

VÍTOR DE QUEIROZ PIACENTINI

**Relações entre floração de bromélias e uma comunidade de beija-flores  
numa área de Floresta Ombrófila Densa do Sul do Brasil**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

CURITIBA  
2006

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**Relações entre floração de bromélias e uma comunidade de beija-flores  
numa área de Floresta Ombrófila Densa do Sul do Brasil**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Acadêmico: Vítor de Queiroz Piacentini

Orientadora: Isabela Galarda Varassin

CURITIBA  
2006

Universidade Federal do Paraná  
Sistema de Bibliotecas

**Piacentini, Vítor de Queiroz**

Relações entre floração de bromélias e uma comunidade de beija-flores numa área de Floresta ombrófila Densa do Sul do Brasil. / Vítor de Queiroz Piacentini. – Curitiba, 2006.

iv, 30f. : il. ; 30cm.

**Orientadora: Isabela Galarda Varassin**

**Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.**

1. Bromélia 2. Beija-flor 3. Fenologia 4. Polinização 5. Coevolução I. Título  
II. Varassin, Isabela Galarda III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas.

CDD(20.ed.) 574.5

*“Todo conhecimento está sujeito ao erro e à ilusão”*

(Edgar Morin)

## **Agradecimentos**

Tentar agradecer nominalmente a todos aqueles que contribuíram com este trabalho nestes dois anos é arriscar-se a cometer a injustiça de não citar alguém, ainda que por puro lapso. Por outro lado, não o fazer seria cometer uma injustiça com todos. “Viver é arriscar-se”, diriam, e então eu assumo os riscos.

Primeiramente, e acima de tudo, eu devo os mais sinceros agradecimentos à minha orientadora, Isabela Galarda Varassin. Os motivos são vários, começando pela confiança depositada em mim – até então um desconhecido – ao aceitar, na véspera do encerramento das inscrições para a prova, me orientar no mestrado. Depois, por me dar toda a liberdade de tocar a pesquisa no meu próprio ritmo e nunca ter reclamado do meu jeito por vezes um tanto quanto “caótico” (para não dizer desorganizado) de resolver as burocracias do projeto. Mas, principalmente, agradeço a Isabela por me dar lastro quando eu achava que estava à deriva, por me apontar os caminhos a seguir quando eu me encontrava em encruzilhadas, por sempre saber de um artigo que tratava daquelas idéias que vagamente se apresentavam na minha cabeça. Grande parte dos méritos dessa pesquisa se deve à minha orientadora, sem dúvida.

Na seqüência (cronológica), quero agradecer a Alberto Urben Filho (Beto Tiriva), Fernando C. Straube e Marise P. Panteam por toda a ajuda para reunir a papelada da inscrição para a prova de mestrado, pelo empréstimo dos computadores e pela incansável disposição em me levar sete vezes ao Centro Politécnico em menos de 24 horas.

Agradeço aos meus pais por assumirem a responsabilidade governamental de promover a pesquisa científica neste país, financiando tudo ao longo do primeiro ano do curso. E por ainda ajudarem com as despesas pessoais no segundo ano, claro.

À Fundação O Boticário de Proteção à Natureza pelo financiamento ao projeto, e a todos os funcionários da Reserva Natural Salto Morato (Seo Pedro, Lino, Nei, D. Eloína, Waldir, além dos muitos gerentes que passaram pela Reserva nesse intervalo), os quais sempre se colocavam à minha disposição para ajudar no que fosse preciso.

À CAPES pela bolsa durante o segundo ano do curso.

Ao Fabiano, Ana Paula Winter, Ana Paula Cordeiro, Mônica Sberze Ribas, Débora Peterson, Maximiliano Niedfield e Leonardo L. Wedekin pela ajuda e companhia em campo.

A Miriam Kaehler (Mülleriana) e Gustavo Martinelli (Jardim Botânico do Rio de Janeiro), que gentilmente confirmaram a identificação de algumas bromélias.

Aos membros da banca e pré-banca (Márcia Marques, Andréa Araújo e James Roper) por todas as sugestões para melhorar a dissertação.

Finalmente, aos amigos feitos em Curitiba, em especial aos da Toca! Todos vocês “entocados, para-entocados, desentocados, entocados correspondentes, entocados *ad hoc* e demais amiguinhos” certamente tornaram Curitiba, apesar de seu clima frio, um lugar agradável para se morar. Talvez a frase que mais bem reflita o sentimento nostálgico que sinto ao escrever esse texto seja aquela que Charles M. Schulz usou para encerrar a longa série de tirinhas do Snoopy, a qual pode ser adaptada para: “Paxá, Fernando, Beto, Gabi, Gledson, Mônica, Max, Paulinhos, Daniel... how can I ever forget them...”

**SUMÁRIO**

Lista de Figuras e Tabelas .....	IV
Resumo .....	1
Abstract .....	2
Introdução .....	3
Material e Métodos	
Área de estudo .....	6
Coleta de dados .....	8
Análises estatísticas .....	9
Resultados	
Composição da comunidade e fenologia .....	10
Interações entre bromélias e beija-flores .....	12
Discussão	
Composição da comunidade .....	17
Relações entre bromélias e beija-flores .....	18
Referências .....	25
Anexos	
Instruções aos autores – Journal of Tropical Ecology	

## LISTA DE FIGURAS E TABELAS

<b>Figura 1:</b> Localização da Reserva Natural Salto Morato no Brasil .....	7
<b>Figura 2:</b> Pluviosidade (barras) e temperatura média mensal (linha) na região da baía de Guaraqueçaba (Antonina), PR, entre outubro de 2004 e outubro de 2005 .....	7
<b>Figura 3:</b> Relação entre o número de espécies de bromélia em flor e número de espécies de beija-flor presentes na RNSM a cada mês .....	14
<b>Figura 4:</b> Abundância das espécies residentes de beija-flor na RNSM entre novembro de 2004 e outubro de 2005 .....	14
<b>Figura 5:</b> Dendrograma de similaridade das espécies de bromélias na RNSM em função das espécies de beija-flor que as visitam .....	15
<b>Figura 6:</b> Dendrograma de similaridade das espécies de beija-flor na RNSM em função das espécies de bromélias visitadas .....	16
<b>Figura 7:</b> Matriz de interações mutualísticas na RNSM: (A) apenas entre bromélias e beija-flores. (B) Entre todas as plantas e beija-flores .....	17
<b>Tabela 1:</b> Floração mensal de espécies de bromélia na RNSM de novembro de 2004 a outubro de 2005 .....	11
<b>Tabela 2:</b> Ocorrência mensal das espécies de beija-flor na RNSM de novembro de 2004 a outubro de 2005 .....	12
<b>Tabela 3:</b> Total de horas de observação, de visitas de beija-flores e de espécies visitantes para cada espécie de bromélia na RNSM entre novembro de 2004 e outubro de 2005 .....	13

## RESUMO

A importância recíproca de bromélias e beija-flores já foi apontada por alguns trabalhos, havendo inclusive sugestão de coevolução entre esses dois grupos por parte de alguns autores. Não obstante, há uma carência de dados que permitam avaliar mais a fundo as relações ecológicas envolvidas. Este trabalho teve por objetivo investigar e caracterizar as relações ecológicas entre bromélias e beija-flores numa área de Floresta Ombrófila Densa no Sul do Brasil, tanto em nível comunitário, até um nível mais restrito, focado nas espécies. O estudo foi conduzido na Reserva Natural Salto Morato com 12 espécies de bromélias e 10 de beija-flores. A frequência e a abundância dos beija-flores não responderam à fenologia das bromélias. Somado à variação mensal na frequência de visitas de um mesmo polinizador a uma mesma planta, estes fatores apontam a favor de uma generalização no uso de bromélias por beija-flores e contra coevolução. *Ramphodon naevius* é o principal polinizador da comunidade – e o mais generalista –, seguido por *Thalurania glaucopsis*. As demais espécies visitaram apenas uma ou nenhuma espécie de bromélia. Pelo lado das bromélias, *Aechmea nudicaulis* é a espécie mais generalista, enquanto *Vriesea carinata*, *V. ensiformes*, *V. incurvata*, *Nidularium innocentii* e *N. procerum* são espécies especialistas. As espécies generalistas interagiram com outras também generalistas e com especialistas assimétricos, não havendo interações especialista-especialista. Isto confere um alto grau de aninhamento na matriz de interações bromélia x beija-flor e se traduz numa organização das relações entre esses dois grupos.

