin, E.R. 2010. Orchidaceae na região central de São Paulo, Brasil. *Rodriguésia* 61(2):243-259.
- Feuerherdt, L., Petit, S. & Jusaitis, M. 2005. Distribution of mycorrhizal fungus associated with the endangered pink-lipped spider orchid (*Arachnorchis* (syn. *Caladenia*) *behrii*) at Warren Conservation Park in South Australia. *New Zealand Journal of Botany* 43(2):367–371.
- Fournier, L.A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24(4):422-423.
- Fournier, L.A. & Charpantier, C.O. 1975. El tamaño da amostra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las característica fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba* 25(1):45-48.
- Frankie, G.W., Baker, H.G. & Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62(3):881-913.
- Gonzalez-Díaz, N. & Ackerman, J.D. 1988. Pollination, fruit set, and seed production in the orchid *Oeceoclades maculata*. *Lindleyana* 3(3):150-155.
- Greig-Smith, P. 1964. *Quantitative plant ecology*. Butter Woeths, London. 256 p.
- Hay, J.D., Bizerril, M.X., Calouro, A.M., Costa, E.M.M. da, Ferreira, A.A., Gastal, M.L. de A., Goes-Junior, C.D., Manzan, D.J., Martins, C.R., Monteiro, J.M.G., Oliveira, S.A. de, Rodrigues, M.C.M., Seyffarth, J.A.S. & Walter, B.M.T. 2000. Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado, em Brasília, Distrito Federal. *Revista Brasileira de Botânica* 23 (3):341-347.
- Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant population. *In* *Plant Ecology* (M.J. Crawley, ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 325-358.
- Jacquemyn, H., Brys, R., Vandepitte, K., Honnay, O.,

- Roldán-Ruiz, I. & Wiegand, T. 2007. A spatially explicit analysis of seedling recruitment in the terrestrial orchid *Orchis purpurea*. *New Phytologist* 176:448-459.
- Jersáková, J. & Malinová, T. 2007. Spatial aspects of seed dispersal and seedling recruitment in orchids. *New Phytologist* 176:235-237.
- Kolanowska, M. 2013. The naturalization status of African Spotted Orchid (*Oeceoclades maculata*) in Neotropics. *Plant Biosystems* DOI: 10.1080/11263504.2013.824042.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México. 479 p.
- Krahl, A.H., Cagnin, R.C., Siqueira, A.F., Carneiro, B.M., Boldrini, R.F., Duca, C., Azevedo-Junior, R. R. & Félix, L.R. 2009. Distribuição espacial de *Oeceoclades maculata* Lindl. (Orchidaceae) em uma floresta arenosa litorânea no sudeste do Brasil. *In Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil*. São Lourenço, p. 1-2.
- Krahl, A.H., Souza, G.R., Boldrini, R.F., Carneiro, B.M., Duca, C. & Azevedo-Junior, R.R. 2010. Padrão espacial de *Eltroplectris triloba* (Lindl.) Pabst (Orchidaceae, Spiranthinae) em uma formação florestal de restinga no Sudeste do Brasil. *Orquidário* 24(4):117-123.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. Rima Artes e Textos, São Carlos. 531p.
- Leite, E.J. 2001. Spatial distribution patterns of riverine forest taxa in Brasília, Brazil. *Forest Ecology and Management* 140(2-3):257-264.
- Lima-Ribeiro, M.S. & Prado, E.C. 2006. Métodos estatísticos e estrutura espacial de populações: uma análise comparativa. *Acta Scientiarum Technology* 28(2):219-224.
- Lima-Ribeiro, M.S. 2008. Efeito de borda sobre a vegetação e estruturação populacional em fragmentos de Cerradão no Sudoeste Goiano, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22(2):535-545.
- Marcusso, G.M., Souza, A.V. de & Sanine, P.R. 2012. Orchidaceae of a forest fragment in the Escola do Meio Ambiente, Botucatu – SP. *Communications in Plant Sciences* 2(3-4):25-27.
- Mendonça R.C., Felfili J.M., Walter B.M.T., Silva Júnior M.C., Rezende A.V., Filgueiras T.S. Nogueira P.E. & Fagg C.W. 2008. Flora vascular do Bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. *In Cerrado: ecologia e flora* (S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro, eds.). Brasília, Embrapa Informação Tecnológica, p. 422-442.
- Menini-Neto, L., Assis, L.C.S. & Forzza, R.C. 2004. A família Orchidaceae em um fragmento de floresta estacional semidecidual, no município de Barroso, Minas Gerais, Brasil. *Lundiana* 4(1):9-24.
- Moraes, C.P. & Almeida, M. de. 2004. Influência climática sobre a plasticidade fenotípica floral de *Catasetum fimbriatum* Lindley. *Ciência e Agrotecnologia* 28(4):942-948.
- Moratelli, E.M., Costa, M.D., Lovato, P.E., Santos, M. & Paulilo, M.T.S. 2007. Efeito da disponibilidade de água e de luz na colonização micorrízica e no crescimento de *Tabebuia avellanedae* Lorentz ex Griseb. (Bignoniaceae). *Revista Árvore* 31(3):555-566.
- Morellato, L.P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28(2):180-191.
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahashi, A., Bencke, C. & Zipparo, V.B. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: A comparative study. *Biotropica* 32(4b):811-823.
- Münzbergová, Z. & Herben, T. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oecologia* 145(1):1-8.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15(7):278-285.
- Neiland, M.R. & Wilcock, C.C. 1998. Fruit set, nectar reward and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 85(12):1657-1671.