## ABSTRACT

The reciprocal importance of bromeliads and hummingbirds has been proposed for many years, even suggesting coevolution between these two groups. Nevertheless, data are lacking that allow a better test of the relationships involved. Here I investigate and characterize the relationship between bromeliads and hummingbirds in an area of Atlantic Rainforest in southern Brazil, from a broad level involving the community as a whole to a narrow level focused on the species. The study was conducted at Reserva Natural Salto Morato with 12 species of bromeliads and 10 species of hummingbirds. Neither the frequency nor the abundance of hummingbirds was associated with bromeliad phenology. Together with the monthly variation in the frequency of visits by a given pollinator to a given plant, these factors points for a generalization in the use of bromeliads by hummingbirds, and against coevolution. *Ramphodon naevius* is the main pollinator in the community – and the most generalist – followed by *Thalurania glaucopis*. The other hummingbirds species visited only one or no bromeliad species. Regarding the bromeliads, *Aechmea nudicaulis* is the most generalist species, whereas *Vriesea carinata*, *V. ensiformes*, *V. incurvata*, *Nidularium innocentii* and *N. procerum* are specialist. The generalist species interacted with other generalists or with asymmetric specialists, and there was no specialist-specialist interaction. This provides a strong nestedness in the matrix of bromeliad  $\times$  hummingbirds interactions and reflects the organization of the relationship between these two groups.

## INTRODUÇÃO<sup>1</sup>

A família Bromeliaceae é composta por aproximadamente 2500 espécies e tem sua distribuição quase exclusiva na região neotropical, com exceção de uma única espécie que é encontrada na costa ocidental da África (Kress 1986). A maior diversidade de bromélias é encontrada no norte dos Andes e, no Brasil, na Mata Atlântica, mais precisamente nos estados do Sudeste (Benzing 1980, Reitz 1983). Os beija-flores (83 espécies no Brasil, família Trochilidae) são encontrados em todo continente americano, do Alasca à Patagônia, e assume-se que seu centro de especiação está nos Andes equatorial, local onde atualmente se encontra a maior riqueza de espécies (Grantsau 1988, Sick 1997).

Embora morcegos, borboletas e abelhas sejam polinizadores conhecidos das bromélias (Araújo *et al.* 2004, Fischer 1994, Machado 2000, Varassin 2002), são os beija-flores que principalmente desempenham este papel: 61% das espécies de bromélia nos Andes bolivianos (Kessler & Kromer 2000) e cerca de 85% delas na Mata Atlântica são polinizadas por beija-flores (Fischer 1994, Varassin 2002). Em contrapartida, em alguns locais também na Mata Atlântica, as bromélias representam mais de 30% das flores utilizadas como recurso alimentar por essas aves (Buzato *et al.* 2000).

Apesar dessa importância recíproca de um grupo para com o outro, apenas na última década iniciaram-se estudos mais detalhados que versam sobre a relação de bromélias e beija-flores no Brasil (e.g. Araújo *et al.* 2004, Buzato *et al.* 2000, Machado 2000, Sazima *et al.* 1996, Varassin & Sazima 2000, Varassin 2002). Não obstante esse crescimento nos estudos, muito pouco é compreendido acerca da resposta dos beija-

---

<sup>1</sup> Texto formatado segundo normas da revista *Journal of Tropical Ecology*

flores à fenologia das bromélias, bem como da natureza das interações planta-polinizador que envolvem bromélias e beija-flores.

Uma vez que as bromélias podem ter fenologia de floração agregada em alguns locais (Kaehler 2003) ou distribuída ao longo do ano em outros (Araújo *et al.* 2004), e sabendo-se que as aves respondem às variações na oferta de recursos (e.g. Poulin *et al.* 1992), é possível especular que exista relação entre a floração de bromélias e a presença de espécies migratórias e residentes em comunidades de beija-flores. Esta hipótese reforçaria a idéia de que há uma forte relação entre bromélias e beija-flores. Por outro lado, a abundância – e não a riqueza – de beija-flores pode ser mais facilmente atrelada à presença de bromélias ornitófilas em áreas de floresta ombrófila, como observado por ao longo de um gradiente altitudinal na Bolívia (Krömer *et al.* 2006).

A idéia de coevolução par a par – o extremo da especialização – é bastante difundida, especialmente em interações planta-polinizador. Esta assertiva pode ser encontrada em trabalhos mais antigos que investigaram beija-flores e as suas plantas, o que levou alguns autores a sugerir coevolução por exemplo entre troquilídeos e helicônias (Stiles 1978), inclusive no Brasil (Snow & Teixeira 1982). No que concerne bromélias e beija-flores, a grande sobreposição da distribuição destes dois grandes grupos, inclusive dos centros de especiação, além é claro do grande número de interações entre espécies desses grupos, foram aspectos que levaram à proposição de uma evolução paralela de ambos os grupos (e.g. Sick 1997). Ainda assim, sendo os beija-flores vertebrados de sangue quente, características que se refletem num alto metabolismo e ciclo de vida mais longo do que o período de floração de qualquer espécie de planta, uma coevolução tão extrema torna-se fisiologicamente impraticável. Segundo Feisinger (1983), na melhor das hipóteses as interações atualmente observadas

entre plantas e beija-flores advieram de coevolução difusa, ou seja, um grupo de espécies polinizadoras exercendo seleção recíproca a um grupo de espécies de plantas.

Nos últimos anos, contudo, tem sido cada vez mais presente em trabalhos de ecologia uma visão de que especialização não deve ser encarada como regra nas relações planta-polinizador; alternativamente, sistemas de polinização generalistas, assim como especialização assimétrica (i.e. espécies especialistas interagindo primariamente com aquelas generalistas), têm sido apresentados como situações comuns na natureza (Vázquez & Aizen 2003, 2004, Waser *et al.* 1996). Esta ausência de relações especialistas recíprocas e uma eventual tendência à generalização não pressupõe uma “desorganização” ou mesmo aleatoriedade nas interações planta-polinizador de uma comunidade; ao contrário, pode estar refletida numa organização “aninhada” das interações de uma matrix planta-polinizador, a qual pode inclusive ter seu grau de aninhamento medido (ver Bascompte *et al.* 2003). Esta matrix aninhada é obtida pela presença de um núcleo de espécies polinizadoras generalistas que interage com espécies de plantas também generalistas, somando-se a este núcleo algumas relações especialistas assimétricas de plantas e de polinizadores (Bascompte *et al.* 2003, Jordano *et al.* 2006).

Neste contexto, o presente trabalho procurou avaliar a relação entre a floração de bromélias e a comunidade de beija-flores numa área de Floresta Ombrófila Densa no Sul do Brasil, buscando testar as seguintes hipóteses: 1) o número de espécies de bromélias floridas a cada mês está relacionado com a riqueza ou abundância de beija-flores? 2) as espécies de beija-flor mais abundantes a cada mês são aquelas que mais visitam as bromélias floridas, ou seja, a escolha das bromélias pelos os beija-flores é aleatória? e 3) a frequência de visitas de um polinizador a uma mesma espécie de bromélia se mantém constante ao longo dos meses? Além disso, no que tange à

caracterização da comunidade, o trabalho buscou também: 4) comparar as espécies de bromélia quanto à similaridade de suas guildas de polinizadores e, semelhantemente, comparar as espécies de beija-flor em relação à similaridade no uso de recursos florais de bromélias; e 5) determinar o nível de aninhamento da rede de interações para com isso avaliar o grau de estruturação da rede mutualística entre espécies generalistas e especialistas.