- Newman, B.J., Ladd, P., Batty, A. & Dixon, K. 2007. Ecology of orchids in urban bushland reserves - can orchids be used as indicators of vegetation condition? *Lankesteriana* 7(2):313-315.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26(2):141-159.
- Otero, J.T., Ackerman, J.D. & Bayman, P. 2004. Differences in mycorrhizal preferences between two tropical orchids. *Molecular Ecology* 13(8):2393-2404.
- Otero, J.T., Aragón, S. & Ackerman, J.D. 2007. Site variation in spatial aggregation and phorophyte preference in *Psychilis monensis* (Orchidaceae). *Biotropica* 39(2):227-231.
- Pansarin, E.R. 2003. Biologia reprodutiva e polinização em *Epidendrum paniculatum* Ruiz & Pavón (Orchidaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 26(2):203-211.
- Pansarin, E.R. & Pansarin, L.M. 2008. A família Orchidaceae na Serra do Japi, São Paulo, Brasil. *Rodriguésia* 59(1):99-111.
- Patt, J.M., Merchant, M.W., Willimas, D.R.E. & Meuse, B.J. 1989. Pollination biology of *Platanthera stricta* (Orchidaceae) in Olympic National Park, Washington. *American Journal of Botany* 76(8):1098-1105.
- Pedralli, G., Freitas, V.L.O., Meyer, S.T., Teixeira, M.C.B. & Gonçalves, A.P.S. 1997. Levantamento florístico na estação ecológica do Tripuí, Ouro Preto, MG. *Acta Botanica Brasilica* 11(2):191-213.
- Pedroso-de-Moraes, C., Domingues, E., Prezzi, L.E., Souza-Leal, T., Zambon, R.I., Brescansin, R.L. & Ramos, P.A.B. 2010. Florística e fitossociologia da família Orchidaceae no Centro de Educação Ambiental “Francisco Mendes”, município de Mogi Guaçu, SP, Brasil. *Scientia Plena* (1)6:1-5.
- Phillips, R.D., Brown, A.P., Dixon, K.W. & Hopper, S.D. 2011. Orchid biogeography and factors associated with rarity in a biodiversity hotspot, the Southwest

- Australian Floristic Region. *Journal of Biogeography* 38(3):487-501.
- Pridgeon, A.M., Cribb, P.J., Chase, M.W. & Rasmussen, F.N. 1999. *Genera Orchidacearum: General Introduction, Apostasioideae, Cyrtipedioideae*. Oxford University Press, New York. 197 p.
- Pridgeon, A.M., Cribb, P.J., Chase, M.W. & Rasmussen, F.N. 2009. *Genera Orchidacearum: Epidendroideae (Part two)*. Oxford University Press, New York. 664 p.
- Proença, C.E.B., Oliveira, R.S. & Silva, A.P. 2000. Flores e frutos do cerrado: guia de campo ilustrado baseado na flórua da reserva particular do patrimônio natural Linda Cerra dos Topázios, Cristalina, Goiás, Brasil. Universidade de Brasília, Brasília. 225 p.
- Proença, C.E.B., Munhoz, C.B.R., Jorge, C.L. & Nobrega, M.G.G. 2001. Listagem e nível de proteção das espécies de fanerógamas do Distrito Federal, Brasil. *In Flora do Distrito Federal* (T.B. Cavalcante & A. E. Ramos, eds.). Embrapa Recursos Genéticos e Tecnologia, Brasília, p. 89-359.
- Rasmussen, H.N. 2002. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Plant and Soil* 244(1-2):149-163.
- Recart, W., Ackerman, J.D. & Cuevas, A.A. 2013. There goes the neighborhood: Apparent competition between invasive and native orchids mediated by a specialist florivorous weevil. *Biological Invasions* 15(2):283-293.
- Ridley, M. 2006. *Evolução*. Artmed, Porto Alegre. 732p.
- Sahagun-Godinez, E. 1996. Trends in the Phenology of Flowering in the Orchidaceae of Western Mexico. *Biotropica* 28(1):130-136.
- Salvestrini, F.M.D. 2002. Distribuição espacial e o comportamento de forrageio de *Encyclia mapuerae* (Hub.) e *Epidendrum huebneri* Schltr. na Reserva Biológica de Campina (INPA/SUFRAMA) Manaus - AM, Brasil. Dissertação 30 f., Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus.
- Schuster, H., Pedroso-de-Moraes, C., Souza-Leal, T., Callegari-Correia, E., Prezzi, L.E., Domingues, E. & Canassa, F. 2010. Diversidade de Orchidaceae da fazenda Cantagalo, município de Mogi-Mirim, São Paulo. *Revista Brasileira de Biociências* 8(3):242-245.
- Souza, V.L. & Silva, O.A. 2006. Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville em cerrado da Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi Guaçu, estado de São Paulo, Brasil. *HOLOS Environment* 6(1):55-69.
- Stern, W.L. 1988. The long-distance dispersal of *Oeceoclades maculata*. *American Orchid Society Bulletin* 57(9):960-971.
- Ueno, S. 2013. Diversidade e estrutura genética de populações de *Oeceoclades maculata* (Lindl.) Lindl. Dissertação 40 f., Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Vilá, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarosík V., Maron J.L., Schaffner, U., Sun, Y. & Pysek, P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecological Letters* 14(7):702-708.
- Zar, J.H. *Biostatistical analysis*. 1996. Prentice-Hall, New Jersey. 662 p.