## MATERIAL E MÉTODOS

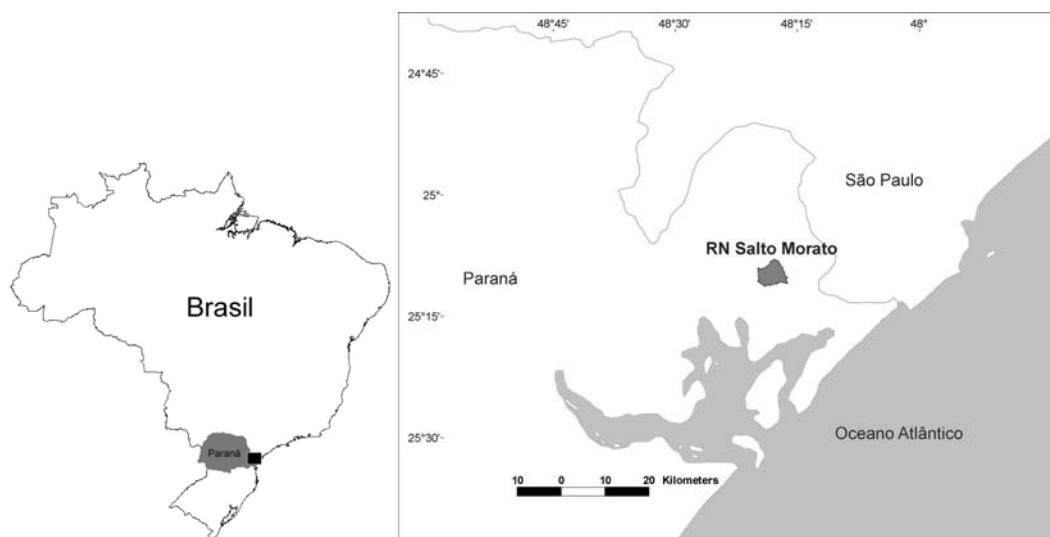
### Área de Estudo

A Reserva Natural Salto Morato (RNSM) está localizada no município de Guaraqueçaba, litoral norte do Paraná (25°09' - 25°11' S e 48°16' - 48°20' W; Figura 1). Reconhecida como Reserva Particular do Patrimônio Natural pelo Ibama em 1994 e como Sítio do Patrimônio Natural da Humanidade pela UNESCO em 1999, a reserva possui uma área de 2.340 ha entre 15 e 918 m de altitude. O clima da região é, segundo a classificação de Koeppen, Af – Tropical Super-Úmido sem Seca, com temperatura média anual de 21 °C e uma oscilação das médias mensais entre 25 °C e 17 °C. O verão (novembro a março) é caracterizado por temperaturas quentes e altas taxas de precipitação, enquanto o inverno é mais seco e frio (Figura 2). A reserva é coberta pela Mata Atlântica *lato sensu*, havendo diferentes fases sucessionais de Floresta Ombrófila Densa.

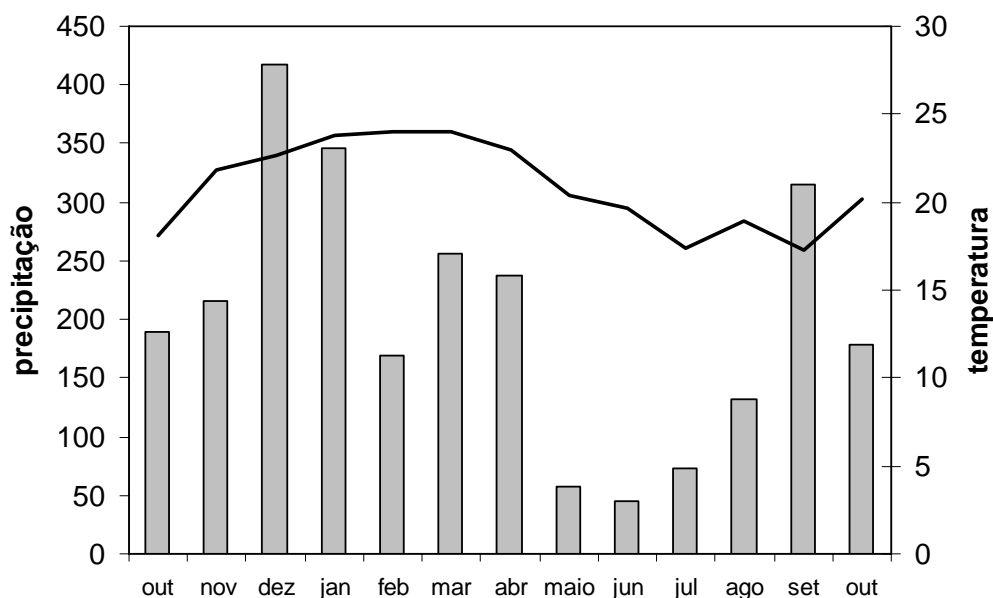
Tanto a flora de bromélias quanto a avifauna da RNSM já foram satisfatoriamente inventariadas. Gatti (2000) identificou 28 espécies de bromélias epífitas com ocorrência na Reserva, com destaque para os gêneros *Vriesea* e *Aechmea*

(12 e 6 espécies, respectivamente). Straube & Urban-Filho (2005) indicam a presença de 17 espécies de beija-flores dentre as 328 espécies de aves que ocorrem na RNSM.

Para a coleta de dados foi selecionado um conjunto de trilhas pré-existent na RNSM (6,35 km). As trilhas perpassam algumas poucas áreas abertas em início de regeneração (12 anos), capoeirão e mata secundária (até 35 anos) e áreas de vegetação secundária em avançado estado de regeneração (>60 anos). A altitude máxima atingida não ultrapassou 160 m.



**Figura 1:** Localização da Reserva Natural Salto Morato no Brasil.



**Figura 2:** Pluviosidade (barras) e temperatura média mensal (linha) na região da baía de Guaraqueçaba (Antonina), PR, entre outubro de 2004 e outubro de 2005.

#### Coleta de dados

Entre novembro de 2004 e outubro de 2005 foram realizadas saídas mensais para a área de estudo. Para o levantamento das bromélias em flor, a cada mês foi percorrido todo o conjunto de trilhas e registradas todas as bromélias ao alcance da vista que apresentassem inflorescências ativas. As bromélias foram identificadas com base em literatura (e.g. Reitz 1983), procedendo-se a coleta de material botânico quando sua identificação era passível de confusão (e.g. *Vriesea incurvata*) e consultando especialistas sempre que necessário.

A abundância mensal dos beija-flores foi estimada com base em dois censos em cada fase de campo, os quais eram realizados ao longo de todas as trilhas (adaptado de Bibby *et al.* 2000). Um dos censos era feito pela manhã, iniciando cerca de meia hora após o nascer-do-sol, e o outro pela tarde, com início entre 4 e 5 horas antes do pôr-do-sol. Ambos tinham duração aproximada de 4 h. As espécies foram identificadas visual e auditivamente. A riqueza de beija-flores a cada mês foi estimada com base nas

observações de bromélias, nos censos e também em registros oportunistas. A classificação taxonômica seguida é aquela adotada pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO 2005).

A frequência de visitação dos beija-flores nas bromélias (número de visitas por unidade de tempo) foi obtida por observação direta das bromélias em flor, utilizando-se do método de observação focal (Dafni 1992). Para cada espécie de bromélia, as observações focais foram distribuídas tanto ao longo da manhã, iniciando aproximadamente meia hora após o nascer-do-sol, quanto durante o período vespertino (terminando próximo ao ocaso). De modo geral, cada espécie de bromélia florida foi observada por oito horas a cada mês, com algumas raras exceções a este procedimento em razão de condições climáticas adversas ou pela eventual ausência de flores nos dias seguintes à primeira observação.

Informações sobre visita às bromélias por outros animais (p.ex. abelhas), bem como o uso de outras plantas pelos beija-flores, foram coletadas sempre que observadas.

### **Análises estatísticas**

Para testar a hipótese de que a riqueza ou abundância das espécies de beija-flores é influenciada pela fenologia de floração das bromélias, o número de espécies de bromélia em flor a cada mês foi correlacionado (Pearson) ao número de espécies de beija-flores presentes em cada mês, assim como à abundância mensal daquelas espécies de beija-flor registradas em todas as saídas de campo deste estudo.

Para verificar se a frequência de visitas de cada espécie de beija-flor às bromélias reflete a abundância relativa dessas espécies de beija-flor na área de estudo foi utilizado um teste de independência (teste G) para uma comparação dentro de cada

mês, mas apenas quando as bromélias foram visitadas por pelo menos duas espécies de beija-flor num mesmo mês.

A similaridade das espécies de bromélias quanto às guildas de beija-flores associadas a cada uma foi calculada pelo índice de Jaccard (Magurran 1988) e um dendrograma de similaridade foi gerado utilizando-se a distância média não ponderada (UPGMA) como método de agrupamento, programa Fitopac (Shepherd 1987). Os mesmos procedimentos foram utilizados para se medir a similaridade dos beija-flores de acordo com o conjunto de bromélias utilizado por cada espécie.

O aninhamento da rede de interações bromélia  $\times$  beija-flores, assim como sua taxa de conectividade, foi determinado através do programa Nestedness Temperature Calculator (Atmar & Paterson 1995, Bascompte *et al.* 2003). Como esta rede de interações bromélia  $\times$  beija-flores está inserida dentro de uma rede mais ampla que abarca toda a comunidade de flores e seus polinizadores, para efeito de comparação os mesmos cálculos foram aplicados a uma matriz mais abrangente que inclui todas as outras plantas, além de bromélias, que foram observadas recebendo visitas dos beija-flores na RNSM.

Para todas as análises adotou-se um nível de significância de 0,05.

## **RESULTADOS**

### **Composição da comunidade e fenologia**

Treze espécies de bromélias foram encontradas em flor (tabela 1), das quais 12 foram avaliadas quanto à visitação dos beija-flores durante o estudo. *Vriesea erythrodictylum* não pôde ser observada quanto aos seus polinizadores em razão da visão quase totalmente encoberta de suas flores.

A floração das bromélias na RNSM apresenta um padrão seqüencial. As quatro espécies de *Aechmea* floresceram em épocas distintas, bem como as duas de *Nidularium*. Para as seis espécies de bromélias do gênero *Vriesea* houve, eventualmente, sobreposição nos meses de floração de até três espécies. Em cada mês havia, pelo menos, duas espécies de bromélia em flor, com exceção de outubro de 2005, quando havia apenas uma espécie (tabela 1). Os meses com maior número de espécies florescendo foram janeiro (cinco espécies) e dezembro, fevereiro e abril (quatro espécies).

**Tabela 1:** Floração mensal de espécies de bromélia na RNSM de novembro de 2004 a outubro de 2005. As espécies estão organizadas de acordo com a ordem de floração.

	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
<i>Aechmea nudicaulis</i>	■											
<i>Nidularium innocentii</i>	■	■	■	■								
<i>Vriesea erytrodactylum</i>	■	■	■	■	■							
<i>Aechmea pectinata</i>		■	■	■	■							
<i>Nidularium procerum</i>		■				■	■	■				
<i>Vriesea ensiformes</i>			■	■	■	■	■					
<i>Vriesea incurvata</i>			■	■	■	■	■					
<i>Vriesea rodigasiana</i>					■	■	■	■				
<i>Aechmea ornata</i>						■	■	■				
<i>Vriesea carinata</i>								■	■		■	
<i>Aechmea organensis</i>								■	■	■		
<i>Vriesea cf. friburguensis</i>										■	■	
<i>Ananas bracteatus</i>												■
Total de espécies/mês	3	4	5	4	3	4	3	2	2	2	2	1

Nove espécies de beija-flor foram observadas na área de estudo ao longo do presente trabalho (tabela 2), havendo ainda uma décima espécie (*Calliphlox amethystina*) que foi registrada em saídas de campo preliminares realizadas em setembro de 2004. As espécies *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopis* foram

registradas em todas as saídas e são por isso categorizadas aqui como residentes. *Phaethornis squalidus* também foi considerado residente, ainda que não tenha sido registrado em quatro saídas de campo. *Amazilia versicolor*, *Anthracothorax nigricollis*, *Florisuga fusca*, *Aphantochroa cirrochloris* e *Lophornis chalybeus* foram considerados visitantes de verão, ainda que a presença das duas últimas espécies não tenha sido constante. Embora registrada nas adjacências da reserva durante o inverno, *Amazilia fimbriata* foi registrada dentro da RNSM apenas em setembro e outubro.

**Tabela 2:** Ocorrência mensal das espécies de beija-flor na RNSM de novembro de 2004 a outubro de 2005.

	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
<i>Ramphodon naevius</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Thalurania glaucopis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Phaethornis squalidus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Florisuga fusca</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Amazilia versicolor</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Lophornis chalybeus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Aphantochroa cirrochloris</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Amazilia fimbriata</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Total de espécies/mês	7	7	7	7	5	3	3	3	2	3	4	6

Foram observadas visitas por abelhas (três espécies) e pela cambacica *Coereba flaveola* em *Aechmea nudicaulis* e abelhas em *Vriesea rodigasiana*, *Aechmea ornata* e *Ananas bracteatus*, esta última também visitada por duas espécies de lepidópteros.

Entre as plantas de outras famílias observadas recebendo visitas de beija-flores estão *Costus spiralis* (visitada por *Ramphodon naevius* e *Florisuga fusca*), *Erythrina speciosa*, *Heliconia velloziana* e *Psychotria nuda* (*R. naevius* e *Thalurania glaucopis*), *Musa rosacea* (*R. naevius*, *T. glaucopis*, *Anthracothorax nigricollis* e *Aphantochroa*

*cirrochloris*), *Hedychium coronarium* (*T. glaucopis* e *F. fusca*) e *Rubus* sp. (*T. glaucopis*).

### Interações entre bromélias e beija-flores

A espécie mais visitada por beija-flores foi *Aechmea nudicaulis*, tanto em frequência de visitas quanto em número de espécies (tabela 3), seguida por *Vriesea rodigasiana* (quanto ao número de espécies visitantes) ou por *Ananas bracteatus* (quanto à frequência de visitas de beija-flores).

Para as quatro espécies de bromélias visitadas por duas ou mais espécies de beija-flor num mesmo mês, a abundância relativa das espécies de beija-flores determinada pelas frequências de visitação diferiu da abundância relativa das mesmas espécies obtida através dos censos (*Aechmea nudicaulis*:  $G= 56,18$ ,  $gl= 4$ ,  $p< 0,05$ ; *Aechmea pectinata*:  $G= 17,39$ ,  $gl= 3$ ,  $p< 0,05$ ; *Vriesea rodigasiana*:  $G= 18,17$ ,  $gl= 2$ ,  $p< 0,05$ ; *Aechmea ornata*:  $G= 24,93$ ,  $gl=1$ ,  $p< 0,05$ ).

**Tabela 3:** Total de horas de observação, de visitas de beija-flores e de espécies visitantes para cada espécie de bromélia na RNSM entre novembro de 2004 e outubro de 2005.

	Horas	Beija-flores <sup>1</sup>							Total de espécies
		<i>Rn</i>	<i>Tg</i>	<i>Ps</i>	<i>Ff</i>	<i>Av</i>	<i>Af</i>	<i>Lc</i>	
<i>Aechmea nudicaulis</i>	9	1	29		1	11		5	5
<i>Nidularium innocentii</i>	13,75	7							1
<i>Nidularium procerum</i>	10	7							1
<i>Aechmea pectinata</i>	14	12	8						2
<i>Vriesea ensiformes</i>	26	22							1
<i>Vriesea incurvata</i>	33	11							1
<i>Vriesea rodigasiana</i>	16	5	8	2				1*	4
<i>Aechmea ornata</i>	16	10	24						2
<i>Vriesea carinata</i>	18	3							1
<i>Aechmea organensis</i>	12	10	1						2
<i>Vriesea</i> sp.	12		3				1		1
<i>Ananas bracteatus</i>	8	1	22						2

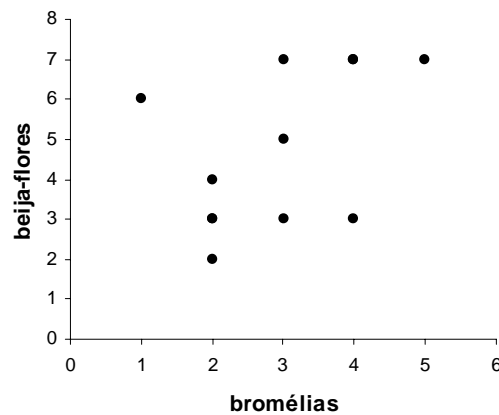
<sup>1</sup> *Rn* = *Ramphodon naevius*, *Tg* = *Thalurania glaucopis*, *Ps* = *Phaethornis squalidus*, *Ff* = *Florisuga fusca*, *Av* = *Amazilia versicolor*, *Af* = *Amazilia fimbriata*, *Lc* = *Lophornis chalybeus* e *Ca* = *Callyphox amethystina*.

---

\* Registro realizado em setembro de 2004.

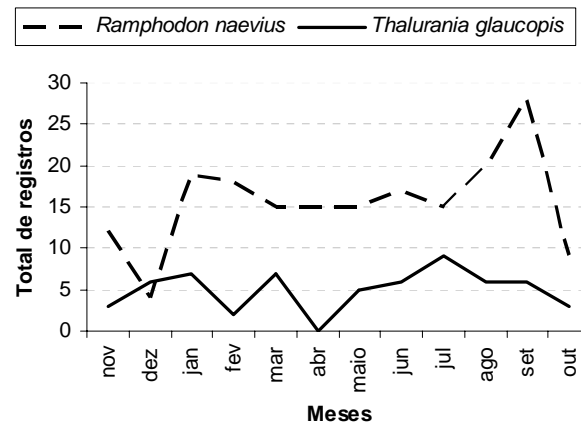
Foi observada variação mensal na frequência de visitas dos beija-flores a algumas espécies de bromélia. Em janeiro, fevereiro e março, com o mesmo tempo de observação mensal, *Ramphodon naevius* realizou respectivamente 16, 1 e 6 visitas a *Vriesea ensiformes*. Similarmente, em maio *Ramphodon naevius* visitou *Aechmea ornata* oito vezes. No mês seguinte, com as mesmas 8h de observação, a espécie foi registrada visitando *A. ornata* apenas duas vezes, e *Thalurania glaucopis*, espécie ausente no mês anterior, visitou a espécie 24 vezes.

Não houve relação entre o número total de espécies de beija-flor, a cada mês, e o número de espécies de bromélia em flor (Figura 3), nem entre o número de espécies de bromélia em flor e a abundância das duas espécies de beija-flor residentes que foram registradas em todas as saídas (*Ramphodon naevius*:  $r = -0,18$ ,  $p = 0,59$ ; *Thalurania glaucopis*:  $r = -0,19$ ,  $p = 0,56$ ).



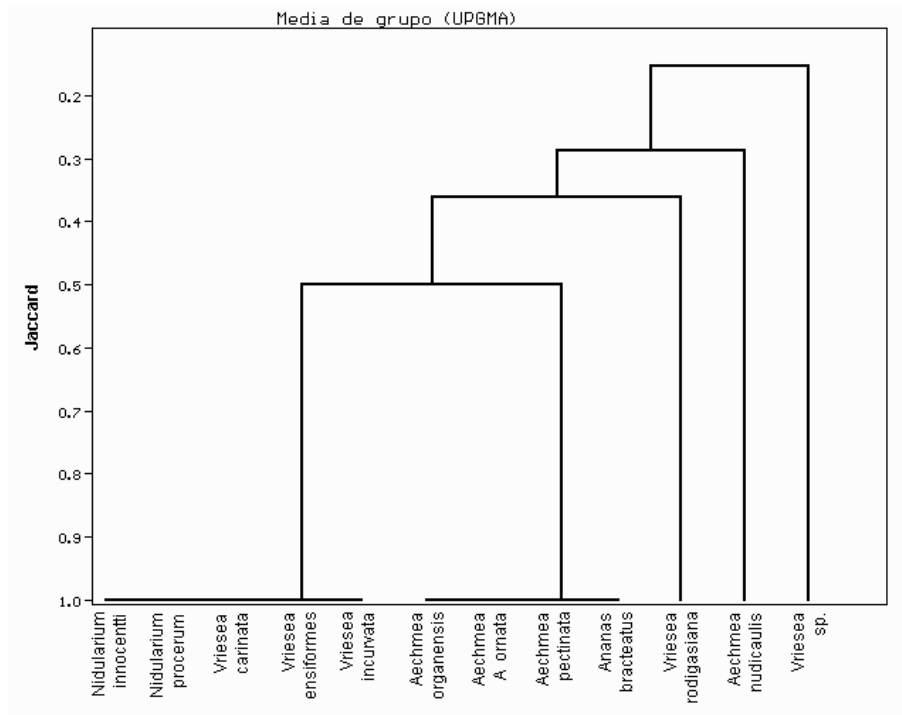
**Figura 3:** Relação entre o número de espécies de bromélia em flor e número de espécies de beija-flor presentes na RNSM a cada mês (Pearson,  $r = 0,47$ ;  $p = 0,12$ ;  $n = 12$ ).

As abundâncias de *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopsis* variaram ao longo do estudo, entretanto não houve nenhum padrão sazonal de ocorrência bem definido (Figura 4).



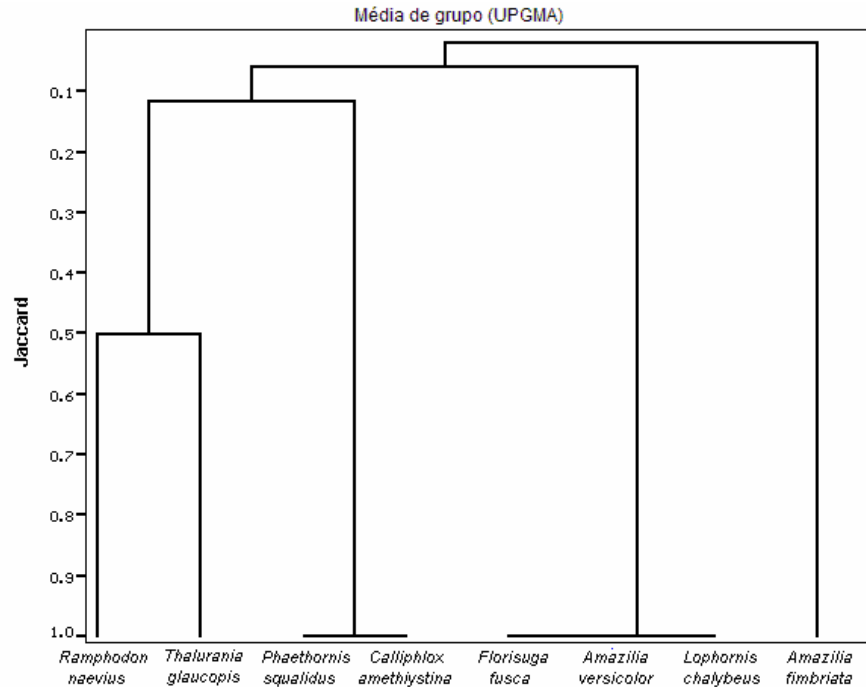
**Figura 4:** Abundância das espécies residentes de beija-flor na RNSM entre novembro de 2004 e outubro de 2005.

O dendrograma de similaridade agrupou as bromélias de acordo com os polinizadores de cada espécie, indo daquelas mais especializadas (visitadas apenas por *Ramphodon naevius*) para as bromélias mais generalistas, como *Aechmea nudicaulis*. *Vriesea* sp. foi a espécie mais diferenciada das demais (Figura 5).



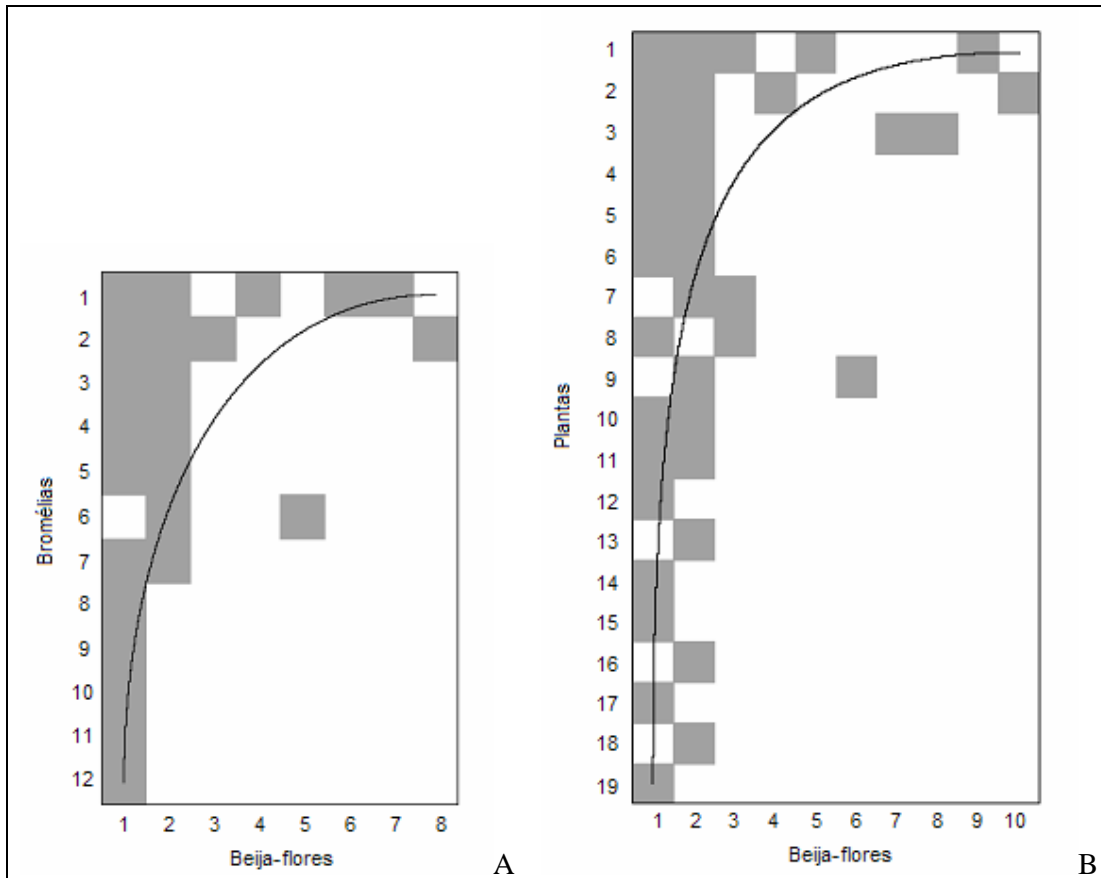
**Figura 5:** Dendrograma de similaridade das espécies bromélias na RNSM em função das espécies de beija-flor que as polinizam.

A análise de similaridade do uso das bromélias pelos beija-flores agrupou *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopis* como as duas espécies mais diferenciadas em relação ao restante da comunidade, justamente os dois beija-flores mais generalistas. Os demais beija-flores visitaram apenas uma espécie de bromélia cada e foram agrupados de acordo com a espécie visitada (Figura 6).



**Figura 6:** Dendrograma de similaridade das espécies de beija-flor na RNSM em função das espécies de bromélias visitadas.

O aninhamento da matriz de interações entre as espécies de bromélia e beija-flor teve valor de  $N= 0,922$  ( $p= 0,01$ ; Figura 7A), com uma conectividade de 25%. Ampliando a matriz para a inclusão de todas as plantas observadas como fonte de recurso para beija flores, o aninhamento permanece semelhante,  $N= 0,912$  ( $p= 0,01$ ; Figura 7B), mas com uma conectividade um pouco menor, de 19%.



**Figura 7:** Matriz de interações mutualísticas na RNSM: (A) apenas entre beija-flores e bromélias. (B) Entre beija-flores e todas as plantas observadas recebendo visitas de beija-flores. Os números rotulam, em ordem decrescente, as espécies de acordo com o total de interações.

## DISCUSSÃO

### Composição da comunidade

O total de espécies de bromélias observadas em flor representa aproximadamente 50% da riqueza de espécies levantada para a RNSM (Gatti 2000). Dentro da área delimitada para este estudo ocorrem pelo menos outras sete espécies de bromélias (obs. pess.), entretanto não foram observados indivíduos dessas espécies em flor ao longo do trabalho. Algumas dessas espécies possuem intervalos de floração

superior a um ano (e.g. *Vriesea philippocoburgii*; Araújo *et al.* 2004), outras são típicas de dossel (e.g. *Tillandsia*) e devem ter sido subamostradas.

As 10 espécies de beija-flor registradas ao longo deste trabalho perfazem cerca de 60% do total de troquilídeos conhecidos para a RNSM (Straube & Urban-Filho 2005). Cabe salientar que a grande maioria das espécies não-registradas são aquelas típicas de áreas de maior altitude (>400 m), hábitat que não foi amostrado neste estudo.

O padrão de floração é seqüencial, tal como o observado em outras áreas de Floresta Atlântica (Buzato *et al.* 2000, Machado 2000 e Varassin 2002), em Floresta com Araucária no Estado de São Paulo (Buzato *et al.* 2000) e em planícies costeiras de São Paulo (Fischer 1994, Araújo *et al.* 2004), e distinto do encontrado para áreas de floresta alto montana no Rio de Janeiro (Martinelli 1997) e no Paraná (Kaehler *et al.* 2005). Apesar da floração ser seqüencial, na RNSM há um maior número de espécies de bromélias floridas na estação úmida, geralmente de outubro a abril, como registrado em outras comunidades de Bromeliaceae (Araújo *et al.* 2004, Machado 2000), o que parece ser comum entre plantas ornitófilas (Arizmendi & Ornelas 1990, Sazima *et al.* 1995).

### **Relações entre bromélias e beija-flores**

Beija-flores visitam freqüentemente e regularmente as bromélias da RNSM, entretanto não há dados concretos que apontem para uma relação ecológica mais forte. O padrão de floração ao longo de todo o ano, porém mais concentrado no verão, poderia estar influenciando a fenologia da comunidade de beija-flores da RNSM, a qual é claramente composta por algumas espécies residentes e outras que aparecem apenas no verão. Entretanto, ainda que espécies residentes como *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopis* sejam beneficiadas pela disponibilidade contínua de recursos devido à floração seqüencial das bromélias (Sazima *et al.* 1996), a ausência de uma relação entre

o número de espécies de beija-flor e o total de espécies de bromélias floridas, a cada mês, contraria essa predição. No entanto há que se ter cautela com essa análise, uma vez que o uso de riqueza de bromélias como variável certamente omite diferenças na abundância de plantas floridas e no volume e concentração de néctar produzido por cada espécie, ou seja, na oferta de recurso por parte de cada espécie de bromélia. De qualquer maneira, dentre aquelas espécies de beija-flores migrantes de verão (*Anthracothorax nigricollis*, *Aphantochroa cirrochloris*, *Florisuga fusca*, *Amazilia versicolor* e *Lophornis chalybeus*), duas não foram vistas visitando bromélias em nenhuma ocasião e *Florisuga fusca* foi observada forrageando néctar de bromélias em uma única oportunidade, o que indica que a presença dessas espécies na RNSM é pouco ou nada influenciada pela floração das bromélias.

Na análise de similaridade de uso das bromélias, *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopsis* ficaram agrupados por serem os principais polinizadores de bromélias e por compartilharem diversas espécies como recurso, notadamente as do gênero *Aechmea*. Essas duas espécies, além de serem as mais generalistas, são também residentes na RNSM e aproveitam a floração seqüencial de bromélias como fonte de recurso, conforme mencionado anteriormente. Todavia, tal qual para a análise envolvendo toda a comunidade de beija-flores, não houve relação entre a abundância mensal de cada uma dessas espécies e o número de espécies de bromélia em flor, indicando que não há uma dependência direta.

Por outro lado, *Ramphodon naevius* foi o principal polinizador da comunidade – e o único polinizador de *Vriesea carinata*, *V. ensiformes* e *V. incurvata* (idem Araújo *et al.* 1994). Todos os trabalhos realizados na Mata Atlântica que englobaram comunidades de plantas em geral ou de bromélias visitadas por beija-flores trazem como principal polinizador de bromélias um Phaethornithinae (normalmente

*Ramphodon naevius* ou *Phaethornis eurynome*; Buzato *et al.* 2000, Kaehler *et al.* 2005, Machado 2000, Sazima *et al.* 1995, Snow & Snow 1986, Snow & Teixeira 1982, Varassin & Sazima 2000), ainda que em áreas de maior altitude esse papel possa eventualmente ser dividido com algum Trochilinae (Buzato *et al.* 2000, Sazima *et al.* 1996). Essa dominância de *Ramphodon* e *Phaethornis* – beija-flores de bico longo (Grantsau 1988) – está associada à presença de espécies de bromélias com corolas tubulares e compridas que limitam o acesso ao néctar de suas flores, notadamente aquelas do gênero *Nidularium* e boa parte das de *Vriesea*.

Uma definição das espécies de beija-flor como especialistas ou generalistas deve ser vista com cautela. Se por um lado *Ramphodon* pode ser categorizado como generalista por utilizar diversas espécies de bromélias, do outro lado *Amazilia fimbriata* poderia ser enquadrado como “especialista” por só utilizar recursos de uma única espécie de *Vriesea*, inclusive aparecendo no dendrograma de similaridade de uso de bromélias como a espécie mais destacada das demais. No entanto, dois fatores pesam nessa questão: (1) *Amazilia fimbriata* é típico de áreas abertas e bordas, e não de interior de mata (Sick 1997, obs. pess.), o que explica em parte sua baixa relação com a comunidade de bromélias amostradas neste trabalho, via de regra espécies florestais; (2) se a análise do uso de bromélias por *Amazilia fimbriata* for ampliada para uma escala geográfica que abranja grande parte da área de ocorrência da espécie, o total de bromélias utilizadas por esse beija-flor aumenta em pelo menos mais 10 espécies (Alves *et al.* 2000, Canela & Sazima 2003, Siqueira-filho 1998, Van Sluys & Stotz 1995, Van Sluys *et al.* 2001, Varassin & Sazima 2000). Além disso, se for considerado que *Amazilia fimbriata* certamente utiliza outras flores como recurso, numa análise com toda a comunidade de plantas esse beija-flor seria também categorizado como

generalista, o que torna a definição da escala taxonômica/ecológica utilizada tão importante quanto a escala geográfica.

Comparando-se os polinizadores de bromélias na RNSM com outras formações estudadas, nota-se uma grande variação regional na composição específica dos polinizadores. Snow & Snow (1986) curiosamente encontraram dois beija-flores de bico curto, *Leucochloris albicollis* e *Clytolaema rubricauda*, visitando *Nidularium innocentii* na Serra do Mar. Em áreas próximas ao nível do mar (Sazima et al. 1995, este trabalho) essa bromélia de corola longa costuma ser visitada exclusivamente por *Ramphodon naevius*. *Aechmea pectinata* foi visitada apenas por *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopsis* na RNSM, ao passo que duas outras espécies adicionais visitavam esta espécie em Ubatuba: *Amazilia fimbriata* e *Florisuga fusca* (Canela & Sazima 2003). Cabe ressaltar, contudo, que essa maior riqueza de polinizadores pode refletir não apenas diferenças regionais, mas ser fruto de um esforço amostral concentrado numa única espécie-alvo, resultando em mais horas de observação dessa bromélia.

*Aechmea nudicaulis* foi a espécie de bromélia visitada por um maior número de polinizadores, similar ao observado em outros trabalhos (Sazima et al. 1996, Buzato et al. 2000, mas ver Machado 2000, Varassin & Sazima 2000). Além de ser visitada por um maior número de espécies de beija-flor, também foi visitada por abelhas (três espécies) e pela cambacica *Coereba flaveola* (obs. pess.). O uso de *Aechmea* como fonte de recursos por essa ave já havia sido reportado por Sazima & Sazima (1999). É interessante notar que a visita por abelhas nas bromélias da RNSM se deu, além de em *A. nudicaulis*, justamente nas espécies mais “generalistas” quanto ao total de espécies de beija-flor visitantes, como *Vriesea rodigasiana*, *Aechmea ornata* e *Ananas bracteatus*, esta última também visitada por duas espécies de lepidópteros. Embora

abelhas não tenham sido observadas em *Aechmea pectinata* na RNSM, são também polinizadores conhecidos para essa espécie (Canela & Sazima 2003).

Por essas características, *Vriesea rodigasiana* pode ser considerada ecologicamente mais próxima das espécies do gênero *Aechmea* do que das demais *Vriesea*, conforme fica claro no dendrograma de similaridade (Figura 5). As espécies de *Nidularium*, juntamente com *Vriesea carinata*, *V. ensiformes* e *V. incurvata*, formam um agrupamento de espécies de bromélias “especialistas”, haja vista que têm um único polinizador. Varassin & Sazima (2000), durante estudo desenvolvido no Espírito Santo, já destacavam que os gêneros *Nidularium* e *Vriesea* tendem a ser especializados em beija-flores, enquanto que *Aechmea* é bem mais generalista.

Essa maior generalização do gênero *Aechmea* em relação aos demais acaba por influenciar na taxa de visitação de beija-flores. As taxas conhecidas de visitação para o gênero *Nidularium* são de 0,2 - 0,94 visitas.hora<sup>-1</sup> (Sazima *et al.* 1996, Snow & Snow 1986); para *Vriesea*, de 0,2 - 1,5 visitas.hora<sup>-1</sup> (Araújo *et al.* 1994, Sazima *et al.* 1996, Snow & Snow 1986, Van Sluys & Stotz 1995); e para *Aechmea*, acima de 2,1 visitas.hora<sup>-1</sup> (Sazima *et al.* 1996, Canela & Sazima 2003). As taxas levantadas para a RNSM estão, de maneira geral, dentro desses patamares. Numa comparação entre as espécies do presente trabalho, a maior taxa de visitação a uma espécie de *Vriesea* (*V. rodigasiana*, 0,94 visitas.hora<sup>-1</sup>) ficou bastante próxima da menor taxa de visitação a *Aechmea* (*A. organensis*, 0,92). As duas espécies de *Aechmea* mais visitadas (*A. nudicaulis* e *A. ornata*, respectivamente 5,22 e 2,13 visitas.hora<sup>-1</sup>), bem como *Ananas bracteatus* (2,88 visitas.hora<sup>-1</sup>), foram justamente aquelas espécies também visitadas por abelhas, conforme já comentado.

O fato das espécies de beija-flor com maior frequência de visitas não serem aquelas mais abundantes na área de estudo aponta para uma escolha ativa dos recursos

utilizados por cada espécie de beija-flor, bem como uma “independência” dos beija-flores em relação às bromélias. Certamente isto está relacionado ao uso, na RNSM, de outras plantas como recurso, por exemplo *Costus spiralis*, *Erythrina speciosa* e *Psychotria nuda* (idem Sazima *et al.* 1995), além de *Musa rosacea*, *Hedychium coronarium* e *Rubus* sp.

Esses dados, assim como a variação mensal na taxa de visitas de um mesmo polinizador a uma mesma espécie de bromélia, implicam na determinação da relação entre bromélias e beija-flores na RNSM como um sistema bastante generalista (Waser *et al.* 1996). Essa visão generalista acaba contrariando idéias iniciais de que bromélias e beija-flores teriam coevoluído (Sick 1997). Sazima *et al.* (1996) já apontam que, ao contrário do que foi sugerido por Snow & Teixeira (1982), não há evidência marcante de coevolução de qualquer planta com beija-flores no Brasil, cenário que parece não ter mudado até recentemente (ver Mendonça & Anjos 2003). Antes disso, a coevolução de plantas e beija-flores já havia sido discutida por Feisinger (1983), que defendia que, na melhor das hipóteses, uma coevolução difusa pode ser aceita.

Na RNSM, *Ramphodon naevius* e *Thalurania glaucopis* podem ser consideradas as espécies-núcleo, por serem as que sustentam a maior parte das interações entre bromélias e beija-flores. Consideradas sob esta perspectiva, são as espécies que podem estar direcionando a evolução da comunidade (Bascompte *et al.* 2003). No entanto, como esta rede de interações varia geograficamente, havendo inclusive mudança na composição das espécies-núcleo, o resultado das pressões seletivas deve ser visto pensando na Teoria do Mosaico Geográfico proposta por Thompson (1994), na qual as interações estariam sujeitas à seleção recíproca somente dentro de determinadas comunidades locais. Em outras regiões poderia acontecer de a seleção não ser recíproca ou até mesmo apenas uma das espécies ocorrer.

Recentemente Vázquez & Aizen (2004) apresentaram a idéia de que, em interações planta-polinizador de uma dada comunidade, predomina especialização assimétrica, ou seja, as espécies mais especialistas interagem com aquelas generalistas. Essa predição foi verificada neste estudo, no qual beija-flores especialistas como *Amazilia versicolor*, *Florisuga fusca*, *Lophornis chalybeus* e *Phaethornis squalidus* (considerando-se apenas bromélias como fonte de recursos) dependeram de parceiros generalistas abundantes, como *Aechmea nudicaulis* e *Vriesea rodigasiana*. Pelo lado das bromélias, também as espécies especialistas (*Vriesea carinata*, *V. ensiformes*, *V. incurvata* e *Nidularium* spp.) interagiram com o beija-flor mais generalista, *Ramphodon naevius*. Uma vez que as espécies generalistas de ambos os grupos também interagem entre si, a estrutura da matriz de interações bromélia x beija-flores resulta em um aninhamento das interações (Bascompte *et al.* 2003, Jordano *et al.* 2006). Comparando a “sub-rede” de interações bromélia-beija-flores com a matriz expandida para as demais plantas observadas recebendo visitas de beija-flores, nota-se que quase não há diferença no nível de aninhamento, embora a taxa de conectividade tenha sido maior na sub-rede. Essa característica já era destacada por Jordano *et al.* (2006). O valor do aninhamento observado no presente estudo está dentro do observado para outras matrizes de interação planta-polinizador (Bascompte *et al.* 2003).

É importante notar que essa estruturação aninhada e com especialização assimétrica confere à comunidade uma maior resistência a perturbações, p.ex. a perda de espécies raras e/ou especialistas (Bascompte *et al.* 2003, Jordano *et al.* 2006). Ainda, essa estruturação indica também, segundo Jordano *et al.* (2006), que a rede de interações não está organizada nem em relações de coevolução par a par, nem em um sistema “difuso”.

Em síntese, as relações entre bromélias e beija-flores na RNSM são predominantemente generalistas, mas sem que haja aleatoriedade na atuação das espécies que interagem na comunidade e com alguma especialização assimétrica. Estas características se refletem numa alta organização das interações entre as espécies de ambos os grupos, todavia não permitem defender uma visão de uma relação tão forte quanto coevolução.

## REFERÊNCIAS

- ALVES, M. A. S., ROCHA, C. F. D., VAN SLUYS, M. & BERGALLO, H. G. 2000. Guildas de beija-flores polinizadores de quatro espécies de Bromeliaceae de Mata Atlântica da Ilha Grande, RJ, Brasil: composição e taxas de visitação. Pp. 171-185 in Alves, M.A.S., Silva, J.M.C., Van Sluys, M., Bergallo, H. G. & Rocha, C. F. D. (eds.). *A ornitologia no Brasil: pesquisa atual e perspectivas*. Ed. Univ. Est. do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 351 pp.
- ARAÚJO, A. C. 1996. Beija flores e seus recursos florais numa área de planície costeira do litoral norte de São Paulo. Dissertação de Mestrado, UNICAMP. 69p.
- ARAÚJO, A. C., FISCHER, E. A. & SAZIMA, M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região da Juréia, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 17(2):113-118.
- ARAÚJO, A. C., FISCHER, E. & SAZIMA, M. 2004. As bromélias na região do Rio Verde. Pp. 162-171 in Marques, O. A. V. & Duleba, W. (eds.). *Estação Ecológica Juréia-Itatins. Ambiente físico, flora e fauna*. Holos Editora, Ribeirão Preto. 386 pp.

- ARAÚJO, A. C. & SAZIMA, M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of Southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora* 198:427-435.
- ARIZMENDI, M. C. & ORNELAS, J. F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22:172-180.
- ATMAR, W. & PATERSON, B. D. 1995. *The nestedness temperature calculator: a visual basic program, including 294 presence-absence matrices*. AICS Research, Inc., University Park, NM and The Field Museum, Chicago, IL.
- BASCOMPTE, J., JORDANO, P. MÉLIAN, C. J. & OLESEN, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic network. *Proceedings of the National Academy of Science* 100(16):9383-9387.
- BENZING, D. H. 1980. *The biology of Bromeliads*. Mad River Press, Eureka. 305 pp.
- BIBBY, C., JONES, M. & MARSDEN, S. 2000. *Bird Surveys (Expedition Field Techniques Series)*. BirdLife International, Cambridge. 134 pp.
- BUZATO, S., SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic Forest sites. *Biotropica* 32(4):824-841.
- CANELA, M. B. F. & SAZIMA, M. 2003. *Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent Bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in southeastern Brazil. *Annals of Botany* 92:731-737.
- CBRO [Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos]. 2005. *Listas das aves do Brasil. Versão 22/3/2005*. Disponível em <<http://www.cbro.org.br>>. Acesso em: 10/08/2005.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology. A practical approach*. IRL Press at Oxford University Press, Oxford.

- FEISINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. Pp. 282-310 in Futuyma, D. & Slatkin, M. (eds.). *Coevolution*. Sinauer Associates Publishers, Sunderland. 555 pp.
- FISCHER, E. A. 1994. *Polinização, fenologia e distribuição espacial de Bromeliaceae numa comunidade de Mata Atlântica, litoral sul de São Paulo*. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual de Campinas.
- GATTI, A. L. S. 2000. *O componente epifítico vascular na Reserva Natural Salto Morato, Guaraqueçaba – PR*. Dissertação de mestrado, UFPR, Curitiba, 93 pp.
- GRANTSAU, R. 1988. *Os beija-flores do Brasil*. Expressão e Cultura, Rio de Janeiro. 233 pp.
- JORDANO, P., BASCOMPTE, J. & OLESEN, J. M. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. Pp. 173-199 in Waser, N. M. & Ollerton, J. (eds.). *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago. 488 pp.
- KAEHLER, M., VARASSIN, I.G. & GOLDENBERG, R. 2005. Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto Montana no Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28(2):219-228.
- KESSLER, M. & KRÖMER, T. 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes among Bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biology* 2: 659-669.
- KRESS, W. J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9:2-22.
- KRÖMER, T., KESSLER, M. & HERZOG, S. K. 2006. Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38(2): 183-195.

- MACHADO, C. G. 2000. *Distribuição espacial, fenologia e polinização de Bromeliaceae na mata atlântica do alto da Serra do Paranapiacaba, SP*. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- MAGURRAN, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London. 179 pp.
- MARTINELLI, G. 1997. Biologia reprodutiva de Bromeliaceae na Reserva Ecológica de Macaé de Cima. Pp.213-250 in Lima, H. C. & Guedes-Bruni, R. R. (eds.). *Serra de Macaé de Cima: diversidade florística e conservação em Mata Atlântica*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- MENDONÇA, L. B. & ANJOS, L. 2003. Bird-flower interactions in Brazil: a review. *Ararajuba* 11(2):195-205.
- POULIN, B., LEFEBVRE, G. & MCNEIL, R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73(6): 2295-2309.
- REITZ, R. 1983. *Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica*. Flora Ilustrada Catarinense, Itajaí.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1999. The perching bird *Coereba flaveola* as a copollinator of bromeliads flowers in southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 77:47-51.
- SAZIMA, I., BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1995. The saw-billed Hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie* 136:195-206.
- SAZIMA, I., BUZATO, S. & SAZIMA, M. 1996. An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a Montane Forest of southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109:149-160.

- SHEPHERD, G. J. 1987. *Manual do Fitopac*, Departamento de Botânica, IB/Unicamp, Campinas. 93 pp.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro. 862 pp.
- SIQUEIRA-FILHO, J. A. 1998. Biologia floral de *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez / Floral biology of *Hohenbergia ridleyi* (Baker) Mez. *Bromélia* 5:3-13.
- SNOW, D. W. & SNOW, B. K. 1986. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brazil. *Hornero* 12:286-296.
- SNOW, D. W. & TEIXEIRA, D. L. 1982. Hummingbirds and their flowers in the coastal mountains of southeastern Brazil. *Journal für Ornithologie* 123:446-450.
- STILES, F. G. 1978 Ecological and evolutionary implications of bird pollination. *American Zoologist* 18:715-727.
- STRAUBE, F. C. & URBEN-FILHO, A. 2005. Avifauna da Reserva Natural Salto Morato (Guaraqueçaba, Paraná). *Atualidades Ornitológicas* 124:12.
- THOMPSON, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago.
- VAN SLUYS, M. & STOTZ, D. F. 1995. Padrões de visitaç o a *Vriesea neoglutinosa* por beija-flores no Esp rito Santo, sudeste do Brasil / Patterns of hummingbird visitation to *Vriesea neoglutinosa* in Esp rito Santo, southeastern Brazil. *Brom lia* 2(3):27-35.
- VAN SLUYS, M., CARDOZO, C. A., MANGOLIN, R. & ROCHA, C. F. D. 2001. Taxas de visitaç o de polinizadores a *Vriesea procera* (Bromeliaceae) na Ilha Grande, Rio de Janeiro, sudeste do Brasil / Rates of pollinator visitation to *Vriesea procera* (Bromeliaceae) at Ilha Grande, Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Brom lia* 6: 19-24.

- VARASSIN, I. G. & SAZIMA, M. 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em Mata Atlântica no sudeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (N. Sér.)* 11/12:57-70.
- VARASSIN, I. G. 2002. *Estrutura espacial e temporal de uma comunidade de Bromeliaceae e seus polinizadores em Floresta Atlântica no sudeste do Brasil*. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- VÁZQUEZ, D. P. & AIZEN, M. A. 2003. Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology* 84:2493-2501.
- VÁZQUEZ, D. P. & AIZEN, M. A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85:1251 -1257.
- WASER, N. M., CHITTKA, L., PRICE, M. V., WILLIAMS, N. & OLLERTON, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77:1043-1060.